

EFFECTO DE LA PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y DE LA FERTILIZACIÓN EN LA FENOLOGÍA DEL BROTE TERMINAL EN PLÁNTULAS DE *Pseudotsuga* sp.

EFFECT OF GEOGRAPHIC ORIGIN AND NUTRITION ON SHOOT PHENOLOGY OF MEXICAN DOUGLAS-FIR (*Pseudotsuga* sp.) SEEDLINGS

Ramiro Acevedo-Rodríguez, J. Jesús Vargas-Hernández, Javier López-Upton y Juan Velázquez Mendoza

Forestal. Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados. 56230. Montecillo, Estado de México.
(vargashj@colpos.mx) (uptonj@colpos.mx)

RESUMEN

Con el propósito de evaluar las implicaciones del uso de germoplasma fuera de su hábitat natural y en la producción de plantas en vivero, se evaluó la influencia de la procedencia geográfica, así como el efecto de la fertilización, sobre las características fenológicas del brote terminal en plántulas de *Pseudotsuga* sp. obtenidas de semillas procedentes de siete poblaciones de diferentes regiones del país. Los resultados mostraron una variación significativa ($p \leq 0.01$) entre poblaciones en las fechas de inicio y terminación y en la duración del período de crecimiento del brote terminal, con diferencias de siete semanas entre las poblaciones extremas. El rompimiento de la yema terminal se correlacionó negativamente con la altitud del sitio de origen ($r = -0.78$), sugiriendo una relación adaptativa con la temperatura umbral requerida para iniciar el crecimiento del brote. Aunque no se encontró un patrón geográfico bien definido, las poblaciones del norte de México tienen una estacionalidad de crecimiento del brote diferente a las del centro de México. Además, las poblaciones del centro de México presentaron menor heterogeneidad individual en los eventos fenológicos asociados al crecimiento del brote. Al utilizar una dosis elevada de fertilización se adelantó la fecha de inicio del crecimiento en 10 d y se retrasó la formación de la yema terminal en 9 d, aumentando el período de crecimiento del brote en casi tres semanas y reduciendo la heterogeneidad de los eventos fenológicos.

Palabras clave: *Pseudotsuga* sp., adaptación, crecimiento del brote, fenología vegetativa, formación de yema.

INTRODUCCIÓN

El género *Pseudotsuga* Carr. se distribuye en el oeste de Norteamérica desde los 55° N en Canadá (Little, 1979; Hermann y Lavender, 1990), hasta los 17° 10' en el Estado de Oaxaca, México, localidad que representa el límite sur del área de distribución conocida del género en el mundo (Debreczy y Rácz, 1995). En México, la superficie ocupada por este género es muy

ABSTRACT

To evaluate the implications on use of germplasm outside its natural habitat and on seedling production in the nursery, the influence of geographic origin and nutrition dose on shoot phenology traits was evaluated in *Pseudotsuga* sp. seedlings from seven populations obtained from different regions in México. Results showed significant variation ($p \leq 0.01$) among populations in dates of budburst and budset and in the duration of the growing season for the terminal shoot, with seven weeks of difference between extreme populations. Date of budburst was negatively correlated ($r = -0.78$) with the site elevation, suggesting an adaptative relationship with the threshold temperature to begin shoot growth. Although a simple geographic trend was not detected, northern populations had a different growing season with respect to populations from central México. In addition, seedlings from central México were less heterogeneous within populations in phenological traits, compared to northern seedlings. The high fertilization level accelerated budburst by ten days and retarded budset by nine days, increasing the growing season by almost three weeks and reducing the heterogeneity of the phenological events.

Key words: *Pseudotsuga* sp., adaptation, shoot growth, vegetative phenology, budset.

INTRODUCTION

The genus *Pseudotsuga* Carr. is distributed in the western part of North America, from 55° N in Canada (Little, 1979; Hermann and Lavender, 1990), to 17° 10' in the State of Oaxaca, México, locality which represents the southern limit of the known distribution area of the genus in the world (Debreczy and Rácz, 1995). In México, the area occupied by this genus is very small, with a discontinuous and fragmented distribution along the Occidental and Oriental Sierra Madre, up to the center of the country (Martínez, 1963; Rzedowski, 1986; Domínguez, 1994) and southern part of the country (Debreczy and Rácz, 1995). The populations are generally found in northern aspects and at elevations that range from 2000 to 3600 m (Rzedowski, 1986; Domínguez, 1994).

reducida, con una distribución discontinua y fragmentada a lo largo de las Sierras Madre Occidental y Oriental, hasta el centro del país (Martínez, 1963; Rzedowski, 1986; Domínguez, 1994) y sur del país (Debreczy y Rácz, 1995). Las poblaciones se encuentran generalmente en exposiciones norte y en elevaciones que van desde 2000 hasta 3600 m (Rzedowski, 1986; Domínguez, 1994).

Los procesos evolutivos, en interacción con la heterogeneidad ambiental, producen poblaciones adaptadas a sitios específicos (Rehfeldt, 1993). Un aspecto importante en la adaptación de las plantas leñosas es la sincronización del crecimiento del brote terminal con el ciclo estacional de condiciones ambientales (Kramer y Kozlowski, 1979; Murray *et al.*, 1994). La fenología de la yema terminal determina el patrón estacional de crecimiento del brote, por lo que influye sobre el incremento en altura y la supervivencia de las plantas en las primeras etapas de crecimiento (Lanner, 1976).

Estudios con *Pseudotsuga menziesii* de EE.UU. y Canadá han mostrado que la fenología de la yema terminal en individuos juveniles varía extensamente entre y dentro de poblaciones, y que el inicio y terminación del período de crecimiento, definidos por el rompimiento y formación de la yema terminal, están bajo un fuerte control genético (Rehfeldt, 1983a; Campbell, 1986; Loopstra y Adams, 1989; Li y Adams, 1993). La variabilidad genética en esas poblaciones se explica en parte por los gradientes ambientales (fotoperíodo, temperatura y humedad) en el hábitat natural de la especie en esas latitudes (Rehfeldt, 1983b; Sorensen, 1983; Campbell, 1986). Sin embargo, no existe información sobre el patrón de variación en estas características para las poblaciones naturales de *Pseudotsuga* en México.

La fenología del brote terminal también es afectada por la disponibilidad de nutrimentos (Murray *et al.*, 1994). La aplicación de diferentes dosis de nitrógeno en plántulas de vivero puede acelerar o retrasar el rompimiento y formación de la yema terminal y, por tanto, modificar la duración de la estación de crecimiento (Sorensen, 1978; Murray *et al.*, 1994; Fløistad y Kohmann, 2004). Un efecto de esta naturaleza puede tener repercusiones importantes en la adaptación de las plántulas a las condiciones ambientales del sitio de plantación.

Dado que la diferenciación adaptativa está relacionada con la heterogeneidad ambiental (Rehfeldt, 1993) y que las poblaciones de *Pseudotsuga* en México tienen una amplia distribución geográfica discontinua y fragmentada (Farjon, 1990), se supone que existe una diferenciación genética en sus características de importancia adaptativa. Sin embargo, también se espera que el patrón de variación en estas poblaciones difiera del encontrado en las de EE.UU. y Canadá debido a su marginalidad ambiental, aislamiento y tamaño reducido. El conocimiento

The evolutionary processes, in interaction with environmental heterogeneity, produce populations that are adapted to specific sites (Rehfeldt, 1993). An important factor in the adaptation of woody plants is the synchronization of the growth of the terminal shoot with the seasonal cycle of environmental conditions (Kramer and Kozlowski, 1979; Murray *et al.*, 1994). The phenology of the terminal bud determines the seasonal trend of shoot growth, thus, it influences the increase in height and survival of the plants in the first stages of growth (Lanner, 1976).

Studies with *Pseudotsuga menziesii* of the USA. and Canada have shown that the phenology of the terminal bud in young individuals varies extensively among and within populations, and that the onset and end of the growth period, defined by budburst and budset, are under a strong genetic control (Rehfeldt, 1983a; Campbell, 1986; Loopstra and Adams, 1989; Li and Adams, 1993). The genetic variability in these populations is partially explained by the environmental gradients (photoperiod, temperature and moisture) in the natural habitat of the species in those latitudes (Rehfeldt, 1983b; Sorensen, 1983; Campbell, 1986). However, there is no information on the pattern of variation in these traits for the natural populations of *Pseudotsuga* in México.

Terminal bud phenology is also affected by the availability of nutrients (Murray *et al.*, 1994). The application of different doses of nitrogen in nursery seedlings can accelerate or retard budburst and budset, and therefore modify the duration of the growing season (Sorensen, 1978; Murray *et al.*, 1994; Fløistad and Kohmann, 2004). An effect of this type can have important impacts on the adaptation of the seedlings to the environmental conditions of the plantation site.

Given that adaptive differentiation is related to environmental heterogeneity (Rehfeldt, 1993) and that the populations of *Pseudotsuga* in México have a wide geographic distribution that is discontinuous and fragmented (Farjon, 1990), it is assumed that there is a genetic differentiation in its traits of adaptive importance. However, it is also expected that the pattern of variation in these populations differs from that found in populations of the USA. and Canada due to their environmental marginality, isolation and reduced size. The knowledge of these tendencies is important for designing nursery cultivation techniques and the use of the populations in programs of commercial plantations outside of their natural habitat.

In the present study, an evaluation was made of the variation among populations of *Pseudotsuga* sp. native to México in terminal bud phenology, and how this is modified by the availability of nutrients. The specific objectives were as follows: (1) to determine the pattern of variation in the date of budburst and budset, and in the

de estas tendencias es importante para diseñar técnicas de cultivo en vivero y el uso de las poblaciones en programas de plantaciones comerciales fuera de su hábitat natural.

En el presente trabajo se evaluó la variación entre poblaciones de *Pseudotsuga* sp. nativas de México en la fenología del brote terminal, y cómo ésta es modificada por la disponibilidad de nutrientes. Los objetivos específicos fueron: (1) determinar el patrón de variación en la fecha de inicio y terminación del crecimiento del brote terminal y en la duración del período de crecimiento en plántulas de siete poblaciones de *Pseudotsuga* procedentes de diferentes regiones geográficas de México, creciendo en condiciones de ambiente común; (2) evaluar el efecto del abasto nutrimental sobre la fenología del brote terminal en dichas poblaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Fuente de semilla y condiciones de crecimiento

Esta investigación se efectuó de febrero a septiembre de 2003 en el vivero del Programa Forestal del Colegio de Postgraduados, en Montecillo, Estado de México. Se utilizaron plantas de nueve meses de edad, en condiciones de cielo abierto (temperatura media anual 16.0 °C; máximas y mínimas promedio 28.1 y 3.8 °C), de siete poblaciones naturales de *Pseudotsuga* sp. (Cuadro 1, Figura 1) obtenidas a partir de semilla recolectada en 2000 y 2001.

En mayo de 2002 se pusieron a germinar las semillas en cajas Petri a una temperatura promedio de 28 °C. Las semillas recibieron un tratamiento pregerminativo, permaneciendo en remojo con peróxido de hidrógeno al 1% durante 12 h (Bonner *et al.*, 1994). A los 8 d de germinadas, las plántulas se trasplantaron a contenedores de plástico de 250 cm³, en un sustrato formado por una mezcla de peat-moss, vermiculita y agrolita en proporciones 2:1:1, al cual se agregó fertilizante de liberación lenta (multicote 17-17-17; ocho meses de liberación)

duration of the growth period in seedlings of seven populations of *Pseudotsuga* from different geographical regions of México, growing under common environmental conditions; (2) to evaluate the effect of the nutrimental supply on the terminal bud phenology in these populations.

MATERIALS AND METHODS

Seed source and growth conditions

The present research was carried out from February to September of 2003 in the nursery of the Programa Forestal of the Colegio de Postgraduados, in Montecillo, State of México. Plants of nine months were used, under open sky conditions (mean annual temperature 16.0 °C; average maximum and minimum 28.1 and 3.8 °C), from seven natural populations of *Pseudotsuga* sp. (Table 1, Figure 1) obtained from seeds collected in 2000 and 2001.

In May of 2002, the seeds were placed in Petri dishes to germinate at an average temperature of 28 °C. The seeds were imbibed in a 1% hydrogen peroxide solution during 12 h as a pre-germinative treatment (Bonner *et al.*, 1994). At 8 d after germination, the seedlings were transplanted to plastic containers of 250 cm³, in a substrate formed by a mixture of peat-moss, vermiculite and agrolite in proportions of 2:1:1, to which slow release fertilizer was added (multicote 17-17-17; eight months of release) in doses of 0.5 kg m⁻³. In September of 2002, a nutritive solution (N: P: K: Ca: Mg) was applied in doses 21: 2.73: 13.65: 1.47: 1.78 mg L⁻¹, in two irrigations every 15 d at 50% each one.

Fertilization treatments and variables evaluated

The plants of each population were maintained with two levels of fertilization from February 17 until September 30 of 2003. The doses of macronutrients were determined based on the foliar concentration registered in *Pseudotsuga menziesii* plants (Van den Driessche, 1984;

Cuadro 1. Datos de localización de las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* sp. incluidas en el ensayo y del sitio del estudio.
Table 1. Data of location of Mexican populations of *Pseudotsuga* sp. included in the test and of the study site.

Población/Sitio	Estado	Latitud (N) [†]	Longitud (O) [‡]	Altitud(m) [†]	Temperatura media (°C) [¶]
Población:					
1. El Mohinora	Chihuahua	25° 57' 42"	107° 02' 21"	3 185	11.0
2. Puerto El Palomo	Nuevo León	24° 56' 40"	100° 16' 12"	2 647	14.0
3. El Carbonero	Veracruz	20° 24' 16"	98° 28' 09"	2 511	13.0
4. San José Capulines	Hidalgo	20° 11' 02"	98° 47' 42"	2 855	12.5
5. Terrenates	Tlaxcala	19° 31' 57"	97° 54' 58"	2 785	13.0
6. La Caldera	Puebla	19° 30' 25"	97° 52' 10"	2 900	12.5
7. Apizaquito	Puebla	19° 12' 11"	97° 18' 41"	3 100	10.0
Sitio del estudio:					
Montecillo	México	19° 27' 38"	98° 54' 24"	2 250	16.0

[†] Las coordenadas geográficas y altitud se obtuvieron de los sitios de recolección con un sistema de posicionamiento global (GPS) Garmin® 12XL y un altímetro Thommen®.

[¶] Las temperaturas medias de las poblaciones se obtuvieron de cartas de temperatura media anual, escala 1:1 000 000 (INEGI, 1988); la temperatura media del sitio de estudio se obtuvo a partir de los datos (1984-2004) de la estación meteorológica ubicada en Montecillo.

en dosis de 0.5 kg m^{-3} . En septiembre de 2002 se aplicó una solución nutritiva (N: P: K: Ca: Mg) en dosis 21: 2.73: 13.65: 1.47: 1.78 mg L^{-1} , en dos riegos cada 15 d a 50% cada uno.

Tratamientos de fertilización y variables evaluadas

Las plantas de cada población se mantuvieron con dos niveles de fertilización del 17 de febrero al 30 de septiembre de 2003. Las dosis de macronutrientes se determinaron con base en la concentración foliar registrada en plantas de *Pseudotsuga menziesii* (Van den Driessche, 1984; Youngberg, 1984) y el contenido de materia seca (MS) promedio calculado para las plantas al inicio del experimento. El criterio utilizado fue determinar la cantidad del nutriente extraído durante el período de crecimiento con la fórmula *Extracción del nutriente* = $(\text{MS g}) (\% \text{ contenido del elemento})$. Se consideró un 50% de incremento promedio de MS durante el período de crecimiento evaluado, con lo cual se calculó la cantidad del elemento por aplicar. Con base en este proceso, la dosis basal (F1) incorporó 8.6 mg N L^{-1} , 1.12 mg P L^{-1} , 4.0 mg K L^{-1} , $1.78 \text{ mg Ca L}^{-1}$ y $0.58 \text{ mg Mg L}^{-1}$. La dosis alta (F2) se determinó triplicando la cantidad de cada macronutriente incluido en F1 (dosis baja). La dosis de micronutrientes se tomó de la fórmula base de solución nutritiva de Long Ashton (Hewitt y Smith, 1975), aplicándola en ambos tratamientos. La solución nutritiva se ajustó de acuerdo con la metodología de Sánchez y Escalante (1988); se preparó a partir de las soluciones madre diluidas con agua y el pH de la solución se ajustó a 5.5 (Landis *et al.*, 1989) con un potenciómetro digital portátil (Conductronic, modelo PC 18).

La solución nutritiva se aplicó manualmente, agregando 25 mL por planta en cada riego de acuerdo con las dosis previstas. La cantidad de solución aplicada por riego se calculó utilizando el método gravimétrico. Al inicio del ensayo se aplicaron tres riegos con solución nutritiva por semana (uno cada 2 d) y uno con agua pura a saturación para el lavado del sustrato. Dado que el crecimiento de las plantas generalmente sigue una curva sigmoideal, con una fase exponencial (Ingestad, 1982), las soluciones nutritivas se diluyeron a porcentajes preestablecidos con respecto a las soluciones completas. La concentración se aumentó gradualmente de acuerdo al incremento en altura hasta alcanzar la concentración de la fórmula completa (100%). En mayo la concentración se disminuyó a 50%, en junio a 20% (una aplicación semanal), y luego a 10% (un riego cada 15 d); cuando se observó la formación de la yema invernal la dosis se redujo a 5%.

Durante la estación de crecimiento de 2003 se registró la fecha de rompimiento y formación de la yema terminal en número de días a partir del primero de enero. Para cada planta se obtuvo: (a) la fecha de rompimiento de la yema terminal (el día en que fueron visibles las primeras acículas saliendo de la yema); (b) la fecha de formación de yema terminal invernal (el día en que fueron visibles las escamas de color café de la yema inmadura). Con estos datos se calculó la duración de la estación de crecimiento (la diferencia en número de días entre la formación y el rompimiento de la yema terminal), y el grado de heterogeneidad fenológica en cada parcela (la diferencia entre la planta más temprana y más tardía para cada evento fenológico).

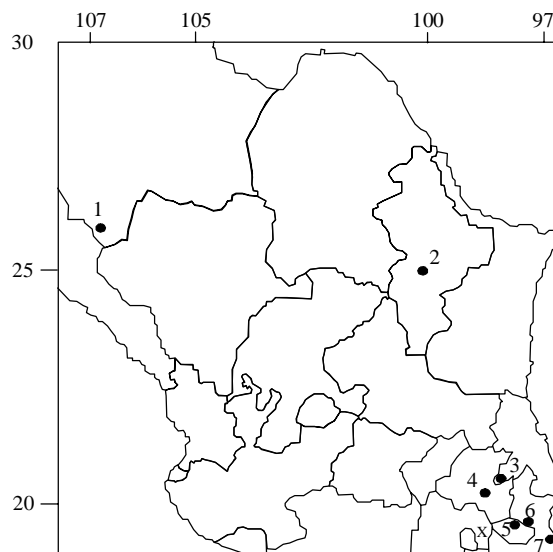


Figura 1. Localización geográfica de las poblaciones de *Pseudotsuga* sp. (●) y del sitio de estudio (×); la identificación de las poblaciones se presenta en el Cuadro 1.
Figure 1. Geographic location of the populations of *Pseudotsuga* sp. (●) and of the study site (×); the identification of the populations is presented in Table 1.

Youngberg, 1984) and the average content of dry matter (DM) calculated for the plants at the beginning of the experiment. The criteria used was to determine the amount of the nutrient extracted during the growth period with the formula *Extraction of nutrients* = $(\text{DM g}) (\% \text{ content of the element})$. A 50% average increase of DM was considered during the growth period evaluated, with which the amount of element to be applied was calculated. Based on this process, the basal dose (F1) incorporated 8.6 mg N L^{-1} , 1.12 mg P L^{-1} , 4.0 mg K L^{-1} , $1.78 \text{ mg Ca L}^{-1}$ and $0.58 \text{ mg Mg L}^{-1}$. The high dose (F2) was determined by tripling the amount of each nutrient included in F1 (low dose). The doses of micronutrients were taken from the base formula of nutritive solution of Long Ashton (Hewitt and Smith, 1975), applying it in both treatments. The nutritive solution was adjusted according to the methodology of Sánchez and Escalante (1988); it was prepared from the mother solutions diluted with water, and the pH of the solution was adjusted to 5.5 (Landis *et al.*, 1989) with a portable digital potentiometer (Conductronic, model PC 18).

The nutritive solution was applied manually, adding 25 mL per plant at each irrigation according to the foreseen doses. The amount of solution applied per irrigation was calculated utilizing the gravimetric method. At the start of the test, three irrigations were applied per week with nutritive solution (one every 2 d), and one with pure water at saturation point for washing the substrate. Given that the growth of the plants generally follows a sigmoidal curve, with an exponential phase (Ingestad, 1982), the nutritive solutions were diluted to pre-established percentages with respect to the complete solutions. The concentration was gradually increased according to the increase in height until reaching the concentration of the complete formula (100%). In May, the concentration was diminished to 50%, in June to

Diseño experimental y análisis estadístico

Se utilizó un factorial 2×7 en un diseño experimental de bloques completa al azar con cuatro repeticiones en un arreglo de parcelas divididas. Los tratamientos de fertilización se asignaron a las parcelas grandes y las poblaciones de *Pseudotsuga* en las parcelas chicas. Debido a diferencias en la disponibilidad de plantas de cada población, el tamaño de la parcela chica varió de 9 a 25 plantas ($\bar{x}=17$). Con el objeto de eliminar el efecto de orilla se dejó una hilera de plantas donde fue necesario.

Los datos de las variables fenológicas se sometieron a un análisis de varianza utilizando valores promedio por parcela. El valor medio por parcela de las variables fenológicas de plantas individuales se determinó de acuerdo con Rehfeldt (1983b); es decir, la fecha de rompimiento de la yema se consideró como el día en que el 50% de las plántulas en la parcela ya habían reactivado su yema terminal; de la misma manera, la fecha de formación de la yema final se consideró como el día en que el 50% de las plántulas en la parcela ya habían formado su yema terminal. Los datos se analizaron con el procedimiento GLM (Statistical Analysis System®), considerando los tratamientos y poblaciones como factores de efectos fijos. En aquellas variables donde no se encontró una interacción significativa entre poblaciones y tratamientos, se obtuvieron las medias por población promediando ambos tratamientos. Además, los valores promedio por población de las variables fecha de rompimiento y de formación de la yema terminal, y duración de la estación de crecimiento se correlacionaron con los datos de origen de las poblaciones (latitud, longitud y altitud) para determinar si existe un patrón geográfico en estas características.

RESULTADOS

Efecto del origen geográfico en las características fenológicas

Todas las variables evaluadas mostraron una variación altamente significativa ($p \leq 0.01$) entre poblaciones; pero no se encontró un efecto significativo en la interacción de los tratamientos de fertilización con las poblaciones, indicando que la respuesta de las poblaciones a la fertilización fue similar. Por tanto, en el Cuadro 2 se presentan los valores por población en promedio de los dos niveles de fertilización aplicados. La población de El Mohinora, que representa el extremo latitudinal norte de las poblaciones incluidas, inició el crecimiento del brote terminal 13 d antes que el promedio de las poblaciones del centro de México. Las poblaciones más tardías fueron las de El Carbonero, Puerto El Palomo y San José Capulines, que iniciaron su crecimiento casi tres semanas después que El Mohinora (Cuadro 2; Figura 2). Las poblaciones de mayor altitud iniciaron aproximadamente 10 d más temprano el rompimiento de la yema terminal que las poblaciones de menor elevación.

20% (one weekly application), and then to 10% (one irrigation every 15 d); when budset was observed, the dose was reduced to 5%.

During the 2003 growing season, the date of budburst and budset was registered in number of days from January 1. The following data was obtained for each plant: (a) the date of winter budburst (the day the first needles were seen coming from the bud); (b) the date of budset (the day when the brown scales of the immature bud were visible). With this data, the duration of the growing season was calculated (the difference in number of days between budburst and budset) and the degree of phenological homogeneity in each lot (the difference between the earliest and latest plant for each event).

Experimental design and statistical analysis

A 2×7 factorial was used in an experimental design of randomized complete blocks with four repetitions in a split-plots design. The fertilization treatments were assigned to the large plots and the populations of *Pseudotsuga* to the small plots. Due to the differences in the availability of plants of each population, the size of the small plot varied from 9 to 25 plants ($\bar{x}=17$). With the purpose of eliminating the edge effect, a row of plants was left where it was necessary.

The data of the phenological variables were subjected to a variance analysis utilizing average plot values. The mean value per plot of the phenological variables of individual plants was determined according to Rehfeldt (1983b); that is, the date of budburst was considered to be the day in which 50% of the seedlings in the plot had already reactivated their terminal bud; similarly, the date of budset was considered to be the day in which 50% of the seedlings in the plot had already formed their terminal bud. The data were analyzed with the GLM (Statistical Analysis System®) procedure, considering the treatments and populations as factors of fixed effects. In those variables where no significant interaction was found between populations and treatments, the means were obtained per population by averaging both treatments. In addition, the average values per population of the variables budburst and budset and duration of the growing season were correlated with the data of origin of the populations (latitude, longitude and altitude) to determine whether there is a geographic trend in these traits.

RESULTS

Effect of geographic origin on phenological traits

All of the variables evaluated showed a highly significant variation ($p \leq 0.01$) among populations; but a significant effect was not found in the interaction of the fertilization treatments with the populations, indicating that the response of the populations to fertilization was similar. Therefore, the values per population averaging the two fertilization levels applied are shown in Table 2. The El Mohinora population, which represents the north latitudinal extreme of the populations included, began the growth of the terminal bud 13 d before the average of the populations of central México. The latest populations

Cuadro 2. Valores medios (número de días a partir del 1 de enero) de los eventos fenológicos del brote terminal en plantas de *Pseudotsuga* sp. de diferentes poblaciones nativas de México.**Table 2. Mean values (number of days from January 1) of the phenological events of the terminal shoot in *Pseudotsuga* sp. plants from different native populations of México.**

Población	Rompimiento de yema		Formación de yema		Duración	
	Media	Intervalo [†]	Media	Intervalo [†]	Media	Intervalo [‡]
El Mohinora	83.5	74.0	232.1	122.0	148.6	127.5
Pto. El Palomo	101.6	95.5	219.1	105.7	117.5	122.7
El Carbonero	102.9	97.2	249.4	77.5	146.6	108.2
San José Capulines	101.6	80.3	268.0	76.9	166.4	84.2
Terrenates	95.6	53.3	242.6	68.2	147.1	69.2
La Caldera	90.9	50.3	229.7	62.7	138.8	70.9
Apizaquito	91.9	57.9	251.8	52.9	159.9	76.5
DMS [¶]	10.4	26.6	16.6	35.0	19.6	34.9

[†] Diferencia en número de días entre las plantas extremas dentro de cada parcela.

[¶] Diferencia mínima significativa ($p \leq 0.05$).

De manera similar, las plantas del norte de México formaron la yema terminal 25 d antes que en las poblaciones del centro del país. Con excepción de Puerto El Palomo y San José Capulines, las poblaciones de mayor altitud formaron su yema terminal 8 d antes que las de menor altitud. Sin embargo, las diferencias entre las poblaciones extremas en esta característica (Puerto El Palomo en el norte y San José Capulines en el sur) fueron de casi 50 d (Figura 2). Debido a las diferencias en el inicio y terminación del crecimiento, las poblaciones del centro del país presentaron una estación de crecimiento 20 d mayor que las poblaciones del norte. La población de Puerto El Palomo, una de las más tardías en iniciar el crecimiento y la más temprana en formar la nueva yema terminal, tuvo la menor duración promedio de la estación de crecimiento con sólo 117.5 d (poco menos de cuatro meses), casi 50 d menos que la población de San José Capulines (Cuadro 2; Figura 2).

Con excepción de la heterogeneidad en el rompimiento de la yema en El Carbonero y San José Capulines, las poblaciones del centro del país fueron más homogéneas en todos los eventos fenológicos que las poblaciones del norte. En la mayoría de los casos, el intervalo entre las plantas extremas de las poblaciones del centro fue 30 a 50 d menor que en El Mohinora y Puerto El Palomo (Cuadro 2; Figura 2).

Correlación entre características fenológicas y coordenadas geográficas

En la mayoría de los casos no se encontró una asociación significativa ($p > 0.05$) entre las características fenológicas y los datos de origen de las poblaciones. La única excepción fue la fecha de rompimiento de la yema terminal, que mostró una correlación negativa relativamente fuerte ($r = -0.78$) con la altitud del sitio de origen; es decir,

were those of El Carbonero, Puerto El Palomo and San José Capulines, which initiated growth almost three weeks after El Mohinora (Table 2; Figure 2). The populations from higher altitude initiated budburst approximately 10 d earlier than the populations of lower elevation.

Similarly, the plants of northern México presented budset 25 d before those of the populations of central México. With the exception of Puerto El Palomo and San José Capulines, the populations from higher altitude presented budset 8 d before those of lower altitude. However, the differences among the extreme populations in this trait (Puerto El Palomo in the north and San José Capulines in the south) were of almost 50 d (Figure 2).

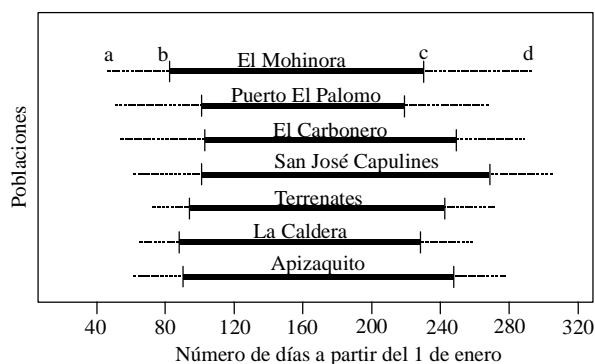


Figura 2. Eventos fenológicos del brote terminal en diferentes poblaciones de *Pseudotsuga* sp., ordenadas de Norte a Sur. a=primera planta en iniciar el crecimiento; b=rompimiento de la yema en 50% de las plantas; c=formación de la yema terminal en 50% de las plantas; d=última planta en formar la yema terminal.

Figure 2. Phenological events of the terminal shoot in different populations of *Pseudotsuga* sp., ordered from North to South. a=first plant to start growth; b=budburst in 50% of the plants; c=budset in 50% of the plants; d) last plant to experience budset.

las poblaciones de mayor elevación tendieron a iniciar más pronto el crecimiento del brote terminal (Cuadro 3).

Aunque el reducido número de poblaciones incluidas en el estudio dificultó la detección de un patrón geográfico en las características de interés, el signo negativo de la correlación en la mayoría de los casos muestra una tendencia hacia una formación más temprana de la yema y una menor duración del período de crecimiento en las poblaciones hacia el norte (Cuadro 3).

Efecto de la fertilización sobre la fenología de la yema terminal

La dosis de fertilización afectó de manera significativa ($p \leq 0.05$) las características fenológicas asociadas al patrón estacional de desarrollo del brote terminal (Cuadro 4). La dosis elevada de nutrientes (F2) ocasionó un adelanto de 10 d en la fecha de rompimiento de la yema terminal y un retraso de 9 d en la formación de la yema; es decir, las plantas que recibieron mayor cantidad de nutrientes iniciaron antes y terminaron después el crecimiento del brote terminal con respecto a las plantas que recibieron la dosis baja (F1). Como resultado de lo anterior, las plantas con mayor abasto nutricional presentaron en promedio un período de crecimiento 19 d más largo que las plantas con menos nutrientes (Cuadro 4). Además, la dosis elevada de fertilización redujo la heterogeneidad de los eventos fenológicos en casi tres semanas con respecto a la heterogeneidad observada en la dosis baja (F1).

Due to the differences in the onset and termination of growth, the populations of the central part of the country presented a growing season 20 d longer than the northern ones. The population of Puerto El Palomo, one of the latest to begin growth and the earliest in forming the new terminal bud, had the shortest average duration of the growing season with only 117.5 d (slightly under four months), nearly 50 d shorter than the population of San José Capulines (Table 2; Figure 2).

With the exception of the heterogeneity in budburst in El Carbonero and San José Capulines, the populations of the central region of the country were more homogeneous in all of the phenological events than the northern populations. In most of the cases, the interval between the extreme plants of the populations of the central region was 30 to 50 d shorter than in El Mohinora and Puerto El Palomo (Table 2; Figure 2).

Correlation between phenological traits and geographic coordinates

In most of the cases, a significant association was not found between the phenological traits and the data of origin of the populations ($p > 0.05$). The only exception was the date of budburst, which showed a relatively strong negative correlation ($r = -0.78$) with the altitude of the site of origin; that is, populations from higher elevation tended to initiate the growth of the terminal shoot sooner (Table 3).

Although the reduced number of populations included in the study made it difficult to detect a geographic pattern

Cuadro 3. Coeficientes de correlación de las variables de fenología del brote terminal con los datos del sitio de origen de las poblaciones de *Pseudotsuga* sp. estudiadas (n=7).

Table 3. Correlation coefficients of the phenological traits of the terminal shoot with the data of the site of origin of the populations of *Pseudotsuga* sp. under study (n=7).

Característica fenológica	Latitud N	Longitud O	Altitud (m)
Rompimiento de la yema	-0.26 ($p \leq 0.57$)	-0.57 ($p \leq 0.18$)	-0.78 ($p \leq 0.04$)
Formación de la yema	-0.60 ($p \leq 0.16$)	-0.36 ($p \leq 0.42$)	0.07 ($p \leq 0.87$)
Duración de la estación de crecimiento	-0.50 ($p \leq 0.25$)	-0.12 ($p \leq 0.80$)	0.43 ($p \leq 0.33$)

Cuadro 4. Valores medios (número de días a partir del 1 de enero) de la fenología del brote terminal de plantas de *Pseudotsuga* sp. en dos condiciones de fertilidad del sustrato.

Table 4. Mean values (number of days from January 1) of the phenology of the terminal shoot of *Pseudotsuga* sp. plants under two conditions of substrate fertility.

Tratamiento	Rompimiento de yema		Formación de yema		Duración	
	Media	Intervalo [†]	Media	Intervalo [†]	Media	Intervalo [†]
F1	100.7 a [‡]	85.0 a	237.4 a	91.9 a	136.7 a	105.7 a
F2	90.2 b	60.4 b	246.3 b	69.8 b	156.1 b	82.7 b

[†] Diferencia en número de días entre las plantas extremas dentro de cada parcela; [‡] medias con letra diferente en una columna son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

F1 = dosis baja; F2 = dosis alta.

DISCUSIÓN

Fenología de las poblaciones mexicanas vs. otras variedades de *Pseudotsuga menziesii*

Las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga sp.* difieren notoriamente en la fenología del brote terminal con respecto a sus congéneres de EE.UU. y Canadá. Por ejemplo, en la variedad típica (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) se ha encontrado que el crecimiento del brote terminal inicia a finales de abril y termina a principios de agosto, con una duración generalmente menor a cuatro meses (Sorensen, 1983; Kaya *et al.*, 1989; Li y Adams, 1993). Aunque Campbell (1986) encontró que algunas poblaciones de esta variedad del suroeste de Oregon, de ambientes relativamente secos durante el verano, inician su crecimiento a mediados de marzo, también suspenden su crecimiento más temprano, a principios de junio, con una duración de sólo dos meses y medio. La variedad del interior (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*) generalmente es más tardía en su fenología vegetativa y con un período de crecimiento más corto que la variedad típica, ya que inicia el crecimiento del brote a principios de mayo y lo termina a principios de agosto, con sólo tres meses de crecimiento (Rehfeldt, 1983a, 1983b). Sin embargo, al igual que en la otra variedad, algunas poblaciones adelantan su período de crecimiento, iniciando a mediados de abril y terminando a finales de junio, con sólo 70 d de actividad (Kaya *et al.*, 1989).

Las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga sp.* incluidas en el estudio iniciaron su crecimiento antes y lo terminaron después que en la generalidad de estas dos variedades de *Pseudotsuga menziesii*. La duración del período de crecimiento es entre uno y dos meses mayor que en ellas. Las evidencias en *Pseudotsuga menziesii* sobre el efecto del fotoperíodo y las temperaturas en la fenología de la yema terminal (Campbell y Sugano, 1979) hacen suponer que la diferencia estacional en el patrón de crecimiento del brote terminal en las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga sp.* con respecto a las poblaciones de EE.UU. y Canadá se deben fundamentalmente a la diferencia latitudinal entre ellas. El fotoperíodo y la temperatura mínima en un sitio particular están fuertemente relacionadas con su posición latitudinal, y conforme aumenta el primero y las temperaturas se vuelven menos restrictivas se adelanta el rompimiento de la yema y se alarga la estación de crecimiento (Barnes *et al.*, 1998). Las diferencias fenológicas en las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga sp.* indican un comportamiento ecotípico distintivo, por lo que debieran reconocerse como una categoría taxonómica diferente a las variedades reconocidas de *Pseudotsuga menziesii*. Los datos de variación morfológica obtenidos por Reyes *et al.* (2005) para estas poblaciones sugieren una situación similar, ya

in the traits of interest, the negative sign of the correlation in the majority of the cases shows a tendency towards an earlier formation of the bud and a shorter duration of the growth period in the populations to the north (Table 3).

Effect of fertilization on terminal bud phenology

The fertilization dose had a significant effect ($p \leq 0.05$) on the phenological traits associated with seasonal pattern of development of the terminal shoot (Table 4). The high dose of nutrients (F2) caused an advance of 10 d in the date of budburst and a delay of 9 d in budset; that is, the plants which received a greater amount of nutrients initiated the growth of the terminal shoot earlier and ended later, with respect to the plants which received the low dose (F1). As a result of the above, the plants with greater nutrimental supply presented on the average a growth period that was 19 d longer than that of the plants with fewer nutrients (Table 4). Furthermore, the high fertilization dose reduced the heterogeneity of the phenological events by nearly three weeks with respect to the heterogeneity observed in the low dose (F1).

DISCUSSION

Phenology of the Mexican populations vs. other varieties of *Pseudotsuga menziesii*

The Mexican populations of *Pseudotsuga sp.* differ greatly in the phenology of the terminal shoot with respect to their counterparts in the USA and Canada. For example, in the typical variety (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*), it has been found that the growth of the terminal shoot begins at the end of April and ends at the beginning of August, with a duration which is generally under four months (Sorensen, 1983; Kaya *et al.*, 1989; Li and Adams, 1993). Although Campbell (1986) found that some populations of this variety of southwest Oregon, from environments that are relatively dry in summer, begin growth towards the middle of March, they also suspend their growth earlier, at the beginning of June, with a growing period of only two and a half months. The inland variety (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*) is generally later in its vegetative phenology and with a shorter growth period than the typical variety, given that the shoot growth begins in early May and ends at the beginning of August, with only three months of growth (Rehfeldt, 1983a, 1983b). However, just as with the other variety, some populations enter their growth period early, starting in mid April and finishing at the end of June, with only 70 d of activity (Kaya *et al.*, 1989).

The Mexican populations of *Pseudotsuga sp.* included in the study initiated growth before and terminated later than in the generality of these two varieties of

que por su morfología se distinguen de las otras dos variedades de *Pseudotsuga menziesii*.

Efecto del origen geográfico en la fenología del brote terminal

La amplia variación encontrada entre las poblaciones mexicanas en las características fenológicas también se puede atribuir a las diferencias en condiciones ambientales de los sitios de origen, ya que las poblaciones extremas difieren en casi 7 grados de latitud y 600 m de elevación (Cuadro 1). A pesar de que el número de poblaciones incluidas en el estudio no fue suficiente para detectar correlaciones significativas en la fecha de inicio y terminación del crecimiento del brote con respecto a la latitud, sí es que las hubiera, las poblaciones del norte de México tuvieron un período de crecimiento más corto que las del centro del país (Cuadro 2), lo cual coincide con la tendencia encontrada en otras regiones geográficas (McCreary *et al.*, 1978). El gradiente ambiental fue más notorio en el inicio del crecimiento del brote, asociado en forma negativa ($r=-0.78$) con la elevación del sitio. La elevación tiene un efecto directo sobre las temperaturas mínimas durante el invierno (Barnes *et al.*, 1998), lo que hace suponer que en estas poblaciones las temperaturas mínimas en la primavera son un factor ambiental importante para la brotación de la yema. En las condiciones del sitio de evaluación, las plantas que procedían de sitios de mayor elevación alcanzaron la temperatura umbral requerida para iniciar el crecimiento del brote antes que las plantas de las poblaciones más bajas.

Aunque no se encontró un patrón geográfico significativo asociado con un factor ambiental específico, es evidente la diferenciación fenológica de las poblaciones (Cuadro 2). Rzedowski (1986) señala que el mosaico de condiciones microambientales generado por la topografía accidentada de los sistemas montañosos de México dificulta la detección de patrones ambientales sencillos en los diferentes tipos de vegetación natural. En el caso de *Pseudotsuga* sp., la discontinuidad y el aislamiento de las poblaciones (Domínguez, 1994; Farjon, 1990; Reyes *et al.*, 2005) dificultan aún más la detección de estos patrones geográficos al influir sobre los procesos de selección natural, migración y deriva genética (Falconer y Mackay, 1996). La asociación de las características fenológicas con algunas variables del sitio de origen, aunque débil en algunos casos, indica que la variación detectada entre las poblaciones debe tener valor adaptativo, relacionado con tolerancia a heladas y potencial de crecimiento en altura, como se ha encontrado en algunas poblaciones de EE.UU. (Rehfeldt, 1983b). La menor heterogeneidad en los eventos fenológicos de las poblaciones del centro de México (Terrenates, La Caldera y Apizaquito) es consistente con el posible efecto

Pseudotsuga menziesii. The duration of the growth period is between one and two months longer than in the latter. The evidences of the effect of photoperiod and temperatures on the phenology of the terminal bud in *Pseudotsuga menziesii* (Campbell and Sugano, 1979) lead us to assume that the seasonal difference in the growth pattern of the terminal shoot in the Mexican populations of *Pseudotsuga* sp. with respect to the populations of the USA and Canada is mainly due to the latitudinal difference between them. The photoperiod and the minimal temperature in a particular site are closely related to their latitudinal position, and as the photoperiod increases and the temperatures become less restrictive, budburst occurs earlier and the growth period is lengthened (Barnes *et al.*, 1998). The phenological differences in the Mexican populations of *Pseudotsuga* sp. indicate a distinctive ecotypic behavior; therefore they should be recognized as a taxonomic category different from the recognized varieties of *Pseudotsuga menziesii*. The data of morphological variation obtained by Reyes *et al.* (2005) for these populations suggest a similar situation, given that their morphology distinguishes them from the other two varieties of *Pseudotsuga menziesii*.

Effect of geographic origin on the phenology of the terminal shoot

The wide variation found among the Mexican populations in phenological traits can also be attributed to the differences in environmental conditions of the sites of origin, given that the extreme populations differ by almost 7 degrees of latitude and 600 m of elevation (Table 1). Despite the fact that the number of populations included in this study was insufficient to detect significant correlations in the date of the start and end of shoot growth with respect to latitude, if there were any, the populations of northern México had a shorter growth period than those of the central region (Table 2), which coincides with the trend found in other geographic regions (McCreary *et al.*, 1978). The environmental gradient was more evident at the start of shoot growth, negatively associated ($r=-0.78$) with site elevation. The elevation has a direct effect on the minimum temperatures during the winter (Barnes *et al.*, 1998), which leads to the assumption that in these populations the minimum spring temperatures are an important environmental factor for the bursting of the bud. Under the conditions of the evaluation site, the plants that came from sites with higher elevation reached the threshold temperature required for initiating shoot growth earlier than the plants of the populations of lower elevations.

Although a significant geographic pattern associated with a specific environmental factor was not found, the phenological differentiation of the populations is evident (Table 2). Rzedowski (1986) points out that the mosaic

de deriva genética asociado al tamaño reducido y aislamiento de estas poblaciones. Sin embargo, en la literatura revisada no se encontraron suficientes datos sobre la heterogeneidad de los eventos fenológicos dentro de las poblaciones en otras especies forestales que sirvan de comparación con los datos obtenidos en el presente estudio.

Efecto de la fertilización sobre la fenología del brote terminal

La fertilización excesiva adelantó el inicio del crecimiento y retrasó la formación de la yema aumentando en casi tres semanas el período de crecimiento del brote, además de aumentar la homogeneidad en la fenología de las plantas. Aunque la información es escasa, este efecto es consistente con lo encontrado en otras especies de coníferas pero difiere en magnitud. Así, la fertilización retrasó en cuatro días la formación de la yema en plántulas de *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*, prolongando en la misma magnitud la estación de crecimiento (Sorensen, 1978). En cambio, una dosis elevada de nutrimentos adelantó en una semana el rompimiento de la yema y retrasó en más de dos meses la formación de la misma, alargando hasta 73 d el período de crecimiento en plántulas de *Picea sitchensis* (Murray *et al.*, 1994). Fløistad y Kohmann (2004) encontraron que una dosis elevada de nitrógeno adelantó en más de 40 d el rompimiento de la yema en plántulas de *Picea abies*.

Las diferencias en la magnitud del efecto de la disponibilidad de nutrimentos sobre la fenología de la yema entre los datos publicados y el presente estudio pueden deberse a factores como la especie, la dosis de fertilización, la edad de las plantas, las condiciones ambientales del estudio y la duración de los tratamientos, entre otros. Fue importante comprobar que en las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* la fertilización en vivero tiene un efecto notorio sobre el patrón estacional de crecimiento del brote, con implicaciones desde el punto de vista de adaptación y de potencial de crecimiento de las plantas.

Implicaciones sobre el manejo de las poblaciones

La diferenciación entre poblaciones en el patrón estacional de crecimiento del brote en el ensayo de vivero (ambiente común) refleja diferencias adaptativas asociadas a las condiciones ambientales del sitio de origen, lo cual se debe considerar al emplear el germoplasma de *Pseudotsuga* sp. para establecer plantaciones fuera de su hábitat natural. El éxito de dichas plantaciones dependerá en gran medida del grado de sincronización de la fenología de la yema terminal con el patrón estacional de condiciones climáticas del sitio de plantación. Aunque un

of micro-environmental conditions generated by the rugged topography of the mountain systems of México makes it difficult to detect simple environmental patterns in the different types of natural vegetation. In the case of *Pseudotsuga* sp., the discontinuity and isolation of the populations (Domínguez, 1994; Farjon, 1990; Reyes *et al.*, 2005) make the detection of these geographic patterns even more difficult, as they have an influence on the processes of natural selection, migration and genetic drift (Falconer and Mackay, 1996). The association of the phenological traits with some of the variables of the site of origin, although weak in some cases, indicates that the variation detected among the populations should have an adaptive value, related to frost tolerance and height growth, as has been found in some populations of the USA (Rehfeldt, 1983b). The lower heterogeneity in the phenological events of the populations in the central region of México (Terrenates, La Caldera and Apizaquito) is consistent with the possible effect of genetic drift associated with the reduced size and isolation of these populations. However, no data was found in the literature on the within-population heterogeneity of phenological events in other forest species to be used as a comparison with the data obtained in the present study.

Effect of fertilization on terminal shoot phenology

Excessive fertilization hastened the start of growth and retarded budset, increasing the period of shoot growth by almost three weeks, as well as increasing homogeneity in the phenology of the plants. Although the data is scarce, this effect is consistent with what was found in other species of conifers, but differs in magnitude. Thus, fertilization retarded budset by four days in seedlings of *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*, prolonging the growing season in the same magnitude (Sorensen, 1978). On the other hand, an elevated dose of nutrients hastened budburst by one week and retarded budset by more than two months, lengthening the growth period by 73 d in seedlings of *Picea sitchensis* (Murray *et al.*, 1994). Fløistad and Kohmann (2004) found that a high dose of nitrogen hastened budburst by almost 40 d in seedlings of *Picea abies*.

The differences in the magnitude of the effect of the availability of nutrients on the phenology of the bud among the published data and the present study may be due to factors such as species, fertilization dose, age of plants, environmental conditions of the study and duration of treatments, among others. It was important to demonstrate that in the Mexican populations of Douglas-fir, the fertilization in the nursery has a notorious effect on the seasonal pattern of shoot growth, with implications both from the viewpoint of adaptation and growth potential of the plants.

inicio más temprano del crecimiento del brote o un retraso en la formación de la yema podrían tener un efecto importante sobre el crecimiento en altura de las plantas, se aumenta el riesgo de daños por heladas o por otros factores ambientales adversos, reduciendo la supervivencia y productividad de las plantaciones. Este riesgo aumenta si las plantaciones se establecen en sitios de mayor elevación con respecto al sitio de origen del germoplasma.

Un movimiento de germoplasma en la otra dirección no aumenta el riesgo de daños por factores adversos, pero sí reduce la productividad potencial debido a que esos genotipos tienen un menor período estacional de crecimiento. Murray *et al.* (1994) señalan que el retraso en el inicio del crecimiento en la primavera y la dormancia prematura en el otoño podría ocasionar una subutilización de los recursos del sitio y, por tanto, una menor productividad.

La amplia diferenciación genética entre las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* en las características fenológicas de la yema terminal implica la posibilidad de realizar procesos de selección y mejoramiento genético con respecto a estas características. Li y Adams (1993) enfatizan la posibilidad de mejoramiento genético como una alternativa para aumentar la productividad de las plantaciones, sin afectar de manera negativa la capacidad de adaptación a factores ambientales adversos como sequía o heladas.

Se debe considerar el efecto que tuvo la fertilización sobre la fenología de la yema terminal. Es indispensable un buen control de la cantidad de nutrimentos aplicados durante la etapa de vivero. Una dosis elevada permite homogeneizar los eventos fenológicos para obtener plantas más uniformes dentro de la población y facilitar su manejo; sin embargo, la dosis de fertilización también altera las fechas de rompimiento y formación de la yema terminal. Por tanto las plantas se podrían exponer a mayores o menores daños por los factores ambientales mencionados, afectando la supervivencia y la tasa de crecimiento anual. El estrés de nutrimentos puede adelantar la formación de la yema (Macey y Arnott, 1986) y dosis elevadas de nitrógeno aplicadas al final de la estación de crecimiento también puede adelantar el rompimiento de la yema terminal en la siguiente primavera (Van den Driessche, 1985). Es importante, entonces, definir la dosis adecuada de fertilización y su rutina de aplicación a lo largo del año.

CONCLUSIONES

Existe una amplia diferenciación entre las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* sp. en la fenología de la yema terminal al crecer las plantas en un ambiente común en el vivero. Aunque no se encontró un patrón geográfico

Implications on the management of the populations

The differentiation among populations in the seasonal pattern of shoot growth in the nursery test (common environment) reflects adaptive differences associated with the environmental conditions of the site of origin, which should be considered when using the germplasm of *Pseudotsuga* sp. for establishing plantations outside its natural habitat. The success of such plantations will depend largely on the degree of synchronization of the phenology of the terminal bud with the seasonal pattern of climatic conditions of the plantation site. Although an earlier start of shoot growth or retardation in budset could have an important effect on height growth of seedlings, there is an increased risk of damage from frost or other adverse environmental factors, reducing the survival and productivity of plantations. This risk increases if the plantations are established in sites of greater elevation with respect to the site of origin of the germplasm.

A movement of germplasm in the other direction does not increase the risk of damage from adverse factors, but it does reduce the potential productivity due to the fact that these genotypes have a shorter seasonal growing period. Murray *et al.* (1994) points out that delaying the onset of growth in the spring and the premature dormancy in autumn could result in a sub-utilization of the resources in the site, and therefore, a lower productivity.

The wide genetic differentiation among the Mexican populations of *Pseudotsuga* in the phenological traits of the terminal bud implies the possibility of carrying out processes of selection and genetic improvement with respect to these traits. Li and Adams (1993) emphasize the possibility of genetic improvement as an alternative for increasing the productivity of the plantations, without negatively affecting the capacity of adaptation to adverse environmental factors such as drought or frost.

The effect that fertilization had on the phenology of the terminal bud should be considered. A good control of the amount of nutrients applied during the nursery stage is indispensable. An elevated dose makes it possible to homogenize the phenological events in order to obtain more uniform plants within the population and facilitates its management; however, the fertilization dose also alters the dates of budburst and budset. Therefore, the plants could be exposed to greater or fewer damages from the aforementioned environmental factors, affecting the survival and annual growth rate. Nutritional stress can hasten budset (Macey and Arnott, 1986) and elevated doses of nitrogen applied at the end of the growing season can also hasten budburst the following spring (Van den Driessche, 1985). Therefore, it is important to define the adequate dose of fertilization and its routine of application throughout the year.

definido, las poblaciones del norte tienen una estacionalidad diferente a las del centro del país. El gradiente ambiental fue más notorio en la fecha de inicio del crecimiento, asociándose de manera negativa con la elevación del sitio de origen. La disponibilidad de nutrientes afectó el patrón fenológico de la yema terminal; una dosis elevada adelantó el rompimiento y retrasó la formación de la yema terminal, además de reducir la heterogeneidad de los eventos fenológicos entre las plantas. Estos resultados tienen implicaciones importantes sobre la producción de plantas en vivero y la elección adecuada del origen geográfico del germoplasma para el establecimiento de plantaciones de *Pseudotsuga* sp. fuera de su hábitat natural.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte del proyecto de investigación Diversidad genética y conservación de *Pseudotsuga* en México, realizado con apoyo económico del CONACYT a través del proyecto 33617-B. Nuestro agradecimiento a dos revisores anónimos cuyos comentarios contribuyeron a enriquecer el contenido de este documento.

LITERATURA CITADA

- Barnes, B. V., D. R. Zak, S. R. Denton, and S. H. Spurr. 1998. Forest Ecology. 4th edition. John Wiley & Sons, Inc. USA. 774 p.
- Bonner, F. T., J. A. Vozzo, W. W. Elam, and S. B. Land, Jr. 1994. Tree Seed Technology Training Course; Instructor's Manual. General Technical Report SO-106. USDA Forest Service. New Orleans, Louisiana. USA. 160 p.
- Campbell, R. K. 1986. Mapped genetic variation of Douglas-fir to guide seed transfer in southwest Oregon. *Silvae Genetica* 35: 85-96.
- Campbell, R. K., and A. I. Sugano. 1979. Genecology of bud-burst phenology in Douglas-fir: response to flushing temperature and chilling. *Botanical Gazette* 140: 223-231.
- Debreczy, Z., and I. Rácz. 1995. New species and varieties of conifers from Mexico. *Phytologia* 78: 217-243.
- Domínguez A., F. A. 1994. Análisis histórico-ecológico de los bosques de *Pseudotsuga* en México. INIFAP-CIR Golfo Centro. Folleto Técnico No. 23. México. 43 p.
- Falconer, D. S., y T. F. C. Mackay. 1996. Introducción a la Genética Cuantitativa. Caballero R., A., C. López-Fanjul A., M. A. Toro I. y A. Blasco M. (trads). ACRIBIA S. A. Zaragoza, España. 469 p.
- Farjon, A. 1990. Pinaceae: Drawings and Descriptions of the Genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothofagus*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Koeltz Scientific Books. Königstein, Federal Republic of Germany. pp: 177-191.
- Fløistad, I. S., and K. Kohmann. 2004. Influence of nutrient supply on spring frost hardiness and time of bud break in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings. *New Forests* 27: 1-11.
- Hermann, R. K., and D. P. Lavender. 1990. *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. In: *Silvics of North America*. Vol. 1 Conifers. Burns, R. and B. H. Honkala (Tech. Coords.). USDA Forest Service. Washington, D. C. pp: 527-440.
- Hewitt, E. J., and T. A. Smith. 1975. Plant Mineral Nutrition. The English University Press, England. 298 p.
- INEGI. 1988. Cartas de Temperatura Media Anual. Atlas del Medio Físico. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Aguascalientes, México. pp: 98-99, 110-111, 128-126.

CONCLUSIONS

There is wide differentiation among the Mexican populations of *Pseudotsuga* sp. in the phenology of the terminal bud when the plants are grown in a common environment in a nursery. Although a defined geographic pattern was not found, the northern populations have a growing season which differs from those of the central region. The environmental gradient was more evident on the date of the onset of growth, being negatively associated with the elevation of the site of origin. The availability of nutrients affected the phenological pattern of the terminal bud; an elevated dose hastened budburst and retarded budset, in addition to reducing the heterogeneity of the phenological events among the plants. These results have important implications on the production of plants in the nursery and the adequate selection of the geographic origin of the germplasm for establishing plantations of *Pseudotsuga* sp. outside its natural habitat.

—End of the English version—



- Ingstad, T. 1982. Relative addition rate and external concentration; driving variables used in plant nutrition research. *Plant, Cell Environ.* 5: 443-453.
- Kaya, Z., R. K. Campbell, and W. T. Adams. 1989. Correlated responses of height increment and components of increment in 2-year-old Douglas-fir. *Can. J. Forest Res.* 19: 1124-1130.
- Kramer, P. J., and T. T. Kozlowski. 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, New York. USA. 811 p.
- Landis, T. D., R. W. Tinus, S. E. McDonald, and J. P. Barnett. 1989. Seedling Nutrition and Irrigation. Vol. 4. The Container Tree Nursery Manual. Agricultural Handbook 674. USDA Forest Service, Washington, D. C. USA. 119 p.
- Lanner, R. M. 1976. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential. In: *Tree Physiology and Yield Improvement*. Canell, M. G. R., and F. T. Last (eds). Academic Press. London. pp: 223-243.
- Li, P., and W. T. Adams. 1993. Genetic control of bud phenology in pole-size trees and seedlings of coastal Douglas-fir. *Can J. Forest Res.* 23: 1043-1051.
- Little, E. L. Jr. 1979. Checklist of United States Trees (native and naturalized). USDA Forest Service. Agricultural Handbook No. 541. 375 p.
- Loopstra, C. A., and W. T. Adams. 1989. Patterns of variation in first-year seedling traits within and among Douglas-fir breeding zones in southwest Oregon. *Silvae Genetica* 38: 235-243.
- Macey, D. E., and J. T. Arnott. 1986. The effect of moderate moisture and nutrient stress on bud formation and growth of container-grown white spruce seedlings. *Can. J. Forest Res.* 16: 949-954.
- Martínez, M. 1963. Las Pináceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. 3^a edición. México, D. F. pp: 27-74.
- McCreary, D. D., Y. Tanaka, and D. P. Lavender. 1978. Regulation of Douglas-fir seedling growth and hardiness by controlling photoperiod. *Forest Sci.* 24: 142-154.
- Murray, M. B., R. I. Smith, I. D. Leith, D. Fowler, H. S. J. Lee, A. D. Friend, and P. G. Jarvis. 1994. Effects of elevated CO₂, nutrition,

- and climatic warming on bud phenology in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and their impact on the risk of frost damage. *Tree Physiol.* 14: 691-706.
- Rehfeldt, G. E. 1983a. Genetic variability within Douglas-fir populations-implications for tree improvement. *Silvae Genetica* 32: 9-14.
- Rehfeldt, G. E. 1983b. Ecological adaptations in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*) populations. III. Central Idaho. *Can. J. Forest Res.* 13: 626-632.
- Rehfeldt, G. E. 1993. Genetic variation in the ponderosae of the southwest. *Am. J. Bot.* 80: 330-343.
- Reyes H., V., J. J. Vargas H., J. López U., y H. Vaquera H. 2005. Variación morfológica y anatómica en poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* (Pinaceae). *Acta Bot. Mex.* 70: 47-67.
- Rzedowski, J. 1986. Vegetación de México. 3ª reimpresión. LIMUSA. México, D. F. 432 p.
- Sánchez C., F., y E. R. Escalante R. 1988. Hidroponía: Un Sistema de Producción de Plantas (Principios y Métodos de Cultivo). 3ª ed. PATUACH. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. 194 p.
- Sorensen, F. C. 1978. Date of sowing and nursery growth of provenances of *Pseudotsuga menziesii* given two fertilizer regimes. *J. App. Ecol.* 15: 273-279.
- Sorensen, F. C. 1983. Geographic variation in seedling Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) from the western Siskiyou mountains of Oregon. *Ecology* 64: 696-702.
- Van den Driessche, R. 1984. Soil fertility in forest nurseries. *In: Forest Nursery Manual: Production of Bareroot Seedlings.* Duryea, M. L., and T. D. Landis (eds). Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Boston. pp: 63-74.
- Van den Driessche, R. 1985. Late-season fertilization, mineral nutrient reserves and retranslocation in planted Douglas-fir (*Peudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) seedlings. *Forest Sci.* 31: 485-496.
- Youngberg, C. T. 1984. Soil and tissue analysis: Tools for maintaining soil fertility. *In: Forest Nursery Manual: Production of Bareroot Seedlings.* Duryea, M. L., and T. D. Landis (eds). Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Boston. pp: 75-80.