

Formation of root storage organs and sprouts in *Pinus oocarpa* seedlings*

CHARLES R. VENATOR**

COMPENDIO

Durante la etapa de vivero del ensayo de procedencias de Pinus oocarpa Schiede se observaron órganos radicales de almacenamiento y brotes del cuello de la raíz, en plántulas de un año. Los "órganos de almacenamiento en forma de zanahoria" llegaron a medir hasta 3 cm de diámetro y 6 cm. de longitud. La frecuencia de los órganos radicales de almacenamiento varió de 0 a 72 por ciento mientras que la frecuencia de los brotes vegetativos del cuello de la raíz varió de 1 a 72 por ciento. La procedencia que falló en desarrollar órganos radicales de almacenamiento tuvo la frecuencia más baja de brotes. La formación de órganos de almacenamiento en las raíces estuvo negativamente correlacionada con la lluvia de la zona de procedencia. El almacenamiento en las raíces puede ser una adaptación evolucionaria polimórfica al fuego o la sequía. La clorofila y los carotenoides estuvieron presentes en la porción del órgano de almacenamiento que está fuera del suelo. Los resultados preliminares de los experimentos en el vivero sugieren que P. oocarpa puede ser plantado por toconchos

El autor.

Introduction

DURING a test of 15 *Pinus oocarpa* Schiede provenances in Puerto Rico, pronounced root storage organs and root collar sprouts were observed on seedlings of some provenances in the nursery phase of the study. Since both phenomena are uncommon in pines, their development was observed throughout the nursery stage.

Some temperate climate pine species frequently develop sprouts after stem death, but these sprouts always arise from axillary buds above the cotyledon point of attachment (4). My observations of 1- and 2-year-old *P. oocarpa* seedlings suggest that vegetative sprouting of axillary buds from root storage organs is a biological adaptation to droughty areas.

Methods and Results

Fifteen provenances of the Commonwealth Forestry Institute *Pinus oocarpa* International Provenance Trial (Table 1) plus one *Pinus caribaea* var. *hondurensis*

Morelet provenance were sown in vermiculite germination beds enclosed by a 20 per cent saran shade box. Five-day-old seedlings were transplanted into 10 × 23-cm polyethylene bags containing a sandy loam soil (pH 5.5). The provenances were lined out in a balanced lattice design of 7-tree plots replicated five times.

In a routine inspection of the seedling beds about 8 months after germination, root storage organs (Fig 1) resembling a carrot were observed on seedlings of several provenances. By 14 months after germination, some storage organs had grown to slightly more than 3 cm in diameter and 6 cm in length. Also, buds and sprouts developed on seedlings with root storage organs (RSO).

The root storage organs were mostly subterranean with less than 2 cm. of the enlarged portion above ground. Cross sections of the carrot-like structure revealed that the stele was intact throughout the storage organ. Careful observations of longitudinally sectioned storage organs revealed that the lateral sprouts arose from the stele within the storage organ and well below the cotyledon attachment point. Many of the storage organs had a prominent constriction near the top (Fig 2). When this constriction was present, budding

* Received for publication July 16, 1976

** Biologist, Institute of Tropical Forestry, P. O. Box AQ, Rio Piedras, Puerto Rico 00928.

Table 1—Seed source information of *Pinus oocarpa* and *Pinus caribaea* provenances

Species and Oxon N°	Country Site	Latitude Longitude	Altitude (meters)	Rainfall (mm)	Dry season 1/
<i>Pinus oocarpa</i>					
1/70	Nicaragua Carnelias	13° 16' N 86° 18' W	1,000	1,500	5B
6/70	Honduras Zapotillo	14° 37' N 87° 02' W	1,100	1,200	5B
11/70	Guatemala Conacaste	15° 10' N 89° 21' W	650	1,900	5B
16/70	Honduras Agua Fria	15° 16' N 87° 06' W	1,100	1,100	5D
1/71	Nicaragua Junquillo	13° 42' N 86° 35' W	1,000	900	5-6A
3/71	Guatemala Bucaraí	15° 01' N 90° 09' W	1,100	800	6A
5/71	Honduras Zamorano	13° 58' N 86° 59' W	1,000	1,100	6A
6/71	Nicaragua Yucal	12° 55' N 85° 47' W	900	1,400	5B
7/71	Honduras Siguatepeque	14° 32' N 87° 45' W	1,100	1,250	5A
8/71	Guatemala Lagunilla	14° 42' N 89° 57' W	1,300	950	6A
10/71	Guatemala San José	14° 28' N 89° 28' W	1,000	1,000	6A
27/71	Nicaragua Rafael	13° 12' N 86° 06' W	1,100	1,500	5B
29/71	Guatemala Huehuetenango	15° 13' N 91° 32' W	1,700	1,000	6A
30/71	Belize Mt. Pine Ridge	17° 00' N 88° 55' W	700	1,600	2C
31/71	México Jitotil	—	1,600	—	—
<i>Pinus caribaea</i> var <i>hondurensis</i>					
22/70	Nicaragua Alamicamba	13° 34' N 84° 17' W	25	2,900	1D

1/ The figure is the number of months with an average rainfall of less than 60 mm and the letter is a comparative rating of the severity of dry season A being the most severely dry and D the least dry



Fig. 1—Root storage organs in *Pinus oocarpa* seedlings. The 7/71 seedling has several small sprouts at the constriction on the carrot-like storage structure. The 6/71 seedling has a small lateral sprout although no "carrot" is present. Seedling 30/71 failed to either sprout or form a "carrot". The 11/70 seedling formed a "carrot" with large sprouts. If the primary shoot is removed, lateral shoots arising from the root storage organ may achieve apical dominance.

was profuse, and in several seedlings more than 20 buds had emerged from this area.

The *P. oocarpa* provenances were collected from either Subtropical Dry or Subtropical Moist Life Zones (2). All provenances from the Subtropical Dry Life Zone had high RSO frequencies, the Subtropical Moist Life Zone provenances (with the exception of the 11/70 outlier provenance) had either low RSO frequencies or no evidence of RSO formation (Table 2). Since the RSO structure had not been previously reported for *P. oocarpa*, it is impossible, without an expected RSO frequency, to state whether the differences in RSO frequencies between the Subtropical Dry and Subtropical Moist Life Zone provenances as expressed in Puerto Rico are the result of environmental segregation. However, statistical comparison between the mean RSO frequencies of the Subtropical Dry and Subtropical Moist Life Zone groups showed that the mean differences are highly significant ($p < 0.001$).

The RSO frequency data were converted to arc-sin values to determine if RSO formation was linearly related to rainfall at the provenance's origin. The results indicated that RSO frequency was negatively correlated to rainfall ($r = -0.50$) (When the outlier provenance



Fig. 2—Root storage organ with well defined constriction ring and sprouts arising from the constriction ring. The constriction ring is normally found just above the soil line.

11/70 was deleted, the correlation was stronger, $r = -0.74$). However, when the nine Subtropical Dry Life Zone provenances were analyzed separately, there was no correlation ($r = 0.23$) between RSO frequency and rainfall, which ranged from 800 to 1250 mm. The plotted observations in Figure 3 further suggest that RSO frequency is high whenever rainfall is lower than 1250 mm. Thus, RSO frequency is perhaps best described as an expression of geographic polymorphism that follows a cut-off point in rainfall.

The single *P. caribaea* var. *bonduriensis* provenance included in this provenance trial as a control to compare field growth failed to develop root storage organs, although a few seedlings did produce branches above the root collar. Rainfall in the collection area of this provenance (Table 1) is about 2900 mm; thus, it is adapted to a Tropical Moist Life Zone.

Discussion

The variation in RSO frequency among the provenances studied suggests that this expression is under genetic control and that the presence or absence of storage organs may be attributed to genetic polymorphism. Since root storage organs were associated with environments having a long, harsh dry season, it survives drought and are maintained in the population

Table 2.—Frequency of root storage organs among 15 *Pinus oocarpa* and one *P. caribaea* provenances.

Species and Oxon No	Seedlings observed (number)	Rainfall (mm)	Life zone classification 1/	Frequency of storage organs (percent)
<i>P. oocarpa</i>				
1/70	68	1,500	STM	13
6/70	90	1,200	STD	52
11/70	106	1,900	STM	53
16/70	65	1,100	STD	56
1/71	66	900	STD	72
3/71	54	800	STD	44
5/71	70	1,100	STD	54
6/71	51	1,400	STM	0
7/71	117	1,250	STD	66
8/71	106	950	STD	37
10/71	97	1,000	STD	62
27/71	108	1,500	STM	5
29/71	98	1,000	STD	66
30/71	133	1,600	STM	11
31/71	125	2/	2/	33
<i>P. caribaea</i> var. <i>hondurensis</i> 3/				
22/70	50	2,900	TM	0

1/ Subtropical Moist (STM), Subtropical Dry (STD) and Tropical Moist (TM) Life Zones as defined by Holdridge (2)

2/ Data not available

3/ *Pinus caribaea* var. *hondurensis* provenance included as a control in the provenance trial

seems they are primarily an evolutionary adaptation to it different frequencies by natural selection. The only it came from an area with 1900 mm of rainfall. No exception to this hypothesis was the provenance 11/70, further studies.

The ability to form root storage organs may partially explain why *Pinus oocarpa* has been described as ecologically adapted to drier, impoverished, and fire-frequented environments (1). On the other hand, neither root storage organs nor root collar sprouts have been reported for *P. caribaea*, a species whose natural populations are found in Subtropical and Tropical Moist Life Zones.

The primary function of the root storage organ may be to supply moisture and nutrients for either the

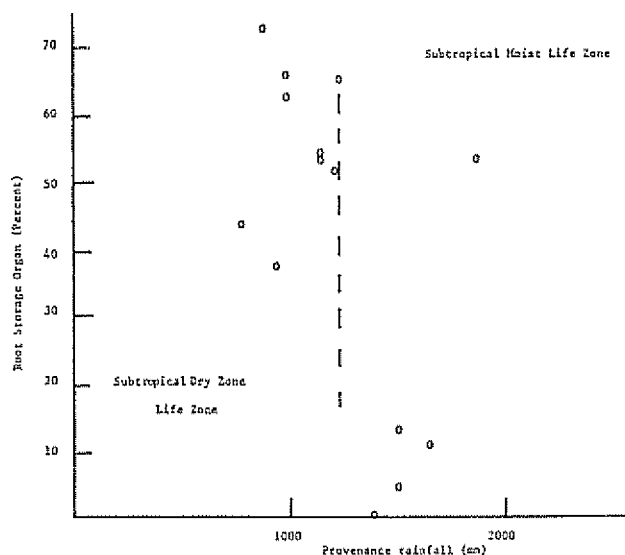


Fig 3.—Relationship between rainfall at provenance origin and the frequency of root storage organs among *P. oocarpa* seedlings grown in Puerto Rico

development of axillary buds at the root collar or to enhance taproot growth during the annual dry season. A second function may be to provide protection if a fire occurs, since a large moist storage organ would protect embedded axillary buds during a light ground fire.

Possibly, the construction ring observed on many of the root storage organs plays an important role in the development of the sprouts from the storage organ since it may restrict (i.e., concentrate) the upward movement of hormones that stimulate shoot growth and are known to originate in the roots (5). Thus, profuse sprouting at the constriction suggests more than a casual relationship between root storage organs and budding.

Field observations of 1-year-old seedlings in several Puerto Rican plantations support the occurrence of root sprout in *P. oocarpa*. Shortly after establishment of four field trials, the primary shoot of a few seedlings died or was broken off; however, lateral sprouts emerged from the root collar region of these seedlings and one apparently developed apical dominance. Although this is the first report that *P. oocarpa* seedlings develop root sprouts, Kemp (3) reported that *P. oocarpa* trees with dead trunks frequently sprouted from the root collar after a fire. He suggested that the extreme trunk sweep of many trees in *P. oocarpa* forests resulted from basal sprouting, after fire because the dead trunk forced the new sprout, arising from the root collar, to sweep out at the base. In Puerto Rico we have observed sprouting from the root collar area of *P. oocarpa* seedlings which had suffered top death

as a result of a grass fire which swept through the plantation about 8 months after it was established

The possibility that the root storage organ serves as a moisture and nutrient supply and may enhance survival of bare-root seedlings should be investigated. Forest geneticists should take into consideration the variation in capacity of these provenances to develop root storage organs in any long term breeding program. Likewise the forester who wants to reforest drier areas with *P. oocarpa* should be aware that natural regeneration may be influenced by the presence or absence of the root storage organ; thus, he should consider selecting a provenance with the capacity to develop root storage organs.

Conclusions

Root storage organ formation in *Pinus oocarpa* in Puerto Rico is more frequent in provenances from Subtropical Dry Life Zones than in those from Subtropical Moist Life Zones. Apparently, the development of storage organs is an evolutionary adaptation to droughty climates, and this phenomenon should be considered when dry climates are reforested with *P. oocarpa*.

Summary

During the nursery phase of the *Pinus oocarpa* Schiede provenance trial root storage organs and root collar sprouts were observed on year-old seedlings. The "carrot like storage organs" ranged from up to 3 cm in diameter and up to 6 cm in length. The frequency of the root storage organs ranged from 0 to

72 per cent while the frequency of vegetative sprouts from the root collar ranged from 1 to 72 per cent. The provenance failing to develop root storage organs had the lowest frequency of sprouting. Root storage formation was negatively correlated with provenance rainfall. Root storage organ formation may be a polymorphic evolutionary adaptation to either fire or drought. Chlorophyll and carotenoids were present in the above ground portion of the root storage organ. Preliminary results from nursery experiments suggest that *P. oocarpa* can be stump planted.

Literature cited

- 1 DENEVAN, WILLIAM M. The upland pine forests of Nicaragua: A study in cultural plant geography. University of California Publications in Geography 12: 251-320. 1961.
- 2 HOLDRIDGE, L. R. Determination of world plant formations from simple climatic data. Science 105: 367-368. 1947.
- 3 KEMP, R. H. International provenance research on Central American pines. Commonwealth Forestry Review. 52: 55-66. 1973.
- 4 STONE, E. I. Jr and STONE, M. H. Root collar sprouts in pine. Journal of Forestry 52: 487-491. 1954.
- 5 WAREING, P. R., and PHILLIPS, I. D. J. The control of growth and differentiation in plants. Oxford, England. Pergamon 1970. 303 p.

NOTAS Y COMENTARIOS

Los comejenes necesitan microbios

Investigaciones hechas en la Universidad del Estado de Michigan por John Breznak sobre los microbios en el intestino de los comejenes (o termitas) pueden ayudar a controlar el daño que hacen a la madera estos insectos y pueden al mismo tiempo rendir información acerca de la fijación del nitrógeno y la producción de metano (*Michigan Science in Action* N° 29, 1976).

Aunque los comejenes juegan un papel en la naturaleza al transformar árboles muertos y otro material celulósico en compuestos solubles, los daños que causan en todo el mundo se calculan en 1,5 mil millones de dólares al año.

El Dr. Breznak encontró que bacterias que viven en el intestino posterior de los comejenes tienen capacidad de fijar el nitrógeno atmosférico y de producir metano. Este descubrimiento básico puede ser importante por tres razones prácticas y por eso Breznak está tratando de aislar las dos clases de microbios.

La primera razón es que la manipulación de sus bacterias puede constituir una nueva forma de controlar el termita. La

madera, que es el alimento de muchos termites, contiene muy poco nitrógeno. Las bacterias fijadoras del nitrógeno en el intestino del insecto pueden ser vitales para la supervivencia del comején. Esto concuerda con ciertas teorías de gentes como Dale Norris, que consideran que cierto tipo de simbiosis entre insectos y bacterias es común y no excepcional en el reino animal (Cf *Turriaba* 23: 123. 1973). Si los científicos pudiesen destruir las bacterias, podrían indirectamente matar al comején. O como sugiere Breznak, las bacterias podrían ser aisladas, cultivadas en el laboratorio, y después alteradas genéticamente hacia un tipo que estorbe al termita en lugar de ayudarlo.

La segunda razón es que una comprensión del proceso de fijación del nitrógeno en los termites puede aumentar la eficiencia de la fijación biológica o química del nitrógeno, o también sugerir nuevas formas de hacerlo.

La tercera razón se refiere a la producción de metano por otras bacterias del interior del insecto. El metano es un combustible no contaminante y la ciencia está tratando de encontrar nuevas formas de fabricarlo en cantidad. En ciertas condiciones, las bacterias del intestino producen mucho más metano que otros organismos. El Dr. Breznak duda que unas "factorías de termites" resolverán la crisis energética, pero sugiere que las bacterias de los termites pueden ofrecer una pista. Un estudio cuidadoso de estas bacterias llevará a una mejor comprensión del proceso de formación de metano, y puede sugerir mejores maneras de producirlo comercialmente.

Nuevo índice para la selección de toros

Un índice propuesto para seleccionar toros sementales puede evitar algunos de los problemas que se presentan en el mejoramiento de los hatos ganaderos.

El seleccionar como reproductores aquellos toros que sobresalen en peso de terneros de un año está recibiendo mucha atención en la industria porque tales toros pueden contribuir al rápido crecimiento deseado y al tamaño grande en su descendencia destinada al beneficio. Pero hay algunas desventajas concomitantes.

Gordon Dickerson, del Servicio de Investigación Agrícola de los Estados Unidos, en Clay Center, Nebraska, señala que la selección para mayor peso de terneros de un año aumenta inadvertidamente el peso de terneros al nacimiento, la dificultad en la parición, y la mortalidad de terneros, y que la tasa de concepción subsecuente es más baja en vacas con dificultades en la parición. A la larga, el costo de mantenimiento para el rebaño de vacas también aumenta porque las vacas alcanzan un mayor tamaño a la madurez.

Dickerson y sus colaboradores sugieren una selección simultánea *para* peso del ternero de un año y *contra* tamaño al nacimiento, una posibilidad biológica debido a que estos caracteres no están estrechamente correlacionados genéticamente (*Agricultural Research* September 1976). Proponen un índice que consiste en el peso al año menos 3,2 veces el peso al nacer ($H=Y-3,2W$)

Se calcula que el uso de este índice podría reducir la tasa de aumento de peso al nacer en un 55 por ciento y la de peso a la madurez en un 25 por ciento pero retendría 90 por ciento de la ganancia potencial en peso al año.

El índice debería rendir un incremento neto de alrededor de 6 por ciento en la eficiencia de la producción sobre la selección para peso al año solamente, cuando la eficiencia de la producción se define incluyendo los costos de las pérdidas en la reproducción y en el mantenimiento del hato de vacas.

Es posible un 6 por ciento de incremento adicional en la eficiencia de la producción neta si se incluye en el índice una selección para grasa más delgada en la parte trasera del ternero, dice el Dr. Dickerson, pero el tamaño a la madurez es probable que se incremente algo más rápido. Este índice es peso al año menos 3,2 veces el peso al nacer menos 2,9 veces el grosor de la grasa sobre el lomo, medido en la 13ª costilla ($H=Y-3,2W-2,9B$)

En el estudio, los científicos usaron los pesos individuales de los animales, los registros de consumo de alimentos después del destete, y las medidas de sebo en la 12ª costilla de la canal, en unos mil animales. Con estos datos, estimaron la heredabilidad y correlación de caracteres, y usaron después los estimados para comparar la exactitud de las varias combinaciones de caracteres para predecir el valor para seleccionar una mejor eficiencia en la producción de carne. La eficiencia se definió como el valor al por menor de los cortes esencialmente sin hueso, con ajustes para el aspecto de la carne, menos el alimento postdestete y costos fijos, pero sin diferenciales de costo por variaciones de peso al destete.

El porqué de los pequeños RNAs

Hay mucho que aprender todavía sobre las funciones de los ácidos nucleicos particularmente aquellas clases que no toman parte en la síntesis de las proteínas. La próxima clase destinada a un escrutinio más estrecho lo constituyen los pequeños RNAs que están presentes en todas las células animales. Un mapa preliminar de sus andanzas, trazado por

Gary Ziery y Sheldon Penman, del MIT, sugiere que pertenecen a estructuras celulares importantes que todavía no se han identificado (*Cell*, vol. 8 p. 19)

Aparte de su tamaño, de 90 a 300 nucleótidos, y de su estabilidad, los pequeños RNAs tienen poco en común entre sí. Uno, comúnmente encontrado en virus de tumores, parece estar parcialmente agregado a la membrana celular. Se conocen otros que son constituyentes de partículas de ribosoma; otro resulta estar ligado al RNA ribosomal durante su manufactura. El tipo más abundante reside en complejos proteínicos grandes en el núcleo, laxamente adheridos a los cromosomas; mientras que la mayoría del resto pertenece a un "esqueleto nuclear", que queda en el núcleo cuando los cromosomas son extraídos.

Lo que están haciendo estos RNAs nucleares es un misterio, aunque observaciones en amibas por Lester Goldstein de la Universidad de Colorado deben proporcionar una pista (*Nature*, vol. 261, p. 159). Encuentra que cerca del inicio de la división celular, y de nuevo cerca del final, los pequeños RNAs por breves momentos se apiñan sobre los cromosomas en condensación y descondensación.

La estabilidad de los RNAs nucleares, sus secuencias fijas, y la extensa metilación de algunos de ellos, recuerdan a los RNAs por breves momentos se apiñan sobre los cromosomas por una cuidadosa preparación, ya que todos van primero al citoplasma, algunos como distintivos precursores de vida corta. Sólo entonces retornan al núcleo. Quizás emplean ese tiempo enlazándose con proteínas.

Algo posible es que toman parte en estructuras algo parecidas a los ribosomas involucrados en el acondicionamiento o formación de los cromosomas. La mayor parte de los papeles fuera del código genético están por supuesto desempeñados ahora por proteínas, pero los RNAs de los ribosomas y otros parecidos son un recuerdo de que los ácidos nucleicos deben haber llegado primero e iniciado ellos mismos las tareas esenciales. Pudiera ser que los pequeños RNAs nucleares probarán también ser reliquias vivientes de aquella era.

Antitranspirantes de origen vegetal

Investigaciones hechas en Chapingo, México, por Bonifacio Rolim y Ramón Fernández González, indican que extractos acuosos de plantas de lugares áridos tienen efectos inhibitorios sobre la transpiración del frijol sin reducir sus rendimientos, lo que abre posibilidades para su uso en cultivos bajo riego (*Agrociencia* N° 19: 37-43)

Los antitranspirantes se han estado estudiando desde casi 15 años aplicados a las hojas para reducir las pérdidas de agua por transpiración y mantener las células más turgentes y ampliar los intervalos del riego. Hasta la fecha se han utilizado productos sintéticos como el alcohol cetílico, silicones y algunos compuestos patentados, que han tenido efecto positivo en reducir el consumo de agua, pero se han observado efectos tóxicos, reducción de rendimientos y costos muy elevados.

Rolim y Fernández utilizaron extractos de vainas de mezquite (*Prosopis juliflora*), hojas de pirul (*Sebinus molle*) y pencas de nopal (*Opuntia ficus indica*) en la proporción de un kilogramo de material en un litro de agua. Se utilizaron cuatro diluciones de 1:5 hasta 1:20 y se aplicaron a tres intervalos de 10, 15 y 20 días con una bomba aspersora manual sobre el haz y el envés de hojas del cultivar 'Canario 101' de frijol, en condiciones de invernadero.

Hubo efecto de los extractos de todas las especies sobre la reducción de la transpiración, llegándose a un máximo de 15 por ciento para el caso del mezquite. No hubo diferencias significativas entre los tratamientos, pero sí entre estos y el testigo sin extractos. No hubo efecto sobre los rendimientos de materia fresca y materia seca en hojas, tallos y vainas. Tampoco hubo toxicidad en las plantas tratadas.