

Variación genética en la respuesta de familias de *Pinus patula* a condiciones de sequía

Genetic variation in the response of *Pinus patula* families to drought conditions

Rigoberto Acosta Rico ^a , Javier López Upton ^{**} ,
J Jesús Vargas Hernández ^a , Nicacio Cruz Huerta ^b 

* Autor de correspondencia: ^a Postgrado en Ciencias Forestales, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México, jlopezupton@gmail.com

^b Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Fisiología Vegetal, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

SUMMARY

A common garden trial with 18-month-old trees from 64 half-sib families of *Pinus patula* was established to identify genetic variation in growth and survival in response to drought for four months (November 25, 2020 to March 25, 2021, winter). A split-plot design with two moisture levels (Irrigation $S_0 = 40 - 55\%$ and Drought $S_1 = 20 - 39\%$ volumetric moisture) was used in large plots and families in small plots. At the beginning and end of the trial, the height (HT), diameter of the base (DB), and number of whorls and branches were determined, and the absolute (AGR) and relative (RGR) growth rates in HT and DB were calculated. Differences were found between the moisture levels during growth. Survival was 71 % in S_0 and 60 % in S_1 . In S_1 , AGR in HT and DB was affected by 52 and 38 %, and RGR by 46 and 32 %, respectively, with respect to S_0 . In S_0 , 31.4 % of the plants formed one whorl and 2.1 % two, in S_1 only 13.4 % and 0.2 % did. Genetic control was moderate in the joint environments with h^2_i between 0.03 and 0.17 and h^2_f between 0.15 and 0.53. The performance of the families between the two humidity conditions was stable (r_B from 0.71 to 1.0) in all variables, with greater genetic variation in S_0 than in S_1 . Moderate genetic variability was observed in the growth of *Pinus patula* families under water restriction.

Keywords: water deficit, heritability, GxA interaction, *Pinus patula*

RESUMEN

Se estableció un ensayo de jardín común con árboles de 18 meses de edad de 64 familias de medios hermanos de *Pinus patula* para identificar variación genética en el crecimiento y supervivencia en respuesta a sequía por cuatro meses (25 de noviembre 2020 a 25 marzo 2021, invierno). Se utilizó un diseño en parcelas divididas con dos niveles de humedad (Riego $S_0 = 40-55\%$ y Sequía $S_1 = 20-39\%$ de humedad volumétrica) en parcelas grandes y las familias en las chicas. Al inicio y final del ensayo se determinó altura (AT), diámetro de la base (DB), número de verticilos y ramas, y se calculó la tasa absoluta (TAC) y relativa (TRC) de crecimiento en AT y DB. Se encontraron diferencias entre niveles de humedad en el crecimiento. La supervivencia fue 71 % en S_0 y 60 % en S_1 . En S_1 la TAC en AT y DB se afectó en 52 y 38 % y la TRC en 46 y 32 %, con respecto a S_0 . En S_0 , 31,4 % de las plantas formaron un verticilo y 2,1 % dos, en S_1 solo 13,4 % y 0,2 % lo hicieron. El control genético fue moderado en los ambientes en conjunto con h^2_i entre 0,03 y 0,17 y de h^2_f entre 0,15 y 0,53. El desempeño de las familias entre las dos condiciones de humedad fue estable (r_B de 0,71 a 1,0) en todas las variables, con mayor variación genética en S_0 que en S_1 . Se encontró una moderada variabilidad genética en el crecimiento de las familias de *Pinus patula* bajo restricción hídrica.

Palabras clave: déficit hídrico, heredabilidad, interacción GxA, *Pinus patula*

INTRODUCCIÓN

En México se realizan reforestaciones anualmente con especies del género *Pinus* para la restauración y conservación de suelos, pero la supervivencia al año de su plantación es menor de 50 % (Burney *et al.* 2015). Entre los factores de mortalidad se incluye la deficiente cali-

dad de la planta, inadecuada preparación del sitio, mala elección de fuentes de semilla, plagas, enfermedades y eventos adversos como sequía y heladas (Grossnickle y Macdonald 2018).

Usualmente los árboles se encuentran bajo condiciones naturales que no son las óptimas para su crecimiento (Körner 2016, Rodríguez y Groover 2019), como lo es el

déficit hídrico. Esto se da por la ausencia de precipitación por un periodo de tiempo largo, ocasionando estrés en las plantas (Cregg 2004). A edades tempranas los árboles poseen una raíz de escaso desarrollo por lo que son propensos a sufrir daños por déficit hídrico (Matías *et al.* 2014, Rodríguez y Groover 2019).

Los árboles poseen mecanismos que les permiten reducir la pérdida de agua por transpiración, como el cierre de estomas o reducción del área foliar, lo que reduce la tasa de crecimiento por la menor fijación de dióxido de carbono (Osakabe *et al.* 2014, Ding *et al.* 2020). Además, los árboles mueren por deshidratación o inanición si la sequía se prolonga (Cregg 2004, Rodríguez y Groover 2019).

La medición del crecimiento de los árboles permite evaluar los efectos de los mecanismos de respuesta asociados al aumento de la temperatura y reducción de la precipitación (Cregg 2004). Usualmente las especies con distribución amplia soportan mejor los efectos del cambio climático por su mayor diversidad genética y adaptabilidad en respuesta a la presión de selección (Viveros *et al.* 2013). Para determinar genotipos resistentes a sequía se han establecido programas de mejoramiento genético con pruebas en campo (Morales *et al.* 2013, Fabián *et al.* 2020) y pruebas en vivero enfocados a evaluar la respuesta a la sequía en un contexto de cambio climático (Cregg 2004, Maseda y Fernández 2016, Bansal *et al.* 2016)

La especie endémica de México *Pinus patula* Schiede *ex* Schltdl. & Cham. es de importancia económica por su rápido crecimiento, fuste recto, buena poda natural y resistencia moderada a heladas y sequía (Dvorak *et al.* 2000). Por sus características y calidad de la madera se planta extensamente en Sudáfrica y en algunos países de Asia, Oceanía, y Sudamérica, donde se realiza mejoramiento de la especie con fines comerciales y de resistencia a patógenos y heladas (Mabaso *et al.* 2019). En México se usa en programas de reforestación para restauración de suelos, que generalmente presentan problemas de déficit hídrico. Las poblaciones naturales de la especie se localizan entre los 19° y 24° N, desde Tamaulipas hasta Oaxaca, en un intervalo de 1.600 a 3.100 m s.n.m. con una precipitación media anual que varía de 1.000 a 2.500 mm (Perry 1991). Esta amplitud ambiental ha influido en la diferenciación genética de sus poblaciones (Viveros *et al.* 2013).

En México se han iniciado programas de mejoramiento genético para esta especie con el objetivo de incrementar crecimiento y adaptabilidad a través del establecimiento de ensayos de progenies (Salaya *et al.* 2012, Morales *et al.* 2013). El objetivo de este trabajo es evaluar la variación y el grado de control genético en características de crecimiento en edades tempranas de *P. patula* y la estabilidad en el desempeño de los genotipos ante condiciones contrastantes de disponibilidad de humedad en el suelo.

MÉTODOS

Descripción general del ensayo. Se estableció un ensayo de jardín común en dos condiciones contrastantes de humedad del suelo (riego-sequía) con árboles de *P. patula* var. *patula* en el vivero del Posgrado en Ciencias Forestales del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. Se utilizó semilla recolectada de 64 árboles seleccionados por sus características fenotípicas superiores en rodales naturales ubicados en los estados de México, Tlaxcala, Hidalgo, Nuevo León y Puebla (figura 1, cuadro 1). Los árboles seleccionados cubren una amplia distribución ambiental, 860 m de diferencia en elevación, de 651 a 1.483 mm de precipitación y de 11 a 24°C de temperatura media anual. Para los propósitos del ensayo, la semilla obtenida por polinización libre en cada árbol representa una familia de medios hermanos maternos.

La semilla se sembró (mayo de 2019) en contenedores de plástico de 310 cm³ con una mezcla de sustrato compuesto por corteza de pino, perlita y vermiculita en proporción 3:1:1. Las plantas se regaron dos veces por semana, un día con aplicación de fertilizante y otro únicamente con agua. El fertilizante (Peters profesional®) se aplicó de acuerdo con la etapa de desarrollo de los árboles.

En el ensayo se utilizaron cuatro camas de crecimiento de 10 x 1,5 x 1,3 m, de largo, ancho y alto, respectivamente. Se colocó una capa de 20 cm de altura de tezontle (roca ígnea color roja de origen volcánica) en el fondo de la cama para favorecer el drenaje del exceso de humedad, seguida de una capa de materia orgánica descompuesta (30 cm) y una capa de 70 cm de composta mezclada con tierra agrícola. Se realizó un análisis de propiedades físicas del sustrato (densidad real (2,1 Mg m⁻³) y aparente (0,57 Mg m⁻³), porosidad de aireación (13 %), porosidad total (64 %), porcentaje de retención de humedad (50 %), pH (7,2) y materia orgánica (16,12 %) en el laboratorio de física de suelos del Colegio de Postgraduados. Con la curva de retención de humedad, derivada de este análisis, se definieron los tratamientos de riego y sequía.

Diseño experimental. Las plantas producidas en los contenedores se trasplantaron a las camas de crecimiento a los 13 meses de edad, junio de 2020. Se utilizó un diseño experimental en parcelas divididas con 16 repeticiones (bloques) anidados dentro de los tratamientos de humedad del sustrato, denominados riego (S₀) y sequía (S₁). En las parcelas grandes se establecieron los niveles de humedad y en las parcelas pequeñas se asignaron las familias de medios hermanos. Cada tratamiento de humedad se instaló en dos camas, con ocho bloques en cada una y parcelas de un árbol por familia, con una distancia de 15 cm entre plantas. Además, se plantó una línea de árboles como bordo en el perímetro de cada cama de crecimiento.

Los tratamientos de humedad iniciaron el 25 de noviembre de 2020 (18 meses de edad) y se mantuvieron por cuatro meses, hasta el 25 de marzo de 2021. En el trata-

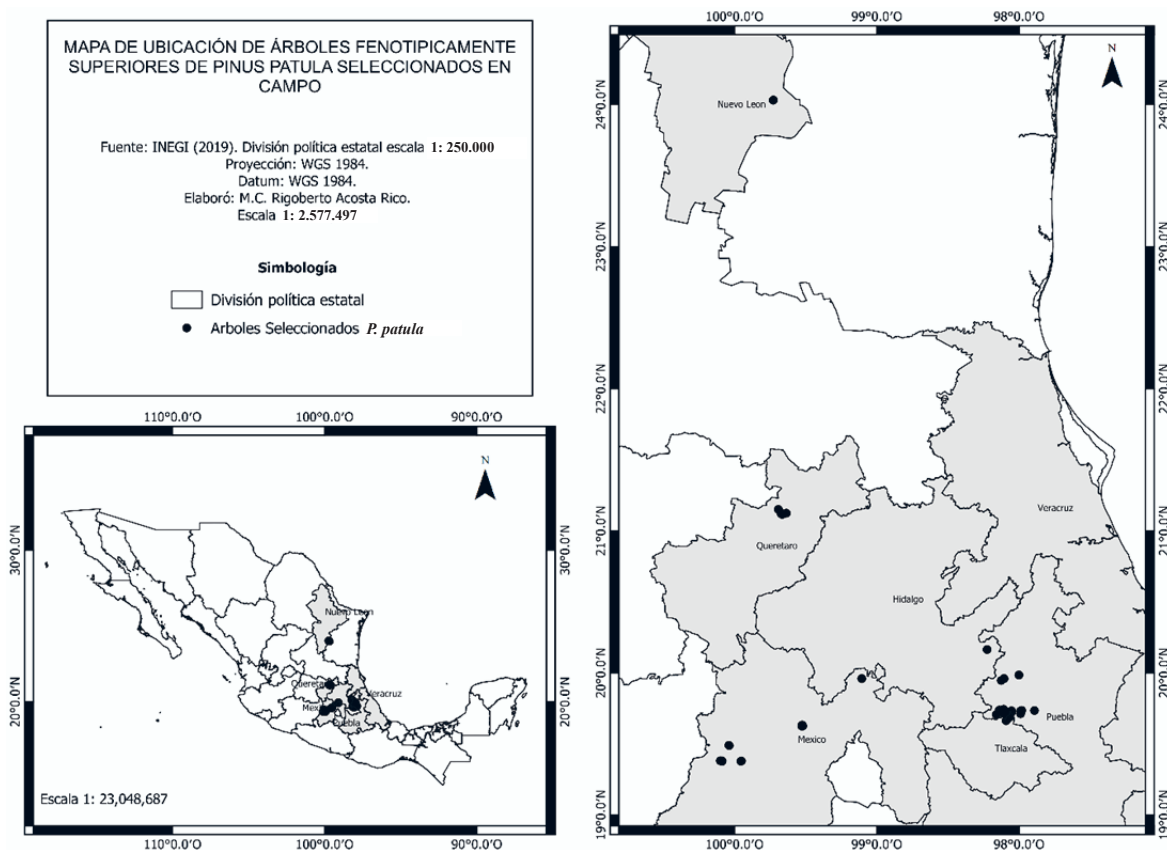


Figura 1. Mapa de ubicación de los árboles fenotípicamente superiores de *Pinus patula* seleccionados en campo.

Location map of the phenotypically superior trees of *Pinus patula* selected in the field.

Cuadro 1. Intervalo geográfico y de condiciones climáticas (valor promedio, mínimo y máximo) de los sitios de origen de los árboles de *P. patula* incluidos en la prueba de riego-sequía. Datos climáticos del periodo de 1961 - 1990, (Crookston 2009).

Geographic range and climatic conditions (average, minimum, and maximum values) of the origin sites of *Pinus patula* trees included in the irrigation-drought test. Climatic data for the period 1961 - 1990, (Crookston 2009).

Variable	Promedio	Mínima	Máxima
Longitud (° Oeste)	98,76	100,10	97,88
Latitud (° Norte)	19,94	19,38	21,16
Altitud (m s.n.m.)	2.736	2.234	3.098
Temperatura media anual (°C)	14,6	11,1	24,1
Temperatura media del mes más frío (°C)	11,4	8,4	18,2
Temperatura mínima media del mes más frío (°C)	2,95	0,4	13,1
Día juliano de la primera helada de otoño	306	278	364
Periodo libre de heladas (PLH, días)	212	142	364
Precipitación media anual (PMA, mm)	869	651	1483
Grados-día mayores a 5°C en el año (GD5)	3.497	2.256	6.904
GD5 durante PLH	2.653	1.313	6.877
Índice de aridez ($IA = \sqrt{GD5/PMA}$)	0,07	0,06	0,11

miento S_0 la humedad del sustrato se mantuvo cercana a capacidad de campo (40 - 55 % de humedad volumétrica del sustrato), mientras que en S_1 la humedad del suelo se mantuvo entre 20 - 39 % (en el intervalo de agua difícilmente disponible y agua no disponible). El contenido de humedad se evaluó cada 7 días con un sensor TDR (Time Domain Reflectometry) a una profundidad de 20 cm. El TDR se calibró al inicio de los tratamientos para determinar la equivalencia con el contenido de humedad (%) estimado con el método gravimétrico en una muestra representativa del sustrato.

Variables evaluadas. Al inicio y final de los tratamientos se midió; la altura (cm) con una regla graduada en centímetros, el diámetro basal (mm) con un vernier marca Mitutoyo® (precisión de 0,02 mm), el número de verticilos y de ramas en el tallo principal (con una longitud mayor a un centímetro) en las plantas vivas. Además, se contó el número de verticilos y ramas formadas (Gómez *et al.* 1998). Se evaluó la supervivencia al final de los tratamientos como una variable binaria (0 = muerta y 1 = viva) (Moraes *et al.* 2013).

Debido a que se encontraron diferencias entre familias y ambientes de humedad en las tallas iniciales de los árboles (promedio de 70 cm de altura y 8 mm de diámetro a la base del tallo), se calculó la tasa absoluta (ecuación 1) y relativa de crecimiento (ecuación 2) para la altura y diámetro propuestas por Villar *et al.* (2008), ejemplificadas para la altura de la planta:

$$TAC = (X_2 - X_1)/(t_2 - t_1) \quad [1]$$

$$TRC = \ln(X_2) - \ln(X_1)/(t_2 - t_1) \quad [2]$$

Donde, TAC = tasa absoluta de crecimiento, X_1 = altura al inicio del periodo de sequía (18 meses de edad), X_2 = altura al final del periodo de sequía (22 meses de edad), TRC = tasa relativa de crecimiento en milímetros, $\ln(X_1)$ es el logaritmo natural de la altura al inicio del periodo, $\ln(X_2)$ es el logaritmo natural de la altura al final del periodo, y t_1 y t_2 son las fechas de medición inicial y final incluidas en la evaluación.

Análisis estadístico y estimación de parámetros genéticos. Para identificar diferencias en la tasa absoluta y relativa de crecimiento en altura y diámetro basal, así como en el número de verticilos, ramas y supervivencia entre niveles de humedad se realizaron análisis de varianza con el procedimiento Mixed de SAS (SAS Institute 1988, Littell *et al.* 1996). Se obtuvieron los componentes de varianza para el cálculo de heredabilidad individual (h^2_i) y de medias de familias (h^2_p) en sentido estricto e interacción genotipo x ambiente en las variables evaluadas. En este análisis la familia se consideró como un factor de efectos aleatorios al igual que su interacción con el nivel de humedad. El modelo utilizado fue (ecuación 3):

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + \beta_{j(i)} + F_k + SF_{ik} + \varepsilon_{ijk} \quad [3]$$

Donde Y_{ijk} = valor observado en el individuo de la k-ésima familia, en el j-ésimo bloque anidado en el i-ésimo ambiente de humedad, μ = media general, S_i = efecto fijo del i-ésimo nivel de humedad (S_0 = riego normal y S_1 = déficit hídrico), $\beta_{j(i)}$ = efecto fijo del j-ésimo bloque anidado en el i-ésimo nivel de humedad, F_k = efecto aleatorio de la k-ésima familia \sim NID (0, σ_f^2), SF_{ik} = efecto aleatorio de la interacción nivel de humedad x familia \sim NID (0, σ_{sf}^2), ε_{ijk} = error experimental \sim NID (0, σ_e^2); $i = 1, 2$ (niveles de humedad); $j = 1, \dots, 16$ (bloques); $k = 1, \dots, 64$ (familias).

Para evaluar el efecto del ambiente de evaluación sobre el grado de control genético de las características de las plantas se realizó un análisis de varianza para cada ambiente por separado. Se utilizó un modelo similar al anterior, pero sin incluir el efecto del nivel de humedad ni su interacción con familias. Para identificar el comportamiento de los parámetros genéticos en las variables de crecimiento y supervivencia se obtuvieron los componentes de varianza de familias (σ_f^2), familias * sitio (σ_{sf}^2) y del error (σ_e^2) con los que se calcularon los valores de heredabilidad en sentido estricto a nivel individual (h^2_i) (ecuación 4) y de medias de familias (h^2_p) (ecuación 5) para los ambientes en conjunto y por separado con (Falconer y Mackay 2006):

$$h^2_i = 3\sigma_f^2 / \sigma_p^2 \quad [4]$$

$$h^2_p = \sigma_f^2 / \sigma_{pf}^2 \quad [5]$$

Donde, (σ_f^2) = varianza de familias, (σ_p^2) = varianza fenotípica ($\sigma_p^2 = \sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2 + \sigma_e^2$), para el análisis en conjunto y ($\sigma_p^2 = \sigma_f^2 + \sigma_e^2$) para el análisis por ambiente separado, σ_{pf}^2 = varianza fenotípica de la media de familias ($\sigma_{pf}^2 = \sigma_f^2 + \sigma_{sf/s}^2 + \sigma_{e/s*n}^2$) para el análisis combinado, con $s = 2$ ambientes (S_0 y S_1) y n = media armónica del número de árboles por familia en los dos ambientes para la variable en cuestión, y $\sigma_{pf}^2 = \sigma_f^2 + \sigma_{e/n}^2$, para el análisis por ambiente separado, con n = media armónica del número de árboles por familia en cada ambiente (11 en S_0 y 8, 9 en S_1). Para el cálculo de la varianza aditiva se utilizó un coeficiente de determinación genética de 3 (*i.e.* $\sigma_A^2 = 3 \sigma_f^2$ considerando una correlación genética entre hermanos de 0,33 en familias de polinización libre (Sorensen y White 1988).

El error estándar de la heredabilidad individual (ecuación 6) y de medias de familias (ecuación 7) en cada caso fue calculado con las fórmulas propuestas por Dickerson (1969):

$$EE(h^2_i) = \sqrt{(3^2) Var(\sigma_f^2) / (\sigma_p^2)^2} \quad [6]$$

$$EE(h^2_p) = \sqrt{Var(\sigma_f^2) / (\sigma_{pf}^2)^2} \quad [7]$$

Donde, σ_f^2 = varianza de familias σ_p^2 = varianza fenotípica y σ_{pf}^2 = varianza fenotípica de la media de familias, calculadas de acuerdo con las fórmulas descritas anteriormente para el análisis en conjunto y para cada ambiente por separado.

Además, se calculó el coeficiente de variación genética aditiva (ecuación 8) para el análisis en conjunto y para cada ambiente por separado (Morales *et al.* 2013):

$$CV_{GA} = \sqrt{\sigma_A^2} / \bar{X} * 100 \quad [8]$$

Donde, CV_{GA} = coeficiente de variación genética aditiva (%), σ_A^2 es la varianza aditiva y \bar{X} es la media general para la variable de crecimiento.

Con los componentes de varianza obtenidos del análisis conjunto se calcularon los valores de interacción genotipo por ambiente para las variables de crecimiento y supervivencia de las familias a través de la correlación genética tipo B (ecuación 9) con la fórmula de (Yamada 1962):

$$r_B = \sigma_f^2 / (\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2) \quad [9]$$

Donde, r_B es la correlación genética entre las familias en los ambientes de humedad, σ_f^2 = componente de varianza de las familias y σ_{sf}^2 = componente de varianza de la interacción familia x ambiente de humedad.

Relación del desempeño de las familias con las condiciones ambientales del sitio de origen. Se estimó la correlación de Pearson de las medias de las variables de crecimiento y supervivencia de las familias de *P. patula* del análisis conjunto y por cada ambiente (S_0 y S_1) con las variables geográficas y climáticas (periodo 1961 - 1990) del sitio de origen donde se recolectó semilla (Crookston 2009). Para la descarga de estas variables se utilizaron los datos de longitud, latitud y elevación de cada árbol seleccionado.

En el grupo de variables se incluyó la longitud, latitud, elevación, temperatura (°C) y precipitación media anual (mm), precipitación durante la temporada de crecimiento (abril a septiembre), temperatura media en el mes más frío (°C), temperatura mínima media en el mes más frío (°C), temperatura media en el mes más cálido (°C), temperatura media máxima en el mes más cálido (°C), fecha juliana de la última helada de primavera, fecha juliana de la primera helada de otoño, duración del período sin heladas, grados - día > 5 (°C) (basado en la temperatura media mensual), grados-día > 5 (°C) acumulados dentro del período libre de heladas, fecha juliana la suma de grados - día > 5 (°C) llega a 100, grados - días < 0 (°C) (basado en la temperatura media mensual), grados - días < 0 (°C) (basado en la temperatura mensual mínima media), balance de precipitaciones de verano: (julio + agosto + septiembre) / (abril + mayo + junio), balance de precipitaciones de verano/primavera: (julio + agosto) / (abril + mayo), precipitación primaveral (abril + mayo), precipitación de verano (julio + agosto) y precipitación invernal (noviembre + diciembre + enero + febrero).

RESULTADOS

Efecto de la sequía en el crecimiento de los árboles. En el análisis conjunto se encontraron diferencias significativas en la supervivencia y TAC en altura y diámetro ($P=0,0001$) por efecto de los niveles de humedad. La supervivencia al final del experimento en S_0 fue de 71 % y de 60 % en S_1 . La TAC en altura y diámetro fue de 2,42 cm mes⁻¹ y 16.4 mm mes⁻¹ en S_0 mientras que en S_1 fue de 1,16 cm mes⁻¹ y 11,1 mm mes⁻¹, respectivamente (figura 2). Esto indica una reducción del 52 % en la TAC en altura y del 38 %

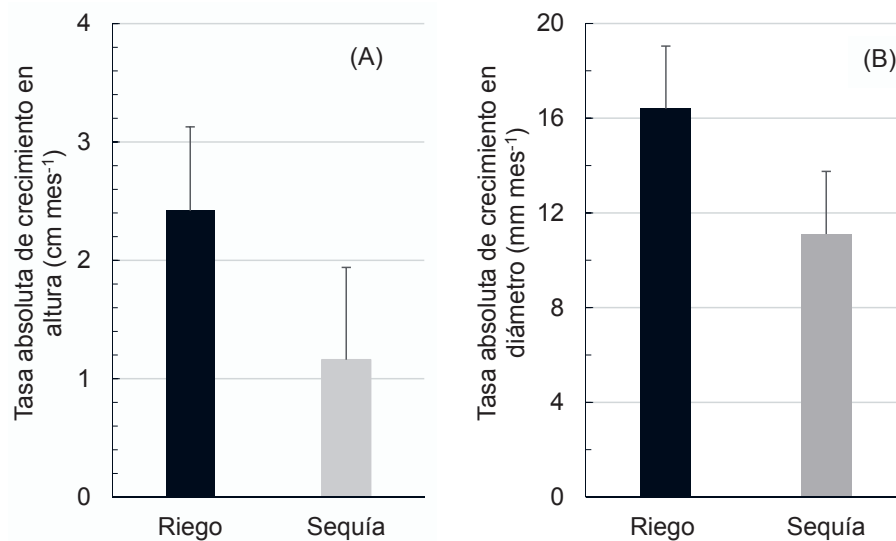


Figura 2. Valores promedio de la tasa absoluta de crecimiento (TAC) en altura (A) y diámetro (B) de las plantas de 64 familias de *Pinus patula* en los ambientes de riego (S_0) y sequía (S_1).

Average values of the absolute growth rate (AGR) in height (A) and diameter (B) of plants from 64 families of *Pinus patula* in the environments irrigation (S_0) and drought (S_1).

en la TAC en diámetro. La interacción nivel de humedad por familia no fue significativa en la supervivencia y en la TAC en altura y diámetro.

También hubo diferencias significativas en la tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura y diámetro ($P = 0,0001$). La TRC en altura fue de $0,029 \text{ cm cm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ en S_0 y de $0,016 \text{ cm cm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ en S_1 . En diámetro la TRC fue $0,050 \text{ mm mm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ en S_0 y de $0,034 \text{ mm mm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ en S_1 . Estos valores indican una afectación en la TRC en altura y diámetro del 46 y 32 %, respectivamente (figura 3).

Se encontraron diferencias en la formación de verticilos y ramas ($P = 0,0001$) por efecto de sequía. En S_0 31,4 % de las plantas formaron un verticilo adicional y 2,1 % de verticilos, mientras que en S_1 solo 13,4 y 0,2 % de las plantas generaron uno y dos verticilos adicionales (figura 4). En S_0 64 % de las plantas formaron ramas mientras que en S_1 solo 45 % de las plantas lo hicieron; en S_0 , 15 % de las plantas formaron seis o más ramas, mientras que en S_1 , solo 1 % de las plantas lo hizo (figura 5), por lo que el número promedio de ramas por planta en S_0 fue el doble que

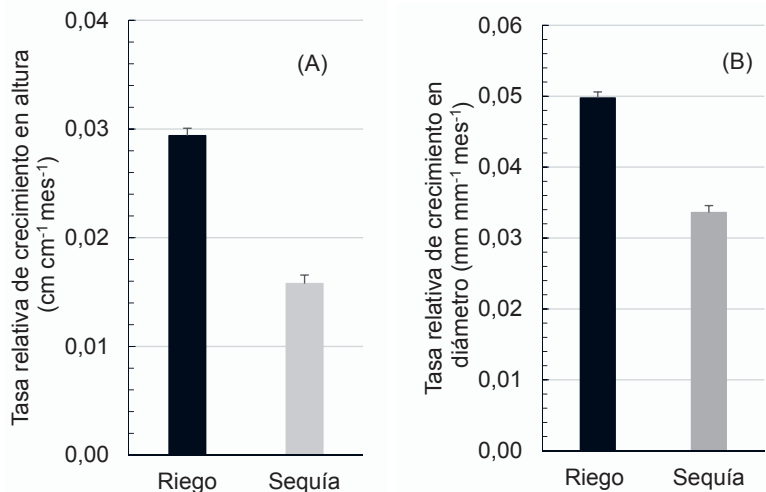


Figura 3. Valores promedio de la tasa de crecimiento relativo (TRC) en altura (A) y diámetro (B) de plantas de 64 familias de *Pinus patula* en los ambientes de riego (S_0) y sequía (S_1).

Average values of relative growth rate (RGR) in height (A) and diameter (B) of plants from 64 families of *Pinus patula* in the environments irrigation (S_0) and drought (S_1).

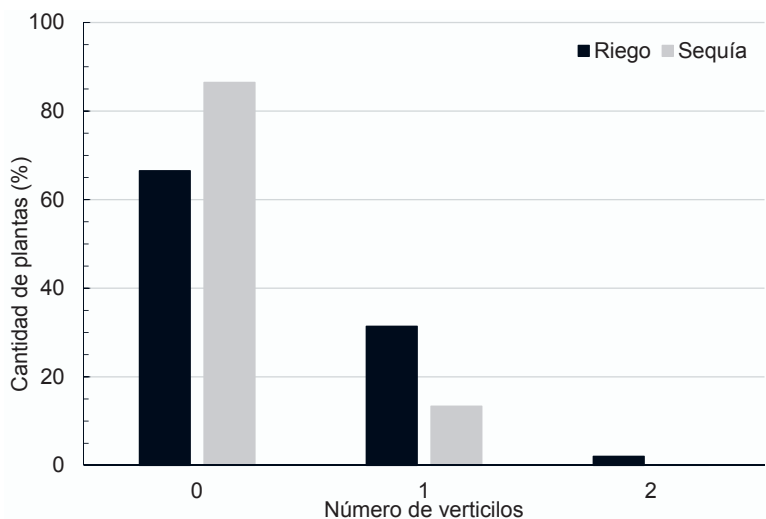


Figura 4. Porcentaje de plantas de las 64 familias de *Pinus patula* con diferente número de verticilos formados en los ambientes de riego (S_0) y sequía (S_1).

Percentage of plants in the 64 families of *Pinus patula* with different numbers of whorls formed in the environments irrigation (S_0) and drought (S_1).

en S_1 . La interacción nivel de humedad por familia no fue significativa para el número de verticilos y ramas.

Variación genética y estabilidad del desempeño de las familias. Los valores de heredabilidad en el análisis conjunto para TAC y TRC en altura fueron moderados, con valores de 0,17 y 0,16 en h^2_i y 0,53 a 0,53 en h^2_f , respectivamente. La supervivencia tuvo una $h^2_i = 0,13$ y $h^2_f = 0,57$, la TAC una $h^2_i = 0,04$ y $h^2_f = 0,22$ y TRC en diámetro una $h^2_i = 0,04$ y $h^2_f = 0,21$. En verticilos y ramas se encontraron valores de h^2_i de 0,03 y 0,15 en h^2_f .

Las familias de *P. patula* presentaron un desempeño estable en los dos ambientes de humedad al final de la prueba. La correlación genética tipo B (r_B) entre ambientes en la TAC en altura y diámetro fue de 0,90 y 1,0, respectivamente. En la TRC para las variables anteriores también se registraron valores de 1,0 para ambas. En el número de verticilos y ramas se encontraron valores de 0,71 en los dos casos, mientras que en supervivencia el valor encontrado fue de uno, casos que indican la estabilidad de las familias o un comportamiento similar en los dos ambientes de humedad (cuadro 2).

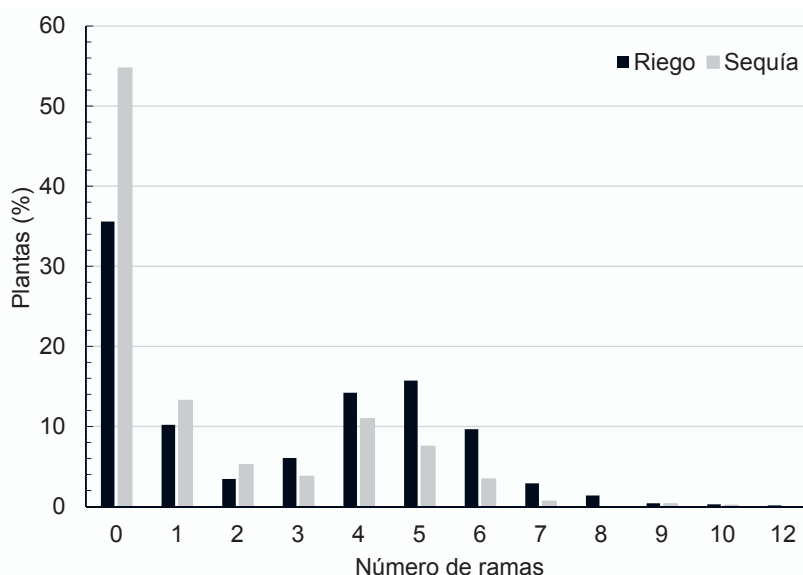


Figura 5. Porcentaje de plantas de las 64 familias de *Pinus patula* con diferente número de ramas formadas en los ambientes de riego (S_0) y sequía (S_1).

Percentage of plants in the 64 families of *Pinus patula* with different numbers of branches formed in the environments irrigation (S_0) and drought (S_1).

Cuadro 2. Componentes de varianza, coeficiente de variación genética aditiva (CVG_A), heredabilidad individual (h^2_i) y de medias de familias (h^2_f) e interacción genotipo x ambiente (r_B) para las variables evaluadas en el análisis conjunto de las familias de *Pinus patula*.

Variance components, coefficient of additive genetic variation ($CVGA$), individual heritability (h^2_i), family means (h^2_f), and genotype \times environment interaction (r_B) for the variables evaluated in the pooled analysis of *Pinus patula* families.

Variable	CVG_A	$h^2_i \pm E.E.$	$h^2_f \pm E.E.$	r_B
TAC Altura	33,1	0,17 \pm 0,06	0,53 \pm 0,20	0,90
TAC Diámetro	10,4	0,04 \pm 0,03	0,22 \pm 0,17	1,00
TRC Altura	31,4	0,16 \pm 0,05	0,53 \pm 0,18	1,00
TRC Diámetro	10,4	0,04 \pm 0,03	0,21 \pm 0,17	1,00
Verticilos	32,0	0,03 \pm 0,04	0,15 \pm 0,23	0,71
Ramas	33,8	0,08 \pm 0,04	0,37 \pm 0,17	1,00
Supervivencia	23,7	0,13 \pm 0,04	0,47 \pm 0,14	1,00

σ_f^2 = varianza de familias; σ_{fs}^2 = varianza de la interacción familias x ambiente; σ_e^2 = varianza del error.

Efecto del ambiente de humedad en los parámetros genéticos. El ambiente de humedad modificó la magnitud de la variación genética expresada en algunas de las características evaluadas en las plantas (análisis por condición de humedad). El coeficiente de variación genética aditiva (CVG_A) para TCA y TRC en altura fue mayor en condiciones de humedad favorable (S_0), mientras el CVG_A para TAC y TRC en diámetro, número de verticilos, ramas y supervivencia, fue superior en S_1 (cuadro 3). De la misma manera, el valor de heredabilidad individual (h^2_i) para TAC y TRC en altura resultó mayor en S_0 , mientras que para el diámetro fue mayor en S_1 ; en la supervivencia, el número de verticilos y ramas de las plantas la h^2_i estimada fue similar en los dos ambientes. Sin embargo, para las características en las que se encontró una variación genética significativa, el valor de h^2_f generalmente fue mayor en S_0 (cuadro 3), debido fundamentalmente al mayor número de individuos por familia presentes al final del ensayo.

Relación del desempeño de las familias con las condiciones ambientales del sitio de origen. El análisis de correlación entre las variables de crecimiento y del sitio de origen de las familias del análisis conjunto mostró una asociación negativa del tamaño inicial de la planta en altura ($r = -0,36$) y diámetro ($r = -0,35$) con la elevación del sitio, las cuales se mantuvieron al final del ensayo ($r = -0,31$ para altura y $r = -0,34$ para diámetro). Estos valores indican que las fuentes de semilla ubicadas a mayores altitudes tienden a crecer menos. Esto puede deberse por las temperaturas frías y los eventos de heladas que llegan a experimentar en el invierno, lo que se convierte en una estrategia para hacer frente a tales fenómenos. Ninguna variable climática del sitio de origen se correlacionó con las variables de crecimiento de las plantas en los análisis en conjunto y por ambiente.

En el ambiente S_0 (análisis por ambiente) se determinó una asociación similar del tamaño inicial en altura ($r = -0,28$) y diámetro ($r = -0,35$), y de la altura al final del ensayo ($r = -0,24$) con la elevación del sitio de origen. Sin embargo, también se encontró una correlación positiva de la TRC en diámetro ($r = 0,30$) con la elevación del sitio; es decir, las familias de mayor elevación presentaron mayor TRC en diámetro durante el periodo del ensayo. En el ambiente S_1 también se encontró un patrón similar de correlaciones del tamaño inicial y final de las plantas en altura y diámetro con la elevación del sitio de origen, pero no con la TRC de las plantas.

DISCUSIÓN

Efecto de la sequía en el crecimiento de los árboles. El estrés se refiere a una condición que afecta el correcto funcionamiento de las plantas (Levitt 1980). Los episodios de estrés hídrico afectan el desarrollo y la tasa de crecimiento de los árboles debido a la reducción en la fijación de carbono producto del cierre de estomas (Ding *et al.* 2020). Las plantas en estado juvenil son más vulnerables a los daños ya que su sistema radicular está poco desarrollado y profundo, limitando el abastecimiento eficiente de agua a la parte aérea y con ello un mayor riesgo a morir si las condiciones de estrés se prolongan (Villat *et al.* 2015, Grossnickle y Macdonald 2018).

En este estudio se impuso una sequía de cuatro meses (diciembre 2020 a marzo 2021), periodo en el que los árboles se encuentran en reposo para resistir las bajas temperaturas y la falta de precipitación (Bansal *et al.* 2016), como ocurre en condiciones naturales dentro de la distribución natural de *P. patula*. Sin embargo, en plantas jóvenes de la especie y en condiciones juveniles de vivero, es

Cuadro 3. Coeficiente de variación genética aditiva (CVG_A), heredabilidad individual (h^2_i) y de medias de familias (h^2_f) de las características de crecimiento en plantas de 64 familias de *Pinus patula* al final de periodo de evaluación en dos ambientes de humedad del suelo (S_0 y S_1).

The coefficient of additive genetic variation (CVG_A), individual heritability (h^2_i), and family mean heritability (h^2_f) of the growth characteristics of plants in 64 families of *Pinus patula* at the end of the evaluation period in the two soil moisture environments (S_0 and S_1).

Variable	S_0			S_1		
	CVG_A	$H^2_i \pm E.E.$	$h^2_f \pm E.E.$	CVG_A	$H^2_i \pm E.E.$	$h^2_f \pm E.E.$
TAC Altura	32,7	0,23 ± 0,08	0,42 ± 0,16	23,7	0,06 ± 0,07	0,16 ± 0,17
TAC Diámetro	0,0	0 ± 0	0 ± 0	13,1	0,05 ± 0,07	0,13 ± 0,18
TRC Altura	28,7	0,20 ± 0,08	0,38 ± 0,16	23,7	0,06 ± 0,07	0,19 ± 0,17
TRC Diámetro	0	0 ± 0	0 ± 0	12,1	0,04 ± 0,07	0,11 ± 0,18
Verticilos	33,8	0,05 ± 0,06	0,12 ± 0,15	35,9	0,02 ± 0,06	0,05 ± 0,17
Ramas	25,2	0,07 ± 0,06	0,17 ± 0,15	41,1	0,08 ± 0,07	0,19 ± 0,17
Supervivencia	18,1	0,10 ± 0,05	0,23 ± 0,12	24,4	0,11 ± 0,05	0,25 ± 0,12

Donde, TAC = tasa absoluta de crecimiento y TRC = tasa relativa de crecimiento.

común que haya crecimiento durante el invierno, aunque a una menor tasa que durante la primavera y verano.

El crecimiento en altura es un carácter importante que se asocia con la productividad de los árboles, pues les confiere la capacidad para competir en el sitio de plantación con otras especies por luz, agua y nutrientes del suelo (Grossnickle y Macdonald 2018). La sequía impuesta afectó la tasa absoluta (TAC) y relativa (TRC) de crecimiento en altura de los árboles en 52 y 46 %, respectivamente. La suspensión o reducción del crecimiento en altura permite a las plantas evadir el déficit hídrico y continuar con su crecimiento cuando las condiciones de humedad sean adecuadas. La pérdida de agua se reduce por el cierre de estomas, situación que limita el intercambio de gases y por tanto la fijación del CO₂ para la fotosíntesis (Ding *et al.* 2020).

Los árboles asignan mayor cantidad de recursos al crecimiento de la raíz para aumentar la extracción de agua y continuar con el crecimiento cuando se presenta deficiencia de humedad en el suelo (Maseda y Fernández 2016). Grossnickle y Macdonald (2018) señalan que el diámetro de la plántula se relaciona con el sistema radicular y es un buen predictor del crecimiento futuro de los árboles en campo. En este experimento en déficit de humedad el crecimiento absoluto y relativo en diámetro fue 38 y 32 % menor que sin déficit.

La formación de verticilos y de ramas fue afectada por el estrés hídrico. La reducción en 58 y 45 % en sequía, respectivamente, se atribuye a una reducción del crecimiento de los árboles por la menor producción de fotosintatos (Alva *et al.* 2020, Ding *et al.* 2020). Esto se convierte en una estrategia de evasión para resistir la sequía, puesto que la reducción en biomasa aérea conlleva a una pérdida menor de agua por transpiración (Levitt 1980).

En la etapa juvenil cuando los árboles son establecidos en campo existe el riesgo de mortandad si el estrés se prolonga e intensifica, causando con ello altas pérdidas económicas en las plantaciones forestales (Grossnickle y Macdonald 2018). La supervivencia entonces se vuelve el parámetro más importante para la selección de fuentes de semilla a utilizar en la repoblación de sitios con baja disponibilidad de agua (Olmo *et al.* 2014). En este estudio la sequía tuvo un efecto importante en la supervivencia de las plantas. La diferencia entre familias fue de 19 a 88 %, lo que muestra amplias diferencias en supervivencia bajo déficit de humedad entre los materiales probados, donde destacaron cinco familias con supervivencia mayor a 80 %.

Variación genética y estabilidad del desempeño de las familias. A través del análisis del crecimiento de las poblaciones de árboles es posible entender cómo pueden adaptarse a las condiciones ambientales de los sitios donde crecen y como se han diferenciado genéticamente a través del tiempo, así como las estrategias para adaptarse a las condiciones variables del clima futuro (Sáenz *et al.* 2016, Mondino *et al.* 2019). En estudios de jardín común se pueden evaluar diferentes fuentes de semilla con el objetivo

de identificar la variación genética presente en caracteres morfológicos bajo condiciones controladas y realizar selección temprana para resistencia a factores estresantes como la sequía (Bansal *et al.* 2016).

En este estudio se logró identificar variación genética en el comportamiento de las familias a través de su crecimiento y supervivencia. La tasa absoluta (TAC) y relativa (TRC) de crecimiento en altura presentaron valores altos en CVG_A, seguido de las variables verticilos, ramas, supervivencia y las TAC y TRC en diámetro con los valores más bajos. Estos valores de CVG_A y las heredabilidades obtenidas en este trabajo muestran un grado de control genético moderado en las variables morfológicas de las familias de *P. patula* evaluadas.

En condiciones contrastantes de humedad es de esperarse una respuesta diferente en el crecimiento de los árboles, esto se conoce como interacción “genotipo x ambiente” (Berlin *et al.* 2014). Los valores mayores a 0,67 en las correlaciones tipo B indican una buena estabilidad genética (Shelbourne 1972). Esto significa que las familias mantienen su jerarquía bajo diferentes ambientes y valores menores a este indican interacción “genotipo x ambiente”. Al final del tratamiento de sequía, las familias evaluadas presentaron estabilidad en el crecimiento y supervivencia en ambos ambientes de humedad, lo cual fue reflejado en los valores de r_B mayores a 0,71. Las familias que formaron más verticilos y ramas en riego lo hicieron igualmente en sequía, aunque en menor proporción.

Las heredabilidades obtenidas en este trabajo muestran un grado de control genético adecuado en las variables morfológicas de las familias de *P. patula*, por lo que se podría hacer selección de fuentes de semilla que presentan buen desempeño para la producción y repoblación de sitios con y sin restricción hídrica.

Efecto del ambiente de humedad en los parámetros genéticos. Aunque la interacción genotipo x ambiente no fue significativa para ninguna de las variables de evaluadas, es importante realizar el análisis de los parámetros genéticos por ambiente de crecimiento, debido a que las condiciones de cada uno son determinantes en la expresión de variación genética en las variables de crecimiento de las familias de *P. patula*.

La estimación de parámetros genéticos a edad temprana es útil para disminuir los tiempos y costos de manejo de los ensayos genéticos en un programa de mejoramiento genético de especies forestales (White *et al.* 2007). Salvo el diámetro, las heredabilidades de medias de familias por ambiente resultaron moderadas y mayores en riego debido al mayor número de árboles presentes en ese ambiente, ya que este parámetro depende en gran medida del número de plantas por familia en prueba (White *et al.* 2007). Además, las heredabilidades fueron mayores en riego por un crecimiento superior de las plantas lo que permite la mejor diferenciación de familias (Falconer y Mackay 2006). En S₁ se presentaron los crecimientos menores, lo que reduce

las diferencias entre familias. Sin embargo, para la TAC y TRC en diámetro los valores de heredabilidad individual y de las medias de familias en S_1 fueron mayores que en S_0 .

Relación del desempeño de las familias con las condiciones ambientales del sitio de origen. El crecimiento de los árboles se encuentra influenciado por las variables climáticas presentes en el sitio donde crecen (Campoe *et al.* 2016). La variación genética en el crecimiento a través de gradientes altitudinales puede mostrar cómo las poblaciones de árboles son capaces de adaptarse a las condiciones climáticas cada vez más variables (Bansal *et al.* 2015). El análisis de este comportamiento es fundamental para comprender como las condiciones ambientales han permitido la diferenciación de las poblaciones, además de las implicaciones a tomar en cuenta para el movimiento de germoplasma al momento de establecer las plantaciones forestales con el objetivo de hacer frente al cambio climático (Sáenz *et al.* 2016).

Se encontró una asociación negativa significativa entre el tamaño de las plantas al inicio y final del experimento con la altitud del sitio de origen, tanto en el análisis conjunto como en cada ambiente por separado. Esta asociación indica que las poblaciones provenientes de altitudes mayores tienden a crecer más lentamente (Sáenz *et al.* 2016). Al parecer, uno de los mecanismos de adaptación a la menor temperatura en los sitios de mayor elevación es la presencia de ciclos de crecimiento más cortos, que permiten el endurecimiento de los tejidos en el otoño con el acortamiento del fotoperiodo y presencia de temperaturas frías para tolerar y evitar daños por las bajas temperaturas presentes en invierno (Ishizuka *et al.* 2015, Mondino *et al.* 2019). En condiciones favorables de humedad también se observó una correlación positiva de la TRC en diámetro con la elevación del sitio de origen, lo cual parece contradecir la relación del tamaño de la planta con la elevación del sitio de origen descrita anteriormente. Sin embargo, la discrepancia entre estas correlaciones se puede deber a diferencias fenológicas entre las familias de diferente elevación (Viveros *et al.* 2013, Mondino *et al.* 2019), ya que las plantas procedentes de sitios de mayor elevación generalmente inician el crecimiento más temprano cuando crecen en condiciones ambientales favorables (como en el ambiente S_0 del ensayo). Dado que el periodo de evaluación en el ensayo incluyó los primeros meses del año, es posible que en ese periodo las familias de mayor elevación hayan mantenido una mayor TRC en diámetro que las procedentes de sitios de menor elevación. Por otro lado, dado que la TRC expresa la tasa de crecimiento con respecto al tamaño inicial de la planta, es posible que de manera natural se asocie de manera negativa con el tamaño de la planta (*i.e.* las plantas más pequeñas tienden a tener mayor TRC, aun cuando no haya diferencias en TAC).

Por otro lado, a pesar de que en diferentes estudios se ha señalado la importancia de la precipitación y la temperatura del sitio de origen como factores de selección natural que determinan la distribución, el crecimiento y

productividad de las especies forestales (Ishizuka *et al.* 2015), en este estudio dichas variables no explicaron el comportamiento y respuesta al déficit hídrico de las familias evaluadas. Es posible que la nula relación observada con estos factores ambientales se deba al efecto de confusión (interacción) de otros factores ambientales, por la amplitud geográfica de las familias incluidas en el ensayo, o a las condiciones específicas del ensayo de evaluación en cuanto a la época del año en que se aplicó la sequía y la intensidad y duración de ésta. De cualquier manera, los resultados del ensayo y la relación de la respuesta en crecimiento de las plantas con la elevación del sitio de origen muestran la importancia de usar las fuentes de semilla (familias) adecuadas con respecto a la disponibilidad del recurso hídrico en los sitios a repoblar ya sea con fines comerciales o de restauración ecológica a fin de lograr el correcto acoplamiento de los genotipos y lograr mayor supervivencia y productividad de las plantas.

CONCLUSIONES

El estrés hídrico impuesto afectó el crecimiento y supervivencia de las familias de *P. patula*, pero también permitió detectar la variación genética en estas características, por lo que es posible seleccionar fuentes de germoplasma con un mejor desempeño en respuesta a las condiciones de humedad impuestas. La variación genética de las familias se reflejó en el grado de control genético con valores moderados de heredabilidad individual y de medias familias. Además, la interacción “genotipo x ambiente” de humedad fue nula o baja en todas las características de crecimiento y supervivencia evaluadas. Esto demuestra que las familias probadas presentaron un comportamiento estable en los dos ambientes de humedad.

Sin embargo, el ambiente de evaluación sí modificó la expresión de la variación genética en algunas de las características, con cambios importantes en la heredabilidad de la tasa de crecimiento en altura y diámetro de una condición a otra. Además, el desempeño en el crecimiento en altura y diámetro de las familias se asoció de forma negativa con la altitud de origen, explicando con ello un patrón de crecimiento que debe ser considerando en el movimiento de fuentes de semilla a otros sitios, debido a que esto puede afectar la productividad de los árboles en campo. Estos resultados permiten realizar la selección de las mejores familias dentro de cada ambiente de humedad para su reproducción e incorporación en programas de reforestación para el establecimiento de plantaciones forestales comerciales y de restauración en sitios con y sin restricción de humedad.

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto CONAFOR-2017-2-291322 “Establecimiento de huertos semilleros asexuales regionales y ensayos de progenie de *Pinus patula* para la valoración genética de los progenitores” del Fondo CONACYT CONAFOR, México.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

Rigoberto Acosta Rico, ejecución y supervisión de la investigación, captura de datos, análisis estadístico e interpretación de resultados y redacción del manuscrito. Javier López Upton, diseño metodológico, ejecución y supervisión de la investigación, análisis estadístico, interpretación de resultados y revisión del manuscrito. J Jesús Vargas Hernández, diseño del experimento, análisis estadístico y revisión del manuscrito. Nicacio Cruz Huerta, diseño del experimento, interpretación de resultados y revisión del manuscrito.

FINANCIAMIENTO

Financiamiento del proyecto CONAFOR-2017-2-291322 “Establecimiento de huertos semilleros asexuales regionales y ensayos de progenie de *Pinus patula* para la valoración genética de los progenitores” del Fondo CONACYT CONAFOR, México.

REFERENCIAS

- Alva-Rodríguez S, J López-Upton, J Vargas-Hernández, M Ruiz-Posadas. 2020. Biomasa y crecimiento de *Pinus cembroides* Zucc. y *Pinus orizabensis* D. K. Bailey & Hawksworth en respuesta al déficit hídrico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 26(1): 71-83. DOI: <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2019.02.015>
- Bansal S, CA Harrington, PJ Gould, JB St. Clair. 2015. Climate-related genetic variation in drought-resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Global Change Biology* 21(2): 947-958. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12719>
- Bansal S, CA Harrington, JB St. Clair. 2016. Tolerance to multiple climate stressors : a case study of Douglas-fir drought and cold hardiness. *Ecology and Evolution* 6(7): 2074-2083. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.2007>
- Berlin M, G Jansson, KA Högborg. 2014. Genotype by environment interaction in the southern swedish breeding population of *Picea abies* using new climatic indices. *Scandinavian Journal of Forest Research* 30(2): 112-121. DOI: <https://doi.org/10.1080/02827581.2014.978889>
- Burney O, A Aldrete, R Alvarez-Reyes, JA Prieto-Ruiz, JR Sánchez-Velazquez, JG Mexal. México—addressing challenges to reforestation. *Journal of Forestry* 113(4): 404-413. DOI: <https://doi.org/10.5849/jof.14-007>
- Campoe O, J Munhoz, C Alvares, R Carneiro, E de Mattos, AP Ferez, JL Stape. 2016. Meteorological seasonality affecting individual tree growth in forest plantations in Brazil. *Forest Ecology and Management* 380: 149-160. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.048>
- Cregg B. 2004. Improving drought tolerance of trees: theoretical and practical considerations. *Acta Horticulturae* 630: 147-158. DOI: <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2004.630.18>
- Crookston N. 2009. Custom climate data request. USDA forest service-moscow forestry sciences laboratory, Rocky mountain research station. Consultado 10 dic. 2021. Disponible en <https://charcoal2.cnre.vt.edu/climate/customData/>
- Dickerson GE. 1969. Techniques for research in quantitative animal genetics. In Dickerson GE ed. *Techniques and Procedures in Animal Science Research*. New York, United States. American Society Animal Research. p. 36-79.
- Ding J, E Johnson, Y Martin. 2020. Optimization of leaf morphology in relation to leaf water status: a theory. *Ecology and Evolution* 10(3): 1510-1525. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.6004>
- Dvorak WS, R Hodge, E Kietzka, F Malan, F Osorio, K Stanger. 2000. *Pinus patula*. In Dvorak WS ed. *Conservation and testing of tropical and subtropical forest tree species by the CAMCORE cooperative*. Botha Hill, South Africa. Grow Graphics. p. 149-173.
- Fabián-Plesníková I, C Sáenz-Romero, J Cruz-de-León, M Martínez-Trujillo, M Sánchez-Vargas. 2020. Parámetros genéticos de caracteres de crecimiento en un ensayo de progenies de *Pinus oocarpa*. *Madera y Bosques* 26(3): 1-14. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2020.2632014>
- Falconer D, TF Mackay. 2006. Introducción a la genética cuantitativa. Zaragoza, España. Acribia. 469 p.
- Gómez-Cárdenas M, JJ Vargas-Hernández, A Velázquez-Martínez, C Rodríguez-Franco. 1998. Patrón de crecimiento anual del brote terminal en árboles jóvenes de *Pinus patula*. *Agrociencia* 32(4): 357-364. Consultado abril 2024. Disponible en: <https://www.agrociencia-colpos.org/index.php/agrociencia/article/view/1567/1567>
- Grossnickle S, J MacDonald. 2018. Why seedlings grow: influence of plant attributes. *New Forests* 49: 1-34. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-017-9606-4>
- Ishizuka W, K Ono, T Hara, S Goto. 2015. Influence of low- and high-elevation plant genomes on the regulation of autumn cold acclimation in *Abies sachalinensis*. *Frontiers in Plant Science* 6: 890. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00890>
- Körner C. 2016. When it gets cold, plant size matters – a comment on treeline. *Journal of Vegetation Science* 27: 6-7. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12366>
- Levitt J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. New York, United States. Academic Press. 497 p.
- Littell C, A Milliken, W Stroup, D Wolfinger. 1996. SAS System for Mixed Models. SAS. Cary, North Carolina, United States. SAS Institute Inc. 633 p.
- Mabaso F, H Ham, A Nel. 2019. Frost tolerance of various *Pinus* pure species and hybrids. *Southern Forests* 81(3): 273-280. DOI: <https://doi.org/10.2989/20702620.2019.1615212>
- Maseda P, R Fernández. 2016. Growth potential limits drought morphological plasticity in seedlings from six *Eucalyptus* provenances. *Tree Physiology* 36(2): 243-251. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv137>
- Matías L, P González-Díaz, A Jump. 2014. Larger investment in roots in southern range-edge populations of Scots pine is associated with increased growth and seedling resistance to extreme drought in response to simulated climate change. *Environmental and Experimental Botany* 105: 32-38. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.04.003>
- Mondino V, M Pastorino, L Gallo. 2019. Variación altitudinal de caracteres fenológicos y crecimiento inicial en condiciones controladas entre poblaciones de *Nothofagus pumilio* provenientes del Centro-Oeste de Chubut, Argentina. *Bosque* 40(1): 87-94. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002019000100087>

- Morales-González E, J López-Upton, JJ Vargas-Hernández, C Ramírez-Herrera, A Gil-Muñoz. 2013. Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36(2): 155-162. DOI: <http://dx.doi.org/10.35196/rfm.2013.2.155>
- Olmo M, B Lopez-Iglesias, R Villar. 2014. Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody tree species. Implications for a drier climate. *Plant Soil* 384: 113-129. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2178-6>
- Osakabe Y, K Osakabe, K Shinozaki, LS Tran. 2014. Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science* 5: 86. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>
- Perry JP. 1991. The Pines of Mexico and Central America. Oregon, United States. Timber Press. 231 p.
- Rodríguez-Zaccaro D, A Groover. 2019. Wood and water: how trees modify wood development to cope with drought. *Plants People Planet* 1(4): 346-355. DOI: <https://doi.org/10.1002/ppp3.29>
- Sáenz-Romero C, R Lindig-Cisneros, D Joyce, J Beaulieu, JB St. Clair, B Jaquish. 2016. Migración asistida de las poblaciones forestales para la adaptación de árboles ante el cambio climático. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente* 22(3): 303-323. DOI: <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2014.10.052>
- Salaya-Domínguez J, J López-Upton, JJ Vargas-Hernández. 2012. Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia* 46(5): 519-534. Consultado abril 2024. Disponible en: <https://www.redalyc.org/pdf/302/30223138009.pdf>
- SAS Institute Inc. 1998. SAS / STAT 9.0 User's Guide. Cary NC. SAS Institute Inc.
- Shelbourne C. 1972. Genotype-environment interaction: its study and its implications in forest tree improvement. In Proceedings of the IUFRO Genetics. SABRAO Joint Symposia. Tokyo, Japan. p. 1-28.
- Sorensen F, T White. 1988. Effect of natural inbreeding on variance structure in tests of wind-pollination Douglas-Fir progenies. *Forest Science* 34(1): 102-118. DOI: Consultado abril 2024. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/forestscience/34.1.102>
- Villar R, J Ruiz-Robledo, JL Quero, H Poorter, F Valladares, T Marañón. 2008. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. In Valladares F ed. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Madrid, España. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF. p. 193-230.
- Villar-Salvador P, M Uscola, DF Jacobs. 2015. The role of stored carbohydrates and nitrogen in the growth and stress tolerance of planted forest trees. *New Forests* 46: 813-839. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9499-z>
- Viveros-Viveros H, A Camarillo-Luna, C Sáenz-Romero, A Aparicio-Rentería. 2013. Variación altitudinal en caracteres morfológicos de *Pinus patula* en el estado de Oaxaca (México) y su uso en la zonificación. *Bosque* 34(2): 173-179. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002013000200006>
- White T, W Adams, D Neale. 2007. Forest Genetics. Oxford, Inglaterra. CAB International. 689 p.
- Yamada Y. 1962. Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. *The Japanese Journal of Genetics* 37(6): 498-509. DOI: <https://doi.org/10.1266/jjg.37.498>

Recibido: 01.02.23
Aceptado: 22.10.23