

VARIACIÓN GENÉTICA ALTITUDINAL EN EL CRECIMIENTO DE PLANTAS DE *Pinus pseudostrobus* Lindl. EN CAMPO

ALTITUDINAL GENETIC VARIATION IN PLANT GROWTH OF *Pinus pseudostrobus* Lindl. IN FIELD TESTING

Héctor Viveros-Viveros¹, Cuahtémoc Sáenz-Romero², Javier López-Upton¹ y J. Jesús Vargas-Hernández¹

¹Forestal. Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados. 56230. Montecillo, Estado de México. (hectorvv@colpos.mx) (uptonj@colpos.mx) (vargashj@colpos.mx). ²Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA). Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH). Apartado Postal 12. 58141. Administración La Colina, Morelia, Michoacan. (csaenz@zeus.umich.mx).

RESUMEN

Con el objetivo de determinar la posible existencia de un patrón de variación genética altitudinal en el crecimiento, supervivencia y resistencia a heladas entre poblaciones de *Pinus pseudostrobus* Lindl., se recolectó semilla de ocho poblaciones a lo largo de un transecto altitudinal (2100 a 2800 m) en los bosques de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. Las procedencias se evaluaron en campo en dos sitios a 2200 y 2800 m de altitud. Hubo diferencias significativas entre procedencias para crecimiento en altura y en diámetro promedio de copa, pero no se encontró un patrón altitudinal definido de diferenciación genética entre las poblaciones. Se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre sitios de plantación para el crecimiento a los 15 meses, diámetro basal, diámetro de copa, fenología de yema a 16 y 27 meses, daños por heladas y supervivencia. El crecimiento promedio en el sitio a menor altitud (Los Amoles, 2200 m) fue significativamente superior que en el sitio de mayor elevación (Cerro de Pario, 2800 m) al término del estudio. No existe evidencia significativa ($p \leq 0.05$) de interacción genotipo×ambiente.

Palabras clave: *Pinus pseudostrobus*, crecimiento en altura, daños por heladas, fenología de yema, procedencias.

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de especies forestales con distribución natural a través de un gradiente altitudinal, tienden a diferenciarse genéticamente en caracteres cuantitativos como el patrón de elongación de la yema, resistencia a sequía y heladas, en respuesta a diferentes intensidades de selección impuestas por el ambiente (Campbell, 1979; Rehfeldt, 1993; Benowicz *et al.*, 2001; Oleksyn *et al.*, 2001).

En algunas especies mexicanas del género *Pinus* se ha encontrado un patrón de variación clinal altitudinal en caracteres morfológicos como acículas (Bermejo y Patiño, 1982; Pérez y Eguiluz, 1985), conos y semillas

ABSTRACT

To determine whether there is a pattern of altitudinal genetic variation for growth, survival, and frost resistance among *Pinus pseudostrobus* Lindl. populations, seeds of eight populations along an altitudinal transect (2100 to 2800 m) were collected within the Nuevo San Juan Parangaricutiro forests in Michoacán, México. Provenances were evaluated on two field sites at contrasting altitudes (2200 and 2800 m). Although there were significant differences among provenances for height growth and crown diameter, a clear altitudinal pattern of genetic differentiation was not detected among these populations. Significant differences ($p \leq 0.05$) among test sites were found for 15-month-old height growth, basal diameter, crown diameter, and bud phenology at two ages (16 and 27 months), frost damage, and survival. Average growth was significantly larger at the low elevation site (Los Amoles, 2200 m) than at the high elevation site (Cerro de Pario, 2800 m) by the end of the study. There was no significant evidence ($p \leq 0.05$) of genotype-environment interaction.

Key words: *Pinus pseudostrobus*, height growth, frost damage, bud phenology, provenance.

INTRODUCTION

Populations of forest species with natural distribution through an altitudinal gradient tend to differentiate genetically in quantitative characteristics like bud elongation pattern and resistance to drought and frost, in response to different intensities of selection imposed by the environment (Campbell, 1979; Rehfeldt, 1993; Benowicz *et al.*, 2001; Oleksyn *et al.*, 2001).

In some Mexican species of genus *Pinus*, a pattern of clinal altitudinal variation in morphological characteristics has been found, like in needles (Bermejo and Patiño, 1982; Pérez and Eguiluz, 1985), cones and seeds (Aguilar, 2004)³. Also genetic variation among provenances has been found in number of cotyledons (Sáenz-Romero, 2004)⁴ and in plant height (Sáenz-

Recibido: Agosto, 2004. Aprobado: Julio, 2005.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 39: 575-587. 2005.

(Aguilar, 2004)³. También se ha encontrado variación genética entre procedencias en el número de cotiledones (Sáenz-Romero *et al.*, 2004)⁴ y en la altura de plantas (Sáenz-Romero, 2003). Conocer la variación genética en caracteres de importancia adaptativa es útil para establecer medidas que incrementen la productividad de las plantaciones, al mejorar el acoplamiento entre las condiciones ecológicas del sitio de plantación y las características genéticas de las plántulas. Esto facilita la toma de decisiones para acciones de conservación de especies forestales y restauración de los ecosistemas (Nienstaedt, 1990).

Algunas especies han logrado adaptarse a diferentes condiciones ambientales debido a la plasticidad fenotípica, antes que a diferencias genéticas entre sus procedencias (Via y Lande, 1985; Rehfeldt, 1994). Por ejemplo, en *Pinus monticola* Dougl. ex D. Don, a pesar de que se distribuye en varios ambientes, no se ha podido demostrar diferenciación genética entre poblaciones (Rehfeldt *et al.*, 1984). Por tanto, es importante evaluar si *Pinus pseudostrobus* Lindl. presenta diferenciación genética asociada con la altitud, o bien muestra plasticidad fenotípica. Si existe un patrón definido de diferenciación genética altitudinal entre poblaciones, sería recomendable desarrollar lineamientos para decidir el movimiento de semillas y plantas a través de una zonificación altitudinal definida, a fin de garantizar la adaptación de las plantas a los sitios de reforestación (Rehfeldt, 1983 a y b).

P. pseudostrobus Lindl. es un pino que se extiende desde el sur de Guatemala hasta el noroeste de México, entre 16° 20' y 19° 58' N y 92° 20' a 100° 35' O. Está adaptada a climas de templado-fríos a templados-cálidos; se localiza en elevaciones de 1900 a 3000 m (Farjon y Styles 1997), con precipitación anual entre 800 y 1500 mm. Sus mejores calidades de estación se presentan a altitudes de 2000 a 2400 m, en suelos volcánicos profundos con precipitación anual de aproximadamente 1500 mm (Perry, 1991). Los sitios donde se encuentra *P. pseudostrobus* se caracterizan por presentar un intervalo de temperatura anual de -9 a 40 °C (López-Upton, 2002). En los sitios de mayor altitud sobre el nivel del mar, las heladas son comunes durante diciembre y enero (Perry, 1991), lo que pudiera afectar el crecimiento de los árboles provenientes de una menor elevación o, en caso contrario, la disminución del crecimiento al mover los individuos de una mayor a una menor elevación, como se ha demostrado en otras especies (Rehfeldt, 2000). Es una especie versátil, forma masas puras extensas o se asocia

Romero, 2003). To recognize genetic variation in characteristics of adaptive importance is useful for establishing measures that increase the productivity of the plantations, improving the coupling between the ecological conditions of the plantation site and the genetic characteristics of seedlings. This facilitates the taking of decisions about actions of conservation of forest species and the restoration of ecosystems (Nienstaedt, 1990).

Some species have succeeded in adapting to different environmental conditions due rather to phenotypic plasticity than to genetic differences among provenances (Via and Lande, 1985; Rehfeldt, 1994). For instance, in *Pinus monticola* Dougl. ex D. Don, in spite of being distributed on several environments, it has not been shown genetical differentiation among populations (Rehfeldt *et al.*, 1984). Therefore, it is important to determine if *Pinus pseudostrobus* Lindl. presents genetic differentiation associated to altitude, or shows phenotypic plasticity. If there is a clear pattern of altitudinal genetic differentiation among populations, it would be recommendable to develop lineaments to decide on seed and plant movements through definite altitudinal zoning, with the purpose to grant the adaptation of the plants to the reforestation sites (Rehfeldt, 1983a and b).

P. pseudostrobus Lindl. is a pine extending from the south of Guatemala to the north-west of México, between 16° 20' and 19° 58' N and 92° 20' to 100° 35' W. It is adapted from temperate-cold to temperate-warm climates and located at heights of 1900 to 3000 m (Farjon and Styles, 1997), with annual precipitation between 800 and 1500 mm. The best stands are found at altitudes of 2000 to 2400 m, in deep volcanic soils with annual precipitation of approximately 1500 mm (Perry, 1991). The sites where *P. pseudostrobus* grows, are characterized by an annual temperature interval from -9 to 40 °C (López-Upton, 2002). At the sites of greater altitude above sea level, frosts are common during December and January (Perry, 1991), which could affect the growth of trees coming from lower elevation, or on the other hand, cause growth diminution at moving individuals from a higher to a lower elevation, as has been demonstrated in other species (Rehfeldt, 2000). It is a versatile species and forms vast pure stands, or associates with *P. montezumae* Lamb., *P. douglasiana* Mart., *P. michoacana* Mart., *P. maximinoi* Moore, *P. leiophylla* Schl. et Cham., *P. ayacahuite* Ehrenb., *P. patula* Schl. et Cham., *P. embroides* Zucc., *P. rudis* Endl., *P. pringlei* Shaw., *Abies religiosa* (Kunth) Schltr. & Cham., *Juniperus* sp., and with some broadleaves species of genera *Quercus* sp. and *Arbutus*

³ Aguilar A., S. 2004. Variación morfológica entre poblaciones de *Pinus michoacana* y *P. michoacana* var. *cornuta*, a lo largo del transecto altitudinal Tumbisca -San Miguel del Monte, Municipio de Morelia, Michoacán. Tesis profesional. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 72 p.

⁴ Sáenz-Romero C., H. Viveros-Viveros, and R. Guzmán-Reyna. 2004. Altitudinal genetic variation among *P. oocarpa* populations in Michoacán, Western México. Preliminary results from a nursery test. Manuscrito sometido a Forest Genetics.

con *P. montezumae* Lamb., *P. duglasiana* Mart., *P. michoacana* Mart., *P. maximoi* Moore, *P. leiophylla* Schl. et Cham., *P. ayacahuite* Ehrenb., *P. patula* Schl. et Cham., *P. cembroides* Zucc., *P. rudis* Endl., *P. pringlei* Shaw., *Abies religiosa* (Kunth) Schltr. & Cham., *Juniperus* sp. y con algunas hojosas del los géneros *Quercus* sp. y *Arbutus* sp., *Buddleia* sp. y *Dasylyrion* sp. Cuando se encuentra asociado con otras especies, en las partes bajas con frecuencia es dominante y a medida que asciende su distribución tiende a ser más escaso (Perry, 1991; López-Upton, 2002).

En México, *P. pseudostrobus* es una especie de importancia económica por su uso en la producción de madera aserrada, tablero de partículas, madera para chapa y triplay, celulosa y papel. Su crecimiento es relativamente rápido, tiene buena forma de tronco y excelente calidad de la madera (López-Upton, 2002), por lo que es muy apropiada en el establecimiento de plantaciones comerciales. El movimiento inadecuado del germoplasma puede tener serias consecuencias en la adaptación y la productividad de estas plantaciones.

El objetivo de este estudio fue determinar la posible existencia de un patrón de variación genética en el crecimiento, supervivencia y resistencia a heladas entre poblaciones de *P. pseudostrobus* Lindl., recolectadas a lo largo de un gradiente altitudinal. Para ello se utilizó semilla de ocho poblaciones en los bosques de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de semilla y producción de planta

La recolección de semilla se realizó en los bosques de Nuevo San Juan Parangaricutiro. Se trazó un transecto altitudinal, donde se ubicaron ocho sitios de muestreo, denominados indistintamente poblaciones o procedencias. Los sitios dentro del transecto estuvieron ubicados aproximadamente a 100 m de diferencia altitudinal (Cuadro 1). El transecto pretendió abarcar el máximo posible del gradiente altitudinal de la especie de esa región, de 2100 a 2800 m. En cada sitio de muestreo se seleccionaron 11 individuos al azar con separación mínima entre árboles de 30 a 50 m, para evitar posibles efectos de endogamia en la futura progenie. De cada individuo seleccionado se recolectaron 20 conos.

De cada sitio se mezclaron 200 semillas por árbol para conformar las poblaciones. Una vez germinada la semilla, las plántulas se transplantaron a envases rígidos de plástico de 350 cm³, usando el sustrato comercial Creci-root, en un vivero del Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (INIRENA-UMSNH) en Morelia, Michoacán, México, donde permanecieron por nueve meses.

Las plantas se transplantaron a campo en julio de 2002. Los ensayos de campo se realizaron en dos sitios con diferente altitud en los

sp., *Buddleia* sp., and *Dasylyrion* sp. When it is associated to other species in the low parts, it is often dominant, and as it ascends, its distribution tends to be scarcer (Perry, 1991; López-Upton, 2002).

In México, *P. pseudostrobus* is a species of economic importance, because of its use in the production of sawn timber, particle board, wood for panel, and triplay, cellulose, and paper. It grows relatively fast, has good trunk shape, and excellent wood quality (López-Upton, 2002); therefore, it is appropriate for establishing commercial plantations. The inadequate transfer of germplasm might have serious consequences for adaptation and productivity of these plantations.

The objective of this study was to determine the possible existence of a pattern of genetic growth variation, survival, and resistance to frosts among populations of *P. pseudostrobus* Lindl, collected along an altitudinal gradient. To this purpose, seed from eight populations of the forests of the indigenous community of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México, was utilized.

MATERIALS AND METHODS

Seed collection and plant production

Seed collection was carried out in the forests of Nuevo San Juan Parangaricutiro. An altitudinal transect was traced, where eight sampling sites were located, named indistinctly populations or provenances. The sites within the transect were located at approximately 100 m difference of height (Table 1). The transect pretended to cover the possible maximum of the altitudinal gradient of the species of this region, 2100-2800 m. At each sampling site, 11 individuals were chosen at random, with a minimum separation of 30-50 m between the trees in order to avoid possible effects of inbreeding in the future progeny. From each selected individual 20 cones were taken.

Two hundred seeds per tree at each site were mixed to constitute the populations. Once the seed germinated, the seedlings were transplanted in rigid plastic containers of 350 cm³, using commercial Creci-root substratum, in a nursery of the Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (Institute of Research into Natural Resources) of the Universidad Michoacana of San Nicolás de Hidalgo (INIRENA-UMSNH) in Morelia, Michoacán, México, where they were kept for nine months.

The plants were transplanted into the field in July 2002. Field tests were conducted at two sites with different altitude in the natural forests of *P. pseudostrobus* Lindl. of the Native Community of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. One of the sites was located at the highest part of these forests, on the top of Cerro de Parío, at 2800 m (19° 28.4' N and 102° 11.0' W); the other was at the low part of the community forests, on the site Los Amoles, at 2200 m (19° 24' N and 102° 12' 41" W) in the vicinity of the State Highway No.51 Uruapan-Tancitaro. Each test had 16 complete randomized blocks per site and one individual of each provenance per experimental plot. In other

Cuadro 1. Localización geográfica de ocho procedencias de *Pinus pseudostrobus* Lindl. recolectadas en los bosques de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Municipio de Parangaricutiro, Michoacán, México.**Table 1. Geographical location of eight provenances of *Pinus pseudostrobus* Lindl. collected in the forests of the indigenous community of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Municipality of Parangaricutiro, Michoacán, México.**

Procedencia	Sitio	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (m)
1	Cerro de Pario	19° 28.4'	102° 11.0'	2810
2	Cerro de Pario	19° 28.5'	102° 10.9'	2720
3	Cerro de Pario	19° 28.6'	102° 10.6'	2600
4	Cerro Tumbiscatillo	19° 28.6'	102° 10.4'	2500
5	Cerro Tumbiscatillo	19° 28.3'	102° 10.1'	2390
6	Crucero Tumbiscatillo/Pinaloza/Canuto	19° 28.3'	102° 09.7'	2300
7	Joya del Durazno	19° 27.9'	102° 09.6'	2190
8	Joya del Durazno	19° 27.8'	102° 08.9'	2100

bosques naturales de *P. pseudostrobus* Lindl. de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Uno de los sitios se ubicó en la parte más alta de estos bosques, en la cima del Cerro de Pario, a 2800 m (19° 28.4' N y 102° 11.0' O); el otro se ubicó en la parte baja de los bosques de la comunidad, en el predio Los Amoles, a 2200 m (19° 24' N y 102° 12' 41" O) en las vecindades de la carretera estatal No. 51 Uruapan-Tancitaro. Cada ensayo tuvo 16 bloques completos al azar por sitio y un individuo de cada procedencia por parcela experimental. Es decir, cada procedencia estuvo representada inicialmente por 16 individuos en cada una de las dos localidades.

Toma de datos y análisis estadístico

Durante el desarrollo de las plantas en campo se midió la altura total (cm) de la planta a cuatro edades: 12 (diciembre de 2002), 15 (marzo de 2003), 20 (agosto de 2003) y 24 meses a partir de la germinación (diciembre de 2003). La primera medición de altura en campo se consideró como la altura inicial de la planta, y se tomó como referencia para medir el crecimiento en altura a los 15, 20 y 24 meses.

El daño por heladas, evaluado a los 15 meses (marzo de 2003), se determinó con un índice de 0 a 10, de acuerdo con el porcentaje de la planta dañada por heladas, donde 10% equivale a 1 y así sucesivamente hasta un daño del 100% que equivale a 10. Se transformaron los datos, obteniendo la raíz cuadrada de los valores originales divididos entre diez.

También se evaluó el estado fenológico de la yema a los 16 (abril de 2003) y 27 meses (marzo de 2004) mediante un índice fenológico, que representa el estado de desarrollo de la yema apical, con valores de 0 a 6: 0 = yema en dormancia; 1 = yema iniciando su crecimiento e hinchada, 2 = alargamiento intermedio del brote; 3 = alargamiento completo del brote pero sin fascículos evidentes; 4 = brote completamente alargado, con aproximadamente 25% de su longitud cubierto con fascículos; 5 = brote bien desarrollado con fascículos cubriendo de 50 a 75% del brote; 6 = brote desarrollado cubierto en su totalidad por fascículos. En los individuos que presentaron un segundo ciclo de crecimiento, se evaluó con el mismo sistema del primer ciclo (índice de 0 a 6), pero sumando un valor de seis. Es decir, plantas con un segundo ciclo tuvieron valores de 6 a 12.

words, each provenance was initially represented by 16 individuals in each one of the two localities.

Data record and statistical analysis

During the development of the plants in field, total plant height (cm) at four ages was measured: 12 (December 2002), 15 (March 2003), 20 (August 2003), and 24 months starting from germination (December 2003). The first measurement of height in field was considered as initial plant height and taken as reference for measuring height growth at 15, 20, and 24 months.

Frost damage, evaluated at 15 months (March 2003), was determined with a 0-10 index, according to the percentage of the frost damage in the plant, where 10% are equivalent to 1 and so on, up to a damage of 100%, equivalent to 10. Data were transformed, obtaining the square root of the original values, divided by 10.

Also the phenological stage of the bud was evaluated at 16 (April 2003) and 27 months (March 2004), by means of a phenological index, representing the stage of development of the apical bud, with values from 0 to 6: 0 = bud in dormancy; 1 = bud initiating growth and swollen; 2 = intermediate elongation of the shoot; 3 = complete shoot elongation, but without evident fascicles; 4 = completely elongated shoot, with approximately 25% of its length covered by fasciculi; 5 = well-developed shoot, entirely covered by fascicles. In individuals presenting a second growth cycle, the evaluation was done with the same system as the first one (index from 0 to 6), but adding a value of 6; in other words, plants with a second cycle had values from 6 to 12.

In December 2003 (24 months old), basal diameter (cm), total number of whorls, and maximum and minimum crown width (cm) were determined. With the average of the two measurements of crown width, mean crown width was obtained. In all measurements survival was quantified: 0 = dead plants, 1 = live plants.

An analysis of variance was carried out to evaluate accumulated height growth at three ages (15, 20, and 24 months), plant basal diameter, number of whorls, mean crown width, frost damage, bud phenology at two ages (16 and 27 months), and plant survival. Analysis was made using the MIXED procedure of SAS (SAS, 1998), considering the two plantation sites together, and then, separately, an

En diciembre de 2003 (24 meses de edad), se determinó el diámetro basal (cm), el número total de verticilos, y el ancho máximo y mínimo de copa (cm). Con el promedio de las dos mediciones de ancho de copa se obtuvo el ancho promedio de copa. En todas las mediciones se cuantificó la supervivencia: 0 = plantas muertas; 1 = vivas.

Se realizó un análisis de varianza del crecimiento acumulado en altura a las tres edades (15, 20 y 24 meses), diámetro basal de la planta, número de verticilos, ancho promedio de copa, daños por heladas, fenología de yemas en dos edades (16 y 27 meses) y supervivencia de la planta. Se analizó con el procedimiento MIXED de SAS (SAS, 1998), considerando los dos sitios de plantación de manera conjunta y luego un análisis por separado para cada sitio. En el análisis combinado de los dos sitios el modelo estadístico fue

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + \beta(S)_{ij} + P_k + SP_{ik} + \varepsilon_{ijk}$$

donde Y_{ijk} = observación; μ = media general; S_i = efecto del sitio; $\beta(S)_{ij}$ = bloque dentro del sitio; P_k = población, SP_{ik} = interacción sitio x población; ε_{ijk} = error.

En el análisis por sitio, el modelo estadístico fue

$$Y_{jk} = \mu + \beta_j + P_k + \varepsilon_{jk}$$

En el análisis de los datos se eliminó la procedencia recolectada a 2500 m y plantada en el sitio de Los Amoles, debido a que sólo sobrevivió un individuo. Se realizó un análisis de covarianza, incluyendo la altura inicial como covariable; sin embargo, como los resultados fueron muy similares, se realizó el análisis final sin considerar a la altura inicial como covariable. Además, se realizaron contrastes ortogonales para comparar los valores promedio entre grupos de poblaciones.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variación entre sitios de plantación

El crecimiento promedio en altura de la planta en el sitio ubicado a mayor altitud (Cerro de Parío, 2800 m) durante los primeros meses fue superior al del sitio Los Amoles (2200 m). Esto probablemente se debió a que: a) el crecimiento inicial en el sitio de mayor elevación ocurrió más temprano y con mayor vigor inicial; b) el efecto causado por la presencia de daños por heladas en el sitio de menor elevación retrasó el crecimiento. Sin embargo, al término de las evaluaciones, el crecimiento acumulado en altura, diámetro basal y ancho de la copa de las plantas fue superior en el sitio más bajo.

El mayor crecimiento inicial en el sitio elevado se expresó en un incremento significativamente superior en altura a los 15 meses de edad y en un desarrollo más avanzado de las yemas a los 16 meses (Cuadros 2 y 3). En Cerro de Parío ocurrió un crecimiento promedio de

analysis for each site. In the combined analysis of the two sites the statistical model was

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + \beta(S)_{ij} + P_k + SP_{ik} + \varepsilon_{ijk}$$

where Y_{ijk} = observation; μ = general mean; S_i = site effect; $\beta(S)_{ij}$ = block within the site; P_k = population; SP_{ik} = site-population interaction; ε_{ijk} = error.

In the analysis per site, the statistical model was

$$Y_{jk} = \mu + \beta_j + P_k + \varepsilon_{jk}$$

In the data analysis, provenance collected at 2500 m and planted at Los Amoles was eliminated, due to the fact that only one individual survived. An analysis of covariance was conducted including initial height as co-variable; however, as the results were very similar, the final analysis was made without considering initial height as a co-variable. Also, orthogonal contrasts were made in order to compare mean values among population groups.

RESULTS AND DISCUSSION

Variation among plantation sites

Mean growth in plant height at the site located at the greatest altitude (Cerro de Parío, 2800 m) during the first months was superior to that at Los Amoles (2200 m). This probably happened a) because initial growth at the site of higher elevation occurred earlier and with greater initial vigor; b) the effect caused by frost damages at the site of less elevation delayed growth. Nevertheless, at the end of the evaluations, accumulated height growth, basal diameter, and crown width of the plants were superior at the lower site.

Major initial growth at the elevated site was expressed in a significantly larger increment in height at the age of 15 months, and in a more advanced bud development at 16 months (Tables 2 and 3). On Cerro de Parío, a mean growth of 18.4 cm was observed, and the buds were initiating a second growth cycle (phenological index = 6.2), but at Los Amoles, plants had only grown 9.3 cm, and buds were in their first elongation cycle (phenological index = 4.2; Table 3).

These results indicate later bud elongation at the site of less altitude, which is contrary to what was expected, since at this site, higher annual mean temperature and fewer frost days, and consequently, earlier initial growth are assumed to occur. In other studies, plants reduce their potential growth at increasing the height of the evaluation site (Gwaze *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2003). The explanation of this apparent contradiction seems to be in the micro-environmental conditions of the sites, where the experiments were established. The site at greater altitude

Cuadro 2. Nivel de significancia ($p \leq$) en el análisis de varianza de caracteres de crecimiento en plantas de ocho poblaciones de *Pinus pseudostrabus* en dos sitios de evaluación. Análisis conjunto de los sitios y por separado.

Table 2. Significance level ($p \leq$) in the analysis of variance of growth characteristics in plants of eight *Pinus pseudostrabus* populations at two evaluation sites. Analysis of sites, combined and separately.

Variable	Análisis conjunto			Análisis por sitio	
	Sitio	Procedencia	S×P	Los Amoles	Parío
Crecimiento 15 meses (cm)	0.001	0.043	0.583	0.047	0.501
Crecimiento 20 meses (cm)	0.943	0.254	0.871	0.651	0.551
Crecimiento 24 meses (cm)	0.377	0.024	0.177	0.101	0.405
Diámetro basal (cm)	<0.001	0.131	0.586	0.413	0.647
Copa media (cm)	0.031	0.426	0.957	0.888	0.080
Verticilos	0.861	0.563	0.859	0.883	0.542
Fenología de la yema (16 meses)	<0.001	0.502	0.859	0.158	0.713
Fenología de la yema (27 meses)	0.048	0.869	0.820	0.947	0.529
Daños por heladas (%)	0.001	0.397	0.295	0.727	—

S×P = Interacción sitio×procedencia.

Cuadro 3. Medias, porcentaje de contribución a la varianza total y varianza total (σ_T^2) por sitio de plantación, para caracteres de crecimiento y adaptativos de ocho poblaciones de *Pinus pseudostrabus*.

Table 3. Means, percentage of contribution to total variance and total variance (σ_T^2) per plantation site, for growth and adaptive characteristics of eight populations of *Pinus pseudostrabus*.

Variable	Los Amoles				Cerro de Parío			
	Media	Procedencia	Error	σ_T^2	Media	Procedencia	Error	σ_T^2
Crecimiento 15 meses (cm)	9.3	13.1	86.9	52.1	18.4	0.0	100.0	57.2
Crecimiento 20 meses (cm)	38.8	9.1	90.9	266.4	38.6	0.0	100.0	182.7
Crecimiento 24 meses (cm)	56.2	22.8	77.2	337.7	50.3	0.0	100.0	244.2
Diámetro basal (cm)	2.3	0.3	99.7	1991.4	1.6	0.0	100.0	1245.3
Copa media (cm)	50.0	0.0	100.0	100.6	43.0	5.4	94.6	83.8
Verticilos	2.5	0.0	100.0	1.1	2.5	0.0	100.0	0.9
Fenología de yema (16 meses)	4.2	13.7	86.3	1.2	6.2	0.0	100.0	2.4
Fenología de yema (27 meses)	6.1	0.0	100.0	4.4	4.9	0.0	100.0	4.2
Daños por heladas (%)	30.6	0.0	100.0	0.03	-	-	-	-

18.4 cm y las yemas se encontraban iniciando un segundo ciclo de crecimiento (índice fenológico = 6.2), pero en Los Amoles las plantas sólo habían crecido 9.3 cm y las yemas estaban en su primer ciclo de alargamiento (índice fenológico = 4.2; Cuadro 3).

Estos resultados indican una elongación de yemas más tardía en el sitio a menor altitud, lo cual es contrario a lo esperado, ya que en este sitio se supone una mayor temperatura promedio anual y un menor número de días con heladas y, por tanto, un crecimiento inicial más temprano. En otros estudios las plantas reducen su crecimiento potencial al aumentar la elevación del sitio de evaluación (Gwaze *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2003). La explicación a esta aparente contradicción parece estar en las condiciones microambientales de los sitios donde se establecieron los ensayos. El sitio a mayor altitud tiene una pendiente pronunciada, la que aparentemente impide que el aire frío del invierno se asiente sobre la superficie y dañe las plantas. Además tiene una ubicación protegida, ya

has a steep slope, which apparently prevents the cold winter wind from settling down on the surface and damaging the plants. Besides, its location is protected, since the experiment is within a concave hillside, in what seems to be the inside (though quite eroded) of the crater of an ancient volcano, which certainly prevents damage by storms. The lower site, however, is located in a valley and adjacent to the natural edge of the forest; the flat topography permits that the cold wind settles on the surface during the winter, generating lower temperatures and increasing the risks of frost damage. This agrees with the fact that at the low site average frost damage was 31%, whereas at the high site, there were no frost damages (Table 3).

Nevertheless, the initial differences in height growth between the two sites were no longer significant at 20 and 24 months of age. But the differences in bud phenology between the sites persisted at the second growth stage ($p \leq 0.049$; Table 2).

que el experimento se encuentra dentro de una ladera cóncava de lo que pareciera el interior (si bien ya erosionado) del cráter de un antiguo volcán, lo que seguramente impide el daño por ventiscas. En cambio, el sitio más bajo está ubicado en un valle y colindante con el borde natural del bosque; la topografía plana permite que se asiente sobre la superficie el aire frío durante el invierno, generando temperaturas más bajas y aumentando los riesgos de daños por heladas. Esto concuerda con el hecho de que en el sitio bajo el daño promedio por heladas fue 31% mientras que en el sitio alto no hubo daños por heladas (Cuadro 3).

Sin embargo, las diferencias iniciales en el crecimiento en altura entre los dos sitios dejaron de ser significativas a los 20 y 24 meses de edad. En cambio, las diferencias entre los sitios en la fenología de la yema se mantuvieron en la segunda estación de crecimiento ($p \leq 0.049$, Cuadro 2).

El diámetro basal y el ancho promedio de copa fueron significativamente mayores ($p \leq 0.05$) en el sitio bajo (2.3 cm y 50.0) que en el alto (1.6 cm y 43.0 cm; Cuadros 2 y 3). Es muy probable que cuando se midió el diámetro y el ancho de copa (diciembre de 2003, 24 meses de edad), las plantas en Los Amoles ya se habían recuperado de los daños causados por las heladas de principios de ese año. El mayor diámetro y ancho de copa en Los Amoles le dieron a las plantas un aspecto mucho más robusto y vigoroso que las plantas en el Cerro de Pario, lo cual concuerda con la ocurrencia esperada de mayores temperaturas promedio en los sitios bajos y con los resultados de otros ensayos efectuados a diferentes elevaciones con respecto a las características del crecimiento de *Pinus taeda* L. y *Abies fraseri* (Pursh) Poir. (Arnold *et al.*, 1994; Gwaze *et al.*, 2001).

No se encontró efecto significativo para la interacción Sitio×Procedencia (Cuadro 2). Esto es, las poblaciones con mayor crecimiento en un sitio son las de mayor crecimiento en el otro.

Diferencias en supervivencia

La supervivencia evaluada en cuatro periodos (12, 15, 20 y 24 meses) siempre fue significativamente menor ($p \leq 0.05$) en el sitio más bajo (Figura 1). La elevada mortalidad en Los Amoles se debió a un severo ataque por tuzas (*Geomys bursarius*) y al daño por heladas. No fue posible determinar con certeza en que proporción la mortalidad en Los Amoles fue causada por tuzas, ya que si bien en algunos casos era posible observar que las plantas habían sido cortadas de raíz por éstas, en otros casos las plantas simplemente desaparecían, lo cual hacía imposible determinar con certeza la causa de muerte. Se detectó un patrón espacial claro de la mortalidad debido al efecto de las heladas, ya que los menores daños por

Basal diameter and mean crown width were considerably larger ($p \leq 0.05$) at the low site (2.3 and 50.0 cm) than at the high one (1.6 and 43.0 cm; Tables 2 and 3). It is quite probable that when crown diameter and width were measured (December 2003, 24 months old), the plants at Los Amoles had already recovered from the damages caused by frost at the beginning of the year. The greater crown diameter and width at Los Amoles made the plants look much more robust and vigorous than those on the Cerro de Pario, which agrees with the expected occurrence of higher mean temperatures at the low sites and with the results of other trials, conducted at different elevations, with respect to the growth characteristics of *Pinus taeda* L. and *Abies fraseri* (Pursh) Poir. (Arnold *et al.*, 1994; Gwaze *et al.*, 2001).

There was no significant effect for site-provenance interaction (Table 2); that is, the populations with the highest growth at one site, are those of the highest growth at the other one.

Survival differences

Survival, evaluated in four periods (12, 15, 20, and 24 months), was always significantly less ($p \leq 0.05$) at the lower site (Figure 1). The high mortality at Los Amoles was due to a severe attack of pocket gophers (*Geomys bursarius*) and to frost damages. It was not possible to determine with certainty, to what extent mortality at Los Amoles was caused by pocket gophers even though in some cases it could be observed that plants had been uprooted by these animals; in other cases, the plants simply disappeared, so it was impossible to determine with certainty the cause of death. A clear spatial pattern of mortality due to frost effect was detected, since lesser frost damages showed in the blocks near the edge of surrounding natural vegetation, which apparently also served as protection against low temperatures.

The significant differences among provenances in survival of 24-month-old plants at the site of Los Amoles ($p \leq 0.037$; analysis of variance not shown) can hardly be explained as a result of the genetic differences among provenances. Plant mortality caused by *Dasyprocta aguti* cannot be considered as lack of adaptation to a natural ecological factor. The presence of these animals is due to an anthropogenic disruption, present at Los Amoles and absent at Cerro de Pario. The experimental site of Los Amoles had been of agricultural use in the past, that is why there already existed a population of rodents, at establishing the experiment, there was apparently an increment of this population at the site, favored by the availability of new food, and certainly because of previous elimination of the natural predators.

heladas se presentaron en los bloques cercanos al borde de la vegetación natural circundante, misma que aparentemente sirvió de protección contra las bajas temperaturas.

Las diferencias significativas entre procedencias en la supervivencia de las plantas a los 24 meses de edad en el sitio de Los Amoles ($p \leq 0.037$, el análisis de varianza no se muestra) difícilmente pueden interpretarse como resultado de las diferencias genéticas entre las procedencias. La mortalidad de plantas ocasionada por roedores no puede considerarse una falta de adaptación a un factor ecológico natural. La presencia de estos animales se debe a una perturbación antropogénica presente en Los Amoles y ausente en Cerro de Parí. El sitio experimental en Los Amoles tuvo en el pasado un uso agrícola, por lo que ya existía la población de roedores; al establecer el experimento, aparentemente hubo un incremento de esta población en el sitio, favorecido por la disponibilidad de nuevo alimento y seguramente por la eliminación previa de los predadores naturales.

Variación entre procedencias

Se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre procedencias en el crecimiento acumulado en altura, con un patrón clinal altitudinal poco pronunciado, en el que las procedencias originadas a menor altitud crecieron inicialmente más que las originadas a mayor altitud. Las otras variables de crecimiento relacionadas a forma y tamaño de copa, también están inversamente asociadas con la altitud de origen de las poblaciones, con un valor de correlación negativo generalmente no significativo. Sin embargo, el patrón altitudinal prácticamente desaparece en la última evaluación de crecimiento acumulado en altura de la planta. El crecimiento en altura fue diferente entre procedencias a los 15 ($p \leq 0.043$) y 24 meses de edad ($p \leq 0.024$) en el análisis conjunto de los sitios (Cuadro 2). De igual forma, el análisis individual de los sitios indicó diferencias entre procedencias para el crecimiento en altura a los 15 y 24 meses de edad ($p \leq 0.047$ y $p \leq 0.101$) en Los Amoles (Cuadro 2). De manera similar, plantas de *Tsuga mertensiana* Bong. creciendo en ambiente común mostraron diferencias significativas entre procedencias en la altura de la planta a diferentes edades (Benowicz y El-Kassaby, 1999; Benowicz *et al.*, 2001). Sin embargo, para esta misma característica no se han encontrado diferencias significativas entre procedencias (Gwaze *et al.*, 2001), en plantas de *P. taeda* a dos años de edad.

La copa media de las plantas fue diferente entre procedencias ($p \leq 0.08$) sólo en el sitio Cerro de Parí. Arnold *et al.* (1994) reportaron diferencias significativas entre procedencias ($p = 0.01$) en el diámetro de copa de planta de *Abies fraseri* a los ocho años de edad. En el presente

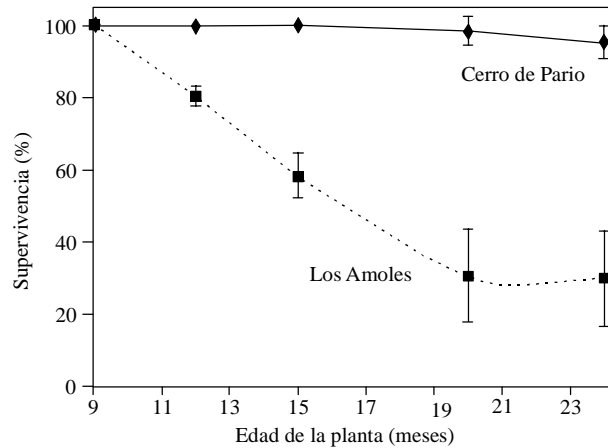


Figura 1. Supervivencia promedio de la planta de ocho procedencias de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en dos sitios de plantación a diferente altitud (Los Amoles y Cerro de Parí). Las líneas verticales representan \pm un error estándar.

Figure 1. Mean plant survival of eight provenances of *Pinus pseudostrobus* Lindl. at two plantation sites at different altitude (Los Amoles and Cerro de Parí). Vertical lines represent \pm one standard error.

Variation among provenances

Significant differences ($p \leq 0.05$) among provenances with respect to accumulated height growth were found with little pronounced clinal altitudinal pattern, where the provenances originated at lesser altitude grew initially more than those originated at greater height. The other growth variables, related to crown shape and size, are also inversely associated to the altitude of origin of the populations, with a negative correlation value, generally not significant. Nevertheless, the altitudinal pattern practically disappears in the last evaluation of accumulated height growth in plants. Height growth was different among provenances at 15 ($p \leq 0.043$) and 24 months of age ($p \leq 0.024$) in the joint analysis of the sites (Table 2). Likewise, the individual analysis of the sites indicated differences among provenances for height growth at 15 and 24 months of age ($p \leq 0.047$ and $p \leq 0.101$) at Los Amoles (Table 2). Similarly, plants of *Tsuga mertensiana* Bong, growing in a common environment, showed significant differences among provenances with respect to plant height at different ages (Benowicz and El-Kassaby, 1999; Benowicz *et al.*, 2001). However, for these same characteristics, significant differences among provenances have not been found in 2-year-old *P. taeda* plants (Gwaze *et al.*, 2001).

The average plant crown diameter was different among provenances ($p \leq 0.08$) only at the Cerro de Parí site. Arnold *et al.* (1994) reported significant differences among provenances ($p \leq 0.01$) in the crown diameter of 8-year-old *Abies fraseri* plant. In the present study,

estudio no se encontraron diferencias significativas entre procedencias para las características restantes, tanto en el análisis combinado como en el de sitios (Cuadro 2), exceptuando la variable supervivencia de las plantas, que se discutió por separado.

Los promedios por procedencia del crecimiento en altura en Los Amoles indican un patrón clinal poco pronunciado. Las medias de las dos procedencias de menor altitud (2100 y 2200 m) tienen valores mayores de crecimiento en altura (a los 15 meses de edad, $p \leq 0.002$, contraste ortogonal) que las medias de las cinco procedencias de mayor altitud (≥ 2300 m) (Figura 2a). El patrón clinal puede deberse a que las procedencias de menor altitud generalmente presentan un periodo de crecimiento más largo que las de mayor altitud (Campbell, 1979; Kuser y Ching, 1980; Rehfeldt, 1989 y 1994). De manera similar, en *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco y *Picea sitchensis* (Bong.) Carr., la altura de la planta disminuye conforme aumenta la altitud de recolección de las poblaciones (Biro y Christophe, 1983).

A los 24 meses de edad, en cambio, el crecimiento promedio en altura por procedencia tiene un patrón poco definido, donde las procedencias con menor incremento en altura ($p \leq 0.0061$) son las poblaciones de los extremos altitudinales (2100 y 2800 m) y una población de altitud intermedia (2600 m, Figura 2b). Además, los resultados del ensayo de Los Amoles deben considerarse con reserva, debido a la gran mortalidad por tuzas y heladas en este sitio, lo que disminuyó significativamente el número de individuos por población (Figura 1). Desde otra perspectiva, el pronunciado menor crecimiento de la población originada a 2600 m en el ensayo de Los Amoles y en Cerro de Parío, puede deberse a factores no detectables en el presente estudio, como eventos poblacionales pasados que podrían haber generado un cuello de botella, o bien depresión por endogamia. La introgresión con *P. montezumae* Lamb. también es una posibilidad, ya que la población a 2600 m es un rodal mezclado de *P. pseudostrobus* y *P. montezumae*, y este último presenta un crecimiento menor (estado cespitoso) en los primeros años de vida. Finalmente, pudiera deberse a un efecto de muestreo, en el que la población recolectada no sea representativa de las poblaciones a esa altitud, o los individuos recolectados no sean representativos de las poblaciones muestreadas.

A pesar de que en el ensayo de Cerro de Parío el desarrollo de la copa de las plantas presentó diferencias entre procedencias ($p \leq 0.08$), el patrón es poco definido, con una ligera tendencia no significativa a una relación negativa entre altitud y ancho de copa (Figura 3; Cuadro 4). De manera similar pero más definida, en poblaciones de *Abies fraseri* a los ocho años de edad se encontró que el diámetro de la copa disminuye conforme aumenta la altitud de origen de la planta (Arnold *et al.*, 1994).

significant differences among provenances were not detected for the remaining characteristics, in the combined analysis or in that of the sites (Table 2), except for the variable plant survival, which was discussed separately.

The average of height growth per provenance at Los Amoles indicate a little marked clinal pattern. The means of the provenances of lesser altitude (2100 and 2200 m) have major values of height growth (at 15 months of age, $p \leq 0.002$, orthogonal contrast) than the means of the five provenances of greater height (≥ 2300) (Figure 2a). The clinal pattern may be due to the fact that the provenances of lesser altitude generally present a longer growth period than those of greater height (Campbell, 1979; Kuser and Ching, 1980; Rehfeldt, 1989 and 1994). Similarly, in *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, and *Picea sitchensis* (Bong.) Carr., plant height diminishes, as

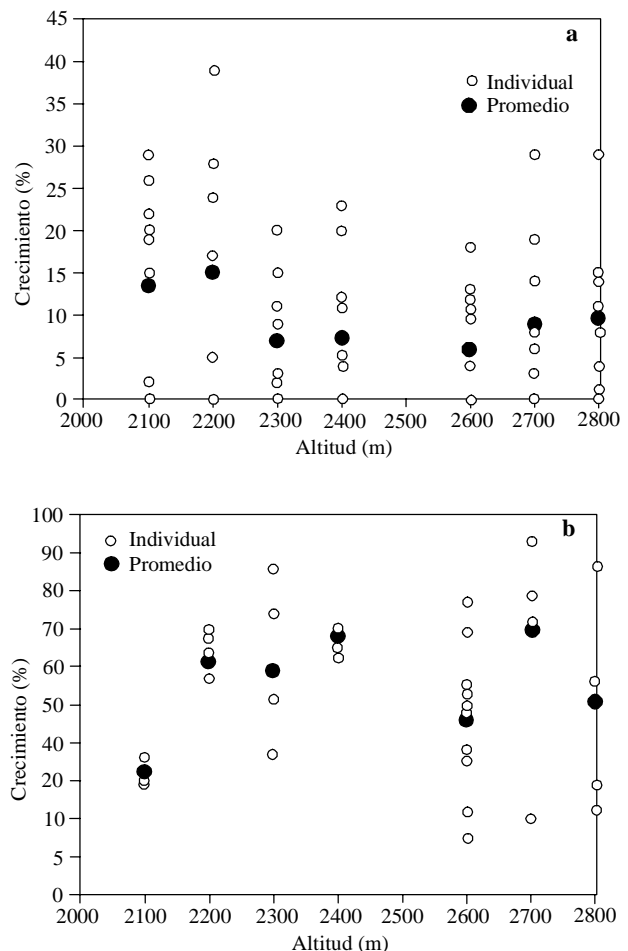


Figura 2. Crecimiento individual y promedio en altura de la planta de siete procedencias de *Pinus pseudostrobus* (a) a los 15 y (b) 24 meses de edad en Los Amoles.

Figure 2. Individual growth and average plant height of seven provenances of *Pinus pseudostrobus* (a) at 15 and (b) at 24 months of age, at Los Amoles.

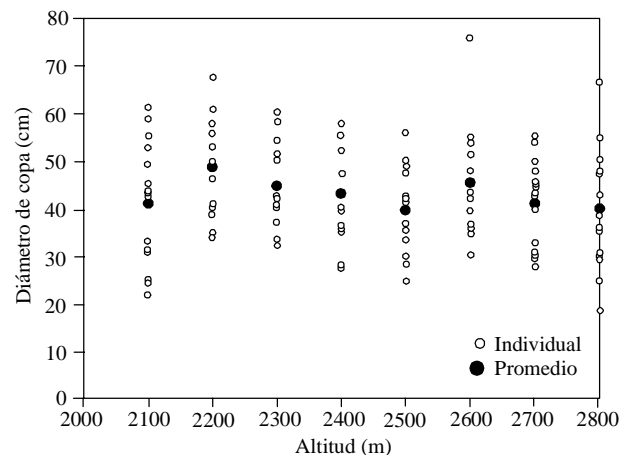


Figura 3. Diámetro individual y promedio de copa en las plantas de ocho procedencias de *Pinus pseudostrobus* originarias de diferentes elevaciones, en Cerro de Pario.

Figure 3. Individual and average crown diameter in plants of eight provenances of *Pinus pseudostrobus* originating from different elevations at Cerro de Pario.

La correlación entre la altitud de origen de las poblaciones y el crecimiento promedio de las plantas considerando los dos sitios y de forma separada el sitio cerro de Pario, indicaron un patrón clinal poco pronunciado, donde las poblaciones originadas a menor altitud tienen un crecimiento mayor que el de las originadas a mayor elevación. La correlación entre la altitud y el crecimiento en altura a los 20 y 24 meses de edad en Cerro de Pario es negativa y significativa ($r = -0.73$ y $r = -0.68$; $p \leq 0.10$). La correlación entre la elevación de origen de las poblaciones con las demás características no fue significativa (Cuadro 4).

La contribución de las poblaciones a la varianza total en el crecimiento en altura no se comportó de manera similar en los dos sitios: en Cerro de Pario su aporte fue nulo, pero en Los Amoles el promedio fue de 15% (Cuadro 3). Esto refuerza el hecho de que en Los Amoles existió mayor diferenciación entre procedencias en el crecimiento en altura que en Cerro de Pario. El valor de la contribución de las procedencias a la varianza total en Los Amoles está cercano a lo reportado para otras especies: en *Tsuga mertensiana* la contribución en altura de plantas fue 12% a 23.5% (Benowicz y El-Kassaby, 1999; Benowicz *et al.*, 2001); en *Pseudotsuga menziesii*, la contribución en el desarrollo de la yema fue 12% en el primer año y 4% en el segundo año de edad (Campbell, 1979).

En caso de que la ausencia de un patrón altitudinal bien definido se confirme en edades posteriores, sería razonable suponer que *P. pseudostrobus* es una especie con plasticidad fenotípica que le permite adaptarse a los ambientes heterogéneos en los que se distribuye, con

altitude of the collection site of the populations increases (Biro and Christophe, 1983).

On the other hand, at 24 months of age, the pattern of average height growth per provenance is little defined; the provenances with lesser increment in height ($p \leq 0.0061$) are the populations of the altitudinal extremes (2100 and 2800 m), and one population is of intermediate height (2600 m, Figure 2b). Besides, the results of the experiment of Los Amoles have to be considered with reservation, due to the high mortality caused by pocket gophers and frosts at this site, which considerably diminished the number of individuals per population (Figure 1). From another point of view, the marked lower growth of population, originated at 2600 m in the experiment of Los Amoles and Cerro de Pario, may be due to factors undetectable in the present study, such as past population events, which could have generated a bottle neck, or inbreeding depression. The introgression with *P. montezumae* Lamb. is also a possibility, since the population at 2600 m is a mixed stand of *P. pseudostrobus* and *P. montezumae*, and the latter presents lesser growth (cespitose condition) in the first years of life. Finally, it could be due to a sampling effect, in which the collected population might not be representative of the populations of this altitude, or the collected individuals might not be representative of the sampled populations.

In spite of the plant crown development in the experiment of Cerro de Pario presenting differences among provenances ($p \leq 0.08$), the pattern is little defined, with a slight non-significant tendency to a negative relation between altitude and crown width (Figure 3; Table 4). Similarly, but more defined, in populations of 8-year-old *Abies fraseri*, it was found that crown diameter diminishes as the altitude of plant origin increases (Arnold *et al.*, 1994).

The correlation between altitude of population origin and average plant growth, considering the two sites and, separately the site of Cerro de Pario, indicated a not very pronounced clinal pattern, where the populations originated at lesser altitude have higher growth than those originated at greater elevation. The correlation between altitude and height growth at the ages of 20 and 24 months on Cerro de Pario is negative and significant ($r = -0.73$ and $r = -0.68$; $p \leq 0.10$). Correlation between the elevation of the origin of the populations with the other characteristics was not significant (Table 4).

Contribution of the populations to total variance in height growth did not behave similarly at the two sites: at Cerro de Pario their contribution was nil, but at Los Amoles the average was 15% (Table 3). This backs up the fact that at Los Amoles there was greater differentiation among provenances in height growth than at Cerro de Pario. The value of the contribution of the provenances to total variance at Los Amoles is close to

altitudes diversas (1900 a 3000 m; Farjon y Styles, 1997), y un amplio intervalo de precipitación anual (800 a 1500 mm; Perry, 1991), sin que las poblaciones se diferencien genéticamente, como en *P. monticola* (Rehfeldt *et al.*, 1984; Rehfeldt, 1994). Ésto es un caso excepcional dentro de la tendencia general para varias coníferas de Norteamérica, que generalmente presentan (si bien en distinto grado) diferenciación genética entre poblaciones a lo largo de gradientes altitudinales (Campbell, 1979; Rehfeldt, 1988, 1989, 1991). Alternativamente, es posible que en el caso de *P. pseudostrabus* exista una importante presión de selección en la dirección de diferenciar genéticamente a las poblaciones, debido a las diferencias ambientales relacionadas con la altitud (Rehfeldt, 1988 y 1989), aunque el flujo genético entre las poblaciones contrarresta el efecto de la presión de selección, evitando la diferenciación genética entre ellas (Hamrick *et al.*, 1992; Linhart y Grant, 1996). Las poblaciones muestreadas están ubicadas en un transecto altitudinal de aproximadamente 4 km de longitud.

Si la diferenciación genética entre poblaciones no tiene un patrón altitudinal significativo, las decisiones sobre el movimiento de semillas y plantas en programas de reforestación se simplifican. Las semillas y plantas podrían moverse libremente dentro de la región estudiada, independientemente de la altitud de origen del germoplasma, sin poner en riesgo la adaptación de los individuos a los sitios de reforestación.

CONCLUSIONES

No se encontró un patrón altitudinal bien definido de diferenciación genética entre las poblaciones de *P. pseudostrabus* evaluadas con respecto a caracteres cuantitativos como altura de planta y arquitectura de copa, en ensayos de campo en dos sitios a altitudes contrastantes a los dos años de edad. Estos resultados deben tomarse con reservas, debido a la temprana edad a la que se realizaron las evaluaciones y a la mortalidad que se presentó por ataque de tuzas y daño por heladas en el sitio que mostró las mayores diferencias entre procedencias. De confirmarse la tendencia de los datos, el movimiento de germoplasma entre el sitio de recolección y los sitios a reforestar podría hacerse independientemente de la altitud de origen del material dentro de la región estudiada.

El crecimiento promedio en el sitio a menor altitud (Los Amoles, 2200 m) fue superior al crecimiento promedio en el sitio de mayor elevación (Cerro de Pario, 2800 m) al término del estudio. No se encontraron evidencias significativas de interacción genotipo×ambiente. El daño por heladas, que debido a condiciones microambientales paradójicamente tuvo lugar únicamente en el sitio de menor elevación, tuvo el efecto de retrasar la elongación de yemas y disminuir el crecimiento

Cuadro 4. Correlación fenotípica de las características de crecimiento de procedencias de *Pinus pseudostrabus* con la altitud del sitio de origen, en dos sitios de plantación.

Table 4. Phenotypic correlation of growth characteristics of *Pinus pseudostrabus* provenances with altitude of the site of origin, at two plantation sites.

Variable	Ambos Sitios	Los Amoles	Pario
Crecimiento 15 meses (cm)	-0.62 [†]	-0.54 ns	-0.59 ns
Crecimiento 20 meses (cm)	-0.22 ns	0.10 ns	-0.73 [†]
Crecimiento 24 meses (cm)	-0.03 ns	0.20 ns	-0.68 [†]
Diámetro basal (cm)	0.13 ns	0.29 ns	-0.37 ns
Copa media (cm)	-0.41 ns	-0.24 ns	-0.45 ns
Verticilos	-0.18 ns	0.38 ns	-0.59 ns
Fenología de la yema (16 meses)	-0.35 ns	-0.43 ns	-0.16 ns
Fenología de la yema (20 meses)	-0.16 ns	0.14 ns	-0.01 ns
Daños por heladas (%)	-	-0.20 ns	-

[†] significativo (p<0.10) ♦ significativo (p<0.10).
ns = no significativa ♦ non-significant.

that reported for other species: in *Tsuga mertensiana* the contribution in plant height was 12 to 23.5% (Benowicz and El-Kassaby, 1999; Benowicz *et al.*, 2001); in *Pseudotsuga menziesii*, contribution in bud development was 12% in the first year and 4% in the second year of age (Campbell, 1979).

In the case of absence of a well-defined altitudinal pattern being confirmed at subsequent ages, it would be reasonable to assume that *P. pseudostrabus* is a species with phenotypic plasticity, which permits its adaptation to the heterogeneous environments where it grows, with various altitudes (1900 to 3000 m; Farjon and Styles, 1997), and a wide interval of annual precipitation (800 to 1500 mm; Perry, 1991), without the populations being genetically differentiated, like in *P. monticola* (Rehfeldt *et al.*, 1984; Rehfeldt, 1994). This is an exceptional case within the general tendency for several conifers of North America, which generally present (though to a different degree) genetic differentiation among populations along altitudinal gradients (Campbell, 1979; Rehfeldt, 1988, 1989, 1991). Alternatively, it is possible that in the case of *P. pseudostrabus* there is an important selection pressure towards genetically differentiation of the populations, due to the environmental differences related to altitude (Rehfeldt, 1988 and 1998), though the genetic flow among populations counteracts the effect of selection pressure, avoiding genetic differentiation among them (Hamrick *et al.*, 1992; Linhart and Grant, 1996). The sampled populations are located in an altitudinal transect of approximately 4 km length.

If genetic differentiation among populations does not have a significant altitudinal pattern, the decisions on seed and plant movement in reforestation programs can be simplified. Seeds and plants could be moved freely within

durante el primero de los dos periodos de crecimiento evaluados.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y de la Comisión Nacional Forestal (proyectos SIMORELOS 20000306021 y CONACYT-CONAFOR 2002-C01-4655), de la Coordinación de la Investigación Científica, UMSNH (proyecto 5.1) y del USDA-Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Se agradece la valiosa colaboración de Manuel Echeverría, Rafael Echeverría, Luis Toral, Felipe Aguilar y otras personas de la Dirección Técnica Forestal de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, en la recolección de semillas, establecimiento y mantenimiento de los ensayos. Se agradece a Ernesto Moreno, Daniel Saldívar, Víctor Quiñónez y otras personas de la Comisión Forestal de Michoacán su ayuda en la recolección de semillas; a los estudiantes Soraya González y Guadalupe Hernández en la etapa de vivero y los valiosos comentarios de Jerry Rehfeldt y Hans Nienstaedt durante el desarrollo del trabajo.

LITERATURA CITADA

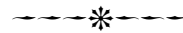
- Arnold, R. J., J. B. Jett, and S. E. McKeand. 1994. Natural variation and genetic parameters in Fraser fir for growth and Christmas tree traits. *Can. J. For. Res.* 24(7): 1480-1486.
- Benowicz, A., and Y. A. El-Kassaby. 1999. Genetic variation in mountain hemlock (*Tsuga mertensiana* Bong.): quantitative and adaptive attributes. *For. Ecol. Manage.* 123: 205-215.
- Benowicz, A., S. L'Hirondelle, and Y. A. El-Kassaby. 2001. Patterns of genetic variation in mountain hemlock (*Tsuga mertensiana* (Bong.) Carr.) with respect to height growth and frost hardiness. *For. Ecol. Manage.* 154 (1-2): 23-33.
- Bermejo V., B., y F. Patiño V. 1982. Variación morfológica en caracteres de hojas y conos de *Pinus pseudostrobus* var. *oaxacana* Mtz. en poblaciones naturales de los altos de Chiapas. *Bol. Téc. No. 14*. INIF. México, D. F. 47 p.
- Biro, Y., and C. Christophe. 1983. Genetic structures and expected genetic gains from multitrait selection in wild populations of Douglas fir and Sitka spruce. *Silvae Genetica* 32: 141-151.
- Campbell, R. K. 1979. Geneecology of Douglas-fir in a watershed in the Oregon Cascades. *Ecology* 60 (5): 1036-1050.
- Farjon, A., and B. T. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotrópica*. Monograph 75. New York Botanical Garden, N. Y. 291 p.
- Gwaze, D. P., J. A. Williams, P. J. Kanwiski, and F. E. Bridgwater. 2001. Interactions of genotype with site for height and stem straightness in *Pinus taeda* in Zimbabwe. *Silvae Genetica* 50 (3-4): 135-140.
- Hamrick, J. L., M. J. W. Godt, and S. L. Sherman-Broyles. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *In: Population Genetics of Forest Trees*, *In: Adams, W. T., S. H. Strauss, D. L. Copes, and A. R. Griffin* (eds). Kluwer, Boston. pp: 95-124.
- Kuser, J. E., and K. K. Ching. 1980. Provenance variation in phenology and cold hardiness of western hemlock seedlings. *For. Sci.* 26(3): 463-470.
- Li, M. H., J. Yang, and N. Kräuchi. 2003. Growth responses of *Picea abies* and *Larix decidua* to elevation in subalpine areas of Tyrol, Austria. *Can. J. For. Res.* 33: 653-662.
- Linhart, Y. B., and M. C. Grant. 1996. Evolutionary significance of local differentiation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 237-277.

the studied region, independently of the altitude of germplasm origin, without running the risk that the individuals might not adapt to the reforestation sites.

CONCLUSIONS

A well-defined altitudinal pattern of genetic differentiation was not found among the populations of *P. pseudostrobus* evaluated with respect to quantitative characteristics, like plant height and crown architecture, in field trials at two sites of contrasting altitudes, at the age of two years. These results have to be taken with reservation because of the early age at which the evaluations were carried out and because of the mortality caused by attacks of pocket gophers and by frost damage at the site that presented the greater difference among provenances. If the tendency of this data were confirmed, the movement of germplasm between the collection site and the sites to be reforested could be made independently of the altitude of origin of the material within the region under study. Mean growth at the site of lesser altitude (Los Amoles, 2200 m), was superior to the mean growth at the site of higher elevation (Cerro de Pario, 2800 m) by the end of the study. There was no significant evidence of genotype-environment interaction. Frost damage, which due to micro-environmental conditions occurred paradoxically only at the site of lesser elevation, had the effect of delaying bud elongation and diminishing growth during the first of the two evaluated growth periods.

—End of the English version—



- López-Upton, J. 2002. *Pinus pseudostrobus* Lindl. *In: Vozzo, J. A.* (ed). *Tropical Tree. Seed Manual*. United States Department of Agriculture. Forest Service. USA. pp: 636-637.
- Nienstaedt, H. 1990. Importancia de la variación natural. *In: Memoria del Curso de Mejoramiento Genético y Plantaciones Forestales*. Centro de Genética Forestal, A.C. Lomas de San Juan, Chapingo, México. pp: 16-23.
- Oleksyn, J., P. B. Reich, M. G. Tjoelker, and W. Chalupka. 2001. Biogeographic differences in shoot elongation pattern among European Scots pine populations. *For. Ecol. Manage.* 148(1-3): 207-220.
- Pérez R., P. M., y T. Eguiluz P. 1985. Variación morfológica en *Pinus hartwegii* del eje neovolcánico. *In: III Reunión Nacional sobre Plantaciones Forestales*. SARH. Publicación especial No. 48. México, D. F. pp: 245-270.
- Perry, P. J. 1991. *The Pines of Mexico and Central America*. Timber Press. Portland, Oregon. 231 p.
- Rehfeldt, G. E. 1983a. Seed Transfer Guidelines for Douglas-fir in western Montana. Research Note INT-329. USDA, Forest Service. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, UT, US. 3 p.
- Rehfeldt, G. E. 1983b. Seed Transfer Guidelines for Douglas-fir in Central Idaho. Research Note INT-337. USDA, Forest Service. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, UT, US. 3 p.

- Rehfeldt, G. E. 1988. Ecological genetics of *Pinus contorta* from the Rocky Mountains (USA): a synthesis. *Silvae Genetica* 37(3-4): 131-135.
- Rehfeldt, G. E. 1989. Ecological adaptations in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *gluaca*): a synthesis. *For. Ecol. Manage.* 28: 203-215.
- Rehfeldt, G. E. 1991. A model of genetic variation for *Pinus ponderosa* in the Inland Northwest (USA): applications in gene resource management. *Can. J. For. Res.* 21: 1491-1500.
- Rehfeldt, G. E. 1993. Genetic variation in the *Ponderosae* of the Southwest. *Am. J. Bot.* 80(3): 330-343.
- Rehfeldt, G. E. 1994. Adaptation of *Picea engelmannii* populations to the heterogeneous environments of the intermountain west. *Can. J. Bot.* 72: 1197-1208.
- Rehfeldt, G. E. 2000. *Genes, Climate and Wood*. The University of British Columbia. Vancouver, B. C. Canada. 15 p.
- Rehfeldt, G. E., R. J. Hoff, and R. J. Steinhoff. 1984. Geographic patterns of genetic variation in *Pinus monticola*. *Botanical Gazette* 145: 229-239.
- Sáenz-Romero, C. 2003. Planning forest genetic resource conservation units for non-endangered Mexican Pines. *In: Silviculture and the Conservation of Genetic Resources for Sustainable Forest Management*. Bealieu, J. (ed). Information Report LAU-X-128. Laurentian Forestry Center, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada. Proc. Symp. North Am. Forest Commission, Forest Genetic Resources Study Group, and the International Union of Forest Res. (IUFRO). Québec City, Canada. pp: 37-42.
- SAS Institute. 1998. *SAS/STAT Guide for personal computers*. Version 8.0. SAS Institute, Cary, N. C. USA. 1028 p.
- Via, S., and R. Lande. 1985. Genotype – environment interaction and the evolution of plasticity. *Evolution* 39: 505-522.