



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Respuesta a la sequía de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl.
et Cham. en individuos de cinco procedencias

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G A

P R E S E N T A

NATALIA CASTELAN MUÑOZ

TUTOR

DR. HECTOR MARIO BENAVIDES MEZA

2011





Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

*A mis padres con mucho amor
por ser mi corazón y mi guía
y con mucho agradecimiento por
su amor, su paciencia y su apoyo.*

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Héctor Benavides Meza por invitarme a realizar esta tesis, por su asesoría y su paciencia, pero sobre todo, por encaminarme hacia la dasonomía.

Al Biol. Felipe Nepamuceno por su orientación durante la etapa experimental. Al igual que a la M. en C. Pilar de la Garza.

Al comité revisor del escrito:

Al Ing. Agr. Francisco Camacho Morfín por su invaluable asesoría en el análisis estadístico y en el escrito. A la Dra. María del Rocío Cruz Ortega por su minuciosa revisión y sus consejos académicos. Al M. en C. Tomás Hernández Tejeda y al M. en C. Carlos Mayen por sus acertadas aportaciones al trabajo. A todos ellos por aceptar ser sinodales y por el tiempo que muy amablemente me brindaron.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca para la realización de esta tesis, en el marco del proyecto “Introducción de procedencias para la restauración de los bosques en declinación del Distrito Federal. Etapa 1: *Pinus hartwegii* y *Abies religiosa*”. Al pueblo de México que a través del CONACYT pagó la beca de apoyo.

Al Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales, INIFAP, Coyoacán, por permitirme el uso de sus instalaciones y recursos.

A Edmundo Castelán Muñoz, a Hans Martz de la Vega y a Gabriela por madrugar conmigo y ayudarme en la medición del potencial hídrico de los oyameles.

Al M. en C. Carlos Ramírez Reyes por el mapa.

A Diego Antero Reyes por la edición de las imágenes, por apoyarme y compartir este proceso.

A mis amigos y compañeros del INIFAP que siempre hicieron más agradable mis días en el instituto.

1. Datos de la alumna

Apellido paterno: Castelán
Apellido materno: Muñoz
Nombre: Natalia
Correo electrónico: nayaritzin@yahoo.com.mx
Universidad: Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad: Facultad de Ciencias
Carrera: Biología
No. de cuenta: 098343568

2. Datos del Tutor

Grado: Dr.
Apellido paterno: Benavides
Apellido materno: Meza
Nombre: Héctor Mario

3. Datos del sinodal 1

Grado: Dra.
Apellido paterno: Cruz
Apellido materno: Ortega
Nombre: María del Rocío

4. Datos del sinodal 2

Grado: Ing. Agr.
Apellido paterno: Camacho
Apellido materno: Morfin
Nombre: Francisco

5. Datos del sinodal 3

Grado: M. en C.
Apellido paterno: Mallén
Apellido materno: Rivera
Nombre: Carlos

6. Datos del sinodal 4

Grado: M. en C.
Apellido paterno: Hernández
Apellido materno: Tejeda
Nombre: Tomás

7. Datos del trabajo escrito

Título: Respuesta a la sequía de *Abies religiosa* (H.B.K.)
Schl. et Cham. en individuos de cinco procedencias
No. de páginas: 61 p.
Año: 2011

INDICE

INDICE DE CUADROS	iii
INICE DE FIGURAS	vi
RESUMEN	vii
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. ANTECEDENTES.....	4
2.1. Descripción biológica de <i>Abies religiosa</i>	4
Hábito	4
Fenología	5
Condiciones ecológicas de crecimiento	5
Distribución natural	6
Asociación vegetal	7
Usos más comunes	8
Estado de conservación	8
2.2. Proceso y síntomas de la declinación en bosques de <i>Abies religiosa</i>	8
2.3. Selección de procedencias y variación geográfica	10
2.4. Variación intraespecífica de <i>Abies religiosa</i>	11
2.5. Estado hídrico de las plantas	12
El déficit y el estrés hídrico en las plantas	13
Respuestas de las plantas ante las condiciones de sequía	15
Efectos del estrés hídrico en las plantas	16
III. HIPOTESIS.....	20
IV. OBJETIVO.....	20
V. MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
5.1. Localización y duración del ensayo de procedencias	21
5.2. Diseño experimental	21
Factor A: Nivel de humedad	22
Evaluación de la dinámica de evapotranspiración y contenido de humedad del sustrato	23
Curva de retención de humedad	23

Factor B: Procedencia	24
5.3. Producción de las plantas	26
5.4. Evaluación de las variables	26
Altura y diámetro basal del tallo	26
Tasa de crecimiento relativo promedio	27
Biomasa	28
Caracterización fisiológica del estado hídrico (Potencial hídrico)	28
5.5. Análisis estadístico	28
VI. RESULTADOS.....	30
6.1. Significancia de factores e interacción	30
6.2. Respuestas ante la sequía en las características evaluadas	30
Altura del tallo	30
Diámetro basal	32
Tasas de crecimiento relativo promedio	35
Biomasa inicial	37
Biomasa final	38
Biomasa de la raíz	39
Biomasa de la parte aérea	40
Relación raíz / parte aérea	41
Potencial hídricos de las ramillas	43
VII. DISCUSIÓN.....	46
7.1. Respuestas de <i>Abies religiosa</i> ante la sequía	46
Altura del tallo, diámetro basal y tasa de crecimiento	46
Producción de biomasa y relación raíz / parte aérea	48
Dinámica del potencial hídrico de las ramillas	49
7.2. Respuestas de cada procedencia ante la sequía	50
VIII. CONCLUSIONES.....	54
IX. REFERENCIAS.....	56

INDICE DE CUADROS

Cuadro 5.1. Referencias geográficas de las procedencias recolectadas.	25
Cuadro 6.1. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en la altura final del tallo de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, bajo dos niveles de humedad (al día 242 del estudio).	31
Cuadro 6.2. Comparación de promedios de la altura final del tallo (cm) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias y de los niveles de humedad (en plantas de tres años y tres meses de edad).	32
Cuadro 6.3. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en el diámetro final del tallo de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, bajo dos niveles de humedad (al día 242 del estudio).	33
Cuadro 6.4. Comparación de promedios del diámetro basal final (mm) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, en cada nivel de humedad (en plantas de tres años y tres meses de edad).	34
Cuadro 6.5. Comparación de promedios del diámetro basal final (mm) de <i>A. religiosa</i> entre los niveles de humedad de cada procedencia (en plantas de tres años y tres meses de edad).	34
Cuadro 6.6. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en la tasa de crecimiento de la altura del tallo y del diámetro basal de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, en dos niveles de humedad.	35
Cuadro 6.7. Comparación de promedios de la tasa de crecimiento en altura del tallo ($\text{cm cm}^{-1} \text{ día}^{-1}$) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias y de los niveles de humedad.	35
Cuadro 6.8. Comparación de promedios de la tasa de crecimiento en diámetro ($\text{m m}^{-1} \text{ día}^{-1}$) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, en cada nivel de humedad.	36
Cuadro 6.9. Comparación de promedios de la tasa de crecimiento en diámetro ($\text{m m}^{-1} \text{ día}^{-1}$) de <i>A. religiosa</i> entre los niveles de humedad de cada procedencia.	36
Cuadro 6.10. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en la biomasa de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias en dos niveles de humedad, al inicio del estudio.	37

Cuadro 6.11. Comparación de promedios los distintos componentes de la biomasa (g) de <i>A. religiosa</i> de cada procedencia, al inicio del estudio (en plantas de dos años y medio de edad).	37
Cuadro 6.12. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en la biomasa (g) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias bajo dos niveles de humedad, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).	38
Cuadro 6.13. Comparación de promedios de la biomasa total (g) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, en cada nivel de humedad, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).	38
Cuadro 6.14. Comparación de promedios de la biomasa total (g) de <i>A. religiosa</i> entre los niveles de humedad de cada procedencia, al final del estudio (al día 242 del experimento).	39
Cuadro 6.15. Comparación de promedios de la biomasa de la raíz (g) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, en cada nivel de humedad, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).	39
Cuadro 6.16. Comparación de promedios de la biomasa de la raíz (g) de <i>A. religiosa</i> entre los niveles de humedad de cada procedencia, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).	40
Cuadro 6.17. Comparación de promedios de la biomasa de la parte aérea (g) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, en cada nivel de humedad, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).	40
Cuadro 6.18. Comparación de promedios de la biomasa de la parte aérea (g) de <i>A. religiosa</i> entre los niveles de humedad de cada procedencia, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).	41
Cuadro 6.19. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en la relación de raíz / parte aérea de la biomasa de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias bajo dos niveles de humedad, al inicio y al final del estudio.	41
Cuadro 6.20. Comparación de promedios de la relación raíz / parte aérea de la biomasa de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, al inicio del estudio (en plantas de dos años y medio de edad).	42
Cuadro 6.21. Comparación de promedios de la relación raíz / parte aérea para la biomasa de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias bajo dos niveles de humedad, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).	42

Cuadro 6.22. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en tres mediciones del potencial hídrico en ramillas de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias bajo dos niveles de humedad.	43
Cuadro 6.23. Comparación de promedios de la primera medición del potencial hídrico (MPa) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias y de los niveles de humedad (registrado en el último día del tercer ciclo de sequía).	43
Cuadro 6.24. Comparación de promedios de la segunda medición del potencial hídrico (MPa) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, en cada nivel de humedad (registrado en el último día del sexto ciclo de sequía).	44
Cuadro 6.25. Comparación de promedios de la segunda medición del potencial hídrico (MPa) de <i>A. religiosa</i> entre los niveles de humedad de cada procedencia (registrado en el último día del sexto ciclo de sequía).	44
Cuadro 6.26. Comparación de promedios de la tercera medición del potencial hídrico (MPa) de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias y de los niveles de humedad (registrado en el último día del noveno ciclo de sequía).	45

INDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. a) Arboles de <i>Abies religiosa</i> ; b) Ramillas; c) Cono; d) Semillas (Farjon, 1990).	5
Figura 2.2. Mapa de la distribución de <i>Abies religiosa</i> (Farjon, 1990)	6
Figura 5.1. Disposición del diseño experimental dentro del invernadero.	22
Figura 5.2. Curva de retención de humedad del sustrato	24
Figura 5.3. Localización geográfica de las cinco procedencias de <i>A. religiosa</i>	25
Figura 6.1. Altura del tallo de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, bajo dos niveles de humedad. Los valores representan el promedio de $n = 15$, las barras representan el error estándar.	31
Figura 6.2. Diámetro basal de <i>A. religiosa</i> de cinco procedencias, bajo dos niveles de humedad. Los valores representan el promedio de $n = 15$, las barras representan el error estándar.	33

RESUMEN

Con el propósito de determinar una posible variación intraespecífica en la respuesta a la sequía de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham, se realizó un estudio con plantas de dos años y medio de edad, provenientes de cinco localidades de la Faja Volcánica Transmexicana: Coatepec de Harinas, Estado de México; Cofre de Perote, Veracruz; La Soledad, Tlaxcala; Milpa Alta, DF; y Nevado de Colima, Jalisco. En condiciones de invernadero, las plantas fueron sometidas durante nueve meses a dos niveles de humedad en el sustrato: riego (control) y sequía. Las respuestas evaluadas fueron el crecimiento en altura y diámetro basal, así como la asignación de biomasa y el potencial hídrico de las ramillas.

Las plantas de *A. religiosa* mostraron variaciones intraespecíficas en todos los parámetros. Al final del periodo experimental los resultados del análisis de varianza indicaron una diferencia estadística causada por la interacción de los niveles de humedad con la procedencia de las plantas en: el crecimiento en el diámetro basal y en la biomasa. En cambio la diferencia estadística en el potencial hídrico final se debió a los niveles de humedad.

Las características más afectadas por el estrés hídrico fueron la biomasa, lo cual provocó aumentos significativos en la relación raíz / parte aérea de los individuos que se mantuvieron en sequía, y el potencial hídrico. El potencial hídrico de las ramillas en las planta sometidas a sequía varió entre -0.53 a -1.77 MPa.

Las respuestas de los árboles a las condiciones de humedad estuvieron relacionadas con su procedencia. Las plantas de Coatepec de Harinas y de Nevado de Colima presentaron un gran tamaño y una gran velocidad del consumo de agua, aún bajo estrés hídrico, características que las torna vulnerables ante condiciones de sequía. Las de Cofre de Perote se distinguieron por presentar un crecimiento lento y un menor uso del recurso hídrico, estas repuestas le permitirían establecerse y sobrevivir en condiciones de sequía. Los árboles de La Soledad fueron los que presentaron una mayor sensibilidad en el crecimiento ante los cambios de humedad. Los de Milpa Alta mostraron una respuesta que sugiere una resistencia intermedia a la sequía.

I. INTRODUCCIÓN

La Zona Metropolitana del Valle de México, uno de los mayores complejos urbanos del mundo, se encuentra a una elevación de 2240 msnm, en una cuenca cerrada, rodeada por sistemas montañosos que van de 2500 a 5452 m de altitud. Durante la última mitad del siglo veinte esta zona ha experimentado una extendida transformación y reducción de sus áreas con vegetación natural, debido alto grado de urbanización e industrialización (Jáuregui, 2002). No es de sorprender que esta severa presión sobre los limitados recursos naturales haya causado serios problemas ecológicos y ambientales para la Cuenca del Valle de México y las zonas aledañas (Fenn *et al.*, 2002).

Una consecuencia alarmante se puede observar en los bosques periurbanos del Valle de México. A principios de los años 80's se detectaron síntomas de declinación en el bosque de oyamel (*Abies religiosa*) del Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL). Durante esa década, el impacto por declinación se incrementó y se registró la muerte repentina de miles de oyameles (Alvarado *et al.*, 1993). La declinación más dramática ocurrió en los rodales puros, localizados en las zonas del parque que se encuentran expuestas a la masa de aire contaminado proveniente de la Ciudad de México, especialmente en las barrancas con orientación sur-suroeste, donde existen áreas de mortandad que cubren hasta unas 20 hectáreas (Granados y López, 2001). Los índices de mortalidad de los árboles han descendido en los años recientes, pero los síntomas de declinación continúan presentes en los rodales. Todos los bosques de oyamel localizados al sur y suroeste de la ciudad, como son el Ajusco y los Dinamos, muestran un proceso de declinación similar (Alvarado *et al.*, 1993).

El deterioro del bosque de oyamel del PNDL se ha estudiado ampliamente durante las tres décadas anteriores y se sabe que entre los factores que interactúan de manera compleja en el proceso de declinación se encuentran: la contaminación del aire y del suelo, la sequía, deficiencias nutrimentales, presencias de insectos y patógenos forestales, así como la falta de manejo forestal integrado (Alvarado y Hernández, 2002).

Las barrancas del parque, donde habita *A. religiosa*, son una fuente de agua importante. Alvarado y Hernández (2002) señalan que la mayoría de las zonas en declinación del Parque Nacional Desierto de los Leones son sitios en donde ha sido reducido el abasto normal de agua. Las áreas llamadas

“cementerios”, en donde la mortalidad *A. religiosa* alcanza el 100% de la población, están localizadas en algunos lugares en donde el agua es canalizada hacia la ciudad. Además, la canalización de gran parte de los manantiales a lo largo del parque hacia el sistema de distribución, alimenta de agua potable a las comunidades que se encuentran en las faldas de la montaña. Esta canalización hacia las zonas urbanas ha reducido la disponibilidad de agua para la vegetación forestal que se encuentra en toda el área. Vázquez (1987) señaló a la extracción excesiva de agua como un factor de disturbio para los bosques de oyamel del PNDL. Por otro lado, en esa zona se registraron algunas sequías en la época inicial y durante el desarrollo del problema de declinación del oyamel, la primera sequía ocurrió en 1976 y la segunda en 1982/1983; a su vez, los daños periódicos por sequía ocurren regularmente en invierno (Marín *et al.*, 2002).

En el último siglo la temperatura atmosférica en el Valle de México se ha incrementado en 0.5°C, lo que aumenta los efectos del estrés hídrico (Alvarado y Hernández, 2002). El panorama próximo no parece ser mejor, especialmente en los bosques más cercanos al área urbana actual, este problema se irá agravando debido al incremento continuo de la población y subsecuente deforestación.

El proyecto del INIFAP titulado “Introducción de procedencias para la restauración de los bosques en declinación del Distrito Federal. Etapa 1: *Pinus hartwegii* y *Abies religiosa*”, del cual forma parte este trabajo, plantea ofrecer opciones de mejoramiento genético para reforestar los sitios alterados por la declinación de las especies nativas; utilizando los recursos génicos asociados a su variación, para incrementar la probabilidad del establecimiento exitoso de los individuos y, por lo tanto, los porcentajes de sobrevivencia.

Debido a las enormes dificultades que implica reducir las fuentes primarias de estrés, la alternativa propuesta para mitigar los efectos adversos sobre dichas especies es la búsqueda, selección e introducción de las líneas genéticas de las especies que muestren una mayor resistencia a las condiciones ambientales críticas del sitio. Para realizarlo, es necesario conocer la variación que existe entre las poblaciones naturales de estas especies, en su respuesta ante los factores adversos.

Las especies forestales con grandes áreas de distribución muestran en general una gran variación clinal controlada genéticamente. Ésta se ve reflejada en la plasticidad fenotípica de las características fisiológicas y morfológicas, como aquellas que están relacionadas con la resistencia y la adaptación a factores limitantes. La variación intraespecífica, es decir, la variación entre ecotipos de la misma especie, se debe a la selección natural en función de los gradientes geográficos y ambientales que se presentan a lo largo del área de distribución (Zobel y Talbert, 1988). Es decir, la cantidad y calidad del crecimiento de las plantas están determinadas por el ambiente en el cual crecen y por su potencial hereditario, resultado de las adaptaciones fijadas en el genotipo a lo largo de su evolución.

Bajo esta perspectiva, este trabajo se enfocó en evaluar la variación de la respuesta a la sequía de individuos de *A. religiosa*, procedentes de cinco localidades de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT).

II. ANTECEDENTES

2.1. Descripción biológica de *Abies religiosa*

Abies religiosa es una de las ocho especies del género *Abies* reportadas para México por Martínez (1948), pertenece a la familia Pinaceae. Fue colectada en 1803 por Humboldt y Bonpland, quienes en 1817 la describieron y clasificaron como *Pinus religiosa*. Schlechtendal y Chamisso, en 1830, le asignaron el nombre con el que es reconocida actualmente, además de transferirla del género *Pinus* al género *Abies* (Martínez, 1963).

Hábito (Martínez, 1963; SIRE, s/f; Farjon, 1990)

A. religiosa es un árbol perennifolio, de 35-45 m de altura; el tronco es monopodial, con un diámetro de hasta de 1.80 m. Tiene una corteza externa de color café-rojizo, con pequeñas placas irregulares de 1-5 mm de grosor; una corteza interna de color rojizo y de 6-7 mm de grosor. La copa es piramidal o cónica. Sus hojas son alternas, de 20 a 30 mm de largo por 1.5 mm de ancho, ápice agudo y córneo, base torcida, de color verde oscuro en el haz y glaucas en el envés. Las yemas son ovoides u ovals, de 6 a 10 mm de color amarillento y protegidas por brácteas delgadas. *A. religiosa* es una planta monóica, con las inflorescencias masculinas oblongas, de 12 a 14 mm de largo por 5 mm de ancho, de color violáceo, al principio protegidas por mucha resina, localizadas en las ramillas laterales. Las inflorescencias femeninas se desarrollan hacia la cima del árbol, son conos subcilíndricos, de 7 cm de largo, con las brácteas espatuladas, excertas, sobresaliendo de 8 a 10 mm; los conos maduros son cilíndricos-oblongos, de 10 a 16 cm de largo por 4 a 6 cm de ancho, son casi sésiles. Escamas casi uniformes, cuneadas, de 28 a 35 mm de largo por 12 a 28 mm de ancho, ápice redondeado y entero. Las semillas son resinosas, de forma cuneado-oblonga, ovoide y oblonga, aguda en la base, de 9 a 10 mm de largo por 5 mm de ancho, lisas, de color castaño brillante, con el ala lateral amplia, oblicua, suave, delgada, quebradiza, de color castaño claro de 22-25 mm de largo por 10-15 mm de ancho (Figura 2.1).

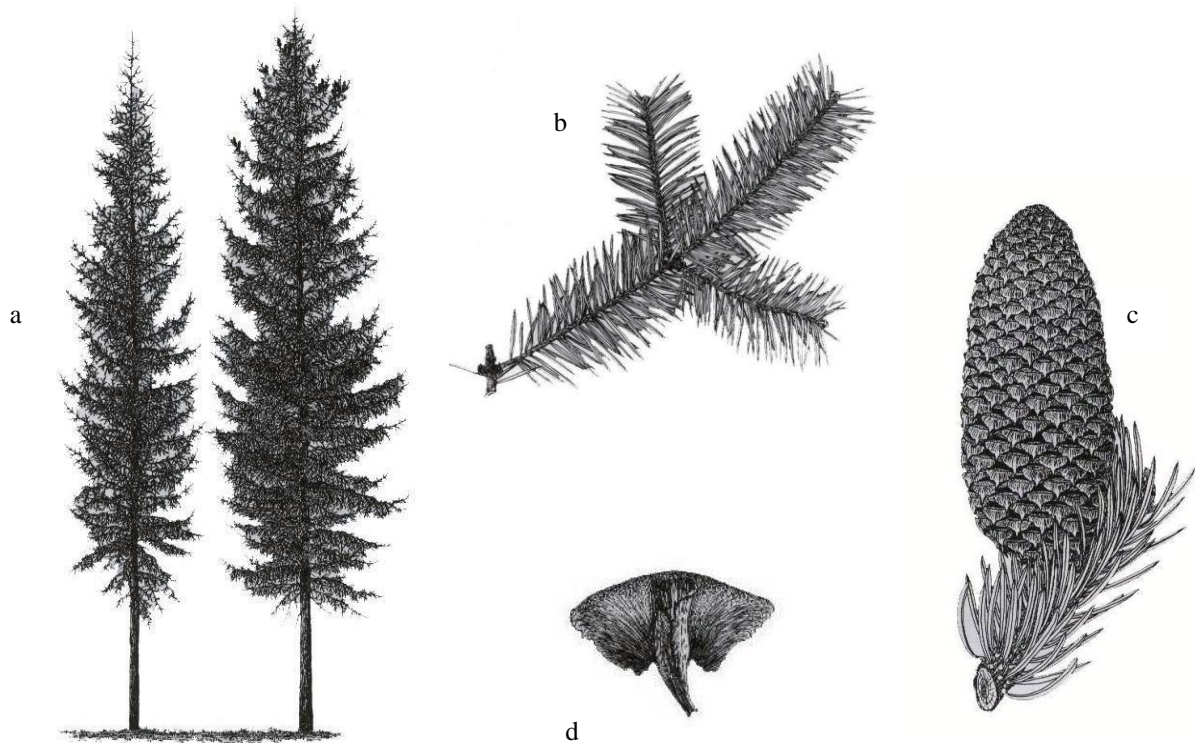


Figura 2. 1. a) Árboles de *Abies religiosa*; b) Ramilla; c) Cono; d) Semilla (Farjon, 1990).

Fenología

Aunque los árboles de oyamel son fisiológicamente activos todo el año, desarrollan yemas vegetativas desde diciembre y reducen su metabolismo durante los periodos fríos y secos del año. También durante diciembre producen las estructuras reproductivas masculinas y femeninas, que alcanzan la madurez en los meses de marzo y abril, cuando se efectúa la polinización. La edad en la que *A. religiosa* florece y fructifica oscila entre los 21 y 25 años y produce semillas cada 2 años. (Rezedowski, 1978; Alvarado y Hernández, 2002).

Condiciones ecológicas de crecimiento

Abies religiosa está confinada a sitios de alta montaña, generalmente habita entre los 2400 y 3600 m de altitud. Las grandes áreas boscosas de oyamel se encuentran bajo condiciones climáticas y edáficas muy específicas, sobre todo en barrancas con pendientes más o menos fuertes, sombreadas y con humedad elevada en el suelo y el aire. Se establecen en sitios de clima frío, con temperaturas medias de 7 a 15° C; con una precipitación media anual aproximada a los 1000 mm, distribuida en 100 o más días de lluvia. La distribución regional de las zonas de humedad es la que determina los

límites altitudinales de esta especie, la cual, se localiza en montañas con suelos muy jóvenes de origen volcánico, profundos y bien drenados. Estos suelos presentan un pH de 5 a 7, con materia orgánica abundante, hasta el 70%, especialmente en horizontes superficiales (Manzanilla, 1974; Rzedowski, 1978; Farjon, 1990).

Distribución natural

Los bosques de *A. religiosa* son típicos de la zona ecológica templada subhúmeda, principalmente de México. Su distribución geográfica natural se encuentra entre los 17° 30' y 21° 00' latitud Norte y entre los 97-104° 00' longitud Oeste. *A. religiosa* se localiza desde el centro de Michoacán hasta Veracruz. Las áreas continuas de mayor extensión de estos bosques perennifolios son las serranías que circundan a la Cuenca de México, dentro de la Faja Volcánica Transmexicana. También se encuentran poblaciones aisladas al norte de la república, en el sur de Nuevo León, oeste de Tamaulipas, sur de Chihuahua, Sinaloa, San Luis Potosí, Jalisco y Colima; al sur en Guerrero, Oaxaca e incluso en el oeste de Guatemala. Su distribución es en extremo dispersa y localizada, pues se presenta en pequeños manchones (Figura 2.2) (Rzedowski, 1978; Farjon, 1990; Sánchez *et al.*, 2005).

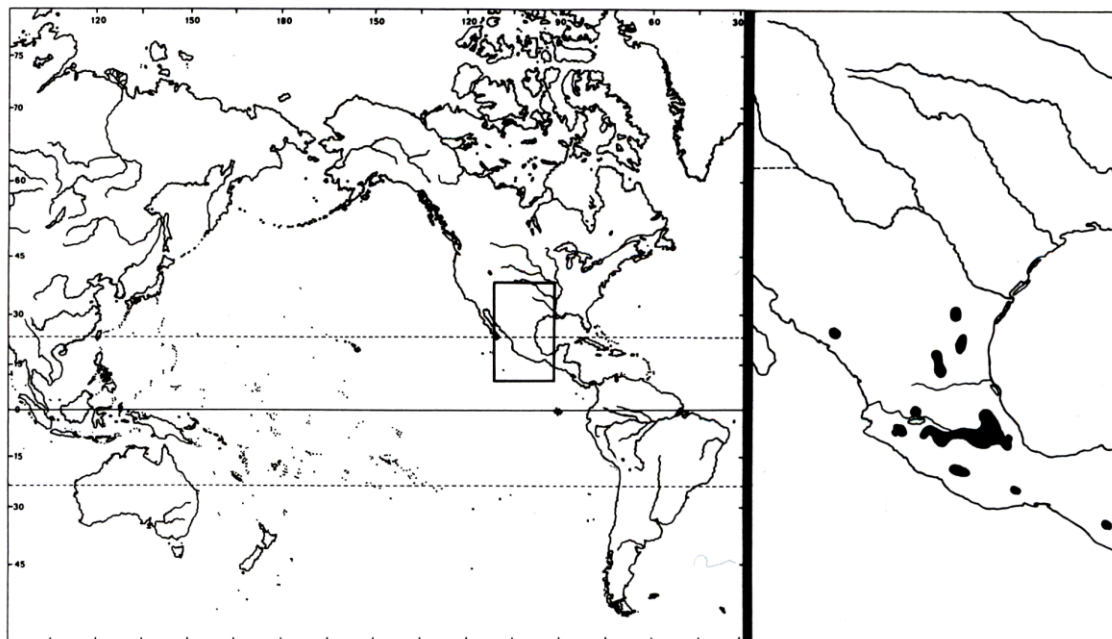


Figura 2.2. Mapa de la distribución de *Abies religiosa* (Farjon, 1990).

Asociación vegetal

Abies religiosa se encuentra en una comunidad de vegetación primaria madura bien definida. En ésta, domina el estrato arbóreo superior formando bosques densos, conocidos como bosque de *Abies*, bosque de abetos o bosque de oyamel. En la parte media del cinturón de distribución de *Abies religiosa* hay predominancia de rodales puros. Sin embargo los bosques de *A. religiosa* no siempre forman rodales puros dentro de los límites mencionados, especialmente en los límites altitudinales se mezclan con otras especies. En límites inferiores se encuentran mezclas con *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, *P. montezumae*, *P. pseudostrobus*, *P. tenuifolia*, *P. douglasiana*, *Quercus lauriana*, *Cupressus lindleyi*, *Alnus firmifolia*, *Arctostaphylos logifolia*, *Arbutus* sp., *Prunus serotina* spp. *capuli*, *Salix oxylepis*, etc. Para el límite altitudinal superior se registran *Pinus rudis* y *P. hartwegii*, *Alnus* sp. y *Quercus* spp. (Manzanilla, 1974; Rodríguez, 2002).

Generalmente, los densos bosques de oyamel en condiciones naturales suele ser denso, lo que crea condiciones de penumbra a niveles inferiores y el desarrollo de los estratos arbustivo y herbáceo puede ser bastante limitado. Sin embargo, en sitios alterados la cantidad de luz en el interior de la comunidad aumenta y diversas especies, que son componentes normales del sotobosque, proliferan de manera notable (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998).

En 2005 Sánchez y colaboradores realizaron una comparación bibliográfica de las especies vegetales más representativas que habitan los bosques de oyamel de la FVT. Sólo *Alchemilla procumbens* y *Symphoricarpos microphyllus*, además de *A. religiosa* se presentaron en todas las localidades (100% de constancia). También reportaron que están presentes las especies *Acaena elongata*, *Didymaea alsinoides*, *Fragaria mexicana*, *Fuchsia microphylla*, *Senecio angulifolius* y *Senecio barbajohannis*, con una presencia de 92%; *Arbutus xalapensis*, *Brachypodium mexicanum*, *Buddleia parviflora*, *Castilleja tenuiflora*, *Eupatorium glabratum*, *Galium aschenbornii*, *Pernettya postrata*, *Salix paradoxa*, *Salvia elegans* y *Stellaria cuspidata*, con 83%; y *Arenaria lanuginosa*, *Asplenium monanthes*, *Eupatorium pazcuarensis*, *Geranium seemannii* y *Penstemon gentianoides* con 75% de presencia.

Por otro lado, las principales plagas y enfermedades que afectan a *A. religiosa* son las siguientes: *Arceuthobium abetis-religiosae* (Loranthaceae), el muérdago enano, ataca ramas y en ocasiones el fuste, provoca tumores y deformaciones; *Pseudohylesinus mexicanus*, *Scolitus ventralis* y

Hylurgops flohri (Scolytidae), descortezadores; *Evita hyalinaria* (Geometridae), defoliador; *Fomes pinicola* (Coriolaceae) y *Polyporus borealis* (Polyporaceae), xilófagos que se desarrollan tanto en la madera viva como en la madera muerta (Manzanilla, 1974).

Usos más comunes

A. religiosa es la especie maderable más rica en celulosa en México, es usada principalmente en la producción de papel. De su madera también se obtienen, vigas o aserrín, pero es inapropiada para cualquier uso donde se requiera de madera dura y fuerte. Esta planta también es empleada como árbol de navidad. Según Martínez (1963), debido a su forma de cruz, los indígenas usaban las ramas jóvenes para decorar las iglesias durante sus ceremonias religiosas y por esta razón se le nombró *Abies religiosa*.

Estado de conservación

Actualmente *A. religiosa* no está considerada como especie en riesgo de extinción en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994 ni en la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies de Fauna y Flora Silvestres (CITES); de modo que en la Lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (UICN, 2009), se encuentra en la categoría de mínima preocupación, lo cual significa que como especie no requiere de medidas de protección especial.

2.2 Proceso y síntomas de la declinación en bosques de *Abies religiosa*

El síndrome de declinación de *A. religiosa* del PNDL está ligado a una serie de desórdenes fisiológicos que pueden conducir a la muerte del organismo. La declinación se caracteriza por la pérdida gradual del vigor y de la forma cónica de la copa, como resultado de una severa defoliación y muerte de las ramas, el descortezamiento del fuste y la reducción del crecimiento (Saavedra *et al.*, 2003). El follaje presenta una clorosis que después se torna en enrojecimiento, senescencia y abscisión prematura. Ocasionalmente, los oyameles afectados, sólo pueden retener el follaje de los tres años previos, a diferencia de los oyameles saludables que normalmente retienen el follaje hasta seis años (Alvarado y Hernández, 2002). Esta senescencia y clorosis ocasiona que la tasa fotosintética disminuya haciendo menos recursos para el crecimiento (Bernal *et al.*, 2004).

Diversos autores han sugerido que, de la larga lista de factores que interactúan en la declinación del bosque de *A. religiosa* del PNDL, probablemente la contaminación atmosférica de la Zona Metropolitana del Valle de México es el principal promotor de este proceso. El daño foliar, como el moteado clorótico y la abscisión de las hojas, podría ser el efecto directo o indirecto de la exposición crónica a niveles fitotóxicos de gases oxidantes fotoquímicos, principalmente de ozono (Bauer L.I. de y Hernández, 1986; Cibrán, 1989; Alvarado *et al.*, 1993). Durante la estación seca del año, que va desde fines de octubre hasta mayo, los vientos dominantes del noreste transportan las masas de aire contaminado de la zona metropolitana hacia las áreas forestales del sur-suroeste de la cuenca. Los rodales más afectados son especialmente los de las barrancas con exposición barlovento, donde los contaminantes antropogénicos permanecen atrapados y se acumulan a niveles peligrosamente altos, debido a la pobre ventilación de la Cuenca del Valle de México (Jáuregui, 2002).

Además de la contaminación atmosférica y la sequía, la cual ha sido abordada en la introducción de este trabajo, también han sido documentadas concentraciones elevadas de metales pesados como Pb, Fe, Zn, Cd, Cr y Cu en el suelo y/o en la vegetación de estos sitios. Se ha planteado que ésta deposición podría haber causado ciertos desórdenes nutrimentales en *A. religiosa* (Castro *et al.*, 1995; Fenn *et al.*, 2002). El análisis del follaje maduro de oyameles afectados ha mostrado deficiencias principalmente de N, P, K, Mg y Mn (López, 1998; Amaro *et al.*, 2006)). Las deficiencias nutrimentales participan en la declinación reduciendo la capacidad de los árboles para producir fotosintatos. Debido a esto, los árboles están más susceptibles ante los efectos de otros factores de estrés (Alvarado y Hernández, 2002).

El rol de los insectos defoliadores y barrenadores en el proceso de declinación y la mortalidad de los oyameles es secundario. La infestación de insectos, como *Pseudohylesinus variegatus* y *Scolytus mundus* que normalmente no causan daños excesivos, solamente ocurre cuando los árboles ya han sido estresados por otros factores (Castillo y Veraza, 1992).

La falta de manejo forestal y de cortes sanitarios en el PNDL tiene como consecuencia la sobrepoblación y la maduración de los rodales. Esto puede contribuir de manera crítica al desarrollo de la declinación, ya que al no haber espacio disponible para la regeneración del bosque, incrementa el estrés fisiológico debido a la competencia por la obtención de los recursos e incrementa la

susceptibilidad a la contaminación, insectos y enfermedades forestales (Fenn *et al.*, 2002; Alvarado y Hernández, 2002).

Los bosques de *A. religiosa* forman parte de las pocas áreas forestales remanentes cercanas a la Ciudad de México y su conservación es determinante para la calidad de vida del área metropolitana. Su mantenimiento contribuye a mejorar la calidad del aire, captura de dióxido de carbono, control de la erosión del suelo, modulan el clima local y constituyen un reservorio natural de la vida silvestre. La importancia del oyamel en la cuenca 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, 1967). La muerte de estos bosques puede incrementar la degradación del sistema de recarga en los acuíferos de la Cuenca y por lo tanto su sustentabilidad hidrológica a largo plazo (Marín *et al.*, 2002).

La exposición severa y constante a los factores causantes de estrés crónico puede causar la desaparición completa de estos bosques. Por lo tanto, es evidente la urgencia de realizar acciones para la preservación de los bosques restantes y la restauración, de los que han sido afectados, lo cual debe ser una prioridad para cualquier programa gubernamental que intente rescatar la Cuenca de México de la crisis ecológica.

2.3. Selección de procedencias y variación geográfica

Uno de los principales hallazgos de la investigación genética forestal durante el siglo XIX fue la existencia de considerables reservas de variación genética natural en las poblaciones de árboles forestales. Las coníferas, en particular, generalmente presentan altos niveles de diversidad genética al interior de las poblaciones de la misma especie, en comparación con otras plantas. Sin embargo, al mismo tiempo, presentan baja diferenciación entre poblaciones. Estos patrones son atribuidos a las características comunes de su historia de vida, como la longevidad, el alto flujo genético debido a la polinización cruzada, la alta fecundidad y su amplia área de distribución geográfica (Young, 1991).

En especies con amplia distribución natural, existen mayores probabilidades de encontrar diferencias entre procedencias, dado que cada población se va adaptando a las condiciones propias

del medio donde habita y si el intercambio de genes es limitado, con el paso del tiempo cada población tiende a diferenciarse, y aún cuando compartan un acervo genético general, también cada una de ellas posee un conjunto de genes que le son propios y la hacen diferente de las demás. Las diferencias entre las poblaciones forestales de una misma especie son el resultado de mecanismos de adaptación y selección natural que han actuado durante varias generaciones sucesivas (Zobel y Talbert, 1988).

En situaciones donde el ambiente impone limitaciones al crecimiento y la supervivencia de las especies naturales, el mejoramiento forestal ofrece una alternativa para superar las deficiencias a través de la selección de procedencias que estén por encima del promedio en rasgos de interés, y la utilización posterior de su germoplasma para reforestar áreas con estos factores limitantes.

2.4. Variación intraespecífica de *Abies religiosa*

La distribución actual de *A. religiosa* parece haber sido influenciada durante el periodo glacial del Pleistoceno, en el cual las poblaciones de coníferas se expandieron, habitando áreas largas y continuas en las montañas. Posteriormente, durante el calentamiento interglacial actual, su distribución se redujo y se fragmentó, quedando confinada a zonas de alta montaña. Estos periodos sucesivos promovieron primero el amplio flujo de genes y posteriormente la deriva génica, sobre todo para las poblaciones aisladas de *A. religiosa* y otras especies de coníferas (Jaramillo *et al.* 2008).

La variación entre procedencias de *Abies* mexicanos ha sido estudiada parcialmente y sólo mediante el análisis de isoenzimas. Se han observado niveles relativamente bajos de diversidad genética y de heterocigosis, además de niveles relativamente altos de diferenciación interpoblacional en especies de México y Guatemala (Keiman, 1997).

Aguirre *et al.* (2000) revisaron la variación genética de 11 poblaciones de *A. religiosa* representativas de su área geográfica, estos autores encontraron grandes diferencias entre las poblaciones, incluso relativamente más grandes comparadas con las de otras coníferas de regiones nor-templadas, incluyendo otras especies de *Abies*. Los niveles de polimorfismo y heterocigosis de *A. religiosa* fueron relativamente altos; sin embargo, los niveles de variación fueron más bajos al interior de las poblaciones aisladas en las orillas de su área de distribución natural.

El flujo genético en *A. religiosa* está restringido geográficamente en algunos sitios, en donde la dispersión a largas distancia no es suficiente para prevenir el aislamiento ocasionado por la distancia. El valor relativamente alto de heterocigosis puede deberse, en parte, a la divergencia entre las poblaciones del este y oeste observadas en los árboles. Esta variación puede representar cierto potencial de adaptación que defina la respuesta de los individuos a factores ambientales adversos (Konnert y Ruetz, 1997). En cuanto a la variación de la respuesta a la sequía de *A. religiosa*, no se cuenta con información pues hasta la fecha no se han realizado estudios al respecto.

2.5. Estado hídrico de las plantas

El agua constituye un sistema continuo en el suelo, las plantas y la atmósfera. Es un factor determinante para la sobrevivencia, el desarrollo y la diferenciación de los distintos ecosistemas en el planeta. De tal manera que la distribución y densidad de las especies vegetales están fuertemente influenciadas por el régimen de humedad y de temperatura (Chuine y Beaubien, 2001).

Para analizar los efectos de la sequía sobre la planta, es necesario establecer ciertos conceptos que permitan cuantificar de manera adecuada la disponibilidad de agua que guarda un suelo en particular. El concepto más utilizado para evaluar el estado hídrico de una planta es el potencial hídrico (Ψ_w) o la actividad del agua celular.

El potencial hídrico es la medida de la energía libre del agua, igual la capacidad que tiene un mol de sustancia para realizar un trabajo en un sistema por unidad de volumen (J mol^{-3}). Se representa con la unidad de presión Megapascal (MPa) (Boyer, 1995).

El potencial hídrico es una cantidad relativa, se expresa como la diferencia entre el potencial de la sustancia o sistema a estudiar en un estado determinado y el potencial del agua en su estado de referencia, que es el agua pura a temperatura ambiente y presión atmosférica. El potencial hídrico del agua pura es igual a cero, entonces, cuando el sistema no es agua pura, tal como en el caso del líquido moviéndose en las paredes celulares y el xilema, su potencial hídrico es inferior a cero, por lo tanto se expresa con un número con signo negativo. Los valores elevados de potencial hídrico representan condiciones más favorables para el crecimiento de las plantas, en tanto que la reducción del potencial hídrico a un nivel crítico afecta directamente el funcionamiento de varios procesos

enzimáticos incluyendo la fotosíntesis, la transpiración, la respiración y el metabolismo de los carbohidratos, causando una reducción en el crecimiento (Kozłowski, 1999).

Los factores principales que constituyen el potencial hídrico en las plantas, es decir, que tienen efecto sobre la energía libre del agua para moverse dentro de la planta son:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m$$

Donde los subíndices s , p , m representan el potencial osmótico, la presión hidrostática y el potencial mátrico (Taiz y Zeiger, 2006a).

Cada componente del potencial hídrico refiere al mismo punto en la solución y cada componente es sumado algebraicamente de acuerdo a si aumenta (positivo) o disminuye (negativo) el potencial hídrico en ese punto (Boyer, 1995). La disminución del potencial hídrico está en función de la concentración de solutos disueltos en el agua; las presiones o tensiones hidrostáticas negativas, tales como las del xilema de plantas transpirantes; y las fuerzas mátricas. En contraste, el potencial hídrico aumenta por la presión hidrostática positiva, conocida también como presión de turgencia (que es la presión de la pared celular expandida sobre el contenido de la célula); la gravedad sobre el nivel atmosférico; y el incremento de la temperatura (Kramer y Boyer, 1995).

Como ya se ha mencionado, la habilidad del agua para moverse depende del potencial hídrico y de sus componentes. El agua en las plantas generalmente tiene un Ψ_w negativo porque el Ψ_s y el Ψ_m son negativos y Ψ_p no es compensado completamente por ellos. El agua se mueve siguiendo un gradiente de potencial hídrico, es decir, de regiones con potencial hídrico más elevado hacia otras de potencial hídrico más bajo (Taiz y Zeiger, 2006a).

El déficit y el estrés hídrico en las plantas

La sequía es un factor ambiental, usualmente definido como la ausencia de agua en el suelo o sustrato por un período suficiente para producir déficit y estrés hídrico en las plantas (Cuevas *et al.*, 1992). Puesto que el transporte de agua es un proceso pasivo, las plantas sólo pueden incorporar agua cuando el potencial hídrico de la planta es inferior que el potencial hídrico del suelo. A medida

que el suelo se seca, la planta se deshidrata, disminuyendo su potencial hídrico. Si no fuera así, el suelo comenzaría a extraer agua de la planta (Taiz y Zeiger, 2006a).

Kozlowski (1999) menciona que el déficit de agua interno puede ser el resultado de una transpiración excesiva o de una absorción lenta por la planta en suelos secos, fríos o pobremente aireados, o más comúnmente por una combinación de ambos procesos.

En una zona climática dada, el lapso en que el agua está disponible para la planta depende en gran medida, de las propiedades del suelo para almacenarla. Un suelo a capacidad de campo, contiene la máxima cantidad de agua capilar (expresada en gramos por 100 gramos de suelo seco) que pueda almacenar en contra de la gravedad. Por otro lado, el punto de marchitez permanente es el valor mínimo de agua retenida en un suelo en el momento en que la planta ya no puede absorberla, ocasionando que ésta llegue a la marchitez irreversible (Kramer y Boyer, 1995). Este es el valor de potencial hídrico bajo el cual las plantas, según la especie, no logran recuperar la presión de turgencia, aún cuando cese la pérdida de agua por transpiración, ya que el potencial hídrico del suelo es menor que el de la planta. Entonces, el agua disponible para la planta es el agua comprendida entre el rango de punto de marchitez permanente y capacidad de campo de un suelo.

En la planta se genera un conflicto a nivel fisiológico para mantener el delicado equilibrio entre la necesidad de conservar el agua y la necesidad de abrir sus estomas para incorporar el dióxido de carbono (CO_2) atmosférico para realizar la fotosíntesis, exponiéndose a sufrir deshidratación (Taiz y Zeiger, 2006a).

Levitt (1972) define al estrés como cualquier factor capaz de inducir tensión dañina en las plantas, esta tensión puede ser reversible o irreversible. A su vez, el déficit hídrico es la cantidad de agua contenida en un tejido o célula inferior al contenido hídrico más alto en el estado más hidratado de la planta. En especies forestales la sequía tarda días en ser estresante. Sin embargo, cuando el déficit hídrico se genera a un ritmo suficientemente lento, el estrés afecta los procesos de desarrollo y la producción y distribución de materia seca total, modificando la anatomía, la morfología, la fisiología, la fenología y los aspectos bioquímicos de las plantas. Varios autores han revisado el impacto que causa la sequía sobre las plantas, de modo que, entre las consecuencias señalan: la disminución del potencial hídrico, de la turgencia, de la conductancia estomática, de la fotosíntesis;

el cese de la síntesis de proteínas, de pared celular y del ensanchamiento celular; la reducción del crecimiento vegetal, de la expansión y producción de hojas, de brotes y ramas; así como también, la acumulación de solutos y de ácido abscísico. Finalmente, la deshidratación prolongada causa trastornos en la integridad de la membrana, la desorganización del protoplasma y la muerte de la mayor parte de los organismos (Kozlowski, 1999; Taiz y Zeiger, 2006b)

Respuestas de las plantas ante las condiciones de sequía

La tolerancia a la sequía es un atributo importante en las especies forestales, sobre todo cuando se necesita repoblar áreas perturbadas o de baja precipitación. La habilidad de las plantas para sobrevivir ante la sequía, está determinada por la respuesta sobre la expresión y represión de genes específicos que determinan sus atributos morfológicos, procesos fisiológicos y fenológicos.

Los mecanismos resistencia a la sequía se puede dividir en: 1) el retraso de la desecación, manteniendo la hidratación en el tejido y conservando niveles relativamente altos de potencial hídrico y 2) la tolerancia a la desecación (habilidad para funcionar mientras están deshidratadas) con bajos potenciales hídricos, recuperándose y creciendo satisfactoriamente después del periodo de sequía sin presentar un daño irreversible en su metabolismo. Si la tolerancia aumenta como resultado de una exposición previa al estrés, se dice que la planta está aclimatada. La aclimatación se distingue de la adaptación porque esta última está en función del nivel de resistencia determinado genéticamente (Taiz y Zeiger, 2006b).

La resistencia a la sequía ocurre tanto en especies como en individuos dentro de la especie y las líneas de árboles forestales resistentes a la sequía son relativamente comunes. van Buijtenen *et al.* (1976) reportaron entre los pinos resistentes a sequía a *Pinus greggii*, *P. montezumae*, *P. leiophylla*, *P. patula*, y *P. poderosa*. De igual manera se ha observado variación intraespecífica en respuesta a la sequía en diversas coníferas como *Abies grandis* (Scholz y Stephan, 1982), *Pinus sylvestris* (Cregg y Zhang, 2001), *Pinus halepensis* (Calamassii 2001), *Pinus leiophylla* (Martínez *et al.* 2002)

La respuesta de las poblaciones a la sequía está asociada en gran medida a los parámetros geográficos y ambientales como la precipitación pluvial del sitio de origen de la semilla. Plantas de *Abies grandis* de Estados Unidos de Norte América y *Pinus greggii* de México, procedentes de

lugares más secos, con mayor latitud y mayor altitud sobre el nivel del mar, han presentado mayor tolerancia a la sequía en experimentos de vivero (Scholz y Stephan, 1982; Hernández, 2001).

Efectos del estrés hídrico en las plantas

Los efectos de la sequía pueden variar significativamente según la edad de la planta, las condiciones de crecimiento anterior, así como la intensidad, duración y época en que ocurra la sequía (Vargas y Muñoz, 1988). El crecimiento puede ser afectado por el estrés hídrico indirectamente a través de la disminución de la entrada de CO₂, debido al cierre estomático o directamente a través de la pérdida de turgencia en las células, afectando la división y la elongación celular, siendo ésta última donde el efecto es mayor (Kramer y Boyer, 1995).

Normalmente, a medida que el contenido hídrico de la planta disminuye las células se encogen y las paredes celulares pierden presión. Esta reducción en el volumen celular da lugar a una menor presión de turgencia y a la consiguiente concentración de los solutos en las células. La membrana plasmática se hace cada vez más gruesa y más comprimida porque cubre un área menor. La pérdida de turgencia es extremadamente sensible al déficit hídrico, por eso es el primer efecto biofísico significativo del estrés hídrico. A esto se debe que las actividades dependientes de la turgencia como la expansión foliar y la elongación de la raíz sean las más sensibles a las deficiencias hídricas (Taiz y Zeiger, 2006b).

Según Kozlowski y Pallardy (1997) además de la elongación de la raíz, el déficit hídrico en el suelo puede reducir la ramificación, el crecimiento del cámbium y provocar que los ápices se subericen. Estas modificaciones disminuyen la capacidad de absorción de agua, afectando drásticamente el buen establecimiento, crecimiento y sobrevivencia de las plantas.

En especies leñosas el desarrollo de un sistema radical vigoroso y profundo es considerado como uno de los principales mecanismos de tolerancia a la sequía, pues permite a las plantas tener una mejor exploración del suelo. De esta manera pueden mantener altos potenciales hídricos y alto contenido de agua en los tejidos, para satisfacer la demanda transpiratoria. Por ejemplo, en un experimento que consistió en comparar los efectos de una sequía impuesta sobre plántulas de *P. greggii*, la longitud de la raíz presentó un aumento del 10% bajo condiciones de sequía, además de

conservar un alto número de raíces laterales activas en comparación con otras especies de pino estudiadas (Vargas y Muñoz, 1988; Hernández *et al.*, 2001).

La sequía afecta el desarrollo de las hojas en muchas especies forestales. Las plantas que se desarrollan bajo déficit hídricos producen hojas más pequeñas, gruesas y cutinizadas, como es el caso de *P. radiata* en la que se ha registrado que el alargamiento de las hojas cesa por completo a un potencial hídrico de -1.4 MPa. Mientras que las plantas sometidas a estrés hídrico después de haber desarrollado una importante cantidad de masa foliar experimenta un incremento en la síntesis del etileno, lo que conlleva a la senescencia y abscisión de las hojas. Un ejemplo de esto fue la pérdida foliar como respuesta a un déficit hídrico para algunos rodales de *Picea abies* y *Abies alba* durante 1993 en bosques suizos (Sands y Corell, 1976; Webster *et al.*, 1996; Kozłowski, 1999).

El área foliar es importante porque la fotosíntesis normalmente es proporcional a ella. No obstante, una rápida expansión de las hojas puede afectar negativamente la disponibilidad del agua. Kozłowski (1999) considera la reducción del área foliar como una respuesta en defensa contra la sequía, que ayuda a mantener altos potenciales hídricos. Puesto que, a menor área foliar, menor pérdida de agua por transpiración y menor exposición a la radiación incidente que pudiera ocasionar estrés por calor.

El proceso de crecimiento de los brotes implica división de las células del meristemo apical y su subsecuente elongación, diferenciación y maduración. No obstante, casi toda la extensión del tallo es el resultado de la elongación del entrenudo. Otra manera de reducir la pérdida de agua es mediante la suspensión de crecimiento. Las sequías durante el alargamiento del brote originan una reducción considerable en su longitud, llegando a inhibir el crecimiento por la inducción de la latencia anticipada de la yema apical (Kozłowski y Pallardy, 1997; Chuine y Beaubien, 2001). Hallgren y Helms (1988) reportan que la sequía reduce el número y el alargamiento de entrenudos en *Abies magnifica* y *Abies concolor*, por lo cual se incrementa el número de unidades de crecimiento por centímetro.

En un estudio de 43 procedencias de *Abies grandis*, las procedencias que mostraron mayor crecimiento en altura fueron más afectadas por el tratamiento de sequía, en tanto que las procedencias con menor crecimiento bajo sequía presentaron una mayor sobrevivencia. Scholz y

Stephan (1982) señalan que la habilidad de supervivencia de esta especie está asociada con una mayor reducción del crecimiento durante la sequía. Consideraciones similares se han hecho para *P. greggii* y *P. montezumae* (López y Muñoz 1991; Vargas y Muñoz, 1988).

La distribución de carbono en las plantas, capturado a través del proceso fotosintético, está determinada genéticamente. Sin embargo, debido a la sequía, la planta sufre cambios en la proporción de biomasa en los órganos como vía de compensación o minimización de los daños. Generalmente las plantas bajo estrés hídrico experimentan un impacto mayor en la parte aérea que en la raíz (Hernández *et al.*, 2001).

En condiciones de deshidratación, el estrés osmótico suele conducir a la acumulación de ácido abscísico (ABA). A niveles altos la hormona ejerce un fuerte efecto positivo sobre el crecimiento radical, suprimiendo la producción de etileno y genera un efecto negativo sobre el crecimiento del tallo. Entonces, la traslocación de carbohidratos hacia la raíz aumenta y el dramático efecto global a un largo período de deficiencia hídrica es un incremento de la relación raíz/parte aérea (estimada con base en el peso seco de ambas partes). Este cambio en la proporción de la biomasa que ayuda a la planta a sobrevivir el estrés hídrico es considerado como un mecanismo de tolerancia a la sequía a bajos potenciales hídricos (Taiz y Zeiger, 2006b).

Una de las respuestas que protege a la planta contra la desecación inmediata es el cierre estomático, el cual reduce la evaporación de agua por transpiración de las hojas, ya que más del 90% de pérdida de agua ocurre por los estomas. Esta reducción en la conductancia estomática del vapor de agua es inducida por la síntesis de ABA, mientras que el descenso de la presión de turgencia provoca el cierre estomático por cierre hidropasivo. Por lo general las especies con mayor sensibilidad estomatal se adaptan mejor a las condiciones secas (Kramer y Boyer, 1995; Inclán *et al.*, 1998).

A medida que se produce el cierre estomático, la velocidad de fotosíntesis puede ser afectada negativamente a causa de la reducción en la asimilación del CO₂. Sin embargo, cuando el agua es limitada, las plantas que utilizan cantidades de agua más eficientemente pueden crecer a mayor velocidad. Esto se debe a que incorporan mayor cantidad de biomasa por unidad de agua transpirada (Hsiao y Acevedo, 1974); lo que significa tener mayor productividad que aquellas plantas con baja eficiencia transpiratoria. Larsen y Mekic (1991) encontraron diferencias entre 15 procedencias de *Abies alba* de 6 años en características que determinan la eficiencia en el uso del

agua. En las procedencias del sur de Italia observaron mejores relaciones hídricas, lo que implica una mejor adaptación a la sequía, en comparación con las fuentes de semilla del centro y sureste europeo.

III. HIPOTESIS

Abies religiosa es una especie que requiere de condiciones de humedad elevada para su desarrollo (± 1000 mm de precipitación pluvial media anual), este factor es decisivo para su distribución geográfica (Rzedowski, 1978). No obstante, *A. religiosa* es una especie de amplia distribución y se sabe que estas especies poseen variaciones intraespecíficas en la respuesta a factores limitantes o de estrés, como la sequía, entonces:

1. Árboles de *A. religiosa* procedentes de distintas localidades mostrarán variaciones significativas en sus respuestas a la sequía, las cuales determinarán su resistencia o susceptibilidad ante condiciones de estrés hídrico.
2. Los árboles de *A. religiosa* más susceptibles a la sequía presentarán cambios significativos en su crecimiento y en sus características morfológicas y fisiológicas ante un estrés severo.

IV. OBJETIVO

Objetivo general

Se evaluarán los efectos de la sequía en árboles de *Abies religiosa*, de cinco procedencias de la Faja Volcánica Transmexicana, para establecer si existe una variación intraespecífica significativa en la respuesta al estrés hídrico, que determine la resistencia o susceptibilidad de cada población.

Objetivo particular

En árboles de *A. religiosa* de distintas procedencias bajo dos niveles de humedad se evaluará el crecimiento midiendo las siguientes variables:

- a) Altura y diámetro del tallo
- b) Crecimiento
- c) Biomasa
- d) Relación raíz / parte aérea
- e) Potencial hídrico de la ramilla

V. MATERIALES Y METODOS

5.1. Localización y duración del ensayo de procedencias

El trabajo experimental se desarrolló en un invernadero dentro de las instalaciones del Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (CENID-COMEF) del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), ubicado en la Delegación Coyoacán, D.F., de enero a octubre del 2007. La temperatura media máxima dentro del invernadero fue de 26 °C y la mínima de 12 °C, mientras que la humedad ambiental media máxima fue del 90% y mínima del 36%. Debido a que algunos árboles adultos afuera del invernadero proyectaban su sombra hacia éste, hubo un gradiente de iluminación en dirección aproximada de este a oeste.

5.2. Diseño experimental

El diseño experimental utilizado fue de bloques al azar con un arreglo factorial en parcelas divididas, donde la parcela grande fue el nivel de humedad en el sustrato (factor A) y la parcela chica fue la procedencia (factor B). Se evaluaron diez tratamientos factoriales, los cuales se obtuvieron al combinar las dos condiciones de humedad con las cinco procedencias y el arreglo de los bloques y las parcelas dentro del invernadero se esquematizan en la Figura 5.1. Los bloques se colocaron paralelamente con respecto al gradiente de disponibilidad de iluminación que existe dentro de dicho invernadero, este gradiente se debe a la sombra que proyectan algunos árboles del exterior.

En total se emplearon 240 plantas de dos años con seis meses de edad, es decir, 48 plantas por cada una de las cinco procedencias estudiadas. En cada uno de los tres bloques se dispuso de ocho plantas aleatorizadas por tratamiento, para tener un total de 24 plantas de cada procedencia por cada nivel de humedad.

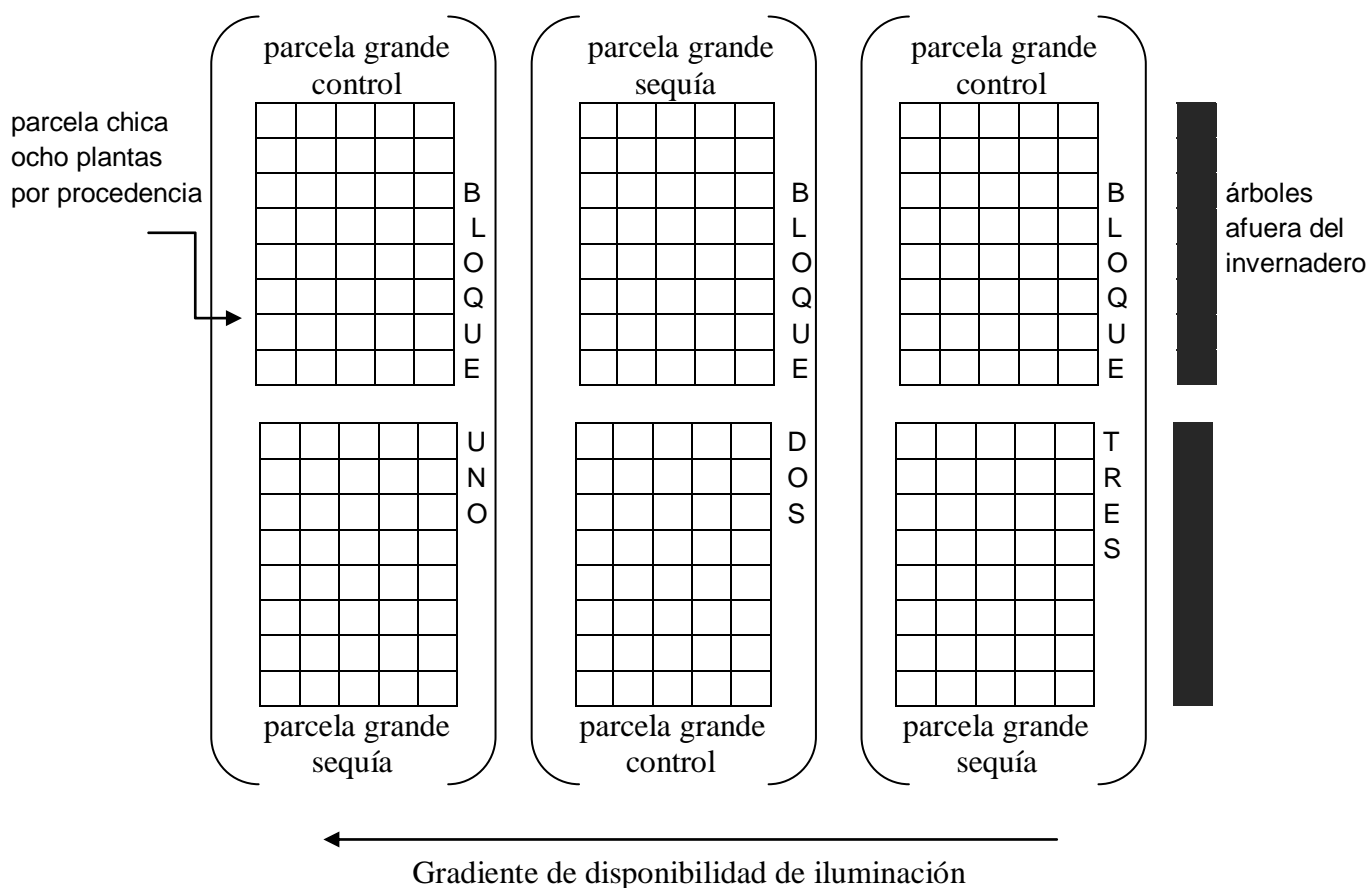


Figura 5.1. Disposición del diseño experimental dentro del invernadero.

Factor A: Nivel de humedad

Para establecer los dos niveles de humedad en el sustrato se utilizó el método de riego - sequía (Muñoz, 1980), el cual ha sido empleado para evaluar especies herbáceas o leñosas bajo condiciones de invernadero, como por ejemplo en *Pinus greggi* por Vargas (1985), López y Muñoz (1991), Hernández (2001) y en *Gliricidia sepium* por García (1997), entre otros.

Al inicio del ensayo se aplicó un riego a saturación en todas las macetas y aproximadamente dos horas después, una vez que el agua gravitacional escurrió, se registró el peso inicial con una balanza granataria (Oken), para obtener la referencia base de 100% de humedad en el sustrato.

a) Nivel uno (control): la mitad de las plantas continuaron bajo un régimen de riego regular, aproximadamente cada ocho días con el sustrato en condiciones de humedad cercanas a capacidad de campo hasta el final del ensayo, de tal manera que no sufrieran déficit hídrico.

b) Nivel dos (sequía): la otra mitad fue sometida a estrés hídrico mediante la suspensión del riego hasta que las plantas presentaran en promedio una pérdida del 60% de humedad en el sustrato. Una vez alcanzado este nivel se iniciaba otro ciclo mediante la aplicación de un riego de recuperación a saturación. A los tratamientos dispuestos bajo este nivel de humedad se le aplicaron nueve ciclos de sequía en el período de enero a septiembre de 2007, con un promedio de 24 días por ciclo.

Evaluación de la dinámica de evapotranspiración y contenido de humedad del sustrato

El cambio del contenido del agua en el sustrato del nivel de humedad-sequía fue monitoreado regularmente a partir de la suspensión del riego y hasta el final de cada ciclo. La pérdida de agua fue estimada mediante el método gravimétrico. El principio de este método se basa en la determinación directa de agua contenida en la masa de sólidos de una muestra de suelo, la cual se calcula por medio de la fórmula:

$$P_w = \frac{m_w}{m_s} 100 = \frac{PSH - PSS}{PSS} 100 \quad [g]$$

Donde: P_w = porcentaje gravimétrico de agua

m_w = masa de agua

m_s = masa de sólidos

PSH = peso del suelo húmedo

PSS = peso de suelo seco

El porcentaje gravimétrico de agua (P_w) indica los gramos de masa de agua (m_w) que existen en un suelo por cada 100g de masa de sólidos (m_s). Se determina al pesar una muestra de suelo (PSH); luego, se seca en la estufa a 105 – 110 °C, se enfría y su peso de suelo seco (PSS) se sustituye en la fórmula (Narro, 1994).

Para obtener la pérdida de humedad del sustrato en cada fecha de muestreo se pesó lo que se denominó el sistema MSP (maceta, sustrato, planta) de tres individuos por tratamiento y a éste valor se le restó el peso de la maceta y la planta, este último dato fue obtenido del peso fresco inicial de cada tratamiento (ver evaluación de la biomasa).

Curva de retención de humedad

A cada contenido de humedad de un sustrato específico se le asocia un potencial mátrico (Ψ_m) y con una serie de pares de valores se constituye una curva o una ecuación que describe la relación. Si se

conoce la tensión con la que el agua es retenida por el sustrato y con base en la curva de retención de humedad, es posible determinar el contenido de humedad a capacidad de campo (CC = -0.03 MPa) y el punto de marchitez permanente teórico (PMP = -1.5 MPa) (Narro, 1994).

Al sustrato utilizado en este estudio se le determinó la curva de retención de humedad (Figura 5.2) en el Departamento de Suelos, de la Universidad Autónoma Chapingo, por el método de la membrana de presión. Este método consiste en colocar una muestra de sustrato saturado de agua en una cámara y se le aplica la presión de un gas (comúnmente N₂ o aire) para forzar que el agua salga del sustrato a través de una membrana. Una disminución gradual en el potencial mátrico (o un incremento gradual en la presión aplicada) resultará en el vaciado de los poros progresivamente más pequeños del sustrato y las películas de agua que cubren las partículas del mismo, hasta alcanzar el equilibrio entre la fuerza ejercida por la presión del gas y la fuerza por la cual el agua es retenida en el sustrato (Ψ_m). Por lo tanto, una disminución en el potencial mátrico está asociada a la disminución del contenido de agua (Scott, 2000).

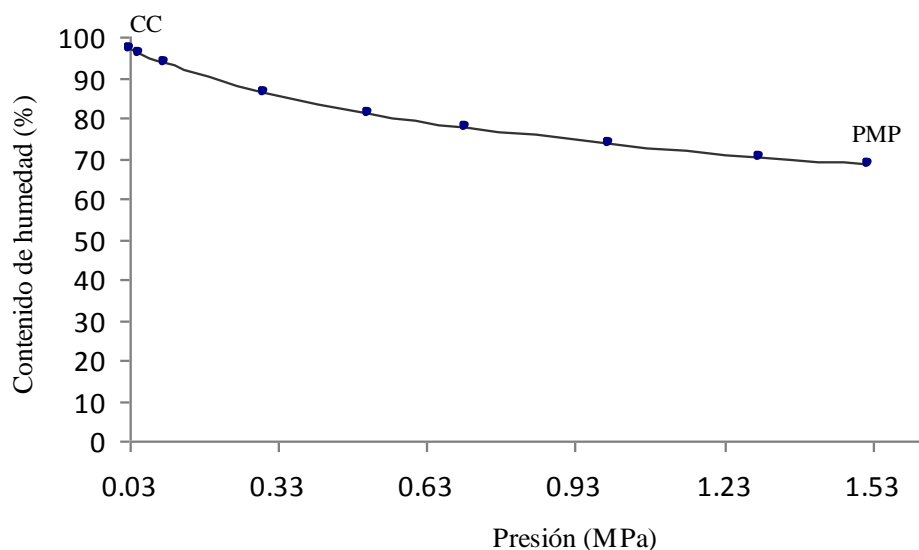


Figura 5.2. Curva de retención de humedad del sustrato

Factor B: Procedencia

El ensayo experimental incluyó cinco diferentes procedencias de *Abies religiosa* (Cuadro 5.1). El germoplasma fue recolectado directamente en las localidades naturales por diferentes instituciones. Las procedencias del Nevado de Colima, Jal. y Cofre de Perote, Ver. fueron recolectados en 2004

por el personal del proyecto de investigación: “Introducción de procedencias para la restauración de los bosques en declinación del Distrito Federal. Etapa 1: *Pinus hartwegii* y *Abies religiosa*”; mientras que el germoplasma proveniente de Coatepec de Harinas, Edo. de Méx. fue donado por la empresa Distribuidora de Semillas Forestales y las semillas de La Soledad, Tlax. y Milpa Alta, DF fueron recolectadas entre 1999 y 2000 por Probosque (organismo del Gobierno del Estado de México) y por la Comisión de Recursos Naturales del Distrito Federal (CORENA) respectivamente. El Cuadro 5.1 y la Figura 5.3 proporcionan más información sobre algunas de las características geográficas de cada procedencia.

Cuadro 5.1. Referencias geográficas de las procedencias recolectadas.

Clave	Procedencia	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud (msnm)
NC	Nevado de Colima, Jalisco	19° 35' 171''	103° 35' 923''	3380
CP	Cofre de Perote, Veracruz	19° 31' 394''	97° 09'	3000
CH	Coatepec de Harinas, Edo. Méx	19° 00'	99° 48'	3000
ST	La Soledad, Tlaxcala	19° 32' 14''	98° 35' 50''	2850
MA	Milpa Alta, DF	19° 6' 26''	99° 00' 11''	3750

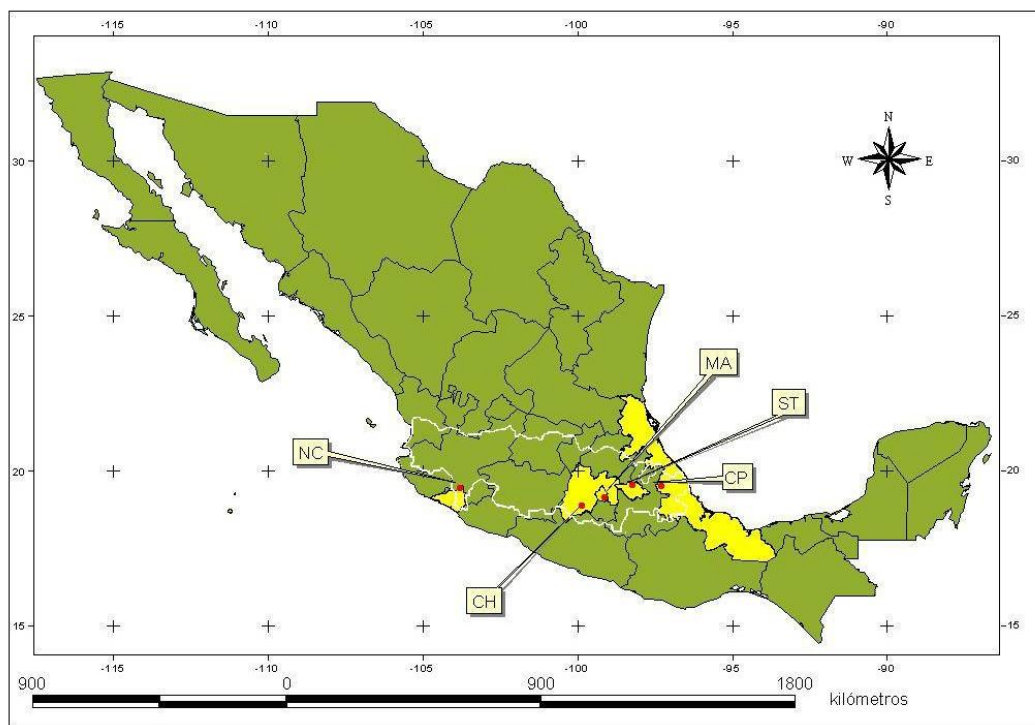


Figura 5.3. Localización geográfica de las cinco procedencias de *A. religiosa*.

5.3. Producción de las plantas

El crecimiento de las plantas se llevó a cabo en el Vivero de San Luis Tlaxialtemalco de la Comisión de Recursos Naturales, de la Secretaría del Medio Ambiente del Distrito Federal. Las semillas fueron limpiadas y sembradas a finales de junio del 2004 y aproximadamente un mes después, las plántulas se trasplantaron en charolas de plástico rígido de 40 cavidades de 93 cm³ cada una. Las plántulas se cultivaron en un sustrato compuesto en proporción 5:3:2 de peat moss, vermiculita y agrolita. Con el fin de proporcionar los micronutrientes básicos, se le aplicó los fertilizantes Multicote y Micromax en cantidades de 3.5 kg/m³ y 0.5 kg/ m³ respectivamente. Se mantuvieron en condiciones favorables de humedad mediante riego por aspersión periódica. Un año después las plántulas se trasplantaron a envases de polietileno de 2.5 litros y al siguiente año a envases de 20 litros con 2.50 kg de sustrato de la composición mencionada. Posteriormente las plantas fueron trasladadas a un invernadero dentro del CENID-COMEF y se esperó a su aclimatización durante dos meses para el establecimiento del ensayo.

5.4. Evaluación de las variables

Para estimar el efecto del estrés hídrico en las plantas y la variación fenotípica intraespecífica se consideraron como respuesta los promedios de las siguientes variables: altura y diámetro basal del tallo; tasa de crecimiento en altura y diámetro del tallo; biomasa seca inicial y final total, de la raíz, de la parte aérea, la relación raíz / parte aérea; y el potencial hídrico de la savia del xilema (Ψ_w).

Altura y diámetro basal del tallo

Se midió la altura y el diámetro basal del tallo de cinco individuos escogidos al azar por bloque en cada tratamiento, por lo que en total se utilizaron 15 árboles por cada procedencia y nivel de humedad. Se realizaron tres muestreos periódicos, cada 90 días a partir del día 60, durante el experimento, a partir de estos valores se calculó la tasa de crecimiento. La medición de la altura del tallo principal se realizó desde la base del cuello hasta la yema apical, utilizándose para ello una cinta métrica graduada en centímetros. El diámetro basal del tallo se midió a la altura del cuello con un vernier digital (Mitutoyo Absolute Digimatic) con aproximación a centésimas de milímetro.

Tasa de crecimiento relativo promedio

Se calculó la tasa de crecimiento a partir del promedio de la altura y del diámetro basal del tallo de las plantas para cada nivel de humedad, con base en las siguientes consideraciones:

- a) El crecimiento es una función exponencial con respecto al tiempo.
- b) Una función de este tipo se convierte en una recta cuando la variable dependiente se transforma a logaritmos, los cuales se aplican al crecimiento en la siguiente fórmula (Hunt, 1990):

$$\text{Tasa de crecimiento} = \frac{C_i - C_{i-1}}{t_i - t_{i-1}} \quad [\text{cm cm}^{-1} \text{ día}^{-1}]$$

Donde: C_i = crecimiento total en longitud o grosor alcanzados en la i -ésima medición

t_i = tiempo transcurrido hasta la i -ésima medición

i = número de medición (subíndice)

- c) Como la ecuación anterior corresponde a la pendiente entre dos puntos y ésta es una constante en una recta, es posible calcular el valor de la tasa de crecimiento como la inclinación que tiene en una función lineal.

- d) Lo anterior permite un cálculo más exacto de la tasa de crecimiento usando las tres mediciones realizadas, dentro de un ajuste de mínimos cuadrados con respecto al tiempo. De esta manera la pendiente de la ecuación corresponde a la tasa de crecimiento, que se expresa mediante la siguiente fórmula (Freund *et al.*, 2000):

$$\text{Tasa de crecimiento} = \frac{n (\sum (x_i y_i) - (\sum x_i) (\sum y_i))}{n (\sum x_i^2) - (\sum x_i)^2}$$

Donde: n = número de mediciones

Σ = sumatoria

x_i = tiempo transcurrido desde la medición

y_i = crecimiento transformado a logaritmo, en este caso base 10.

Biomasa

Con el fin de determinar el incremento en la biomasa, la relación raíz / parte aérea y el contenido de humedad de cada componente, al inicio y al final del ensayo se midió el peso fresco y el peso seco de las plantas. De manera aleatoria se tomó una planta por bloque de cada procedencia por nivel de humedad, por lo que en total fueron utilizadas tres plantas de cada procedencia por nivel de humedad. Los datos se obtuvieron mediante una técnica destructiva en la que cada individuo fue extraído de su envase y seccionado en raíz y parte aérea. En seguida, el material vegetal se colocó en bolsas de papel de estraza previamente etiquetadas y, por medio de una balanza analítica (Scout Ohaus), se midió su peso fresco. Para obtener el peso seco las muestras se dejaron secar en una estufa durante 72 horas, a una temperatura de 55°C y posteriormente se pesaron en la balanza analítica. Este procedimiento de secado se repitió cada tercer día hasta obtener pesos constantes.

Caracterización fisiológica del estado hídrico (Potencial hídrico)

El potencial hídrico de las ramillas (Ψ_w) se calculó mediante la medición de la tensión en el xilema antes del amanecer. Las mediciones se realizaron en tres ocasiones durante el ensayo, en el último día del tercero, sexto y noveno ciclos, al final del período de la noche, aproximadamente entre las 4:30 y 6:00 hrs, cuando la transpiración es insignificante y el transporte del agua es solo para el crecimiento. Como muestra se tomó un individuo de cada tratamiento por bloque; es decir, tres individuos por procedencia de cada nivel de humedad.

A cada individuo se le cortó una ramita a la altura del primer tercio del tallo, contando del ápice hacia abajo y ésta se introdujo en la cámara de presión Scholander (Modelo 670, PMS Instrument Co.), con el corte expuesto al exterior. Fue sometida gradualmente a presión de gas nitrógeno, de acuerdo a lo recomendado por Scholander *et al.* (1965). Se registró la presión (bares) a la cual se observó brotar la primera gota de savia por el sitio de escisión, cuando la presión del gas igualó el potencial hídrico de la savia del xilema y del apoplasto. Posteriormente estos datos fueron convertidas a Megapascales (Clearly y Zaerr, s/f; Boyer, 1995).

5.5. Análisis estadístico

Se utilizó el diseño de bloques al azar con arreglo factorial de parcelas divididas, siendo la parcela grande la humedad (dos niveles) y la parcela chica las procedencias (cinco niveles); es decir, diez

tratamientos factoriales. Se aplicó el análisis de varianza descomponiendo la suma de cuadrados del factor A y el factor B y la interacción AxB, para detectar diferencias de comportamiento entre las procedencias y el nivel de humedad en el sustrato. Se analizaron los datos de los tres muestreos de las variables de diámetro, altura y potencial hídrico. Para analizar estadísticamente los resultados del potencial hídrico de las ramillas de *A. religiosa*, expresados en números negativos, fue necesario convertir cada resultado en un número positivo, mediante la suma de una constante (el número 3).

También se realizó el análisis de varianza para cada uno de los dos muestreos de peso seco de la biomasa, aunque en el caso de la biomasa inicial únicamente se tomó en cuenta el Factor B. Posteriormente, las pruebas de medias se llevaron a cabo tomando en cuenta la significancia de la interacción de los factores (Reyes, 1978). La prueba empleada en las comparaciones fue la diferencia mínima significativa, con un nivel de confianza del 0.05.

En los casos donde se encontró una interacción significativa del factor A (nivel de humedad) con el factor B (procedencia) las agrupaciones de las medias se realizaron en sentido vertical para el factor A y en sentido horizontal para el factor B, en cuadros independientes. En los casos donde no se encontró esa interacción, las agrupaciones se efectuaron con los promedios de los niveles de humedad para cada procedencia y con los promedios de todas las procedencias para cada nivel de humedad en el mismo cuadro. Esto en caso de que los factores mencionados fueran significativos, si no la agrupación de medias se consignó con la misma letra

VI. RESULTADOS

6.1. Significancia de factores e interacción

En la mayoría de las variables evaluadas en las plantas de *Abies religiosa* de las cinco procedencias se encontró una variación en los factores estudiados, aunque en diferentes proporciones. A continuación se presentan los resultados del análisis de varianza de cada uno de los parámetros evaluados y cuando las diferencias fueron significativas ($P \leq 0.05$) se exponen los resultados de las pruebas de medias. En los casos donde se distinguió la interacción del factor A (nivel de humedad) con el factor B (procedencia) las agrupaciones de las medias se realizaron en sentido vertical para el factor A y en sentido horizontal para el factor B, en cuadros independientes. En los casos donde no se encontró esa interacción, las agrupaciones se efectuaron con los promedios de los niveles de humedad para cada procedencia y con los promedios de todas las procedencias para cada nivel de humedad en el mismo cuadro.

6.2. Respuesta ante la sequía en las características evaluadas

Altura del tallo

Desde la primera medición del experimento fue posible reconocer diferencias en el desarrollo entre las plantas de *A. religiosa* de las distintas procedencias. En la primera y en la segunda medición, las plantas procedentes de Coatepec de Harinas tuvieron una altura estadísticamente mayor que las plantas de las otras procedencias (Figura 6.1). En contraste, las plantas de Cofre de Perote presentaron una altura significativamente menor que todas. Las plantas de las otras procedencias fueron estadísticamente iguales en entre sí.

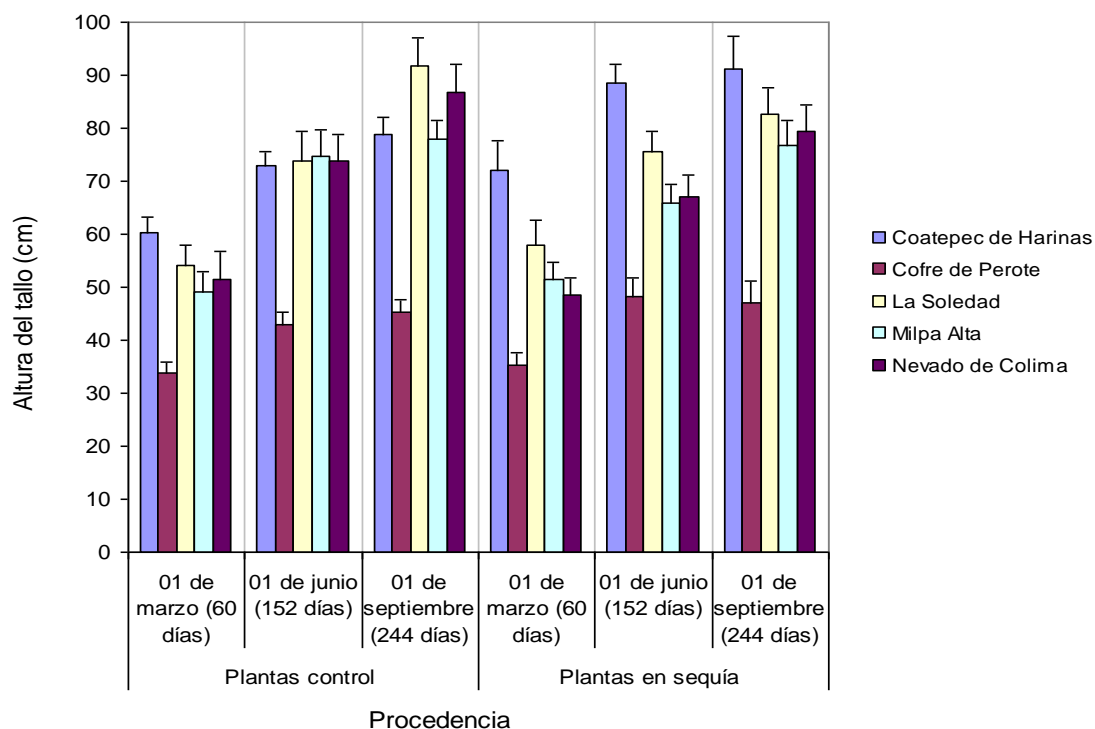


Figura 6.1. Altura del tallo de *A. religiosa* de cinco procedencias, bajo dos niveles de humedad. Los valores representan el promedio de $n = 15$, las barra representa el error estándar.

El análisis de varianza mostró que, al final del experimento, las plantas de *A. religiosa* de las cinco procedencias presentaron diferencias estadísticas entre sí en la altura del tallo (Cuadro 6.1).

Cuadro 6.1. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en la altura final del tallo de *A. religiosa* de cinco procedencias, bajo dos niveles de humedad (al día 242 del estudio).

Fuente de variación	altura
Nivel de humedad (Factor A)	0.765 ns
Procedencia (Factor B)	0.000 *
Interacción (AXB)	0.277 ns

*significativa al 0.05; ns: no significativa al 0.05.

No obstante, en la comparación de los promedios, las plantas de todas las procedencias presentaron una altura del tallo estadísticamente igual, a excepción de las plantas de Cofre de Perote, que fueron las de menor altura (Cuadro 6.2).

Cuadro 6.2. Comparación de promedios de la altura final del tallo (cm) de *A. religiosa* de cinco procedencias y de los niveles de humedad (en plantas de tres años y tres meses de edad).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	78.97 ± 2.97	45.23 ± 2.55	91.83 ± 5.36	78.00 ± 3.48	86.67 ± 5.27	76.14 a
Sequía	91.27 ± 6.16	47.03 ± 4.12	82.77 ± 4.84	76.80 ± 4.54	79.43 ± 4.98	75.46 a
\bar{X}	85.12 a	46.13 b	87.30 a	77.40 a	83.05 a	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 15$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en la última hilera y en la última columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Diámetro basal

Para el diámetro basal se observó que, en la primera y segunda medición, las plantas de *A. religiosa* presentaron diferencias estadísticas en función de la procedencia, pero no de las condiciones de humedad. En la primera medición, las plantas de Coatepec de Harinas y las del Nevado de Colima presentaron el mayor diámetro basal. En contraste, las plantas procedentes de Cofre de Perote y las de Milpa Alta presentaron el menor diámetro (Figura 6.2).

En la segunda medición, las plantas de Coatepec de Harinas y las del Nevado de Colima presentaron el mayor diámetro, en tanto que las plantas de Cofre de Perote presentaron un diámetro significativamente menor que todas las demás.

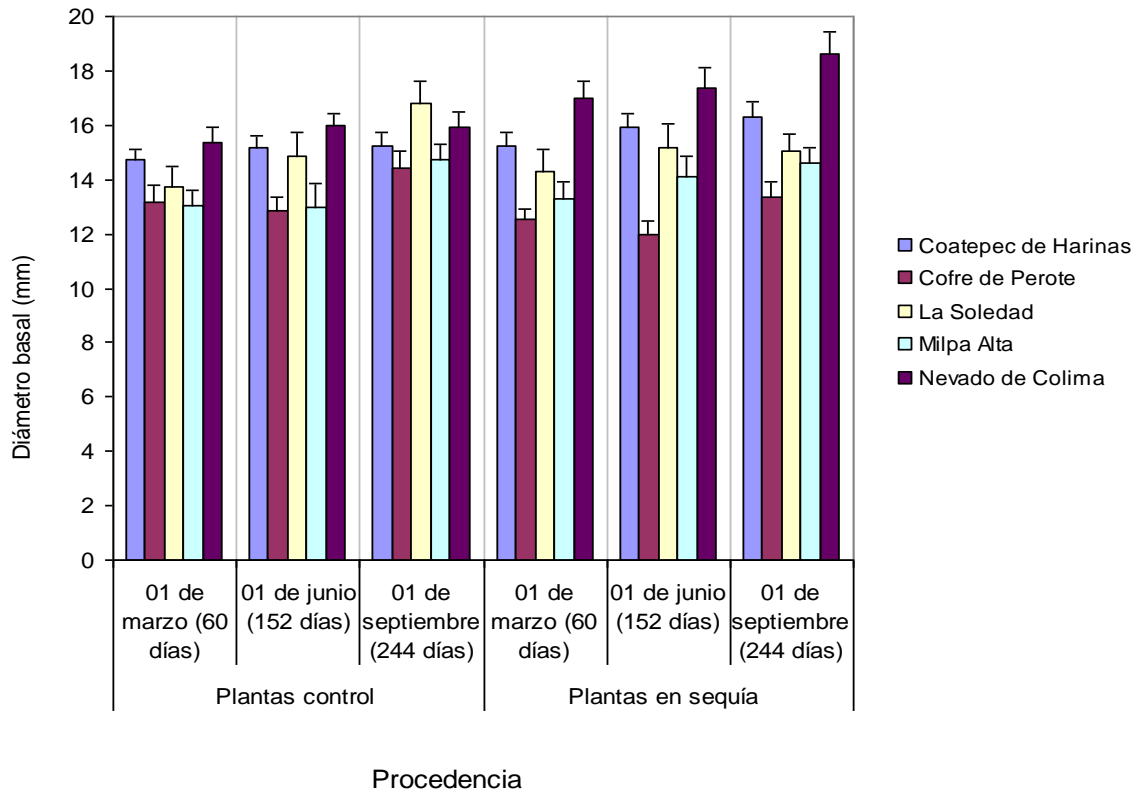


Figura 6.2. Diámetro basal de *A. religiosa* de cinco procedencias, bajo dos niveles de humedad. Los valores representan el promedio de $n = 15$, las barra representa el error estándar.

En el análisis de varianza de la primera y de la segunda medición del diámetro basal de *A. religiosa* se encontraron diferencias significativas en función de la procedencia. Al final del ensayo las diferencias se debieron a la interacción entre el nivel de humedad y la procedencia (Cuadro 6.3).

Cuadro 6.3. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en el diámetro final del tallo de *A. religiosa* de cinco procedencias, bajo dos niveles de humedad (al día 242 del estudio).

Fuente de variación	diámetro
Nivel de humedad (Factor A)	0.625 ns
Procedencia (Factor B)	0.002 *
Interacción (AXB)	0.035 *

*significativa al 0.05; ns: no significativa al 0.05.

En condiciones de sequía, las plantas del Nevado de Colima tuvieron un diámetro significativamente mayor que las demás. En contraste, las plantas de Cofre de Perote siguieron siendo las de menor diámetro, aunque en este caso, su diámetro fue estadísticamente igual al de las plantas de Milpa Alta y al de las plantas de La Soledad (Cuadro 6.4).

En el tratamiento control, las plantas de La Soledad mostraron el mayor diámetro basal, no obstante, fue estadísticamente igual que el de las plantas de Coatepec de Harinas y el de las plantas del Nevado de Colima. Al mismo tiempo, las plantas de Nevado de Colima y de Coatepec de Harinas tuvieron un diámetro estadísticamente igual al de las plantas de Milpa Alta y de Cofre de Perote (Cuadros 6.4).

Cuadro 6.4. Comparación de promedios del diámetro basal final (mm) de *A. religiosa* de cinco procedencias, en cada nivel de humedad (en plantas de tres años y tres meses de edad). —————>

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	15.22 ± 0.51 ab	14.41 ± 0.65 b	16.80 ± 0.82 a	14.72 ± 0.54 b	15.91 ± 0.60 ab	15.41
Sequía	16.32 ± 0.52 b	13.34 ± 0.57 c	15.03 ± 0.66 bc	14.63 ± 0.51 bc	18.60 ± 0.85 a	15.58
\bar{X}	15.77	13.88	15.91	14.68	17.25	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 15$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada hilera no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

En la comparación de los promedios del diámetro basal de los árboles en los diferentes niveles de humedad y el control, sólo se registraron diferencias significativas entre el diámetro de las plantas del Nevado de Colima (Cuadro 6.5), las plantas en sequía presentaron un diámetro basal 17% mayor que el control.

Cuadro 6.5. Comparación de promedios del diámetro basal final (mm) de *A. religiosa* entre los niveles de humedad de cada procedencia (en plantas de tres años y tres meses de edad).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	15.22 ± 0.51 a	14.41 ± 0.65 a	16.80 ± 0.82 a	14.72 ± 0.54 a	15.91 ± 0.60 b	15.41 ↓
Sequía	16.32 ± 0.52 a	13.34 ± 0.57 a	15.03 ± 0.66 a	14.63 ± 0.51 a	18.60 ± 0.85 a	15.58 ↓
\bar{X}	15.77	13.88	15.91	14.68	17.25	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 15$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Tasas de crecimiento relativo promedio

El análisis de varianza mostró que en el crecimiento en altura del tallo la procedencia de *A. religiosa* fue el factor que determinó la diferencia estadística. Mientras que en la tasa de crecimiento del diámetro de las plantas hubo una interacción entre los niveles de humedad y la procedencia (Cuadro 6.6).

Cuadro 6.6. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en la tasa de crecimiento de la altura del tallo y del diámetro basal de *A. religiosa* de cinco procedencias, en dos niveles de humedad.

Fuente de variación	tasa de crecimiento	
	altura	diámetro
Nivel de humedad (Factor A)	0.566 ns	0.342 ns
Procedencia (Factor B)	0.005 *	0.006 *
Interacción (AXB)	0.733 ns	0.001 *

*significativa al 0.05; ns: no significativa al 0.05.

En la comparación entre procedencias, en función del crecimiento en altura de su tallo, las plantas formaron dos grupos estadísticamente distintos, en donde los árboles procedentes de Milpa Alta y de La Soledad se agruparon con los del Nevado de Colima, y los de Cofre de Perote con los de Coatepec de Harinas, este último grupo fue el de menor crecimiento.

En la comparación de los promedios entre los dos niveles de humedad no se observaron diferencias significativas en el crecimiento en altura del tallo de *A. religiosa* (Cuadro 6.7).

Cuadro 6.7. Comparación de promedios de la tasa de crecimiento en altura del tallo ($\text{cm cm}^{-1} \text{ día}^{-1}$) de *A. religiosa* de cinco procedencias y de los niveles de humedad.

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	0.0029	0.0016	0.0015	0.0030	0.0026	0.0023 a
Sequía	0.0027	0.0016	0.0012	0.0020	0.0022	0.0020 a
\bar{X}	0.0028 a	0.0016 b	0.0014 b	0.0025 a	0.0024 a	

Los valores representan el promedio \pm el error estándar, $n = 15$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en la última hilera y en la última columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

En el tratamiento control las plantas formaron tres grupos estadísticamente distintos (Cuadro 6.8), el de las plantas de La Soledad, con mayor crecimiento en diámetro; el de el grupo intermedio que incluye a las plantas de Milpa Alta y de Cofre de Perote; y el grupo de las plantas procedentes del Nevado de Colima y Coatepec de Harinas (estas últimas con un crecimiento 85 % menor que las de La Soledad). En el tratamiento de sequía todas las plantas tuvieron una tasa de crecimiento estadísticamente igual.

Cuadro 6.8. Comparación de promedios de la tasa de crecimiento en diámetro ($m\ m^{-1}\ día^{-1}$) de *A. religiosa* de cinco procedencias, en cada nivel de humedad. →

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	0.00017 c	0.00048 bc	0.00114 a	0.00068 b	0.00020 c	0.00053
Sequía	0.00037 a	0.00035 a	0.00029 a	0.00053 a	0.00050 a	0.00041
\bar{X}	0.00027	0.00041	0.00071	0.00061	0.00035	

Los valores representan el promedio \pm el error estándar, $n = 15$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada hilera no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

En la comparación del crecimiento del diámetro entre los niveles de humedad, se registraron diferencias estadísticas sólo para las plantas de La Soledad, puesto que, en condiciones de sequía crecieron 75% menos que el control (Cuadro 6.9).

Cuadro 6.9. Comparación de promedios de la tasa de crecimiento en diámetro ($m\ m^{-1}\ día^{-1}$) de *A. religiosa* entre los niveles de humedad de cada procedencia.

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	0.00017 a	0.00048 a	0.00114 a	0.00068 a	0.00020 a	0.00053
Sequía	0.00037 a	0.00035 a	0.00029 a	0.00053 b	0.00050 a	0.00041 ↓
\bar{X}	0.00027	0.00041	0.00071	0.00061	0.00035	

Los valores representan el promedio \pm el error estándar, $n = 15$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Biomasa inicial

Al igual que para los parámetros de altura y diámetro, en la medición inicial de la biomasa seca (g) de las plantas de *A. religiosa* fue posible reconocer diferencias significativas entre procedencias en todos sus componentes es decir, en la raíz, en la parte aérea y también en la biomasa total (Cuadro 6.10).

Cuadro 6.10. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en la biomasa de *A. religiosa* de cinco procedencias en dos niveles de humedad, al inicio del estudio.

Fuente de variación	biomasa seca inicial		
	total	raíz	aérea
Nivel de humedad (Factor A)	-	-	-
Procedencia (Factor B)	0.001 *	0.010 *	0.002 *
Interacción (AXB)	-	-	-

*significativa al 0.05; ns: no significativa al 0.05.

Al realizar la prueba de los promedios se observó que, las plantas que tuvieron la mayor biomasa fueron las de La Soledad, siendo iguales estadísticamente con las del Nevado de Colima y las de Milpa Alta; las plantas de Coatepec de Harinas formaron un grupo intermedio, mientras que las de Cofre de Perote presentaron el menor peso (Cuadro 6.11).

Cuadro 6.11. Comparación de promedios los distintos componentes de la biomasa (g) de *A. religiosa* de cada procedencia, al inicio del estudio (en plantas de dos años y medio de edad).

Procedencia	Biomasa seca inicial		
	total	raíz	aérea
Coatepec de Harinas	89.09 ± 6.89 b	26.92 ± 1.08 bc	62.18 ± 5.84 b
Cofre de Perote	68.62 ± 5.73 c	23.32 ± 1.75 c	45.30 ± 4.01 c
La Soledad	112.14 ± 4.57 a	34.74 ± 2.41 a	77.40 ± 4.95 a
Milpa Alta	94.58 ± 5.80 b	29.72 ± 2.69 abc	64.86 ± 3.48 ab
Nevado de Colima	97.46 ± 5.67 ab	33.32 ± 2.71 ab	64.14 ± 4.08 ab

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n=3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Biomasa final

Al final del estudio, en los valores de la biomasa de las plantas de *A. religiosa* se observó la interacción entre los niveles de humedad y la procedencia (Cuadro 6.12).

Cuadro 6.12. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en la biomasa (g) de *A. religiosa* de cinco procedencias bajo dos niveles de humedad, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).

Fuente de variación	biomasa seca final		
	total	raíz	aérea
Nivel de humedad (Factor A)	0.308 ns	0.297 ns	0.313 ns
Procedencia (Factor B)	0.001 *	0.002 *	0.003 *
Interacción (AXB)	0.001 *	0.003 *	0.002 *

*significativa al 0.05; ns: no significativa al 0.05.

En la comparación de los promedios, las plantas del control de La Soledad presentaron una biomasa total significativamente mayor, mientras que la biomasa de las demás plantas fue estadísticamente igual. En cambio, en condiciones de sequía, las plantas de Coatepec de Harinas, Milpa Alta y Nevado de Colima presentaron la mayor biomasa; mientras que las plantas de Cofre de Perote y de La Soledad tuvieron la menor biomasa total (Cuadro 6.13).

Cuadro 6.13. Comparación de promedios de la biomasa total (g) de *A. religiosa* de cinco procedencias, en cada nivel de humedad, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	176.57 ± 12.66 b	140.53 ± 24.50 b	299.50 ± 22.72 a	190.30 ± 23.07 b	204.03 ± 38.36 b	202.19
Sequía	217.00 ± 38.41 a	74.93 ± 4.83 b	126.50 ± 13.73 b	231.57 ± 35.29 a	208.97 ± 16.33 a	171.79
\bar{X}	196.78	107.73	213.00	210.93	206.50	

Los valores representan el promedio de ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada hilera no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

En la comparación de los promedios entre los niveles de humedad, únicamente las plantas bajo estrés hídrico La Soledad presentaron una reducción significativa (del 58%) en la biomasa final total, mientras que en plantas de las otras procedencias fueron estadísticamente iguales a las plantas control (Cuadro 6.14).

Cuadro 6.14. Comparación de promedios de la biomasa total (g) de *A. religiosa* entre los niveles de humedad de cada procedencia, al final del estudio (al día 242 del experimento).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	176.57 ± 12.66 a	140.53 ± 24.50 a	299.50 ± 22.72 a	190.30 ± 23.07 a	204.03 ± 38.36 a	202.19
Sequía	217.00 ± 38.41 a	74.93 ± 4.83 a	126.50 ± 13.73 b	231.57 ± 35.29 a	208.97 ± 16.33 a	171.79 ↓
\bar{X}	196.78	107.73	213.00	210.93	206.50	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Biomasa de la raíz

Con respecto a la biomasa seca de la raíz, en el Cuadro 6.15, se observa que las plantas control formaron dos grupos estadísticamente distintos, el de las plantas de La Soledad con la mayor biomasa y el de las plantas de las otras procedencias.

Sin embargo, en condiciones de sequía la agrupación fue distinta, las plantas del Nevado de Colima presentaron la mayor biomasa de raíz, significativamente similar a la de las plantas de Coatepec de Harinas. La biomasa de raíz de las plantas de La Soledad fue estadísticamente igual a la de las plantas de Cofre de Perote, que presentó la menor biomasa de raíz (62% menor que las del Nevado de Colima).

Cuadro 6.15. Comparación de promedios de la biomasa de la raíz (g) de *A. religiosa* de cinco procedencias, en cada nivel de humedad, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad). →

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	41.90 ± 2.38 b	38.50 ± 4.20 b	70.93 ± 2.99 a	50.16 ± 3.50 b	51.33 ± 4.50 b	50.57
Sequía	57.67 ± 7.06 ab	23.83 ± 1.27 d	39.90 ± 7.41 cd	46.93 ± 1.63 bc	63.30 ± 9.58 a	46.32
\bar{X}	49.78	31.17	55.42	48.55	57.31	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada hilera no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

En relación con los niveles de humedad, únicamente los individuos de La Soledad presentaron diferencias significativas, en condiciones de sequía tuvieron una biomasa de raíz 44% menor que las plantas del control (Cuadro 6.16).

Cuadro 6.16. Comparación de promedios de la biomasa de la raíz (g) de *A. religiosa* entre los niveles de humedad de cada procedencia, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	41.90 ± 2.38 a	38.50 ± 4.20 a	70.93 ± 2.99 a	50.16 ± 3.50 a	51.33 ± 4.50 a	50.57
Sequía	57.67 ± 7.06 a	23.83 ± 1.27 a	39.90 ± 7.41 b	46.93 ± 1.63 a	63.30 ± 9.58 a	46.32 ↓
\bar{X}	49.78	31.17	55.42	48.55	57.31	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Biomasa de la parte aérea

En la comparación de los promedios de la biomasa seca de la parte aérea (Cuadro 6.17), en condiciones de sequía las plantas de Coatepec de Harinas, Milpa Alta y Nevado de Colima presentaron la mayor biomasa. A su vez las plantas de Cofre de Perote y de La Soledad presentaron la menor biomasa de la parte aérea. En tanto que en el tratamiento control, las plantas de La Soledad presentaron una biomasa de la parte aérea significativamente mayor que la de las demás plantas.

Cuadro 6.17. Comparación de promedios de la biomasa de la parte aérea (g) de *A. religiosa* de cinco procedencias, en cada nivel de humedad, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	134.67 ± 10.47 b	102.03 ± 20.31 b	228.57 ± 24.87 a	140.13 ± 19.68 b	152.70 ± 34.50 b	151.62
Sequía	159.33 ± 31.72 a	51.10 ± 3.75 b	86.60 ± 16.40 b	184.63 ± 34.11 a	145.67 ± 10.03 a	125.47
\bar{X}	147.00	76.57	157.58	162.38	149.18	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada hilera no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Al comparar los niveles de humedad se observó que al final del estudio, las plantas de *A. religiosa* en condiciones de sequía tuvieron una biomasa aérea estadísticamente igual al de las plantas control, a excepción de las plantas procedentes de La Soledad, que en condiciones de sequía tuvieron una biomasa de la parte aérea 62% menor que el control (Cuadro 6.18).

Cuadro 6.18. Comparación de promedios de la biomasa de la parte aérea (g) de *A. religiosa* entre los niveles de humedad de cada procedencia, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	134.67 ± 10.47 a	102.03 ± 20.31 a	228.57 ± 24.87 a	140.13 ± 19.68 a	152.70 ± 34.50 a	151.62
Sequía	159.33 ± 31.72 a	51.10 ± 3.75 a	86.60 ± 16.40 b	184.63 ± 34.11 a	145.67 ± 10.03 a	125.47 ↓
\bar{X}	147.00	76.57	157.58	162.38	149.18	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Relación raíz / parte aérea

Con los datos de la biomasa de las plantas de *A. religiosa* de cada procedencia se determinó la relación raíz / parte aérea. Al inicio del experimento no se encontraron diferencias significativas en la relación raíz / parte aérea entre procedencias. Al final del experimento, las plantas presentaron diferencias estadísticas entre niveles de humedad en la relación raíz / parte aérea de la biomasa (Cuadro 6.19).

Cuadro 6.19. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en la relación de raíz / parte aérea de la biomasa de *A. religiosa* de cinco procedencias bajo dos niveles de humedad, al inicio y al final del estudio.

Fuente de variación	relación raíz / parte aérea de la biomasa	
	inicial	final
Nivel de humedad (Factor A)	-	0.033 *
Procedencia (Factor B)	0.315 ns	0.508 ns
Interacción (AXB)	-	0.404 ns

*significativa al 0.05; ns: no significativa al 0.05.

Al inicio del estudio, no se encontraron diferencias significativas en la relación raíz / parte aérea de la biomasa de las plantas de *A. religiosa* de las cinco procedencias (Cuadro 6.20).

Cuadro 6.20. Comparación de promedios de la relación raíz / parte aérea de la biomasa de *A. religiosa* de cinco procedencias, al inicio del estudio (en plantas de dos años y medio de edad).

Procedencia	Relación raíz / parte aérea de la biomasa seca inicial
Coatepec de Harinas	0.44 ± 0.03 a
Cofre de Perote	0.52 ± 0.01 a
La Soledad	0.46 ± 0.05 a
Milpa Alta	0.46 ± 0.03 a
Nevado de Colima	0.52 ± 0.04 a

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en la columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Al final del estudio, en lo que respecta al relación raíz / parte aérea, es interesante notar que las plantas de *A. religiosa* tuvieron diferencias significativas sólo entre los niveles de humedad y no entre procedencias (Cuadro 6.21).

En condiciones de sequía las plantas tuvieron una relación de la biomasa raíz / parte aérea mayor (18% en promedio) que las plantas control, lo que indica que el déficit hídrico provocó una mayor asignación de recursos hacia la raíz.

Cuadro 6.21. Comparación de promedios de la relación raíz / parte aérea para la biomasa de *A. religiosa* de cinco procedencias bajo dos niveles de humedad, al final del estudio (en plantas de tres años y tres meses de edad).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	0.31 ± 0.01	0.39 ± 0.03	0.32 ± 0.04	0.37 ± 0.03	0.36 ± 0.05	0.35 b
Sequía	0.37 ± 0.04	0.47 ± 0.02	0.53 ± 0.19	0.27 ± 0.05	0.44 ± 0.06	0.41 a
\bar{X}	0.34 a	0.43 a	0.43 a	0.32 a	0.40 a	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en la última hilera y en la última columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Potencial hídrico de las ramillas

En los cuadros 6.23 al 6.26 se muestran los resultados del potencial hídrico de las ramillas de *A. religiosa*, expresados en números negativos, no obstante, para poder realizar el análisis estadístico fue necesario convertir cada resultado en un número positivo, mediante la suma de una constante (el número 3).

Al momento de la primera medición, en el último día del tercer ciclo de sequía, las plantas de *A. religiosa* no presentaron diferencias en el potencial hídrico de las ramillas. En contraste, en la segunda medición, tomada el último día del sexto ciclo de sequía, las plantas presentaron diferencias significativas en el potencial hídrico de las ramillas debido a la interacción entre el nivel de humedad y la procedencia. En la última medición, registrada el último día del noveno ciclo de sequía, la fuente de variación del potencial hídrico de las ramillas de *A. religiosa* fue el nivel de humedad (Cuadro 6.22).

Cuadro 6.22. Nivel de significancia de la prueba da F (valor de P) observado en tres mediciones del potencial hídrico en ramillas de *A. religiosa* de cinco procedencias bajo dos niveles de humedad.

Fuente de variación	potencial hídrico		
	1	2	3
Nivel de humedad (Factor A)	0.093 ns	0.005 *	0.007 *
Procedencia (Factor B)	0.254 ns	0.000 *	0.056 ns
Interacción (AXB)	0.117 ns	0.000 *	0.206 ns

*significativa al 0.05; ns: no significativa al 0.05.

Al momento de la primera medición, no se encontraron diferencias significativas en el potencial hídrico de las ramillas de *A. religiosa* de las cinco procedencias ni entre condiciones de humedad (Cuadro 6.23).

Cuadro 6.23. Comparación de promedios de la primera medición del potencial hídrico (MPa) de *A. religiosa* de cinco procedencias y de los niveles de humedad (registrado en el último día del tercer ciclo de sequía).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	-0.47 ± 0.09	-0.33 ± 0.03	-0.32 ± 0.02	-0.42 ± 0.02	-0.57 ± 0.03	-0.42 a
Sequía	-0.73 ± 0.19	-0.53 ± 0.09	-1.30 ± 0.36	-0.70 ± 0.06	-0.77 ± 0.37	-0.81 a
\bar{X}	-0.60 a	-0.43 a	-0.81 a	-0.56 a	-0.67 a	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en la última hilera y en la última columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

En la segunda medición, las plantas del tratamiento control de las cinco procedencias estudiadas no presentaron diferencias estadísticas en el potencial hídrico de las ramillas. En condiciones de sequía, las ramillas de las plantas de Milpa Alta tuvieron un potencial hídrico significativamente menos negativo que el resto de las plantas (Cuadro 6.24).

Cuadro 6.24. Comparación de promedios de la segunda medición del potencial hídrico (MPa) de *A. religiosa* de cinco procedencias, en cada nivel de humedad (registrado en el último día del sexto ciclo de sequía). →

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	-0.40 ± 0.03 a	-0.37 ± 0.04 a	-0.33 ± 0.03 a	-0.33 ± 0.04 a	-0.42 ± 0.02 a	-0.37
Sequía	-1.67 ± 0.09 c	-1.73 ± 0.03 c	-1.47 ± 0.13 b	-0.80 ± 0.06a	-1.77 ± 0.09 c	-1.48
\bar{X}	-1.03	-1.05	-0.9	-0.57	-1.09	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada hilera no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

En la segunda medición, en condiciones de sequía todas las plantas tuvieron potenciales hídricos significativamente más negativos que el control. La reducción del potencial hídrico por efecto del estrés fue de 93% en las plantas de Milpa Alta, 106% en las de La Soledad, 108% en las de Cofre de Perote, 249% en las del Nevado de Colima y 300% en las de Coatepec de Harinas (Cuadro 6.25).

Cuadro 6.25. Comparación de promedios de la segunda medición del potencial hídrico (MPa) de *A. religiosa* entre los niveles de humedad de cada procedencia (registrado en el último día del sexto ciclo de sequía).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec de Harinas	Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado de Colima	\bar{X}
Control	-0.40 ± 0.03 a	-0.37 ± 0.04 a	-0.33 ± 0.03 a	-0.33 ± 0.04 a	-0.42 ± 0.02 a	-0.37
Sequía	-1.67 ± 0.09 b	-1.73 ± 0.03 b	-1.47 ± 0.13 b	-0.80 ± 0.06 b	-1.77 ± 0.09 b	-1.48 ↓
\bar{X}	-1.03	-1.05	-0.9	-0.57	-1.09	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en cada columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

Durante el último muestreo, el potencial hídrico de las ramillas de *A. religiosa* resultó estadísticamente igual para las plantas de todas las procedencias (Cuadro 6.26).

En tanto en condiciones de sequía el potencial hídrico de las plantas fue 157% más negativo que el de las plantas control.

Cuadro 6.26. Comparación de promedios de la tercera medición del potencial hídrico (MPa) de *A. religiosa* de cinco procedencias y de los niveles de humedad (registrado en el último día del noveno ciclo de sequía).

Procedencia / Niveles de humedad	Coatepec Harinas	de Cofre de Perote	La Soledad	Milpa Alta	Nevado Colima	de \bar{X}
Control	-0.33 ± 0.09	-0.37 ± 0.09	-0.63 ± 0.04	-0.57 ± 0.07	-0.43 ± 0.03	-0.47 a
Sequía	-1.32 ± 0.32	-0.77 ± 0.06	-1.30 ± 0.20	-1.10 ± 0.10	-1.50 ± 0.15	-1.20 b
\bar{X}	-0.83 a	-0.57 a	-0.97 a	-0.83 a	-0.97 a	

Los valores representan el promedio ± el error estándar, $n = 3$. Los promedios que se encuentran seguidos por la misma letra en la última hilera y en la última columna no difieren significativamente entre sí, dms al 0.05.

VII. DISCUSIÓN

7.1. Respuestas de *Abies religiosa* ante la sequía

El potencial adaptativo, o la composición genética, de las especies se manifiesta ante las condiciones ambientales a las cuales una población puede sobrevivir (Evans, 1972, Taiz y Zeiger, 2006b). Se conoce mucho a cerca de la variación de las características de resistencia a la sequía entre especies de plantas. Sin embargo se tiene mucha menos información de la variación intraespecífica de estas características. Se sabe que estas adaptaciones están ligadas al ambiente en el cual han evolucionado las distintas poblaciones de una especie de amplia distribución natural (Martínez *et al.*, .2009).

Por lo general, en los estudios en coníferas de diferentes procedencias se ha encontrado que las poblaciones de sitios más secos o de mayores altitudes presentan mayor tolerancia a la sequía, mientras que las de procedencias de regiones de la costa y particularmente las provenientes de menores elevaciones han mostrado un mayor crecimiento durante la sequía y en consecuencia han sido más afectadas en su habilidad para sobrevivir a ésta (Scholz y Stephan, 1982; Vargas y Muñoz, 1988; Larsen y Mekic, 1991; Barton y Teeri, 1993; Hernández *et al.*, 2001). Esta capacidad de supervivencia está relacionada con diferentes mecanismos para tolerar el déficit hídrico y uno o más mecanismos pueden estar actuando a la vez. En este trabajo las plantas de *Abies religiosa* de las diferentes procedencias estudiadas manifestaron diferencias en algunas respuestas importantes que pueden denotar mayor o menor tolerancia intraespecífica ante la sequía.

Altura del tallo, diámetro basal y tasa de crecimiento

Desde el inicio del estudio los árboles de las diferentes procedencias presentaron diferencias en la altura del tallo y éstas se mantuvieron hasta el final del estudio. Sin embargo, el efecto del estrés hídrico no tuvo un efecto detectable en esta característica. Las plantas sometidas a condiciones de sequía tuvieron una altura 6% y 2% mayor que el control en la primera y en la segunda medición respectivamente, en la tercera medición las plantas en sequía tuvieron una altura 0.9% menor que el control. No obstante, estas diferencias no fueron estadísticas.

Lo anterior significa que, debido al arreglo aleatorio las plantas del tratamiento de sequía iniciaran con mayor altura que el control. A medida que fue transcurriendo el tiempo, el estrés hídrico

ocasionó que este porcentaje se redujera y al final del estudio las plantas control resultaron levemente más altas que las de sequía, aunque esta diferencia no fue estadística.

Una respuesta similar se registró en el tamaño del diámetro basal, ya que si bien se encontraron diferencias significativas entre las plantas de las distintas procedencias al inicio y durante el estudio, al final los factores ambiente y genotipo interactuaron de manera significativa para determinar la variación.

Se han observado efectos similares a los de este estudio sobre el crecimiento en diámetro y altura en coníferas bajo diferentes niveles de humedad. En un ensayo realizado con *Abies grandis* de cinco años de edad y de 43 procedencias, Scholz y Stephan (1982) encontraron gran variación intraespecífica en los efectos de la sequía y señalaron que por lo general las plantas que presentaron mayor crecimiento en altura fueron las más afectadas por la sequía y presentaron menor capacidad para sobrevivir a ésta, mientras que las plantas resistentes a la sequía presentaron menor altura al desarrollarse bajo condiciones de humedad restringida.

Varios autores han reportado la inhibición del crecimiento como es un mecanismo de evasión de la sequía encaminado a reducir el consumo de agua, retrasar la deshidratación y así sufrir menores daños. Coníferas como *Pinus montezumae*, *P. greggii*, *Pseudotsuga menziesii* han mostrado una respuesta de este tipo (Vargas y Muñoz, 1988; López y Muñoz, 1991; Hernández, 2001).

En el presente estudio se observaron diferencias significativas entre la tasa de crecimiento de *A. religiosa* con los tratamientos de humedad, y de acuerdo con los resultados de las pruebas estadísticas, la tasa de crecimiento de la altura dependió del origen del germoplasma; mientras que la tasa de crecimiento del diámetro dependió de la interacción de los dos factores. Evaluar la tasa de crecimiento tiene la ventaja sobre otras evaluaciones, como la medición de la altura del tallo o el diámetro basal, de que no es afectada por las diferencias existentes al principio del experimento, pues mide la velocidad del crecimiento.

En promedio las tasas de crecimiento de altura y diámetro se redujeron por efecto de la sequía en 13% y 22%, respectivamente. En cuanto a la manera en que la sequía reduce el crecimiento en especies de *Abies*, Hallgren y Helms (1988) reportan que la sequía impuesta a individuos de *A. magnifica* y *A. concolor* de dos años de edad tuvo mayores efectos en la tasa de crecimiento que en

la duración de la producción de los primordios. El estrés hídrico en estas dos especies redujo el crecimiento en altura atrasando su inicio en el verano y reduciendo el número de entrenudos y la longitud de éstos, de tal manera que se incrementó el número de unidades de crecimiento por centímetro.

Producción de biomasa y relación raíz / parte aérea

Al inicio del estudio las plantas presentaron una diferencia en la biomasa debida a su procedencia, esta diferencia se mantuvo hasta el final, tanto en condiciones de sequía como en el control. Sin embargo, en la última medición, la diferencia en todos los componentes de la biomasa (biomasa total, de raíz y de la parte aérea) se debió a la interacción de las condiciones de humedad y la procedencia de las plantas.

La diferencia de la biomasa de las plantas bajo sequía fue del 15% en la biomasa total, del 17% en la parte aérea y del 8% en la raíz, con respecto al control. Este patrón de asignación de biomasa concuerda totalmente con estudios realizados en otras coníferas donde se describe que la parte aérea es una de las características más sensibles y más afectadas ante el déficit hídrico, teniendo claras implicaciones en la relación raíz / parte aérea.

La variación intraespecífica en la distribución de materia seca ha sido bien demostrada para varias especies. En un estudio realizado con *Pinus leiophylla* de 11 poblaciones y tres niveles de sequía, las poblaciones catalogadas como “ahorradoras” de humedad fueron más sensibles al déficit hídrico y durante el periodo de recuperación acumularon más biomasa que las poblaciones de alto consumo de agua. El déficit severo ocasionó un retraso en el desarrollo de hojas secundarias, que fue más notorio en el grupo ahorrador (Martínez *et al.*, 2002).

Otros estudios reportan que algunas plantas de *Pinus ponderosa*, *P. radiata*, *Pseudotsuga menziesii* y *Larix occidentalis* presentan altas tasas de transpiración y acumulan biomasa rápidamente cuando el agua está disponible, pero cierran los estomas cuando se someten a un déficit hídrico, esta estrategia les permite ahorrar agua para sobrevivir. Los autores de dichos estudios han sugerido que ese tipo de poblaciones podría ser útil en la restauración de sitios donde exista una baja disponibilidad de agua (Kaufmann, 1977; Zhang *et al.*, 1996).

Al inicio de este estudio con *A. religiosa* no se detectó alguna diferencia estadística en la relación raíz / parte aérea de la biomasa. En cambio, al final, las plantas en condiciones de sequía tuvieron un aumento significativo (del 15%) en dicha relación con respecto al control.

La asignación de biomasa es una característica que arroja resultados interesantes en relación a las estrategias de las poblaciones ante la sequía. En diversas especies de coníferas es común observar una mayor producción de materia seca en la raíz que en la parte aérea como resultado del déficit hídrico, lo que ocasiona diferencias en la relación raíz / parte aérea de las plantas. Lo anterior se interpreta como un mecanismo de la planta para evadir las condiciones de sequía al tratar de mantener un equilibrio más favorable entre la capacidad de absorción de agua y la demanda transpiratoria (Venator, 1976).

Cada característica morfológica evaluada fue afectada de distinta manera e intensidad. Al final del experimento, el diámetro y particularmente la altura fueron las características menos afectadas por la sequía. Diferentes autores han citado resultados análogos a los que se registraron en el presente estudio, por ejemplo, en un trabajo realizado en plántulas de *Pinus greggii* de 15 poblaciones, el efecto de la sequía fue mayor en el número de raíces en crecimiento y el peso seco de la raíz, pues el déficit hídrico los redujo en un 28 y un 25% respectivamente; mientras que el diámetro y altura se redujeron solamente en un 11 y 14 %. (Hernández *et al.*, 2001).

Larsen y Mekic (1991) encontraron en *Abies alba* que la diferencia relativa en el volumen del tallo de las plantas de diferentes procedencias, es considerablemente más alto que las diferencias en la altura y el diámetro basal. Dichos autores concluyeron que las mediciones de la altura y el diámetro tienden a no estimar del todo las diferencias en el incremento de la madera. El hecho de que, en este trabajo, la altura y el diámetro de las plantas de *A. religiosa* fueran afectados en menos del 10% por la sequía podría no reflejar el efecto total de este déficit hídrico.

Dinámica del potencial hídrico de las ramillas

En lo referente a la dinámica del potencial hídrico de las ramillas de *A. religiosa*, no se observó alguna variación significativa durante la primera medición entre plantas de distintas procedencias ni entre plantas con distintas condiciones de humedad. Durante la segunda medición, la interacción entre el ambiente y el genotipo ocasionó una diferencia estadística en el potencial hídrico de las

ramillas. En la tercera medición, las plantas presentaron una diferencia en el potencial hídrico debió a la sequía.

En este experimento, aún cuando en algunos casos el potencial hídrico de las ramillas llegó a -1.77 MPa, las plantas no sufrieron daños físicos evidentes. Los valores del potencial hídrico en las plantas control fueron de -0.32 a -0.63 MPa, mientras que los de las plantas en condiciones de sequía fueron de -0.53 a -1.77 MPa.

En viveros de coníferas se ha observado que, mantener en forma continua el potencial hídrico entre 0.0 a -0.5 MPa favorece un rápido crecimiento, un nivel entre -0.5 y -1.0 MPa, se considera un estrés moderado y puede reducir el crecimiento, inducir el letargo, incrementar la resistencia al frío y favorecer la lignificación de las plantas. Cuando el potencial hídrico varía entre -1.0 y -1.5 MPa se considera un estrés alto y el crecimiento de la planta se ve afectado. Cuando el potencial hídrico varía entre -1.5 y -2.5 MPa se considera que el estrés es severo y existe el riesgo de que las plantas sufran daños; lo que provoca que la mayoría de las plantas cierren los estomas para evitar su desecación. Además, a esos potenciales las plantas reducen las tasas de fotosíntesis y disminuyen su crecimiento. Si el déficit alcanza valores inferiores a -2.5 MPa, el estrés hídrico es considerado extremo y las plantas pueden sufrir daños físicos o incluso morir (Landis, 1989; Prieto, *et al.* 2004).

Las diferencias en la resistencia a la sequía de las plantas de cada procedencia están asociadas a la velocidad y eficiencia en el uso del agua en que agotan o ahorran el recurso hídrico, es decir, con las diferencias en las tasas de absorción y transpiración de cada procedencia, lo que determina también el potencial hídrico bajo el déficit de humedad en el suelo.

7.2. Respuestas de cada procedencia ante la sequía

El estudio de las variaciones fenotípicas, que representan las interacciones entre el ambiente y el genotipo, es fundamental para entender y predecir las respuestas a las plantas de distintas procedencias ante los factores de estrés provocados por el cambio climático (Martínez *et al.* 2009).

A pesar de que las respuestas ante el estrés hídrico observadas en *A. religiosa* fueron similares a lo descrito en general para las coníferas, las plantas de cada procedencia tuvieron un desarrollo particular. No todas las plantas presentaron variaciones importantes en sus características

morfológicas y fisiológicas entre los dos niveles de humedad. Por lo tanto, las plantas de algunas procedencias sobresalen de las demás, ya sea por poseer o por carecer de adaptaciones, que muy probablemente les permitirían sobrevivir y tener un buen desarrollo al ser introducidas en ambientes con déficits hídricos.

Las plantas de Coatepec de Harinas tuvieron la mayor talla de todas las plantas, tanto las del control como de las que estuvieron en condiciones de sequía. En sequía, comparadas con las plantas de otras procedencias, exhibieron el segundo diámetro y la biomasa total más grande, mantuvieron el menor crecimiento en altura, un crecimiento intermedio en diámetro y la segunda menor relación raíz / parte aérea. Sus ramillas presentaron potenciales hídricos bajos (-0.73, -1.67 y -1.32 MPa). Las plantas de Coatepec de Harinas pueden ser consideradas veloces consumidoras de agua aún y cuando se encuentren en condiciones de sequía. Lo anterior las puede volver vulnerables de sufrir daños físicos e incluso de morir por no contar con estrategias adaptativas de tolerancia a la sequía.

Las plantas de Cofre de Perote se caracterizaron por ser las de menor talla en los dos niveles de humedad, pues presentaron los valores más pequeños en altura, diámetro y biomasa a lo largo del ensayo. Bajo sequía resultaron con la segunda menor tasa de crecimiento en altura y diámetro, sin embargo tuvieron la segunda mayor relación raíz / parte aérea. Las plantas de Cofre de Perote se mantuvieron en estrés ligero en la primera y última medición de potencial hídrico (-0.53 y -0.77 MPa, respectivamente) a costa del crecimiento de su parte aérea. Una tendencia similar fue descrita para las familias más tolerantes de *Pinus greggii*, probadas por López y Muñoz (1991), que presentaron una menor altura aún antes de ser sometidas a la sequía, lo que fue considerado por los autores como una estrategia encaminada a posponer la deshidratación.

Las plantas procedentes de La Soledad fueron las más sensibles ante la sequía, por efecto de éste factor tuvieron las reducciones más evidentes en la mayoría de las características evaluadas. De todas las plantas del control, las de ésta procedencia presentaron el diámetro, las tasas de crecimiento, la biomasa inicial y final mayores; mientras que las plantas en condiciones de sequía presentaron el menor diámetro, la menor tasa de crecimiento y la segunda menor biomasa total. Al final del experimento, las plantas control de La Soledad presentaron una de las relaciones raíz / parte aérea más pequeñas, mientras que bajo estrés hídrico alcanzaron la mayor relación raíz / parte aérea de todas las plantas. El potencial hídrico de sus ramillas se mantuvo en estrés hídrico alto en las tres mediciones -1.3, -1.47 y -1.3 MPa, respectivamente.

El patrón de respuesta observado al final del experimento indicó que las plantas de La Soledad acumularon biomasa rápidamente cuando tuvieron agua disponible, enfrentaron la sequía disminuyendo el desarrollo de su parte aérea e incrementando su sistema radical, lo que podría significar un control de la pérdida de agua por transpiración para ahorrar agua y a la vez mantener una mayor absorción de agua. Schulte y Marshall (1983) encontraron en *Pinus banksiana* una reducción de biomasa ante la sequía asociada a una mayor resistencia estomatal que le proporciona mayor capacidad de adaptación a sitios secos. Martínez *et al.* (2002) reportan para *Pinus leiophylla* var. *chihuahuana* que las procedencias más sensibles al déficit hídrico presentaron un retraso en el desarrollo de hojas secundarias, asociado a una reducción en las tasa de crecimiento, como mecanismo para reducir el consumo de agua.

Las plantas de Milpa Alta obtuvieron la segunda mayor tasa de crecimiento en altura y la mayor en diámetro, incluso bajo sequía. En lo que a su biomasa se refiere, presentaron un comportamiento muy distinto al de todas las demás, pues bajo sequía tendieron a desarrollar más la parte aérea. Durante el experimento permanecieron en estrés hídrico moderado (-0.7, -0.8 y -1.1 MPa, en las tres mediciones respectivamente), lo que sugiere una resistencia a la sequía debido a una mayor eficiencia en el uso del agua y no como resultado de un incremento en el sistema radical y en la tasa de absorción de agua.

Las plantas del Nevado de Colima presentaron una talla intermedia alta en las dos condiciones de humedad. En sequía tuvieron la mayor tasa de crecimiento en altura, la segunda en diámetro, una biomasa total y una relación raíz / parte aérea intermedia, en relación con las demás procedencias, sin embargo mantuvieron los potenciales hídricos más negativos (-0.77, -1.77 y -1.5 MPa, en las tres mediciones respectivamente), debido a que consumieron el agua a mayor velocidad. Eso puede significar que las plántulas de *A. religiosa* provenientes del Nevado de Colima no cuentan con mecanismos de control de estomático ni de absorción suficientes que le permitan sobrevivir ante condiciones de sequía severa.

Los resultados del presente ensayo de donde se evaluaron plantas de diferentes procedencias pueden contribuir en la planeación de estrategias de establecimiento y mejoramiento de las plantaciones de *A. religiosa*, ya sean con fines comerciales o de reforestación de zonas perturbadas, mediante la selección intraespecífica de las procedencias más aptas para condiciones específicas de

humedad en el suelo. Por supuesto que antes de llevar a cabo una plantación es recomendable que se tomen en cuenta trabajos complementarios bajo condiciones controladas, que prueben la resistencia de esta especie a otros factores ambientales limitantes de su sobrevivencia como son el ozono y las heladas, además de los trabajos en campo bajo las condiciones ambientales particulares en que se desee llevar a cabo la plantación.

VIII. CONCLUSIONES

Las plantas de *Abies religiosa* de cinco procedencias de la Faja Volcánica Transmexicana mostraron variaciones intraespecíficas en el potencial hídrico y en los parámetros de crecimiento.

El estrés hídrico ejerció un efecto importante en la mayoría de las variables evaluadas de *A. religiosa*, de las cuales las más afectadas fueron la biomasa, con aumentos significativos en la relación raíz / parte aérea, y el potencial hídrico.

Existió una interacción entre los niveles de humedad del sustrato y las procedencias de *A. religiosa*, al final del estudio, en los siguientes variables: el diámetro basal, la tasa de crecimiento en diámetro y la biomasa.

Las plantas de las cinco procedencias respondieron de manera diferente ante las condiciones de humedad del sustrato, por lo tanto, la evaluación de las respuestas a la sequía mediante la prueba riego - sequía permitió identificar a las procedencias con mayor y menor resistencia ante condiciones de déficit hídrico.

Las plantas de Coatepec de Harinas, Méx. y del Nevado de Colima, Jal., bajo condiciones de invernadero, fueron las de mayor talla y las más veloces consumidoras de agua aún bajo sequía, características que no les permitirán establecerse en condiciones de baja humedad en el suelo.

Las plantas procedentes de Cofre de Perote, Ver. presentaron la menor talla y exhibieron la menor variación en los parámetros de crecimiento entre las dos condiciones de humedad en el sustrato, lo cual les confiere una gran aptitud para establecerse y sobrevivir en condiciones de déficit hídrico, aun cuando su crecimiento sea lento.

Las plantas de La Soledad, Tlax. tuvieron la respuesta más sensible en el crecimiento ante los cambios de humedad en el sustrato, ya que bajo condiciones de óptimas humedad presentaron los valores más grandes en las características de crecimiento y bajo condiciones de sequía mostraron la mayor reducción en el desarrollo.

Las plantas de Milpa Alta, D.F. presentaron una de las tasas de crecimiento más aceleradas y la menor relación raíz / parte aérea, aún así se mantuvo en estrés moderado, lo que permite considerarla como una procedencia de resistencia intermedia ante la sequía.

IX. REFERENCIAS

- Aguirre P.E., Furnier G.R y Eguiarte L.E. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* 87(3): 362-371.
- Alvarado R.D., Bauer L.I. de y Galindo J.A. 1993. Decline of sacred fir (*Abies religiosa*) in a forest park south of Mexico City. *Environmental Pollution* 80:115-121.
- Alvarado R.D. y Hernández T.T. 2002. Decline of sacred fir in the Desierto de los Leones National Park. *In: Urban Air Pollution and Forests: Resources at Risk in the Mexico City Air Basin*. Ecol. Stud. Series. Eds. M.E. Fenn, Bauer L.I. de y Hernández T.T. Springer-Verlag. Nueva York, EUA. Pp: 243-260.
- Amaro R.R., López L.M.A. y Campos B.R. 2006. Nutrición y síntomas de declinación de *Abies religiosa* (H.B.K) Schl. et Cham. en el Desierto de los Leones, D.F. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 12 (02): 145-150.
- Barton A.M. y Terri J.A. 1993. The ecology of elevational positions in plants: Drought resistance in five mountain pine species in southeastern Arizona. *American Journal of Botany*. 80: 15-25.
- Bauer L.I. de y Hernández T.T. 1986. Contaminación una amenaza para la vegetación de México. Centro de Fitopatología, Colegio de Posgraduados, Montecillo, Edo. Méx. 84 p.
- Bernal S., Terrazas T. y Alvarado D.R. 2004. Impact of air pollution on ring width and tracheid dimensions in *Abies religiosa* in the Mexico City basin. *IAWA Journal* 25(2): 205-215.
- Boyer J.S. 1995. Measuring the water status of plants and soils. Academic Press. San Diego, CA, EUA. Pp:14 - 48.
- Calamassii R., Della R.G., Falusi M. Paoletti E., Strati S. 2001. Resistance to water stress in seedlings of eight European provenances of *Pinus haleoensis* Mill. *Annals of Forest Science* 58 (6): 663-672.
- Callaham R.Z. 1964. Investigación de procedencias. Estudio de la diversidad genética asociada a la geografía. *Unasylva* 18(73): 73-74.
- Castillo S.M.L. y Veraza M.G. 1992. Incidencia y frecuencia de microlepidópteros, barrenadores de brotes y yemas en bosque de oyamel (*Abies religiosa*) del Desierto de los Leones. Tesis de Licenciatura, Carrera de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF. 115 p.
- Castro S.J.M, González K.V. y Hernández T.T. 1995. Metales pesados en los suelos del Desierto de los Leones, Distrito Federal. *Revista Ciencia Forestal en México* 20 (77) 101-111.

- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, DF. 847 p.
- Chuine I. y Beaubien. E.G. 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology letters* 4:500-510.
- Cibrán T.D. 1989. Air pollution and forest decline near Mexico City. *Environmental Monitoring and Assessment* 12: 49-58.
- Clearly B. y Zaerr J. s/f. Guidelines for measuring plant moisture stress with a pressure chamber. PMS Instrument Company. EUA.
- Cregg B.M. y Zhang J.W. 2001. Physiology and morphology of *Pinus* species. *Crop Research* 25(1): 159-190.
- Cuevas R.R.A., de la Garza L.de L.P. y Nepamuceno M.F. 1992. Estudio comparativo de la tolerancia a la sequía en procedencias de *Pinus greggii* E. In: Memoria de la Reunión Científica Forestal y Agropecuaria. Centro de Investigación de la Región Centro. SARH, INIFAP, Campo Experimental Coyoacán. México, DF. Pp: 225-236.
- Daubenmire R.F. 1990. Ecología Vegetal: Tratado de Autoecología de Plantas. Editorial Limusa. México. 496 p.
- Evans G.C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Universidad de California. Berkeley, EUA. 734 p.
- Farjon A. 1990. *Pinaceae. Drawings and descriptions of the genera Abies, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Nothotsuga, Tsuga, Cathaya, Pseudotsuga, Larix and Picea*. Koeltz Scientific Book, Alemania. Pp: 101-102.
- Fenn M.E., Castro S.J.M., Hernández T.T., Krage N., Goodson C. y Meixner T. 2002. Heavy metals in forest soils, vegetation, and drainage waters in the Basin of Mexico. In: Urban Air Pollution and Forests: Resources at Risk in the Mexico City Air Basin. Ecol. Stud. Series. Eds. M.E. Fenn, y Hernández T.T. Springer-Verlag. Nueva York, EUA. Pp: 194-221.
- Freund J.E, Miller I, y Miller M. 2000. Estadística matemática con aplicaciones. 6ª Edición. Pearson Education. México 640p.
- García F.M. 1997. Respuesta a la sequía de plántulas de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp., de distintas procedencias. Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Posgraduados. Montecillo, Edo. Méx. Pp: 15-20.

- Granados S.D. y López R.G.F. 2001. Declinación Forestal. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 7(1): 5-13.
- Hallgren S.W. y Helms J.A. 1988. Control of height growth components in seedlings of California red and white fir by seed source and water stress. *Canadian Journal of Forest Research* 18(5): 521-529.
- Harold W. y Hocker, Jr. 1984. Introducción a la Biología Forestal. AGT Editor, S.A. México, DF. Pp: 446.
- Hernández P.C. 2001. Variación geográfica en la respuesta a la sequía en plántulas de *Pinus greggii* Engelm. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados. Montecillo, Edo. Méx. Pp: 23-27.
- Hernández P.C., Vargas H.J., Ramírez H.C. y Muñoz O.A. 2001. Variación geográfica en la respuesta a la sequía en plántulas de *Pinus greggii* Engelm. *Revista Ciencia Forestal en México* 26(89): 61-79.
- Hsiao T.C. y Acevedo E. 1974. Plant responses to water deficits, water-use efficiency and drought resistence. *Agricultural Meteorology* 14: 59-84.
- Hunt R. 1990. Basic Growth Analysis. Unwin Hyman Inc. Massachusetts, EUA. 111 p.
- Inclán E.E., Pujadas M.A., Terés J. y Gimeno B.S. 1998. Ozone and drought stress: interactive effects on gas exchange in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.). *Chemosphere* 36(4-5): 685-690.
- Jaramillo C.J.P., Aguirre P.E., Khasa D.P., Eguiarte L.E., Piñero D., Furnier G.R. y Bousquet J. 2008. Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern Mexico and Guatemala. *Molecular Ecology* 17(10): 2476-2490.
- Jáuregui E. 2002. The Climate of the Mexico City Air Basin: Its Effects on the Formation and Transport of Pollutants. *In: Urban Air Pollution and Forests: Resources at Risk in the Mexico City Air Basin. Ecol. Stud. Series. Eds. M.E. Fenn, Bauer L.I. de y T. Hernández T. Springer-Verlag. Nueva York, EUA. Pp: 86-117.*
- Kaufmann M.R. 1977. Soil temperature and drought effects on growth of Monterey Pine. *Forest Science* 23(3):317-325.
- Keiman F.A.F. 1997. Niveles y patrones de variación isoenzimática en el género *Abies* del norte de México. Tesis de Licenciatura, Carrera de Biología. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF. 46 p.

- Konnert M. y Ruetz W.F. 1997. Genetic variation among provenances of *Abies grandis* from the pacific northwest. *Forest genetics* 4(2):77-84.
- Kozlowski T.T. y Pallardy S.G. 1997. Physiology of woody plants. Academic Press. San Diego, CA, EUA. 411 p.
- Kozlowski T.T. 1999. Water deficit and plant growth. Vol. 1. Academic Press. Nueva York, EUA. 333 p.
- Kramer J.P. y Boyer J.S. 1995. Water relations of plants and soils. Academic Press. San Diego, CA, EUA. 495 p.
- Landis T.D. 1989. Irrigation and water management. *In*: Landis T.D., Tinus R.W., McDonald S.E. y Barnett J.P. The container tree nursery manual. Vol. 4. Washington, DC: US. Department of Agriculture, Forest Service. Pp: 109.
- Larsen J.B. y Mekic F. 1991. The geographic variation in european silver fir (*Abies alba* Mill.) *Silvae Genetica* 40(5/6): 188-198.
- Levitt J. 1972. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press. Nueva York, EUA. 697 p.
- López L. M. A., Velásquez M. J., González R. A.V. y Cetina A.V. M. 1998. Estado nutrimental de *Abies religiosa* en un área con problemas de contaminación ambiental. *Agrociencia* 32(1): 53-59.
- López U.J. y Muñoz O.A. 1991. Selección familiar por tolerancia a sequía en *Pinus greggii* Englm. I: Evaluación en plántula. *Agrociencia* 2(2): 111-123.
- Madrigal S.X. 1967. Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel (*Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. & Cham.) en el Valle de México. Bol. Téc.18. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México, DF. 94 p.
- Manzanilla H. 1974. Investigaciones epidométricas y silvícolas en bosques mexicanos de *Abies religiosa*. DGIRP de la SAG. México, DF. 165 p.
- Marín L.E., Escolero, F.O. y Trinidad S.A. 2002. Physical Geography, Hydrogeology, and Forest Soil of the Basin of Mexico. *In*: Urban Air Pollution and Forests: Resources at Risk in the Mexico City Air Basin. Ecol. Stud. Series. Eds. M.E. Fenn, Bauer L.I. de y T. Hernández T. Springer-Verlag. Nueva York, EUA. Pp: 44-67.
- Martínez M. 1948. Los *Abies* mexicanos. *Anales del Instituto de Biología* 1(19):11-14.
- Martínez M. 1963. Las Pináceas mexicanas. 3ra edición. Instituto de Biología, UNAM. México, DF. 305 p.

- Martínez T.T., Vargas H.J., López U.J. y Muñoz O.A. 2002. Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: acumulación de biomasa, desarrollo de hojas secundarias y mortandad en plántulas. *Terra* 20(3): 291-301.
- Martínez T.T., Vargas H.J., Muñoz O.A. y López U.J. 2002. Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. *Agrociencia* 36(03): 365-376.
- Muñoz O.A. 1980. Resistencia a sequía y mejoramiento genético. *Ciencia y Desarrollo* 33:26-35.
- Narro F.A. 1994. Física de suelos con enfoque agrícola. Editorial Trillas S. A. de C. V. México, DF. Pp. 81.
- Prieto R. J., Cornejo O.E., Dominguez C.P, Návar J. de J., Marmolejo M.J. y Jiménez P.J. 2004. Estés hídrico en *Pinus engelmannii* Carr., producido en vivero. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 13(3): 443-451.
- Reyes C. P. 1978. Diseño de experimentos agrícolas. Trillas. México. Pp. 257-290.
- Rodríguez F.C. 2002. Forests in the Basin of Mexico: Types, geographic Distribution, and Condition. In: Urban Air Pollution and Forests: Resources at Risk in the Mexico City Air Basin. Ecol. Stud. Series. Eds. M.E. Fenn, L.I. Bauer L.I. de y T. Hernández T. Springer-Verlag. Nueva York, EUA. Pp: 68-85.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, DF. Pp. 302-310.
- Saavedra R.L., Alvarado R., Vargas H. D, y T. Hernandez T. 2003. Análisis de la precipitación pluvial en bosques de *Abies religiosa* (HBK.) Schltld. et Cham., en el sur de la Ciudad de México. *Agrociencia* 37(1): 57-64.
- Sánchez G.A. y López M.L. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología (Serie Botánica)* 1(74):47-71. Sánchez G.A., López-Mata L. y Granados S.D. 2005. Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. & Schltld. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Boletín del Instituto de Geografía* 56:62-76.
- Sands R. y Corell R.L. 1976. Water potential and leaf elongation in radiata pine and wheat. *Physiologia Plantarum* 37(4):293-297.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D. y Hemmingsen E. 1965. Sap pressure in vascular plantes. *Science* 148: 339-346.
- Scholz F. y Stephan B.R. 1982. Growth and reaction to drought of 43 *Abies grandis* provenances in a greenhouse study. *Silvae Genetica* 31(1): 27-35.

- Schulte P.J y Marshall P.E. 1983 Growth and wáter relations of black locust and pine seedlings exposed to controlled water stress. *Canadian Journal of Forest Research* 13(2): 334-336.
- Scott H.D. 2000. Soil physics. Agricultural and environmental applications. Ames, Iowa State University. Iowa EUA. Pp 201-207
- Sistema de Información para la Reforestación (SIRE). s/f. *Abies religiosa*. Paquetes Tecnológicos. SIRE, CONAFOR, CONABIO. México. 7p.
- Taiz L. y Zeiger E. 2006a. Fisiología vegetal. Vol. 1. Universitat Jaume, Castellón de la Plana, España. Pp: 50-111.
- Taiz L. y Zeiger E. 2006b. Fisiología vegetal. Vol. 2. Universitat Jaume, Castellón de la Plana, España. Pp: 1129-1150.
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos naturales (UICN). 2009. *Abies religiosa*. In: IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org> (05 de junio de 2009).
- van Buijtenen J.P., Bilan, V. y Zimmerman R.H. 1976. Morphophysiological characteristics related to drought resistance in *Pinus taeda*. In: Tree physiology and yield improvement. Eds. Cannell M.G.R. y F. Last. Academic Press, Londres, Inglaterra. Pp: 349-359.
- Vargas H.J. 1985. Respuesta a la sequía de cuatro especies de *Pinus* en el estado de plántula. Tesis Maestría en Ciencias, Colegio de Posgraduados. Montecillo, México. Pp: 22-27.
- Vargas H.J. y Muñoz O.A. 1988. Resistencia a sequía: II. Crecimiento y supervivencia en plántulas de cuatro especies de *Pinus*. *Agrociencia* 72: 197-208.
- Venator C.R. 1976. Natural selection for drought resistance in *Pinus caribaea* Moret. *Turrialba* 26(4): 381-387.
- Webster R., Rigling A. y Walthert L. 1996. An analysis of crown condition of *Picea*, *Fagus* and *Abies* in relation to environment in Switzerland. *Forestry* 69(4): 347-355.
- Young, R.A. 1991. Introducción a las ciencias forestales. Editorial Limusa. México, DF. Pp: 141-163.
- Zhang J., Marshall J.D. y Fins L. 1996. Correlated populations differences in dry matter accumulation, allocation, and water use efficiency in three sympatric conifer species. *Forest Science* 42(2): 242-249.
- Zobel B. y Talbert J. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Editorial Limusa. México. Pp: 545.