



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**“Tolerancia a bajas temperaturas en
individuos de cinco procedencias de
Abies religiosa (H. B. K.) Schl. et Cham.”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Bióloga

P R E S E N T A :

Melissa Camacho González

TUTOR

Dr. Héctor Mario Benavides Meza





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de Datos de Jurado

<p>1. Datos del alumno Camacho González Melissa 58 46 40 85 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 099067887</p>
<p>2. Datos del tutor Dr. Héctor Mario Benavides Meza</p>
<p>3. Datos del sinodal 1 M. en C. Beatriz González Hidalgo</p>
<p>4. Datos del sinodal 2 M. en C. Tomás Hernández Tejeda</p>
<p>5. Datos del sinodal 3 M. en C. Mireya Velázquez Paniagua</p>
<p>6. Datos del sinodal 4 Ing. Agr. Francisco Camacho Morfin</p>
<p>7. Datos del trabajo escrito Tolerancia a bajas temperaturas en individuos de cinco procedencias de <i>Abies religiosa</i> (H. B. K.) Schl. et Cham. 85 p 2009</p>

DEDICATORIA

A mis padres

Antonio Camacho González y Santa González Rosales

A la memoria de mi abuelo Antonio Camacho González

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al fondo sectorial CONAFOR-CONACYT que me hizo acreedora de una beca para la realización de esta tesis a través del proyecto 5759: “Introducción de procedencias para la restauración de los bosques en declinación del distrito federal. etapa 1: *Pinus hartwegii* y *Abies religiosa*”.

Se agradece al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias por las facilidades para la realización de esta tesis

A la Universidad Nacional Autónoma de México mi segunda casa

A mi tutor el Dr. Héctor Mario Benavides Meza por su dirección en este proyecto y por compartir su conocimiento conmigo

Al M. en C. Tomas Hernández Tejeda por su gran apoyo y amistad

A mis sinodales por su apoyo en la realización de este trabajo

M. en C. Beatriz González Hidalgo
M. en C. Mireya Velázquez Paniagua
Ing. Agr. Francisco Camacho Morfín

A mis padres Antonio Camacho González y Santa González Rosales gracias por cuidarme y guiarme, es por su gran esfuerzo y perseverancia que llegue hasta aquí

A mi hermano Adolfo Tonatihu Camacho González por su cariño, afecto y por compartir conmigo tantos momentos

A Victor Julian Beltran Castillo por su gran amor y nobleza, por estar a mi lado

A mis grandes amigos que me acompañaron en esta etapa de mi vida gracias:

Diana Tapia Carrillo, Yedith García Galvan, Yadira de los Santos García, Aaron Rodriguez Caballero, Tadeo Velazquez Caldela, Víctor Rizo Zárraga, Diana Garfias Paez, Deni Martinez Gama, Carla Camacho Camacho.

A mi abuelita Simona Rosales Silva por inculcarme el amor a las plantas

A Lidia Beltran Castillo, Ivan Jonathan Beltran Castillo, Alberto Miranda González y Deneb Beltran Castillo, por su apoyo y cariño

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
I. Características de <i>Abies religiosa</i> (H.B.K.) Schl. et Cham.	5
1.1 Etimología prehispánica	
1.2 Nombre común	
1.3 Taxonomía	
1.4 Sinonimia	
1.5 Árbol	
1.6 Fuste	
1.7 Raíces	
1.8 Corteza	
1.9 Hojas	
1.10 Yemas	
1.11 Ramas y ramillas	
1.12 Estróbilos masculinos	
1.13 Estróbilos femeninos	
1.14 Estróbilo	
1.15 Semillas	
1.16 Madera	
1.17 Usos	
II. Importancia	13
2.1 Importancia económica	
2.2 Importancia ecológica	
2.3 Educación ambiental	
2.4 Plantaciones	

III.	Ecología	15
3.1	Distribución natural	
3.2	Bosques de <i>Abies religiosa</i>	
3.3	Especies asociadas	
3.4	Suelos	
3.5	Fenología	
3.5.1	Fenología reproductiva y vegetativa	
3.6	Factores físicos y biológicos que afectan el crecimiento y la reproducción de la especie	
3.7	Declinación forestal	
IV.	Resistencia a factores adversos	22
4.1	Temperaturas extremas	
4.2	Sombra	
4.3	Tolerancia a bajas temperaturas	
4.4	Condiciones climáticas de <i>Abies religiosa</i>	
V.	Frío	24
5.1	Mecanismos de adaptación a las bajas temperaturas	
5.2	Mecanismo de activación de la latencia	
5.3	Variación de la susceptibilidad y temperaturas críticas para distintas especies	
5.4	Efectos de las bajas temperaturas	
5.5	Fortalecimiento (aclimatación)	
5.6	Daño por congelación y aclimatación a las heladas	
5.7	Sobreenfriamiento profundo y nucleación con hielo	
5.8	Daño por enfriamiento	
	Objetivos	33
	Hipotesis	
	Materiales y métodos	34
6.1	Procedencias	
6.2	Manejo en vivero	
6.2.1	Método de Pre-siembra	
6.2.2	Germinación	

6.3	Establecimiento de las plantulas juveniles para el experimento	
6.4	Construcción de bloques para el experimento y protecciones	
6.5	Colocación de las plántulas juveniles por procedencia dentro de las parcelas	
6.6	Dinámica para la obtención del material vegetativo	
6.7	Obtención de muestras y traslado a laboratorio	
6.8	Tratamientos	
6.9	Manejo de las muestras en laboratorio	
6.10	Apertura de yemas	
	Resultados	47
	Discusión	72
	Conclusiones	78
	Bibliografía	79

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Distribución de <i>Abies religiosa</i> (H.B.K.) Schl. et Cham. en México	16
2	Estratos en el bosque de <i>Abies religiosa</i>	18
3	Factores climáticos, que caracterizan mejor a la comunidad de <i>Abies religiosa</i> en el Valle de México	21
4	Procedencias utilizadas y sus datos geográficos de colecta	35
5	Número de repeticiones y cantidad de material vegetativo utilizado en cada tratamiento experimental	43
6	Valores de conductividad en yemas de <i>Abies religiosa</i>	47
7	Valores de conductividad en hojas para el tratamiento a -15° C	49
8	Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del primer muestreo en yemas de cinco procedencias de <i>Abies religiosa</i> sujetos a bajas temperaturas	52
8.1	Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del primer muestreo de yemas con respecto a la interacción entre tratamientos	52
8.2	Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del primer muestreo de yemas con respecto a la interacción entre procedencias	53
9	Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del segundo muestreo en yemas de cinco procedencias de <i>Abies religiosa</i> sujetos a bajas temperaturas	53
9.1	Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del segundo muestreo de yemas con respecto a la interacción entre tratamientos	54
9.2	Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del segundo muestreo en yemas con respecto a la interacción entre procedencias	54
10	Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del tercer muestreo en yemas de cinco procedencias de <i>Abies religiosa</i> sujetos a bajas temperaturas	55
10.1	Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del tercer muestreo de yemas con respecto a la interacción entre tratamientos	55
10.2	Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del tercer muestreo en yemas con respecto a la interacción entre procedencias	56
10.3	Escala de daño en yemas para los tratamientos de -5° C y -15° C por muestreo	57
10.4	Intensidad de daño por procedencia para el tratamiento a -15° C en yemas por muestreo	
11	Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del primer muestreo en hojas de cinco procedencias de <i>Abies religiosa</i> sujetos a bajas temperaturas	58

Cuadro		Página
11.1	Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del primer muestreo de hojas con respecto a la interacción entre tratamientos	59
11.2	Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del primer muestreo en hojas con respecto a la interacción entre procedencias	59
12	Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del segundo muestreo en hojas de cinco procedencias de <i>Abies religiosa</i> sujetos a bajas temperaturas	60
12.1	Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del segundo muestreo de hojas con respecto a la interacción entre tratamientos	60
12.2	Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del segundo muestreo en hojas con respecto a la interacción entre procedencias	61
13	Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del tercer muestreo en hojas de cinco procedencias de <i>Abies religiosa</i> sujetos a bajas temperaturas	61
13.1	Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del tercer muestreo de hojas con respecto a la interacción entre tratamientos	62
13.2	Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del tercer muestreo en hojas con respecto a la interacción entre procedencias	62
14	Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del cuarto muestreo en hojas de cinco procedencias de <i>Abies religiosa</i> sujetos a bajas temperaturas	63
14.1	Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del cuarto muestreo de hojas con respecto a la interacción entre tratamientos	64
14.2	Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del cuarto muestreo en hojas con respecto a la interacción entre procedencias	64
15	Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del quinto muestreo en hojas de cinco procedencias de <i>Abies religiosa</i> sujetos a bajas temperaturas	65
15.1	Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del quinto muestreo de hojas con respecto a la interacción entre tratamientos	66
15.2	Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de <i>Abies religiosa</i> del quinto muestreo en hojas con respecto a la interacción entre procedencias	66
15.3	Escala de daño en hojas para el tratamiento a -15°C por muestreo	67
15.4	Intensidad de daño por procedencia para el tratamiento a -15° C en hojas por muestreo	68

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Hojas de <i>Abies religiosa</i>	9
2	Yema y hojas lineares de <i>Abies religiosa</i>	9
3	Ramas y ramillas de <i>Abies religiosa</i>	10
4	Polen de <i>Abies religiosa</i> . Bráctea y escama del conillo	11
5	Estróbilo, escamas, brácteas y semillas de <i>Abies religiosa</i>	12
6	Distribución de <i>Abies religiosa</i> en la República Mexicana	17
7	Curvas de variación de la susceptibilidad a las heladas en tres especies forestales: <i>Picea abies</i> , <i>Larix kaempferi</i> , <i>Cupressus macrocarpa</i>	27
8	Elaboración de los bloques con madera	38
9	Distribución de los bloques de plántulas de oyamel en campo	39
10	Bloques de madera y unicel terminados	40
11	Aleatorización de las procedencias	41
12	Donde RC es la conductividad relativa y EC es la conductividad eléctrica	45
13	Promedios de conductividad en yemas para las cinco procedencias analizadas de <i>Abies religiosa</i>	48
14	Promedios de conductividad en hojas para las cinco procedencias analizadas de <i>Abies religiosa</i>	50
15	Comportamiento fenológico de yemas ubicados en individuos de cinco procedencias de <i>Abies religiosa</i>	69
16	Gráfica de la temperatura registrada por el colector de información ambiental Hobo en el sitio experimental	71

RESUMEN

En este trabajo se evaluó la tolerancia a bajas temperaturas de cinco procedencias de *Abies religiosa* ubicadas en la República Mexicana: Nevado de Colima, Col.; Cofre de Perote, Ver.; Nevado de Toluca, Méx.; Coatepec de Harinas, Méx.; y Milpa Alta, D.F. Se realizaron 3 muestreos para yemas (noviembre del 2006, enero y febrero del 2007) y 5 muestreos para hojas (noviembre y diciembre del 2006, enero, febrero y marzo del 2007). Se midieron las tasas de tolerancia a bajas temperaturas en dos tratamientos a -5°C y -15°C con la técnica de valoración de daño por frío la cual se basa en medidas de conductividad electrolítica y se registró la apertura de yemas (enero a abril del 2007). Se encontró un patrón relacionado con la altitud del sitio de origen para la apertura de yemas. En el tratamiento a -5°C los resultados de hojas y yemas fueron similares y no mostraron daños en ninguna procedencia. El tratamiento a -15°C causó daños tanto en hojas como en yemas; sin embargo, la intensidad del daño fue variable. En general la procedencia que nunca figuró como resistente fue Milpa Alta ya que siempre estuvo en los valores de la escala más bajos; en cambio, Coatepec de Harinas presento los valores más constantes y en todos los muestreos se mantuvo en una escala de resistencia muy alto; por lo que fue considerada como la mejor procedencia; también en cuanto a la apertura de yemas.

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de especies forestales con distribución natural a través de un gradiente altitudinal, tienden a diferenciarse genéticamente en caracteres cuantitativos como el patrón de elongación de la yema, resistencia a las heladas y sequía, con respuesta a diferentes intensidades de selección impuestas por el ambiente (Campbell, 1979; Benowicz *et al.*, 2001, citado por Hernández *et al.*, 2001, Oleksyn *et al.*, 2001, citado por Viveros, 2005).

La mayor parte de la información acerca de la cantidad y distribución de la variación genética natural en árboles forestales se origina de estudios de procedencia. En tales estudios se colectan las semillas de diversos orígenes geográficos o comunidades y se cultivan en una o más localidades en condiciones que hacen posible comparar el rendimiento relativo de cada fuente de semilla con las demás. La finalidad original de las pruebas de procedencia es identificar las fuentes superiores de las semillas para las necesidades de reforestación, pero en el proceso es mucho lo que se ha aprendido acerca de la evolución de muchas especies de árboles (Young, 1991).

Abies religiosa (H.B.K.) Schl. *et* Cham. es un abeto que se distribuye a través de las montañas del Centro y Sur de México y norte de Guatemala (Dallimore y Jakson, 1961). En México, se localiza en los rangos de 17°30' a 21°00' latitud N y 97° a 104° longitud W (Rzedowski, 1983).

Esta adaptado a climas templados subhúmedos con lluvias en invierno y en verano; en ambos casos la precipitación supera los 1000 mm anuales, la temperatura media oscila entre los 7° y los 15° C con máximas de 20° C y mínimas de -12° C (García, 1964; Madrigal, 1964; Köppen, 1948; Hernández, 1990). Se localiza en elevaciones de los 2700 a 3200 msnm, en suelos muy profundos con alto contenido de arena y menor cantidad de arcilla en el subsuelo, los suelos corresponden al tipo andosol (Gómez, 1989).

En los sitios de mayor altitud sobre el nivel del mar, las heladas son comunes durante diciembre y enero (Perry, 1991, citado por Viveros, 2005), lo que pudiera variar la respuesta a las bajas temperaturas de las distintas procedencias debido a las diferencias altitudinales y climáticas de su zona de distribución. Es una especie versátil, los rodales de *A. religiosa* se presentan puros en pequeños manchones y a veces mezclados principalmente con *Pinus montezumae* y *Pinus hartwegii* en alturas de 2800 a 3500 msnm (Martínez, 1963), aunque también ocurren *Quercus* sp., *Cupressus lindleyi*, *Alnus firmifolia*, *Pseudotsuga* sp., *Salix* sp. (Hernández, 1990; Madrigal 1967), *Arctostaphylos* sp. y *Arbutus* sp. (Manzanilla, 1974).

Las asociaciones de coníferas con las cuales forma ecotono *A. religiosa* en la cuenca son: asociación con *P. montezumae* en el límite altitudinal inferior, *P. pseudostrobus*, *P. rudis* y *C. lindleyi* en la parte altitudinal media y *P. hartwegii* que siempre limita el bosque de oyamel por la parte altitudinal superior (Madrigal, 1967).

A. religiosa es una especie de importancia económica pues es la especie mexicana más rica en celulosa y es empleada en la fabricación de papeles finos, elaboración de madera aserrada y labrada, postes, pilotes y durmientes de cortas dimensiones. También es utilizado como árbol de navidad debido a su elegante porte (Gómez, 2003). Su importancia ecológica presenta un interés particular como es la Reserva de la Biosfera de la Mariposa Monarca en los estados de Michoacán y México, ya que en su interior alberga a la población más importante de estas mariposas *Danaus plexippus* y del mundo.

El bosque de oyamel se considera como uno de los ecosistemas de mayor importancia para la conservación del fenómeno de hibernación de la mariposa monarca en México. Sin embargo, estos sitios están siendo perturbados y reducidos cada vez más por diferentes agentes como: pastoreo, tala inmoderada, incendios, contaminación atmosférica, entre otros, los que no permiten el proceso de regeneración de manera natural.

En México, desde hace más de 20 años se ha observado un aumento en la mortalidad del arbolado por diversos factores principalmente por el efecto de la contaminación atmosférica, un ejemplo de esta problemática es lo que ocurrió en el Parque Recreativo Desierto de los Leones ubicado al Sur del Distrito Federal, cuya vegetación está constituida principalmente por *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii*, donde se han presentado altos índices de mortalidad de arbolado adulto en algunas áreas del parque y lo más preocupante es el hecho de que la regeneración natural en especial de estas especies, es escasa en unas áreas y nula en otras (Bauer y Hernández, 1986).

El problema de los efectos directos de la contaminación ambiental como factor primario influyen en la reproducción de las plantas al inhibir en mayor o menor grado la fotosíntesis y a la vez ocasionar cambios en la distribución de los metabolitos; además, los eventos críticos en los ciclos reproductivos pueden afectarse directamente por la exposición a los contaminantes atmosféricos, principalmente el ozono el cual puede causar una reducción en la viabilidad del polen (Benoit *et al.*, 1983 citado por Hernández *et al.*, 2001) lo que repercute de forma directa en la competencia entre los granos de polen sobre el estilo, lo que da como resultado una reducción en la variación de los genotipos de la próxima generación. Smith (1981) aseguró que la reproducción sexual en las especies forestales es muy importante para mantener su flexibilidad genética y la persistencia de la mayoría de las especies en comunidades forestales naturales.

La reforestación de los bosques de oyamel del Valle de México es inminente, sin embargo es necesario un amplio estudio de procedencias que permita identificar la mejor semilla que garantice una mejor sobrevivencia de la especie.

ANTECEDENTES



MELISSA CAMACHO GONZÁLEZ

I. Características de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham.

1.1 Etimología prehispánica

La denominación de religiosa se debe a que las ramas eran y son empleadas como adorno en ceremonias religiosas y sacras debido a que sus ramillas están dispuestas en forma de cruz. En Otomí se le designan con el nombre de Bansu (Garduño, 1944) y en Nahuatl es conocido como Acxoyatl, Jocolotl y Oyamel (Manzanilla, 1974).

1.2 Nombre común

A. religiosa en castellano recibe diferentes nombres comunes que son: pina-bete, abeto y los castellanizados jalocote y oyamel, habiéndose generalizado en mayor proporción este último (Garduño, 1944; Ortega San Vicente, 1962; Vázquez *et al.*, 1962; Vargas, 1978; Hernández, 1979). El nombre en inglés es “Sacred fir” y en Alemán “Heilige tanne” (Manzanilla, 1974).

1.3 Taxonomía

Abies religiosa (H.B.K.) Schl. et Cham. taxonómicamente está ubicado en las siguientes categorías:

Reino: Plantae

División: Pinophyta

Clase: Pinopsida

Orden: Pinales

Familia: Pinaceae

Género: *Abies*

Especie: *A. religiosa*

1.4 Sinonimia

Fue descrito por primera vez en 1803 por Humboldt y Bonpland como *A. religiosa*, posteriormente en 1817 como *Pinus religiosa* por los mismos autores y Kunth. El nombre actual de *Abies religiosa*, fue validado por Schlechtendal y Chamiso en 1830. Según Martínez se le pudo encontrar con las sinonimias:

Abies religiosa H.B.K. Schl. et Cham. (Linnaea V, 77 (1830).

Pinus religiosa H.B.K. (Nov. Gen. et Sp. Plant. II, 4 (1817).

Pinus hirtella H.B.K. (Nov. Gen. et Sp. Plant. II, 4 (1817).

Picea religiosa Loudon (Arb. Brit. IV. 2349 (1838).

Picea hirtella Loudon (Arb. Brit. IV. 2349 (1838).

Abies religiosa Lindley ex Gordon (Pinetum 153 (1858).

Abies birtella Lindley (Penny Cyd. 1.31 (1833).

Picea glaucescens Gordon (Pinetum pág. 149 (1858).

Picea religiosa glaucescens Gordon (Pinetum pag. 213 (1875).

1.5 Árbol

A. religiosa es uno de los árboles mexicanos de más elegante porte, alcanza por lo general de 35 a 45 m de altura, a veces hasta 50 ó 60 m, de 0.40 a 1.80 m de diámetro; con las ramas verticiladas y extendidas, que se acortan gradualmente formando una copa piramidal o cónica (Madrigal, 1967; Manzanilla, 1974).

1.6 Fuste

El tronco de *A. religiosa* es monopódico y erecto (Manzanilla, 1974).

1.7 Raíces

Está constituido de una raíz primaria de tipo pivotante que se entierra de forma vertical y tiene origen en la radícula del embrión; eje principal del sistema radical. Las raíces laterales o secundarias son más gruesas y se originan del periciclo de la raíz primaria, profundizan con poca inclinación en relación con la principal. De este nivel del periciclo para abajo nacen otras muchas raíces pero siempre son más delgadas (Moreno, 1984). La longitud total de las raíces, es mayor de 5 m y su profundidad alcanza más de 2.5 m. Este tipo de raíz obedece en gran parte a las propiedades físicas del suelo (Madrigal, 1967).

1.8 Corteza

La corteza externa es de color café-rojizo, grisácea; con pequeñas placas irregulares de 1 a 5 mm de grosor; corteza interna de color rojizo y de 6 a 7 mm de grosor. En los árboles jóvenes es lisa y tiene muchos conductos resiníferos llenos de trementina (resina aromática con propiedades balsámicas), en los adultos es áspera y agrietada, dividida en placas irregulares (Martínez, 1963; Manzanilla 1974; Gómez, 2003).

1.9 Hojas

Las hojas de *A. religiosa* son alternas, dispuestas en espirales, lineares, o algo falcadas, subdísticas, torcidas en la base; con el ápice por lo común agudo y córneo, rara vez obtuso y redondeados, tiene una hendidura longitudinal en la cara superior que se desvanece cerca del ápice y una cresta saliente en la inferior. Son de color verde oscuro brillante en la superficie superior, muy glaucas en la inferior (Figura 1). Miden de 20 a 30 mm, rara vez hasta 35 mm más comúnmente alrededor de 25 mm de largo por 1.5 mm de ancho (Martínez, 1963; Madrigal, 1967; Liu, 1979; Gómez, 2003).

1.10 Yemas

Las yemas en *A. religiosa* son en forma ovoide u oval cargadas de resina, situadas lateralmente, de unos 6 a 10 mm, de color amarillento como se observa en la Figura 2, siempre protegidas por brácteas delgadas (Martínez, 1963).



Figura 1.- Hojas de *Abies religiosa* (Tomado de Martínez, 1963).

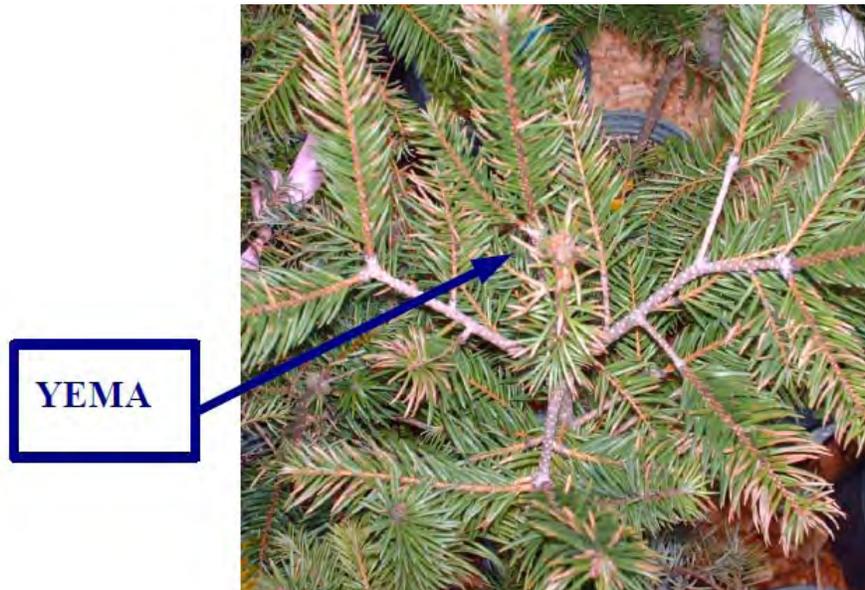


Figura 2.- Yema y hojas lineares de *Abies religiosa*.

1.11 Ramas y ramillas

Las ramas de *A. religiosa* comienzan a poca altura, su ramificación es de tipo monopodial ya que se desarrollan alrededor de un eje principal, comúnmente opuestas en cruz, de color que varía de castaño oscuro a moreno violáceo (Figura 3), más o menos hirsutas, rara vez glabra (Liu, 1979), sobre todo cuando son jóvenes y en algunos casos con tricomas muy densos (Martínez, 1963; Manzani-lla, 1974; Gómez, 2003).



Figura 3.- Ramas y ramillas de *Abies religiosa*.

1.12 Estróbilos masculinos

Los estróbilos masculinos del oyamel, se producen en la parte inferior del árbol, permanecen en botón hasta la primavera siguiente. Son numerosos, desarrollándose en la cara inferior de las ramillas (Liu, 1979). Son oblongas y romas, de 12 a 14 mm de largo por unos 5 mm de ancho, de aspecto granujiento y de color violáceo carmín, protegido cuando tiernas por abundante resina. El limbo es ancho y convexo, lleva dos sacos con granos de polen, los cuales tienen dos vejigas aeríferas (Vázquez, 1962, Martínez, 1963;). El grano de polen (Figura 4), contiene de dos a tres células protaliales (Gómez, 2003).

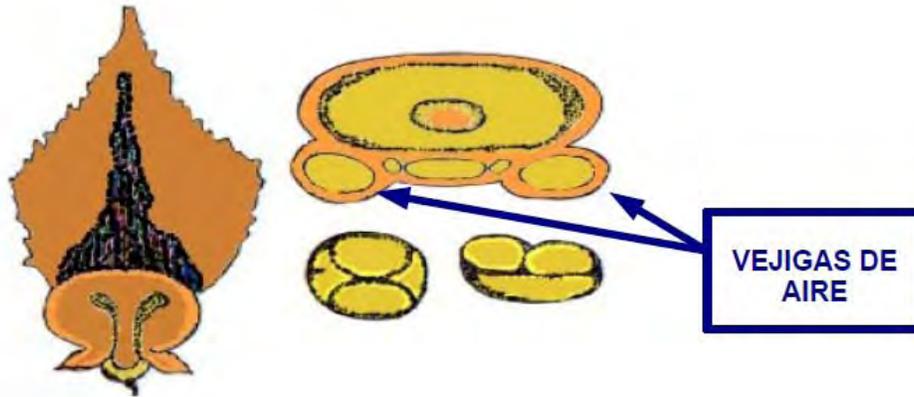


Figura 4.- Polen de *Abies religiosa*. Bráctea y escama del conillo (Tomado de Martínez, 1963).

1.13 Estróbilos femeninos

Los estróbilos femeninos de *A. religiosa*, se observan en la misma época que los estróbilos masculinos, pero en las ramillas más altas, hacia la cima del árbol, al grado de que por lo común son inaccesibles (Martínez, 1963; Gómez, 2003).

1.14 Estróbilo

Los estróbilos del oyamel son erguidos, cilíndricos y oblongos, romos, rara vez cortamente oblongos, resinosos, casi sésiles o con pedúnculo de 5 a 9 mm; su color es violáceo cuando tiernos y violáceo después, miden de 10 a 16 cm de largo por 4 a 6 cm de ancho. Se presentan solitarios, pero aproximados, por lo cual dan la apariencia de agrupados. Maduran en el mismo año, en los meses de agosto y septiembre. Consta de un eje leñoso, cilíndrico-agudo, persistente en la ramilla y sobre el cual están dispuestas las escamas, que se desprenden en la madurez (Figura 5). Escamas uniformes de 28 a 35 mm de ancho por 18 a 25 mm de largo, con el ápice redondeado y entero y los bordes laterales denticulados. La fecundación se lleva a cabo en noviembre y a finales de diciembre se da la diseminación natural por degradación de los estróbilos, y se continua hasta marzo del siguiente año (Gómez, 2003).



Figura 5.- Estróbilo, escamas, brácteas y semillas de *Abies religiosa* (Tomado de Martínez, 1963).

1.15 Semillas

La semilla de oyamel es angulosa, cuneado-oblonga, aguda en la base, comprimida de unos 9 a 10mm, por unos 5 mm de ancho, lisa y de color castaño brillante, con vesículas llenas de un líquido balsámico, de olor penetrante y de sabor amargo. Las hojas cotiledonares son 6 (Gómez, 2003).

1.16 Madera

Las características físicas y mecánicas más importantes de la madera son: albura de color rojizo, duramen amarillo con tinte café claro, no tiene olor ni sabor, de textura mediana, grano derecho, veteado suave. Los anillos de crecimiento son concéntricos, con gran variedad de color y grosor, la madera de verano es de color café claro y menos gruesa que la de primavera, que es más clara.

Se presentan aproximadamente dos anillos de crecimiento por centímetro y la transición es gradual entre las dos maderas de cada anillo (Madrigal, 1964; Manzanilla, 1974).

1.17 Usos

La madera es moderadamente ligera y relativamente blanda, por lo que su uso no es recomendable cuando se requiere una madera dura y fuerte, pero su carencia de olor y peso ligero la hacen apropiada para la obtención de pulpa para papel. Además de ser utilizada como combustible en leña y carbón (especialmente la corteza de los árboles viejos), la madera de oyamel se emplea también para la obtención de pilotes, postes para líneas de transmisión, vigas, morillos, fajillas, postes para cerca y durmientes. Es susceptible de usarse también para la obtención de tablillas de persianas, tablillas para lápices, construcción tosca de puertas, marcos y techos interiores. Es común que los campesinos utilicen la corteza de los árboles viejos para hacer carbón, aunque en ocasiones también emplean la madera como leña combustible y más a menudo para hacer morillos o tejamanil, para construir casas. También es utilizado como árbol de Navidad y sus ramas para hacer adornos (Madrigal, 1964; Manzanilla, 1974).

II. Importancia

2.1 Importancia económica

En México se encuentran varias especies de árboles de Navidad sin presentar inferioridad en la calidad con respecto a las especies importadas como *A. religiosa*, *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* sin, *Pseudotsuga macrolepis*, *Pinus cembroides* y *Pinus alepensis*. En el caso de *A. religiosa*, debidamente cultivado y aún en estado silvestre tiene porte y presentación bastante aceptable por lo que se puede introducir fácilmente en el mercado (Elizalde del Castillo, 1979).

En México la especie maderable más rica en celulosa es *A. religiosa*, en cuyos tallos jóvenes (de 20 a 40 años de edad) contiene hasta el 75 % de tejidos celulósicos y este a su vez, tiene el mayor porcentaje de celulosa alfa que se emplea en la fabricación de papeles finos. Tiene los mayores precios en el mercado debido a la tendencia de esta industria a aprovechar los árboles relativamente jóvenes con tejidos flojos, húmedos y poco lignificados, carentes de olor, pobres en leñosas y esencialmente ricos en celulosa (Garduño, 1944).

2.2 Importancia ecológica

El bosque de oyamel dentro del Eje Neovolcánico Transversal presenta un tipo de formación forestal que es considerada como parte de la Reserva Especial de la Biósfera de la Mariposa Monarca en los Estados de Michoacán y México. En su interior alberga a la población invernante de mariposas monarca *Danaus plexipus*, más importante del país y del mundo (Gómez, 2003).

Es por ello que estos ecosistemas han atraído durante las últimas décadas la atención de naturalistas, científicos y exploradores producto de la belleza de sus paisajes, hábitat y especies (Rzedowski, 1983).

La importancia del oyamel, en las diversas cuencas de captación también es grande, pues en estos bosques se registran altas precipitaciones y por las características de la cobertura de los diferentes estratos de la comunidad y las propiedades físicas del suelo, permiten una eficiente absorción y retención del agua de lluvia (Madrigal, 1964). El bosque de oyamel es uno de los pulmones principales del Distrito Federal una de las ciudades más grandes del mundo.

Sin embargo, desde hace aproximadamente 30 años se ha observado una declinación de este bosque, lo cual es preocupante debido a su enorme importancia (Bauer y Hernández, 1989).

Los casos más graves de muerte del arbolado se han presentado en el Valle de México, tal es el caso del Parque Cultural y Recreativo Desierto de los Leones ubicado al Sur, el cual presenta altos índices de muerte y aunque se observan distintos tipos de síntomas como pérdidas de hojas y ramas, necrosis foliar, clorosis y descortezamiento, el problema se atribuye principalmente al efecto de la contaminación del aire (Saavedra *et al.*, 2003).

2.3 Educación ambiental

Abies religiosa es una especie de interés estético-recreativo y para la protección de la fauna silvestre, es especialmente importante en los Parque Nacionales; Cumbres del Ajusco, Desierto de los Leones, ambos en el Distrito Federal, El Chico en Hidalgo e Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla en el Estado de México, que juntos suman en total 6, 556 hectáreas (Gómez, 2003).

Estos lugares, además de su atractivo por los monumentos y por los eventos históricos que allí acontecieron, son visitados continuamente por su belleza escénica, debido a que gran parte de los extensos bosques que cubren esta zona son de oyamel (Madrigal, 1964).

2.4 Plantaciones

Las plantaciones en la Cuenca son pocas y se localizan en dos sitios, los más importantes son el que se encuentra en la Venta, D. F., en las inmediaciones del Desierto de los Leones la cual fue realizada en 1918, con una superficie total en plantación de 280 ha. La segunda zona importante es la de San Rafael, Estado de México, en la falda occidental del Iztaccíhuatl a los 2 800 msnm (Madrigal, 1964).

III. Ecología

3.1 Distribución natural.

La distribución geográfica de *A. religiosa*, es a través de las montañas del Centro y Sur de México y Norte de Guatemala (Dallimore y Jakson, 1961). En México, se localiza en los rangos de 17°30' a 21°00' latitud N y 97° a 104° longitud W. En un rango altitudinal que va de los 2,500 a los 3,600 msnm, correspondiendo los estados de Hidalgo, Veracruz, Michoacán, Jalisco, México, Morelos, Guerrero, Puebla, Tlaxcala, Distrito Federal y en Oaxaca (Martínez, 1963). En el Cuadro 1 se muestran las localidades en donde se distribuye.

Cuadro 1.- Distribución de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl et Cham. en México.

Estado	Altitud (msnm)	Localidad
Estado de México	2800-3500	Centro del Papayo en Río Frio, Huixquilucan, Popocatepetl, Parque Nacional Izta-Popo, Sierra de las Cruces, La Marquesa, Nevado de Toluca, Temascaltepec, El Oro y Santa María Mazarla cerca de Amecameca.
Distrito Federal	3000-3100	El Guarda, hacia el Ajusco, Desierto de los Leones, Cuajimalpa y en la parte alta de la Cañada de Contreras.
Hidalgo		Omitlan en Real del Monte, El Chico y Xochicoatlán.
Puebla		Santa Catarina, Cuilotepec en las faldas del Popocatepetl y Atlixco.
Veracruz	3000-3500	Faldas del Pico de Orizaba y Cofre de Perote.
Michoacán	3000	Centro de la Magdalena y Campanario en Anganguero, Cerro Grande en Pamatácuaro, Nahuatzén en Paracho y Cerro del Tejocote, cerca de Zacapu.
Jalisco		Los Mazos en Tuxpan y Volcán de Colima.
Morelos		Zempoala.
Guerrero		Entre Mazatlán y Chilpancingo.

Como se observa en la Figura 6 la distribución de los bosques de *Abies* en México es en extremo dispersa y se presenta en forma de manchones aislados, muchos de ellos restringidos a cerros, laderas o cañadas, los puntos rojos en la figura muestran las zonas de distribución de este tipo de bosque.

Las áreas continuas de mayor extensión se presentan en las serranías del Eje Neovolcánico Transversal, en donde *Abies religiosa* se encuentra ampliamente distribuido, sobre todo en aquellas laderas sombreadas y húmedas, con pendientes más o menos fuertes, así como en barrancas y hondonadas con alta humedad en el suelo y en el aire.

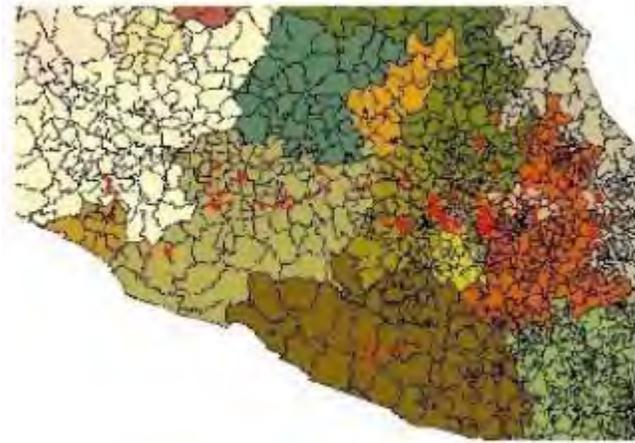


Figura 6.- Distribución de *Abies religiosa* en la República Mexicana.

3.2 Bosque de *Abies religiosa*.

Aun cuando no cubren grandes superficies de terreno, los bosques de *Abies* sobresalen entre el conjunto de las comunidades vegetales dominadas por coníferas. Tal hecho se debe principalmente a las particulares condiciones ecológicas en que se desarrollan y de cuya existencia son indicadores. Destacan así mismo por su belleza y majestuosidad (Rzedowski, 1983).

Para el Distrito Federal, la distribución de *A. religiosa* está bien definida por su medio geográfico. La escasa extensión natural de este bosque dentro de la República Mexicana, encuentra en las serranías del Distrito Federal un hábitat que le favorece para construir amplias e importantes masas forestales. Su medio original lo establecen límites altitudinales que varían en rangos pequeños de acuerdo a características locales del terreno cuyo conjunto crea microhábitats; sin embargo los niveles para el óptimo desarrollo de *Abies* se encuentran entre las cotas de 2700 a 3200 msnm situación común que domina en la Sierra de las Cruces, Ajusco y Chichinautzin, en la cual el factor altimétrico se asocia al edáfico y climático para derivar un medio ecológico constituido por una topografía fuerte con declives escarpados, donde priva un clima frío y húmedo, el sustrato lo forman suelos profundos bien desarrollados que soportan los núcleos más densos de Oyamel (Madrigal, 1967).

La masa de *A. religiosa* se ha considerado como la etapa clímax de una sucesión primaria del tipo xerosere, en que la secuencia es de pioneras intolerantes, seguida de especies semitolerantes y finalmente el oyamel como tolerante, por su adaptación genética y fisiológica a las características del microclima (May, 2001).

De acuerdo con (May, 2001), en cuanto a su estructura se pueden identificar 5 estratos en el bosque de *Abies religiosa*, (Cuadro 2).

Cuadro 2.- Estratos en el bosque de *Abies religiosa*.

Estructura	Cobertura (%)	Altura (m)
1. Rasante o muscinal	60-95	0.5
2. Herbáceo	30-90	1.5
3. Arbustivo	30-90	5
4. Arbóreo inferior	3-10	15
5. Arbóreo superior	30-70	40

3.3 Especies asociadas

Los rodales de *A. religiosa* se presentan puros en pequeños manchones y a veces mezclados principalmente con *P. montezumae* y *P. hartwegii* en alturas de 2800 a 3500 msnm (Martínez, 1963), aunque también ocurren *Quercus* sp., *C. lindley*, *Alnus firmifolia*, *Pseudotsuga* sp., *Salix* sp, *Arctostaphylos* sp., y *Arbutus* sp., (Manzanilla, 1974).

Las asociaciones de coníferas con las cuales forma ecotono la comunidad de *A. religiosa* en la Cuenca del Valle de México son: la asociación de *P. montezumae* en el límite altitudinal inferior, *P. pseudostrobus*, *P. radis* y *C. lindleyi* en la parte altitudinal media y *P. hartwegii* que siempre limita al bosque de oyamel por la parte altitudinal superior (Madrigal, 1964).

3.4 Suelos

Los suelos en los que se desarrolla *A. religiosa* son muy profundos con alto contenido de arena y menor cantidad de arcilla en el subsuelo, los suelos corresponden generalmente al tipo andosol, lo cual implica suelos derivados de cenizas volcánicas con alto contenido de materia orgánica, profundos, bien drenados y con alta capacidad higroscópica, ligeramente ácidos y contenido regular de minerales amorfos, como los alofános, que limitan la disponibilidad de fósforo asimilable. Sin embargo no son privativos de este tipo de suelos, ya que también están reportados en suelos de tipo cambisol (Anaya, 1962; Melo y López, 1993).

3.5 Fenología

Con muy pequeñas diferencias, de acuerdo con el adelantó o retraso estacional de los diversos factores del clima, el ciclo fenológico de *Abies religiosa* se completa en un periodo de dos años, tanto en sus fases vegetativa y de floración, como de fructificación (Manzanilla, 1974).

3.5.1 Fenología reproductiva y vegetativa. El oyamel es una especie monoica, en la cual se presentan los órganos masculinos y femeninos simultáneamente con yemas vegetativas desde el mes de diciembre, los primeros continúan su desarrollo para alcanzar la madurez en los meses de marzo y abril, que es cuando se efectúa la polinización. Una vez efectuada ésta, se desprenden los amentos masculinos, los cuales se encuentran prácticamente en todo árbol en las ramillas laterales, lo que no sucede con las inflorescencias femeninas, las cuales se forman en la parte terminal aunque a veces también en las ramas inferiores. Las yemas de ambos tipos cuando son tiernas, tienen un color ligeramente violáceo y están cubiertas y protegidas por abundante resina.

Los conillos una vez fecundados alcanzan su madurez, cuando ya poseen semillas viables, a partir del mes de noviembre del mismo año de la fecundación y a fines de diciembre, empieza la diseminación natural de aquellas con la desintegración de los conos, que se continúa hasta marzo del año siguiente. Esta desintegración es favorecida de manera notable, por la alternancia de lluvias ligeras seguidas de una fuerte insolación.

Simultáneamente con la maduración de los conos las yemas vegetativas continúan su desarrollo y alcanzan su máximo en los meses de agosto y septiembre aproximadamente. Al llegar a este punto o poco antes, comienzan a desprenderse las hojas viejas desde fines de junio, sobre todo las ramillas de dos o más años anteriores y en mucho menor grado las del año precedente. La caída de las hojas ocurre tanto en individuos jóvenes como adultos y antes de desprenderse adquieren una coloración café ligeramente rojiza.

Las fases de reproducción y crecimiento vegetativo simultáneas, son seguidas por una fase vegetativa solamente, se inicia tan luego como el oyamel empieza a dispersar la semilla. Los nuevos brotes son similares a los que se desarrollan en la fase mixta, de color violáceo en un principio y verde tierno después. Esta fase se presenta anualmente, tanto en árboles adultos como en los jóvenes que no han fructificado nunca antes.

El crecimiento y desarrollo de estos nuevos brotes, es estimulado con el advenimiento de la temporada de lluvias, es cuándo alcanzan su máximo. A esta fase vegetativa le sigue otra similar y va acompañada con la de reproducción, apareciendo las inflorescencias principalmente en las ramillas más recientes (Manzanilla, 1974).

3.6 Factores físicos y biológicos que afectan el crecimiento y la reproducción de la especie

Los factores del medio ambiente parecen influir más en la comunidad de *A. religiosa* son la altitud y el relieve, en función de los cuales varían los factores climáticos, además del factor suelo. Entre los primeros se encuentran fundamentalmente la temperatura, la precipitación y la humedad relativa (Cuadro 3).

Los factores físicos y biológicos que afectan principalmente el bosque de *Abies* son: fuego, viento, insectos, insectos que se alimentan de conos y semillas, insectos defoliadores, deficiencias nutrimentales, insectos descortezadores, hongos del suelo y follaje, sobrepastoreo, contaminación ambiental y plantas epífitas.

Cuadro 3.- Factores climáticos, que caracterizan mejor a la comunidad de *Abies religiosa* en el Valle de México. (Madrigal, 1967)

Temperatura	Parámetros
Temperatura media	0.5°C a 13.0°C
Temperatura máxima extrema	25.°C a 30.0°C
Temperatura máxima media	17.0°C a 20.0°C
Temperatura mínima extrema	-7.5°C a -11°C
Temperatura mínima media	3.0°C a 5.0°C
Oscilación diaria de la temperatura en grados C°	13.0°C a 16.0°C
Precipitación total	1,000mm a 1,400mm
Precipitación / evaporación	800 mm a 1,400 mm
Días con lluvias apreciables	0.75 al .5
Días con heladas	100 a 145
Días con nevada	60 a 95
Días despejados	0 a 1
Días nublados	120 a 225
Días con niebla	65 a 200
Días con granizo	12 a 55
Días con rocío	0 a 10
Vientos dominantes	1 a 135
Días con tempestad eléctrica	C, N, SW 0 a 30

3.7 Declinación forestal

La declinación forestal en México se empieza a considerar como tal a partir de que se detectan los primeros síntomas en el Desierto de los Leones, D. F. a inicios de los años 80 (Bauer y Hernández-Tejeda, 1989). Varios han sido los estudios realizados tratando de comprender el fenómeno, así como determinar las causas del mismo. Actualmente, son varios los autores que coinciden en que las causas son múltiples, incluyendo: la contaminación ambiental, las plagas y enfermedades, la extracción excesiva de agua, falta de manejo forestal, así como los procesos forestales de cambio de vegetación y cambio en el uso de suelo. Sin embargo, también concuerdan en que al menos una de estas causas puede ser primaria, señalando como tal a la contaminación ambiental proveniente de la Ciudad de México.

Diversos estudios hechos en el Desierto de los Leones concluyeron que la contaminación ambiental, en especial el ozono, es el responsable de la pérdida de vigor y demás síntomas que muestran los oyameles; los autores mencionan que los otros factores antes mencionados parecen ser secundarios, pero seguramente contribuyen a acelerar el proceso de declinación del bosque de oyamel (Hernández-Tejeda, *et al.*, 2001; Gómez, 2003).

IV. Resistencia a factores adversos

4.1 Temperaturas extremas

La temperatura y la luz, parecen tener pocas fluctuaciones dentro del bosque de oyamel en relación con otras comunidades de coníferas, lo cual se deriva en la gran cobertura de sus estratos.

4.2 Sombra

Para su germinación y desarrollo en las primeras etapas requiere de una relativa cantidad de sombra y una vez bien establecidos, pueden prescindir de ella (Madrigal, 1964; Gómez, 2003).

4.3 Tolerancia a bajas temperaturas

En el caso de *A. religiosa* no existe ningún trabajo anterior a este en donde se documente sobre su respuesta a las bajas temperaturas, sin embargo, es innegable que dicha especie ha desarrollado un mecanismo de tolerancia a este factor.

4.4 Condiciones climáticas de *Abies religiosa*

En general en cuanto a sus exigencias climáticas el bosque de *Abies* constituye una unidad relativamente bien definida, pues requieren para su desarrollo de condiciones de humedad más bien elevada. La precipitación media anual es por lo común superior a 1000 mm, distribuida en 100 o más días con lluvia apreciable. Ordinariamente, el número de meses secos no es mayor de cuatro.

Las nevadas se presentan casi todos los años hacia el límite altitudinal superior de la comunidad, pero a 2500 msnm pueden faltar por completo. Las temperaturas medias anuales varían de 7 a 15° C, si se toman en cuenta los límites altitudinales habituales del bosque, pero en algunos sitios pueden ser aparentemente del orden de 20° C. Aunque las mínimas rara vez son inferiores a -12° C, el promedio anual de días con helada es superior a 60 y estas pueden presentarse de septiembre a marzo a niveles inferiores y en cualquier mes del año más arriba de 3000 msnm de altitud (Rzedowski, 1983).

La oscilación diurna de la temperatura tiene un promedio anual de 11 a 16° C. La fórmula climática correspondiente a la gran mayoría a los bosques de *Abies* en México es (Cw) templado con invierno seco poco riguroso y lluvias en verano (García, 1964).

En el caso de la Cuenca del Valle de México se presentan grandes variaciones climáticas, debidas principalmente a la altitud y el relieve y así mientras que en la parte Sur el clima es templado-húmedo y la vegetación exuberante, en la parte Central y el Norte se encuentran zonas templado-secas, que contrastan también con las cimas de las altas montañas cubiertas de nieves persistentes (Madrigal, 1964).

La precipitación es muy variable en cantidad y en su distribución, concentrándose durante el verano de junio a octubre el 75 % aproximadamente de la precipitación total anual. La estación seca queda comprendida de noviembre a mayo. Las mayores precipitaciones totales se registran en los macizos montañosos, aumentando gradualmente desde la parte baja hasta cierto límite no determinado aún, concentrándose durante el verano, de junio a octubre, el 75 % aproximadamente de la precipitación total anual. La estación seca queda comprendida de noviembre a mayo (Madrigal, 1964).

Las mayores precipitaciones totales se registran en los macizos montañosos, aumentado gradualmente desde la parte baja hasta cierto límite no determinado aún, pero que bien podría corresponder con la franja donde se localizan los bosques de oyamel.

La niebla y el rocío son muy frecuentes y persistentes en las áreas boscosas, las nevadas son casi desconocidas en la parte baja y media de la Cuenca lo que no ocurre en las cimas de las montañas más altas. La humedad relativa en la parte baja, tiene valores medios que varían de 45 % en el mes de marzo a 76 % en septiembre y la media anual es de 61 % (Rzedowski, 1983).

Las variaciones estacionales de la temperatura son de poca consideración, con temperatura media anual en la parte baja de aproximadamente 16° C y temperaturas extremas de 33 y 7° C, siendo el mes más frío enero y mayo el más caliente. La parte Norte es más extremosa, con valores de 38 y 13° C, mientras en las partes altas, próximas al bosque de oyamel de la región Sur, Suroeste de la Cuenca, las temperaturas medias anuales son más bajas, de alrededor de 11° C con máximas y mínimas extremas del orden de 26 y -9° C respectivamente (Madrigal, 1964). Las oscilaciones diurnas alcanzan valores elevados, debido al aire enrarecido en función de la altitud (Ramírez, 1989) y posiblemente también debido a la sequedad del mismo.

Las heladas se presentan de octubre a marzo en la parte baja, aunque este periodo suele prolongarse hasta abril (Ramírez, 1989), seguramente en la parte montañosa más alta es más frecuente.

Los vientos dominantes son los NW durante la estación seca de invierno y en la estación cálida húmeda. De acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1964) a la Cuenca de México le corresponde un clima templado subhúmedo con lluvias en verano: C (w²)(w)(b¹).

V. Frío

5.1 Mecanismos de adaptación a las bajas temperaturas

Levitt (1980) distingue dos tipos de mecanismos a cualquier factor de estrés dado. En la evitación, el organismo responde reduciendo de alguna manera el impacto del factor de estrés. Por ejemplo, una planta de desierto puede evitar el suelo seco alargando sus raíces hasta alcanzar el nivel freático.

Por otra parte, si la planta desarrolla tolerancia, simplemente tolera o resiste al ambiente adverso en este caso las especies utilizan como estrategia la latencia en invierno en respuesta a los días cortos y temperaturas frías. Heide (1974) estudió el Abeto noruego (*Picea abies*) y a diferencia de los árboles austriacos (47° de latitud), que dejaron de elongarse en lapsos diarios de 15 h o menos, los árboles del Norte de Noruega (64° latitud), lo hicieron cuando la duración del día fue de 21 h o menos. Sin embargo, ambos dejaron de crecer mucho antes de las heladas aniquiladoras. Estas especies están bien adaptadas a los ambientes en que se presentan de manera natural.

En el caso de *A. religiosa* la respuesta a las bajas temperaturas es la tolerancia al igual que las especies anteriores a través de la latencia en invierno.

5.2 Mecanismo de activación de la latencia

La retención del agua acelera con frecuencia el desarrollo de la latencia, tal como lo hace la restricción de nutrientes minerales, en particular el nitrógeno. La latencia es muy importante para las especies las cuales llegan a la latencia antes de que se presenten las temperaturas elevadas y la sequía en los trópicos o en climas secos. También se sabe que la latencia se presenta en respuesta a una duración variable del día y a una temperatura variable del suelo. La verdadera latencia es precedida por una latencia parcial de la yema y puede revertirse con facilidad mediante temperaturas moderadas y días largos (o luz continua). Sin embargo, los intentos por inducir un crecimiento activo fracasan gradualmente y es entonces cuando la planta llega a la verdadera latencia la cual requiere de tratamientos especiales para tener éxito (Vegis, 1964).

La morfología es importante en los fenómenos de latencia. En general, una yema latente tiene internudos muy reducidos y hojas especialmente modificadas conocidas como escamas de la yema. Estas escamas impiden la desecación, aíslan brevemente contra pérdida de calor y restringen el movimiento del oxígeno al meristemo que está debajo; además también pueden responder a la luz del ambiente y realizar otras funciones. En cierto sentido las escamas de la yema son análogas a la cubierta de la semilla. No se conocen los factores hormonales implicados en la latencia, pero en árboles es posible que el ácido abscísico está vinculado a la respuesta (Walton, 1980).

5.3 Variación de la susceptibilidad y temperaturas críticas para distintas especies

Las plantas nativas a menudo sufren menos las consecuencias de las heladas mientras que las introducidas que han sido forzadas por el hombre a desarrollar fuera de su ambiente original son bastante dañadas. Muchas plantas herbáceas cumplen todo su ciclo evolutivo en el periodo libre de heladas, el cuál es diferente según la ubicación de las distintas áreas de cultivo. Por ello el largo ciclo de las variedades de especies aptas debe de estar de acuerdo también con la longitud de ese periodo sin temperaturas bajo cero.

Según (Levitt, 1980) la planta de semilla, al menos en las anuales de invierno, es al germinar muy susceptible, haciéndose algo más resistente en las primeras etapas de desarrollo para ceder nuevamente cuando se agotan los nutrientes seminales en el caso de poseer pocas reservas; luego por efectos de la fotosíntesis, llegan a un segundo máximo de resistencia que se mantiene hasta iniciarse la floración en que decrece nuevamente.

En las plantas leñosas, que pueden tolerar temperaturas más bajas que el grupo anterior, están dotadas de mayor resistencia, cuya razón no está bien establecida. Son resistentes a las heladas de primavera, según Peace (1962), *Cupressus macrocarpa* y *Pinus silvestris* muy susceptibles, *Larix kaempferi*, *Abies grandis*, *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pseudotsuga taxifolia*, *Tsuga heterophylla* y *Thuja plicata*. La resistencia de una planta leñosa aumenta en otoño hasta alcanzar un máximo en invierno y luego decrece en primavera hasta llegar a un mínimo en verano como muestra la Figura 7.

De acuerdo a este mismo autor “la proporción, la ubicación en el tiempo y la extensión de esta variación anual de la susceptibilidad difiere para las distintas especies, para las variedades y procedencias de dichas especies y aun para los individuos dentro de una misma procedencia”. Así se explican las diferencias de comportamiento que pueden ocurrir entre los distintos individuos de una plantación cuando se produce una helada crítica.

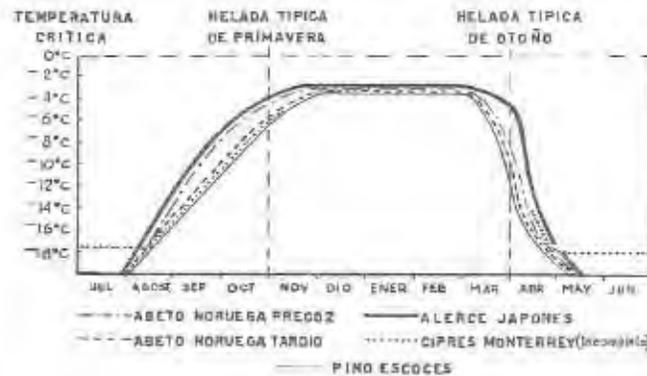


Figura 7.- Curvas de variación de la susceptibilidad a las heladas en tres especies forestales: *Picea abies*, *Larix kaempferi*, *Cupressus macrocarpa*. Tomada de Peace (1962).

Turesson (1922), llamo ecofenos a las plantas con composición genética semejante que presentan diferentes orígenes en distintos ambientes. También encontró diferencias genéticas en muestras tomadas en diferentes zonas de distribución de una especie y a estos representantes genéticos distintos de la población los llamo ecotipos. Esta variación puede explicarse debido a que una especie o individuo puede ser de brotación primaveral temprana o tardía y así ser más susceptible o más resistente a las heladas de dicha estación. En otoño las distintas especies de individuos pueden entrar en reposo temprana o tardíamente siendo, en este último caso, más frecuentemente dañadas por las primeras heladas del año.

Algunos ejemplos de esta variación ocurren en *Picea abies* que eleva rápidamente la susceptibilidad primaveral y vuelve a su resistencia invernal temprano en otoño. Hay dos tipos de esta especie, una de ellas es de brotación primaveral más tardía y por lo tanto más resistente en esa época. Así se explica que una fuerte helada temprana puede dañar más a alguna especie que a otra. Los procesos reproductivos son relativamente lentos, lo cual hace que la rapidez de flujo de genes dentro de un acervo de genes sea bastante lento, aunque las presiones climáticas sobre una población varían, dependiendo de la ubicación. Por lo tanto, podríamos esperar que la composición genética de una población variase a través de ésta y más aun en diferentes procedencias.

5.4 Efectos de las bajas temperaturas

La productividad de los ecosistemas de todo el mundo esta más limitada por el agua que por cualquier otro factor del ambiente, sin embargo las bajas temperaturas limitan más la distribución de las plantas.

Es de esperarse que una planta muera a consecuencia de la expansión, que el agua sufre al congelarse y por la subsecuente ruptura de las paredes celulares y de otras partes de la anatomía. Sin embargo, los cuidadosos estudios realizados durante las décadas del siglo XIX mostraron que cuando las plantas se congelan en realidad se contraen, en lugar de expandirse. Esto se debe a que se forman cristales de hielo en los espacios aéreos extracelulares. Además, aunque esta presente, el hielo casi nunca se observa en las células vivas de los tejidos que se congelaron de manera natural.

No existe otro daño causado a las células además del trastorno que se observa. No hay ruptura de paredes celulares, ni de membranas celulares, pero si existen muchas pruebas de que las membranas se dañaron durante el descongelamiento (Steponkus, 1984). Sin embargo con un rápido enfriamiento del tejido realizado en el laboratorio por ejemplo (de 0.3 a 5°C min⁻¹), se forma hielo en el interior de las células y los componentes celulares sufren daño.

Enfriamientos tan rápidos como éste se presentan en la naturaleza. Los tejidos aclimatados de *Thuja occidentalis* son capaces de aguantar temperaturas de hasta -85° C cuando la temperatura baja con lentitud pero el follaje que se encuentra del lado sur se daña cuando la temperatura baja 10° C por minuto y de 2° C a -8° C. Estos cambios duplicados en el laboratorio, también dañan a las plantas.

Los mismos síntomas de daño no se pudieron duplicar mediante ninguna forma de desecación, por lo que se concluyo que las quemaduras de invierno se deben a la rápida caída de la temperatura (White y Weiser, 1964). Por otra parte (Sakai y Larcher 1987, citados por Salisbury y Ross, 1994), pusieron en duda la conclusión que afirmaba que el congelamiento intracelular es la causa de la aparición de ciertas enfermedades causadas por el sol que se manifiestan como quemaduras sobre la parte de los troncos que dan al Sur y al Suroeste.

Afirmaron que el daño se presenta comúnmente a principios o a finales del invierno, antes de que haya oportunidad para que se desarrolle alguna resistencia o después de que esta haya comenzado a desaparecer.

Es común que los cristales de hielo comiencen a formarse en los espacios extracelulares y que el agua que hay en las células se salga al difundirse y se condense en las crecientes masas de hielo, las cuales pueden crecer hasta alcanzar varias miles de veces el tamaño de una célula individual. La célula actúa como un sistema osmótico y como la concentración osmótica del interior aumenta a medida que el agua se difunde hacia el exterior del plasmalema, la célula se deshidrata. Cuando estos cristales se funden en las plantas que son resistentes al frío, el agua regresa a las células y estas reinician su metabolismo. En las plantas que no están aclimatadas, puede ocurrir algún daño en las membranas y otros componentes celulares, por eso es que el metabolismo no puede reiniciarse y el agua no vuelve a entrar íntegramente a las células (Salisbury y Ross, 1994).

5.5 Fortalecimiento (aclimatación)

Las plantas pueden aclimatarse a varios factores de estrés. Como se menciono anteriormente puede ser desarrollando una tolerancia (fortalecimiento) contra el factor estrés que produjo el cambio y por lo común también contra otros factores de tensión.

Es característico que la resistencia o fortalecimiento al frío se desarrolle cuando se expone al organismo a temperaturas relativamente bajas (5° C, por ejemplo) durante varios días. En ocasiones se requieren temperaturas de hasta -3° a -10° C para lograr una aclimatación máxima (Sakai y Weiser, 1973 citados por Salisbury y Ross, 1994). Para algunas especies los días cortos también estimulan la aclimatación y hay indicios de que el estímulo pase del tejido de la hoja a los tallos. El desarrollo de la resistencia al frío es un proceso metabólico que requiere de una fuente de energía. Al parecer la luz y la fotosíntesis la proporcionan. Los factores como niveles elevados de nitrógeno en el suelo, la poda, la irrigación etc., estimulan un crecimiento más rápido pero inhiben la aclimatación. Por lo general, las plantas que crecen más lentamente o que no crecen son más resistentes a la contaminación del aire en parte porque sus estomas están cerrados.

5.6 Daño por congelación y aclimatación a las heladas

La resistencia a las heladas se basa en la tolerancia a la formación del hielo extracelular y por consiguiente, a la deshidratación severa, o la evitación del congelamiento, en especial al sobreenfriamiento. Aunque se ha observado que existen varias diferencias significativas en el protoplasma entre las plantas resistentes y las sensibles, la mayor parte de los estudios se han enfocado en los solutos compatibles (crioprotectores en este contexto y se discuten a continuación) o en las alteraciones de los diversos sistemas de membranas de la célula, conjuntamente con la ordenación de proteínas que se asocian con estas membranas (Guy y Haskell, 1987 citados por Salisbury y Ross, 1994). Es evidente que en la mayoría de las especies, el estrés por congelamiento inhibe la fotosíntesis después del descongelamiento y que las reacciones fotosintéticas de las membranas tilacoideas resulten perjudicadas.

5.7 Sobreenfriamiento profundo y nucleación con hielo

El agua que hay en los tejidos del xilema de la mayoría de las especies de árboles frutales y de bosques, así como de muchos brotes latentes no se congela hasta que la temperatura baja hasta casi -40°C (la más baja que se ha registrado es de -47°C). A este fenómeno se le conoce como sobreenfriamiento profundo. Es relativamente improbable que la nucleación con hielo ocurra en volúmenes de agua casi tan pequeños como una célula vegetal. El agua puede enfriarse a -38°C y al parecer, el agua con solutos de células de xilema aclimatadas actúa como si fueran gotitas de agua, ya que las células del xilema se aíslan entre sí por los espacios aéreos, por las paredes celulares secas y por el plasmalema.

El tejido del xilema en la mayor parte de las maderas duras es demasiado rígido y demasiado impermeable al agua como para permitir la formación de estos cristales. Cuando se presenta el congelamiento, las células parenquimáticas de los radios del xilema mueren, la madera se oscurece y se decolora y los vasos se llenan de obstrucciones viscosas. Los organismos que pudren la madera invaden a estos árboles dañados, los cuales muchas veces mueren. Estas especies no crecen en donde las temperaturas de invierno caen por debajo de -40°C . El proceso de sobreenfriamiento establece este límite, el cual resulta ser el débil lazo para la supervivencia de la planta.

Las plantas leñosas muy resistentes (abedul, alisos, álamo tembloroso, sauces), nativas de los bosques boreales del Hemisferio Norte, no sufren sobreenfriamiento profundo. Se presenta el congelamiento extracelular, pero las células son extremadamente tolerantes a la deshidratación del protoplasma. A medida que se forma el hielo, este extrae agua de las células hasta agotarla, pero el agua de la hidratación (agua confinada) se elimina. Estas plantas leñosas (lo cual es característico de las maderas blandas) latentes resistentes al invierno pueden sobrevivir con facilidad a los -196° C de nitrógeno líquido. Cuando estas plantas crecen pueden morir a -3° C. Así pues el fortalecimiento al frío es mucho más interesante que el fortalecimiento contra la sequía o la sal (Salisbury y Ross, 1994).

5.8 Daño por enfriamiento

Se han propuesto muchos mecanismos para explicar el daño que produce el enfriamiento y puesto que perturba todos los procesos metabólicos y fisiológicos de las plantas, sería inútil buscar una sola reacción que fuera la causante del daño. Sin embargo, es posible que ya se haya identificado tal respuesta única (Graham y Patterson, 1982; Lyons, 1973 citados por Salisbury y Ross, 1994).

A medida que se disminuye la temperatura de plantas que son sensibles al enfriamiento, los lípidos de las membranas celulares se solidifican (cristalizan), a una temperatura crítica que está determinada por la proporción que se guarda entre los ácidos grasos saturados y los insaturados.

Esta temperatura crítica causada en la fase de transición que convierte el líquido en cristales resulta ser equivalente de la temperatura que causa el daño generado por el enfriamiento. Desarrollar la tolerancia a las temperaturas de enfriamiento en plantas sensibles a este involucra cambios en la mencionada proporción. El aumento de la proporción de ácidos grasos insaturados de la cantidad de esteroides grasos insaturados o de la cantidad de esteroides provoca que la membrana siga funcionando a temperaturas bajas.

El modelo de lípidos muestra que la membrana normalmente se encuentra en una condición líquida cristalina. En este estado, sus enzimas poseen una actividad óptima y con ello, su permeabilidad se encuentra bajo control.

Cuando se está por debajo de la temperatura crítica, la membrana aparece en un estado de gel sólido. Este cambio de estado debe originar una contracción que causa fracturas o canales que dan como resultado un incremento en la permeabilidad. Este podría ser el origen de la perturbación que se observa en los balances del soluto (la salida de iones y otros solutos de las células u organelos que fueron dañados por el enfriamiento; también del trastorno causado en el transporte de protones.

También se podría transformar a la actividad enzimática, dando lugar a desproporciones en los sistemas enzimáticos que no están delimitados por membranas. De este modo, podría esperarse que se acumulen metabolitos como los que se producen durante la glucólisis, ya que los sistemas enzimáticos de las mitocondrias no podrían actuar sobre ellos. De hecho, tal acumulación de productos intermedios de la glucólisis ya se ha observado.

Se ha dicho que puede formarse un poco de ATP por la importancia que las membranas tienen en su formación y porque no hay balance entre las mitocondrias y los sistemas glucolíticos. Es probable que eventos similares tengan lugar entre el cloroplasto y el citoplasma que lo rodea.

En 1990, Kasamo estudio las ATPasas presentes en el plasmalema y en el tonoplasto de células de arroz, (*Oryza sativa*). Sin lugar a dudas la actividad de las ATPasas dependía del estado que las membranas presentaban cuando la temperatura las afectaba. (Neuner y Larcher, 1990) utilizaron “in vivo” técnicas de fluorescencia de clorofila para detectar las diferencias que pudiera haber en la susceptibilidad al enfriamiento en dos cultivos de soya y nuevamente se encontró que las membranas fotosintéticas estaban involucradas.

Si la temperatura se eleva lo suficientemente rápido, las membranas regresan al estado líquido-cristalino porque esta fase de transición es completamente reversible y la célula se recupera. Sin embargo, si se deja que los metabolitos se acumulen y que los solutos se escapen en grandes cantidades, las células sufren daños o mueren.

Algunas variedades cultivadas son más sensibles al enfriamiento que otras, a pesar de que las proporciones de ácidos grasos sean las mismas. Estas diferencias son causadas por la distinta sensibilidad que se tiene a los metabolitos acumulados, más que a los efectos iniciales que se observan en las membranas.

Muchas veces los efectos del enfriamiento pueden evitarse si los tejidos se exponen a temperaturas elevadas durante los breves intervalos de tiempo que hay entre los periodos de enfriamiento, siempre y cuando el enfriamiento inicial no haya sido demasiado prolongado. Siguiendo los términos de nuestra hipótesis, esto podría dar lugar al metabolismo de los metabolitos que se acumulan, de modo que no se permite que se presenten niveles tóxicos (Salisbury y Ross, 1994).

En síntesis, estos autores están de acuerdo con la hipótesis de la membrana de lípidos (con proteínas asociadas) que sostiene que el enfriamiento causa daño, de modo que la idea básica puede incluso ampliarse para lograr, por lo menos, una comprensión parcial en relación con el fortalecimiento o la resistencia a las heladas (Harvey *et al.*, 1982; Steponkus, 1984).

Sin embargo, todavía quedan problemas por resolver, como la falta de correlación entre la composición de lípidos y la sensibilidad del enfriamiento (Salisbury y Ross, 1994).

OBJETIVOS

- Determinar si existe un posible patrón de variación en la tolerancia a bajas temperaturas en individuos de cinco procedencias de *Abies religiosa*.
- Observar la respuesta fenológica en apertura de yemas de *Abies religiosa*.

HIPÓTESIS

- Si las variaciones morfológicas y fisiológicas que presentan las especies de extensos rangos de distribución geográfica permiten explicar su adaptación a diferentes condiciones geográficas, entonces la amplia distribución de *Abies religiosa* a través del eje Neovolcánico puede estar relacionada con una variación en la tolerancia a bajas temperaturas entre procedencias.
- Ho: No existe variación en la tolerancia a bajas temperaturas entre procedencias de *Abies religiosa*.

MATERIALES Y METODOS



Foto: Vicente Victor Eslava Castillo

MELISSA CAMACHO GONZÁLEZ

6.1 Procedencias

En el Cuadro 4 se observan las cinco procedencias estudiadas, así como los datos geográficos de los lugares en donde se colectó la semilla. Para la realización de este trabajo se utilizaron 50 plantas por cada procedencia, por lo que, el total de plantas empleadas fue de 250.

Cuadro 4.- Procedencias utilizadas y sus datos geográficos de colecta.

Procedencias	Clave	Altitud (msnm)	Ubicación Lat. N	Ubicación Long. O
Coatepec de Harinas, Estado de México	CH	2 260	19° 00' 00"	99° 48' 00"
Milpa Alta, Distrito Federal	MA	2 500	19° 29' 00"	99° 16' 00"
Cofre de Perote, Veracruz	CP	3 000	19° 31' 398"	97° 09' 00"
Nevado de Colima, Colima	NC	3 380	19° 35' 171"	103° 35' 92"
Nevado de Toluca, Estado de México	NT	4 690	19° 13' 00"	99° 50' 00"

6.2 Manejo en vivero

Una vez colectada la semilla se transportó al vivero de San Luis Tlaxialtenco de la Secretaría del Medio Ambiente del Gobierno del Distrito Federal, en la Delegación Xochimilco, para su germinación. Lo anterior obedeció a que gran parte de la planta se transplantaría en el Desierto de los Leones, por lo que los responsables del proyecto optaron por utilizar la metodología establecida por el vivero.

6.2.1 Método de pre-siembra. Antes de la siembra, se procesó la semilla, empezando por el desalado con una máquina especial y después se separó por tamaños con ayuda de tres cribas, para posteriormente colocarlas en una sopladora la cual separó las semillas viables de la basura y semillas vanas.

También se realizó un control de calidad a los lotes para evaluar su porcentaje de humedad, porcentaje de pureza, número de semillas por kilogramo. Además, se realizaron pruebas de germinación y viabilidad.

La preparación de la semilla para siembra inició con el proceso de desinfección con cloro al 0.6 %, seguido de una imbibición por un tiempo determinado y posteriormente la eliminación de exceso de agua y embolsado en plástico para llegar por último a la aplicación de fungicida (Tirano), horas antes de ser enviada a la siembra en un almácigo, la cual se realizó el 28 y 29 de junio del 2004.

Para el desarrollo de las plántulas se utilizó un sustrato que contenía peat moss, agrolita y vermiculita, en una proporción de 50:20:30, con aplicaciones de fertilizante Multicote en cantidades de 3.5 Kg/m³ de sustrato.

Dicho fertilizante contenía nitrógeno, fósforo y potasio. Se aplicaba cada ocho meses en promedio y estaba diluido en el agua de riego. Así mismo, se les aplicó Micromax, con el fin de proporcionar micronutrientes básicos.

6.2.2 Germinación. Una vez realizada la siembra en almácigo, la germinación se presentó de 3 a 4 semanas después y del 30 de julio al 3 de agosto del 2004 se trasplantaron las plántulas a charolas de plástico rígido de 40 cavidades de 93 cm³ cada una. Posteriormente, se llevaron al invernadero del vivero donde se regaron por aspersión periódica.

Un año después, el 28 de julio del 2005, la planta se trasplantó a envases de plástico de 2.5 litros en el mismo sustrato y se continuó con las rutinas de riego y fertilización previamente descritas.

6.3 Establecimiento de las plántulas juveniles para el experimento

Al momento de establecer las plántulas juveniles de las diferentes procedencias en el sitio experimental, ya contaban con dos años y medio de edad desde su producción en el vivero de San Luis Tlaxiatemalco.

Las plántulas juveniles se transportaron, en septiembre del 2006, para el desarrollo del trabajo al pueblo de Santo Tomas Ajusco, ubicado al Sur de la Ciudad de México, Delegación Tlalpan, que forma parte de la Sierra del Chichinautzin, que constituye el límite Sur de la Cuenca de México.

El Ajusco ocupa una franja altitudinal que va de los 2 800 hasta los 3 937 msnm (Pico del Águila). De acuerdo con las variaciones locales de la altitud y del relieve, es posible distinguir dos zonas climatológicas en esta zona (Benítez, 1986).

- A. Una zona templada con verano fresco y largo con lluvias en esta misma estación. Comprende áreas que fluctúan entre los 2 800 y los 3 500 msnm.
- B. Una zona también templada con lluvias de verano, pero con el verano frío y corto que comprende a las áreas que están por encima de los 3 500 msnm. En esta zona es frecuente que haya nevadas invernales.

Este sitio se eligió para el desarrollo del experimento ya que los niveles óptimos de *Abies* se encuentran entre las cotas de 2 700 a 3 200 msnm, situación común que domina en la Sierra de las Cruces, Ajusco, Chichinautzin y en el cual la altimetría se asocia con factores ambientales, edáficos y climáticos para derivar en un medio ecológico donde priva un clima frío y húmedo, en tanto que al sustrato lo forman suelos profundos bien desarrollados que soportan los núcleos más densos de Oyamel (Madrigal, 1967).

Por lo que este sitio proporcionó las condiciones óptimas para el desarrollo del experimento.

6.4 Construcción de bloques para el experimento y protecciones

Con el fin de proteger las plántulas, permitir su movilización y mantener un orden, se elaboraron 5 bloques con tableros de madera de 60 cm x 1.55 m y en cada uno de éstos se montaron 50 contenedores con alambre galvanizado calibre 20 (Figura 8).



Figura 8.- Elaboración de los bloques con madera.

Una vez montados los tableros, se procedió a fijarlos en la tierra y se distribuyeron a lo largo del predio con 40 cm de distancia entre cada uno aproximadamente (Figura 9).



Figura 9.- Distribución de los bloques de plántulas de oyamel en campo.

Las partes laterales se protegieron con paredes de unicel de (100 cm largo x 25 cm de altura x 5 cm de ancho), se relleno la estructura con aserrín y viruta, se pusieron tapas de unicel (2 cm de ancho), con la finalidad de cuidar las raíces de alguna posible helada (Figura 10).



Figura 10.- Bloques de madera y unicyl terminados.

Para el desarrollo del experimento se registró la temperatura con un aparato colector de información ambiental que realizó registros automáticos cada hora (Data logger, Hobo H8).

6.5 Colocación de las plántulas juveniles por procedencia dentro de las parcelas

Se realizaron 5 bloques y en cada uno se colocaron 10 árboles por procedencia.

En total se utilizaron 50 árboles por cada una y en conjunto 250 (Figura 11).

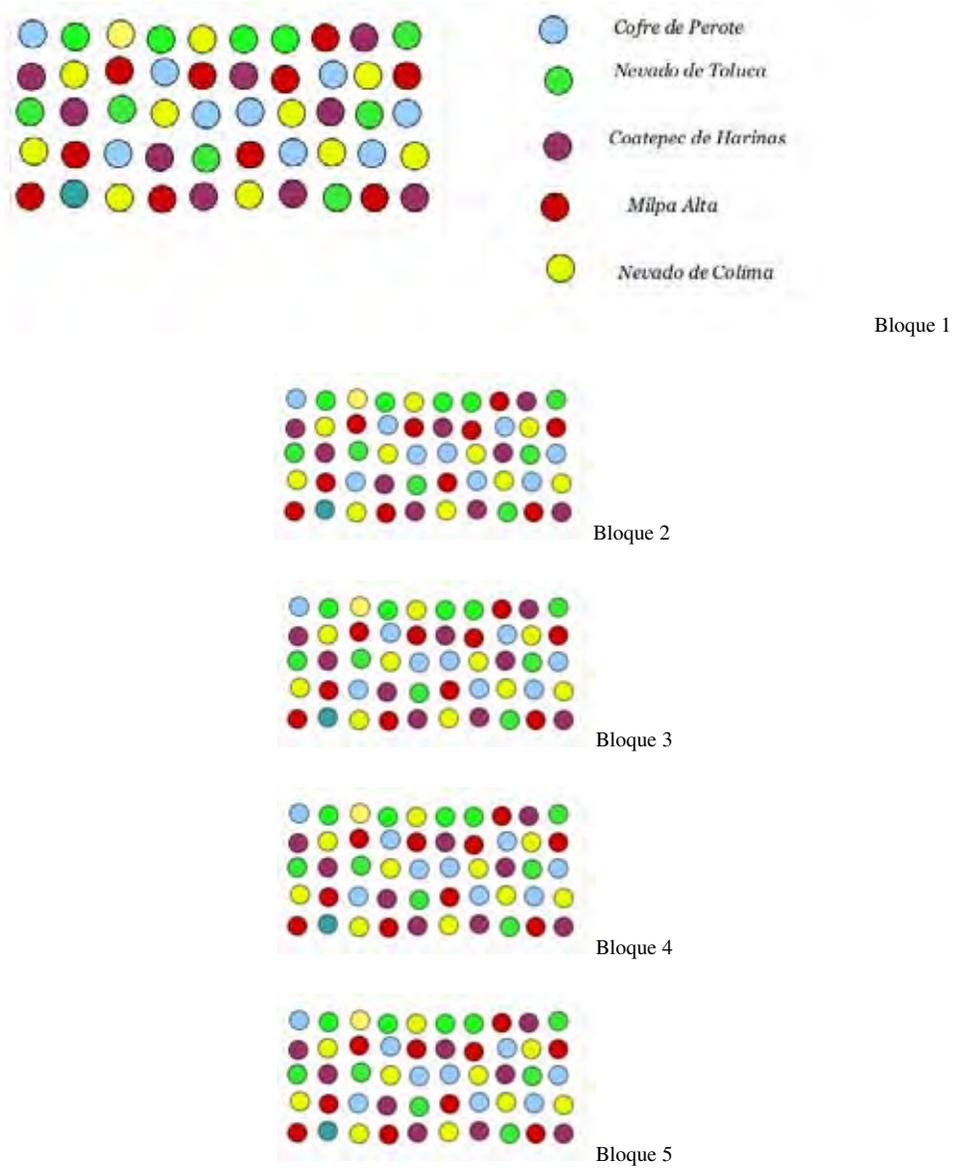


Figura 11.- Aleatorización de las procedencias

Los individuos se rotaron de lugar cada 15 días para homogeneizar las condiciones dentro de la parcela. El riego de las plántulas se realizó 2 veces por semana al inicio de la estación invernal, pero a la entrada de la estación de primavera el riego fue cada tercer día; pues con el incremento de temperatura así lo requirió.

6.6 Dinámica para la obtención del material vegetativo

Las muestras se tomaron a finales del otoño, en invierno, y principios de primavera del 2006-2007, con el fin de representar las estaciones en las que las temperaturas son más bajas.

Se colectaron hojas y yemas, tomándose el primer y segundo verticilo en cada muestreo.

6.7 Obtención de muestras y traslado a laboratorio

Para el desarrollo del experimento de acuerdo a la metodología de DeHayes *et al.*, (1990), se tomaron muestras al azar de hojas y yemas para la aplicación de tratamientos de temperatura bajo estudio.

A las plantas seleccionadas se les cortó tanto sus yemas foliares como sus hojas; dicho corte se realizó con un bisturí y unas pinzas de laboratorio para hacer un corte fino del material vegetativo. Por cada procedencia se tomaron 15 gr de hojas y 4 gr de yemas. Dicho peso se determinó con una balanza electrónica portátil (marca OHAUS, modelo SC6010), con el fin de tener la misma cantidad de material vegetativo y reducir la variación.

Cada muestra de cada procedencia se colocó por separado en bolsas de plástico que se podían cerrar y etiquetar, las cuales contenían papel filtro remojado con agua desionizada. Las bolsas con las muestras fueron colocadas en una hielera con una capa de hielo en la base y otro encima, para su traslado al Laboratorio de Germoplasma del CENID-COMEF/ INIFAP.

6.8 Tratamientos

Como se observa en el Cuadro 5, se presentan los tratamientos aplicados a las muestras de cada procedencia.

Cuadro 5.- Número de repeticiones y cantidad de material vegetativo utilizado en cada tratamiento experimental.

	Número de repeticiones por cada procedencia	Contenido vegetativo por repetición (gr)
HOJAS		
Testigo	5	1
-5°C	5	1
-15°C	5	1
YEMAS		
Testigo	4	0.3
-5°C	4	0.3
-15°C	4	0.3

Se realizaron 3 muestreos para yemas (noviembre del 2006, enero y febrero del 2007) y 5 muestreos para hojas (noviembre y diciembre del 2006, enero, febrero y marzo del 2007). Esto debido a la disponibilidad del material vegetativo con que se contó y el número de repeticiones que se hicieron.

6.9 Manejo de las muestras en laboratorio

Una vez en laboratorio se procedió de acuerdo a la metodología de Glerum (1985), usando la técnica de valoración de daño por frío, basado en el método de conductividad electrolítica, el cual se ajustó por la disponibilidad de material vegetativo.

La metodología utilizada consta de las fases siguientes:

Fase 1. Tanto para el testigo como para los diferentes tratamientos se dividieron las muestras en 4 submuestras de 0.3 gr cada una para yemas y 5 submuestras de 1 gr para hojas.

Fase 2. Las muestras que sirvieron como testigo se colocaron en tubos de ensaye con 40 ml de agua desionizada en hojas y 15 ml en yemas y se dejaron reposar en un cuarto a temperatura ambiente (20-25° C) durante la noche. Las muestras se mantuvieron sumergidas todo el tiempo, en lo cual se utilizó papel aluminio para evitar que flotarían y con el mismo papel se taparon los tubos, con la finalidad de no perder agua por la evaporación.

Fase 3. Después del tiempo de reposo, los tubos que contenían el material testigo se agitaron y se les midió la conductividad con un conductivímetro (Conductronic, PC18). Esta lectura se consideró como la EC testigo.

Fase 4. Una vez medida la conductividad a los tubos, se les colocó un tapón para tubo de ensaye y un recubrimiento de papel aluminio, así como una liga que sujetó el aluminio para mantener sellados los tubos y ponerlos en una autoclave horizontal (marca Consolidated, modelo L7) a 1.5 atm de presión durante 15 minutos, con lo que se eliminó el tejido activo.

Fase 5. Las muestras de tejido celular ya no activo se dejaron toda la noche a temperatura ambiente.

Fase 6. Al siguiente día se agitaron los tubos después de haber reposado toda la noche y se les midió la conductividad que se considera como la lectura EC testigo muerto.

Después se aplicó la fórmula siguiente (Figura 12), para obtener la conductividad relativa de la muestra testigo.

$$Rc\ Testigo = \frac{Ec\ Testigo}{Ec\ Testigo\ Muerto} * 100$$

Figura 12. Donde RC es la conductividad relativa y EC es la conductividad eléctrica.

Este valor es la proporción de los contenidos electrolíticos de la muestra total y se utilizó para comparar el daño por congelamiento en los otros tratamientos.

Fase 7. Las muestras en los tratamientos de bajas temperaturas fueron introducidas en tubos de ensaye sin agua y se colocaron en un refrigerador a una temperatura de 5° C por una hora con la finalidad de equilibrarlas. Después cada hora se fue disminuyendo la temperatura 5° C hasta llegar a - 5° C y -15° C respectivamente.

Fase 8. Una vez que se llegó a la temperatura esperada, las muestras fueron removidas y se dejaron descongelar lentamente durante toda la noche.

Fase 9. Las muestras fueron sumergidas en 40 ml de agua desionizada para hojas y 15 ml para yemas; se taparon y se dejaron a temperatura ambiente durante toda la noche, para obtener las lecturas con el conductivímetro de la electrólisis al día siguiente.

Fase 10. Una vez que se midió la conductividad, los tratamientos fueron bien tapados y sometidos a la autoclave (como en el caso del testigo), para posteriormente dejarlos reposar a temperatura ambiente durante toda la noche.

Fase 11. Al siguiente día se agitaron los tubos con los tratamientos y se midió la conductividad del tejido muerto a causa de las bajas temperaturas. La conductividad relativa de las muestras congeladas se obtiene aplicando la siguiente fórmula:

$$RC_{Congelado} = \frac{EC_{Congelado}}{EC_{CongeladoMuerto}} * 100$$

La tolerancia al frío o a las bajas temperaturas se expresa usando el Índice de Daño (It) El cual es calculado sobre un porcentaje base como:

$$It = \frac{RC_{Congelado} - RC_{Testigo}}{1 - \frac{RC_{Testigo}}{100}}$$

Donde:

It es una expresión de la cantidad de lesiones causada por las bajas temperaturas. Cuando el It es alto la tolerancia a temperaturas bajas es menor y cuando el It es bajo la tolerancia a temperaturas bajas es mayor.

6.10 Apertura de yemas

Dentro de la parcela se dejaron 15 individuos al azar por cada procedencia, los cuales no se tomaron en cuenta para la toma de muestras, debido a que en éstos se registró la apertura de yemas.

La primera observación se realizó el 6 de septiembre del 2006 y cada quince días se llevó a cabo, hasta el momento de las primeras aperturas de yema (21 de febrero del 2007). De esa fecha en adelante la observación del desarrollo de las yemas se realizó cada semana hasta contabilizar el 100 % de apertura de yemas en todas las procedencias (16 de abril del 2007).

RESULTADOS

Los resultados obtenidos en yemas y hojas están con base al promedio de conductividad que se registró en cada muestreo. En el caso de hojas se realizaron cinco muestreos (noviembre y diciembre del 2006 y enero, febrero y marzo del 2007) y para yemas se realizaron tres muestreos (noviembre del 2006, enero y marzo del 2007). Para todos los muestreos se realizó un análisis de varianza y tratamiento de medias por muestreo, para finalmente concluir con los resultados de apertura de yemas.

7.1 Conductividad en yemas

En la Figura 13 se observan los valores de conductividad para yemas en las cinco procedencias con su error estándar. En cada uno de los muestreos están representados el testigo y los tratamientos a -5°C y -15°C . En el muestreo de noviembre los valores de -5°C y -15°C son muy similares en todas las procedencias y se diferencian del testigo, lo cual no ocurre en los demás muestreos que se comportan de forma diferente siendo el testigo y -5°C muy similares y -15°C el de mayor conductividad.

En el Cuadro 6 se muestra a la procedencia con mayor y menor daño de cada muestreo. En el mes de enero los valores de conductividad fueron más bajos comparados con los demás muestreos, esto se debe a que este es el mes más frío y las plántulas están mejor preparadas para resistir bajas temperaturas.

Cuadro 6.- Valores de conductividad en yemas de *Abies religiosa*.

Muestreo	Tratamiento	Procedencia con mayor daño	Valor (μ)	Procedencia con menor daño	Valor (μ)
Noviembre	-5°C	Nevado de Colima	80.2	Coatepec de Harinas	46.26
Noviembre	-15°C	Coatepec de Harinas	84.86	Nevado de Toluca	71.13
Enero	-15°C	Milpa Alta	65.28	Nevado de Toluca	34.64
Marzo	-15°C	Nevado de Toluca	76.64	Cofre de Perote	57.08

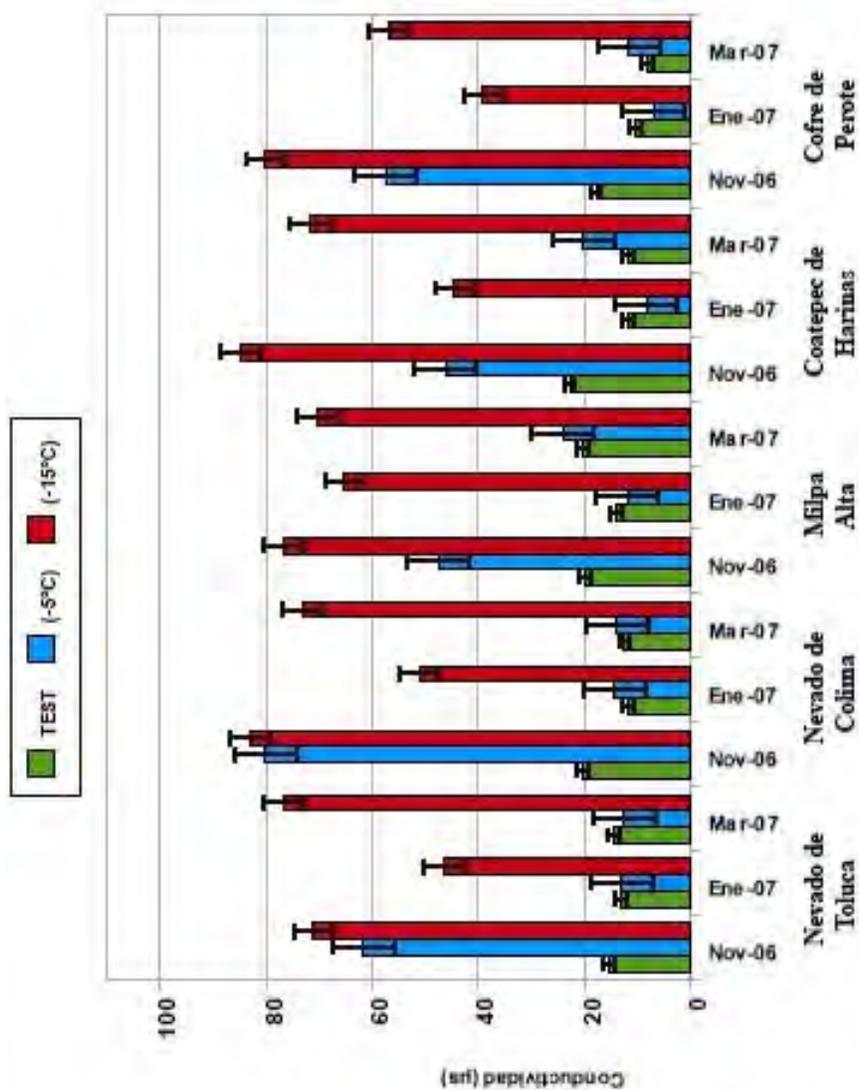


Figura 13.- Promedios de conductividad en yemas para las cinco procedencias analizadas de *Abies religiosa*.

7.2 Conductividad en hojas

En la Figura 14 se muestran los valores promedio de conductividad registrados en (noviembre y diciembre del 2006 y enero, febrero y marzo del 2007) para las cinco procedencias con su error estándar. En cada procedencia se presentan los resultados de testigo, -5°C y -15°C .

En todos los muestreos el testigo y el tratamiento a -5°C no presentaron gran diferencia de conductividad entre ellos, con excepción de los muestreos en diciembre en Coatepec de Harinas y Nevado de Toluca en donde -5°C se comportó de forma similar a el tratamiento de -15°C y en Nevado de Colima en donde los tres tratamientos se comportaron de forma similar; sin embargo en estos casos los valores de conductividad fueron bajos por lo que no muestran daños graves.

En general, con excepción de los casos anteriores el tratamiento a -15°C para todas las procedencias presentó mayor conductividad, implicando un mayor daño en hojas a esta temperatura.

En el Cuadro 7 se muestra la procedencia con mayor y menor daño de cada muestreo para este tratamiento. Los valores de conductividad fueron menores en diciembre y enero, lo cual se debe a que estos son los meses más fríos del invierno y las plántulas presentan una mayor resistencia a las bajas temperaturas.

Cuadro 7.- Valores de conductividad en hojas para el tratamiento a -15°C .

Muestreo	Procedencia con mayor daño	Valor (μ)	Procedencia con menor daño	Valor (μ)
Noviembre	Cofre de Perote	35.1	Coatepec de Harinas	20.6
Diciembre	Cofre de Perote	16.2	Nevado de Colima	6
Enero	Milpa Alta	27.7	Coatepec de Harinas	18.3
Febrero	Nevado de Toluca	48.81	Cofre de Perote	21
Marzo	Milpa Alta	40.3	Nevado de Toluca	24.5

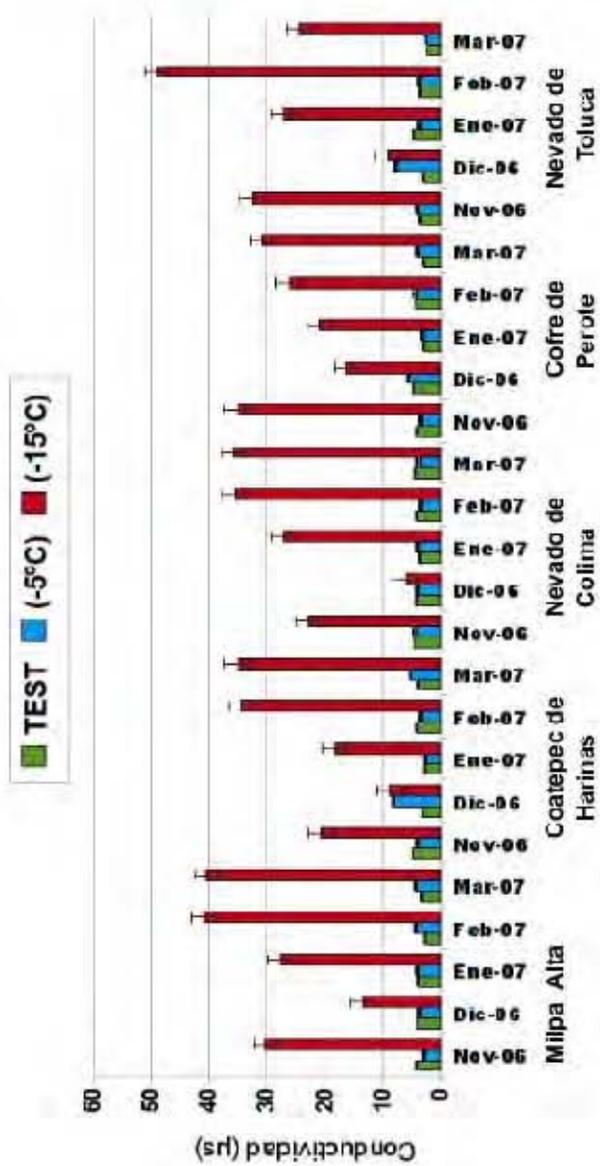


Figura 14.- Promedios de conductividad en hojas para las cinco procedencias analizadas de *Abies religiosa*.

VIII. Análisis estadístico

En los cuadros de análisis de varianza de todos los muestreos se consignan los valores requeridos para calcular las varianzas de los diferentes componentes del experimento y efectuar la prueba de F esta permite detectar si el efecto de los tratamientos fue importante.

En dichos cuadros se consigna la variación no explicada o error y la variación explicada que en este caso se dividió en efecto del frío y efecto de las procedencias, así como el de la interacción, es decir el efecto mancomunado que no se explica por la simple suma del que tienen los factores anteriores.

Su importancia estadística se evaluó dividiendo el cuadrado medio (CM) o varianza obtenido en cada caso, entre el cuadrado medio del error. El valor obtenido se denomina F y se procedió a obtener su significancia ($P > F$), es decir el área bajo la curva de la distribución de F del valor al ∞ *positivo*. Como límite crítico se usó el valor acostumbrado es decir 0.05. Posteriormente, el cuadrado medio del error se empleó para hacer las comparaciones de medias de acuerdo con la significancia de la interacción.

Si ésta no era estadísticamente importante se consignaban exclusivamente las comparaciones dentro de los factores significativos en caso de tener una interacción, que debería ser tomada en cuenta las comparaciones se hicieron dentro de cada uno de los factores en sentido horizontal y en sentido vertical, usando la prueba de Tukey ya mencionada.

8.1 Primer muestreo de yemas

En el Cuadro 8 se muestran los resultados del primer muestreo en yemas y se observa que tanto las procedencias, tratamientos y la interacción fueron estadísticamente significativos. Con base en lo anterior, se realizó una prueba de tratamiento de medias sobre el factor de interacción.

Cuadro 8.- Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del primer muestreo en yemas de cinco procedencias de *Abies religiosa* sujetos a bajas temperaturas.

FV	GL	SC	CM	F	P>F
Frío	2	37123.421875	18561.710938	288.1865	0.000
Procedencias	4	1265.703125	316.425781	4.9128	0.003
Interacción	8	2337.968750	292.246094	4.5374	0.001
Error	45	2898.390625	64.408684		
Total	59	43625.484375			

El Cuadro 8.1 muestra que no hubo diferencias significativas entre procedencias en el caso del testigo, sin embargo, en la temperatura de -5°C Nevado de Colima mostró mayor susceptibilidad al daño por frío, ya que tuvo una conductividad superior al resto de las procedencias las cuales no difirieron entre sí. En el caso del tratamiento a -15°C las procedencias se comportaron estadísticamente igual, sin embargo mostraron daños a esta temperatura debido a que las medias de conductividad fueron muy elevadas.

Cuadro 8.1.- Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del primer muestreo de yemas con respecto a la interacción entre tratamientos.

Procedencias	TRATAMIENTOS		
	Testigo	-5°C	-15°C
CP	17.82 a	57.38 b	80.14 a
NT	15.52 a	61.62 b	71.13 a
NC	20.09 a	80.20 a	83.09 a
CH	22.82 a	46.26 b	84.86 a
MA	19.91 a	47.55 b	76.70 a
Media	19.23 c	58.60 b	79.18 a

En cada columna, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

En el Cuadro 8.2 las procedencias de Nevado de Toluca y Nevado de Colima tuvieron un comportamiento igual, consistente en que el tratamiento a -5°C y -15°C produjeron el mismo daño el cual fue superior al testigo, en cambio Milpa Alta, Coatepec y Cofre de Perote registraron diferencias en los tres tratamientos, sin embargo -15°C produjo significativamente mayor conductividad.

Cuadro 8.2.- Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del primer muestreo en yemas con respecto a la interacción entre procedencias.



TRATAMIENTOS				
Procedencias	Testigo	-5°C	-15°C	Media
CP	17.82 c	57.38 b	80.14 a	51.78 b
NT	15.52 b	61.62 a	71.13 a	49.43 b
NC	20.09 b	80.20 a	83.09 a	61.13 a
CH	22.82 c	46.26 b	84.86 a	51.32 b
MA	19.91 c	47.55 b	76.70 a	48.06 b

En cada fila, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

8.2 Segundo muestreo de yemas

En el Cuadro 9 se presentan los resultados de análisis de varianza para el segundo muestreo realizado en yemas y se observa, que tanto las procedencias, tratamientos y la interacción fueron estadísticamente significativos; por lo que se realizó una prueba de tratamiento de medias sobre el factor de interacción.

Cuadro 9.- Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del segundo muestreo en yemas de cinco procedencias de *Abies religiosa* sujetos a bajas temperaturas.

FV	GL	SC	CM	F	P>F
Frio	2	17085.775391	8542.887695	128.3149	0.000
Procedencias	4	1205.150391	301.287598	4.5254	0.004
Interacción	8	1425.181641	178.147705	2.6758	0.017
Error	45	2995.988281	66.577515		
Total	59	22712.095703			

En el Cuadro 9.1 tanto el testigo como el tratamiento a -5°C tuvieron la misma agrupación de medias sin diferencia entre procedencias. El tratamiento a -15°C presentó diferencias entre las procedencias, en este caso es posible agruparlas de acuerdo a la magnitud de daño, siendo la más resistente Nevado de Toluca cuya conductividad difirió de la obtenida por Cofre de Perote y Coatepec las que por su parte son estadísticamente iguales a Nevado de Colima; Milpa Alta superó significativamente a todas, excepto a Nevado de Colima.

Cuadro 9.1.- Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del segundo muestreo de yemas con respecto a la interacción entre tratamientos.

Procedencias	TRATAMIENTOS		
	Testigo	-5°C	-15°C
CP	10.45 a	3.43 a	39.07 bc
NT	13.04 a	12.91 a	34.64 c
NC	11.60 a	14.40 a	51.21 ab
CH	11.85 a	8.4 a	44.57 bc
MA	13.96 a	11.93 a	65.27 a
Media	12.18 b	10.21 b	46.95 a

En cada columna, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

En el Cuadro 9.2 el comportamiento de las procedencias fue el mismo en testigo y -5°C ; en el caso de -15°C el daño fue mayor.

Cuadro 9.2.- Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del segundo muestreo en yemas con respecto a la interacción entre procedencias.

Procedencias	TRATAMIENTOS			
	Testigo	-5°C	-15°C	Media
CP	10.45 b	3.43 b	39.07 a	17.65 b
NT	13.04 b	12.91 b	34.64 a	20.19 b
NC	11.60 b	14.40 b	51.21 a	25.74 ab
CH	11.85 b	8.4 b	44.57 a	21.61 ab
MA	13.96 b	11.93 b	65.27 a	30.39 a

En cada fila, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

8.3 Tercer muestreo en yemas

En el Cuadro 10 se muestran los resultados del análisis de varianza para el tercer muestreo en yemas y se observa que solo fueron significativos el factor de procedencias y tratamientos, por lo que se realizó una prueba de tratamiento de medias sobre estos factores.

Cuadro 10.- Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del tercer muestreo en yemas de cinco procedencias de *Abies religiosa* sujetos a bajas temperaturas.

FV	GL	SC	CM	F	P>F
Frio	2	40204.960938	20102.480469	262.9261	0.000
Procedencias	4	1042.937500	260.734375	3.4102	0.016
Interacción	8	645.406250	80.675781	1.0552	0.411
Error	45	3440.554688	76.456772		
Total	59	45333.859375			

En el Cuadro 10.1 el comportamiento de las procedencias fue el mismo en testigo, -5°C y -15°C , las medias indican que hay diferencia entre procedencias pero no entre tratamientos. Cofre de Perote tuvo la menor conductividad y Milpa Alta la mayor conductividad, el resto de los tratamientos no difieren significativamente de los dos.

Cuadro 10.1.- Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del tercer muestreo de yemas con respecto a la interacción entre tratamientos.

Procedencias	TRATAMIENTOS				Media
	Testigo	-5°C	-15°C		
CP	8.11	11.76	57.07	25.65 b	
NT	14.43	12.65	76.64	34.57 ab	
NC	12.49	13.96	73.30	33.25 ab	
CH	11.83	20.27	71.81	34.63 ab	
MA	20.44	24.04	70.41	38.29 a	

En cada columna, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

En el Cuadro 10.2 el comportamiento de las procedencias fue el mismo en testigo y -5°C , el tratamiento a -15°C se diferenció de ambas y mostró mayor daño.

Cuadro 10.2.- Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del tercer muestreo en yemas con respecto a la interacción entre procedencias.



TRATAMIENTOS			
Procedencias	Testigo	-5°C	-15°C
C P	8.11	11.77	57.07
NT	14.43	12.66	76.64
NC	12.49	13.97	73.31
CH	11.83	20.27	71.81
MA	20.44	24.05	70.41
Media	13.46 b	16.54 b	69.84 a

En cada fila, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre si, Tukey ($\alpha=0.05$).

Respecto a los resultados, en el mes de noviembre el tratamiento a -5°C causó daños, sin embargo si hubo variación en la respuesta entre procedencias, en el caso de -15°C en todos los muestreos hubo daño.

El Cuadro 10.3 conjunta los valores de conductividad y el análisis de varianza y muestra a las procedencias más y menos tolerantes por muestreo. El mes de noviembre fue el unico que presento daños a -5°C , Nevado de Colima fue la más susceptible a diferencia del resto que no mostraron daños, a -15°C todas las procedencias presentaron daños por lo que no hubo variacion entre procedencias. En el mes de enero hubo variacion en la resistencia por lo que las procedencias se agruparon en diferentes escalas, en marzo todas mostraron daños.

Se utilizó una escala de intensidad de daño, donde muy susceptible indica que hubo mayor daño y muy resistente indica menor daño, se usaron otros dos valores intermedios por lo que la escala va de mayor a menor. Los resultados se muestran en μ .

Cuadro 10.3.- Escala de daño en yemas para los tratamientos de -5° C y -15° C por muestreo.

Muestreo	Tratamiento	Muy susceptible (μ)	Poco resistente (μ)	Resistente (μ)	Muy resistente (μ)
Noviembre	-5°C	Nevaln de Colima 90.1			Coatepec de Harinas 45.26 Coahu de Penon 27.34 Milpa Alta 47.55 Nevaln de Toluca 81.61
Noviembre	-15°C	Coatepec de Harinas 64.89 Nevaln de Toluca 71.13 Coahu de Penon 50.4 Milpa Alta 76.70 Nevaln de Colima 93.00			
Enero	-15°C	Milpa Alta 85.26	Nevaln de Colima 91.21	Coahu de Penon 24.07 Coatepec de Harinas 44.57	Nevaln de Toluca 84.54
Marzo	15°C	Coatepec de Harinas 71.01 Nevaln de Toluca 76.54 Coahu de Penon 47.07 Milpa Alta 70.41 Nevaln de Colima 73.31			

El Cuadro 10.4 resume el comportamiento de cada procedencia por muestreo para el tratamiento a -15° C.

Cuadro 10.4.- Intensidad de daño por procedencia para el tratamiento a -15° C en yemas por muestreo.

Procedencia	Noviembre	Enero	Marzo
Coahu de Penon	Muy susceptible	Resistente	Muy susceptible
Nevaln de Toluca	Muy susceptible	Muy resistente	Muy susceptible
Milpa Alta	Muy susceptible	Muy susceptible	Muy susceptible
Nevaln de Colima	Muy susceptible	Poco resistente	Muy susceptible
Coatepec de Harinas	Muy susceptible	Resistente	Muy susceptible

En los meses de noviembre y marzo todas las procedencias sufrieron daño, en el mes de enero la procedencia más resistente fue Nevado de Toluca, seguida de Cofre de Perote y Coatepec de Harinas, Nevado de Colima mostró mayor daño, sin embargo Milpa Alta fue la más susceptible durante todo el periodo de evaluación.

8.4 Primer muestreo de hojas

En el Cuadro 11 se muestran los resultados del análisis de varianza para el primer muestreo en hojas y se observa que solo fueron significativos el factor de frío y la interacción, por lo que se realizó una prueba de tratamiento de medias exclusivamente sobre estos factores.

Cuadro 11.- Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del primer muestreo en hojas de cinco procedencias de *Abies religiosa* sujetos a bajas temperaturas.

FV	GL	SC	CM	F	P>F
Frío	2	9869.254883	4934.627441	218.5056	0.000
Procedencias	4	213.984375	53.496094	2.3688	0.062
Interacción	8	594.701172	74.337646	3.2917	0.004
Error	60	1355.011719	22.583529		
Total	74	12032.952148			

En el Cuadro 11.1 no hubo diferencias significativas entre el testigo y -5° C para todas las procedencias y en el tratamiento a -15° C es posible agrupar a las procedencias siendo las de mayor daño Cofre de Perote y Nevado de Toluca, formando otro grupo intermedio se encuentran Milpa Alta y Nevado de Colima; la procedencia con menor daño fue Coatepec de Harinas.

Cuadro 11.1.- Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del primer muestreo de hojas con respecto a la interacción entre tratamientos.

Procedencias	TRATAMIENTOS		
	Testigo	-5°C	-15°C
MA	4.10 a	2.98 a	30.31 ab
CH	4.72 a	3.96 a	20.61 c
NC	4.47 a	4.36 a	22.75 bc
CP	4.00 a	3.6 a	35.14 a
NT	3.50 a	3.92 a	32.66 a
Media	4.16 b	3.76 b	28.29 a

En cada columna, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

En el Cuadro 11.2 el comportamiento de las procedencias fue el mismo en testigo y -5° C, en el caso de -15° C no hubo diferencias significativas entre las procedencias, pero el daño fue mayor.

Cuadro 11.2.- Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del primer muestreo en hojas con respecto a la interacción entre procedencias.

Procedencias	TRATAMIENTOS			
	Testigo	-5°C	-15°C	Media
MA	4.10 b	2.98 b	30.31 a	12.46
CH	4.72 b	3.96 b	20.61 a	9.76
NC	4.47 b	4.36 b	22.75 a	10.52
CP	4.00 b	3.6 b	35.14 a	14.24
NT	3.50 b	3.92 b	32.66 a	13.36

En cada fila, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

8.5 Segundo muestreo en hojas

En el Cuadro 12 se presentan los resultados del análisis de varianza y se observa que tanto las procedencias, los tratamientos y la interacción fueron significativos, por lo que se realizó una prueba de tratamiento de medias sobre dichos factores.

Cuadro 12.- Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del segundo muestreo en hojas de cinco procedencias de *Abies religiosa* sujetos a bajas temperaturas.

FV	GL	SC	CM	F	P>F
Frío	2	635.021484	317.510742	39.9598	0.000
Procedencias	4	142.546143	35.636536	4.4850	0.003
Interacción	8	293.175537	36.646942	4.6121	0.000
Error	60	476.745605	7.945760		
Total	74	1547.488770			

En el Cuadro 12.1 el testigo y el tratamiento a -5°C se comportaron estadísticamente igual en todas las procedencias y en el tratamiento a -15°C se puede observar que existen diferencias entre procedencias. Cofre de Perote mostró mayor conductividad que Milpa Alta, Coatepec y Nevado de Toluca se comportaron estadísticamente igual y presentaron menor conductividad que las procedencias anteriores pero mayor conductividad que Nevado de Colima, quien registró la menor conductividad de todas las procedencias en estudio.

Cuadro 12.1.- Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del segundo muestreo de hojas con respecto a la interacción entre tratamientos.

Procedencias	Testigo	TRATAMIENTOS	
		-5°C	-15°C
MA	3.98 a	3.81 a	13.40 ab
CH	3.24 a	8.19 a	8.81 bc
NC	4.21 a	3.25 a	5.96 c
CP	4.58 a	5.63 a	16.19 a
NT	3.02 a	7.67 a	9.17 bc
Media	3.81 b	5.71 b	10.71 a

En cada columna, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

En el Cuadro 12.2 los tratamientos de testigo, -5°C y -15°C se comportaron estadísticamente igual en Nevado de Colima, en el caso de Cofre de Perote y Milpa Alta el testigo y -5°C se comportaron estadísticamente igual y difirieron del tratamiento a -15°C que presentó mayor conductividad; para Coatepec y Nevado de Toluca el testigo se comportó de forma diferente a los tratamientos de -5°C y -15°C que se comportaron estadísticamente igual y presentaron mayor conductividad.

Cuadro 12.2.- Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del segundo muestreo en hojas con respecto a la interacción entre procedencias.

→

Procedencias	TRATAMIENTOS				Media
	Testigo	-5°C	-15°C		
MA	3.98 b	3.81 b	13.40 a		7.07 ab
CH	3.24 b	8.19 a	8.81 a		6.75 ab
NC	4.21 a	3.25 a	5.96 a		4.47 b
CP	4.58 b	5.63 b	16.19 a		8.80 a
NT	3.02 b	7.67 a	9.17 a		6.62 ab

En cada fila, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre si, Tukey ($\alpha=0.05$).

8.6 Tercer muestreo en hojas

En el Cuadro 13 se presentan los resultados del análisis de varianza y se observa que tanto las procedencias, los tratamientos y la interacción fueron significativos, por lo que se realizó una prueba de tratamiento de medias sobre estos factores.

Cuadro 13.- Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del tercer muestreo en hojas de cinco procedencias de *Abies religiosa* sujetos a bajas temperaturas.

FV	GL	SC	CM	F	P>F
Frío	2	7220.808594	3610.404297	759.5620	0.000
Procedencias	4	181.874023	45.468506	9.5657	0.000
Interacción	8	210.397461	26.299683	5.5330	0.000
Error	60	285.196289	4.753272		
Total	74	7898.276367			

En el Cuadro 13.1 los valores de prueba de medias indican que no fueron significativamente diferentes el testigo y el tratamiento a -5°C , en el tratamiento a -15°C si hubo daño. En el tratamiento a -15°C se observa que existen diferencias entre procedencias y la respuesta entre ellas fue la siguiente: Coatepec y Cofre de Perote no fueron estadísticamente diferentes entre sí y presentaron una menor conductividad, así mismo Milpa Alta, Nevado de Colima y Nevado de Toluca registraron mayor conductividad y se comportaron estadísticamente igual.

Cuadro 13.1.- Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del tercer muestreo de hojas con respecto a la interacción entre tratamientos.

Procedencias	TRATAMIENTOS		
	Testigo	-5°C	-15°C
MA	3.76 a	3.39 a	27.72 a
CH	2.96 a	2.69 a	18.30 b
NC	3.62 a	4.08 a	27.24 a
CP	3.09 a	3.22 a	20.92 b
NT	4.58 a	3.13 a	27.14 a
Media	3.60 b	3.30 b	24.26 a

En cada columna, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

En el Cuadro 13.2 para todas las procedencias el testigo y el tratamiento a -5°C no fueron significativamente diferentes. El tratamiento a -15°C fue significativamente diferente ya que presentó una mayor conductividad, pero no hubo diferencias entre procedencias.

Cuadro 13.2.- Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del tercer muestreo en hojas con respecto a la interacción entre procedencias.

Procedencias	TRATAMIENTOS			
	Testigo	-5°C	-15°C	Media
MA	3.76 b	3.39 b	27.72 a	11.62 a
CH	2.96 b	2.69 b	18.30 a	7.98 b
NC	3.62 b	4.08 b	27.24 a	11.65 a
CP	3.09 b	3.22 b	20.92 a	9.08 b
NT	4.58 b	3.13 b	27.14 a	11.61 a

En cada fila, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

8.7 Cuarto muestreo en hojas

En el Cuadro 14 se presentan los resultados del análisis de varianza y se observa que tanto las procedencias, los tratamientos y la interacción fueron significativos, por lo que se realizó una prueba de tratamiento de medias sobre estos factores.

Cuadro 14.- Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del cuarto muestreo en hojas de cinco procedencias de *Abies religiosa* sujetos a bajas temperaturas.

FV	GL	SC	CM	F	P>F
Frío	2	17485.820313	8742.910156	377.1629	0.000
Procedencias	4	613.518555	153.379639	6.6167	0.000
Interacción	8	1472.800781	184.100098	7.9419	0.000
Error	60	1390.843750	23.180729		
Total	74	20962.983398			

En el Cuadro 14.1 referente a la interacción entre tratamientos, los valores de prueba de medias indican que no fueron significativamente diferentes el testigo y el tratamiento a -5°C , sin embargo, el tratamiento a -15°C fue significativamente diferente, lo que indica que existe un mayor daño a dicha temperatura.

Dentro del tratamiento a -15°C se puede observar que existen diferencias entre procedencias y la respuesta entre ellas fue la siguiente: Nevado de Toluca presentó la mayor conductividad seguida por Milpa Alta, Coatepec y Nevado de Colima que se comportaron estadísticamente igual con una menor conductividad que las procedencias anteriores, sin embargo presentaron mayor conductividad que Cofre de Perote que tuvo la menor conductividad.

Cuadro 14.1.- Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del cuarto muestreo de hojas con respecto a la interacción entre tratamientos.



Procedencias	TRATAMIENTOS		
	Testigo	-5°C	-15°C
MA	2.86 a	2.95 a	40.80 ab
CH	4.02 a	3.55 a	34.28 b
NC	4.08 a	3.60 a	35.60 b
CP	4.23 a	4.35 a	21.00 c
NI	3.64 a	3.77 a	48.81 a
Media	3.77 b	3.65 b	36.10 a

En cada columna, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

En el Cuadro 14.2 para todas las procedencias el testigo y el tratamiento a -5° C no fueron significativamente diferentes, solo el tratamiento a -15° C fue significativamente diferente ya que presentó una mayor conductividad.

Cuadro 14.2.- Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del cuarto muestreo en hojas con respecto a la interacción entre procedencias.



Procedencias	TRATAMIENTOS			
	Testigo	5°C	15°C	Media
MA	2.86 b	2.95 b	40.80 a	15.54 a
CH	4.02 b	3.55 b	34.28 a	13.95 ab
NC	4.08 b	3.60 b	35.60 a	14.43 ab
CP	4.23 b	4.35 b	21.00 a	9.86 b
NI	3.64 b	3.77 b	48.81 a	18.74 a

En cada fila, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

8.8 Quinto muestreo en hojas

En el Cuadro 15 se presentan los resultados del análisis de varianza y se observa que tanto las procedencias, los tratamientos y la interacción fueron significativos, por lo que se realizó una prueba de tratamiento de medias sobre estos factores.

Cuadro 15.- Análisis de varianza a los valores de conductividad eléctrica del quinto muestreo en hojas de cinco procedencias de *Abies religiosa* sujetos a bajas temperaturas.

FV	GL	SC	CM	F	P>F
Frío	2	14565.706055	7282.853027	757.8647	0.000
Procedencias	4	346.869141	86.717285	9.0239	0.000
Interacción	8	393.019531	49.127441	5.1123	0.000
Error	60	576.582031	9.609700		
Total	74	15882.176758			

En el Cuadro 15.1 referente a la interacción entre tratamientos, los valores de prueba de medias indican que tanto el testigo y el tratamiento a -5°C no fueron significativamente diferentes, sin embargo, el tratamiento a -15°C fue significativamente diferente, lo que nos indica que existe un mayor daño a dicha temperatura.

Dentro del tratamiento a -15°C se puede observar que existen diferencias entre procedencias y la respuesta entre ellas fue la siguiente: Milpa Alta presentó la mayor conductividad seguida por Coatepec y Nevado de Colima que se comportaron estadísticamente igual, Cofre de Perote presentó menor conductividad que las procedencias anteriores, sin embargo Nevado de Toluca tuvo la menor conductividad.

Cuadro 15.1.- Valores promedios de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del quinto muestreo de hojas con respecto a la interacción entre tratamientos.



Procedencias	TRATAMIENTOS		
	Testigo	-5°C	-15°C
MA	3.33 a	4.19 a	40.31 a
CH	3.96 a	5.26 a	35.08 ab
NC	4.32 a	3.87 a	35.65 ab
CP	3.10 a	3.97 a	30.79 b
NT	2.46 a	2.52 a	24.47 c
Media	3.43 b	3.96 b	33.26 a

En cada columna, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

En el Cuadro 15.2 para todas las procedencias el testigo y el tratamiento a -5° C no fueron significativamente diferentes, solo el tratamiento a -15° C fue significativamente diferente ya que presentó una mayor conductividad. El tratamiento a -15° C causó daño en todos los muestreos, sin embargo se encontró variación entre procedencias.

Cuadro 15.2.- Valores promedio de conductividad eléctrica en individuos de *Abies religiosa* del quinto muestreo en hojas con respecto a la interacción entre procedencias.



Procedencias	TRATAMIENTOS				Media
	Testigo	-5°C	-15°C		
MA	3.33 b	4.19 b	40.31 a		15.94 a
CH	3.96 b	5.26 b	35.08 a		14.77 ab
NC	4.32 b	3.87 b	35.65 a		14.61 ab
CP	3.10 b	3.97 b	30.79 a		12.62 bc
NT	2.46 b	2.52 b	24.47 a		9.82 c

En cada fila, las medias seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre sí, Tukey ($\alpha=0.05$).

El Cuadro 15.3 conjunta los valores de conductividad y el análisis de varianza y muestra a las procedencias más y menos tolerantes por muestreo.

Se utilizó una escala de intensidad de daño, donde muy susceptible indica que hubo daño mayor y muy resistente indica menor daño, se usaron otros dos valores intermedios por lo que la escala va de mayor a menor estos resultados se muestran en μ .

Cuadro 15.3.- Escala de daño en hojas para el tratamiento a -15°C por muestreo.

Muestreo	Muy susceptible (μ)	Poco resistente (μ)	Resistente (μ)	Muy resistente (μ)
Noviembre	Cofre de Perote 35.1 Nevado de Toluca 32.66	Milpa Alta 30.31	Nevado de Colima 22.75	Coatepec de Harinas 20.61
Diciembre	Cofre de Perote 16.2	Milpa Alta 13.40	Coatepec de Harinas 8.81 Nevado de Toluca 9.17	Nevado de Colima 5.96
Enero	Milpa Alta 27.72 Nevado de Colima 27.24 Nevado de Toluca 27.14			Coatepec de Harinas 18.3 Cofre de Perote 20.92
Febrero	Nevado de Toluca 48.81	Milpa Alta 40.80	Coatepec de Harinas 34.28 Nevado de Colima 35.60	Cofre de Perote 21
Marzo	Milpa Alta 40.31	Coatepec de Harinas 35.08 Nevado de Colima 35.65	Cofre de Perote 30.79	Nevado de Toluca 24.47

El Cuadro 15.4 muestra el comportamiento de cada procedencia por muestreo para el tratamiento a -15°C y se observa que la respuesta de cada una fue variable.

Milpa Alta fue la única que presentó en todos los muestreos los valores más bajos de la escala mostrando mayores daños. Coatepec de Harinas fue la más constante y en cada muestreo se agrupó dentro de la escala de resistente a muy resistente con excepción de el mes de marzo en donde se mostró poco resistente y aunque mostró daños tampoco estuvo en el valor de la escala más bajo y fue la única que nunca cayó en el valor de muy susceptible.

Cuadro 15.4.- Intensidad de daño por procedencia para el tratamiento a -15° C en hojas por muestreo.

Procedencia	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Marzo
Cofre de Perote	Muy susceptible	Muy susceptible	Muy resistente	Muy resistente	Resistente
Nevado de Toluca	Muy susceptible	Resistente	Muy susceptible	Muy susceptible	Muy resistente
Milpa Alta	Poco resistente	Poco resistente	Muy susceptible	Poco resistente	Muy susceptible
Nevado de Colima	Resistente	Muy resistente	Muy susceptible	Resistente	Poco resistente
Coatepec de Harinas	Muy resistente	Resistente	Muy resistente	Resistente	Poco resistente

IX. Apertura de yemas

En la Figura 15 se ilustran la apertura de yemas desde el mes de enero hasta marzo del 2007.

En el registro del 24 de enero ninguna procedencia presentó rompimiento de yema, el cual comenzó el 7 de febrero en todas las procedencias, sin embargo el porcentaje de rompimiento fue bajo. El mayor rompimiento de yemas fue en Nevado de Colima con 26.4 % y la menor apertura en Milpa Alta con 6.6 %, las demás se comportaron igual y presentaron un porcentaje de apertura del 13.3 %.

Para el muestreo del 21 de febrero las procedencias se mantuvieron constantes con excepción de Cofre de Perote que mostró un incremento en la apertura de yemas y alcanzó el 19.8 %. Para el 5 de marzo hubo un pequeño incremento para casi todas con excepción de Coatepec de Harinas que se comportó igual y se mantuvo en 13.3 %, Milpa Alta llegó al 13.3 % seguida por Nevado de Toluca con el 19.8 %, Cofre de Perote tubo el 26.4 % y Nevado de Colima el 33 %.

El 12 de marzo hubo un incremento considerable en Milpa Alta y su apertura fue de 39.6 % al igual que Nevado de Colima con el mismo porcentaje, Cofre de Perote alcanzó el 33 % y Nevado de Toluca y Coatepec de Harinas se mantuvieron constantes.

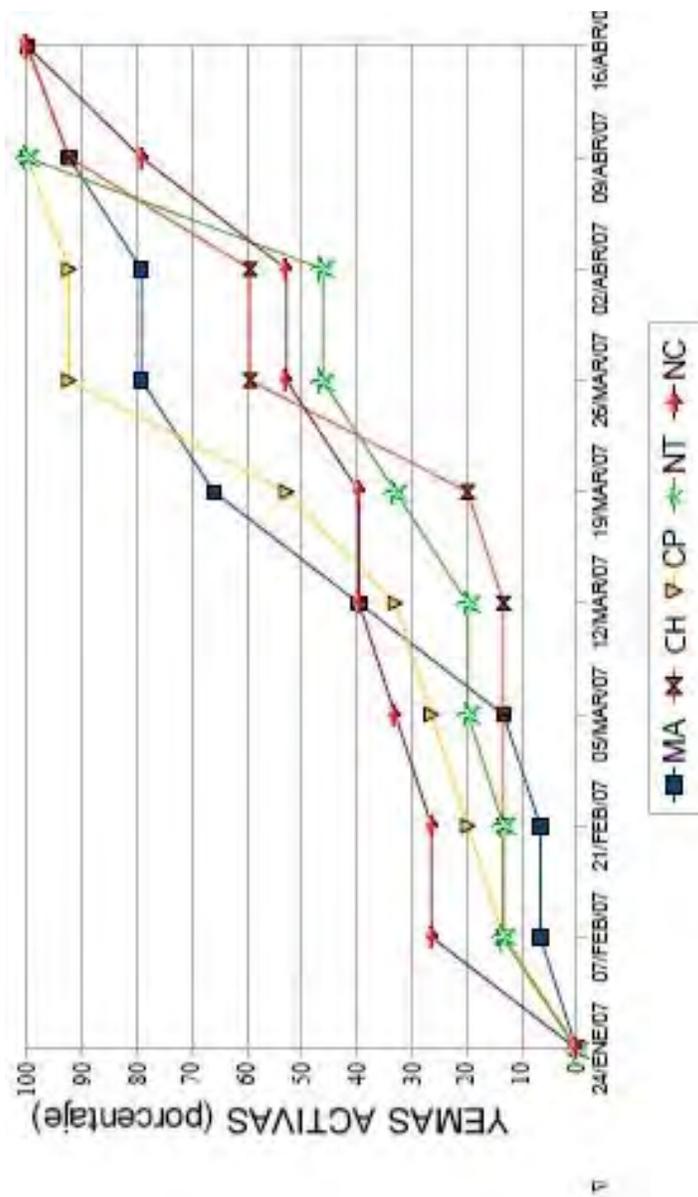


Figura 15.- Comportamiento fenológico de yemas ubicados en individuos de cinco procedencias de *Abies religiosa*.

El 19 de marzo hubo un incremento en casi todas las procedencias con excepción de Nevado de Colima que se mantuvo constante con 39.6 %, Milpa Alta fue la de mayor apertura con 66 %, seguida por Cofre de Perote que presentó 52.8 %, Nevado de Toluca el 33 % y la procedencia con menor apertura fue Coatepec de Harinas con 19.8 %.

El 26 de marzo todas las procedencias aumentaron el porcentaje de apertura de yemas y Cofre de Perote tuvo la mayor apertura con 92.4 % seguida de Milpa Alta con 79.2 % y Coatepec de Harinas con 59.4 %, Nevado de Colima tuvo 52.8 % y la procedencia con menor apertura fue Nevado de Toluca con 46.2 %, aunque difieren en el porcentaje de apertura de yemas Cofre de Perote y Milpa Alta presentaron mayor apertura que Coatepec, Nevado de Toluca y Nevado de Colima las cuales no difieren de forma considerable en el registro del 2 de abril y se mantuvieron constantes.

El 9 de abril Nevado de Toluca y Cofre de Perote alcanzaron el 100 %, Milpa Alta y Coatepec de Harinas el 92.4 % y la procedencia que tuvo menor apertura fue Nevado de Colima con 79.2 % el 16 de abril Milpa Alta, Nevado de Colima y Coatepec llegaron al 100 %.

La Figura 16 muestra el registro de temperatura del sitio experimental que se tomó con un aparato colector de información ambiental que realizó registros automáticos cada hora (Data logger, Hobo H8).

Los datos se registraron desde noviembre del 2006 hasta marzo del 2007. Se observa que los valores de temperatura variaron, sin embargo solo a principios de noviembre y en febrero se observan temperaturas mayores a los 30° C, el resto de los datos se agrupa en un intervalo no mayor a los 20° C.

En cuanto a los registros de disminución de temperatura los meses de noviembre y diciembre presentaron los valores más bajos de temperatura cercanos a los 0° C. El resto de los valores se agruparon en un intervalo de 5° C.

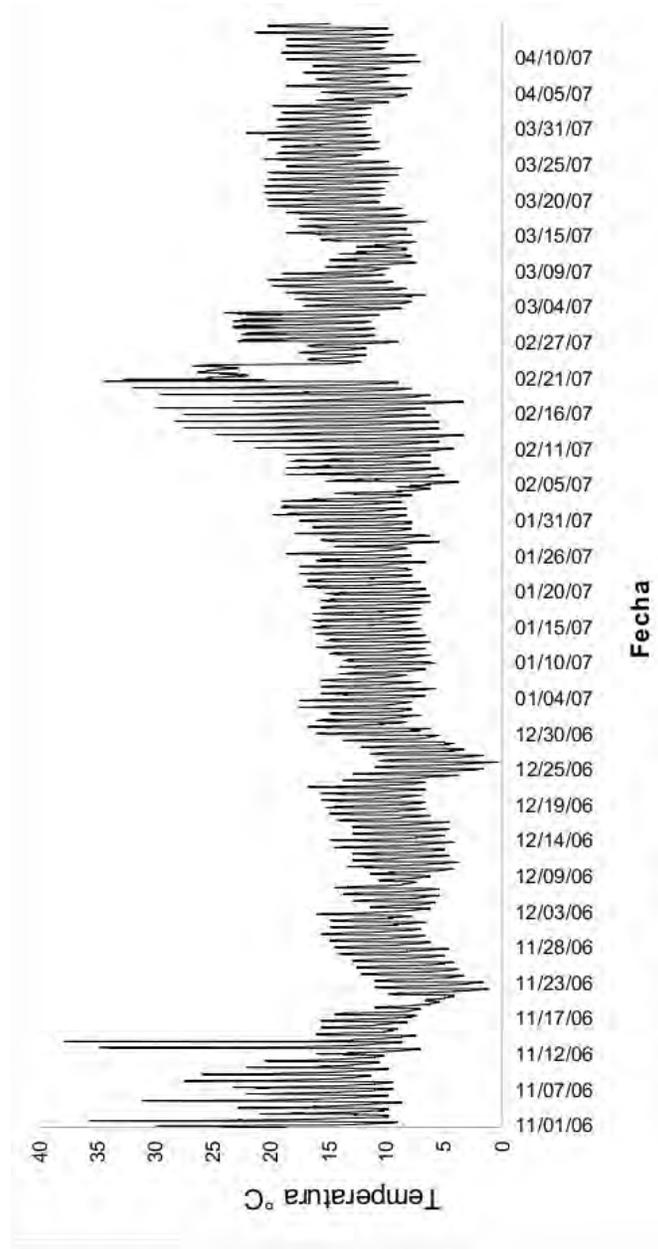


Figura 16.- Gráfica de la temperatura registrada por el colector de información ambiental Hobo en el sitio experimental.

DISCUSIÓN

10.1 Variación entre procedencias en hojas

Los valores obtenidos en conductividad corroboran los resultados del análisis de varianza en todos los muestreos. El tratamiento a -5°C y testigo se comportaron estadísticamente igual por lo que no hubo variación entre procedencias, ésto se debe principalmente a que la distribución del bosque de oyamel está bien definida por su medio geográfico, en donde las nevadas se presentan casi todos los años; sin embargo, las mínimas rara vez son inferiores a -12°C (Madrigal, 1964). Lo anterior explica porque todas las procedencias fueron tolerantes al tratamiento de -5°C . En cambio el tratamiento a -15°C si causó daño; sin embargo, hubo variación, la cual puede atribuirse a la plasticidad de las especies, ya que como se dijo anteriormente este descenso de temperatura es poco frecuente.

La variación entre procedencias también se ha documentado en otros trabajos de pinos, en los que esta variación se atribuye al sitio de origen de cada procedencia. Kolb *et al.*, (1985), estudiaron las variaciones estacionales y genéticas de tolerancia al frío en *Pinus taeda* y registraron la variación de lesión invernal en quince familias. Las diferencias regionales y de familia tanto para el daño invernal como para la tolerancia al frío fueron significativos en todas las valoraciones. Las familias procedentes de la región media del sur de Kentucky fueron más tolerantes que las familias del norte de Kentucky.

Repo *et al.* (2000), trabajaron la relación entre el cese de crecimiento y la resistencia al frío en *Pinus sylvestris* de diferentes localidades y encontraron que el cese de crecimiento inicial estuvo claramente correlacionado al origen. El daño en el tratamiento a -15°C , fue mayor en los primeros y en los últimos meses, esto puede deberse a la aclimatación natural de esta especie como respuesta a los meses más fríos del año (Norgaard, *et al.*, 2009).

Lu *et al.*, (2003), llevaron a cabo un trabajo sobre variación geográfica en resistencia al frío en *Pinus strobus* de procedencias del Este de Ontario, las cuales fueron sujetas a una serie de pruebas de congelación artificial para determinar diferencias entre procedencias en cuanto a la resistencia al frío en otoño e invierno.

Sus resultados les indicaron que bajo procesos naturales de aclimatación al frío en otoño, los tejidos de este pino pueden soportar bajas temperaturas en septiembre y octubre. La intensidad de daño por frío se incrementó en mayor medida en septiembre, a diferencia de octubre y noviembre, cuando la temperatura decreció más abajo del umbral el cual comenzó a causar daño por frío.

Un patrón clinal de variación geográfica en la intensidad de daño por frío fue detectado con una tendencia paralela al crecimiento potencial. A medida que las condiciones mejoran del Norte al Sur en Ontario, el crecimiento potencial de una procedencia se incrementa, pero el grado de resistencia al frío decrece.

En los resultados del muestreo de noviembre Cofre de Perote y Nevado de Toluca fueron las procedencias más susceptibles y se comportaron estadísticamente igual; en cambio, la más resistente fue Coatepec de Harinas. Asimismo, en diciembre Cofre de Perote presentó el mayor daño y Nevado de Colima fue la más resistente. En enero se formaron dos grupos: Milpa Alta, Nevado de Colima y Nevado de Toluca se comportaron estadísticamente igual y fueron las más dañadas a diferencia de Cofre de Perote y Coatepec de Harinas que fueron las más resistentes. En el muestreo de febrero Nevado de Toluca mostró daños mayores y Cofre de Perote el menor daño. Para el muestreo de marzo Milpa Alta tuvo mayores daños y Nevado de Toluca fue la más resistente.

Es posible concluir que las procedencias mejor preparadas a una helada temprana para los meses de noviembre y diciembre son Coatepec de Harinas y Nevado de Colima, sin embargo en enero Cofre de Perote y Coatepec de Harinas son las más tolerantes y para el mes de febrero Cofre de Perote fue la más resistente. En el último muestreo Nevado de Toluca mostró mayor tolerancia.

Cabe señalar que la única procedencia que no figuró en ningún muestreo como la más tolerante fue Milpa Alta, debido a que siempre permaneció en el rango de muy susceptible a poco resistente, la procedencia con mejor comportamiento fue Coatepec de Harinas que solo apareció dentro de las poco resistentes en el último muestreo.

10.2 Variación entre procedencias en yemas y respuesta fenológica

En el caso de yemas para el muestreo de noviembre los dos tratamientos a -5° C y -15° C causaron daños. En el tratamiento a -5° C la procedencia con mayor daño fue Nevado de Colima, las demás se comportaron estadísticamente igual, sin embargo sus valores de conductividad fueron elevados por lo que esta temperatura causó daños. En el tratamiento a -15° C todas fueron muy susceptibles y no mostraron diferencias entre ellas.

Lo anterior posiblemente se debe a que en ninguno de los sitios de origen de las cinco procedencias se presente una disminución de temperatura mayor a los -5° C en noviembre, por lo que esta especie apenas este iniciando la latencia en yemas (Madrigal, 1964).

Otra especie con comportamiento similar es *Abies pinsapo* quien comienza la latencia en yemas en octubre-noviembre he inicia el rompimiento hasta los meses de febrero-marzo (Pérez, *et. al.*, 1996). Turner y Mitchell, (2003), reportan el mismo comportamiento de inicio de latencia en el Abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii* var. *Glauca* (Bassin.) Franco y el Abeto Engelmann (*Picea engelmannii* (Parry) Engelm.), lo cual atribuyen principalmente a cambios en el fotoperiodo, temperatura, humedad del suelo y disponibilidad de nutrientes.

Es posible que *Abies religiosa* tenga un comportamiento similar y en noviembre comience la dormancia en yemas por lo que presente menor tolerancia a las bajas temperaturas a diferencia de los meses más fríos.

Para los meses de enero y marzo el tratamiento a -5° C y el testigo se comportaron estadísticamente igual y no mostraron daños.

Vegis, 1956, sugirió que las bajas temperaturas inducen la dormancia en yemas por lo que conforme se presentan los meses más fríos la intensidad de la dormancia varia y la tolerancia al frío aumenta, sin embargo ellos reportan que esta difiere de la especie y el ecotipo, lo cual refleja la naturaleza adaptativa de estos caracteres (Borchert, 1991).

En el tratamiento a -15°C si hubo daños pero las procedencias mostraron diferencias, en el muestreo de enero la procedencia más susceptible fue Milpa Alta y la menos susceptible fue Nevado de Toluca.

Para el mes de marzo todas las procedencias mostraron daños y se comportaron estadísticamente igual. Con excepción del último muestreo la variación encontrada entre las procedencias se puede atribuir a las diferencias en condiciones ambientales de los sitios de origen.

De manera general se acepta que el régimen climatológico mantiene el papel principal en la distribución de las especies. Así mismo contribuye a la distribución de los microorganismos en el suelo y animales, e interfiere en los mecanismos y tolerancia de las especies vegetales (Rzedowski, 1983).

Cabe señalar que en el caso concreto de los pinos se ha observado como la respuesta fenológica varía de acuerdo a la latitud y longitud, lo que influye en forma directa con la tolerancia de esta especie a esta disminución de temperatura (Ramírez, 1985) ya que dependiendo de su ciclo fenológico estará o no adaptada a una disminución drástica de esta temperatura.

El mismo comportamiento del testigo y el tratamiento a -5°C se puede atribuir a la aclimatación natural de las procedencias a estos meses tal y como se ha reportado en otros trabajos.

Norgaard *et al.* (2009), en un estudio de tolerancia a bajas temperatura en yemas de *Abies normandia*, *Abies procera*, *Picea abies* y *Picea sitchensis* reportaron que estas especies presentan un régimen de aclimatación en los meses más fríos como diciembre y enero y su resistencia aumenta a diferencia de los primeros meses de otoño en donde se observa poca resistencia y más aun a finales de primavera.

La variación en la resistencia al tratamiento a -15°C se debe principalmente al sitio de origen como se mencionó anteriormente en la discusión de hojas y a las diferentes adaptaciones de cada procedencia para los meses más fríos.

Blodner, *et. al.* (2005), compararon la variación en la tolerancia a bajas temperaturas de dos procedencias de *Picea abies* (L.) Karst. sometiénolas a dos tratamientos a -11°C y -15°C encontrando que una mostró mayor tolerancia que la otra, estos resultados fueron comparados con la resistencia a la sequía con el fin de identificar si existe alguna relación entre ambos y en efecto encontraron que la procedencia con más tolerancia a las bajas temperaturas también mostraba una mayor resistencia a la sequía.

En el caso del rompimiento de yemas hubo variación; sin embargo, en algunos meses las procedencias se comportaron de forma similar. En el mes de enero ninguna procedencia inició la apertura de yemas, debido principalmente a la adaptación de esta especie a las bajas temperaturas, evitando así el rompimiento y previniendo la muerte de los brotes nuevos, como se mencionó anteriormente, este mes corresponde a uno de los más fríos del año. Algunos autores como Borchert, 1991, Turner y Mitchell, 2003, Viveros, 2007., han estudiado el proceso de la dormancia en especies forestales, encontrando que en general, en parte del otoño (septiembre a octubre), el fotoperiodo corto y la disminución de la temperatura causan una transición rápida de quiescencia inicial a dormancia intensa (receso). La intensidad de la dormancia aumenta de octubre a enero y para febrero las yemas dormantes entran a la quiescencia de post-dormancia, lo que sugiere que el principal valor adaptativo de la dormancia es evitar el rompimiento de la yema en el otoño, previniendo la muerte de los brotes nuevos en invierno.

En el mes de febrero comenzó la apertura de yemas; sin embargo, fue discreta y aunque hubo diferencias estas no estaban tan alejadas y ninguna procedencia rebasó el 30 %, lo cual se debe a que en este mes la reanudación del crecimiento del brote comienza, pero se retarda por las bajas temperaturas (Borchert, 1991). Nevado de Colima presentó la mayor apertura en este mes y Milpa Alta la menor. En el mes de marzo hubo un incremento en la apertura de yemas de forma constante para en casi todas, con excepción de Coatepec de Harinas que se mantuvo constante hasta el 19 de marzo y presentó menor apertura de yemas, el resto fue incrementado el rompimiento; el 12 de marzo el incremento fue mayor en Milpa Alta que aumentó del 13.3 % hasta el 39.6 % Nevado de Colima y Cofre de Perote aumentaron muy poco y presentaron valores similares, Nevado de Toluca y Coatepec de Harinas se comportaron de forma similar.

El 19 de marzo hubo un incremento en todas las procedencias con excepción de Nevado de Colima; Milpa Alta tuvo mayor apertura seguida por Cofre de Perote, las que posiblemente se comporten de forma similar debido a que su altitud es esta en el mismo rango de los 2500 a 3000 msnm; Nevado de Toluca y Nevado de Colima también presentaron una menor apertura que las anteriores, ambas se ubican a altitudes mayores a los 3380 msnm. Coatepec de Harinas tuvo una menor apertura y se ubica a una altitud de 2260 msnm.

En otros trabajos relacionados (Acevedo et al., 2005) realizaron un trabajo del uso de germoplasma fuera de su hábitat natural en la producción de plantas de vivero de *Pseudotsuga* sp. en donde evaluaron la influencia de la procedencia geográfica, así como el efecto de la fertilización, sobre las características fenológicas del brote terminal de siete poblaciones, los resultados mostraron que el rompimiento de la yema terminal se correlacionó con la altitud del sitio de origen, sugiriendo una relación adaptativa con la temperatura umbral para el crecimiento del brote.

Para el muestreo del 26 de marzo todas incrementaron la apertura de yemas pero mantuvieron la misma agrupación que en el registro anterior, la única variación fue en Coatepec de Harinas quien tuvo un incremento en su apertura; sin embargo, se mantuvo intermedia, en este caso los grupos se mantuvieron, solo que Cofre de Perote presentó mayor apertura de yemas seguido por Milpa Alta, Coatepec, Nevado de Colima y Nevado de Toluca se comportaron de forma similar, la procedencia de menor apertura fue Nevado de Toluca.

En el primer registro del mes de abril se mantuvieron constantes. El 9 de abril Nevado de Toluca y Cofre de Perote llegaron al 100 % seguidas por Milpa Alta y Coatepec de Harinas; la procedencia con menor apertura fue Nevado de Colima. El 16 de abril todas llegaron al 100 %.

Se encontró un patrón relacionado con la altitud del sitio de origen para la apertura de yemas.

CONCLUSIONES

El tratamiento a -5°C no causó daños en las hojas de las cinco las procedencias de *Abies religiosa*; en cambio, con el tratamiento de -15°C si se observó un daño foliar de manera diferencial en todas las procedencias.

El tratamiento a -5°C solo causó daños en las yemas de las cinco las procedencias de *Abies religiosa* en el mes de noviembre; en cambio con el tratamiento de -15°C si se observaron daños de manera diferencial en las yemas de todas procedencias durante noviembre, enero y febrero.

Existe un patrón de apertura de yemas relacionado con la altitud del sitio de origen de cada una de las cinco procedencias de *Abies religiosa*; de manera que a mediados de abril las cinco llegaron a la apertura total de sus yemas.

De acuerdo a los resultados en hojas y yemas, se sugiere el uso de la procedencia de Coatepec de Harinas para la repoblación forestal en el Valle de México.

La procedencia de Milpa alta presentó menor tolerancia a las bajas temperaturas por lo que no se recomienda para reforestación.

Se sugiere la realización de estudios de resistencia a la sequía que ayuden a complementar estos resultados.

BIBLIOGRAFIA

- Acevedo R., Vargas H., López U. y Velázquez M. 2005. Efecto de la procedencia geográfica y de la fertilización en la fenología del brote terminal en plántulas de *Pseudotsuga* sp.** *Agrociencia*. 40: 125-137.
- Anaya, A. L. 1962. Estudio de las relaciones entre la vegetación del suelo y algunos factores climáticos en seis sitios del declive occidental del Iztaccihuatl.** Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 74p.
- Bauer L. I. y Hernández T. T. 1989. Contaminación: Una amenaza para la vegetación en México.** Colegio de Postgraduados. Estado de México. 84 p.
- Benítez B. G. 1986. Árboles y flores del Ajusco.** Museo de Historia Natural de la Ciudad de México, Instituto de Ecología.
- Blodner C., Skroppa T., Johnsen O. y Polle A. 2005. Freezing tolerance in two Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) progenies is physiologically correlated with drought tolerance.** *Journal of Plant Physiology*. 162:549-558.
- Borchert, R. 1991. Growth periodicity and dormancy.** *Tree Physiology*. John Wiley & Sons, Inc. NY. USA. pp. 221-245.
- Dallimore W. y Jackson A. B. 1961. A handbook of coniferae including *Ginkgoaceae*.** 3a. ed. Edward Arnold (Publishers) Ltd. Gran Bretaña, pp. 164-165.
- DeHayes D. H., Waite C. E., Ingle M. A. y Williams M. W. 1990. Winter injury susceptibility and cold tolerance of current 2nd year-old needles of red spruce trees.** *For. Sci.* 36(49): 982-994.
- Elizalde del Castillo, N. N. 1979. Uso de preservadores en los árboles de navidad (*Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham).** Tesis de Licenciatura. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. Estado de México. 48 p.
- Flint H. L., Boyce B. R. y Beattie D. J. 1967. A useful expression of freezing injury to plant tissues as determined by the electrolytic method.** *Canadian J. Plant Sci.* 47:229-230.
-

-
- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles.** Comunicaciones Turrialba. 24(4):42.
- García, E. 1964. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Adaptación a las condiciones de la República Mexicana.** Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F. 246p.
- Garduño, G. R. 1944. El Oyamel y su aprovechamiento.** Tesis de Licenciatura. Departamento de Bosques. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Estado de México. 76 p.
- Glerum, Ch. 1985. Frost Hardiness of Coniferous seedlings: principles and applications. In: Evaluating seedling quality: principles, procedures and predictive abilities of major test Proceedings.** M.L. Duryea. (Ed.) Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, OR, USA. pp. 107-123.
- Gómez, G. A. 1989. Relaciones entre algunas condiciones edáficas y topográficas con los índices de sitio y de terreno de dos coníferas.** Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados, Montecillo, Estado de México. 113p.
- Gómez, G. R. 2003. Estado del conocimiento de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham.** Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Estado de México. 500 p.
- Graham D. y Patterson B. 1982. Responses of plants to low, nonfreezing temperatures: proteins, metabolism, and acclimation.** Annual Review of Plant Physiology. 33: 347-372.
- Guy C. L. y Haskell D. 1987. Induction of freezing tolerance in spinach is associated with the synthesis of cold acclimation induced proteins.** Plant Physiol. 84: 872-878.
- Harvey G. W., Gusta L. V. Fork D. C. y Berry J.A. 1982. The relation between membrane lipid phase separation and frost tolerance of cereals and other cool acclimate plant species.** Plant, Cell and Environment. 5:241-244.
- Heide, O. M. 1974. Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*). Interaction of photoperiod and temperature.** Physiologia Plantarum. 30:1-12
-

-
- Hernández, O. P.** 1990. **Modelos de incrementó en altura en cinco especies de coníferas en Atenquique Jalisco.** Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados, Montecillo, Estado de México. 75p.
- Hernández-Tejeda,, Cox R. M., Malcolm J., Bauer L. I., Vargas H. J., Velázquez M. A. y Alvarado R. D.** 2001. **Impacto del ozono sobre el polen de *Pinus hartwegii* Lindl.** Ciencia Forestal. 26(89): 5-17.
- Hernández, V. E.** 1979. **Observaciones sobre la biología del Scolytus mundus Wood un descortezador del *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham. en el Parque Nacional El “Chico” Hidalgo.** Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Estado de México. 132 p.
- Kasamo, K.** 1990. **Mechanism for the activation of plasm membrane H⁺-ATPase from rice (*Oryza sativa* L.) culture cells by molecular species of phospholipid.** Plant Physiol. 93:1049-1052.
- Kolb T. E., Steiner K. C. y Barbour H.** 1985. **Notes: Seasonal and Genetic Variations in Loblolly Pine Cold Tolerance.** Forest Science. 31(4):926-932.
- Köppen, W.** 1948. **Climatología.** Fondo de Cultura Económica. México. 478p.
- Levitt, J.** 1980. **Response of Plants to Enviromental Stresses.** Second Edition, Vols. I and II. Academic Press, New York and London. 697 p.
- Lyons, J. M.** 1973. **Chilling injury in plants.** Annual Review of Plant Physiology. 24: 445-466.
- Liu, T. S.** 1979. **A Monograph of the Genus *Abies*.** Department of Forestry. College of Agriculture National, Taiwan University. Tapei, Taiwan. 608p.
- López, L. M. A.** 1993. **Evaluación nutrimental de *Abies religiosa* en el Desierto de los Leones.** Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados, Montecillo, Estado de México, pp. 7-8.
- Lu P., Joyce D. G. y Sinclair R. W.** 2003. **Geographic variation in cold hardiness among eastern white pine (*Pinus strobus* L.) provenances in Ontario.** Forest Ecology and Management. 178(3):329-340.
-

-
- Madrigal, S. X. 1964. Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de Oyamel (*Abies religiosa* H. B. K. Schl. et Cham.) en el Valle de México.** Tesis de Licenciatura. México. Distrito Federal. Instituto de Ciencias Biológicas. 111 p.
- Madrigal, S. X. 1967. Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de Oyamel (*Abies religiosa* H. B. K. Schl. et Cham.) en el Valle de México.** Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. Subsecretaría Forestal y de Fauna. S. A. G. Boletín Técnico. No.18, México, D.F. pp. 93-97. México, D.F.
- Manzanilla, H. 1974. Investigaciones epidométricas y silvícolas en bosques mexicanos de *Abies religiosa*.** Dirección General de Información y Relaciones Públicas de la Secretaría de Agricultura y Ganadería, México, D.F. 165 p.
- Martínez, M. 1963. Las pináceas mexicanas.** Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 219-288.
- May, E. N. G. 2001. Dinámica de la Regeneración de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham., y *Pinus hartwegii* Lindl., en la estación Forestal Experimental Zoquiapan, Edo. de México.** Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Estado de México, pp. 8-25.
- Melo G. C. y López G. J. 1993. Parque Nacional del Chico, marco geográfico-natural y propuesta de zonificación para su manejo operativo.** Boletín del Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. No. 28.
- Moreno, N. P. 1984. Glosario Botánico Ilustrado.** Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos, Compañía Editorial Continental, México, D. F. 287 p.
- Neuner G. y Larcher W. 1990. Determination of differences in chilling susceptibility of two soybean varieties by means of in vivo chlorophyll fluorescence measurements.** J. of Agronomy and Crop. Sci. 164(2):73-80.
- Nienstaedt, H., 1990. Importancia de la selección natural, en Memoria del Mejoramiento Genético y Plantaciones Forestales.** Centro de Genética Forestal, A. C., Lomas de San Juan, Chapingo, México, pp. 16-18.
-

-
- Norgaard** C. C., Nielsen y Rasmussen H. N. 2009. **Frost hardening and dehardening in *Abies procera* and other conifers under differing temperature regimes and warm-spell treatments.** *Forestry*. 82(1):43-59.
- Oleksyn** J., Reich P. B., Tjoelker M. G. y Chalupka W. 2001. **Biogeographic differences in shoot elongation pattern among European Scots pine populations.** *For. Ecol. Manag.* 148(1-3): 207-220.
- Ortega** San Vicente, J. H. 1962. **Propiedades físicas y mecánicas de la madera de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham. y *Pinus hartwegii* Lind.** Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Estado de México. 85p.
- Peace**, T. R. 1962. **Pathology of trees shrubs.** Oxford University Press. England. 753p.
- Pérez** L. A. V., Cabezudo B., Nieto J. M., y Navarro T. 1996. **Caracterización fenológica y ecomorfológica de alcornoques andaluces (Málaga, España).** *Anales Jard.Bot. Madrid*, 54:554-560.
- Perry**, P. J. 1991. **The Pines of Mexico and Central America.** Timber Press. Portland, Oregon, USA. 231p.
- Ramírez**, J. A., 1985. **Fenología de tres especies de coníferas del estado de Chiapas.** Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 13-40.
- Ramírez**, J. 1989. **La vegetación de México, principales clasificaciones propuestas.** Oficina Tipográfica de la Secretaria de Fomento, México.
- Rehfeldt**, G. E. 1993. **Genetic variation in the Ponderosae of the Southwest.** *Am. J. Bot.* 80(3):330-343.
- Repo** T., Gang Z., Ryyppö A., Rikala R. y Vuorinen M. 2000. **The relation between growth cessation and frost hardening in Scots pines of different origins.** Springer Berlin. 14(8):423-490.
- Rzedowski**, J. 1983. **Vegetación de México.** Editorial Limusa. México, 432p.
- Sakai** A. y Weiser C. J. 1973. **Freezing resistance of trees in North American with reference to tree regions.** *Ecology*. 54, 118-126.
-

-
- Sakai A.** y Larcher W. 1987. **Frost Survival of Plants. Responses and adaptation to Freezing Stress.** Ecological Studies vol.62. Springer-Verlag.
- Salisbury F.** y Ross C. 1994. **Fisiología vegetal.** Grupo Editorial Iberoamérica, México. 759p.
- Savedra R. D.,** Alvarado R. J., Vargas H., y T. Hernández-Tejeda. 2003. **Análisis de la precipitación pluvial en bosques de *Abies religiosa*, en el sur de la Ciudad de México.** Agrociencia. 37: 57-64.
- Smith, W. H.** 1981. **Air pollution and forests: Interactions between air contaminants and forest ecosystems.** Springer-Verlag, N Y., USA. 379p.
- Steponkus, P. L.** 1984. **Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimation.** Annual Review of Plant Physiology. 35:543-693.
- Turesson, G.** 1922. **The species and variety as ecological units.** Hereditas. 3:100-113.
- Turner, J.** y Mitchell S. J. 2003. **The effect of short day treatments on containerized Douglas-fir morphology, physiology and phenology.** New forests. 26:279-295.
- Vargas, C. R.** 1978. **Comparación de métodos de muestreo en un bosque de oyamel (*Abies religiosa* Schl. et Cham).** Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Estado de México. 67 p.
- Vázquez S. J.,** Barret E. y Little Jr. 1962. **Botánica. Consideraciones Generales Sobre Coníferas Mexicanas.** En FAO-INIF. Seminario y viaje de estudio de coníferas latinoamericanas. Pub. Esp. No. 1. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. S. A. G., México, Distrito Federal, pp. 17-20.
- Vegis, A.** 1956. **Formation of the resting condition in plants.** Experientia. 12:94-99.
- Vegis, A.** 1964. **Dormancy in higher plants.** Annual Review of Plant Physiology. 15:185-215.
- Viveros, V. H.** 2005. **Variación Genética Altitudinal en el crecimiento de plantas de *Pinus Pseudostrobus* Lindl en campo.** Agrociencia. 39(005):575-587.
-

- Viveros V. H. y Vargas H. J. J. 2007. Dormancia en yemas de especies forestales.** Revista Chapingo: Serie ciencias forestales y del ambiente Chapingo, Estado de México. 13(2):131-135.
- Walton, D. C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid.** Annual Review of Plant Physiology. 31:453-489.
- White W.C. y Weiser C. J. 1964. The relation of tissue desiccation, extreme cold and rapid temperature fluctuations to winter injury of American Arborvitae.** Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 85:554-563.
- Young, R. A. 1991. Introducción a las Ciencias Forestales.** Editorial Limusa, México. 632p.