

SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO EN VIVERO DE PLANTAS DE CINCO PROCEDENCIAS DE *Pinus pinaster* Ait. BAJO DIFERENTES REGIMENES HIDRICOS

M. FERNANDEZ

L. GIL

J.A. PARDOS

Dpto. Silvopascicultura. ETSI de Montes
Universidad Politécnica. 28040 Madrid

RESUMEN

Se estudia la supervivencia y parámetros de crecimiento de cinco procedencias de *Pinus pinaster* Ait. (Oria, Arenas de San Pedro, Oña, San Leonardo y Landas) crecidas en vivero durante su primer período vegetativo al aire bajo cubierta, con tres regímenes hídricos -R1, R2 y R3- correspondientes a riegos hasta capacidad de campo cada una, dos y tres semanas respectivamente, y dos substratos de textura diferente.

Se evidencian diferencias significativas entre regímenes de riego y también, en algunos casos, entre substratos y procedencias. Con escasa agua disponible (R3) el substrato de mayor capacidad de retención de agua permite una supervivencia más alta (80 p.100) que el otro (20 p.100), mientras que manifiestan un comportamiento similar cuando las plantas disponen de más agua (R1 y R2). Los valores más bajos de supervivencia entrañan potenciales hídricos de base inferiores a -2,6 MPa.

Landas y Arenas de San Pedro muestran el mayor crecimiento en altura y Oria el más bajo, con un patrón común de detención a finales de verano, achacable al recorte del fotoperíodo. Para las diferentes fechas de medición existen diferencias significativas en el peso seco, en especial de la parte aérea, entre procedencias y tratamientos de riego, así como para su interacción; si bien el orden entre procedencias varía según el régimen de riego.

La tasa de crecimiento relativo (TCR) más alta corresponde a R1. Dicho parámetro se ve afectado por el estrés hídrico en distinto grado según procedencias; en todo caso el orden entre procedencias no es el mismo para TCR que para el peso seco total al final del período de crecimiento. Salvo al final del verano, existe una correlación positiva entre la tasa de asimilación neta (TAN) y TCR para los tres regímenes de riego. Los bajos valores de la superficie foliar específica (SFE) y de la relación de área foliar a peso total (RAF) en verano indican una estrategia para evitar la pérdida de agua. Su descenso en verano es mayor para R1 que para R2 y R3 y se expresa en un mayor aumento de peso seco, y consiguiente mayor acumulación de reservas, al no crecer más en altura.

Se concluye que en condiciones hídricas favorables, el crecimiento en vivero durante el primer año podría usarse como criterio estimativo de predicción de un futuro comportamiento diferencial entre procedencias en campo.

Recibido: 22-1-96

Aceptado para su publicación: 3-7-96

PALABRAS CLAVE: *Pino pinaster*
 Supervivencia
 Análisis del crecimiento
 Relación tallo-raíz
 Estrés hídrico
 Selección temprana

INTRODUCCION

La falta o escasez de agua, cuando llega a provocar estrés hídrico en los tejidos de las plantas, es uno de los factores con mayor peso en la limitación del crecimiento. El estrés hídrico provoca el cierre estomático y frena el crecimiento, limitando el número de metidas, el crecimiento en longitud del tallo, el desarrollo de las yemas, etc. (Kramer, 1983).

Los programas de mejora genética de especies arbóreas han demostrado que existen diferencias genéticas en las tasas de crecimiento de las plantas, entre y dentro de cada especie; que los diversos genotipos se adaptan a las condiciones de la estación donde habitan y que, por tanto, hay mecanismos que permiten a unos genotipos producir más que otros en condiciones limitantes del suelo. Los genotipos más productivos suelen tener mayor desarrollo del sistema radical, mayor tasa de asimilación neta y mayor eficiencia en el uso de los nutrientes (Dewald *et al.*, 1992). Las tendencias de variación en los parámetros ecofisiológicos pueden ser útiles para explicar las respuestas del crecimiento, pero aún así encontramos ciertas discrepancias. Así por ejemplo, en un ensayo con *Picea mariana* (Mill.) BSP, aunque las tasas fotosintéticas resultaron un 90 p.100 más altas en un tratamiento de cultivo que en otro, no se encontraron diferencias en cuanto a la tasa de crecimiento relativo (TCR) ni a la tasa de asimilación neta (TAN), (Johnsen, 1993).

Las diferencias en el crecimiento pueden detectarse, en ciertos casos, a edades tempranas. De entre todas las características morfológicas estudiadas por diversos autores (Waxler, van Buijtenen, 1981; Lambeth *et al.*, 1983; Lowe, van Buijtenen, 1989; Carter *et al.*, 1990), la altura, el volumen del tallo y el peso seco, a edades tempranas, son los que más se correlacionan con el desarrollo futuro en campo. Aunque también es posible que la capacidad de crecimiento se correlacione con la concentración de algunas hormonas, tales como las giberelinas, dentro de la planta (Pharis *et al.*, 1991). Sin embargo, otros autores (Namkoong, Conkle, 1976; Cannell *et al.*, 1978; Williams, 1987) no coinciden plenamente con este postulado, afirmando que con vistas a la selección temprana, ni el crecimiento libre en altura hasta la formación de la primera yema ni la biomasa del tallo son buenos predictores del comportamiento posterior en campo, sino más bien el crecimiento en altura después de la formación de la primera yema. Por otra parte, Dewald *et al.*, (1992) afirman que son, más concretamente, el crecimiento en altura en verano, el número de metidas anuales, la fecha del cese de crecimiento, la relación parte aérea/raíz, la relación longitud de raíces/peso de

raíces y el contenido en N, los que parecen ser buenos indicadores del comportamiento futuro en campo.

Cuando el estado hídrico de la planta es afectado negativamente por el déficit hídrico del suelo, el crecimiento de la parte aérea se reduce más que el de la raíz, por lo cual aumenta la relación raíz/parte aérea en peso seco. Esta reacción a la sequía también puede variar dependiendo de las procedencias estudiadas (Nguyen, Lamant, 1989). A veces se han encontrado casos en que la relación raíz/parte aérea disminuye en plantas sometidas a estrés (Sands *et al.*, 1984), lo que lleva a pensar que las diferencias encontradas en la respuesta al potencial hídrico del suelo, a veces, son más debidas a las diferencias en la sensibilidad de los tejidos al estado de humedad y a las características de intercambio gaseoso que a las diferencias entre superficies absorbentes (raíz) y transpirantes (parte aérea).

La variabilidad respecto a la Tasa de Crecimiento Relativo (TCR = biomasa producida por unidad de masa y unidad de tiempo; ver Material y Métodos) para distintas procedencias dentro de una misma especie puede ser de gran importancia en términos de adaptación, aunque sea escasa si la comparamos con la existente entre especies distintas (se han observado tasas máximas desde 7 mg/g/día a más de 600 mg/g/día [van Andel, Biere, 1990]) y entre hábitats distintos dentro de la misma especie. En cualquier momento, TCR también se puede calcular como el producto de la Relación de Area Foliar a Peso Total (RAF) por la Tasa de Asimilación Neta (TAN). El beneficio originado por RAF siempre va ligado a una mayor intercepción de luz, sobre todo cuando las plantas crecen en ambientes de baja radiación. Por el contrario, el aumento de TAN siempre beneficia a la producción, capte más o menos luz (TAN representa la tasa neta de retención del carbono fijado por la fotosíntesis descontado el perdido por respiración). Por eso, al comparar los valores de TCR de diversas especies se observa que los mecanismos de adaptación son distintos, ya que puede variar RAF y/o TAN (Kraus *et al.*, 1990).

La variabilidad de crecimiento mostrada por diversas procedencias de *Pinus pinaster* Ait. en ensayos de campo y su capacidad de adaptación a hábitats tan diversos (Gil *et al.*, 1990; Alía *et al.*, 1995), sugieren la existencia de diferencias evaluables a edad temprana. El presente trabajo tiene por objeto la medición y análisis de parámetros morfológicos y de crecimiento al someter a las plantas a distintos grados de disponibilidad de agua durante su primer período vegetativo, con el fin de establecer criterios de selección temprana por su respuesta a condiciones de estrés hídrico.

MATERIAL Y METODOS

Se cosecharon semillas de cuatro procedencias ibéricas: Oria (Almería, Al), Arenas de San Pedro (Avila, Av), Oña (Burgos, Bu) y San Leonardo de Yagüe (Soria, So) y se dispuso de dos familias de procedencia Landas (Ld1 y Ld3, iden-

tificadas por los números 88149 y 88131, respectivamente) suministradas por el INRA, Burdeos.

Tras un mes de estratificación en frío (3-4° C), las semillas se pusieron a germinar en perlita humedecida a 20° C el 1 de marzo de 1992 y, a medida que emergían las radículas, se transplantaban a envases que se colocaban bajo cubierta translúcida en el vivero del ICONA en Puerta de Hierro, Madrid. Se utilizaron envases "superleach" coníferas (160 cc), y dos tipos de sustrato, constituidos por tierra vegetal del horizonte superficial de dos pinares: uno procedente del de Oria (Ca, de naturaleza caliza pero descarbonatado), y el otro del de Arenas de San Pedro (Ar, una arena de naturaleza silíceas procedente de granito). El primero (Ca) de textura franca bastante arenosa con un 4 p.100 de materia orgánica y cuya capacidad de retención de agua aprovechable para las plantas (entre -0,03 y -15 bar de potencial hídrico del suelo) era el 3,5 p.100 de agua respecto a peso seco (lo que supone el 31,8 p.100 de la capacidad de retención total); el segundo (Ar) era de textura muy arenosa, un 3 p.100 de materia orgánica y un 2,6 p.100 de capacidad de retención de agua aprovechable (el 47,3 p.100 de la capacidad de retención total).

El seguimiento de la supervivencia y medición de la altura se llevó a cabo en plantas crecidas en ambos sustratos. El potencial hídrico, el peso y los parámetros de crecimiento derivados del mismo sólo se refieren a plantas cultivadas en el sustrato de Arenas de San Pedro (Ar).

Se dispusieron 90 plantas, por régimen de riego y sustrato, para cada una de las procedencias ibéricas, y 30 plantas para cada una de las dos familias de procedencia Landas. Se distribuyeron en un diseño de bloques completos al azar con 15 plantas por bloque y procedencia o familia. Asimismo, se colocó una banda perimetral de dos filas de plantas, con el fin de paliar el efecto borde.

Inicialmente, de marzo a junio, se regaron hasta capacidad de campo dos veces por semana. A los dos meses del trasplante (segunda semana de junio) se iniciaron los regímenes de riego, mediante surtidores: un riego semanal hasta capacidad de campo (R1), un riego cada dos semanas hasta capacidad de campo (R2) y un riego cada tres semanas hasta capacidad de campo (R3). Los tratamientos se mantuvieron hasta el final del experimento.

La duración del período de estudio considerado fue del 15 de junio hasta el 22 de octubre de 1992, realizando un total de cuatro cosechas, tomando muestras a razón de seis plantas por procedencia y riego en cada una de ellas, a intervalos de 5-6 semanas.

Justo antes de cada cosecha se contaron las plantas que habían muerto y, en las plantas muestreadas, se midió la altura del tallo epicótilo, la superficie foliar proyectada y el peso seco de acúculas, tallo y raíz, de cada una. Estos datos sirvieron para obtener los valores de las siguientes variables y parámetros relacionados con el crecimiento (Lambers *et al.*, 1990):

- Supervivencia (%): se realizaron conteos mensuales a partir de junio y hasta el final del experimento.

- Crecimiento en altura (mm): se midió la altura alcanzada desde la inserción

de los cotiledones hasta el extremo del meristemo apical. El crecimiento en altura se determinó por la diferencia de medidas entre las distintas fechas.

- Peso seco, PS (g): se obtuvo con una balanza de precisión, hasta diezmilésima de gramo. El secado de las muestras se realizó en estufa a 70° C durante 24 h. Se pesaron por separado las acículas (PS_h), el tallo (PS_{tl}) y la raíz (PS_r). A esta temperatura y tiempo de secado los tejidos ya habían alcanzado el peso seco constante.

- Superficie foliar proyectada, S (cm²): se estimó la superficie foliar por el área proyectada por la parte aérea de las plantas sobre una superficie luminosa translúcida y medida con un analizador de imágenes Delta-T.

- Tasa de crecimiento absoluto, TCA (mg/día): biomasa producida por unidad de tiempo. Se calculó a partir de los valores medios de los pesos secos de las plantas de la misma procedencia, obtenidos en cada fecha de medida, aplicando la siguiente ecuación:

$$TCA = \frac{PS_2 - PS_1}{t_2 - t_1} \cdot 1000$$

Donde: PS₂ y PS₁ son los pesos secos medios medidos en las fechas t₂ y t₁, respectivamente. Los tiempos dados en días.

- Tasa de crecimiento relativo, TCR (mg/g/día): cuantifica la biomasa producida por unidad de masa y por unidad de tiempo. Se calculó a partir de los valores medios de los pesos secos de las plantas de la misma procedencia, obtenidos en cada fecha de medida, aplicando la siguiente ecuación:

$$TCR = \frac{\ln PS_2 - \ln PS_1}{t_2 - t_1} \cdot 1000$$

- Superficie foliar específica, SFE (m²_{hojas}/kg_{hojas}): superficie foliar desarrollada por unidad de masa foliar. Se calculó, para cada individuo, como sigue:

$$SFE = S/PS_h \cdot 10$$

- Relación de peso foliar a peso total, RPF (kg_{hojas}/kg_{total}): masa foliar producida por unidad de masa total. Se calculó, para cada individuo, como sigue:

$$RPF = PS_h/PS_{tot}$$

- Relación de área foliar a peso total, RAF (m²_{hojas}/kg_{total}): superficie foliar desarrollada por unidad de masa total. Se calculó, para cada individuo, como sigue:

$$RAF = SFE \cdot RPF$$

- Tasa de asimilación neta, TAN ($\text{g/m}^2/\text{día}$): se refiere a la incorporación de materia seca por unidad de superficie fotosintetizadora y por unidad de tiempo. Su valor medio, para un período de tiempo determinado entre los momentos 1 y 2, viene definido por la ecuación siguiente:

$$\text{TAN} = \frac{(\text{PS}_2 - \text{PS}_1) \cdot (\ln S_2 - \ln S_1)}{(S_2 - S_1) \cdot (t_2 - t_1)}$$

Siendo PS el peso seco en g, S la superficie foliar proyectada en m^2 y t el tiempo en días.

Asimismo, se evaluó el potencial hídrico de base, midiendo el potencial hídrico de acículas al amanecer, en cada cosecha, en un total de seis plantas por procedencia y régimen de riego y una acícula por planta, con el objetivo de estimar el estado hídrico de las plantas en cada momento. Para ello se utilizó una cámara de Scholander (PMS Instruments Co).

Los datos obtenidos se trataron estadísticamente mediante análisis de la varianza, considerando como efectos principales el riego, la procedencia y la fecha de medición y analizando la interacción entre ellos, así como sus correspondientes tests de rango múltiple para las medidas. Para evitar problemas de falta de normalidad de los residuos y homogeneidad de la varianza, en los datos de supervivencia, se realizó la transformación $\arcsen\sqrt{p}$, siendo "p" el tanto por uno de supervivencia. Para los demás parámetros no se realizó ninguna transformación de los datos.

RESULTADOS

Supervivencia

El porcentaje de germinación fue superior al 80 p.100 en todas las procedencias, las cuales también mostraron una velocidad de germinación alta: a los 28 días ya habían germinado más del 90 p.100 de las semillas germinables, en todos los casos. Las más rápidas en germinar fueron las de Av. y Ld1. (6,5 y 7 días para obtener el 50 p.100 de germinación), les siguen Bu. y Al. (9,8 y 11,5 días, respectivamente) y por último So. y Ld3 (16 y 16,5 días).

Los valores de supervivencia en octubre para R1 se mueven entre el 93,3 y el 100 p.100 con una media del 98,3 p.100, considerando el conjunto de procedencias y sustratos. Para R2 el comportamiento es parecido al de R1, presentando valores un poco inferiores, 87,8-100 p.100 (media 96,7 p.100), con una ligera tendencia a mayor porcentaje de supervivencia en el sustrato Ca que en el Ar. El análisis estadístico de los datos revela que no se producen diferencias significativas entre procedencias ni entre sustratos en los riegos R1 y R2 para $p = 0,05$. Es

en el tratamiento R3 donde se aprecian diferencias significativas entre sustratos ($p < 0,0001$), no entre procedencias ($p = 0,0944$), manteniendo porcentajes relativamente altos en Ca, 80-96 p.100 (media 90,2 p.100), y descendiendo bruscamente en Ar, 10-53 p.100 (media 26,7 p.100). Sorprende el comportamiento de Ld3 que presenta un alto porcentaje de supervivencia en Ar (53 p.100). Comparando entre tratamientos de riego, R3 se diferencia significativamente de R2 y R1, no diferenciándose estos dos últimos entre sí ($p = 0,0001$; test de Scheffe, 95 p.100).

En las Figuras 1, 2 y 3 se representan los valores medios obtenidos (datos sin transformar) y su intervalo de confianza al 95 p.100 de probabilidad, según procedencia, sustrato y fecha..

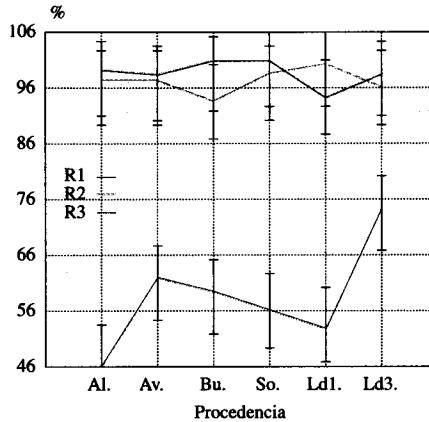


Fig. 1.- Valores medios \pm SE de supervivencia en octubre, según procedencia y régimen de riego
Mean \pm SE of survival in october, for each provenance and irrigation regime

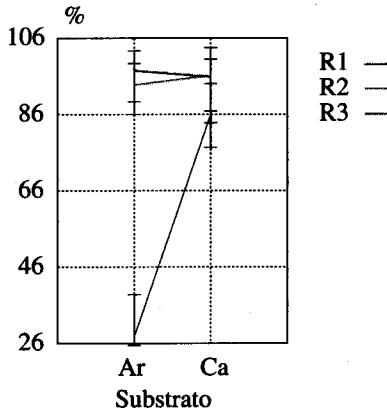


Fig. 2.- Valores medios \pm SE de supervivencia en octubre, según sustrato y régimen de riego
Mean \pm SE of survival in october, for each growing medium and irrigation regime

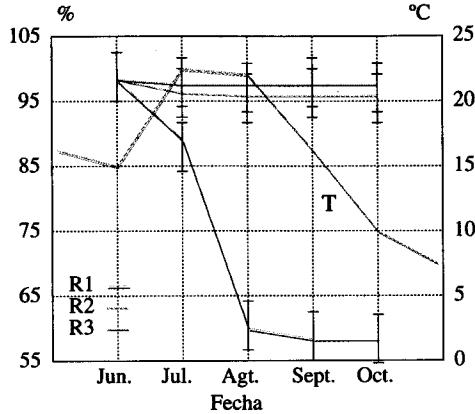


Fig. 3.- Valores medios \pm SE de supervivencia, según riegos y fechas, para el conjunto de procedencias a lo largo del período estudiado, y temperaturas medias mensuales (T)
Mean \pm SE of survival and average monthly temperatures along the period of time studied

Crecimiento en altura

En la Tabla 1 se presentan los datos medios obtenidos para las distintas procedencias, sustratos, riegos y fechas.

Para el crecimiento o incremento en altura (Δ) se produjeron diferencias significativas entre procedencias ($p = 0,0001$), riegos ($p < 0,0001$) y sustratos ($p < 0,0001$), así como para la interacción riego-procedencia ($p = 0,0245$) y riego sustrato ($p = 0,0011$), no para procedencia-sustrato ($p = 0,1270$). La Tabla 2 muestra un resumen de los resultados derivados del análisis de las medias para el conjunto de todas las procedencias y tratamientos.

Si consideramos el conjunto de todas las procedencias podemos afirmar que el incremento en altura verifica la relación $R1 > R2 > R3$, diferenciados entre sí estadísticamente y constituyendo tres grupos homogéneos distintos, con diferencias más acusadas entre R1 y R2 que entre R2 y R3 (Fig. 4). También para el conjunto de procedencias, pero ahora considerando el factor sustrato, se producen diferencias significativas ($p \leq 0,0001$), constituyendo dos grupos homogéneos distintos (Tabla 2). Asimismo, se encontraron diferencias significativas entre riegos ($p \leq 0,01$) para la altura total alcanzada por las plantas en octubre, resultando el mismo ranking que para el incremento en altura: R1 93,8 mm; R2 66,9 mm y R3 65,1 mm (incluyen datos de la Tabla 1 y de las plantas extraídas en la cosecha de octubre).

Las diferencias más importantes entre los dos tipos de sustrato se dan en los casos de mayor estrés hídrico (R2 y R3), mientras que en el tratamiento R1 la diferencia es mucho menor, aunque también significativa (Fig. 5): el análisis estadístico revela un nivel de significación de 0,0366 para R1, frente a 0,0007 y 0,0094 para R2 y R3, respectivamente. En R1 el crecimiento en altura en Ar, es

TABLA 1

ALTURA MEDIA ALCANZADA POR LAS PLANTAS EN DISTINTAS FECHAS E INCREMENTO TOTAL EN ALTURA (mm) DE LAS DISTINTAS PROCEDENCIAS DE *Pinus pinaster* Ait. CULTIVADAS BAJO DIFERENTES REGIMENES HIDRICOS Y SUBSTRATOS
Mean height and height increment of the Pinus pinaster provenances depending on the water supply regime and growing medium

Proc.	Substr.	15 Jun.	3 Sep.	11 Sept.	20 Oct.	Alto del	15 Jun.	3 Sep.	31 Sept.	20 Oct.	Alto del	15 Jun.	3 Sep.	11 Sept.	20 Oct.	Alto del				
Almería	Ar	54	67	82	82	28	54	56	56	56	2	56	56	56	60*	-	4*			
	Ca	56	73	86	86	30	57	59	65	65	8	57	57	57	60	60	3			
Avila	Ar	62	81	104	104	42	61	63	65	65	4	81	83	83	86	86	5			
	Ca	62	87	105	104	43	62	74	83	83	21	64	68	74	75	75	11			
Burgos	Ar	56	73	92	92	36	64	68	70	70	6	64	65	68	68	68	4			
	Ca	55	75	95	95	40	54	63	71	71	17	56	59	65	66	66	10			
Soria	Ar	52	68	86	86	34	51	53	54	54	3	49	49	49	49	-	0			
	Ca	51	72	89	89	38	51	58	68	68	17	52	54	60	60	60	8			
Ld1	Ar	71	84	101	101	30	64	64	68	68	4	61	61	-	-	0				
	Ca	67	85	104	104	37	64	69	78	78	14	62	67	70	76	8				
Ld3	Ar	59	80	103	103	44	56	63	66	66	10	60	60	-	-	0				
	Ca	64	88	108	108	44	61	69	81	81	20	61	63	68	68	7				
Media	Ar						94,67	35,67					63,16					4,83	64,00	2,17
	Ca						97,83	38,67					74,33					16,17	66,50	7,83
Media total							96,25	37,17					68,75					10,50	65,25	5,00

*Tamaño de muestra muy pequeño. Error estándar <3 mm en todos los casos.

TABLA 2

**ANALISIS DE RANGO MULTIPLE PARA INTERVALOS DE
MEDIAS DE INCREMENTOS (Δ) DE ALTURA**

Multiple Range Analysis for mean intervals of height increment (Δ)

Riego	Δ (mm)	grupos	Proc.	Δ (mm)	grupos	Salida	Δ (mm)	grupos
R3	5,00	a	Al	12,50	a	Ar	14,22	a
R2	10,50	b	Ld1	15,50	a b	Ca	20,89	b
R1	37,17	c	So	16,67	b			
			Bu	18,82	b c			
			Ld3	20,83	c			
			Av	21,00	c			

Las letras determinan los grupos homogéneos (test de Tukey HSD, 95%)

el 92 p.100 del obtenido en Ca, sin embargo, en R2 es el 30 p.100 y en R3 el 28 p.100. De forma análoga a como sucedía con la supervivencia, la mayor capacidad de retención de agua por parte del Ca hace que se acuse menos la falta de riego en los casos de mayor estrés hídrico (R2 y R3).

En el análisis entre procedencias también aparecen diferencias significativas tanto para el incremento en altura como para la altura total alcanzada (Tablas 1 y 2), con niveles de significación menores o iguales a 0,0001. El ranking entre procedencias, independientemente del régimen de riego, es:

Ld3, Av, Ld1 > Bu > So, Al (altura total al final del período)

Av, Ld3 > Bu > So, Ld1 > Al (incremento en altura de junio a octubre)

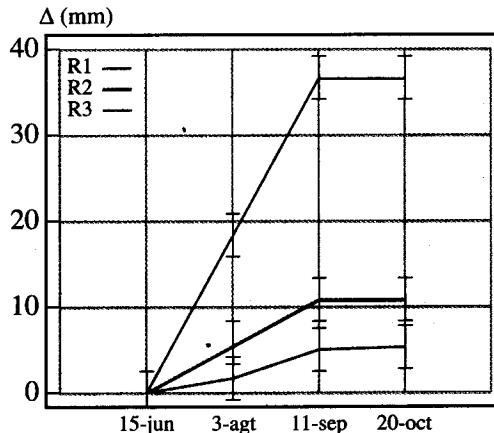


Fig. 4.- Incremento en altura (media \pm SE) del conjunto de procedencias en los tres regímenes hídricos
Height increment, for the provenances as a whole, in the three irrigation regimes

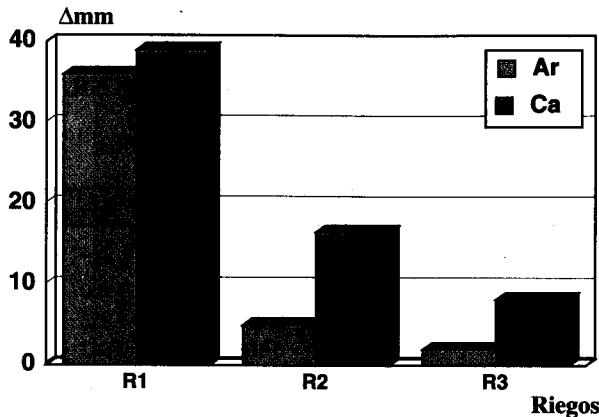


Fig. 5.- Incremento en altura (media \pm SE) de plantas de *Pinus pinaster* Ait. para los distintos regímenes de riego y substratos
 Height increment of *Pinus pinaster* seedlings for each irrigation regime and growing medium

La diferencia en el ranking entre altura total e incremento en altura se debe al crecimiento inicial (abril a junio) antes de la primera cosecha, no tenido en cuenta para el cálculo del incremento y sí para el de la altura total.

Si analizamos cada régimen de riego por separado resulta que en R1 y R2 la pauta seguida es prácticamente la misma que la ya señalada para el conjunto de riegos. En el caso de R3 es algo más irregular, no obstante el orden entre las procedencias ibéricas más o menos se mantiene. Las familias de Landas sufren más con el estrés hídrico fuerte, desapareciendo las ventajas productivas que presentan cuando las condiciones de humedad son mejores (Tabla 1).

Las diferencias entre procedencias se dan en el caso de mayor disponibilidad de agua por parte de las plantas, como demuestran los niveles de significación obtenidos en el análisis de la varianza para los crecimientos en altura: $p = 0,0027$ para R1, $p = 0,1107$ para R2 y $p = 0,3719$ para R3.

En todos los casos el crecimiento prácticamente se detuvo en septiembre, mientras que en pleno verano las plantas seguían creciendo. Dado que las temperaturas eran todavía altas (T^a media = $15,8^\circ\text{C}$, T^a media máx. = $24,5^\circ\text{C}$ y T^a media mín. = $7,1^\circ\text{C}$) y las plantas disponían de agua en R1 y R2, cabe pensar que la detención del crecimiento se debe a un efecto del fotoperíodo.

Se realizó un estudio de regresión, aplicando una regresión lineal simple ($y = a + bx$), para algunos de los parámetros relacionados con el crecimiento en altura del tallo. Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla 3. Podemos observar que $\Delta 1$ y $\Delta 2$ son los que determinan el crecimiento final total, ya que el crecimiento en septiembre es muy reducido o nulo. En la altura total alcanzada en octubre, a los valores de $\Delta 1$ y $\Delta 2$, hay que sumar el crecimiento experimentado desde la germinación hasta la primera medición, el cual supone un 61,4 p.100 de la altura total en R1, un 84,7 p.100 en R2 y un 92,3 p.100 en R3.

TABLA 3

**ANALISIS DE REGRESION PARA LA ALTURA E
INCREMENTO DE ALTURA**

Regression Analysis for height components

Y	X	a	b	R ²	p
Δ total	Δ 1	1,9529	1,8538	0,967	<0,0001
Δ total	Δ 2	-0,2509	1,9785	0,960	<0,0001
Δ total	Altoct	-47,6737	0,8499	0,852	<0,0001
Δ 2	Δ 1	1,70750	0,8664	0,862	<0,0001

Los parámetros estudiados son: Δ total (incremento en mm de la altura en el período 15 jun-22 oct), Δ 1 (inc. en mm de la altura en el período 15 jun-3 agt), Δ 2 (inc. en mm para 3 agt - 11 sept) y Altoct (altura total en octubre, mm).

Cabe resaltar que:

- Hay una fuerte relación entre el crecimiento total en altura de todo el período y los crecimientos ocurridos en los dos primeros períodos de medición, es decir, el crecimiento vegetativo en la primera parte del verano.
- La altura total alcanzada y el incremento total en altura presentan una correlación positiva alta.
- El incremento en altura y la altura total alcanzada al final del período de estudio no están relacionados con la altura del 15 de junio ($R^2 < 0,1$).
- Las procedencias que crecieron más en el régimen de riego semanal (R1) no son las mismas que lo hicieron en los regímenes de estrés hídrico (R2 y R3).
- La velocidad de germinación explica el 73 p.100 de la variación de la altura total alcanzada en junio, mientras que sólo supone el 9,3 p.100 de la altura en octubre.

Potencial hídrico de base

No se obtuvieron diferencias significativas entre procedencias en ninguna fecha de medición, pero sí entre fechas ($p < 0,0001$) y entre riegos ($p < 0,0001$). Los valores medios obtenidos fueron los siguientes: -1,03, -0,88 y -0,75 MPa en julio, septiembre y octubre para R1; -2,64, -1,74 y -0,81 MPa para R2 y -3,45, -2,31 y -0,95 MPa para R3.

Crecimiento en peso seco

Distribución de biomasa:

La Tabla 4 muestra los valores del peso seco (parte aérea y raíz) para las distintas procedencias, cosechas y tratamientos.

TABLA 4

VALORES MEDIOS Y ERROR ESTANDAR (DE SEIS MEDIDAS) DEL PESO SECO (mg) DE PARTE AEREA (P.A.), RAIZ Y PESO TOTAL, PARA LAS DISTINTAS PROCEDENCIAS, FECHAS Y TRATAMIENTOS DE RIEGO

Mean ± SE (of six plants) of shoot, root and total dry weight of the provenances depending on the water supply regime and date

Proced.	16 Jun.			30 Jul.			8 sept.			22 oct.			
	P.A.	Root	Total	P.A.	Root	Total	P.A.	Root	Total	P.A.	Root	Total	
R1	Almería	63±7	35±4	98±8	147±13	112±14	259±15	163±10	163±27	327±35	227±10	255±12	532±9
	Avila	74±6	36±5	110±12	143±8	120±7	263±12	143±17	113±13	257±27	173±17	243±18	517±32
	Burgos	71±5	37±3	108±11	143±15	100±11	243±21	173±10	140±12	313±17	233±22	217±24	450±45
R2	Soria	63±4	38±4	101±12	123±12	92±7	215±17	155±8	120±9	275±14	232±7	217±9	443±14
	Landas-1	104±10	56±5	160±12	140±6	115±12	255±10	221±7	163±9	385±12	308±23	300±31	608±50
	Landas-3	75±3	40±5	115±10	113±8	70±6	183±9	173±8	141±12	315±19	268±10	222±11	490±17
Media	75±3	40±2	116±5	135±5	101±5	263±8	172±6	140±7	312±11	268±8	241±9	507±15	
R3	Almería	---	---	---	110±9	70±5	180±10	118±9	97±6	215±13	137±4	138±12	275±15
	Avila	---	---	---	130±13	92±7	222±10	155±19	113±13	268±30	167±11	135±13	302±22
	Burgos	---	---	---	123±17	83±9	206±13	1522±7	105±11	257±12	175±22	135±9	310±30
R2	Soria	---	---	---	117±10	87±6	204±16	105±11	90±6	195±15	155±14	120±13	275±26
	Landas-1	---	---	---	131±15	100±11	231±21	133±10	100±6	233±13	170±18	127±10	297±27
	Landas-3	---	---	---	95±11	75±5	170±14	97±7	68±7	165±13	157±17	112±15	263±31
Media	---	---	---	118±5	84±3	202±9	127±6	96±4	222±9	160±6	128±5	287±10	
R3	Almería	---	---	---	85±8	55±4	104±7	90±12	63±7	153±18	77±13	67±14	143±26
	Avila	---	---	---	120±12	97±11	217±10	145±11	85±5	230±14	155±18	112±12	267±27
	Burgos	---	---	---	123±8	87±7	210±10	130±10	117±16	247±22	155±9	123±15	278±23
R3	Soria	---	---	---	88±10	65±3	153±7	62±6	50±4	112±8	92±10	70±9	162±18
	Media	---	---	---	94±6	76±3	180±6	107±6	79±4	186±7	120±9	93±9	213±12

Puede observarse que:

- Para el conjunto de plantas, los pesos son tanto mayores cuanto mayor es la disponibilidad de agua ($R1 > R2 > R3$), siendo las diferencias existentes entre R1 y R2 mayores que las que se producen entre R2 y R3.
- El ranking entre procedencias al final del período de medida es distinto en cada tipo de riego:

R1 → Ld1 > Al, Av > Ld3 > Bu, So

R2 → Bu, Av, Ld1 > Al, So, Ld3

R3 → Bu, Av > So, Al (Ld1 y Ld3 se han eliminado de los datos por el reducido tamaño de muestra que quedó debido a la mortalidad).

Los factores riego y procedencia, así como sus interacciones, son estadísticamente significativos para $p = 0,05$, en todas las cosechas, para el peso seco de la parte aérea y para el total, mientras que para las raíces sólo lo son la tercera y cuarta cosecha. En todo caso, la diferenciación entre procedencias fue más acusada para el peso seco de la parte aérea que para el de la raíz.

Los pesos de la parte aérea, tanto fresco como seco, son siempre mayores que los de la raíz, pero los valores de ésta se van acercando a los de aquella conforme avanzamos de junio a octubre, como se observa en la Tabla 5.

TABLA 5

RELACION PARTE AEREA/RAIZ EN PESO SECO Y PESO FRESCO
Shoot/root ratio for dry and fresh weight

	Peso seco				Peso fresco			
	15 jun.	29 jun.	9 sept.	23 oct.	16 jun.	29 jun.	9 sept.	22 oct.
R1	1,86±0,06	1,35±0,05	1,23±0,04	1,12±0,04	3,28±0,13	2,76±0,09	2,51±0,08	1,55±0,06
R2	--	1,40±0,05	1,33±0,04	1,26±0,03	--	2,71±0,09	2,62±0,08	1,92±0,05
R3	--	1,39±0,06	1,37±0,05	1,28±0,04	--	2,24±0,08	2,17±0,07	2,05±0,05

Los datos son los valores medios de los pesos de seis plantas.

No se encontraron diferencias significativas entre procedencias ni entre riegos ($p > 0,08$).

Tasa de crecimiento absoluto (TCA) (mg/día)

En el régimen de mayor disponibilidad de agua (R1), las tasas medias de crecimiento absoluto de todo el período (15 de junio a 22 de octubre) estuvieron en un rango de 2,67 a 3,50 mg/día por planta (con valores más altos para Oriá 3,39; Arenas 3,18; Ld1 3,50 y Ld3 2,93 mg/día, y más bajos para Oña y S. Leonardo con 2,67 mg/día cada una). Las familias francesas presentan un comportamiento distinto a las procedencias ibéricas al no observarse bajada estival en R1 (3,25-3,30 mg/día frente a 1,50-1,75 mg/día de las ibéricas). Las tasas medias de crecimiento absoluto, de la totalidad del período de crecimiento, son menores en el

régimen R2 (1,16 mg/día en las francesas y 1,36-1,58 mg/día en las ibéricas).

Las diferencias más acusadas se produjeron entre tratamientos de riego, siendo $R1 > R2 > R3$ ($p = 0,0001$). En los tres tratamiento se produce un mínimo en el centro del verano y valores más altos antes y después de éste (Tabla 6).

TABLA 6

TASA MEDIA DE CRECIMIENTO ABSOLUTO POR PLANTA

Mean values of absolute growth rate, AGR, by plant

Factor		Media (mg/día)	Int. de confianza (95%)	Grupos homogéneos
Riego	R3	0,83	0,34 - 1,31	a
	R2	1,32	0,93 - 1,71	a
	R1	3,04	2,64 - 3,43	b
Fecha	15 jun - 29 jul	2,15	1,72 - 2,57	b
	30 jul - 8 sept	0,87	0,44 - 1,29	a
	9 sept - 22 oct	2,17	1,75 - 2,60	b

Valores medios, intervalo de confianza y discriminación en grupos homogéneos (test de Tukey, HSD, 95 p.100) de las tasas medias de crecimiento absoluto según regímenes de riego y fechas de medida, para el conjunto de procedencias.

La parte aérea y la raíz por separado muestran una pauta de comportamiento semejante a la expresada para la masa total, ambas con tasas de crecimiento del mismo orden, sólo ligeramente más altas para la raíz, sin resultar significativas a $p = 0,05$: 1,32-1,67 mg/día (R1), 0,52-0,81 mg/día (R2) y 0,21-0,66 mg/día (R3), para la parte aérea, mientras que para la raíz los valores son 1,40-1,90 mg/día (R1), 0,56-0,81 mg/día (R2) y 0,25-0,67 mg/día (R3).

Tasa de crecimiento relativo (TCR) (mg/g/día)

Las pautas de comportamiento son las mismas en los tres tratamientos, con un máximo antes del verano; mínimos en el centro del estío y una pequeña recuperación al llegar el otoño (Fig. 6 a y b y Tabla 7).

En el riego R1, la tasa media de crecimiento relativo, en la totalidad del período considerado, resultó ser del mismo orden en todas las procedencias con un rango de variación de 10,43 a 13,22 mg/g/día. Pero mientras las familias de procedencia Landas la mantuvieron casi constante durante todo el período (de 10,0 a 13,5 mg/g/día), las procedencias españolas sufrieron un descenso estival acusado no superando los 6,33 mg/g/día durante el período 30 de julio a 8 de septiembre (Fig. 6 a).

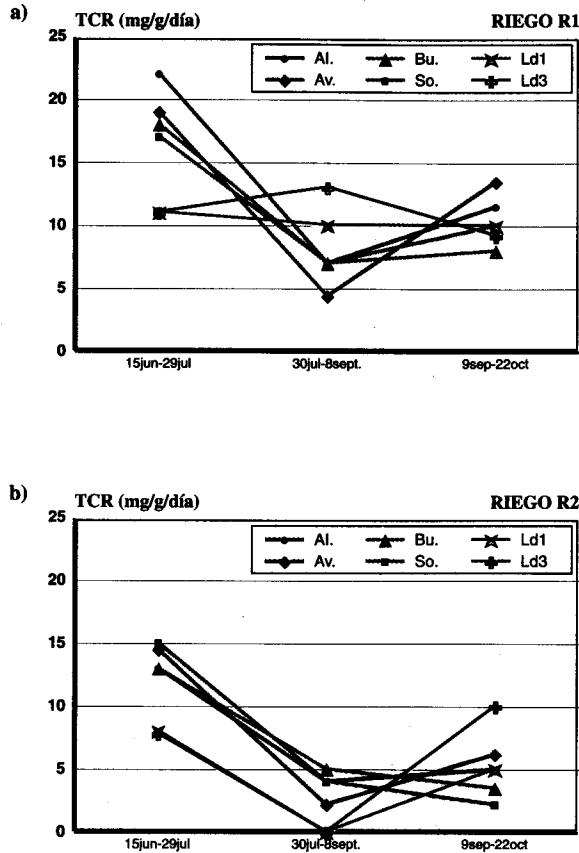


Fig. 6.- Evolución de la tasa de crecimiento relativo en los tratamientos de riego R1 y R2 para todas las procedencias durante el período estudiado
Variation of relative growth rate, RGR, for R1 and R2

En el riego R2 las tasas de crecimiento relativo son siempre menores que en R1, diferenciándose estadísticamente entre sí ($p = 0,0002$). Las familias de procedencia Landas acusan más la falta de agua, reduciendo su crecimiento en mayor proporción durante el verano (Fig. 6 b). En R3 se obtienen las tasas más bajas, pero no se diferencian estadísticamente de R2 (Tabla 7).

Si consideramos la parte aérea y la raíz por separado obtenemos el mismo comportamiento que para el peso seco total, pero con tasas más altas para la raíz (14,06 mg/g/día (R1), 9,10 mg/g/día (R2) y 7,02 mg/g/día (R3)), que para la parte aérea (9,94 mg/g/día (R1), 6,02 mg/g/día (R2) y 4,10 mg/g/día (R3)). Este hecho pudo ser la causa de que la relación parte aérea/raíz disminuyera con el tiempo.

TABLA 7

TASA MEDIA DE CRECIMIENTO RELATIVO POR PLANTA
Mean values of relative growth rate, RGR, by plant

Factor		Media (mg/g/día)	Int. de confianza (95%)	Grupos homogéneos
Riego	R3	5,08	2,79 - 7,37	a
	R2	7,08	5,22 - 8,95	a
	R1	11,54	9,68 - 13,41	b
Fecha	15 jun - 29 jul	13,80	11,79 - 15,82	c
	30 jul - 8 sept	3,11	1,09 - 5,12	a
	9 sept - 21 oct	6,80	4,78 - 8,81	b

Valores medios, intervalo de confianza y discriminación en grupos homogéneos (test de Tukey, HSD, 95 p.100) de las tasas medias de crecimiento relativo según regímenes de riego y fechas de medida, para el conjunto de procedencias.

Superficie foliar específica (SFE) (m^2_{hojas}/kg_{hojas})

El valor medio calculado para el conjunto de las procedencias en R1, tiene sus máximos en junio ($10,27 \pm 0,62 m^2_h/kg_h$) y septiembre ($9,27 \pm 0,19 m^2_h/kg_h$), con valores inferiores en julio ($7,64 \pm 0,15 m^2_h/kg_h$) y octubre ($4,49 \pm 0,33 m^2_h/kg_h$).

En R2 y R3, también en junio (partimos de las mismas plantas) y septiembre ($9,60 \pm 0,26$ y $9,28 \pm 0,28 m^2_h/kg_h$, respectivamente), se dan los valores más altos y del mismo orden que los obrenidos en R1 y, asimismo, se acusan dos bajadas del valor medio de SFE: una en octubre ($8,36 \pm 0,23$ y $7,78 \pm 0,60 m^2_h/kg_h$) y otra anterior, más pronunciada, en julio ($5,86 \pm 0,23$ y $4,83 \pm 0,11 m^2_h/kg_h$).

Por consiguiente, las diferencias entre tratamientos de riego se observan en el centro del verano (con descensos bruscos de SFE tanto más acusados cuanto mayor es el grado de estrés hídrico), y en otoño, donde R2 y R3 mantienen un valor alto y R1 desciende en gran proporción. Las diferencias entre procedencias, para el conjunto de tratamientos y fechas de medida, no son significativas, lo que muestra un patrón de comportamiento común.

Relación de peso foliar a peso total (RPF) (kg_{hojas}/kg_{total})

Se aprecia una gran homogeneidad entre tratamientos de riego y entre procedencias (las diferencias encontradas no resultaron significativas). la evolución para los tres tratamientos es la misma, tomando valores decrecientes desde junio hasta octubre. A continuación se muestran los resultados obtenidos (Tabla 8).

TABLA 8
VALORES MEDIOS DE RPF
Mean values of leaf weight ratio, LWR

Fecha	R1	R2	R3
15 junio	0,514 ± 0,004	---	---
29 julio	0,455 ± 0,014	0,480 ± 0,009	0,471 ± 0,006
8 septiembre	0,439 ± 0,009	0,458 ± 0,006	0,467 ± 0,014
22 octubre	0,436 ± 0,018	0,436 ± 0,006	0,438 ± 0,007

Valores medios ± SE ($\text{kg}_{\text{hojas}}/\text{kg}_{\text{peso total}}$), para el conjunto de procedencias, según riegos y fechas

Relación de área foliar a peso total (RAF) ($\text{m}^2_{\text{hojas}}/\text{kg}_{\text{peso}}$)

Como RPF es bastante homogéneo, RAF varía conforme lo hace SFE, encontrando un alto grado de correlación entre estos dos últimos parámetros ($R^2 = 0,976$). La evolución a lo largo del período estudiado sigue el mismo patrón que SFE, con máximos relativos en junio y septiembre y mínimos al centro del verano (más acusado cuanto mayor es el grado de estrés hídrico) y al principio del otoño (Fig. 7). Las diferencias entre riegos se producen en julio y octubre ($p < 0,009$), diferenciándose R2 y R3 de R1.

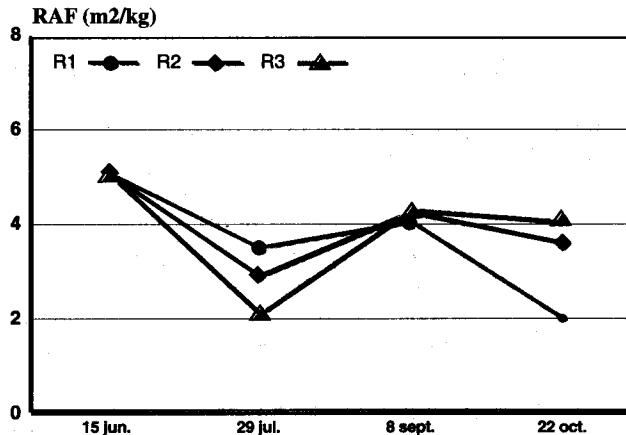


Fig. 7.- Evolución de RAF a lo largo del período estudiado. Se muestran los valores medios de cada tratamiento para el conjunto de las procedencias
Variation of leaf area ratio, LAR, through the studied period of time, for the provenances as a whole

Tasa de asimilación neta (TAN) (g/m²/día)

Los resultados obtenidos revelan diferencias significativas entre riegos ($p < 0,001$), con el ranking siguiente, $R1 > R2, R3$ para la tasa media de la totalidad del período estudiado (15 jun. a 22 oct.). Las diferencias entre R1 y R2 son más acusadas que entre R2 y R3, no diferenciándose entre sí estas dos últimas (Tukey HSD, 95 p.100). Los valores medios que se obtuvieron y su error estándar quedan reflejados en la Tabla 9.

TABLA 9
VALORES MEDIOS DE TAN
Mean values of net assimilation rate, NAR

Riego	15 jun.-29 jul	30 jul.-8 sept	9 sept.-22 oct	Media
R1	3,91 ± 0,43	1,85 ± 0,49	4,00 ± 0,45	3,91 ± 0,13
R2	3,38 ± 0,28	0,59 ± 0,34	1,52 ± 0,26	1,70 ± 0,11
R3	3,38 ± 0,50	0,00 ± 0,86	0,85 ± 0,47	1,21 ± 0,66

Valores medios ± SE según fechas y riegos, para el conjunto de procedencias.

Podemos observar que el comportamiento seguido a lo largo de todo el período sigue la misma pauta que la expresada para la tasa de crecimiento relativo. En cada riego se producen valores más bajos en el centro del verano y siempre mayores tasas cuanto mayor es la disponibilidad de agua.

Las procedencias, individualmente consideradas, se comportan de forma parecida, y las diferencias entre ellas no son significativas. Las tasas más bajas, en R2 y R3, corresponden a las familias francesas, con ausencia de bajada estival de éstas en R1.

TCA, TCR, TAN y RAF presentan siempre un alto grado de correlación entre sí ($R > 0,9$). Por otra parte, los valores medios correspondientes a la totalidad del período, presentan una correlación positiva alta ($0,64 < R < 0,81$) con los valores obtenidos para los períodos 15 jun. -29 jul. y 8 sept. - 22 oct. y no para el período 30 jul. - 8 sept.

CONCLUSIONES Y DISCUSION**Supervivencia**

Prácticamente no hay diferencias entre procedencias ni entre substratos cuando no se produce una limitación seria de agua (R1 y R2), obteniéndose un alto porcentaje de supervivencia (superior al 87 p.100) para ambos regímenes de riego. La tendencia general es a ser mayor en R1 que en R2 e inferior en Ar que en Ca.

La influencia del sustrato, aunque no de las procedencias, se hace muy patente cuando las plantas son sometidas a una severa restricción de agua (régimen hídrico R3): la menor capacidad de retención de agua de Ar conduce a mortalidades elevadas (hasta el 90 p.100), en contraste con Ca (menos del 20 p.100), para el conjunto de procedencias. El descenso acusado de la supervivencia se produce entre julio y agosto, en estrecha relación con las temperaturas máximas; superadas éstas, la mortalidad queda muy reducida.

La falta de diferencias significativas entre procedencias, para ninguno de los regímenes hídricos, evidencia una homogeneidad de comportamiento a nivel intraespecífico y la ausencia de interacción procedencia \times disponibilidad de agua en lo que a supervivencia se refiere.

Se mantienen bajas tasas de mortalidad hasta potenciales hídricos de base de -2,6 MPa, a partir de los cuales, medibles en pleno verano para R2 y en mayor medida para R3, la mortalidad aumenta considerablemente.

Alargamiento del tallo

El seguimiento y análisis del crecimiento en altura de plantas de *Pinus pinaster* Ait. en su primer año de edad y regadas abundantemente (R1) ha revelado diferencias estadísticamente significativas entre las distintas procedencias estudiadas. Las que muestran mayores crecimientos son Landas (Francia) y Arenas de San Pedro (Avila), con menor talla les siguen Oña (Burgos) y San Leonardo de Yagüe (Soria) y por último, es la procedencia de Oria (Almería) la que presenta un menor alargamiento del tallo, pero sin diferenciarse significativamente de las dos anteriores. Cuando la falta de agua comienza a ser limitante (R2) el ranking entre las procedencias es más o menos el mismo, pero Landas reduce el crecimiento sin llegar a diferenciarse tanto de las otras, indicando una menor tolerancia al estrés hídrico. Estos resultados coinciden en gran medida con los obtenidos por Alía *et al.*, (1995), en un ensayo con 54 procedencias de esta especie, que incluían las procedencias aquí estudiadas y llevado a cabo en cinco parcelas en monte, medidas a los cinco y 18 años. En él destacó el buen comportamiento de las procedencias de Arenas y Landas, estas últimas sólo en las mejores estaciones. Resultados de este tipo han sido observados, también, con otras especies de coníferas: familias de *Pinus radiata* D. Don (Pharis, Ross, 1986), *Pice mariana* (Mill.) B.S.P. (Williams *et al.*, 1987).

La mayor parte del crecimiento ocurre en primavera y primera parte del verano y se frena bruscamente al final del verano. Este mismo tipo de patrón evolutivo a lo largo del período vegetativo es descrito en *Pinus taeda* L por Cannell *et al.*, (1978), y en *Pinus pinaster* Ait. por Kremer, Roussel (1982, 1986).

El acortamiento del fotoperíodo parece determinante de la parada del crecimiento de la mayor parte de las procedencias, ya que las condiciones de disponibilidad de agua no variaron apreciablemente, especialmente en el régimen de riego semanal, en el cual también cesaron de crecer al final del verano, aun cuan-

do la temperatura seguía siendo favorable y no era tan alta como en el centro del estío.

Hemos visto que, respecto a la supervivencia, los tratamientos R1 y R2 se diferencian considerablemente de R3, mientras que respecto al crecimiento en altura, es R1 el que se diferencia más de R2 y R3. La razón podría estar en que el grado de estrés sufrido por las plantas en R2 es lo suficientemente pequeño como para no morir, pero lo bastante grande como para limitar el crecimiento, de ahí que se aproxime a R1 en cuanto a supervivencia y a R3 en cuanto a crecimiento. El grado de estrés se refleja en los potenciales de base medidos en las plantas durante la época de crecimiento.

Peso seco

En todas las fechas de medición se producen diferencias significativas en el peso seco, entre procedencias y entre tratamientos de riego, así como para la interacción de ambos. La discriminación entre procedencias se produce tanto para el peso seco total como para los pesos secos de la parte aérea y de la raíz por separado. No obstante, la parte aérea discrimina mejor entre procedencias que la parte subterránea. Siempre se obtienen mayores crecimientos cuanto mayor es la disponibilidad de agua para las plantas, puesto que el estrés hídrico sufrido, en los regímenes de menor riego, limita en gran medida el crecimiento. En trabajos con las procedencias Marruecos y Landas de *Pinus pinaster* Ait., otros autores obtuvieron resultados similares (Lamhamedi *et al.*, 1992; Guehl *et al.*, 1994).

El orden establecido entre procedencias, en cuanto al peso seco total, no es el mismo en todos los casos: con agua abundante (R1) los valores más altos corresponden a Landas, Oria y Arenas, diferenciándose de Oña y San Leonardo. Cuando son sometidas a condiciones de estrés (R2 y R3) el orden establecido para las procedencias ibéricas, más o menos, se mantiene, mientras que Landas reduce su crecimiento en mayor medida al verse más afectadas por la falta de humedad en los momentos de mayor demanda. Esta interacción encontrada entre el origen de la semilla y el grado de estrés hídrico también se ha puesto de manifiesto en otras especies de coníferas como, por ejemplo, con *Pinus taeda* L. (Cannell *et al.*, 1978; Bongarten, Teskey, 1987). Estos últimos observaron diferencias en los crecimientos de distintas procedencias (costeras y de interior), tanto en edad adulta como en juvenil, pudiendo ser debido, entre otras cosas, al distinto grado de tolerancia a la sequía (distribución de biomasa, ajuste osmótico, conductancia estomática, etc.). Las costeras, menos adaptadas a los déficits de humedad del verano, redujeron su productividad respecto a las del interior en la medida en que aumentaba el grado de estrés hídrico.

El crecimiento en peso seco, en mayor o menor grado, tiene lugar durante todo el período vegetativo, aunque cese el crecimiento en altura. Este hecho ha sido, también, puesto en evidencia por otros autores como, por ejemplo, Cannell *et al.*, (1978) con *Pinus taeda* L.

Relación parte aérea/raíz

En ningún caso se encontraron diferencias significativas entre procedencias ni entre tratamientos de riego para la relación parte aérea/raíz en peso seco, posiblemente debido al efecto del reducido tamaño del envase donde se cultivaron las plantas. Los valores varían a lo largo del tiempo, en concordancia con los ciclos de crecimiento del tallo y de la raíz. Estas variaciones fueron menos acusadas en el régimen de mayor disponibilidad de agua (R1). La inexistencia de diferencias significativas para la relación de pesos parte aérea/raíz, indica un mismo patrón de distribución de pesos entre ambos órganos, con independencia de la procedencia, que sólo afecta al conjunto de la planta.

Los trabajos consultados de otros autores que han estudiado especies de coníferas muestran resultados, a veces, contradictorios. Ritchie *et al.*, (1992), no encontraron diferencias entre familias de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco para la relación raíz/parte aérea. Los mismo obtuvieron Guehl *et al.*, (1994) con *Pinus pinaster* Ait. Townend (1993), tampoco encontró diferencias entre tratamientos de riego en *Picea sitchensis* (Bong.) Carr., aunque sí para la relación acículas/raíz. En otros casos, el estrés hídrico indujo un aumento del peso de la raíz a expensas del tallo, como el encontrado en *Pinus taeda* L. (Bongarten, Teskey, 1987). Para este último, no se cumplió la teoría de que siempre las procedencias más áridas mostrarán valores más altos de la relación raíz/parte aérea, lo cual indica que la resistencia a la sequía puede estar basada en otros aspectos más que en la propia acumulación de fotosintatos en las raíces, ya que la sequía no es el único factor climático que influye en la distribución de la biomasa. Seiler, Johnson (1988) encontraron, en plantas de *Pinus taeda* L., que el crecimiento de la raíz se redujo más que el del tallo cuando fueron sometidas a estrés, con lo cual aumentó la relación parte aérea/raíz. Esto pudo ser debido a que los ápices radiculares entraran en un estado de dormición debido al estrés, lo que les impedía alargarse inmediatamente cuando eran regadas.

Bongarten, Teskey (1987) llegaron a la conclusión de que, aunque con humedad suficiente, la procedencia costera (más húmeda) de *Pinus taeda* L. creció más rápidamente que la del interior (más seca), como se comentó anteriormente, la distribución de biomasa fue similar, lo que demuestra que esta distribución sólo es un factor más que explica las diferencias en el crecimiento.

Parámetros del crecimiento

La tasa de crecimiento absoluto (TCA) fue mayor para el régimen de menos estrés y el comportamiento de las procedencias en uno y otro régimen de riego no coincide siempre con el ofrecido por TCR. Las diferencias entre procedencias se acusan más en las épocas de mayor estrés (R2 durante el verano), lo cual evidencia cierto desfase en la fenología de las procedencias y/o distintas respuestas a las condiciones de estrés. En este caso el ranking entre procedencias es el mismo que el presentado para el peso seco ($R^2 = 0,97$). Resultados similares se han obtenido

con *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (van den Driessche, 1992).

Las tasas de crecimiento relativo (TCR) fueron siempre más altas en el régimen de mayor disponibilidad de agua. El grado de estrés se acusa más en unas procedencias que en otras. Así, por ejemplo, las familias de procedencia Landas reducen en mayor proporción su crecimiento cuando son sometidas a estrés hídrico (en R2, TCR es el 52 p.100 de la obtenida en R1); caso distinto es el comportamiento de la procedencia de Burgos, para la cual TCR fue en R2 el 74 p.100 de la obtenida en R1. las demás procedencias ibéricas presentan valores intermedios. Se pueden citar algunos casos parecidos, como el encontrado en el estudio de cuatro clones de *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. (Townend, 1993), donde, aunque los valores fueron siempre más altos en el régimen de mayor riego, no todos los clones respondieron igual al estrés hídrico aplicado.

Sabemos que el crecimiento de las plantas está condicionado por el ambiente donde viven y por su genotipo; y se suele cumplir que especies de ambientes productivos presentan valores más altos de TCR que especies de ambientes más pobres. No obstante, las diferencias en TCR, muchas veces, son debidas a las diferencias existentes en TAN, la cual depende del balance entre la tasa fotosintética y la respiratoria (Lambers *et al.*, 1990). Nuestros experimentos revelaron una correlación positiva alta entre TAN y TCR en todos los regímenes de riego. En el tratamiento de riego R2 la procedencia de Arenas (Av.) es la que presenta una TCR más baja de entre las ibéricas, para la totalidad del período estudiado, sin embargo, es la que ofrece el mayor valor para el período septiembre-octubre. La aparente correlación entre TCR y TAN se ha observado también en otros casos (Poorter, 1990), encontrando tanto correlaciones positivas como negativas. Muchas veces las correlaciones entre RAF y TAN son negativas, y también entre TAN y la relación parte aérea/raíz (Konings, 1990). En nuestro caso, las correlaciones encontradas son positivas, excepto las obtenidas para las fechas de final del verano, lo que evidencia un comportamiento distinto entre procedencias y una adaptación a los períodos de sequía, que permite a unas procedencias seguir creciendo durante más tiempo a lo largo del verano.

Los valores bajos en el verano de SFE y RAF pueden indicar una estrategia para evitar la pérdida de agua, desarrollando menor superficie foliar a igualdad de peso seco. En octubre, para R1 la bajada es mayor que para R2 y R3. Ello indica que al disponer de agua (R1) y con temperaturas todavía suaves, al no crecer más en altura, el aumento de peso seco se expresa en la acumulación de reservas, en mayor grado que bajo condiciones de suministro de agua limitantes (R2 y R3).

Se ha sugerido que bajo condiciones limitantes, las diferencias en TCR entre poblaciones se deben principalmente a TAN, mientras que en ambientes ricos TCR se relaciona mejor con SFE. El peso seco final, normalmente, se correlaciona positivamente con TCR, y esta última, suele hacerlo con RAF y, en menor grado, con TAN. Estando RAF más relacionada con SFE que con RPF. Aunque puede suceder que en ambientes ricos, plantas con mayor RPF produzcan más, mientras que en ambientes pobres tenga más peso SFE. Generalmente, el significado ecológico de las diferencias en las tasas de crecimiento (o sus parámetros)

dentro de una población parece depender de las condiciones ambientales de un lugar específico y, es posible, que la presión de selección sobre TAN, RPF o SFE sea preferible a TCR en esas condiciones (van Andel, Biere, 1990).

Estimamos que el crecimiento de *Pinus pinaster* Ait. al término del primer año, en condiciones hídricas favorables en vivero, podría ser un criterio válido para la predicción del comportamiento futuro en campo, ya que es posible diferenciar patrones distintos de crecimiento, entre procedencias, durante el primer período vegetativo. En general, los ensayos en cámaras de cultivo tienden a ofrecer mejores resultados para el crecimiento del primer ciclo (Johnsson *et al.*, 1991; Lascoux *et al.*, 1993) que los realizados en campo, aunque no siempre ocurre en todos los casos y con todas las procedencias (Bridgwater, 1990). A pesar de la diversidad de resultados a la hora de relacionar los crecimientos en edad juvenil y adulta, generalmente, podemos decir que la altura a edades tempranas predice mejor el comportamiento futuro que otros caracteres de tipo morfológico y/o fisiológico, aunque queda por explicar gran parte de la variación encontrada en la altura total de las plantas (Greenwood, Volkaert, 1992), que se ve influenciada por todo tipo de factores ambientales, variaciones del crecimiento experimentadas en los procesos de maduración y posibles errores experimentales.

SUMMARY

Survival and growth of seedlings from five *Pinus pinaster* Ait provenances grown under different water regimes

Survival and growth parameters were measured in five *Pinus pinaster* Ait. provenances (Oria, Arenas de San Pedro, Oña, San Leonardo and Landas). Plants were grown in nursery under cover in two different growing media, during one growing season and they were submitted to three water supply regimes, R1, R2, R3, set to field capacity every 1, 2 and 3 weeks respectively. General results show significant differences for water supply regimes, as well as for provenances and growing medium. With low water supply (R3) the growing medium with higher water storage capacity allows higher survival (80 p.100) than the other (20 p.100). The lowest survival is correlated to water potential less than -2.6MPa.

Landes and Arenas provenances show the highest height growth, Oria the lowest one. A common pattern to stop growth at the end of summer may be attributed to photoperiod reduction since temperature still allows growth.

Significant differences throughout the growing season are found for seedling dry weight, mainly shoot weight, for provenances and for water supply regimes, as well as for their interaction; but water disponsibility changes the ranking of provenances.

Relative growth rate (RGR) is higher for R1. The water stress (R2, R3) has on RGR different effect among provenances and the ranking for them is not the same as for total dry weight at the end of growing period.

Net assimilation rate (NAR) and RGR are positively correlated except for the end of summer. Low values for specific leaf area (SLA) and for leaf area ratio (LAR) point out a strategy to avoid lost of water. Their decrease in autumn is higher for R1 than for R2 and R3; it is expressed in higher dry weight and subsequent higher reserves storage, since the growth height does not progress any more.

It is concluded that under favourable water disponsibility growth parameters in the first growing season, may be used as estimative criteria to predict future performance of provenances in the field.

KEY WORDS: Maritime pine
Survival
Growth analysis
Shoot/root ratio
Water stress
Early selection

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALIA R., GIL L., PARDOS J.A., 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. provenances of 5 locations in Central Spain. *Silvae Genetica*, 44 (2-3), 75-81.
- BONGARTEN B.C., TESKEY R.O., 1987. Dry weight partitioning and its relationships to productivity in loblolly pine seedlings from seven sources. *For. Sci.*, 33(3), 255-267.
- BRIDGWATER F.E., 1990. Shoot elongation patterns of loblolly pine families selected for contrasting growth potential. *For. Sci.*, 36(3), 641-656.
- CANNELL M.G.R., BRIDGWATER F.E., GREENSWOOD M.S., 1978. Seedling growth rates, water stress responses and root-shoot relationships related to eight-year volumes among families of *Pinus taeda* L. *Silvae Genetica*, 27, 237-248.
- CARTER K.K., ADAMS G.W., GREENWOOD M.S., NITSCHKE P., 1990. Early selection in jack pine. *Can. J. For. Res.*, 20, 285-291.
- DEWALD L., WHITE T.L., DURYEY M.L., 1992. Growth and phenology of seedling of four contrasting slash pine families in ten nitrogen regimes. *Tree Physiol.*, 11, 255-269.
- GIL L., GORDO J., ALIA R., PARDOS J.A., 1990. *Pinus pinaster* Aiton en el paisaje vegetal de la Península Ibérica. *Ecología, Fuera de Serie* Nº 1, 469-495.
- GREENWOOD M.S., VOLKAERT H.A., 1992. Morphophysiological traits as markers for the early selection of conifer genetic families. *Can. J. For. Res.*, 22, 1001-1008.
- GUEHL J.M., PICON C., AUSSENAC G., GROSS P., 1994. Interactive effects of elevated CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Physiol.*, 14, 704-724.
- JOHNSEN K.H., 1993. Growth and ecophysiological responses of black spruce seedlings to elevated CO₂ under varied water and nutrient additions. *Can. J. For. Res.*, 23, 1033-1042.
- JONSSON A., DORMLING I., ERIKSSON G., NORELL L., STENER L.G., 1991. Retrospective early tests for growth in *Pinus sylvestris*. *For. Tree Improv.*, 23, 115-122.
- KONINGS H., 1990. Physiological and morphological differences between plants with a high NAR or a high LAR as related to environmental conditions. In: Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. Ed. Lambers et al., SPB Academic publishing bv, The Hague, The Netherlands. pp. 101-124.
- KRAMER P.J., 1983. Water relations of plants. Ed. Academic Press, inc. Orlando. USA. 480 pp.
- KRAUS E., WILSON M.J., ROBSON M.J., PILBEAM C.J., 1990. Respiration: correlation with growth rate and its quantitative significance for the net assimilation rate and biomass production. In: Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. Ed. Lambers et al., SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands. pp. 187-198.
- KREMER A., ROUSSEL G., 1982. Composantes de la croissance en hauteur chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). *Ann. Sci. For.*, 39(1), 77-98.
- KREMER A., ROUSSEL G., 1986. Décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Variabilité géographique des composantes morphogénétiques et phénologiques. *Ann. Sci. For.*, 43(3), 15-34.
- LAMBERS H., CAMBRIDGE M.L., KONINGS H., PONS T.L., 1990. Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. Ed. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands. 363 pp.
- LAMBETH C.C., VAN BUIJTENEN J.P., DUKE S.D., McCULLOUGH R.B., 1983. Early selection is effective in 20-year-old genetic tests of loblolly pine. *Silvae Genet.*, 32, 210-215.
- LAMHAMEDI M.S., BERNIER P.Y., FORTIN J.A., 1992. Growth, nutrition and response to water stress of *Pinus pinaster* inoculated with ten dikaryotic strains of *Pisolithus* sp. *Tree Physiol.*, 10, 153-167.

- LASCOUX D.M., KREMER A., DORMLING I., 1993. Growth and phenology of 1-year-old maritime pine (*Pinus pinaster*) seedlings under continuous light: implications for early selection. *Can. J. For. Res.*, 23, 1325-1336.
- LOWE W.J., VAN BUIJTENEN J.P., 1989. The incorporation of early testing procedures into an operational tree improvement program. *Silvae Genet.*, 38, 243-250.
- NAMKOONG G., CONKLE M.T., 1976. Time trends in genetic control over height growth in ponderosa pine. *For. Sci.*, 22, 2-12.
- NGUYEN A., LAMANT A., 1989. Variation in growth and osmotic regulation of roots of water stressed maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) provenances. *Tree Physiol.*, 5, 123-133.
- PHARIS R.P., YEH F.C., DANCİK B.P., 1991. Superior growth potential in trees: What is its basis, and can it be tested for at an early age?. *Can. J. For. Res.*, 21, 368-374.
- PHARIS R.P., ROSS S.D., 1986. Flowering of Pinaceae family conifer with gibberellin A₂₀ mixture: how to accomplish it, mechanisms and integrations with progeny testing. In: Proceeding, conifer tree seed in the Inland Mountain West. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. INT-203. pp. 171-179.
- POORTER H., 1990. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. Ed. Lambers et al., SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands. pp. 45-68.
- RITCHIE G.A., TANAKA Y., DUKE S.D., 1992. Physiology and morphology of Douglas-fir rooted cutting compared to seedlings and transplants. *Tree Physiol.*, 10, 179-194.
- SANDS R., KRIEDEMANN P.E., COTTERILL P.P., 1984. Water relations and photosynthesis in three families of radiata pine seedlings known to differ in their response to weed control. *For. Ecol. Manage.*, 9, 173-184.
- SEILER J.R., JOHNSON J.D., 1988. Physiological and morphological responses of three half-sib families of loblolly pine to water-stress conditioning. *For. Sci.*, 34(2), 487-495.
- TOWNEND J., 1993. Effects of elevated carbon dioxide and drought on the growth and physiology of clonal sitka spruce plants (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). *Tree Physiol.*, 13, 389-399.
- VAN ANDEL J., BIERE A., 1990. Ecological significance of variability in growth rate and plant productivity. In: Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. Ed. Lambers et al., SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands. pp. 257-268.
- VAN DEN DRIESSCHE R., 1992. Absolute and relative growth of Douglas-fir seedlings of different sizes. *Tree Physiol.*, 10, 141-152.
- WAXLER M.S., VAN BUIJTENEN J.P., 1981. Early genetic evaluation of loblolly pine. *Can. J. For. Res.*, 11, 351-355.
- WILLIAMS C.G., 1987. The influence of shoot ontogeny on juvenile-mature correlations in loblolly pine. *For. Sci.*, 33, 411-422.
- WILLIAMS D.J., DANCİK B., PHARIS R.P., 1987. Early progeny testing and evaluation of controlled crosses of black spruce. *Can. J. For. Res.*, 17, 1442-1450.