

ESTRATEGIAS DE CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA EN *Pinus pseudostrabus* BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE COMPETENCIA

GROWTH STRATEGIES AND BIOMASS DISTRIBUTION IN *Pinus pseudostrabus* UNDER DIFFERENT CONDITIONS OF COMPETITION

Víctor H. Cambrón Sandoval¹, Humberto Suzán Azpiri^{1*}, J. Jesús Vargas Hernández², Nahum M. Sánchez Vargas³ y Cuauhtémoc Sáenz-Romero³

¹Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. Av. de las Ciencias s/n. 76230, Juriquilla, Querétaro. Tel: (442) 1921200. ²Postgrado Forestal, Colegio de Postgraduados-Campus Montecillo. Km. 36.5 carretera México- Texcoco. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. de México. ³Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (IIAF-UMSNH). Km. 9.5 Carr. Morelia-Zinapécuaro. 58880, Morelia, Michoacán.

*Autor para correspondencia (hsuzan@uaq.mx)

RESUMEN

La intensidad de competencia en la que se desarrollan los individuos es un factor importante en la supervivencia, producción de biomasa y estrategia del crecimiento de la planta (arquitectura), características que interactúan con su genotipo. En el presente estudio se evaluó el efecto de niveles de competencia en 13 familias juveniles de medios hermanos de *Pinus pseudostrabus* Lindl., sobre su supervivencia, producción y distribución de biomasa. Se compararon las condiciones: (I) baja densidad (0.25 × 0.12 m) con múltiples familias aleatorizadas (inter-familiar), (II) alta densidad (0.12 × 0.06 m) con grupos inter-familiares, y (III) alta densidad (0.12 × 0.06 m) con parcelas monofamiliares (intra-familiar), establecidas en un ensayo de jardín común bajo un diseño de parcelas divididas con cuatro repeticiones y cuatro individuos por familia. A 10 meses de establecido el ensayo se cosecharon dos repeticiones. Se detectaron diferencias entre condiciones de competencia ($P \leq 0.05$) para todas las variables evaluadas de producción, distribución de biomasa, supervivencia y arquitectura de crecimiento. A nivel de familia se identificaron estrategias en el crecimiento de los individuos semejantes a los tres comportamientos clásicos de arquetipos (de aislamiento, de competencia y de cultivo), así como genotipos que pudieron ajustar su crecimiento en función del ambiente de competencia. Los resultados obtenidos reflejan la importancia de la selección de ambientes y de genotipos para aumentar su adaptación y productividad en los programas de mejoramiento.

Palabras clave: *Pinus pseudostrabus*, espaciamiento de plantas, estrategia de desarrollo, arquetipo, plasticidad fenotípica.

SUMMARY

Competition intensity at which individual plants grow is an important factor in their survival, biomass production and architecture; characteristics that interact with their genotype. In this study, we evaluated the effect of different levels of competition in 13 juvenile families of *Pinus pseudostrabus* Lindl. half-siblings in terms of plant survival, growth and biomass distribution. The conditions compared were (I) randomized multiple families (inter-family) planted at low density (0.25 × 0.12 m), (II) inter-family groups at high density (0.12 × 0.06 m), and (III) single-family parcels (intra-family) at high density (0.12 × 0.06 m), established in a common garden test under a split plot design with four replicates and four plants per replicate. At 10 months of being established, two replicates were harvested. Differences were detected between competitive conditions for all measured variables on production, biomass distribution, survival and growth architecture ($P \leq 0.05$). At family level we identified individual growth strategies

which resemble the three classic ideotypes (isolation, competition and crop), as well as genotypes that adjusted their growth depending on the competitive environment. These results reflect the importance of environmental and genotype selection in order to increase adaptation and productivity at breeding programs.

Index words: *Pinus pseudostrabus*, plant spacing, growth strategy, ideotype, phenotypic plasticity.

INTRODUCCIÓN

Pinus pseudostrabus Lindl. tiene una amplia distribución geográfica natural en México y posee características deseables de calidad de madera y productividad (Perry, 1991), por lo que se ha utilizado en programas de plantaciones y mejoramiento genético fuera de su área de distribución original, como en Venezuela, Colombia, Brasil, Sudáfrica y Nueva Zelanda (Ferreira y Mascarenhas, 1972; Pires, 1987; Wright y Wessels, 1992). En el proceso de mejoramiento genético de caracteres de importancia económica, es común que los mejoradores reduzcan la base genética de una especie para así aumentar la respuesta a la selección, pero ello puede disminuir la capacidad de la población seleccionada para adaptarse a nuevos ambientes (White *et al.*, 2007).

En diversos estudios realizados con el propósito de elevar la productividad de plantaciones forestales mediante la manipulación o modificación de algún factor ambiental, como densidad de plantación, disponibilidad de nutrientes, o cantidad de radiación solar disponible (Kurth, 1994; Godin, 2000), se ha demostrado que en respuesta a dicha manipulación las especies modifican la asignación de recursos y sus características morfológicas (Mutke *et al.*, 2003 y 2005). De hecho, muchos caracteres morfológicos de los individuos evaluados presentan características específicas relacionadas con el microambiente o con las restricciones ecológicas en las que crecen, lo que resulta en modificaciones a la arquitectura de la planta (Nishimura y Suzuki, 2001; Wright y Westoby, 2001).

La arquitectura de un árbol está relacionada con el crecimiento y la asignación relativa de los recursos a diferentes órganos de la planta, lo que afecta, por ejemplo, al número, tamaño, posición y ángulo de las ramas (Adams, 1982; Alves y Santos, 2002) o a la relación parte área-raíz. Esto se debe a los mecanismos adaptativos del árbol para crecer y ocupar su espacio vital, en función de las condiciones del medio, lo cual define el arquetipo de la especie (Greenwood, 1995). Varios autores (Glock y Gregorius, 1984; Timothy *et al.*, 2001; Nelson y Johnsen, 2008), han reconocido al menos tres arquetipos: el de aislamiento (caracterizado por un crecimiento agresivo en espacios aislados), el de competencia (caracterizado por dominar a individuos menos agresivos), y el de cultivo (con capacidad de compartir recursos dentro de su entorno); estos tres arquetipos son modelos biológicos ideales basados en la capacidad productiva en función de las condiciones particulares de crecimiento (Donald, 1968; Cannell, 1982; Dickmann *et al.*, 1994).

Los ensayos tradicionales de árboles evalúan la capacidad de crecimiento de genotipos de interés en espacios grandes y junto a vecinos de diferentes progenies (Cannell, 1982; White *et al.*, 1993; McKeand y Bridgwater, 1998). Sin embargo, la consecuente reducción del espacio de crecimiento así como el tipo de progenies vecinas, modifican las condiciones de competencia (Hamblin y Rosielle, 1978; Cannell, 1984) y pueden afectar el desarrollo de los genotipos evaluados (Foster *et al.*, 1998). Esto genera una reducción en la productividad de la plantación (Lutz y Halpern, 2006) y modifica la arquitectura de los individuos sobrevivientes, como consecuencia de cambios en el patrón de distribución de materia seca (Kuuluvainen y Kanninen, 1992; Russell *et al.*, 2009).

El aumento en la densidad de una plantación disminuye la supervivencia (Lutz y Halpern, 2006) debido al aumento en la competencia por recursos. Sin embargo, cuando la competencia se analiza a nivel individual la respuesta de las plantas depende del número y el tipo de vecinos contiguos (Adams *et al.*, 1973; Kenkel, 1988; St. Clair y Adams, 1991; Thorpe *et al.*, 2010; Cambrón-Sandoval *et al.*, 2013). Por ejemplo, se ha observado una mayor disminución en el crecimiento y tamaño de la copa en *Pinus sylvestris* cuando crece en masas puras que cuando crece en masas mixtas (Kaitaniemi y Lintunen, 2010); en *Pinus pseudostrubus* se estimó un mayor nivel de estrés en las plantas, expresado en cantidad de pigmentos de clorofila por unidad de área, al crecer en parcelas monofamiliares que en parcelas con familias mezcladas (Cambrón-Sandoval *et al.*, 2011).

Los objetivos del presente trabajo fueron: a) Evaluar el efecto de la competencia en la supervivencia, distribución y asignación de biomasa y la arquitectura de la planta, en 13

familias de medios hermanos de *P. pseudostrubus* crecidas en condiciones de jardín común; y b) Identificar cambios en la estrategia de crecimiento de las familias en respuesta a condiciones de competencia, con base en el patrón del comportamiento de diferentes arquetipos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Establecimiento del ensayo

Se utilizaron semillas de *P. pseudostrubus* de 13 árboles que conforman familias de polinización libre, elegidos aleatoriamente (con una separación mínima de 50 m entre cada individuo para evitar posibles efectos de endogamia) en bosques naturales de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México, entre 2200 y 2900 msnm (de 19° 28' LN, 102° 11' LO a 19° 24' LN, 102° 13' LO). Las semillas germinaron en condiciones de laboratorio y posteriormente se trasplantaron a contenedores rígidos Copperblocks® de 220 cm³ de capacidad, en donde crecieron por tres meses. Después, las plántulas fueron establecidas en un ensayo de jardín común, que consistió en un cajón rectangular de 15 x 1.2 m y 0.6 m de alto, llenado con capas de 20 cm de espuma volcánica gruesa, 5 cm de tezontle, 10 cm de tierra de encinar y 20 cm de turba de musgo *Sphagnum*, perlita expandida y vermiculita, en proporción de 2:1:1 en volumen; a esta mezcla de suelo se adicionó Osmocote® como fertilizante de liberación prolongada (108 g/60 L de suelo). El ensayo contó con un sistema de riego automatizado a través de nebulizadores ubicados cada 1.15 m de distancia y a una altura de 1.90 m, con una capacidad de riego de 125 cm³ min⁻¹ con periodos de riego de 20 min cada tercer día (en época de estiaje se aplicaron riegos diarios).

Se probaron tres condiciones de competencia: I) Baja competencia inter-familiar, con familias mezcladas, plantadas a un espaciamiento de 0.25 m x 0.12 m; II) Alta competencia inter-familiar, con familias mezcladas, plantadas a 0.12 m x 0.06 m; III) Alta competencia intra-familiar, con familias plantadas en subparcelas unifamiliares a 0.12 m x 0.06 m. El ensayo se estableció bajo un diseño de parcelas divididas, en donde las condiciones de competencia se asignaron a las parcelas grandes y las familias a las chicas (13 familias), con cuatro repeticiones y cuatro individuos por repetición. Se establecieron fajas de protección en los perímetros de cada ambiente para evitar el efecto de borde, y dentro del ambiente de competencia intra-familiar (III) se establecieron sub-parcelas de 16 plantas, de las cuales se utilizaron las cuatro centrales para el análisis estadístico, ya que se encontraban rodeadas por individuos de la misma familia. La condición I actuó como referencia de ambiente sin competencia porque permitió el desarrollo libre de las plantas durante el periodo de evaluación, de modo que la

productividad relativa de las condiciones II y III se analizó en relación con la condición I.

Las condiciones I y II permitieron evaluar el efecto del nivel de competencia asociada con la densidad de plantación, y las condiciones II y III el efecto del tipo de interacción genotípica (inter- vs. intra-familiar). Al momento de la cosecha la altura promedio de las plantas en cada condición de competencia en los ambientes I, II y III, respectivamente, fueron 61.4 ± 3.1 , 48.4 ± 4.1 y 47.6 ± 3.8 cm; respecto al diámetro a la base, el ambiente I en promedio presentó 11.48 ± 1.43 mm, el ambiente II tuvo 8.08 ± 0.94 mm, y 7.54 ± 0.85 mm en el ambiente III.

VARIABLES MEDIDAS

A los 10 meses de establecido el ensayo (13 meses desde la siembra) se evaluó la supervivencia, la arquitectura de la copa, la producción y distribución de biomasa. La supervivencia y la arquitectura de la copa se evaluaron en las cuatro repeticiones; en cada planta se midió la longitud de la rama más larga (cm) con orientación norte y la altura de inserción de la rama más baja en el tallo (cm). La biomasa se estimó mediante un análisis destructivo (Williams y Gresham, 2006) en dos de las repeticiones del ensayo. Se cosechó un total de 260 individuos en las tres condiciones de competencia (101 en la condición I, 81 en la II y 78 en la III). Los individuos cosechados se seccionaron en raíz, tallo, hojas y ramas. El peso seco de cada estructura vegetal se obtuvo después de colocarlas en una estufa de secado marca Tecno Dalvo® (TDE 40) a 80 °C durante 48 h. Con estos datos se obtuvo la biomasa total (raíz + tallo + hojas + ramas). Finalmente se calculó la productividad por unidad de área, a partir de la siguiente ecuación:

$$BTÁrea = \frac{BT \times SF}{Área}$$

Donde: $BTÁrea$ = biomasa total por unidad de área; BT = biomasa total promedio por planta; SF = supervivencia de la familia en la parcela; y $Área$ = superficie total de la parcela (m^2).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE DATOS

Se hizo un análisis de varianza con el procedimiento Mixto (Mixed) (SAS Institute, 1999), para determinar el efecto de la condición de competencia sobre la supervivencia, la producción de biomasa y arquitectura de la planta, así como las diferencias entre las familias evaluadas. El análisis de la supervivencia en los diferentes ambientes de competencia se determinó mediante la transformación de los porcentajes (arcoseno) para cumplir el supuesto de normalidad de los datos. Se utilizó el siguiente modelo, donde

el factor competencia se consideró efecto fijo y los demás aleatorios:

$$Y_{ijkl} = \mu + B_i + C_j + BC_{ij} + F_k + CF_{jk} + BCF_{ijk} + e_{ijkl}$$

Donde: Y_{ijkl} es el valor observado del l -ésimo individuo en la k -ésima familia, en la j -ésima condición de competencia en el i -ésimo bloque; μ es el valor promedio de la población; B_i es el efecto del i -ésimo bloque; C_j es el efecto fijo de la j -ésima condición de competencia; BC_{ij} es el efecto de la interacción del i -ésimo bloque con la j -ésima condición de competencia; F_k es el efecto aleatorio de la k -ésima familia [$(F_k) = 0$; $\text{Var}(F_k) = \sigma^2_{\mu}$]; CF_{jk} es el efecto de la interacción de la j -ésima condición de competencia con la k -ésima familia [$(CF_{jk}) = 0$; $\text{Var}(CF_{jk}) = \sigma^2_{\mu}$]; BCF_{ijk} es la interacción del i -ésimo bloque con la k -ésima familia en la j -ésima condición de competencia [$(BCF_{ijk}) = 0$; $\text{Var}(BCF_{ijk}) = \sigma^2_{bcj}$]; y e_{ijkl} es el error dentro de parcela [$(e_{ijkl}) = 0$; $\text{Var}(e_{ijkl}) = \sigma^2_e$].

La respuesta de las familias en los ambientes de alta densidad II y III con respecto al ambiente sin competencia (I), se estimó a partir del valor promedio de cada familia en esos ambientes y se expresó en porcentaje con respecto al desempeño de la familia en el ambiente I, para todas las variables evaluadas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto de la condición de competencia

La condición de competencia I presentó los mayores valores promedio de supervivencia y biomasa (total, raíz, tallo, hojas y ramas). Al aumentar la competencia, la supervivencia promedio de las plantas se redujo en 22.7 a 25 % y la producción de biomasa disminuyó en un poco más de 50 % (Cuadro 1). De manera similar, las plantas en la condición I presentaron ramas de mayor longitud (cm) y con una inserción más baja en el tallo (cerca de la base), en comparación con las condiciones II y III; en cambio, entre las condiciones de competencia II vs. III solo se encontraron diferencias significativas en la arquitectura de la copa (Cuadro 1). En primera instancia, fue relativamente evidente que la diferencia entre las condiciones de competencia respondió a la disponibilidad de espacio inicial, por lo que el efecto más notorio de los ambientes de competencia sobre la supervivencia y el crecimiento de las plantas fue debido a la reducción del espacio de crecimiento. La interacción familia \times competencia resultó significativa en la comparación de ambientes (condición I vs. II, $P \leq 0.05$), mientras que la interacción familia \times competencia no fue significativa entre tipos de competencia genotípica (condición II vs. III, $P = 0.1311$).

Además del efecto sobre la producción total de biomasa en las plantas, el ambiente de competencia también influyó sobre la distribución efectiva de los recursos dentro de ellas, con diferencias significativas entre todos los ambientes para la mayoría de los órganos o compartimientos de asignación de biomasa (Cuadro 2). Por ejemplo, en las condiciones de competencia II y III aumentó la asignación relativa de recursos a la raíz (de 24.4 % a 35.4 y 37.9 % de la biomasa total en II y III, respectivamente), mientras que el efecto contrario ocurrió con la producción de follaje (Cuadro 2) con mayor asignación relativa en el ambiente sin competencia (condición I).

Los cambios en la asignación de recursos entre condiciones de competencia reflejan respuestas diferentes de las plantas para ajustar su crecimiento ante la restricción del espacio, en particular la modificación de la proporción parte aérea/raíz. Estudios en los que se evaluaron diferentes ambientes de competencia tanto en espacio como tipo de competencia, presentan resultados similares a los del presente trabajo; por ejemplo en *Pinus taeda* L. se encontra-

ron diferencias similares en la supervivencia al aumentar la densidad de plantación (García-Leite *et al.*, 2006). Respecto a la producción de biomasa, en estudios de rodales naturales de 12 años de edad en rodales naturales de *Pinus taeda* y *P. elliottii* Engelm. Nemeth (1973) demostró que los árboles tendieron a aumentar la cantidad de biomasa total promedio por planta (+ 18 %) conforme aumentaba el espacio de crecimiento disponible, y en árboles de *P. taeda* de cuatro años de edad encontraron una tendencia similar a la del presente estudio ya que cuando se les aumentó la densidad de plantación de 740 a 3700 árboles/ha, las plantas asignaron más recursos al sistema radicular.

La longitud promedio de ramas laterales también se modificó por efecto de la densidad de plantación, como en plantas de *Eucalyptus pilularis* Sm. y *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden de cinco años de edad en las que al disminuir el espaciamiento de plantación de 2.5 x 3 m a 1 x 2.5 m su longitud promedio de ramas se redujo en 30 % (Kearney *et al.*, 2007). De la misma forma, en una plantación de 19 años de *Pinus taeda* se observó una disminución de 10 % en la

Cuadro 1. Promedios por condición de competencia en variables de supervivencia, biomasa en peso seco y arquitectura de plantas de *Pinus pseudostrobus* de 13 meses de edad.

Variable	Condición de competencia					
	I		II		III	
Supervivencia (%)	97.24 ± 0.005	a	75.18 ± 4.68	b	72.88 ± 4.15	b
Biomasa total (g)	91.24 ± 2.81	a	44.15 ± 3.47	b	43.63 ± 2.39	b
Biomasa de raíz (g)	22.04 ± 3.66	a	15.28 ± 1.64	b	15.98 ± 1.51	b
Biomasa de hojas (g)	40.89 ± 4.25	a	16.06 ± 2.03	b	16.28 ± 2.59	b
Biomasa de tallo (g)	23.60 ± 2.85	a	11.53 ± 1.81	b	9.19 ± 0.90	b
Biomasa de ramas (g)	4.71 ± 0.49	a	1.07 ± 0.49	b	2.18 ± 0.77	b
Longitud de rama (cm)	15.77 ± 1.19	a	7.65 ± 0.52	c	9.17 ± 0.81	b
Altura de inserción de rama (cm)	12.68 ± 1.04	c	36.35 ± 1.91	a	25.31 ± 1.67	b

Valores promedio en una misma fila seguidos de letras diferentes representan diferencias significativas (Tukey, 0.05) entre condiciones de competencia. Promedio ± error estándar; I = baja densidad inter-familiar; II = alta densidad inter-familiar; III = alta densidad intra-familiar.

Cuadro 2. Distribución de la biomasa total y relativa por estructuras, bajo diferentes ambientes de competencia de plantas de *Pinus pseudostrobus* de 13 meses de edad.

Ambiente de competencia	Distribución de biomasa (%)								Biomasa total absoluta (g)
	Raíz		Tallo		Hojas		Ramas		
I	24.42 ± 1.86	c *	25.72 ± 2.03	a *	44.78 ± 5.67	a *	5.07 ± 0.62	a *	91.24
II	35.40 ± 2.47	ab *	26.19 ± 1.55	a *	36.12 ± 2.71	b *	2.29 ± 0.87	b	44.15
III	37.93 ± 3.18	a *	20.70 ± 1.21	b	36.34 ± 4.46	b *	5.03 ± 1.55	a *	43.63

Valores promedio en una misma columna seguidos de letras diferentes representan diferencias significativas (Tukey, 0.05) entre condiciones de competencia. I = baja densidad inter-familiar; II = alta densidad inter-familiar; III = alta densidad intra-familiar. * Diferencias significativas entre familias dentro de una condición de competencia.

longitud de ramas al reducirse el espaciamiento de 3.0 x 4.5 m a 2.0 x 2.0 m (Amateis *et al.*, 2004).

Respuesta de las familias al ambiente de competencia

En la condición I sin competencia, las familias 1, 2, 3, 5, 8 y 12 alcanzaron la mayor productividad por unidad de superficie, con valores mayores de 0.3 g cm⁻², superiores al promedio observado en ese ambiente (Figura 1). Aunque la productividad promedio por unidad de superficie de todas las familias aumentó al incrementar la densidad de población, éstas difirieron en su comportamiento dentro de las condiciones de competencia inter- e intra-familiar (ambientes II y III respectivamente).

En general, se observaron tres patrones de comportamiento distinto: en las familias 1, 3, 7, 10, 12 y 13 se observó mayor productividad relativa en el ambiente de alta densidad inter-familiar, mientras que en las familias 2, 4, 9 y 11 el efecto relativo fue mayor en el ambiente de alta densidad intra-familiar; en cambio, las familias 5, 6 y 8 mostraron una productividad relativa similar en los dos ambientes de alta competencia. Al sumar la productividad promedio de los dos ambientes de alta densidad (II y III), las familias 2, 3 y 12 fueron las más altas, mientras que las familias 4, 9 y 10 fueron particularmente sensibles a un ambiente de alta densidad inter e intra-familiar, comportamiento clásico al establecido para un arquetipo de "aislamiento" (Cannell, 1982).

El comportamiento de las familias 2 y 11, con mayor productividad promedio dentro del ambiente de competencia intra-familiar (III) en relación al ambiente de competencia inter-familiar (Figura 1), es un comportamiento característico de un arquetipo de "cultivo". En cambio, el comportamiento de las familias 1, 3, 7, 12 y 13, cuyo desempeño y productividad fue mejor al crecer en el ambiente de competencia inter-familiar (II) que en un ambiente intra-familiar (III) (Figura 1), es típico del arquetipo de "competencia", aunque en el ambiente sin competencia las familias 3 y 12 también fueron de las más productivas.

La respuesta diferencial de las familias al tipo de competencia se manifestó también en términos de la asignación relativa de biomasa a los órganos de la planta, con una amplia variación en el comportamiento de las familias para estas características al exponerse a la competencia inter- e intra-familiar (Figura 2). Por ejemplo, las familias 9 y 10, que fueron de las más sensibles al efecto de la reducción del espacio de crecimiento en términos de productividad, resultaron ser las que mostraron mayor asignación relativa de biomasa a la raíz, a expensas de reducir el crecimiento de la parte aérea (hojas, tallo o ramas).

Las familias 1 y 9 fueron particularmente sensibles al ambiente intra-familiar en términos de biomasa de tallo y hojas. La familia 8 asignó mayor cantidad de recursos a las ramas en los ambientes I y III, en comparación con el ambiente de alta densidad inter-familiar (II) en donde redujo significativamente los recursos a dicha estructura (Figura 2). Por el contrario, la familia 2 fue poco afectada

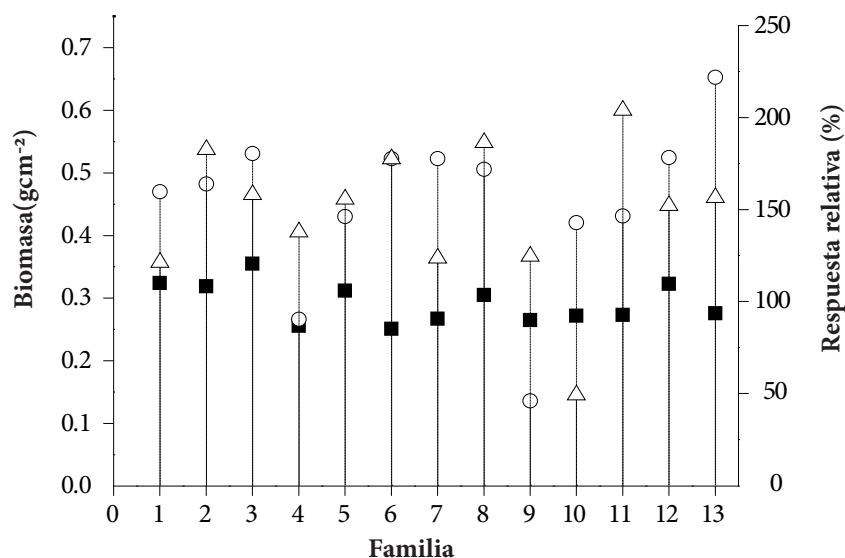


Figura 1. Productividad (biomasa, g cm⁻²) promedio por familia en el ambiente sin competencia (■), y respuesta relativa (%) en los ambientes de alta competencia inter- (○) e intra-familiar (Δ), en plantas de *Pinus pseudostrobus* de 13 meses de edad.

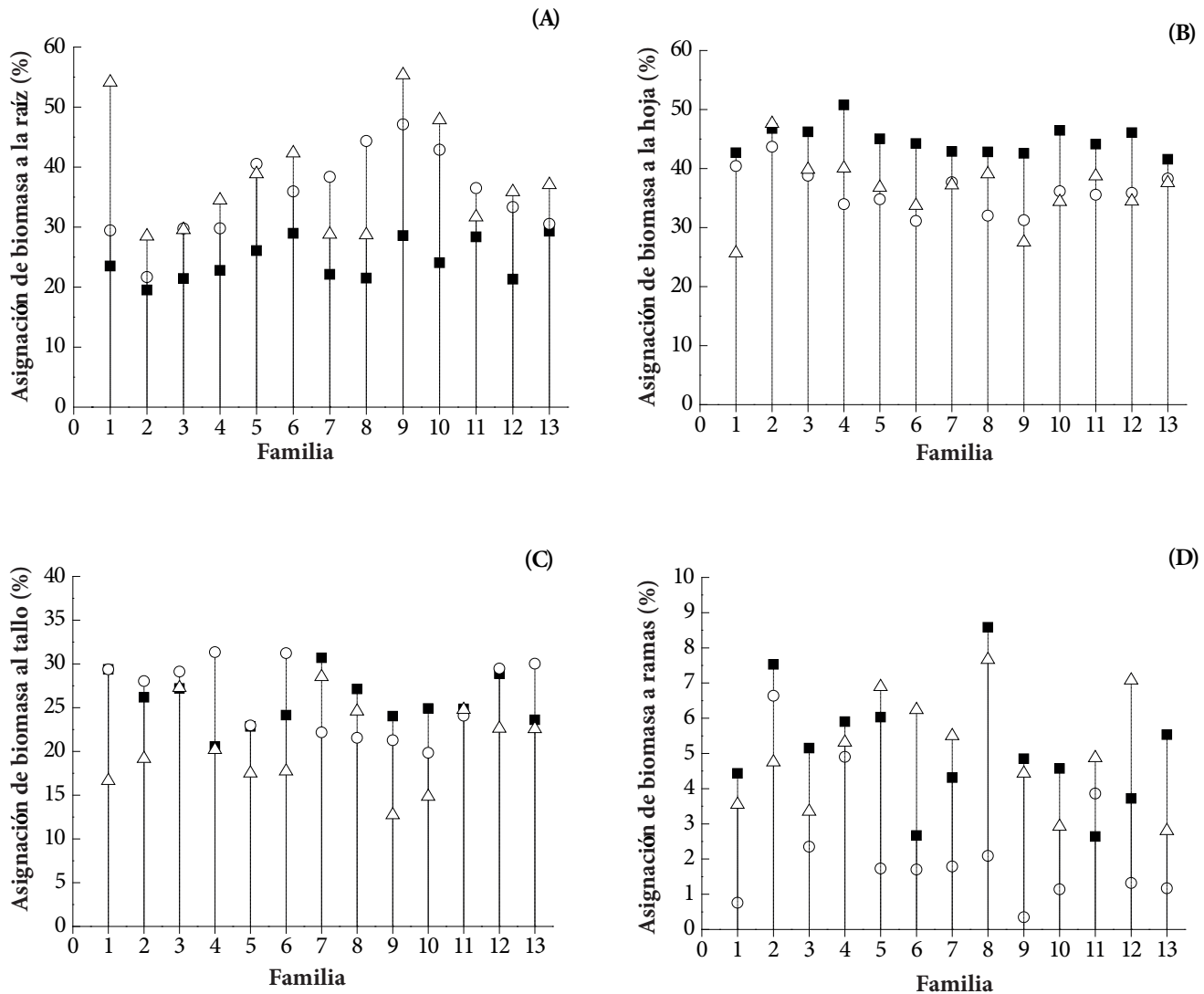


Figura 2. Asignación relativa (%) de biomasa por familia, a raíz (A), follaje (B), tallo (C) y ramas (D), en plantas de *Pinus pseudostrobus* de 13 meses de edad crecidas en ambientes sin competencia (■) y de alta competencia inter- (○) e intra-familia (△).

por el ambiente de competencia intra-familia pues asignó la menor cantidad de recursos a la raíz, mientras que en el ambiente sin competencia tuvo una elevada asignación al follaje, para destacar como una de las familias con menores cambios en la asignación de recursos al follaje al crecer en ambientes de competencia de alta densidad; es decir, presentó mayor estabilidad en la distribución de los recursos a dicha estructura bajo los diversos ambientes ensayados. La familia 13, por su parte, presentó la mayor asignación relativa de recursos al sistema radicular al crecer en un ambiente sin competencia, para mantener así cierta estabilidad en la asignación de recursos a la raíz cuando se desarrolla en ambientes de alta densidad de plantación (II y III) (Figura 2).

Estos resultados muestran que un mecanismo de adap-

tación de las familias a las condiciones de competencia, fue ajustar la distribución de biomasa entre órganos y así cambiar su arquitectura de crecimiento. Las familias con desempeño clásico de un arquetipo de “aislamiento” mostraron gran sensibilidad al aumentar la densidad de competencia, con una mayor asignación de fotoasimilados a hojas y tallo, lo que evidencia su potencial productivo en condiciones de libre crecimiento. Para las familias con desempeño similar a un arquetipo clásico de “competencia”, el ajuste más relevante fue la elevada asignación al tallo, cambio que le permite inhibir a vecinos contiguos y aumentar su competitividad. Para las familias con desarrollo similar a un arquetipo típico de “cultivo”, la distribución de fotoasimilados parece ser la más estable en las familias evaluadas, respuesta que favorece su productividad, pero sobre todo su adaptabilidad y supervivencia.

Aunque también se observó variación significativa en la respuesta de las familias a las condiciones de competencia inter- e intra-familiar en la longitud y en la altura de inserción de las ramas (Figura 3), dicha respuesta no siempre estuvo relacionada con la producción y asignación de biomasa en esos ambientes. Por ejemplo, en el ambiente sin competencia la familia 13 presentó las ramas de mayor longitud y con mayor altura de inserción, pero eso no se reflejó en una mayor productividad (Figura 1). Por otro lado, la familia 4, con una respuesta típica del arquetipo de "aislamiento", mostró una de las mayores reducciones en la longitud de las ramas por efecto del aumento de la densidad de plantación (inter- e intra-familiar). La familia 2, con una longitud e inserción de ramas cercanas al promedio de la población, redujo en demasía el tamaño de las ramas y aumentó la altura de inserción de éstas en el ambiente de competencia intra-familiar (III). La competencia inter-familiar (II) afectó severamente la talla de las ramas en la familia 5, y a la altura de inserción de éstas en las familias 1, 3, 6 y 7 (Figura 3).

Las diferencias de comportamiento de las familias de un ambiente a otro generaron cambios en la jerarquización con respecto al crecimiento longitudinal de ramas, lo que sugiere una elevada plasticidad en la formación de ramas laterales al modificarse el ambiente de competencia con los árboles vecinos. Estos cambios de jerarquía entre ambientes de competencia inter- e intra-familiares también se observaron en *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* Franco, en donde las familias de mejor desempeño en el ambiente de competencia inter-familiar no presentaron los mismos resultados al pasar a una competencia intra-familiar y vice-versa (St. Clair y Adams, 1991).

Lo anterior refleja diferentes estrategias de crecimiento de las familias dentro de los diversos ambientes de competencia, lo que sugiere diferentes respuestas a las condiciones y tipo de competencia en función del genotipo de los individuos cercanos, ya sea para ocupar el espacio disponible o para suprimir a los vecinos contiguos. Los resultados obtenidos indicaron que la condición de competencia por la reducción de espacio afecta la cantidad y distribución de biomasa en familias de *Pinus pseudostrobus*, pues en altas densidades de plantación las familias evaluadas asignaron mayor cantidad de recursos a sistemas radiculares y estructuras laterales, en respuesta al poco espacio disponible para crecimiento.

A nivel de familia fue posible identificar comportamientos clásicos de arquetipo, y además identificar familias con cierta estabilidad en su desarrollo dentro de los diversos ambientes ensayados, como las familias 5 y 6 que presentaron tasas de producción en biomasa cercanas a la condición testigo, sin mostrar una tendencia hacia alguna condición de alta densidad en particular (Figura 1). Si bien es necesario multiplicar y propagar las familias representativas de los arquetipos establecidos (Kärki, 1985), los resultados obtenidos pueden ser el inicio de la selección de individuos con estabilidad fenotípica, para ser utilizados en programas de plantaciones o reforestaciones, ya que pueden mantener una productividad aceptable en diferentes condiciones de plantación.

CONCLUSIONES

Se observó una plasticidad fenotípica entre las 13 familias de medios hermanos evaluadas de *Pinus pseudostrobus*, ya que algunas familias fueron capaces de modificar atributos

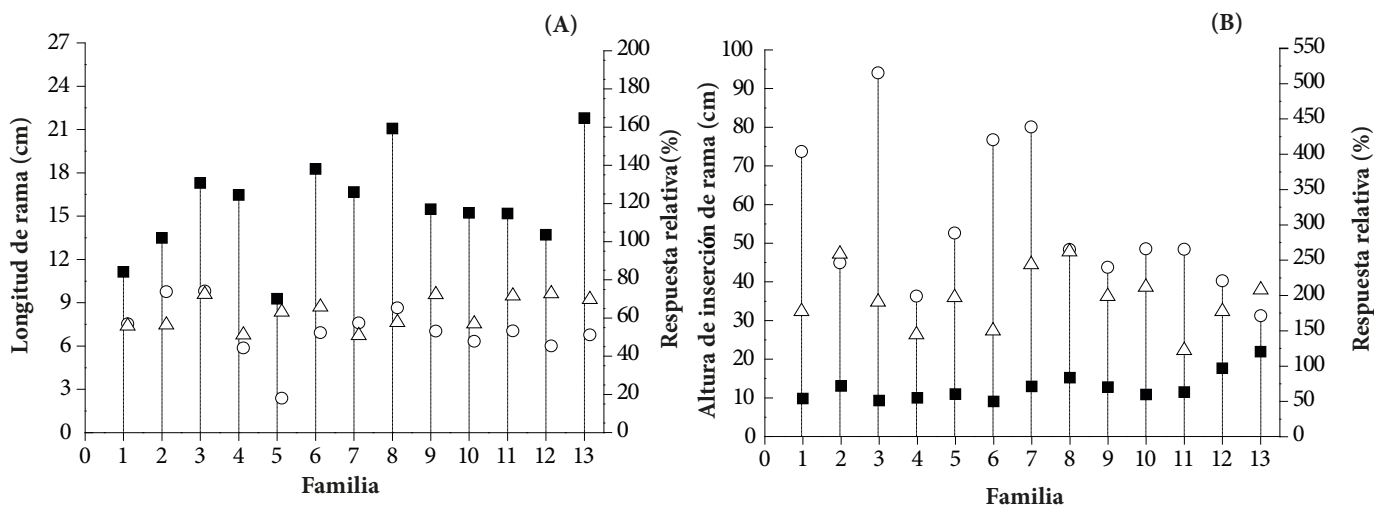


Figura 3. Promedios de longitud (A) y altura de inserción (B) de rama por familia en el ambiente sin competencia (■), y respuestas relativas (%) de plantas de *P. pseudostrobus* en los ambientes de alta competencia inter- (○) e intra-familiar (Δ).

en la producción y distribución de biomasa en respuesta a los niveles de competencia generados mediante densidades de plantación. Se identificaron diferentes estrategias de crecimiento en las familias evaluadas dentro de cada condición de competencia. Los resultados de este estudio indican la necesidad de tomar en cuenta la condición de competencia de los genotipos al seleccionar poblaciones con base en su productividad, para así aumentar el crecimiento de las plantas en programas de mejoramiento genético.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado con fondos del proyecto de Fondos Mixtos CONACyT-Gobierno del Estado de Michoacán clave 63532 y con beca doctoral y posdoctoral CONACyT para el primer autor. Agradecemos a Israel Gómez Hernández y María Melchor Coria, por la cosecha de las muestras biológicas.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams M W (1982) Plant architecture and yield breeding. Iowa St. J. Res. 56:225-254.
- Adams W T, J H Roberts, B J Zobel (1973) Intergenotypic interactions among families of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). Theor. Appl. Genet. 43:319-322.
- Alves L F, F A Santos (2002) Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. J. Trop. Ecol. 18:245-260.
- Amateis R L, P J Radtke, G D Hansen (2004) The effect of spacing rectangularity on stem quality in loblolly pine plantations. Can. J. For. Res. 34:498-501.
- Cambrón-Sandoval V, M España-Boquera, N Sánchez-Vargas, C Sáenz-Romero, J J Vargas-Hernández, Y Herreras-Diego (2011) Producción de clorofila en *Pinus pseudostrabus* en etapas juveniles bajo diferentes ambientes de desarrollo. Rev. Chapingo Ser. C. For. Amb. 17:253-260.
- Cambrón-Sandoval V, J J Vargas-Hernández, N Sánchez-Vargas, C Sáenz-Romero (2013) Genetic parameters for seedling growth in *Pinus pseudostrabus* families under different competitive environments. New For. 44:219-232.
- Cannell M G R (1982) "Crop" and "Isolation" ideotypes: Evidence for progeny differences in nursery-grown *Picea sitchensis*. Silvae Genet. 31:60-66.
- Cannell M G R (1984) Competition and selection for yield: a perspective from forestry. In: W Lange, A C Zeven, N G Hogenboom (eds). Efficiency of Plant Breeding. Pudoc, Wageningen, Netherlands. pp:28-34.
- Dickmann D I, M A Gold, J AFlore (1994) The ideotype concept and the genetic improvement of tree crops. Plant Breed. Rev. 12:163-193.
- Donald C M (1968) The breeding of crop ideotypes. Euphytica 17:385-403.
- Ferreira M, J Mascarenhas Sobrinho (1972) The introduction of Mexican pines into the region of Poços de Caldas. IPEF Int. Piracicaba 4:95-109.
- Foster G S, R J Rousseau, W L Nance (1998) Eastern cottonwood clonal mixing study: intergenotypic competition effects. For. Ecol. Manage. 112:9-22.
- García-Leite H, G Saraiva Nogueira, A Maurício Moreira (2006) Efeito do espaçamento e da idade sobre variáveis de povoamentos de *Pinus taeda* L. Rev. Árvore 30:603-612.
- Glock H, H R Gregorius (1984) Differentiation - a consequence of ideotype-environment interaction. BioSystems 17:23-34.
- Godin C (2000) Representing and encoding plant architecture: A review. Ann. For. Sci. 57:413-438.
- Greenwood M S (1995) Juvenility and maturation in conifers: Current concepts. Tree Physiol. 15:433-438.
- Hamblin J, A Rosielle (1978) Effect of intergenotypic competition on genetic parameter estimation. Crop Sci. 18:51-54.
- Kaitaniemi P, A Lintunen (2010) Neighbor identity and competition influence tree growth in Scots pine, Siberian larch, and silver birch. Ann. For. Sci. 67:1-7.
- Kärki L (1985) Genetically narrow-crowned trees combine high timber quality and high stem wood production at low cost. In: Crop Physiology of Forest Trees. P M A Tigerstedt, P Puttonen, V. Koski (eds). Dept. of Plant Breeding, Univ. Helsinki, Helsinki. pp:245-256.
- Kearney D, R James, K Montagu, R Smith, B Geoff (2007) The effect of initial planting density on branching characteristics of *Eucalyptus pilularis* and *E. grandis*. Aust. For. 70:262-268.
- Kenkel N C (1988) Pattern of self-thinning in Jack pine: Testing the random mortality hypothesis. Ecology 69:1017-1024.
- Kurth W (1994) Growth grammar interpreter GROGRA 2.4. Introduction and Reference Manual. Berichte Forschungszentr. Waldökosys, Göttingen, Ser B Vol. 38. 192 p.
- Kuuluvainen T, M Kanninen (1992) Patterns in aboveground carbon allocation and tree architecture that favor stem growth in young Scots pine from high latitudes. Tree Physiol. 10:69-80.
- Lutz J A, C B Halpern (2006) Tree mortality during early forest development: A long-term study of rates, causes and consequences. Ecol. Monogr. 76:257-275.
- McKeand S E, F E Bridgwater (1998) A strategy for the third breeding cycle of loblolly pine in the Southeastern U.S. Silvae Genet. 47:223-234.
- Mutke S, J Gordo, J Climent, L Gil (2003) Shoot growth and phenology modeling of grafted stone pine (*Pinus pinea* L.) in Inner Spain. Ann. For. Sci. 60:527-537.
- Mutke S, R Sievänen, E Nikinmaa, J Perttunen, L Gil (2005) Crown architecture of grafted stone pine (*Pinus pinea* L.): shoot growth and bud differentiation. Trees Struct. Funct. 19:15-25.
- Nelson C D, K H Johnsen (2008) Genomic and physiological approaches to advancing forest tree improvement. Tree Physiol. 28:1135-1143.
- Nemeth J C (1973) Dry matter production in young loblolly (*Pinus taeda* L.) and slash pine (*Pinus elliottii* Engelm.) plantations. Ecol. Monogr. 43:21-41.
- Nishimura T B, E Suzuki (2001) Allometric differentiation among tropical tree seedlings in heath and peat swamp forests. J. Trop. Ecol. 17:667-681.
- Perry J P (1991) The Pines of Mexico and Central America. Timber Press Portland, Oregon, USA. 231 p.
- Pires C (1987) Complexo de *Pinus pseudostrabus* em Campos do Jordão e Itararé. In: Simposio sobre Silvicultura y Mejoramiento Genético de Especies Forestales. CIEF 5:150-161.
- Russell M B, H E Burkhart, R L Amateis (2009) Biomass partitioning in a miniature-scale loblolly pine trial. Can. J. For. Res. 39:320-329.
- SAS Institute (1999) SAS / STAT Guide For Personal Computers, Version 9.1, SAS Institute. Raleigh, North Carolina, USA. 1028 p.
- St. Clair J B, W T Adams (1991) Relative family performance and variance structure of open-pollinated Douglas-fir seedlings grown in three competitive environments. Theor. Appl. Genet. 81:541-550.
- Thorpe H C, R Astrup, A Trowbridge, K D Coates (2010) Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. For. Ecol. Manage. 259:1586-1596.
- Timothy A M, H J Kurt, L W Timothy (2001) Ideotype development in southern pines: Rationale and strategies for overcoming

scale-related obstacles. For. Sci. 47:21-28.

- White T L, W T Adams, D B Neale (2007)** Tree improvement programs – Structure, concepts and importance. *In: Forest Genetics* CABI Publishing, CAB International, Wallingford, Oxfordshire, UK. 682 p.
- White T L, G R Hodge, G L Powell (1993)** An advanced-generation tree improvement plan for slash pine in the southeastern United States. *Silvae Genet.* 42:359–371.
- Williams T M, C A Gresham (2006)** Biomass accumulation in rapidly growing loblolly pine and sweetgum. *Biomass Bioenergy* 30:370-377.
- Wright I J, M Westoby (2001)** Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalizations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* 127:21-29.
- Wright J A, A Wessels (1992)** Laboratory scale pulping of *Pinus pseudostrobus*, *P. maximinoi* and *P. patula*. *IPEF Int. Piracicaba* 2:39-44.