

Biomass and growth of *Pinus cembroides* Zucc. and *Pinus orizabensis* D. K. Bailey & Hawksworth in response to water deficit

Biomasa y crecimiento de *Pinus cembroides* Zucc. y *Pinus orizabensis* D. K. Bailey & Hawksworth en respuesta al déficit hídrico

Sergio Alva-Rodríguez; Javier López-Upton*; J. Jesús Vargas-Hernández; Lucero del Mar Ruiz-Posadas

Colegio de Postgraduados, Postgrado en Ciencia Forestales. km 36.5 carretera México-Texcoco. C. P. 56230. Montecillo, Texcoco, Estado de México.

*Corresponding author: uptonj@colpos.mx; jlopezupton@gmail.com, tel.: +52 595 108 9668.

Abstract

Introduction: Selection of plants not adapted to the environment and low water availability are factors that limit the success of reforestation.

Objective: To determine drought resistance in plants from three provenances of *Pinus cembroides* Zucc. and three of *P. orizabensis* D. K. Bailey and Hawksworth.

Materials and methods: An irrigation experiment (38 to 45 % moisture) and a drought experiment (30 to 36 % moisture) were established for 11 months, starting with 16-month-old plants. A split-plot experimental design consisting of two moisture environments (irrigation and drought) with replicates (four blocks) nested within them was used; in each block six populations (three per species) with 10 plants per experimental unit were evaluated.

Results and discussion: The biomass in different parts of the plants was 24 to 51 % lower in drought. *Pinus cembroides* had greater growth in height, stem base diameter and stem and root biomass in irrigation, and greater growth in diameter and biomass of branches and root in drought than *P. orizabensis*. The aerial/root biomass ratio was higher in *P. orizabensis*, which increased by 34 % in drought. In *P. cembroides*, roots and growth were bigger in seedlings from the most arid provenance. In *P. orizabensis*, the provenance with the best performance in both environments was the one from the highest elevation.

Conclusion: *Pinus cembroides* showed greater growth and drought resistance than *P. orizabensis*. There are differences among provenances within each species in restrictive and non-limited moisture conditions.

Keywords: pinyon pines; species provenance; species selection; drought.

Resumen

Introducción: La selección de plantas no adaptadas al ambiente y la baja disponibilidad de agua son factores que limitan el éxito de las reforestaciones.

Objetivo: Determinar la resistencia a la sequía en plantas de tres procedencias de *Pinus cembroides* Zucc. y tres de *P. orizabensis* D. K. Bailey y Hawksworth.

Materiales y métodos: Se estableció un experimento de riego (38 a 45 % de humedad) y sequía (30 a 36 % de humedad) por 11 meses, iniciando con plantas de 16 meses de edad. El diseño experimental fue parcelas divididas: dos ambientes de humedad (riego y sequía) con repeticiones (cuatro bloques) anidadas dentro de ellos; en cada bloque se evaluaron seis poblaciones (tres por especie) con 10 plantas por unidad experimental.

Resultados y discusión: La biomasa de diversas partes de las plantas fue 24 a 51 % menor en la sequía. *Pinus cembroides* presentó mayor crecimiento en altura, diámetro de la base del tallo y biomasa de tallo y raíz en riego, y mayor crecimiento en diámetro y biomasa de ramas y raíz en sequía que *P. orizabensis*. La relación biomasa aérea/radical fue mayor en *P. orizabensis*, la cual aumentó 34 % en sequía. En *P. cembroides*, el sistema radical y el crecimiento fueron mayores en plántulas procedentes de la población más árida. En *P. orizabensis*, la procedencia con mejor desempeño en ambos ambientes fue la de mayor elevación.

Palabras clave: piñoneros; procedencia; selección de especies; sequía.

Conclusión: *Pinus cembroides* mostró mayor crecimiento y resistencia a la sequía que *P. orizabensis*. Hay diferencias entre procedencias dentro de cada especie en condiciones de humedad restrictivas y en las no limitadas.

Introduction

Artificial forest repopulations in Mexico have low productivity and survival, which is less than 50 % after one year of establishment and decreases in subsequent years (Vargas & Venegas, 2012). Selection of plants not adapted to the environment and low water availability are important factors that limit the success of reforestation (Burney et al., 2015).

Vegetation establishment is subject to plant quality, environmental conditions and site preparation, but water availability is the most limiting factor (Burney et al., 2015). Plants use mechanisms to adapt to a water deficit that differ between species and among their geographical provenances; for example, those belonging to arid sites show greater water-use efficiency (Cregg, Olivas-García, & Hennessey, 2000). These adaptations make it possible to select species or provenances with greater survival ability in dry areas or with changes in soil moisture (Martínez-Trinidad, Vargas-Hernández, López-Upton, & Muñoz-Orozco, 2002).

Pinus cembroides Zucc. and *P. orizabensis* D. K. Bailey and Hawksworth (Bailey & Hawksworth, 1992; Luna-Cavazos, Romero-Manzanares, & García-Moya, 2008) are two pine species that inhabit semi-arid areas of Mexico. Both present a pink edible embryo that provides food and economic benefits to their owners (Hernández, Islas, & Guerra, 2011; Perry, 1991). *Pinus cembroides* is the most widely distributed Mexican pinyon pine, ranging from the southern U.S. to Querétaro, Hidalgo and northwest Veracruz, at an elevation of 1700 to 2400 m (Bailey & Hawksworth, 1992; Perry, 1991). *Pinus orizabensis* is endemic to the states of Puebla, Tlaxcala and central-western Veracruz, below 20° North latitude; it is part of the transition vegetation between temperate forests and xerophilous scrub (Granados, Granados, & Sánchez, 2015; Perry, 1991) and inhabits heights from 2300 to 2700 m (Bailey & Hawksworth, 1992). Both species are affected by overgrazing, mainly by goats, overexploitation in the pine nut harvest and the expansion of the agricultural frontier.

The two species are very similar, although Bailey and Hawksworth (1992) point out differences in mature trees, and Hernández-Anguiano, López-Upton, Ramírez-Herrera, and Romero-Manzanares (2018) distinguish them at the seedling level. However, being physically separated causes confusion and they are collected indistinctly for reforestation programs. By establishing reforestation with the wrong species or provenance, the natural distribution, development and survival of the plants are altered due to adaptive differences, for example, to water deficit (Espinoza, Magni, Santelices, Ivković, & Cabrera, 2016).

The species are not sympatric, since they have differences in their elevation intervals (Bailey, 1983;

Introducción

Las repoblaciones forestales artificiales en México presentan baja productividad y supervivencia, la cual es menor de 50 % después de un año de establecidas y descende en años posteriores (Vargas & Venegas, 2012). La selección de plantas no adaptadas al ambiente y la baja disponibilidad de agua son factores importantes que limitan el éxito de las reforestaciones (Burney et al., 2015).

El establecimiento de la vegetación está sujeta a la calidad de la planta, las condiciones ambientales y la preparación del sitio, pero la disposición de agua es el factor más limitante (Burney et al., 2015). Las plantas utilizan mecanismos de adaptación al déficit hídrico que difieren entre especies y entre sus procedencias geográficas; por ejemplo, las que pertenecen a sitios áridos muestran mayor eficiencia en el uso del agua (Cregg, Olivas-García, & Hennessey, 2000). Estas adaptaciones hacen posible la selección de especies o procedencias con mayor capacidad de supervivencia en zonas secas o con cambios de humedad edáfica (Martínez-Trinidad, Vargas-Hernández, López-Upton, & Muñoz-Orozco, 2002).

Pinus cembroides Zucc. y *P. orizabensis* D. K. Bailey y Hawksworth (Bailey & Hawksworth, 1992; Luna-Cavazos, Romero-Manzanares, & García-Moya, 2008) son dos especies de pino que habitan zonas semiáridas de México. Ambas presentan un embrión comestible de color rosa que aporta beneficios alimenticios y económicos a sus poseedores (Hernández, Islas, & Guerra, 2011; Perry, 1991). *Pinus cembroides* es el piñonero mexicano de mayor distribución; desde el sur de EE. UU. hasta Querétaro, Hidalgo y el noroeste de Veracruz, a una altitud de 1700 a 2400 m (Bailey & Hawksworth, 1992; Perry, 1991). *Pinus orizabensis* es endémica de los estados de Puebla, Tlaxcala y el centro-oeste de Veracruz, debajo de los 20° de latitud norte; forma parte de la vegetación de transición entre los bosques templados y el matorral xerófilo (Granados, Granados, & Sánchez, 2015; Perry, 1991) y habita en alturas de 2300 a 2700 m (Bailey & Hawksworth, 1992). Ambas especies son afectadas por el sobrepastoreo, principalmente el caprino, la sobreexplotación en la cosecha del piñón y la expansión de la frontera agrícola.

Las dos especies son muy parecidas, aunque Bailey y Hawksworth (1992) señalan diferencias en árboles maduros, y Hernández-Anguiano, López-Upton, Ramírez-Herrera, y Romero-Manzanares (2018) las distinguen a nivel de plántulas. No obstante, al estar separadas físicamente ocasionan confusión y son recolectadas indistintamente para los programas de reforestación. Al establecer reforestaciones con la especie o la procedencia incorrecta, se alteran la distribución natural, y el desarrollo y supervivencia de las plantas debido a las diferencias adaptativas; por

Bailey & Hawksworth, 1992), which suggests adaptive differences between them. In this context, the objective of the present study was to determine drought resistance in seedlings of three provenances of *P. cembroides* and three of *P. orizabensis*, through growth in height, diameter and aerial and root biomass production as a response to water deficit.

Materials and methods

The germplasm was obtained in natural *P. cembroides* and *P. orizabensis* stands in 2014 and 2015. Cones were collected from 15 vigorous, healthy trees per population, located at a distance of more than 50 m between them. The seed was sown on January 15, 2016 in 330 cm³ plastic tubes. The substrate was made from composted pine bark, sawdust and perlite at a ratio of 1:1:1, to which slow-release fertilizer (7 kg·m⁻³; Nutricote® 17-7-12) was added. The plants were kept in normal irrigation for 16 months. The irrigation-drought experiment began on May 30, 2017 with six provenances, three of each species (Figure 1), in the *Colegio de Postgraduados*' Postgraduate Forest Sciences greenhouse (19° 27' 38.25" N and 98° 54' 23.91" W, at 2240 m) in Texcoco, State of Mexico, Mexico. During the experiment, the average temperature was 16.5 °C.

The location of the provenances was obtained with a Garmin® Etrex 10 Datum WGS84 geopositioner, and the average annual temperature and precipitation were obtained with the ANUSPLIN software (Sáenz-Romero, 2011) (Table 1).

ejemplo, al déficit hídrico (Espinoza, Magni, Santelices, Ivković, & Cabrera, 2016).

Las especies no son simpátricas, ya que tienen diferencias en sus intervalos de elevación (Bailey, 1983; Bailey & Hawksworth, 1992), lo cual sugiere diferencias adaptativas entre ellas. En tal contexto, el objetivo del presente estudio fue determinar la resistencia a la sequía en plántulas de tres procedencias de *P. cembroides* y tres de *P. orizabensis*, a través del crecimiento en altura y en diámetro y la producción de biomasa aérea y radicular como respuesta al déficit hídrico.

Materiales y métodos

El germoplasma se obtuvo en rodales naturales de *P. cembroides* y *P. orizabensis* en los años 2014 y 2015. Se recolectaron conos de 15 árboles vigorosos y sanos por población, ubicados a una distancia mayor de 50 m entre ellos. La semilla se sembró el 15 de enero del 2016 en tubetes de plástico de 330 cm³. El sustrato se hizo a base de corteza de pino composteada, aserrín y perlita en proporción 1:1:1, al cual se le agregó fertilizante de liberación lenta (7 kg·m⁻³; Nutricote® 17-7-12). Las plantas se mantuvieron en riego normal por 16 meses. El experimento de riego-sequía inició el 30 de mayo del 2017 con seis procedencias, tres de cada especie (Figura 1), en el invernadero del Postgrado en Ciencias Forestales del Colegio de Postgraduados (19° 27' 38.25" LN y 98° 54' 23.91" LO, a 2240 m de altitud) en Texcoco, Estado de México. Durante el experimento, la temperatura media fue de 16.5 °C.



Figure 1. Location of the provenances of *Pinus cembroides* and *P. orizabensis* used in this study.

Figura 1. Localización de las procedencias de *Pinus cembroides* y *P. orizabensis* empleadas en el presente estudio.

Table 1. Location and characteristics of the provenances of *Pinus cembroides* and *P. orizabensis* included in this study.**Cuadro 1. Ubicación y características de las procedencias de *Pinus cembroides* y *P. orizabensis* incluidas en el presente estudio.**

Provenances/ Procedencias	N latitude/ Latitud N	W longitude/ Longitud O	Elevation (m) / Elevación (m)	Temperature (°C) / Temperatura (°C)	Precipitation (mm) / Precipitación (mm)
<i>Pinus cembroides</i>					
El Carrizal, Colón, Querétaro	20° 52' 40"	100° 05' 07"	2 159	16.0	626
La Laja, Cadereyta, Querétaro	20° 48' 44"	99° 38' 19"	2 831	14.2	890
La Florida, Santiago de Anaya, Hidalgo	20° 28' 36"	98° 59' 02"	2 002	17.3	511
<i>Pinus orizabensis</i>					
Tepeyahualco, Tepeyahualco, Puebla	19° 30' 26"	97° 30' 26"	2 417	13.8	491
Rancho Domínguez, El Carmen, Tlaxcala	19° 24' 01"	97° 42' 44"	2 671	13.1	565
Las Cuevas, Alzayanca, Tlaxcala	19° 22' 44"	97° 43' 02"	2 479	14.0	573

In each population, the plants were selected in such a way that they had a homogeneous size (Martíñón-Martínez, Vargas-Hernández, López-Upton, Gómez-Guerrero, & Vaquera-Huerta, 2010). They were transplanted into 10 cm diameter and 100 cm long PVC pipes in order not to limit root growth. The substrate was made up of composted sawdust and tepezil (pumice) waste material at a 1:1 ratio; the mixture was previously sterilized at 90 °C for 5 hours. No fertilizer was added to the substrate to avoid interaction with stress tolerance (Villar-Salvador, Peñuelas, & Jacobs, 2013). The substrate pH was 6.6, electrical conductivity was 1.5 dS·m⁻¹, organic matter content 14.4 %, nitrogen 0.13 %, phosphorus 0.01 mg·kg⁻¹, sodium 0.08 cmol(+)·kg⁻¹ and potassium 0.15 cmol(+)·kg⁻¹.

A split-plot experimental design consisting of two moisture environments (irrigation and drought) with replicates (blocks) nested within them was used; in each block, the six provenances (three per species) with 10 plants per experimental unit were assessed. In total there were 240 plants per moisture environment. Another 136 tubes with plants were placed as an experimental barrier. To define the moisture levels to be evaluated, the field capacity (0.03 MPa) and the permanent wilting point (1.5 MPa) were determined. The irrigation timing was determined using the gravimetric method. In the irrigation condition, the moisture level was kept between 38 to 45 %, while in the drought condition it fluctuated from 30 to 36 %. The water was replenished when the

La ubicación de las procedencias se obtuvo con un geoposicionador Garmin® Etrex 10 Datum WGS84, y la temperatura y precipitación media anual se obtuvieron con el *software* ANUSPLIN (Sáenz-Romero, 2011) (Cuadro 1).

En cada población, las plantas se seleccionaron de tal forma que tuvieran un tamaño homogéneo (Martíñón-Martínez, Vargas-Hernández, López-Upton, Gómez-Guerrero, & Vaquera-Huerta, 2010). Estas se trasplantaron a tubos de PVC de 10 cm de diámetro y 100 cm de longitud, con el fin de no limitar el crecimiento de la raíz. El sustrato se conformó de material de desecho de aserrío composteado y tepezil (piedra pumita o pómez) en proporción 1:1; la mezcla se esterilizó previamente a 90 °C por 5 h. Al sustrato no se le añadió fertilizante para evitar interacción con la tolerancia al estrés (Villar-Salvador, Peñuelas, & Jacobs, 2013). El pH del sustrato fue 6.6, la conductividad eléctrica de 1.5 dS·m⁻¹, el contenido de materia orgánica de 14.4 %, nitrógeno de 0.13 %, fósforo de 0.01 mg·kg⁻¹, sodio de 0.08 cmol(+)·kg⁻¹ y potasio de 0.15 cmol(+)·kg⁻¹.

Se utilizó un diseño experimental en parcelas divididas: dos ambientes de humedad (riego y sequía) con las repeticiones (bloques) anidadas dentro de ellos; en cada bloque se evaluaron las seis procedencias (tres por especie) con 10 plantas por unidad experimental. En total se tuvieron 240 plantas por ambiente de

minimum moisture allowed for each treatment was reached, a condition that remained for 11 months.

Variables evaluated

At the beginning (16-month-old plant) and end of the experiment (27-month-old plant), height, diameter and presence or absence of secondary leaves were determined. In addition, the number of branches was counted and the initial root length was measured using a graduated ruler (mm) and a Mitutoyo digital vernier caliper (approximation in mm). The difference between the initial and final values of the growth variables was considered as the increase in each of them. The percentage of secondary leaves was calculated with the proportion of plants with secondary leaves and an average value per plot was used. Likewise, at the beginning and end of the experiment, 40 plants of each provenance and treatment were sampled, separating the aerial part (stem, leaves and branches) and the root to determine the respective biomass. The root system was carefully washed; subsequently, the aerial part and the root were separately deposited in paper bags and placed in a drying oven at 70 °C until constant weight. The needles of the twigs were separated from the aerial part and weighed separately on an analytical balance.

Statistical analysis

A joint analysis of variance of the two moisture conditions was performed with the SAS version 9.0 (Statistical Analysis System [SAS Institute Inc.], 2003) MIXED procedure. For the variables in which the individual data per plant were used, the following linear model that corresponds to a split-plot experimental design was used:

$$Y_{ijklm} = \mu + S_i + B_{j(i)} + E_k + SE_{ik} + BE_{j(i)k} + P_{l(k)} + SP_{il(k)} + BP_{j(i)l(k)} + e_{ijklm}$$

where,

Y_{ijklm} = value observed in the m^{th} individual of the l^{th} provenance within the k^{th} species, in the j^{th} block nested in the i^{th} moisture environment

μ = population mean

S_i = fixed effect of the i^{th} drought level

$B_{j(i)}$ = random effect of nested block on drought level
 $\sim \text{NID}(0, \sigma_{B(S)}^2)$

E_k = fixed effect of the k^{th} species

SE_{ik} = fixed effect of drought level interaction by species

$BE_{j(i)k}$ = random effect of block-by-species interaction
 $\sim \text{NID}(0, \sigma_{BE}^2)$

humedad. Se colocaron otros 136 tubos con plantas como bordo experimental. Para definir los niveles de humedad a evaluar se determinaron la capacidad de campo (0.03 MPa) y el punto de marchitez permanente (1.5 MPa). El momento oportuno de riego se determinó con el método gravimétrico. En la condición de riego, la humedad se mantuvo de 38 a 45 % de humedad, mientras que en sequía fluctuó de 30 a 36 %. El agua se repuso cuando se alcanzó el mínimo de humedad permitido para cada tratamiento, condición que permaneció por 11 meses.

Variables evaluadas

Al inicio (16 meses de la planta) y final del experimento (27 meses de edad de la planta) se determinó la altura, el diámetro y la presencia o ausencia de hojas secundarias. Además, se contabilizó el número de ramas y se midió la longitud inicial de la raíz utilizando una regla graduada (mm) y un vernier digital marca Mitutoyo (aproximación en mm). La diferencia entre los valores iniciales y finales de las variables de crecimiento se consideró como el incremento en cada una de estas. El porcentaje de hojas secundarias se calculó con la proporción de plantas con hojas secundarias y se utilizó un valor promedio por parcela. Igualmente, al inicio y final del experimento se muestrearon 40 plantas de cada procedencia y tratamiento, separando la parte aérea (tallo, hojas y ramas) y la raíz, para determinar la biomasa. El sistema radical se lavó cuidadosamente; posteriormente, la parte aérea y la raíz se depositaron por separado en bolsas de papel y se colocaron en una estufa de secado a 70 °C hasta alcanzar peso constante. De la parte aérea se separaron las acículas de las ramillas y se pesaron por separado en una balanza analítica.

Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza en conjunto de las dos condiciones de humedad con el procedimiento MIXED de SAS versión 9.0 (Statistical Analysis System [SAS Institute Inc.], 2003). Para las variables en las que se usaron los datos individuales por planta se utilizó el siguiente modelo lineal, que corresponde a un diseño experimental en parcelas divididas:

$$Y_{ijklm} = \mu + S_i + B_{j(i)} + E_k + SE_{ik} + BE_{j(i)k} + P_{l(k)} + SP_{il(k)} + BP_{j(i)l(k)} + e_{ijklm}$$

donde,

Y_{ijklm} = valor observado en el m -ésimo individuo de la l -ésima procedencia dentro de la k -ésima especie, en el j -ésimo bloque anidado en el i -ésimo ambiente de humedad

μ = media poblacional

S_i = efecto fijo del i -ésimo nivel de sequía

$P_{l(k)}$ = fixed effect of the l^{th} provenance within the k^{th} species
 $SP_{il(k)}$ = fixed effect of the drought level interaction by provenance within species
 $BP_{j(i)l(k)}$ = random effect of the nested block interaction on the drought level by provenance within species $\sim \text{NID}(0, \sigma_{BP}^2)$
 e_{ijklm} = sampling error within plots $\sim \text{NID}(0, \sigma_e^2)$; i = irrigation and drought; $j = 1, 2, 3$ and 4 blocks; $k = P. cembroides$ and $P. orizabensis$; $l = 1, 2$ and 3 provenances per species; $m = 1, \dots, 10$ plants per plot.

A similar reduced model (i. e., not including sampling error within plots) was used for the percentage of secondary leaves, as the values were obtained per plot.

Mean separation was done by direct comparisons between pairs of means with the SAS (2003) MIXED procedure; a $P < 0.05$ significance level was considered in all analyses.

Results and discussion

Response of morphological variables to water deficit

The variables increase in height and diameter, root length and number of branches showed significant differences ($P = 0.0001$) between the irrigation and drought treatments (Table 2). At species level, only significant differences ($P < 0.05$) were found in the increase in diameter and number of branches. At provenance level, there were significant differences ($P < 0.05$) in the increase in height and diameter, root length and percentage of plants with secondary leaves. The interaction of moisture levels with species was not significant ($P > 0.05$) except in the percentage of secondary leaves. On the other hand, the treatment*provenance interaction had a significant effect ($P < 0.001$) only on the height and diameter variables.

Drought treatment negatively influenced plant growth; the variables increase in height, diameter, root length and total number of branches were lower by 20, 46, 30 and 31 %, respectively, compared to the normal irrigation control (Table 3). The increase in height was less affected, probably because a drought was applied in summer and autumn, which would affect the following year's shoots but not those measured in 2018 (Dobbertin et al., 2010; Michelot, Brénda, Damesin, & Dufrière, 2012).

With respect to the irrigation plants, the variables increase in height and diameter, root length and number of branches of *P. cembroides* in drought were

$B_{j(i)}$ = efecto aleatorio de bloque anidado en el nivel de sequía $\sim \text{NID}(0, \sigma_{B(S)}^2)$

E_k = efecto fijo de la k -ésima especie

SE_{ik} = efecto fijo de la interacción del nivel de sequía por especie

$BE_{j(i)k}$ = efecto aleatorio de la interacción bloque por especie $\sim \text{NID}(0, \sigma_{BE}^2)$

$P_{l(k)}$ = efecto fijo de la l -ésima procedencia dentro de la k -ésima especie

$SP_{il(k)}$ = efecto fijo de la interacción nivel de sequía por procedencia dentro de especie

$BP_{j(i)l(k)}$ = efecto aleatorio de la interacción bloque anidado en el nivel de sequía por procedencia dentro de especie $\sim \text{NID}(0, \sigma_{BP}^2)$

e_{ijklm} = error de muestreo dentro de parcelas $\sim \text{NID}(0, \sigma_e^2)$; i = riego y sequía; $j = 1, 2, 3$ y 4 bloques; $k = P. cembroides$ y $P. orizabensis$; $l = 1, 2$ y 3 procedencias por especie; $m = 1, \dots, 10$ plantas por parcela.

Un modelo similar reducido (i. e., sin incluir el error de muestreo dentro de las parcelas) se utilizó para el porcentaje de hojas secundarias, ya que los valores se obtuvieron por parcela.

La separación de medias se hizo mediante comparaciones directas entre pares de medias con el procedimiento MIXED de SAS (2003); en todos los análisis se consideró un nivel de significancia de $P < 0.05$.

Resultados y discusión

Respuesta de las variables morfológicas ante el déficit hídrico

Las variables incremento en altura y en diámetro, la longitud de raíz y el número de ramas mostraron diferencias significativas ($P = 0.0001$) entre los tratamientos de riego y sequía (Cuadro 2). A nivel de especies solo se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) en el incremento en diámetro y en el número de ramas. A nivel de procedencias hubo diferencias significativas ($P < 0.05$) en el incremento en altura y diámetro, longitud de raíz y porcentaje de plantas con hojas secundarias. La interacción de los niveles de humedad con especie resultó no significativa ($P > 0.05$) salvo en el porcentaje de hojas secundarias. Por otra parte, la interacción tratamiento*procedencia tuvo efecto significativo ($P < 0.001$) solo en las variables altura y diámetro.

Table 2. Significance values of the analysis of variance of the morphological variables of three provenances of *Pinus cembroides* and three of *P. orizabensis* at two moisture levels (drought and irrigation).**Cuadro 2. Valores de significancia del análisis de varianza de las variables morfológicas de tres procedencias de *Pinus cembroides* y tres procedencias de *P. orizabensis* en dos niveles de humedad (sequía y riego).**

Source of variation/ Fuente de variación	Increase in height (cm)/ Incremento en altura (cm)	Increase in diameter (mm)/ Incremento en diámetro (mm)	Number of branches/ Número de ramas	Root length (cm)/ Longitud de raíz (cm)	Plants with secondary leaves (%)/ Plantas con hojas secundarias (%)
Treatment/Tratamiento	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	ns
Species/Especie	ns	0.0001	0.0079	ns	ns
Treatment*species/ Tratamiento*especie	ns	ns	ns	ns	0.0322
Provenance (species)/ Procedencia (especie)	0.0001	0.0001	ns	0.0001	0.0435
Treatment*provenance (species)/ Tratamiento*procedencia (especie)	0.0002	0.0001	ns	ns	ns

ns = not significant ($P > 0.05$)ns = no significativo ($P > 0.05$)**Table 3. Growth variables of *Pinus cembroides* and *P. orizabensis* by moisture level (treatment).****Cuadro 3. Variables de crecimiento de *Pinus cembroides* y *P. orizabensis* por nivel de humedad (tratamiento).**

Treatment/ Species/ Tratamiento / Especie	Increase in height (cm)/ Incremento en altura (cm)	Increase in diameter (mm)/ Incremento de diámetro (mm)	Root length (cm)/ Longitud de raíz (cm)	Number of branches/ Número de ramas	Plants with secondary leaves (%)/ Plantas con hojas secundarias (%)
Irrigation/Riego	19.5 ± 0.55 a	5.5 ± 0.07 a	96.12 ± 1.81 a	10.0 ± 0.3 a	72.8 ± 2.6 a
Drought/Sequía	13.8 ± 0.55 b	3.0 ± 0.07 b	67.05 ± 1.81 b	6.9 ± 0.3 b	68.2 ± 2.6 a
Irrigation					
<i>P. cembroides</i>	20.58 ± 0.73 a	5.89 ± 0.11 a	96.08 ± 2.49 a	10.49 ± 0.48 a	79.5 ± 3.7 a
<i>P. orizabensis</i>	18.42 ± 0.73 b	5.22 ± 0.11 b	96.15 ± 2.49 a	9.66 ± 0.48 a	66.1 ± 3.7 b
Drought/Sequía					
<i>P. cembroides</i>	13.86 ± 0.73 a	3.26 ± 0.11 a	67.81 ± 2.49 a	8.04 ± 0.48 a	65.9 ± 3.7 a
<i>P. orizabensis</i>	13.82 ± 0.73 a	2.76 ± 0.11 b	66.30 ± 2.49 a	5.79 ± 0.48 b	70.5 ± 3.7 a

± standard error of the mean. Average values followed by different letters are different from each other ($P = 0.05$) by direct comparisons between pairs of means (PROC MIXED).± error estándar de la media. Valores promedio seguidos de letras distintas son diferentes entre sí ($P = 0.05$) por comparaciones directas entre pares de medias (PROC MIXED).

smaller by 33, 45, 30 and 23 %, respectively, while in *P. orizabensis* these same variables were smaller by 25, 47, 31 and 40 %, respectively (Table 3). Diameter growth was greater in *P. cembroides* in both treatments. This species had greater growth in irrigation, but also had a greater reduction in height due to drought effects than *P. orizabensis*, although in the latter, the negative effect on the number of branches was greater. These growth reductions occur due to the decline in photosynthesis (Matías & Jump, 2012).

El tratamiento de sequía influyó negativamente en el crecimiento de las plantas; las variables incremento de altura, diámetro, longitud de raíz y número total de ramas fueron menores en 20, 46, 30 y 31 %, respectivamente, en comparación con el testigo de riego normal (Cuadro 3). El incremento en altura fue menos afectado, debido probablemente a que se aplicó una sequía en verano y otoño, la cual afectaría los brotes del año siguiente pero no los medidos en el 2018 (Dobbertin et al., 2010; Michelot, Brénda, Damesin, & Dufrêne, 2012).

Growth variables showed significant differences ($P < 0.05$) among provenances in each treatment (Table 4).

Con respecto a las plantas de riego, las variables incremento en altura y diámetro, longitud de raíz

Table 4. Increase in height, diameter and root length of *Pinus cembroides* and *P. orizabensis* provenances in irrigation and drought.**Cuadro 4. Incremento en altura, diámetro y largo de raíz de las procedencias de *Pinus cembroides* y *P. orizabensis* en riego y sequía.**

Species/ Especies	Provenance/ Procedencia	Increases/Incrementos					
		Height (cm)/Altura		Diameter (mm)/Diámetro		Root length (cm)/ Longitud de raíz	
		Irrigation/ Riego	Drought/ Sequía	Irrigation/ Riego	Drought/ Sequía	Irrigation/ Riego	Drought/ Sequía
<i>P. cembroides</i>	Santiago de Anaya	24.3 ± 1.3 a	15.96 ± 1.26 a	6.23 ± 0.19 a	3.61 ± 0.19 a	99.5 ± 3.1 a	77.7 ± 3.1 a
	Cadereyta	20.7 ± 1.3 b	13.31 ± 1.26 b	5.78 ± 0.19 b	2.96 ± 0.19 b	95.8 ± 3.1 ab	66.4 ± 3.1 bc
	Colón	16.8 ± 1.3 c	12.31 ± 1.26 b	5.68 ± 0.19 b	3.20 ± 0.19 b	92.9 ± 3.1 b	59.3 ± 3.1 d
<i>P. orizabensis</i>	Tepeyahualco	14.7 ± 1.3 c	13.89 ± 1.26 ab	4.70 ± 0.19 c	2.47 ± 0.19 c	92.4 ± 3.1 b	65.0 ± 3.1 bc
	El Carmen	23.5 ± 1.3 a	14.44 ± 1.26 ab	6.16 ± 0.19 a	3.06 ± 0.19 b	100.1 ± 3.1 a	70.6 ± 3.1 b
	Altzayanca	17.1 ± 1.3 c	13.14 ± 1.26 b	4.80 ± 0.19 c	2.74 ± 0.19 c	95.9 ± 3.1 ab	63.3 ± 3.1 c

± standard error of the mean. Average values followed by different letters are different from each other ($P = 0.05$) by direct comparisons between pairs of means (PROC MIXED).

± error estándar de la media. Valores promedio seguidos de letras distintas son diferentes entre sí ($P = 0.05$) por comparaciones directas entre pares de medias (PROC MIXED).

The ones with the highest growth in irrigation and drought were from Santiago de Anaya (the one with the highest dryness of *P. cembroides*) and El Carmen (the one with the highest elevation of *P. orizabensis*). Likewise, the sources of greatest increase in diameter in irrigation were Santiago de Anaya and El Carmen, while in drought conditions it was Santiago de Anaya. Regarding root length, growth in drought was mainly limited in Colón (36 %), compared to irrigation, while Santiago de Anaya was the least affected provenance (22 %).

The limitation of growth in these pinyon pines due to the effects of water deficit was foreseen as a result of what occurred in *Larix decidua* Mill., *Pinus nigra* J. F. Arnold and *Pseudotsuga menziesii* Mirb. var. *menziesii* (Eilmann & Rigling, 2012), which was attributed to stomatal closure and a hydraulic failure that affects carbon absorption and photosynthesis of plants (Ripullone, Guerrieri, Nole, Magnani, & Borguetti, 2007).

Response of biomass accumulation variables to water deficit

There were significant differences ($P < 0.001$) between treatments in all biomass variables and in the aerial dry weight/root dry weight ratio (Table 5). In the species*moisture level interaction, significant differences ($P = 0.0019$) were only found in the root

y número de ramas de *P. cembroides* en sequía fueron menores 33, 45, 30 y 23 %, respectivamente, mientras que en *P. orizabensis*, estas mismas variables lo fueron en 25, 47, 31 y 40 %, respectivamente (Cuadro 3). El crecimiento en diámetro fue mayor en *P. cembroides* en ambos tratamientos. Esta especie tuvo el mayor crecimiento en riego, pero tuvo también la mayor reducción en la altura por efectos de la sequía que en *P. orizabensis*, aunque en esta última, el efecto negativo en el número de ramas fue mayor. Estas reducciones en el crecimiento ocurren por el declive de la fotosíntesis (Matías & Jump, 2012).

Las variables de crecimiento mostraron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las procedencias en cada tratamiento (Cuadro 4). Las de mayor crecimiento en altura en riego y sequía fueron Santiago de Anaya (la de mayor aridez de *P. cembroides*) y El Carmen (la de mayor elevación de *P. orizabensis*). Igualmente, las procedencias de mayor incremento en diámetro en riego fueron Santiago de Anaya y El Carmen, mientras que, en condiciones de sequía fue Santiago de Anaya. Con respecto a la longitud de raíz, el crecimiento en sequía se vio limitado principalmente en Colón (36 %), comparado con el de riego, mientras que Santiago de Anaya fue la procedencia menos afectada (22 %).

La limitación del crecimiento en estos piñoneros por efectos del déficit hídrico era prevista como lo ocurrido en *Larix decidua* Mill., *Pinus nigra* J. F. Arnold y *Pseudotsuga*

Table 5. Analysis of variance of the biomass and the aerial dry weight/root dry weight ratio of three provenances of *Pinus cembroides* and three of *P. orizabensis* under irrigation and drought treatments.

Cuadro 5. Análisis de varianza de la biomasa y de la relación de peso seco aéreo/peso seco de raíz de tres procedencias de *Pinus cembroides* y tres procedencias de *P. orizabensis* bajo los tratamientos de riego y sequía.

Source of variation/ Fuente de variación	Biomass/Biomasa					Aerial/root ratio/ Relación aérea/raíz
	Aerial/ Aérea	Stem/ Tallo	Needles/ Acícula	Branches/ Ramas	Root/Raíz	
Treatment/Tratamiento	0.0001	0.0002	0.0005	0.0001	0.0001	0.0001
Species/Especie	0.0488	0.0005	ns	ns	0.0001	0.0012
Treatment*species/ Tratamiento*especie	ns	ns	ns	ns	0.0019	ns
Provenance (species)/ Procedencia (especie)	0.0001	0.0009	0.0003	0.0055	0.0001	0.0002
Treatment*provenance (species)/ Tratamiento*procedencia (especie)	ns	0.0800	ns	ns	0.0253	ns

ns = not significant.

ns = no significativo.

Table 6. Biomass variables by treatment of moisture levels (irrigation and drought) and by species (*Pinus cembroides* and *P. orizabensis*).

Cuadro 6. Variables de biomasa por tratamiento de niveles de humedad (riego y sequía) y por especie (*Pinus cembroides* y *P. orizabensis*).

Treatment/ Species/ Tratamiento /Especie	Biomass (g)/Biomasa (g)					Aerial/root biomass/ Relación aérea/raíz
	Aerial/Aérea	Stem/Tallo	Needles/ Acículas	Branches/ Ramas	Root/Raíz	
Irrigation/ Riego	16.06 ± 0.37 a	5.60 ± 0.22 a	9.08 ± 0.24 a	1.38 ± 0.05 a	11.56 ± 0.39 a	1.46 ± 0.04 b
Drought/ Sequía	10.80 ± 0.37 b	3.18 ± 0.22 b	6.70 ± 0.24 b	0.92 ± 0.05 b	5.77 ± 0.39 b	1.95 ± 0.04 a
			Irrigation/Riego			
<i>P. cembroides</i>	16.43 ± 0.47 a	6.02 ± 0.25 a	9.06 ± 0.32 a	1.34 ± 0.07 a	12.89 ± 0.42 a	1.32 ± 0.05 b
<i>P. orizabensis</i>	15.70 ± 0.47 a	5.18 ± 0.25 b	9.09 ± 0.32 a	1.42 ± 0.07 a	10.23 ± 0.42 b	1.60 ± 0.05 a
			Drought/Sequía			
<i>P. cembroides</i>	11.25 ± 0.47 a	3.36 ± 0.25 a	6.89 ± 0.32 a	0.99 ± 0.07 a	6.34 ± 0.42 a	1.84 ± 0.05 b
<i>P. orizabensis</i>	10.36 ± 0.47 a	3.00 ± 0.25 a	6.50 ± 0.32 a	0.84 ± 0.07 b	5.20 ± 0.42 b	2.06 ± 0.05 a

± standard error of the mean. Average values followed by different letters are different from each other ($P = 0.05$) by direct comparisons between pairs of means (PROC MIXED).

± error estándar de la media. Valores promedio seguidos de letras distintas son diferentes entre sí ($P = 0.05$) por comparaciones directas entre pares de medias (PROC MIXED).

biomass. In the moisture levels*provenance there was only significant interaction in the stem ($P = 0.08$) and root ($P = 0.0253$) biomass.

The water stress imposed limited biomass in both species (Table 6). In *P. cembroides*, drought negatively affected aerial, stem, needle, branch and root biomass by 32, 44, 24, 27 and 51 %, respectively, while in *P. orizabensis* it was affected by 34, 42, 28, 41, and 49 %, respectively, compared to the data obtained in irrigation.

menziesii Mirb. var. *menziesii* (Eilmann & Rigling, 2012), la cual fue adjudicada al cierre de estomas y a un fallo hidráulico que afecta la absorción de carbono y la fotosíntesis de las plantas (Ripullone, Guerrieri, Nole, Magnani, & Borguetti, 2007).

Respuesta de las variables de acumulación de biomasa al déficit hídrico

Existieron diferencias significativas ($P < 0.001$) entre tratamientos en todas las variables de biomasa y en la

Water stress usually increases root biomass at the expense of aerial biomass; it has been speculated that this happens for the plant to access deeper water sources (Matías, González-Díaz, & Jump, 2014). The aerial biomass/root biomass ratio increased 34 % in the drought treatment; this same phenomenon was reported in an experiment with *Pinus pinea* L. (European pinyon pine, Villar et al., 2013), where the stem grew at the expense of the root. Although *P. cembroides* had a greater increase in this ratio (39 % vs. 29 %), this pine obtained a lower aerial/root biomass ratio and greater root biomass than *P. orizabensis* in both moisture treatments, which implies that *P. cembroides* has greater drought resistance.

The populations that showed greater biomass accumulation in stem, both in irrigation and in drought, were Cadereyta and Santiago de Anaya of *P. cembroides* (Table 7) and El Carmen of *P. orizabensis* (different by 19 % with $P < 0.10$), although they had a greater decrease in biomass than the rest of the provenances when under water deficit. Cadereyta and Santiago de Anaya were the provenances that accumulated the most root biomass, both in irrigation and in water deficit. Of the six tested provenances, Cadereyta is the one from the highest elevation and with the highest rainfall, while Santiago de Anaya has the lowest elevation and the highest temperature.

P. cembroides had more root biomass, suggesting greater drought adaptation than *P. orizabensis*. On the other hand, *P. cembroides* had a decreased percentage of plants with secondary leaves as a result of going from normal to deficient irrigation; that is, it changed its development perhaps in order to save water. The accumulation of root biomass in the drought treatment of Santiago de Anaya of *P. cembroides* and El Carmen of *P. orizabensis* (19 % more)

relación peso seco aéreo/peso seco de raíz (Cuadro 5). En la interacción especie*nivel de humedad solo se encontraron diferencias significativas ($P = 0.0019$) en la biomasa de raíz. En los niveles de humedad*procedencia únicamente hubo interacción significativa en la biomasa del tallo ($P = 0.08$) y de la raíz ($P = 0.0253$).

El estrés hídrico impuesto limitó la biomasa en ambas especies (Cuadro 6). En *P. cembroides*, la sequía afectó negativamente la biomasa aérea, de tallo, acículas, ramas y raíz en 32, 44, 24, 27 y 51 %, respectivamente, mientras que en *P. orizabensis* se vio afectada en 34, 42, 28, 41, y 49 %, respectivamente, en comparación con los datos obtenidos en riego.

Habitualmente, el estrés hídrico aumenta la biomasa radical a expensas de la biomasa aérea; se ha especulado que esto sucede para que la planta acceda a las fuentes de agua más profundas (Matías, González-Díaz, & Jump, 2014). La relación de biomasa aérea/biomasa radical aumentó 34 % en el tratamiento de sequía; este mismo fenómeno fue reportado en un experimento con *Pinus pinea* L. (piñonero europeo, Villar et al., 2013), donde el tallo creció a expensas de la raíz. Aunque *P. cembroides* tuvo el mayor aumento de esta relación (39 % vs. 29 %), este pino obtuvo menor relación biomasa aérea/raíz y mayor biomasa radical que *P. orizabensis* en ambos tratamientos de humedad, lo cual implica que *P. cembroides* tenga mayor resistencia a la sequía.

Las poblaciones que mostraron mayor acumulación de biomasa en tallo, tanto en riego como en sequía, fueron Cadereyta y Santiago de Anaya de *P. cembroides* (Cuadro 7) y El Carmen de *P. orizabensis* (diferente en 19 % con $P < 0.10$), a pesar de que tuvieron mayor disminución de biomasa que el resto de las procedencias al estar

Table 7. Biomass characteristics of the provenances of *Pinus cembroides* and *P. orizabensis* subjected to irrigation and drought.

Cuadro 7. Características de biomasa de las procedencias de *Pinus cembroides* y *P. orizabensis* sometidas a riego y sequía.

Species/ Especie	Provenance/ Procedencia	Stem biomass/Biomasa de tallo		Root biomass/Biomasa de raíz	
		Irrigation/ Riego	Drought/Sequía	Irrigation/Riego	Drought/Sequía
<i>P. cembroides</i>	Cadereyta	6.65 ± 0.35 a	3.63 ± 0.35 a	14.34 ± 0.58 a	6.60 ± 0.58 ab
	Santiago de Anaya	6.07 ± 0.35 a	3.55 ± 0.35 ab	13.82 ± 0.58 ab	7.18 ± 0.58 a
	Colón	5.34 ± 0.35 b	2.89 ± 0.35 b	10.51 ± 0.58 c	5.25 ± 0.58 b
<i>P. orizabensis</i>	El Carmen	6.32 ± 0.35 a	3.29 ± 0.35 ab	12.67 ± 0.58 b	5.84 ± 0.58 b
	Altzayanca	5.17 ± 0.35 b	2.84 ± 0.35 b	9.10 ± 0.58 d	4.85 ± 0.58 b
	Tepeyahualco	4.05 ± 0.35 c	2.87 ± 0.35 b	8.93 ± 0.58 d	4.91 ± 0.58 b

± standard error of the mean. Average values followed by different letters are different from each other ($P = 0.05$) by direct comparisons between pairs of means (PROC MIXED).

± error estándar de la media. Valores promedio seguidos de letras distintas son diferentes entre sí ($P = 0.05$) por comparaciones directas entre pares de medias (PROC MIXED).

partially explains why the provenances of each species were more outstanding in the growth variables. Plants with a larger root system are more resistant to water stress (Simeonova & Hans, 2011). No association was found between the geographical location or any climatic variable with the performance of the provenances, except that the populations of warmer places (in general those of *P. cembroides*) had a greater stem base diameter. This variable showed positive correlations with the mean annual temperature ($r = 0.78$, $P = 0.066$) and the mean temperature of the coldest month ($r = 0.82$, $P = 0.042$) or the sum of days with temperatures >5 °C ($r = 0.78$, $P = 0.067$).

In order not to mix genotypes of these two allopatric species in their distribution areas, it is important to select the appropriate provenance if it is necessary to reforest limiting sites such as disturbed ones or a drier environment as has been predicted (Sáenz-Romero, 2011). Provenance selection is even more important if one considers that water deficit resistance differs between species (Eilmann & Rigling, 2012); for example, growth inhibition, as well as biomass, was lower than that reported in *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. (Martínez et al., 2002), probably because the water stress imposed was relatively greater for this species, which inhabits less xeric places, than for the pinyon pines tested. In places that show water deficit it is important to select trees and provenances with attributes that grant resistance to drought and that can maintain higher growth rates than others that are susceptible to it. Moreover, trees under water stress conditions, by reducing their vigor (Allen, Breshears, & McDowell, 2015), are more susceptible to being attacked by pathogens and insects (Weed, Ayres, & Hicke, 2013); therefore, the selection of species, provenances and individuals that better evade or tolerate drought, without loss of growth, will be a priority in a water stress scenario.

Conclusions

The 27-month-old plants of *Pinus cembroides* showed greater growth and drought resistance than those of *P. orizabensis*; in addition, they had higher growth in normal moisture conditions. There are differences among provenances within each species in restrictive and non-limited moisture conditions. In water deficit, populations from warmer places, mainly *P. cembroides*, had larger-diameter stems. The provenances that had less stem and root biomass in moisture had less biomass loss, indicating evasion mechanisms when under drought conditions. The establishment of reforestation by mixing the two species or their provenances will affect adaptation and therefore their productivity.

bajo déficit hídrico. Las procedencias que acumularon mayor biomasa en raíz, tanto en riego como en déficit hídrico, fueron Cadereyta y Santiago de Anaya. De las seis procedencias probadas, Cadereyta es la de mayor elevación y la de mayor precipitación, mientras que Santiago de Anaya es la de menor elevación y la de mayor temperatura.

P. cembroides tuvo mayor biomasa radical, lo que sugiere mayor adaptación a la sequía que *P. orizabensis*. Por otra parte, *P. cembroides* disminuyó el porcentaje de plantas con hojas secundarias al pasar de riego normal a deficiente; es decir, cambió su desarrollo quizá con la finalidad de ahorrar agua. La acumulación de biomasa de raíz en el tratamiento de sequía de Santiago de Anaya de *P. cembroides* y El Carmen de *P. orizabensis* (19 % más) explica parcialmente que las procedencias de cada especie fueron más sobresalientes en las variables de crecimiento. Las plantas con mayor sistema radical son más resistentes al estrés hídrico (Simeonova & Hans, 2011). No se encontró asociación de la ubicación geográfica o alguna variable climática con el desempeño de las procedencias, salvo que las poblaciones de lugares más cálidos (en general las de *P. cembroides*) tuvieron más diámetro de la base de los tallos. Esta variable presentó correlaciones positivas con la temperatura media anual ($r = 0.78$, $P = 0.066$) y la temperatura media del mes más frío ($r = 0.82$, $P = 0.042$) o la suma de días con temperaturas >5 °C ($r = 0.78$, $P = 0.067$).

Para no mezclar genotipos de estas dos especies alopatricas en sus áreas de distribución, es importante seleccionar la procedencia adecuada si se requiere reforestar sitios limitativos como los perturbados o un ambiente más seco como ha sido pronosticado (Sáenz-Romero, 2011). La selección de las procedencias es aún más importante si se considera que la resistencia del déficit hídrico difiere entre especies (Eilmann & Rigling, 2012); por ejemplo, la inhibición de crecimiento, así como de biomasa, fue menor que la reportada en *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. (Martínez et al., 2002), probablemente porque el estrés hídrico impuesto fue relativamente mayor para esta especie, la cual habita lugares menos xéricos, que para los piñoneros en prueba. En lugares que muestran déficit hídrico es importante elegir árboles y procedencias con atributos que otorguen resistencia a la sequía y que puedan mantener tasas de crecimiento superiores a otros que sean susceptibles. Además, los árboles bajo condiciones de estrés hídrico, al reducir su vigor (Allen, Breshears, & McDowell, 2015), son más susceptibles de ser atacados por patógenos e insectos (Weed, Ayres, & Hicke, 2013); por tanto, la selección de especies, procedencias e individuos que evadan o toleren mejor la sequía, sin merma de crecimiento, será prioritario en un escenario de estrés hídrico.

End of English version

Referencias / Referencias

- Allen, D. C., Breshears, D. D., & McDowell, N. G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), 1–55. doi: 10.1890/ES15-00203.1
- Bailey, D. K. (1983). A new allopatric segregate from and a new combination in *Pinus cembroides* Zucc. at its southern limits. *Phytologia*, 54, 90. doi: 10.5962/bhl.part.14421
- Bailey, D. K., & Hawksworth, F. G. (1992). Change in status of *Pinus cembroides* subsp. *orizabensis* (Pinaceae) from central Mexico. *Novon*, 2(4), 306–307. doi: 10.2307/3391483
- Burney, O., Aldrete, A., Álvarez, R. R., Prieto, R. J. A., Sánchez, V. J. R., & Mexal, J. G. (2015). México-Addressing challenges to reforestation. *Journal of Forestry*, 113(4), 404–413. doi: 10.5849/jof.14-007
- Cregg, B. M., Olivas-García, J. M., & Hennessey, T. C. (2000). Provenance variation in carbon isotope discrimination of mature ponderosa pine trees at two locations in the Great Plains. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(3), 428–439. doi: 10.1139/x99-226
- Dobbertin, M., Eilmann, B., Bleuler, P., Giuggiola, A., Graf-Pannatier, E., Landolt, W., Schleppei, P., & Rigling, A. (2010). Effect of irrigation on needle morphology, shoot and stem growth in a drought-exposed *Pinus sylvestris* forest. *Tree Physiology*, 30(3), 346–360. doi: 10.1093/treephys/tpp123
- Eilmann, B., & Rigling, A. (2012). Tree-growth analyses to estimate tree species drought tolerance. *Tree Physiology*, 32(2), 178–187. doi: 10.1093/treephys/tps004
- Espinoza, E. S., Magni, C. R., Santelices, R. E., Ivković, M., & Cabrera, A. M. (2016). Changes in drought tolerance of *Pinus radiata* in Chile associated with provenance and breeding generation. *Annals of Forest Science*, 73(2), 267–275. doi: 10.1007/s13595-015-0498-1
- Granados, V. R. L., Granados, S., D., & Sánchez, G. A. (2015). Caracterización y ordenación de los bosques de pino piñonero (*Pinus cembroides* subsp. *orizabensis*) de la cuenca oriental (Puebla, Tlaxcala y Veracruz). *Madera y Bosques*, 21(2), 23–42. doi: 10.21829/myb.2015.212443
- Hernández-Anguiano, A. L., López-Upton, J., Ramírez-Herrera, C., & Romero-Manzanares, A. (2018). Variación en germinación y vigor de semillas de *Pinus cembroides* y *P. orizabensis*. *Agrociencia*, 52(8), 1110–1122. Retrieved from <https://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2018/nov-dic/art-9.pdf>
- Hernández, M. M., Islas, G. J., & Guerra, C. V. (2011). Márgenes de comercialización del piñón (*Pinus cembroides* subsp. *orizabensis*) en Tlaxcala, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 2(2), 265–279. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/remexca/v2n2/v2n2a7.pdf>
- Luna-Cavazos, M., Romero-Manzanares, A., & García-Moya, E. (2008). Afinidades de la flora genérica de piñonares del norte y centro de México: un análisis fenético.

Conclusiones

Las plantas de 27 meses de edad de *Pinus cembroides* mostraron mayor crecimiento y resistencia a la sequía que las de *P. orizabensis*; además, tuvieron mayor crecimiento en condiciones de humedad normal. Hay diferencias entre procedencias dentro de cada especie en condiciones de humedad restrictivas y en las no limitadas. En déficit hídrico, las poblaciones de lugares más cálidos, principalmente de *P. cembroides*, tuvieron tallos con mayor diámetro. Las procedencias de menor biomasa de tallo y raíz en humedad tuvieron menor pérdida en biomasa, indicando mecanismos de evasión al estar en la sequía. El establecimiento de reforestaciones mezclando las dos especies o sus procedencias afectará la adaptación y, por tanto, su productividad.

Fin de la versión en español

Revista Mexicana de Biodiversidad, 79, 449–458. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmbiodiv/v79n2/v79n2a19.pdf>

- Martínez-Trinidad, T., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., & Muñoz-Orozco, A. (2002). Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: acumulación de biomasa, desarrollo de hojas secundarias y mortandad de plántulas. *Terra Latinoamericana*, 20(3), 291–301. Retrieved from <https://chapingo.mx/terra/contenido/20/3/art291-301.pdf>
- Martiñón-Martínez, R. J., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., Gómez-Guerrero, A., & Vaquera-Huerta, H. (2010). Respuesta de *Pinus pincea* Gordon a estrés por sequía y altas temperaturas. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 33(3), 239–248. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/rfm/v33n3/v33n3a8.pdf>
- Matías, L., & Jump, A. S. (2012). Interactions between growth, demography and biotic interaction in determining species range limits in a warming world: The case of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management*, 282, 10–22. doi: 10.1016/j.foreco.2012.06.053
- Matías, L., González-Díaz, P., & Jump, A. S. (2014). Larger investment in roots in southern range-edge populations of Scots pine is associated with increased growth and seedling resistance to extreme drought in response to simulated climate change. *Environmental and Experimental Botany*, 105, 32–38. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.04.003
- Michelot, A., Bréda, N., Damesin, C., & Dufrêne, E. (2012). Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 265, 161–171. doi: 10.1016/j.foreco.2011.10.024

- Perry, J. P. (1991). *The pines of México and Central America*. Portland, Oregon, USA: Timber Press.
- Ripullone, F., Guerrieri, M. R., Nole, A., Magnani, F., & Borghetti, M. (2007). Stomatal conductance and leaf water potential responses to hydraulic conductance variation in *Pinus pinaster* seedlings. *Trees*, 21(3), 371–378. doi: 10.1007/s00468-007-0130-6
- Sáenz-Romero, C. (2011). Guía para mover altitudinalmente semillas y plantas de *Pinus oocarpa*, *P. devoniana* (= *P. michoacana*), *P. pseudostrobus*, *P. patula* y *P. hartwegii* para restauración ecológica, conservación, plantaciones comerciales, y adaptación al cambio climático. Retrieved from https://www.fs.fed.us/global/nafc/genetics/2009/SaenzRomero_2011_GuiaAltitudinal_v04.pdf
- Simeonova, N. P., & Hans, P. C. Z. (2011). Combining tree-ring analyses on stems and coarse roots to study the growth dynamics of forest trees: a case study on Norway spruce (*Picea abies* [L.] H. Karst). *Trees*, 25(5), 859–872. doi: 10.1007/s00468-011-0561-y
- Statistical Analysis System (SAS Institute Inc.). (2003). The SAS System for Windows 9.0. Cary, NC, USA.
- Vargas, P. E., & Venegas, L. M. (2012). Evaluación complementaria del PROCOREF-CONAFOR Ejercicio Fiscal 2011. Retrieved from <http://www.cnf.gob.mx:8090/snif/portal/las-demas/estadisticas-del-medio-ambiente/22-contenidos/evaluaciones/documentos-de-evaluaciones/53-evaluaciones-externas-complementarias>
- Villar-Salvador, P., Peñuelas, J. L., & Jacobs, D. F. (2013). Nitrogen nutrition and drought hardening exert opposite effects on the stress tolerance of *Pinus pinea* L. seedlings. *Tree Physiology*, 33(2), 221–232. doi: 10.1093/treephys/tps133
- Weed, A. S., Ayres, M. P., & Hicke, J. A. (2013). Consequences of climate change for biotic disturbances in North America forests. *Ecological Monographs*, 83(4), 441–470. doi: 10.1890/13-0160.1