
CONTROL GENETICO DE LA ADAPTACION A LA SEQUIA DE *Pinus pinaster* A TRAVES DEL ANALISIS DE MICRODENSIDAD

Nahum M. Sanchez-Vargas¹, Leopoldo Sanchez², Jesús Vargas-Hernandez³,
Catherine Bastien², Philippe Rozenberg²

RESUMEN

La madera se forma a través de un complejo proceso periódico originado en el cambium. En la actividad del cambium influye, entre otros factores, el clima. Es por ello que en años recientes se han hecho esfuerzos por estudiar el control genético de la respuesta de los árboles al clima a través del estudio de características de la madera.

Se propone un método para sincronizar las características del anillo con eventos climáticos durante la correspondiente estación de crecimiento. Este método se basa en la asunción de que los picos de densidad a lo largo del anillo pueden ser relacionados a eventos de sequía relativos a lo largo de la correspondiente estación de crecimiento. Así, es posible construir un modelo que explique la variación de extremos relativos de densidad dentro del anillo usando la variación de los correspondientes extremos relativos en un índice de sequía dentro de la estación de crecimiento. Tales modelos fueron estimados para pino marítimo de Francia.

Los parámetros genéticos que describieron la respuesta a la variación climática dentro de una estación de crecimiento fueron estimados para algunos anillos correspondiendo a algunas estaciones de crecimiento, en tres ensayos clonales en Francia. Aquí se presentan los resultados de sólo uno de los ensayos. Los resultados fueron interpretados en términos de adaptación a la sequía.

Palabras clave: *Pinus pinaster*, Pino Marítimo, Adaptación a Sequía, Análisis Microdensidad Madera.

1-Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (desde 01-09-2006)/Colegio de Postgraduados (hasta 31-08-2006). Morelia, Michoacán, México. nsanchezv@yahoo.com.

3-Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, México.

2-Institut National de la Recherche Agronomique. Orléans, Francia.

GENETIC CONTROL OF ADAPTATION TO DROUGHT IN *Pinus pinaster* THROUGH ANALYSIS OF MICRODENSITY

SUMMARY

Wood is formed through a complex periodic process originated in the cambium. The activity of the cambium is influenced, among other factors, by climate. In the last years efforts have been carried out to study the genetic control of tree response to climate through the study of wood features.

In this paper it is proposed a method for synchronizing ring features with climatic events during the corresponding growing season. This method is based on the assumption that density peaks along a ring can be related to relative drought events along the corresponding growing season. Thus it is possible to construct a model explaining variation of relative extremes of within-ring density using variation of corresponding relative extremes in a within-growing-season-drought index. Such models were estimated for Maritime Pine in France.

Genetic parameters describing tree response to climatic variation within a growing season were estimated in three clonal tests in France, for several rings corresponding to several growing seasons. Here are presented the results for only one test. The results were interpreted in terms of adaptation to drought.

Key words: *Pinus pinaster*, Maritime Pine, Drought Adaptation; Wood Microdensity Analysis.

INTRODUCCION

La variación de las características climáticas durante la estación de crecimiento afecta la actividad del cambium y así las características del xilema (Larson, 1994). En árboles de coníferas que crecen en climas templados, un perfil de microdensidad dibujado a través de un anillo, revela un patrón típico de madera temprana-tardía (Polge, 1966): madera temprana formada durante la primera estación de crecimiento es madera de baja densidad compuesta de células de pared delgada, mientras que la madera tardía formada durante la segunda parte de la estación de crecimiento es de alta densidad compuesta de células de pared gruesa. Este patrón está relacionado con la variación del balance entre la disponibilidad de agua y la demanda de agua durante la fracción del año donde el cambium está activo, i.e. la estación de crecimiento (Tyree and Zimmermann, 2002).

En un anillo dado de un árbol dado, los factores externos que afectan la variación de la densidad de la madera son los factores ambientales locales y si no ocurre un evento natural o artificial que provoque un aclareo, el factor externo más importante que afecta la microdensidad en un periodo relativamente corto de tiempo es el clima. Entonces los valores de densidad de la madera a lo largo de un perfil de densidad de un árbol dado, pueden ser entendidos como el nivel de respuesta del cambium a condiciones ambientales específicas. Esta expresión de la densidad de la madera en un ambiente durante una estación de crecimiento puede ser entendida como plasticidad fenotípica (DeWitt y Sheiner, 2004). La relación lineal entre la densidad y el ambiente puede ser interpretada como norma de reacción (Scheiner, 1998). La heredabilidad de la pendiente de una norma de reacción lineal corresponde a la heredabilidad de la plasticidad (Scheiner y Lyman, 1989) y puede ser interpretada en términos de adaptación (DeWitt y Sheiner, 2004).

OBJETIVO

Estudiar la variación clonal de la relación entre características de la densidad de la madera de un anillo de crecimiento seleccionado de *Pinus pinaster* Ait. y el clima.

MATERIAL Y METODOS

La población usada en este estudio fue una parte de un ensayo de pino marítimo localizado en Gironde, France. Los árboles del ensayo provienen de 13 cruces controladas entre padres seleccionados por su rápido crecimiento y rectitud del fuste. Las estacas fueron enraizadas en junio de 1986 y plantadas en febrero de 1987. El diseño experimental fue de bloque al azar con un árbol por parcela, 10 repeticiones y 154 clones. Ocho clones de un total de 40 fueron seleccionados por su contrastante producción de pulpa.

Los árboles fueron derribados durante el invierno de 1999-2000, cuando tenían 13 años de edad. Se colectaron tres discos en tres diferentes niveles de altura en cada árbol que correspondían a una unidad de crecimiento dada (internodo): nivel 1 = 4° unidad, nivel 2 = 6ª unidad y nivel 3 = 8ª unidad de crecimiento. De cada disco se obtuvo diametralmente un perfil de microdensidad usando un procedimiento indirecto por rayos X (Polge, 1966). Los perfiles fueron divididos en anillos y un anillo fue seleccionado para este análisis por mostrar un

comportamiento similar entre todas las muestras.

Construcción del Modelo de Densidad y Variables Analizadas

Se desarrolló un modelo para explicar la variación fenotípica dentro de cada anillo. El modelo consistió de ocho líneas rectas sucesivas representando los principales cambios a lo largo de todas las muestras del mismo anillo (año). Las variables registradas fueron extremos de densidad o picos de densidad (d1 a d7), posición de los picos de densidad (p1 a p7), diferencia entre los dos puntos más cercanos (incremento de la densidad) (i1 a i6), el coeficiente de regresión (pendiente) (r1 a r6) como un valor de la tasa de cambio del incremento de la densidad, el ancho de anillo (an).

Construcción del Modelo Climático y Variables Analizadas

Se usaron los datos climáticos de la estación de Bordeaux-Merignac del INRA para hacer un índice de sequía con datos de precipitación (mm), temperatura del aire (°C), humedad relativa (%), y radiación global ($W m^{-2}$). Todos los datos fueron transformados a valores diarios para construir un índice de climática expresado como índice de sequía (IS).

$$CI = (T \cdot R) / (10 \cdot P + H)$$

Donde:

T: temperatura

R: radiación global

P: precipitación

H: humedad relativa.

Se obtuvieron siete puntos climáticos en el modelo (c1 a c7)

Sincronización de los Datos de Densidad y el Índice Climático

Las variables climáticas se desarrollan a través de un eje de tiempo y las variables de densidad se desarrollan a través de un eje de distancia (ancho del anillo). Sin embargo, el comportamiento de la densidad durante una estación de crecimiento puede seguir una tendencia sigmoide como la mayoría de las curvas de crecimiento de las plantas (Smith *et al.*, 1997). Por esta evidente relación entre ancho de anillo y tiempo, se buscó un índice climático que mostrara una evidente relación entre ancho de anillo y tiempo.

Análisis Estadístico

Se estimó la heredabilidad para cada variable estudiada con un análisis de varianza hecho separadamente para cada una con el siguiente modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + N_i + C_j + NC_{ij} + e_{ijk}$$

Donde:

- Y_{ijk} : valor observado
 μ : valor promedio de la población
 L_i : efecto de la unidad de crecimiento correspondiente (nivel)
 C_j : efecto de clon
 NC_{ij} : efecto de la interacción
 e_{ijk} : error experimental.

Los componentes de varianza obtenidos se usaron para estimar la heredabilidad en sentido amplio (H^2) usando la siguiente ecuación (Rozenberg *et al.* 2004):

$$H^2 = \sigma_c^2 / (\sigma_c^2 + \sigma_{LC}^2 + \sigma_e^2)$$

Donde:

- σ_c^2 : varianza de clon
 σ_{LC}^2 : varianza de la interacción
 σ_e^2 : varianza del error.

El error estándar de la heredabilidad (σ_{H^2}) se estimó con la fórmula de Falconer y Mackay (1996):

$$\sigma_{H^2} = [(2 (1 + (na - 1)H^2)^2 (1 - H^2)^2) / (na (na-1) (nc-1))]^{0.5}$$

Donde:

- na : número de árboles por clon
 nc : número de clones.

Finalmente la relación entre los datos climáticos y los de densidad se efectuó con un análisis de regresión usando la ecuación (Sokal y Rohlf, 1997):

$$D_k = \beta_0 + \beta_1 \cdot C_k$$

Donde:

- D_k : son los siete puntos de densidad en el modelo
 β_0 y β_1 : son los coeficientes de regresión
 C_k : son los siete puntos climáticos.

RESULTADOS Y DISCUSION

Modelo de Densidad y Variables

Se obtuvo una estructura particular del anillo 1999 con tres puntos extremos de densidad (picos de densidad) claramente visibles en la madera tardía (Figura N°1). El modelo de línea recta mostró un buen ajuste para todas las muestras del anillo 1999 ($R^2 > 0.8$). La densidad promedio obtenida en las muestras es acorde con la encontrada en otros estudios [22, 20, 12] y el análisis de varianza no mostró diferencias significativas ($P > 0.05$) para dos posiciones de picos de densidad (p_1 y p_5), para un incremento de la densidad (i_2) y una tasa de cambio de (r_1).

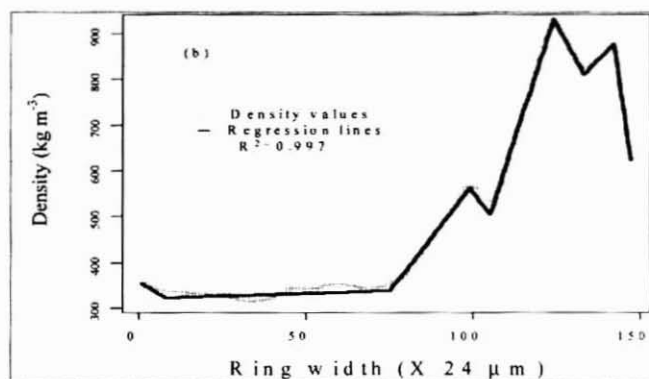


Figura N°1

**PERFIL DE DENSIDAD (+++) Y EL MODELO DE LÍNEAS RECTAS SOBREPUESTO
LOS PUNTOS DE UNIÓN ENTRE LÍNEAS SON LOS SIETE PUNTOS DE DENSIDAD
EVALUADOS**

Heredabilidad de las Variables de Densidad

La heredabilidad en sentido amplio del ancho de anillo (a_n) mostró bajo control genético ($H^2 = 0.21 \pm 0.17$). La heredabilidad de la densidad promedio del anillo fue relativamente alta ($H^2 = 0.33 \pm 0.19$), aunque los puntos de densidad con los valores más altos se presentaron al principio (madera temprana) y al final (madera tardía) del anillo. La posición del punto de densidad como una variable relacionada con el crecimiento presentó valores de heredabilidad ligeramente diferentes de cero. El incremento de la densidad (i) no mostró valores significativamente diferentes de cero y finalmente la tasa de cambio de la densidad (r) sólo mostró dos valores significativamente diferentes de cero (Cuadro 1).

Cuadro N° 1

HEREDABILIDAD ± ERROR ESTANDAR DE PICOS DE DENSIDAD (D), POSICIÓN DE LOS PICOS (P), INCREMENTO DE DENSIDAD (I) Y TASA DE CAMBIO DEL INCREMENTO (R) EN EL ANILLO 1999 IN 1996 RING OF BLAGON (BLA), FONRÉAUD (FON) AND ROBINSON (ROB) *Pinus pinaster* CLONAL TESTS

Point	d	p	Points	i	r
1	0.41±0.19	0.21±0.17	1,2	0.08±0.14	0.00±0.11
2	0.21±0.17	0.16±0.17	2,3	-0.02±0.11	0.27±0.18
3	0.06±0.14	0.19±0.17	3,4	0.13±0.16	0.05±0.13
4	0.26±0.18	0.19±0.17	4,5	0.03±0.13	0.05±0.13
5	0.45±0.18	0.19±0.17	5,6	0.07±0.14	0.33±0.19
6	0.60±0.16	0.20±0.17	6,7	0.18±0.17	0.09±0.15
7	0.48±0.18	0.20±0.17	--	--	--

Índice Climático y Respuesta a la Sequía en 1999

El índice desarrollado fue:

$$CI = [(T \cdot 3 \cdot R) / (10 + P)] \cdot Hr$$

El índice se adaptó al sitio de tal manera que el coeficiente de determinación fue maximizado (Figura N° 2), de esta manera la cantidad de variación lineal explicada por las variables climáticas estuvo relacionada con la variación de la respuesta del árbol a dichos cambios expresada por la densidad. También el ajuste de la correlación entre los puntos climáticos y los puntos de densidad fue maximizado (Figura 3).

El control genético de las características de la madera dentro del anillo relacionadas con caracteres climáticos permite estimar la heredabilidad de la plasticidad de la respuesta de los árboles al clima. En este trabajo esta heredabilidad fue relativamente alta ($H_p = 0.33 \pm 0.19$) para el año 1999. Los resultados muestran que a pesar del nivel de respuesta de los árboles la intensidad del control genético de la reacción de los árboles es controlada por el ambiente. En este estudio se considera que las características de la madera son fenotipos plásticos los cuales pueden ser descritos en función del ambiente. Esta respuesta plástica puede ser considerada como un carácter y su heredabilidad puede ser directamente estimada de la norma de reacción en incremento de la densidad a los cambios climáticos (Scheiner y Lyman, 1989).

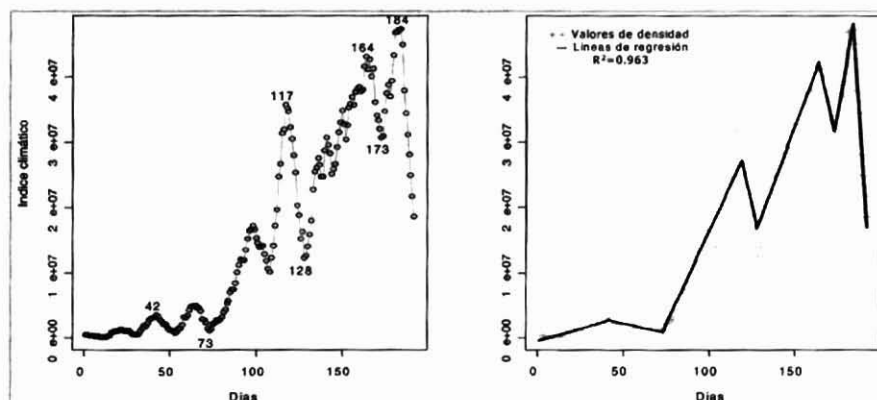


Figura N° 2
ÍNDICE CLIMÁTICO (IZQUIERDA) Y MODELO AJUSTADO A LAS VARIACIONES DE DENSIDAD (DERECHA)

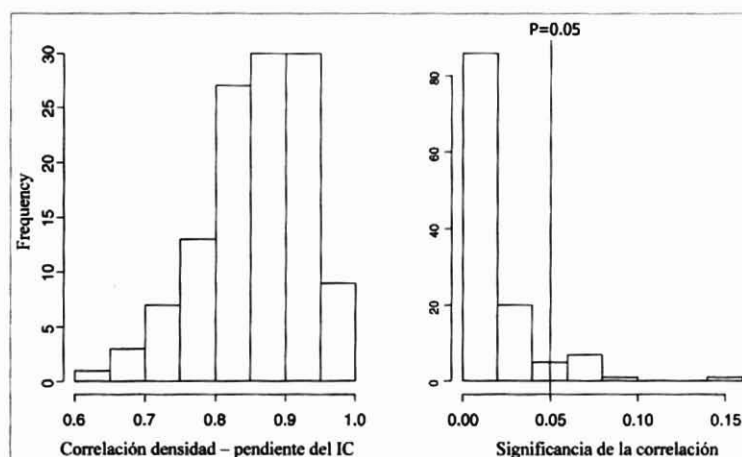


Figura N° 3
CORRELACIONES ENTRE LA DENSIDAD Y LA PENDIENTE DEL ÍNDICE CLIMÁTICO (IZQUIERDA) Y SIGNIFICANCIA DE LA CORRELACIÓN (DERECHA)

CONCLUSIONES

Se obtuvieron altos valores de heredabilidad de la densidad de la madera. Tanto el modelo de densidad como el modelo climático tuvieron un buen ajuste, por lo que los modelos explicaron la respuesta de la densidad a los cambios climáticos durante el año 1999.

La relación lineal entre la densidad y el clima puede ser interpretada como la norma de reacción de la respuesta de la densidad a las variaciones climáticas.

La heredabilidad de la pendiente de la norma de reacción interpretada como la plasticidad fue relativamente alta y podría tratarse como un carácter independiente que puede estar sujeto a selección.

La heredabilidad de la plasticidad de la densidad puede ser interpretada como la capacidad de adaptación de los árboles de *Pinus pinaster* a las fluctuaciones ambientales.

REFERENCIAS

- DeWitt T.J., Sheiner S.M. 2004.** Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches, Oxford University Press, New York.
- Falconer D.S., Mackay T.F.C. 1996.** Introduction to Quantitative Genetics, Longman Group Ltd., Malaysia.
- Larson Ph.R. 1994.** The Vascular Cambium. Springer-Verlag, Berlin.
- Polge H. 1966.** Etablissement des courbes de variations de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants. Application dans les domaines technologiques et physiologiques, Thèse de doctorat, Université de Nancy.
- Rozenberg Ph., Schüte G., Ivković M., Bastien C., Bastien J.-Ch. 2004.** Clonal variation of indirect cambium reaction to within-growing season temperature changes in Douglas-fir, *Forestry* 77:257-268.
- Scheiner S.M. 1998.** The genetics of phenotypic plasticity. VII Evolution in a spatially-structured environment, *J. evol. Biol.* 11:303-320.
- Scheiner S.M., Lyman R.F. 1989.** The genetics of phenotypic plasticity. I. Heritability, *J. evol. Biol.* 2:95-107.
- Smith D.M., Larson B.C., Kelty M.J., Ashton P.M. 1997.** The Practice of silviculture: applied forest ecology, John Wiley & Sons, New York.
- Sokal R.R., F.J Rohlf. 1997.** Biometry: the principles and practice of statistics in biological research, W.H. Freeman and Co., New York.
- Tyree M.T., Zimmermann M.H. 2002.** Xilem Structure and the Ascent of Sap, Springer, Heidelberg.



