



**COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

**PRODUCCIÓN Y CALIDAD DE  
SEMILLA DE *Pinus*  
*montezumae* LAMBERT DE  
OCHO POBLACIONES EN EL  
CENTRO DE MÉXICO**

RAQUEL HERRERA HERNÁNDEZ

T E S I S  
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO, MÉXICO

2022



# COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

La presente tesis titulada: Producción y calidad de semilla de *Pinus montezumae* Lamb. de ocho poblaciones en el centro de México realizada por el alumno: Raquel Herrera Hernández bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS  
CIENCIAS FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO

Dr. Javier López Upton

ASESORA

Dra. Liliana Muñoz Gutiérrez

ASESOR

Dr. Carlos Ramírez Herrera

Montecillo, Texcoco, Estado de México, mayo de 2022

**PRODUCCIÓN Y CALIDAD DE SEMILLA DE *Pinus montezumae* LAMBERT  
DE OCHO POBLACIONES EN EL CENTRO DE MÉXICO**

**Raquel Herrera Hernández, Maestro en Ciencias (MC)**

**Colegio de Postgraduados, 2022**

**RESUMEN**

Los bosques que rodean las ciudades de México, Puebla y Tlaxcala, México, son fuente de servicios ambientales para 25 millones de personas. *Pinus montezumae* Lamb. es una especie abundante de la zona que está bajo presión antropocéntrica. El objetivo del estudio fue determinar el potencial de repoblamiento de *Pinus montezumae* Lamb. a través de su capacidad de producción de semilla y su relación con variables ambientales (clima, suelo) y ecológicas (densidad de rodal). En ocho poblaciones del centro de México se recolectaron 10 conos de 15 árboles por población. Se determinó la producción de semilla, germinación, crecimiento de plántulas y su relación con variables ambientales. El análisis de datos fue por métodos paramétricos y no paramétricos según el comportamiento de cada variable. En todas las variables, excepto en el número de escamas infértiles, existen diferencias significativas entre poblaciones ( $p < 0.05$ ) y algunas variables entre árboles (aquellas analizadas por métodos paramétricos). Las correlaciones se estimaron por el método de Pearson y Spearman. La longitud media de conos resultó de 16 cm con 176 escamas, 64 infértiles y 112 fértiles (64% de fertilidad). Se obtuvieron 132 semillas desarrolladas, 55% llenas, 43% vanas y 2% plagadas. La eficiencia de producción, eficiencia reproductiva y el índice de endogamia fueron 0.33, 28.7 y 0.43, respectivamente. La germinación entre poblaciones varió del 81-88 %. Las plántulas presentaron 6.5 cotiledones con una longitud de 29 mm y un hipocótilo de 16.4 mm. La precipitación mostró correlaciones con los indicadores reproductivos ( $r = \pm 0.74$ ) y de germinación ( $r > 0.75$ ). Las correlaciones de temperatura fueron negativas con los indicadores reproductivos ( $r > -0.78$ ), excepto con el peso de semilla ( $r = 0.74$ ) y positivas con las plántulas ( $r = 0.87$ ). En

las variables edáficas, la materia orgánica mostró correlación negativa con el peso de semilla ( $r=-0.94$ ) y de plántulas ( $r>-0.94$ ); el pH mostró correlación positiva ( $r=0.76$ ) con las variables reproductivas; el fósforo con la germinación ( $r=0.94$ ) y el nitrato con las plántulas ( $r=0.80$ ) y el potencial de producción ( $r=0.81$ ). La densidad no presentó correlación significativa con ninguna variable. No se observó deficiencia en la producción de semilla, germinación y desarrollo inicial de plántulas. A pesar de la alta fragmentación y baja densidad de árboles en las poblaciones, los indicadores no muestran deficiencia en la producción de semilla llena y germinación, siendo indicio de un correcto proceso de regeneración natural por semilla.

**Palabras clave:** eficiencia reproductiva, germinación, indicadores reproductivos, *Pinus montezumae*, plántulas, poblaciones, regeneración natural, semillas.

**PRODUCTION AND SEED QUALITY OF *Pinus montezumae* LAMBERT  
FROM EIGHT POPULATIONS IN CENTRAL MEXICO**

**Raquel Herrera Hernández, Maestro en Ciencias (MC)  
Colegio de Postgraduados, 2022**

**ABSTRACT**

The forests that surround the cities of Mexico, Puebla and Tlaxcala, Mexico, are a source of environmental services for 25 million people. *Pinus montezumae* Lamb. is an abundant species in the area that is under anthropocentric pressure. The objective of the study was to determine the repopulation capacity of *Pinus montezumae* Lamb. through its seed production capacity related with environmental (climate, soil) and ecological variables (tree density). In eight populations from central Mexico, 10 cones were collected from 15 trees per population. Seed production, germination, seedling growth and their relationship with environmental variables were determined. Data analysis was by parametric and non-parametric methods according to the behavior of each variable. In all the variables, except for the number of infertile scales, significant differences were found between populations ( $p < 0.05$ ) and some variables between trees (those evaluated by parametric methods). Correlations were estimated using the Pearson and Spearman method. The mean cone length was 16 cm with 176 scales, 64 infertile and 112 fertile (64% fertility). One hundred thirty-two developed seeds were obtained, 55% full, 43% empty and 2% plagued seeds. Production efficiency, reproductive efficiency and inbreeding index were 0.33, 28.7 and 0.43, respectively. Germination between population ranged from 81-88%. The seedlings presented 6.5 cotyledons with 29 mm in length and a hypocotyl of 16.4 mm. Precipitation showed correlations with reproductive ( $r = \pm 0.74$ ) and germination ( $r > 0.75$ ) indicators. Temperature correlations with reproductive indicators were negative ( $r > -0.78$ ), except with seed weight ( $r = 0.74$ ) and positive with seedlings ( $r = 0.87$ ). In the edaphic variables, the organic matter showed negative correlation with seed weight ( $r = -0.94$ ) and seedling indicators

( $r > -0.94$ ); pH showed positive correlation ( $r = 0.76$ ) with reproductive variables; phosphorus with germination ( $r = 0.94$ ) and nitrate with seedlings ( $r = 0.80$ ) and seed potential ( $r = 0.81$ ). The density was not significant with any variable. No deficiency was observed in seed production, germination and initial seedling development. Despite the high fragmentation and low density of trees in the populations, the indicators do not show deficiency in the production of full seed and germination, indicating a correct process of natural regeneration by seed.

**Key words:** germination, natural regeneration, *Pinus montezumae*, populations, reproduction efficiency, reproductive indicators, seedlings, seeds.

## **AGRADECIMIENTOS**

Extiendo el agradecimiento al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por haber financiado en su totalidad los estudios de maestría, así también al Colegio de Postgraduados (COLPOS), campus montecillo, particularmente al Posgrado en Ciencias Forestales por haber permitido el desarrollo de los estudios.

## CONTENIDO

RESUMEN.....	iii
ABSTRACT.....	v
AGRADECIMIENTOS.....	vii
LISTAS DE CUADROS.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	xi
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	3
<b>General</b> .....	3
<b>Específicos</b> .....	3
<b>Hipótesis</b> .....	3
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	4
<b>Sitios de recolecta</b> .....	4
<b>Recolecta de conos</b> .....	5
<b>Análisis de conos y semillas</b> .....	6
<b>Prueba de germinación</b> .....	9
<b>Análisis de suelo del sitio de recolecta</b> .....	11
<b>Análisis estadístico</b> .....	12
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN GENERAL.....	16
<b>Componentes de varianza</b> .....	16
<b>Caracterización de conos</b> .....	18
<b>Análisis de correlación de en variables de conos</b> .....	21
<b>Variables reproductivas</b> .....	25
<b>Análisis de correlación de variables reproductivas</b> .....	34
<b>Indicadores de germinación</b> .....	38
<b>Análisis de correlación de los indicadores de germinación</b> .....	44
<b>Implicación de resultados</b> .....	48
V. CONCLUSIÓN.....	51
VI. LITERATURA CITADA.....	52



## LISTAS DE CUADROS

Cuadro 1. Localización principales variables ambientales de las ocho poblaciones de <i>Pinus montezumae</i> en estudio.....	4
Cuadro 2. Distribuciones de probabilidad y funciones de enlace empleados en el modelo lineal generalizado mixto para el análisis de varianza de algunos indicadores reproductivos de ocho poblaciones de <i>Pinus montezumae</i> .....	14
Cuadro 3. Componentes de varianza de los indicadores reproductivos de <i>Pinus montezumae</i> de ocho poblaciones en el centro de México. ....	17
Cuadro 4. Medias poblacionales, valores extremos entre árboles y $\pm$ error estándar de las características de conos de <i>P. montezumae</i> de ocho poblaciones del centro de México. ....	19
Cuadro 5. Índice de fertilidad de conos en ocho especies del género <i>Pinus</i> . ....	20
Cuadro 6. Valores de correlación de Spearman entre características de conos de ocho poblaciones de <i>P. montezumae</i> .....	24
Cuadro 7. Valores de correlación de Pearson y Spearman entre variables ambientales y características de conos de <i>Pinus montezumae</i> de ocho poblaciones. ....	24
Cuadro 8. Medias poblacionales ( $\pm$ error estándar) y valores extremos de árboles de variables de producción de semilla de ocho poblaciones de <i>Pinus montezumae</i> . ....	28
Cuadro 9. Variación en el peso y número de semillas por kilogramo y número de conos necesarios para obtener un kilogramo de semilla en ocho poblaciones de <i>Pinus montezumae</i> . ....	30

Cuadro 10. Medianas poblacionales ( $\pm$ error estándar) y valores extremos de árboles de los indicadores reproductivos de ocho poblaciones de <i>Pinus montezumae</i> .....	32
Cuadro 11. Valores de correlación de Pearson entre variables ambientales y variables de producción de semilla ocho poblaciones de <i>Pinus montezumae</i> . ....	37
Cuadro 12. Valores de correlación de Pearson y Spearman entre características de conos y variables de producción de semilla de ocho poblaciones de <i>Pinus montezumae</i> .....	38
Cuadro 13. Medias poblacionales ( $\pm$ error estándar) y valores extremos de árboles en los indicadores de germinación de semillas de ocho poblaciones del centro de México de <i>Pinus montezumae</i> .....	40
Cuadro 14. Valores medios ( $\pm$ error estándar) y valores extremos de árboles de las características de las plántulas de <i>P. montezumae</i> de ocho poblaciones a los 35 días después de la siembra.....	42
Cuadro 15. Frecuencia absoluta y relativa del número de cotiledones observados en plántulas de <i>Pinus montezumae</i> . ....	43
Cuadro 16. Valores de correlación de variables ambientales e indicadores de germinación de ocho poblaciones de <i>Pinus montezumae</i> . ....	48

## LISTA DE FIGURAS

- Figura. 1. Mapa de distribución de las poblaciones en estudio de *Pinus montezumae*. Los nombres de las poblaciones se indican en el Cuadro 1. .... 5
- Figura 2. Curva de germinación acumulada y velocidad de germinación de las ocho poblaciones del centro de México de *Pinus montezumae*. .... 41
- Figura 3. Tiempo (promedio) necesario para alcanzar el 50% de la germinación de semillas *Pinus montezumae*. Los valores sobre la barra representan la germinación media al final de la prueba. .... 41

## I. INTRODUCCIÓN

La regeneración natural del bosque depende de la capacidad de producción de semilla viable con el que se promueve el reclutamiento de nuevos árboles (Rojo-Alboreca et al., 1993). El ciclo reproductivo condiciona el mecanismo de repoblamiento en la masa forestal, que puede ser a partir del banco de semilla, del banco de plántulas o de la regeneración avanzada (Torres et al., 2014; Chen et al., 2014). El ciclo reproductivo es de tres años en la mayoría de las especies del género *Pinus* (Venegas-González et al., 2016), desde la formación de estructuras reproductivas en los meristemos terminales de las ramas hasta la dispersión de las semillas (Williams, 2009; University of Auckland, 2020).

Las condiciones climáticas (temperatura, precipitación, luz), genéticas (genotipo del individuo y de su procedencia) y ecológicas (densidad del rodal, competencia) que prevalecen en el sitio durante las fases de desarrollo de los estróbilos tienen un efecto directo sobre la producción de semilla (Codesido et al., 2005; Fernando, 2013). Para que la semilla genere plantas con la calidad genética, fisiológica y física deseables deben presentarse condiciones ambientales favorables particulares en los sitios de recolecta para cada especie (Bishaw et al., 2009).

Se han encontrado diferencias entre poblaciones en la producción de semilla para un mismo periodo (Capilla-Dinori et al., 2021) debido a la variación de factores geográficos y topográficos, así como de factores ambientales con variación interanual (Calama y Montero, 2007), como la temperatura y la humedad ambiental registradas durante el inicio del desarrollo de los estróbilos (Fowells y Schubert, 1956; Mooney et al., 2011). La constitución genética del árbol y cambios en el ambiente provocan una variación de la producción de semillas entre las poblaciones, probablemente como un mecanismo adaptativo (Lucas-Borja y Vacchiano, 2018).

En México se ha evaluado la producción de semilla en rodales naturales y huertos semilleros con el fin de encontrar diferencias y similitudes entre

procedencias o individuos seleccionados (Bustamante-García et al., 2012). Es común observar diferencias entre especies y procedencias en la mayoría de las variables (Santos-Sánchez et al., 2018). Sin embargo, no es habitual evaluar la relación entre los factores ambientales y los indicadores reproductivos. Cuando llegan a considerarse estas relaciones, se emplean pocas variables, como la precipitación y temperatura media anual (Capilla-Dinori et al., 2021).

*Pinus montezumae* Lambert es una especie apreciada por la calidad de la madera y su importancia ecológica (Flores y Moctezuma, 2021). A pesar de esto, solo se tiene un reporte sobre la producción de semillas e indicadores reproductivos (Delgado-Valerio, 1994). La especie se distribuye desde Coahuila hasta Oaxaca, con una concentración importante en el centro de México (Amezcuca-Cruzaley, 2003). Actualmente muchas de sus poblaciones presentan reducción de tamaño y densidad debido al cambio de uso de suelo y la tala clandestina (Régules-Reyes, 2019). La disminución de la densidad de árboles puede resultar en menor regeneración natural a causa de la falta de polen y los efectos negativos de la endogamia sobre la capacidad de producción de semilla viable (Buchert, 1994; Kara y Topaçoğlu, 2018). En el presente estudio se analizan variables relacionadas con la capacidad y características reproductivas de *P. montezumae* como, las características de conos, producción de semilla, indicadores reproductivos y de germinación en ocho poblaciones del centro de México con distribución discontinua (fragmentadas). Además, se examina la relación de estas variables con las condiciones climáticas, edáficas y la densidad del rodal.

## II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

### General

Analizar la producción y germinación de semilla de *Pinus montezumae* Lamb. de ocho poblaciones y su relación con las condiciones edáficas, climáticas y densidad de arbolado.

### Específicos

1. Analizar los indicadores reproductivos de ocho poblaciones.
2. Evaluar la germinación semillas y las características de las plántulas
3. Determinar la relación entre los indicadores reproductivos y de germinación con las variables ambientales.

### Hipótesis

1. La variación ambiental causa diferenciación entre poblaciones en los indicadores reproductivos de *P. montezumae*.
2. La germinación y características de plántulas de *P. montezumae* están influenciadas por las condiciones del medio.
3. Los indicadores reproductivos, de germinación y plántulas están correlacionados significativamente con al menos una variable ambiental.

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### Sitios de recolecta

La recolecta de conos se realizó en ocho poblaciones localizadas en los estados de México, Puebla, Tlaxcala y Ciudad de México (Cuadro 1, Figura 1). La población de Tlacotenco (CDMX) es la que se localiza más al oeste; las poblaciones de Llano Grande, San Rafael y Tlahuapan se distribuyen entre el Monte Tláloc y el volcán Iztaccíhuatl; Ixtenco, Altamira, San Pedro y San Bartolo se localizan en las inmediaciones del Parque Nacional La Malinche. En cada población se seleccionaron 15 árboles adultos de apariencia sana, libre de plagas y enfermedades. Alrededor de cada árbol seleccionado para la recolecta de conos se determinó la densidad de individuos adultos de la misma especie. Se realizó un sitio circular con un radio de 17.84 metros (0.10 de hectárea). Se realizaron análisis de correlación entre la densidad y los indicadores reproductivos buscando alguna asociación y los efectos de la densidad de árboles en la producción de semilla.

Cuadro 1. Localización principales variables ambientales de las ocho poblaciones de *Pinus montezumae* en estudio.

Población	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)	PMA (mm)	TMA (°C)	Densidad Árb./ha
1 Tlacotenco	19° 20.80	98° 36.90	2959	901	13	90
2 Llano Grande	19° 20.83	98° 43.53	3176	883	11	107
3 Tlahuapan	19° 20.90	98° 39.35	2844	912	13	62
4 San Rafael	19° 16.8	98° 35.85	2913	928	13	158
5 San Pedro	19° 15.56	98° 05.08	2949	910	14	102
6 San Bartolo	19° 16.30	98° 05.53	2850	896	14	193
7 Altamira	19° 16.96	97° 59.45	3000	912	13	228
8 Ixtenco	19° 17.41	97° 58.21	2950	904	14	181

La población se localiza en la Ciudad de México; las poblaciones 2 y 3 en el Estado de México; la población 4 en Puebla; las poblaciones del 5 – 8 en el estado de Tlaxcala. La precipitación media anual (PMA) y temperatura media anual (TMA) son medias de los años 2018, 2019 y 2020, obtenidos en el software ClimateNA 6.4.

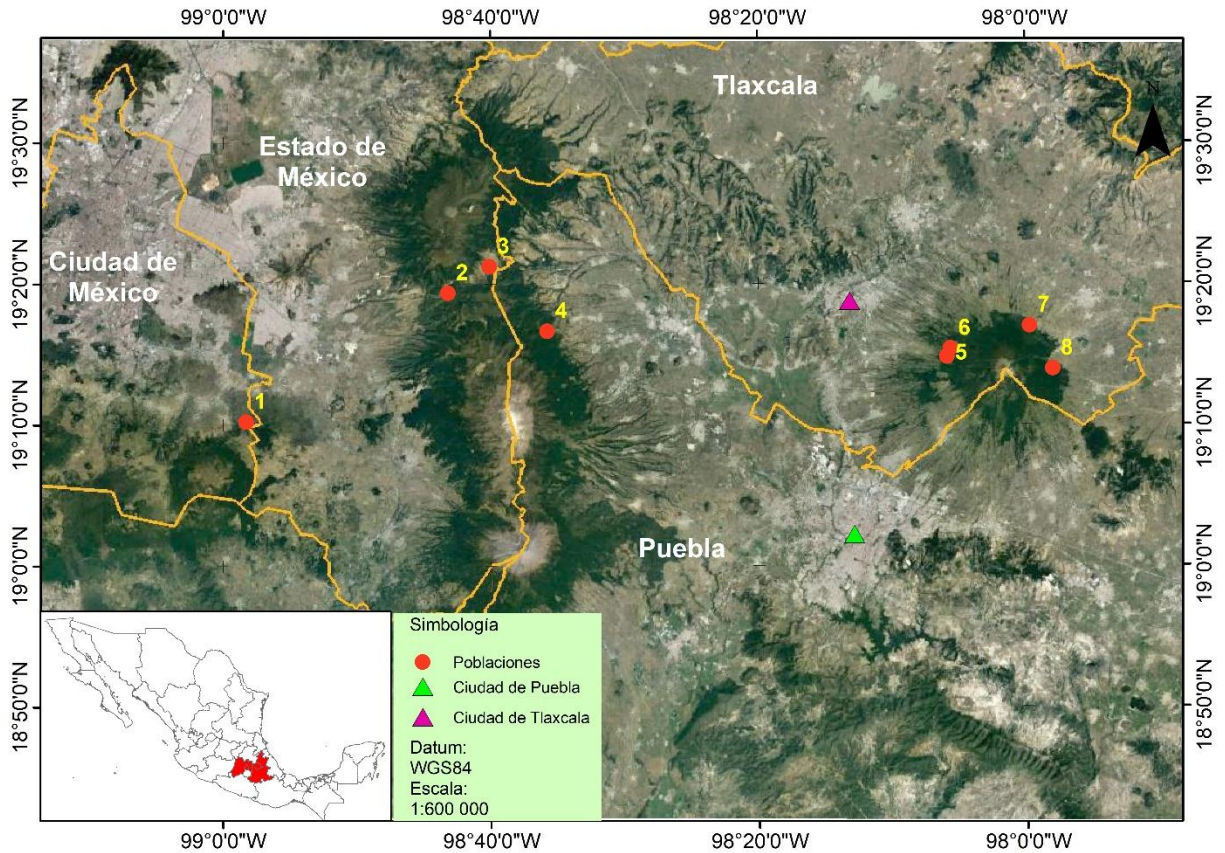


Figura. 1. Mapa de distribución de las poblaciones en estudio de *Pinus montezumae*. Los nombres de las poblaciones se indican en el Cuadro 1.

### Recolecta de conos

Los 15 árboles seleccionados tuvieron una producción de conos suficiente para la recolecta. La distancia mínima entre los individuos fue de 50 metros, con el propósito de estimar la producción empleando la mayor variación existente dentro de cada población (Bramlett *et al.*, 1977). Las técnicas de recolección de conos fueron a través del corte de ramillas con tijeras de podar y mango extensible y por medio de ascenso en los árboles. Se eligieron conos sin presencia de daños por insectos o daños mecánicos. Los daños aparentes por plagas se identificaron como agujeros en los conos, color rojo o coloración café inusual en la parte exterior o una curvatura atípica (Miller y Schaefer, 2015). De cada árbol se recolectaron 10 conos cerrados con madurez fisiológica (Johnson *et al.*, 2003).



Los conos se colocaron individualmente en una bolsa de papel con nomenclatura de población, número de árbol y número de cono.

### **Análisis de conos y semillas**

En el laboratorio del Postgrado en Ciencias Forestales se realizó la evaluación y manejo de conos. Con un vernier milimétrico TRUPER-14388 se midió el ancho máximo de los conos y con una cinta métrica la longitud en la parte externa de la curvatura, desde la base al ápice (Morales-Velázquez *et al.*, 2010). Se contó el número total de escamas con los conos cerrados. Después, los conos se colocaron en un lugar sombreado donde perdieron gradualmente la humedad. Finalmente, se colocaron en un invernadero donde abrieron las escamas (Adongo-Onyango *et al.*, 2020). En algunos conos se dificultó la apertura por la resina que mantenía a las semillas adheridas. Con la ayuda de un taladro se realizó un orificio en la base del cono para facilitar la separación de las escamas y la extracción de las semillas. Cuando los conos abrieron se identificaron y contabilizaron las escamas fértiles e infértiles. Se consideraron como escamas fértiles aquellas localizadas en el centro del cono, con una base amplia con dos cavidades o marcas de la semilla desarrollada. Las infértiles se ubican en la base y ápice del cono, se identificaron por su tamaño reducido con una base angosta, además de presentar óvulos rudimentarios que se muestran como puntos cafés en la base de las alas, las cuales son menores a las producidas de las escamas fértiles.

Con una cuña metálica se separaron las escamas de forma ordenada, comenzando desde la base, para identificar el límite de la zona fértil e infértil. Se fue observando que en el interior estuviera ocupado por óvulos rudimentarios para determinar que fueran escamas estériles. Se contabilizó la zona infértil superior e inferior y por diferencia a las escamas totales se obtuvo el número de aquellas que son fértiles. Una vez extraídas las semillas y óvulos se clasificaron como: a) semillas llenas, b) semillas vanas, c) semillas dañadas y e) óvulos abortados, tal como se describe a continuación.

La suma de las semillas llenas, vanas y dañadas se consideró como semillas desarrolladas (Bramlett *et al.*, 1977). Estas semillas presentan un tamaño normal, las que fueron menores de talla se consideraron como óvulos abortados de primer y segundo año de manera indistinta. Debido a la dificultad de contabilizar los óvulos abortados por su tamaño reducido, se calculó el número por cono mediante la diferencia del potencial de producción de semilla y el total de semillas desarrolladas. De las semillas desarrolladas se contabilizó el número de semillas plagadas, siendo aquellas que presentan daños por insectos, donde se observa un orificio pequeño de hasta un tercio del diámetro de la semilla, o daño por hongos en el megagametofito donde se observa un material esponjoso color naranja que sale por un orificio en la testa llegando a formar una protuberancia en el exterior.

De las semillas desarrolladas restantes se separaron aquellas que son vanas a través del método de flotación en agua y alcohol, a una concentración de 10%, dejando reposar a las semillas por un periodo de cinco minutos. Las que flotaron se consideraron vanas. Este método se validó al realizar muestreos aleatorios en las semillas de ciertos conos, rompiendo la testa y observando la presencia o ausencia del megagametofito en el interior (Wittwer *et al.*, 1997). En una báscula electrónica Chyo JK-200 con precisión de 0.0001 g se obtuvo la masa de semillas llenas por cono, con el que posteriormente se calculó el número de semillas por kg y el peso de 100 semillas. Las semillas llenas se guardaron en sobres de papel en un cuarto frío a -4 °C hasta la prueba de germinación; se conservó la nomenclatura inicial de cono, árbol y sitio. Finalmente, los conos se secaron en una estufa Binder 400 a 72 °C hasta obtener una masa constante (72 horas), con el que se calculó la eficiencia reproductiva a partir del cociente del peso de semillas llenas y el peso seco del cono (Mosseler *et al.*, 2000).

Con los datos anteriores se obtuvieron las siguientes variables de producción de semilla (Bramlett *et al.*, 1977):

- 1- Potencial de producción de semilla (PS) = Escamas fértiles \* 2 = total de óvulos fértiles
- 2- Valor de fertilización= semilla desarrollada/óvulos fértiles
- 3- Semillas desarrolladas (SD) = s. llenas + s. vanas + s. plagadas
- 4- Porcentaje de semilla desarrollada = (semillas desarrolladas / potencial de semilla) \* 100
- 5- Porcentaje de óvulos abortados = (óvulos abortados/potencial de semilla) \* 100
- 6- Porcentaje de semillas llenas = (semillas llenas / semillas desarrolladas) \* 100
- 7- Porcentaje de semillas plagadas = (semillas plagadas / semillas desarrolladas) \* 100
- 8- Porcentaje de semillas vanas = (semillas vanas / semillas desarrolladas) \* 100

Además, se calcularon los siguientes indicadores reproductivos derivados de las variables anteriores:

- 9- Eficiencia de producción de semilla = semillas llenas /potencial de producción de semilla
- 10- Eficiencia reproductiva = (Peso de s. llenas / peso seco del cono) \* 100
- 11- Índice de fertilidad = escamas fértiles / escamas totales
- 12- Índice de endogamia = semillas vanas / semillas desarrolladas

El valor de fertilización corresponde a la fracción de óvulos fecundados respecto al total de cada cono, es decir, las semillas desarrolladas. El número de

óvulos totales resultan de multiplicar el número de escamas fértiles por dos, siendo esta la cantidad que cada escama contiene en su interior.

La endogamia es producto de la autofecundación o del cruzamiento de individuos genéticamente emparentados (Charlesworth y Willis, 2009). En árboles existen especies que se reproducen esencialmente por autofecundación y especies que lo hacen por medio de la polinización cruzada, como las coníferas (Schemske y Lande, 1985). En el segundo grupo, cuando ocurre la autofecundación se observa un fenómeno conocido como depresión endogámica, con el que se reduce el vigor de la progenie debido a la homocigosis de alelos deletéreos (Tambarussi *et al.*, 2017; Takeuchi *et al.*, 2020). Este fenómeno se observa mayormente en el estado embrionario, afectando la supervivencia de estos (Schemske y Lande, 1985; Sorensen y Cress, 1994). Con esto puede determinarse el número de semillas que son producto de la endogamia, es decir, semillas vanas.

Con las características de conos y las variables de semilla, se buscó identificar el umbral de fecundación de los conos, un valor que representa el porcentaje de semilla desarrollada igual o superior a este valor (Brown, 1971). En los conos recolectados se observó si existe un porcentaje mínimo de semilla desarrollada o un máximo de óvulos abortados que caracterice a la especie en estudio.

### **Prueba de germinación**

La prueba de germinación se estableció en un invernadero. Como tratamiento pregerminativo, las semillas se sometieron a imbibición por 24 horas en agua destilada. Previamente se desinfectaron en una solución de peróxido de hidrógeno ( $H_2O_2$ ) al 3% por diez minutos. El sustrato empleado estuvo compuesto por una mezcla de corteza composteada, turba de musgo, perlita y vermiculita en una proporción de 40 – 40 - 10 – 10, respectivamente. Se utilizaron tubetes de 310 ml, dispuestos en rejillas de 54 cavidades en un arreglo de 6 x 9.

En la germinación se emplearon 10 de 15 árboles por población debido a las restricciones de espacio en las camas de germinación. La prueba consistió en seis repeticiones. En cada repetición se emplearon 80 árboles (diez por población) dispuestos de forma aleatoria. Las semillas de cada árbol se sembraron en una hilera de nueve tubetes, por lo que cada repetición se compuso de 80 hileras de nueve tubetes. En cada repetición se sembraron 36 semillas por árbol, distribuidas de cuatro semillas por tubete (9 tubetes x 4 semillas = 36). Por las seis repeticiones se emplearon 216 semillas por árbol (9 tubetes x 4 semillas x 6 repeticiones = 216 semillas por árbol). Las semillas se sembraron a una profundidad aproximada de cuatro milímetros, cubiertas por una capa de tezontle esterilizado de 4 mm. El riego fue cotidiano durante los 30 días que duró la prueba para mantener una humedad suficiente en el medio de germinación.

El conteo se realizó diariamente desde la germinación de la primera semilla, considerando como semilla germinada al momento de observarse la emergencia de las hojas cotiledonares sobre la superficie, siendo éstas un indicador de la formación de una plántula normal (Tilki y Alptekin, 2006; El-Kassaby *et al.*, 2009). Las variables de germinación fueron las siguientes:

- 1) Capacidad germinativa: la proporción de semillas germinadas (SG) respecto al total de semillas sembradas (SS) durante el tiempo de la prueba.

$$CG = (SG/SS) * 100$$

- 2) Germinación diaria media y valor pico (Czabator, 1962): el Valor Pico (VP) es el valor máximo obtenido de la división del porcentaje de germinación acumulada y el número de días en que ha alcanzado dicho porcentaje; la Germinación Diaria Media (GDM) es el porcentaje de germinación final dividido por el número de días que dura la prueba.
- 3) Velocidad de germinación (Maguire, 1962): la prueba consiste en relacionar el total de semillas germinadas con el tiempo que comprende desde la siembra

hasta la observación de la última semilla germinada para cada árbol, que es igual o menor al tiempo que dura la prueba.

$$VG = \sum \frac{n_i}{t}$$

Donde  $n_i$  es el número de semillas germinadas al día  $i$  y  $t$  es el tiempo de germinación desde la siembra hasta la germinación de la última semilla.

4) 50% de germinación: este valor relaciona el tiempo necesario en días para alcanzar el cincuenta por ciento de la germinación, que en términos generales refiere a la velocidad en que germina la semilla. Se calculó por medio del software GERMINATOR 1.29 (Joosen *et al.*, 2010).

Cuarenta días después de la siembra, y diez días después del término del conteo de germinación, se extrajeron 35 plántulas de cada árbol, de las que se evaluaron tres variables respecto al desarrollo inicial. Estas fueron, número de cotiledones, longitud de cotiledones y longitud del hipocótilo. Además, se contabilizó el número de plántulas albinas por árbol en relación con el total de plántulas germinadas.

### **Análisis de suelo del sitio de recolecta**

Se obtuvo una muestra compuesta de suelo en cada población. Las submuestras se recolectaron en cada árbol, en un radio no mayor a cinco metros del fuste (Mammo *et al.*, 2019). El suelo se recolectó en los primeros 20 centímetros de la superficie quitando la hojarasca previamente (Meira-Castro *et al.*, 2015). Las submuestras se colocaron en bolsas de plástico con una identificación del sitio. El material leñoso y las rocas fueron extraídas de las submuestras mediante un tamizado y posteriormente secado al sol (Krishnaveni, 2015). Después se mezclaron las submuestras con las que se formó una muestra de un kilogramo por población. Las ocho muestras se analizaron en el Laboratorio Nacional de Investigación y Servicio Agroalimentario y Forestal (LANISAF) de la Universidad

Autónoma Chapingo siguiendo los procedimientos estándar del propio laboratorio.

En el laboratorio se analizaron las muestras siguiendo la NOM 021-SEMARNAT-2000. El pH se determinó con la relación 1:2, la concentración de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) y nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) se cuantificó con un analizador por inyección de flujo, el fósforo se determinó en un espectrofotómetro ultravioleta-visible y la materia orgánica se evaluó con el método Walker y Black (Leeper *et al.*, 2020). Se consideraron estas cinco variables edáficas debido a que se ha detectado una relación con la productividad de la vegetación arbórea en el bosque (Dimkpa *et al.*, 2017), por ejemplo, el fósforo que se ha ligado a la formación de estructuras florales (McCavour *et al.*, 2014).

### **Análisis estadístico**

Los datos de producción de semilla se analizaron siguiendo un diseño anidado:

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + A_{j(i)} + e_{ijk}$$

Donde:

$Y_{ijk}$  = variable respuesta del indicador reproductivo

$\mu$  = media general

$P_i$  = efecto fijo de la  $i$ -ésima población

$A_{j(i)}$  = efecto aleatorio del  $j$ -ésimo árbol de la  $i$ -ésima población

$e_{ijk}$  = error experimental considerando el dato por cono.

Los parámetros de germinación y características de plántulas se analizaron siguiendo un diseño de bloques completos con tratamientos aleatorizados:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + A_{k(j)} + BP_{ij} + e_{ijk}$$

Donde:

$Y_{ijk}$  = variable de germinación y características de plántulas

$\mu$  = media general

$B_i$  = efecto aleatorio del  $i$ -ésimo bloque

$P_j$  = efecto fijo de la  $j$ -ésima población

$A_{k(j)}$  = efecto aleatorio del  $k$ -ésimo árbol de la  $j$ -ésima población

$BP_{ij}$  = efecto aleatorio de la interacción del  $i$ -ésimo bloque por la  $j$ -ésima población

$e_{ijk}$  = error experimental

En las variables longitud de cono, escamas totales, fértiles e infértiles, potencial de producción, semilla llena, vana, óvulos abortados, índice de fertilidad, peso de 100 semillas, peso de cono y las variables de plántulas se observó una distribución normal de los residuos estandarizados en el gráfico Q-Q plot. Estas variables se analizaron con el paquete de análisis estadístico SAS 9.4 (Khatun, 2021). Los componentes de varianza se estimaron sobre los factores población y árbol, empleando el procedimiento VARCOMP. Con un modelo lineal generalizado mixto se evaluó la significancia del factor fijo en cada variable ( $\alpha = 0.05$ ) mediante el procedimiento GLIMMIX. En ciertas variables, el ajuste del modelo se logró con la transformación de datos y el empleo de diferentes distribuciones de probabilidad de la familia exponencial (Cuadro 2).

Posteriormente se llevó a cabo la comparación de las medias estimadas de cuadrados mínimos de las poblaciones para cada una de las variables, utilizando la opción LSMEANS del procedimiento anterior. Para conservar el nivel de significancia y evitar en lo mínimo el error tipo I en la comparación de grupos muestrales, se aplicó un ajuste de Tukey – Kramer.



Cuadro 2. Distribuciones de probabilidad y funciones de enlace empleados en el modelo lineal generalizado mixto para el análisis de varianza de algunos indicadores reproductivos de ocho poblaciones de *Pinus montezumae*.

Variable	Distribución	Función de enlace
Escamas totales	Poisson	Logaritmo
Escamas fértiles	Poisson	Raíz cuadrada
Escamas infértiles	Poisson	Logaritmo
Potencial de producción	Normal	Identity
Peso de cono	Normal	Logaritmo
Longitud de hipocótilo	Normal	Logaritmo

Las variables porcentaje de semillas llenas, vanas, plagadas, los índices de eficiencia de producción, eficiencia reproductiva y el índice de endogamia no mostraron una distribución normal de los residuos sobre los valores predichos en el modelo lineal generalizado mixto. Por ello, se emplearon métodos no paramétricos de tipo RT-3 en el análisis de los datos. Se determinó el nivel de significancia del efecto fijo con el método de rangos de Kruskal – Wallis, mientras que el contraste de medianas poblacionales se realizó con la prueba de Dunn de comparaciones múltiples, aplicando un ajuste de Bonferroni para la conservación del nivel de significancia (Dinno, 2017). El procedimiento se llevó a cabo en el paquete estadístico R.4.0.3 (Goszka y Snell, 2020).

Los valores promedios por población de las variables reproductivas, de germinación y de plántulas se correlacionaron con las variables edáficas, climáticas y de densidad para determinar alguna asociación entre ambos grupos de variables. Se empleó el método de Spearman en aquellas variables que no presentan una distribución normal y el método de Pearson en aquellas variables que cumplen con el supuesto de normalidad. Se comprobó la normalidad de los datos con la prueba de Kolmogorov-Smirnov con ajuste de lillieforts. Se consideró como una correlación significativa cuando el valor de P fue menor a 0.05.

Las variables climáticas se calcularon a partir de la elevación, latitud y longitud media de cada población utilizando el programa ClimateNA 6.4 (Wang *et al.*, 2016), que estima los valores climáticos anuales y estacionales para la región de Norteamérica (Wang *et al.*, 2016). Se consideraron los valores medios anuales y estacionales para 2018, 2019 y 2020, siendo estos los años donde las variables climáticas tuvieron influencia en el desarrollo de los conos recolectados, desde la diferenciación de los primordios florales hasta la maduración completa de las semillas (Parker *et al.*, 2013). Se emplearon cuatro variables anuales y 16 variables estacionales. En cada variable climática se contó únicamente con un dato por población, puesto que para su cálculo solo se empleó una elevación y coordenadas medias. Por ello, en la correlación con estas variables se emplearon las medias poblacionales de indicadores reproductivos, de germinación y de plántulas. El análisis se realizó en R.4.0.3 (Goszka y Snell, 2020).

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN GENERAL

### Componentes de varianza

Los indicadores reproductivos de *P. montezumae* mostraron diferencias significativas entre poblaciones ( $p < 0.05$ ), excepto en el número de escamas infértiles, y entre árboles dentro de poblaciones ( $p < 0.05$ ; Cuadro 3). La mayor parte de la variación se debe a las diferencias entre árboles y al error. Esto demuestra que existe una relativa estabilidad en los indicadores morfológicos de los conos y producción de semilla entre poblaciones. Este factor aporta un porcentaje bajo con relación a otras especies de coníferas (Martínez-Rivas et al., 2020; Capilla-Dinori et al., 2021). En una investigación con *P. cooperi* C. E. Blanco y *P. durangensis* Martínez las poblaciones aportaron el 60% y 48% de la variación en la morfología de conos (Martínez-Rivas et al., 2020); en *P. chiapensis* (Martínez) Andresen se observó un efecto del 36 – 58% en las variables, excepto en las semillas llenas, vanas y plagadas (Capilla-Dinori et al., 2021).

Más del 50% de la variación en todos los indicadores reproductivos se encuentra entre árboles, con excepción del número de semillas plagadas. La mayor variación entre las poblaciones ocurre en las semillas plagadas. En *P. strobiformis* Engelm. y *P. pinea* L. el número de semillas plagadas presenta mayor variación entre individuos y poblaciones (Bracalini et al., 2013; DePinte et al., 2020). El bajo aporte del factor población en la variación de los indicadores reproductivos posiblemente sea consecuencia de la poca diferenciación ambiental, geográfica e incluso genética de las poblaciones. Los dos primeros factores promueven la diferenciación morfológica y fisiológica interespecífica como resultado de una adaptación local (Attila-Köbölkuti et al., 2017). En el presente estudio, el rango de variación en latitud fue de cinco minutos y 330 metros en altitud. En *P. chiapensis* se determinó alta diferenciación entre poblaciones del extremo norte de su distribución natural (Capilla-Dinori et al., 2021); las poblaciones tuvieron mayor variación altitudinal, de temperatura, y de precipitación que las de *P. montezumae* en la presente investigación.

Cuadro 3. Componentes de varianza de los indicadores reproductivos de *Pinus montezumae* de ocho poblaciones en el centro de México.

Variable	Varianza total	Componentes de varianza (%)		
		Población	Árbol	Error
Potencial de producción	1762.66	9.97 *	56.73 *	33.30
Semillas desarrolladas	2780.48	17.96 *	54.70 *	27.34
Porcentaje de semilla desarrollada	409.960	14.52 *	55.81	29.68
Porcentaje de semillas llenas	0.7698	0.85 *	63.53	35.63
Porcentaje de semillas vanas	0.4057	1.31 *	64.69	34.01
Porcentaje de semillas plagadas	1.2020	24.51 *	27.68	47.82
Porcentaje de óvulos abortados	0.3377	15.15 *	49.09	35.77
Peso de 100 semillas	0.3655	5.20 *	46.43 *	48.37
Eficiencia de producción de semilla	0.9015	3.85 *	62.01	34.14
Eficiencia reproductiva	0.4094	0.34 *	66.01	33.65
Índice de endogamia	0.4057	1.31 *	64.69	34.01
Promedio	-	8.2	56.2	35.6

\*Variables con diferencia significativa para el factor población y árbol ( $p \leq 0.05$ ).

Entre los árboles se observó mayor variación que entre las poblaciones, por lo que resulta conveniente poner énfasis en las características individuales para la recolección de germoplasma en esta zona de distribución de *P. montezumae*. El bajo aporte del factor población sobre la varianza sugiere considerarlas como una única procedencia y se podría usar libremente el germoplasma recolectado para los programas de reforestación sin que se observen deficiencias en el desarrollo de la progenie (De Kort et al., 2014). Sin embargo, es necesario un estudio posterior para definir la zonificación del uso de germoplasma e identificar diferencias de tipo genético mediante el uso de marcadores moleculares (Zhang et al., 2020) o de plasticidad fenotípica mediante pruebas de jardín común (Madaj et al., 2020; Simental-Rodríguez et al., 2021).

## Caracterización de conos

En la longitud de conos (LC) y número de escamas totales hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones y entre árboles dentro de poblaciones. Los valores extremos entre árboles muestran un mínimo de 12 cm y un máximo de 22 cm en LC (Cuadro 4). Los valores extremos entre árboles señalan un mínimo de 126 y un máximo de 237 escamas. Ambas variables coinciden con el rango reportado por Farjon y Styles (1997), quienes mencionan que la longitud del cono de *P. montezumae* es de 8-20 cm con 175-250 escamas totales. Las poblaciones de Tlacotenco y San Rafael presentan conos con mayor longitud. En San Rafael y Llano Grande, localizadas en la zona de Tlahuapan-Río Frío, los conos presentan mayor número de escamas. Por el contrario, San Bartolo y San Pedro (zona La Malinche) presentan los valores promedio más bajos en ambos indicadores.

En el número de escamas fértiles hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones y entre árboles dentro de poblaciones. Los valores extremos entre árboles mostraron un mínimo de 68 y un máximo de 171. Los conos de Río Frío y Tlacotenco presentan mayor número de escamas fértiles (San Rafael, Tlahuapan, Tlacotenco y Llano Grande, en orden descendente); Altamira, Ixtenco, San Bartolo y San Pedro (poblaciones de La Malinche) presentan menor número de escamas fértiles. En el número de escamas infértiles no hubo diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) entre poblaciones, pero sí entre árboles dentro de poblaciones ( $p < 0.05$ ). Los valores extremos entre árboles mostraron un mínimo de 44 y un máximo de 82. Estas variables tienen una relación directa con el número total de escamas ( $r = 0.91$  y  $r = 0.59$ , respectivamente).

Cuadro 4. Medias poblacionales, valores extremos entre árboles y  $\pm$  error estándar de las características de conos de *P. montezumae* de ocho poblaciones del centro de México.

Población	Longitud de cono (mm)	Escamas totales	Escamas fértiles	Escamas infértiles	Índice de fertilidad	Peso seco de cono (gr.)
	16.6 a	177 ab	117 ab	62 a	0.65 ab	55.2 a
Tlacotenco	13.5-19.1 ( $\pm$ 0.16)	127-237 ( $\pm$ 2.3)	81-171 ( $\pm$ 1.9)	45-74 ( $\pm$ 0.81)	0.59-0.72 ( $\pm$ 0.34)	34-74 ( $\pm$ 3.2)
	15.0 abc	186 a	117 ab	70 a	0.62 ab	44.9 b
Llano Grande	12.9-16.7 ( $\pm$ 0.12)	156-212 ( $\pm$ 1.8)	85-140 ( $\pm$ 1.6)	54-82 ( $\pm$ 0.84)	0.51-0.70 ( $\pm$ 0.44)	28-63 ( $\pm$ 2.6)
	16.4 ab	185 ab	119 ab	67 a	0.64 ab	56.6 a
Tlahuapan	13.3-21.1 ( $\pm$ 0.19)	169-217 ( $\pm$ 1.5)	104-135 ( $\pm$ 1.2)	54-82 ( $\pm$ 0.90)	0.57-0.69 ( $\pm$ 0.36)	32-78 ( $\pm$ 3.2)
	16.5 a	187 a	124 a	64 a	0.66 a	57.6 a
San Rafael	13.4-22.4 ( $\pm$ 0.18)	157-226 ( $\pm$ 2.1)	100-153 ( $\pm$ 1.6)	54-78 ( $\pm$ 0.79)	0.61-0.69 ( $\pm$ 0.28)	41-83 ( $\pm$ 3.3)
	14.5 bc	165 b	101 b	63 a	0.61 b	49.2 ab
San Pedro	12.0-18.4 ( $\pm$ 0.16)	133-222 ( $\pm$ 2.2)	68-145 ( $\pm$ 1.9)	48-78 ( $\pm$ 0.90)	0.50-0.72 ( $\pm$ 0.52)	33-68 ( $\pm$ 2.8)
	14.4 c	168 ab	105 b	63 a	0.63 ab	52.3 a
San Bartolo	12.1-17.5 ( $\pm$ 0.17)	142-213 ( $\pm$ 1.9)	90-144 ( $\pm$ 1.5)	45-76 ( $\pm$ 0.86)	0.55-0.69 ( $\pm$ 0.43)	34-78 ( $\pm$ 3.0)
	16.1 abc	167 ab	108 ab	59 a	0.65 ab	55.0 a
Altamira	14.8-18.4 ( $\pm$ 0.15)	135-187 ( $\pm$ 1.8)	92-127 ( $\pm$ 1.5)	44-70 ( $\pm$ 0.85)	0.61-0.68 ( $\pm$ 0.31)	46-85 ( $\pm$ 3.9)
	15.9 abc	170 ab	108 ab	63 a	0.63 ab	58.5 a
Ixtenco	12.5-18.7 ( $\pm$ 0.2)	158-204 ( $\pm$ 1.8)	98-127 ( $\pm$ 1.4)	51-77 ( $\pm$ 0.86)	0.61-0.68 ( $\pm$ 0.39)	50-73 ( $\pm$ 4.2)
Promedio	15.6	177	114	64	0.64	52.6

\* Valores medios con letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos ( $p \leq 0.05$ ). Los rangos de variación en las poblaciones corresponden a los valores extremos de árboles dentro de las poblaciones.

El índice de fertilidad mostró diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones y entre árboles dentro de poblaciones. La variación entre árboles mostró un

mínimo de 0.50 y un máximo de 0.72. Los conos de San Rafael y Tlacotenco presentan mayor fertilidad, mientras que en San Pedro los de menor valor (Cuadro 4). La fertilidad de conos de *P. montezumae* es superior al valor observado en especies como *P. sylvestris* L. que presenta un índice de fertilidad de 0.47 (Sivacioglu y Ayan, 2008), en *P. taeda* L. con un valor de 0.54 (Lee et al., 2018), pero es inferior a la fertilidad de conos observado en *P. albicaulis* Engelm. y *P. caribaea* Morelet var. *caribaea*, con un valor de 0.77 y 0.75, respectivamente (Owens et al., 2007; Pérez-Reyes et al., 2020). *P. montezumae* es una especie con un alto índice de fertilidad, posee más escamas fértiles que infértiles en comparación a varias especies que han reportado estas cantidades (Cuadro 5). Esta característica también puede interpretarse como la eficiencia de cono, propio de cada especie. Podría ocurrir que las especies con mayor fertilidad de cono crecen en ambientes con mayores restricciones, sean hídricas, minerales o competitivas, como estrategia adaptativa para hacer un uso eficiente de los recursos.

Cuadro 5. Índice de fertilidad de conos en ocho especies del género *Pinus*.

Especie	Escamas totales	Escamas infértiles	Escamas fértiles	Índice de fertilidad	Autores
<i>P. albicaulis</i>	62	20	48	0.77	Owens <i>et al.</i> , 2007
<i>P. caribaea</i> var. <i>caribaea</i>	157	40	117	0.75	Pérez-Reyes <i>et al.</i> , 2020
<i>P. taeda</i>	116	53	63	0.54	Lee <i>et al.</i> , 2018
<i>P. tropicalis</i>	87	40	47	0.54	Pérez-Reyes y Gaeda-López, 2020
<i>P. sylvestris</i>	71	41	30	0.42	Sivacioglu y Ayan, 2008
<i>P. monticola</i>	224	135	89	0.40	Owens y Fernando, 2007
<i>P. cooperi</i>	117	79	38	0.32	Martínez-Rivas <i>et al.</i> , 2020
<i>P. durangensis</i>	107	77	30	0.28	Martínez-Rivas <i>et al.</i> , 2020

En el peso de conos hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones y entre árboles dentro de poblaciones. La variación entre árboles mostró un mínimo de 28 g y un máximo de 85 g. Los conos de Llano Grande

mostraron menor peso. En las poblaciones con los conos de mayor longitud se registran los conos de mayor peso. En Tlacotenco, que presentó los conos de mayor longitud (16.6 cm), el peso fue de 55.2 g; en San Pedro, con una longitud de conos de 14.5 cm, el peso fue de 49.2 g. La precipitación local muestra una influencia moderada sobre esta característica de conos ( $r = 0.65$ ; Cuadro 6).

### **Análisis de correlación de en variables de conos**

Entre la longitud y el peso seco de conos existe una correlación moderada ( $\rho = 0.72$ ; Cuadro 6). De las variables edáficas, el contenido de nitrato, amonio y fósforo no presentaron correlaciones significativas ( $p > 0.05$ ) con las características de conos (Cuadro 7). Esto a pesar de que se ha observado cierta influencia de los compuestos nitrogenados y el fósforo sobre la calidad de conos en especies del género *Pinus* (Calama et al., 2007). El contenido de materia orgánica presentó una correlación negativa sobre el ancho de conos ( $r = -0.70$ ). La materia orgánica por sí sola no conduce a un mejor desempeño de los árboles, sino que actúa con otros factores ambientales para mejorar el medio de desarrollo de los individuos (Lehman et al., 2015). El efecto negativo observado podría deberse a la interacción con otros elementos minerales, el agua y la densidad de árboles. Este último factor mantiene un efecto directo sobre las propiedades del suelo y su relación con la vegetación (Moya et al., 2007; Lei et al., 2019).

El pH se asoció con el número total de escamas ( $r = 0.83$ ). Entre las poblaciones se observó un pH mínimo de 3.50 y máximo de 5.44. La relación muestra que el número total de escamas es menor en los suelos más ácidos. Posiblemente debido a que los bosques de pino suelen presentar un pH entre 5 y 7 (Rzedowski, 2006). Los suelos más ácidos resultan menos favorables en el desarrollo de conos. El pH tiene relación con la densidad de árboles, en densidades bajas existe mayor lixiviación de iones básicos por la baja interceptación de la lluvia (Lei et al., 2019). Las condiciones edáficas óptimas tienen efectos positivos en la



producción de conos por árbol (Freire et al., 2019). El resultado sugiere establecer huertos semilleros en suelos menos ácidos.

A pesar de la relativa uniformidad de las variables climáticas entre poblaciones, se observó una influencia de la precipitación y la temperatura sobre los indicadores reproductivos ( $p \leq 0.05$ ). La longitud y el peso seco de los conos es mayor conforme aumenta la precipitación de otoño ( $r = 0.90$ ) y la precipitación de invierno ( $r = 0.65$ ), respectivamente, esto sugiere que cuanto más agua dispongan durante este periodo, mayor será la longitud y biomasa total de los conos. Las características de conos suelen ser alteradas por la disposición de la precipitación durante el inicio del crecimiento de los estróbilos (Sork et al., 1993). La temperatura mínima de invierno se relacionó negativamente con el número de escamas totales ( $r = -0.91$ ) y escamas fértiles ( $r = -0.86$ ). Esta relación negativa tiene importancia en las primeras etapas de formación de los conos (Keyes y Manso-González, 2015), similar al efecto de la temperatura mínima de verano sobre las escamas fértiles en *Pinus edulis* Engelm. (Redmond et al., 2012). Conforme incrementa la temperatura, el estrés hídrico es mayor, provocando un efecto negativo en el desarrollo de los conillos.

En otras especies del género *Pinus* se ha observado una influencia similar de las temperaturas estacionales. Por ejemplo, el diámetro de conos de *P. pinea* está altamente correlacionado ( $r = 0.94$ ) con la temperatura máxima de verano (Balekoglu et al., 2020). El incremento de la temperatura en esta temporada suele ocasionar efectos negativos en esta especie, variando la cantidad (Pessoa et al., 2014) y el tamaño de las estructuras reproductivas (Mutke et al., 2005a; Mutke et al., 2005b). La relación entre las características de los conos y las variables climáticas comienza desde las primeras etapas del desarrollo de las estructuras reproductivas (Eis, 1976). En *P. ponderosa* Douglas ex C. Lawson la temperatura influye en estadios específicos antes de la maduración, en la fase de desarrollo de los primordios y en el alargamiento de los conos, durante el primer y último año del ciclo, respectivamente (Eis, 1976). La influencia temprana del clima sobre las estructuras reproductivas muestra la importancia

de evaluar las fluctuaciones anuales y estacionales de cada variable durante el periodo que comprende el ciclo reproductivo de las especies.

El análisis de correlación mostró que el crecimiento de los conos está relacionado con la cantidad y distribución temporal de la precipitación. Se ha mostrado que esta variable ambiental tiene un fuerte control en la tasa de crecimiento vegetal (Hatfield y Prueger, 2015; Yan et al., 2015). Se observó una relación entre la longitud de conos y la precipitación de otoño ( $r = 0.90$ ). Esto ocurre debido a que el agua disponible en el suelo durante la temporada de crecimiento favorece la fotosíntesis (Smaill et al., 2011). Paralelamente, una mayor temperatura puede tener un efecto positivo en el desarrollo de conos, máxime cuando son especies de clima templado y boreal, debido a que los árboles de estos ecosistemas mantienen una actividad fisiológica por debajo de la temperatura óptima (Chertov et al., 2010; Ryan, 2010).

En el presente estudio la temperatura no mostró un efecto significativo sobre la longitud de los conos ( $r = -0.45$ ;  $p = 0.20$ ), pero el número de escamas fértiles sí está influenciado negativamente por la temperatura media anual ( $\rho = -0.78$ ). Esta última correlación significa un efecto indirecto sobre la longitud de los conos, debido a su relación directa con el número de escamas fértiles ( $\rho = 0.46$ ). Así mismo, el potencial de producción de semilla es afectado en el mismo grado, puesto que es el doble producto de las escamas fértiles. La influencia negativa de la temperatura podría deberse a que las poblaciones se encuentran en un nivel igual o superior al óptimo de la especie, probablemente debido a la baja latitud. Contrario al efecto de la temperatura reportado en ecosistemas de latitudes superiores (Ryan et al., 2012).

Cuadro 6. Valores de correlación de Spearman entre características de conos de ocho poblaciones de *P. montezumae*.

		CONO			ESCAMAS		
		ANCHO	PESO	TOTALES	FERTILES	INFÉRTILES	INDICE DE FERTILIDAD
CONO	LONGITUD	0.44*	0.72*	0.37*	0.45*	0.02	0.35*
	ANCHO		0.76*	0.14*	0.20*	-0.10	0.20*
	PESO			0.32*	0.43*	-0.06	0.41*
ESCAMA	TOTALES				0.91*	0.59*	0.26*
	FÉRTILES					0.24*	0.61*
	INFÉRTILES						-0.56*

Significancia de correlación: \*  $p < 0.05$ . El tamaño de muestra empleado en el análisis de correlación fue de  $N = 1100$ .

Cuadro 7. Valores de correlación de Pearson y Spearman entre variables ambientales y características de conos de *Pinus montezumae* de ocho poblaciones.

	CONO			ESCAMAS		
	LONGITUD	ANCHO	PESO	TOTALES	FERTILES	INFERTILES
DEN	-0.04	-0.14	-0.12	0.01	-0.02	0.07
P	0.04	0.36	0.47	-0.29	-0.18	-0.48
N4	0.36	-0.11	0.21	-0.18	0.06	-0.68
N3	-0.45	0.69	-0.01	-0.69	-0.67	-0.42
M.O.	0.59	<b>-0.70*</b>	0.02	0.51	0.63	0.00
pH	0.21	-0.38	-0.22	<b>0.83*</b>	<b>0.76*</b>	0.64
PPAT	<b>0.90*</b>	-0.60	0.61	0.45	0.63	-0.20
PPWT	0.65	-0.26	<b>0.65*</b>	-0.22	0.00	-0.69
TMA	-0.49	0.70	0.18	-0.66	<b>-0.78*</b>	-0.36
TMW	-0.45	0.62	0.15	<b>-0.91*</b>	<b>-0.86*</b>	-0.64

Variable DEN: densidad de árboles; P: fósforo disponible; N4: amonio; N3: nitrato; M.O.: materia orgánica; pH: potencial de hidrógeno; PPAT: precipitación total de otoño; PPTWT: precipitación de invierno; TMA: temperatura media anual; TMW: temperatura mínima de invierno. \*  $p < 0.05$ . El tamaño de muestra empleado en el análisis de correlación fue de  $N = 8$ .

McLemore (1975) manifiesta que las características de los conos son inherentes al individuo, determinado mayormente por el genotipo y en menor medida por el

ambiente, puesto que no se observó una variación interanual en las características de conos de *P. palustris* Mill. Como parte de un conocimiento completo de la reproducción, es conveniente el estudio posterior de los factores internos que controlan la expresión de genes involucrados en la reproducción (Renau-Morata et al., 2020).

### **Variables reproductivas**

En el potencial de producción de semilla hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ; Cuadro 8) entre poblaciones y entre árboles dentro de poblaciones. El rango de variación entre poblaciones fue de 47 y entre árboles de 282 semillas (min. 120 – máx. 402). La media de producción de semillas en San Rafael es estadísticamente superior al resto de las poblaciones, mientras que en San Pedro se observó el menor valor. Las poblaciones localizadas en la zona de Río Frío (San Rafael y Tlahuapan) presentan medias superiores, mientras que las localizadas en La Malinche (San Bartolo y San Rafael) presentan las medias inferiores (Cuadro 8). El potencial de producción de semilla promedio fue ligeramente superior a lo reportado en el estado de Michoacán (219) (Delgado Valerio, 1994). Las medias poblacionales de Tlacotenco y Río Frío mostraron una media superior ( $> 230$ ) a dicho valor, mientras que las poblaciones de La Malinche mostraron una media inferior ( $< 202$ ).

El potencial de producción de semilla muestra el número de óvulos por cono con capacidad de desarrollar una semilla completa (Lyons, 1956). Al final del ciclo reproductivo el número de semillas desarrolladas es inferior a este valor. El aborto de óvulos es el principal factor en la pérdida de semilla desarrollada, causada por la ausencia de polen o el fallo en su germinación (Bramlett y Johnson, 1975). La ausencia de polen tiene un origen ontológico y ecológico (i.e. edad del árbol, posición del cono, cantidad y calidad del polen) que afectan en mayor grado a especies de cruzamiento libre que rechazan la autopolinización (Goubitz et al., 2002).

En ocasiones, el aborto de los óvulos se debe a daños por insectos y problemas en el desarrollo antes de la fecundación (DeBarr y Kormanik, 1975; Bramlett et al., 1977). La fracción de óvulos que fueron fecundados y lograron formar una semilla, que puede denominarse valor de fertilización (semillas desarrolladas/óvulos fértiles (Bramlett et al., 1977) fue de 0.58 en estas poblaciones evaluadas de *P. montezumae*. En *P. albicaulis* este valor fue de 0.84 (Owens et al., 2007), en *P. monticola* Douglas Ex D. Don de 0.60 (Owens y Fernando, 2007) y en *P. pinceana* Gordon de 0.55 (Quiroz-Vázquez et al., 2017). La variación entre especies del valor de fecundación se debe a las diferencias en el medio de facilitan o dificultan el proceso reproductivo, como son las características propias del árbol (Goubitz et al., 2002), las características del rodal (Fernando, 2013) y condiciones climáticas (Timerman y Barrett, 2019).

En el porcentaje de semillas desarrolladas y óvulos abortados hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones y entre árboles dentro de poblaciones. Los óvulos abortados representan el 42%(95) y las semillas desarrolladas representan el 58%(132) del potencial de producción de semilla (227). El porcentaje de semilla desarrollada entre árboles varió de 11.2- 90% del potencial. En algunas especies de pino se ha observado que los conillos son eliminados cuando no se alcanza un cierto porcentaje de óvulos fecundados, un valor umbral de fecundación que varía entre especies (Brown, 1971; Burdon y Low, 1971). Por ejemplo, en *P. contorta* Douglas los conillos son eliminados si el porcentaje de óvulos fecundados es menor al 80% del potencial de semilla, que es igual a un máximo de 20% de óvulos abortados por cono (Owens, 2006). En *P. halepensis* Mill la eliminación ocurre cuando los óvulos fecundados no supera el 30% del potencial (Goubitz et al., 2002).

El porcentaje umbral de fecundación indica que los conos presentan un porcentaje de semilla desarrollada (llenas, vanas y plagadas) igual o superior a este valor. En el presente estudio, se observó que el número de óvulos abortados en 9 de 1100 conos evaluados fue superior al 90% del potencial de producción. Más de la mitad de los conos presentó un porcentaje de óvulos abortados

superior al 30%. Esto sugiere que en *P. montezumae* no existe un umbral de fecundación. Los conillos continúan su desarrollo aún con solo una semilla desarrollada (0.5% del potencial de producción). La eliminación de conillos es un mecanismo de ahorro energético, si estos continúan su desarrollo hasta la madurez, la energía invertida en el cono sería muy superior a la energía dedicada a las semillas desarrolladas (Goubitz et al., 2002).

Las medias poblacionales de las semillas desarrolladas no comparten el mismo orden de las medias morfológicas, es decir, las poblaciones que muestran conos más grandes no son las mismas con mejores valores de fertilización. El valor de fertilización está asociado al éxito de polinización, germinación y crecimiento del tubo polínico (Breygina et al., 2021). Cuando existe una mayor cantidad de polen por volumen de espacio, mayor es el número de granos de polen que se depositan en cada escama y con esto incrementa la probabilidad de fertilización de los óvulos (Owens et al., 2005; Owens y Fernando, 2007).

En el porcentaje de semillas llenas hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones. Estas representan el 57% (75) de las semillas desarrolladas (132). Las medias más altas se observaron en Ixtenco y Tlacotenco. Las medias más bajas están en San Bartolo y Tlahuapan. Entre los árboles se observó un mínimo de 1 y un máximo de 189 semillas llenas por cono. En más de la mitad de los conos el porcentaje de semilla llena es superior al 55% del potencial de producción de semilla. Ixtenco es la única población de La Malinche que presentó árboles (3) con conos de más de 200 semillas llenas. En las semillas vanas hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones. Estas representan el 41% (54) de la semilla desarrollada. La variación entre árboles de la proporción de semillas vanas es del 3 al 99%.

Cuadro 8. Medias poblacionales ( $\pm$  error estándar) y valores extremos de árboles de variables de producción de semilla de ocho poblaciones de *Pinus montezumae*.

Población	Potencial de Producción	% Potencial de producción		% semilla desarrollada			Peso de 100 semillas
		Óvulos abortados	Semilla desarrollada	Llena	Vana	Plagada	
Tlacotenco	231 abc ( $\pm$ 4)	31 de ( $\pm$ 1)	69 ab ( $\pm$ 1.3)	63 a ( $\pm$ 1.6)	37 c ( $\pm$ 1.6)	0 c ( $\pm$ 0.1)	1.7 b $\pm$ 0.03
	163-343	22-66	34-78	28-85	14-71	0-2	1.2-2.5
Llano Grande	233 abc ( $\pm$ 3)	46 bc ( $\pm$ 1.5)	54 c ( $\pm$ 1.5)	51 bc ( $\pm$ 2)	49 ab ( $\pm$ 2)	0 c ( $\pm$ 0.1)	2.1 a $\pm$ 0.03
	170-279	19-72	27-81	1-80	20-99	0-2	1.5-2.8
Tlahuapan	238 ab ( $\pm$ 2)	31 de ( $\pm$ 1.5)	69 ab ( $\pm$ 1.5)	47 c ( $\pm$ 1.8)	50 a ( $\pm$ 2)	3 b ( $\pm$ 0.6)	2.1 a $\pm$ 0.05
	208-271	20-66	34-80	15-78	15-84	0-16	1.2-3.1
San Rafael	248 a ( $\pm$ 3)	41 cd ( $\pm$ 1)	59 b ( $\pm$ 1.2)	57 ab ( $\pm$ 2)	41 c ( $\pm$ 2)	2 b ( $\pm$ 0.4)	1.9 a $\pm$ 0.04
	200-306	21-59	41-79	11-89	11-89	0-15	1.2-2.7
San Pedro	201 c ( $\pm$ 4)	57 a ( $\pm$ 1.5)	43 d ( $\pm$ 1.5)	59 ab ( $\pm$ 1.5)	41 bc ( $\pm$ 1.5)	0 c ( $\pm$ 0.1)	2.1 a $\pm$ 0.04
	137-289	32-77	23-68	32-80	20-68	0-1	1.2-3.2
San Bartolo	210 bc ( $\pm$ 3)	50 ab ( $\pm$ 1.6)	50 cd ( $\pm$ 1.7)	49 c ( $\pm$ 1.7)	50 a ( $\pm$ 1.7)	1 b ( $\pm$ 0.2)	2.2 a $\pm$ 0.07
	180-289	23-89	11-77	18-79	21-82	0-7	1.1-3.1
Altamira	217 abc ( $\pm$ 3)	33 de ( $\pm$ 2)	67 ab ( $\pm$ 2)	52 bc ( $\pm$ 2.3)	40 c ( $\pm$ 2.3)	8 a ( $\pm$ 1)	2.0 a $\pm$ 0.04
	183-253	10-74	26-90	7-78	20-92	1-21	1.8-2.3
Ixtenco	216 abc ( $\pm$ 3)	28 e ( $\pm$ 2)	72 a ( $\pm$ 2)	63 a ( $\pm$ 1.8)	36 c ( $\pm$ 1.8)	1 b ( $\pm$ 0.3)	2.1 a $\pm$ 0.06
	196-254	10-66	34-90	36-97	3-64	0-5	1.4-3.3
Promedio	227	42	58	57	41	2	2.02

\* Valores medios con letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos ( $p \leq 0.05$ ). Los rangos de variación en las poblaciones corresponden a los valores extremos de árboles dentro de las poblaciones.

En las semillas plagadas hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones. En Altamira se registró una mayor incidencia de daños por plagas. En los árboles de Llano Grande, San Pedro y Tlacotenco no se registró semilla plagada. La variación entre árboles estuvo entre 0-21% (0-48 semillas plagadas). En el 79% de los conos muestreados no presentó semillas plagadas. El daño por insectos fue bajo, por lo que se puede considerar que no es un problema para la producción de semilla en ninguna de las poblaciones evaluadas, incluso en Altamira donde se registró un mayor daño por insectos. En las poblaciones naturales de pinos es común observar daños causados por insectos en una baja escala. En poblaciones de *P. engelmannii* Carr. el daño registrado es del 1% (Bustamante-García et al., 2011). Aunque en ocasiones las afectaciones son mayores, indicando un problema puntual o regional de plagas, como lo que se reporta en poblaciones de *P. cooperi* y *P. durangensis* Martínez, donde la pérdida por insectos fue del 49 y 52%, respectivamente (Martínez-Rivas et al., 2020).

En el peso de 100 semillas llenas hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones y entre árboles dentro de poblaciones. La variación entre árboles fue de 1.12 a 3.31 g. El peso de 100 semillas de Tlacotenco fue inferior al resto de las medias poblacionales. La condición que pudo contribuir a la producción de semilla liviana es la edad del bosque. Los árboles seleccionados en Tlacotenco mostraron mayor madurez. Este efecto se describe en *Pinus pinea*, donde los rodales de mayor edad producen semilla más pequeña y liviana que los rodales jóvenes, incluso se llega a mostrar un efecto en la germinación (Ganatsas et al., 2008).

Es conveniente la uniformidad del peso de semilla entre poblaciones cuando se realiza el cálculo de recolección para un objetivo particular. Tomando el peso promedio de 100 semillas, se obtiene un promedio de 48 286 semillas llenas por kilogramo, dentro del rango calculado por CONAFOR-CONABIO (2007). Para lograr esta cantidad es necesario procesar 645 conos, con 75 semillas llenas (eficiencia de semilla de 0.33). Con dicha cantidad de conos se tiene un potencial de semilla de 146 415, de los cuales, 98 098 (67%) serían óvulos abortados,



semilla vana y plagada. El resto, 48 317 (33%) serían semillas llenas. Tlacotenco tiene una mayor cantidad de semilla en un kilogramo que el resto de las poblaciones al presentar semilla más liviana (Cuadro 9).

Cuadro 9. Variación en el peso y número de semillas por kilogramo y número de conos necesarios para obtener un kilogramo de semilla en ocho poblaciones de *Pinus montezumae*.

Población	Peso de 100 semillas	Semilla llena por cono	Semilla por Kg	Conos para 1 kg de semilla
Tlacotenco	1.73	96	57 803	600
Llano Grande	2.14	66	46 729	710
Tlahuapan	2.06	76	48 544	635
San Rafael	2.00	88	50 000	571
San Pedro	2.16	55	46 296	836
San Bartolo	2.27	51	44 053	866
Altamira	2.10	74	47 619	645
Ixtenco	2.16	95	46 296	487
Promedio	2.071	75	48 286	645

En la eficiencia de producción hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ; Cuadro 10) entre poblaciones. Este valor fue superior en las poblaciones de Tlacotenco e Ixtenco. La variación entre árboles fue contrastante, de 0.004-0.87. La media global fue superior a lo reportado en poblaciones naturales de otras especies de pino en los que existe una baja densidad de árboles, o que son rodales muy jóvenes, como en *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. et Cham. con una eficiencia de semilla de 0.02, en *Pinus sylvestris* de 0.18 (Sivacioglu y Ayan, 2008; Morales-Velázquez et al., 2010); pero es inferior a lo reportado en huertos semilleros o poblaciones naturales poco perturbados y con árboles maduros, como en *P. pinea* (un pino piñonero) donde la eficiencia de semilla fue de 0.90, en *P. albicaulis* de 0.59 y en *P. tropicalis* Morelet resultó de 0.42 (Owens et al., 2007; Ganatsas et al., 2008; Pérez-Reyes y Geada-López, 2020).

La eficiencia de producción de semilla es relativamente alta (33% del potencial de la especie). Sin embargo, es necesario evaluar si la cantidad de semilla viable producida es suficiente para continuar con la regeneración natural, o por el contrario representa un problema futuro para las poblaciones y la especie en general. Durante la recolección de conos, visualmente se notó que existen pocos nuevos individuos. Una baja tasa de reclutamiento agravaría el problema de pérdida de bosque, a causa de la extracción ilegal de madera y al cambio de uso de suelo (Régules-Reyes, 2019).

En la eficiencia reproductiva hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones (Cuadro 10). El promedio global indica que por cada gramo de materia seca de cono existen 28.7 miligramos de semilla por cono. La variación entre árboles fue de 0-80 mg g<sup>-1</sup>. Esta variable también es conocida como inversión energética en la semilla, que representa la relación entre la materia (energía) contenida en las semillas y el material leñoso del cono (Gómez-Jiménez et al., 2010). El valor promedio de las poblaciones es alto en relación con otras especies de pino, como en *P. leiophylla* que presentó un valor de 2.49, en *P. patula* fue de 22.0 y 13.09 mg g<sup>-1</sup> en *P. oaxacana* Mirov (Morales-Velázquez et al., 2010; Mendoza-Hernández et al., 2018; Aragón-Peralta et al., 2020). En *P. montezumae* existe una distribución eficiente de los recursos empleados en el proceso reproductivo. San Pedro, San Bartolo y Altamira, poblaciones localizadas en La Malinche, presentaron las medias más bajas. Esto muestra que la inversión de la energía reproductiva hacia el desarrollo de semillas es menor que en el resto de las poblaciones.

En el índice de endogamia hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones. La variación entre árboles fue de 0 a 0.99. El promedio global indica que el 43% de la semilla desarrollada fue producto de la autopolinización o por individuos emparentados (Schemske y Lande, 1985; Sorensen y Cress, 1994). Las poblaciones naturales en otras coníferas, bajo condiciones limitantes de polen, llegan a experimentar un nivel de endogamia similar, muchas veces

vinculado a la baja densidad y la distancia de dispersión del polen (Robledo-Arnuncio y Gil, 2005).

Cuadro 10. Medianas poblacionales ( $\pm$  error estándar) y valores extremos de árboles de los indicadores reproductivos de ocho poblaciones de *Pinus montezumae*.

Población	Eficiencia de producción	Eficiencia reproductiva	Índice de endogamia
Tlacotenco	0.38 $\pm$ 0.015 a 0.21-0.61	29 $\pm$ 1.1 a 11-55	0.31 $\pm$ 0.02 c 0.14-0.71
Llano Grande	0.25 $\pm$ 0.015 bc 0.04-0.64	30 $\pm$ 1.7 a 0-58	0.42 $\pm$ 0.02 ab 0.19-0.99
Tlahuapan	0.28 $\pm$ 0.015 b 0.07-0.60	29 $\pm$ 1.7 a 4-88	0.51 $\pm$ 0.02 a 0.15-0.84
San Rafael	0.34 $\pm$ 0.015 ab 0.06-0.62	31 $\pm$ 1.5 a 5-60	0.31 $\pm$ 0.02 bc 0.10-0.88
San Pedro	0.24 $\pm$ 0.012 bc 0.09-0.54	22 $\pm$ 1.0 bc 8-40	0.37 $\pm$ 0.02 b 0.19-0.67
San Bartolo	0.23 $\pm$ 0.011 c 0.07-0.47	19 $\pm$ 1.0 c 9-40	0.50 $\pm$ 0.02 a 0.21-0.81
Altamira	0.31 $\pm$ 0.02 ab 0.02-0.70	26 $\pm$ 1.4 ab 2-44	0.34 $\pm$ 0.02 bc 0.19-0.92
Ixtenco	0.40 $\pm$ 0.02 a 0.21-0.86	32 $\pm$ 1.4 a 17-52	0.35 $\pm$ 0.02 bc 0.010.63
Promedio	0.33	28.7	0.43

\* Valores medios con letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos ( $p \leq 0.05$ ). Los rangos de variación en las poblaciones corresponden a los valores extremos de árboles dentro de las poblaciones.

Por ejemplo, en *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco y *Picea mexicana* Martínez, especies con poblaciones pequeñas, fragmentadas y con baja densidad de árboles, el nivel de endogamia es superior, alcanzando valores promedio de 0.81 y 0.84, respectivamente (Flores-López et al., 2005; Mápula-Larreta et al., 2007). Además de la fragmentación y baja densidad de árboles, estas dos especies suelen crecer en bosques mixtos, reduciendo la probabilidad de una polinización cruzada (Whitehead et al., 2018). Cuando existe dominancia de otras especies,

el movimiento del polen es más restringido. En el caso de *P. montezumae*, al crecer en rodales puros o presentar dominancia, el polen tendría menos restricción de movimiento, favoreciendo el proceso de polinización, incluso en rodales con una baja densidad.

La edad de los árboles resulta importante en la producción de semilla. Cuando estos son muy jóvenes o sobremaduros, la cantidad de semilla llena por cono es reducida. En *Picea rubens* Sarg. el índice de endogamia fue de 0.38 en poblaciones pequeñas y distanciadas y en rodales donde la mayoría de los individuos eran sobremaduros (Mosseler et al., 2000). Sin embargo, la población con mayor endogamia fue Tlacotenco donde se seleccionaron los individuos de mayor madurez, fue la población con menor endogamia. Cuando los árboles son muy jóvenes presentan una ineficiente capacidad reproductiva por la inmadurez fisiológica y con baja producción de polen. En árboles de 13 años de *Pinus sylvestris* se obtuvo un índice de endogamia de 0.56 por la inmadurez fisiológica, que en esta especie se alcanza a los 20 años de edad (Bilir et al., 2008; Sivacioglu y Ayan, 2008).

El índice de endogamia es bajo cuando las condiciones del medio son favorables para la polinización cruzada. Por ejemplo, la alta densidad de individuos con madurez fisiológica favorece la producción de semilla llena. Una población de *Pinus pinea* con alta densidad de árboles maduros de 25 años mostró un valor de 0.05 (Ganatsas et al., 2008). En los huertos semilleros maduros se observa una baja endogamia debido a la densidad óptima y a la distribución eficiente de los clones no emparentados, por ejemplo, en un huerto semillero de *P. sylvestris* se encontró un índice de endogamia de 0.12 (Hauke-Kowalska et al., 2019). Cabe señalar que con frecuencia existe alta cantidad de semilla vana en huertos semilleros jóvenes-maduros, no por la endogamia, sino por la asincronización entre la liberación del polen y el periodo de receptividad de los conos femeninos (Muñoz-Gutiérrez et al., 2020).

## **Análisis de correlación de variables reproductivas**

El potencial de producción de semilla tuvo mayor relación con las variables ambientales, con el pH ( $r=0.76$ ) debido a que en los bosques de pino el pH está entre 5 y 7, los suelos más ácidos resultan menos favorables (Rzedowski, 2006). La relación con el nitrato ( $r=0.81$ ) puede ser porque este compuesto es necesario en el desarrollo de estructuras vegetales, como los conos (Agbeshie and Abugre 2021).

El potencial de producción también mostró correlación con la humedad relativa ( $r=-0.78$ ), la temperatura media anual ( $r=-0.71$ ), la temperatura mínima de invierno ( $r=-0.86$ ). Estas correlaciones muestran que cuando aumenta la temperatura podría haber una disminución de la fotosíntesis a causa del estrés hídrico que se genera. La precipitación de otoño mostró relación positiva sobre el porcentaje de semillas desarrolladas y negativa con los óvulos abortados ( $r = \pm 0.75$ ; Cuadro 11). Una disminución de la precipitación en este periodo podría tener efectos negativos en la producción de semilla. En otras especies de pino como en *P. halepensis* y *P. koraiensis* Siebold & Zucc., la precipitación mantiene fuerte influencia sobre la cantidad de semilla llena ( $r > 0.95$ ). El empleo de variables climáticas con alta correlación es útil para predecir la producción de semilla para un ciclo reproductivo (Ayari et al., 2010; Kim et al., 2020).

El contenido de materia orgánica presentó correlación con el peso de 100 semillas ( $r = -0.94$ ; Cuadro 11). Esto muestra que la semilla es más liviana y de menor tamaño en poblaciones con mayor contenido de materia orgánica en el suelo. Se esperaba que la relación fuera positiva, pues se ha mostrado que el contenido de materia orgánica influye positivamente en la producción de biomasa (Soong et al., 2020; Agbeshie y Abugre, 2021) debido a que mejora las propiedades físicas y químicas del suelo (Grigal y Vance, 2000). Sin embargo, quizás la relación se explique más como una adaptación a suelos pobres donde semillas grandes darían mayor ventaja para que las plántulas se puedan

establecer, tal como ocurre con la adaptación al déficit hídrico (Calama et al., 2017).

El porcentaje de semilla vana no mostró correlación significativa con la densidad de árboles de la misma especie ( $p < 0.05$ ). Aunque en especies de pinos se ha demostrado que este es el factor con mayor influencia en la cantidad de semilla vana, seguido de la edad de los individuos y la estructura del rodal (Codesido et al., 2005; Fernando, 2013). En una densidad baja existe menor probabilidad de cruzamiento entre individuos no emparentados (Jack y Long, 1990; De Lucas et al., 2008). Se ha determinado que la cantidad de semilla vana se correlaciona negativamente con la densidad de árboles y positivamente con la producción de polen (Smith et al., 1988). La endogamia registrada también podría estar relacionada con que la mayor parte de los conos fueron recolectados en la parte baja de la copa, donde los estróbilos femeninos están cerca de los masculinos lo que aumenta la probabilidad de autofecundación (Owens, 2006; Bilir et al., 2008).

La cantidad de semilla vana se asoció negativamente con la humedad relativa ( $r = -0.64$ ). Cuanto mayor sea la humedad relativa menor será la cantidad de semilla vana. Se ha observado que los sacos poliníferos abren antes cuando el ambiente es seco que cuando el ambiente es húmedo (Owens, 2006; Dąbrowska-Zapart et al., 2018; Timerman y Barrett, 2019). Al abrir antes, podría ocurrir una asincronización entre la liberación del polen y el periodo de receptividad de los conos femeninos. En las poblaciones evaluadas de *P. montezumae* podría ocurrir que el incremento de la humedad relativa favorece la sincronización reproductiva entre individuos, produciendo menor semilla vana. Así mismo, en *Pinus palustris* se observó que a mayor temperatura mayor es la cantidad de conos masculinos que produce un árbol (Guo et al., 2013). El incremento en la proporción de conos masculinos respecto a los femeninos significa mayor producción de polen e incremento de la autofecundación (Guo et al., 2017). Contrariamente, en *P. montezumae* se observó que a mayor temperatura menor es la cantidad de semilla vana.

Entre las características de conos se observó que el ancho es mayor cuando la semilla presenta mayor peso ( $\rho = 0.22$ ; Cuadro 12). Recolectar conos anchos incrementa la garantía de obtener semilla de mayor peso y tamaño (mayor calidad), dos características relacionadas a un mayor vigor de germinación y de plántulas (Cendán et al., 2013). El peso de las semillas mostró una correlación significativa con la temperatura media anual ( $\rho = 0.74$ ). El peso de semilla de procedencias de zonas frías de *Pinus banksiana* Lambert y *P. halepensis* resultaron livianas y pesadas las que provienen de zonas con mayor temperatura (Thanos, 2000). Esta relación podría estar influenciada por la longitud del periodo de crecimiento, que normalmente es menor en poblaciones de clima frío (Yeatman, 1966).

La variación en el peso de las semillas podría ser causa de una adaptación local relacionado a un mecanismo de resistencia al estrés hídrico. Las poblaciones con temperaturas más elevadas producen semilla de mayor tamaño, que normalmente generan plántulas más vigorosas durante las primeras etapas de desarrollo, con capacidad de resistir déficit hídrico (Calama et al., 2017). En poblaciones de *P. montezumae* localizadas en Guatemala producen semilla de mayor tamaño (Hernández-Molina, 2004). Es de esperar que la temperatura media sea mayor por la baja latitud de la zona. Este fenómeno es conocido como efecto materno, donde las condiciones del medio afectan al árbol progenitor y luego éste a la semilla y a las plántulas producidas (Castro, 2006; Singh et al., 2017).

La longitud del cono presentó una ligera correlación con el potencial de producción y el número de escamas fértiles ( $\rho = 0.46$ ). Las escamas infértiles no presentan una relación con la longitud del cono ( $\rho = 0.02$ ,  $p = 0.40$ ). Esto sugiere que las escamas infértiles no varían significativamente entre poblaciones aun cuando difiera la longitud de conos. La variabilidad de las escamas fértiles resulta útil al existir la posibilidad de incrementar el tamaño de los conos y el potencial de producción (escamas fértiles) mediante aplicación de riego, reguladores de crecimiento, macro y micronutrientes que incrementen el vigor

de los árboles, con los que resulte una mayor cantidad y calidad de conos (Calama et al., 2007; Loewe et al., 2017; Li et al., 2021).

Los bosques de coníferas y de encino que rodean la Ciudad de México y el área metropolitana de Tlaxcala y Puebla, representan la principal fuente de servicios ambientales donde viven cerca de 25 millones de personas. El gobierno mexicano tiene restricciones de uso comercial, pero la repoblación descansa totalmente en regeneración natural. *P. montezumae* es una de las principales especies creciendo en la zona (Figura 1) y a pesar de la fragmentación de sus poblaciones a causa de la presión antropocéntrica por cambio de uso y tala clandestina, tiene la capacidad de repoblarse debido a la adecuada producción de semilla llena. Sin embargo, el aumento de la temperatura podría reducir la producción de semilla de la especie y su capacidad de repoblarse naturalmente.

Cuadro 11. Valores de correlación de Pearson entre variables ambientales y variables de producción de semilla ocho poblaciones de *Pinus montezumae*.

	PPS	POA	PSD	PSL	PSV	PSP	PCSL
DENSI	-0.02	0.16	-0.16	0.16	-0.17	0.12	0.07
P	-0.16	0.07	-0.07	-0.01	-0.24	0.41	0.42
NH4	0.06	-0.08	0.08	0.01	-0.31	0.57	-0.52
NO3	0.81*	-0.37	0.37	-0.15	0.27	-0.19	0.44
M.O.	0.63	-0.34	0.34	0.18	0.20	0.03	-0.94*
pH	0.76*	0.04	-0.04	-0.09	0.37	-0.48	-0.54
PPOTO	0.63	-0.75*	0.75*	0.17	-0.47	0.48	-0.54
HR	-0.78*	0.27	-0.27	0.42	-0.64*	0.10	0.34
TMA	-0.71*	0.10	-0.10	0.29	-0.36	-0.01	0.74*
TMINV	-0.86*	0.29	-0.29	-0.20	-0.31	0.12	0.51

PPS: potencial de producción; POA: porcentaje de óvulos abortados; PSD: porcentaje de semilla desarrollada; PSL: porcentaje de semilla llena; PSV: porcentaje de semilla vana; PSP: porcentaje de semilla plagada; PCSL: peso de cien semillas llenas; DENSI: densidad de árboles; P: fósforo disponible; NH4: amonio; NO3: nitrato; M.O.: materia orgánica; pH: potencial de hidrógeno; PPOTO: precipitación total de otoño; HR: humedad relativa; TMA: temperatura media anual; TMINV: temperatura mínima de invierno. Significancia de correlación: \*  $p < 0.05$ . N = 8.



Cuadro 12. Valores de correlación de Pearson y Spearman entre características de conos y variables de producción de semilla de ocho poblaciones de *Pinus montezumae*.

	PPS	POA	PSD	PSL	PSV	PSP	PCSL
DENSI	-0.02	0.16	-0.16	0.16	-0.17	0.12	0.07
P	-0.16	0.07	-0.07	-0.01	-0.24	0.41	0.42
NH4	0.06	-0.08	0.08	0.01	-0.31	0.57	-0.52
NO3	0.81*	-0.37	0.37	-0.15	0.27	-0.19	0.44
M.O.	0.63	-0.34	0.34	0.18	0.20	0.03	-0.94*
pH	0.76*	0.04	-0.04	-0.09	0.37	-0.48	-0.54
PPOTO	0.63	-0.75*	0.75*	0.17	-0.47	0.48	-0.54
HR	-0.78*	0.27	-0.27	0.42	-0.64*	0.10	0.34
TMA	-0.71*	0.10	-0.10	0.29	-0.36	-0.01	0.74*
TMINV	-0.86*	0.29	-0.29	-0.20	-0.31	0.12	0.51

PPS: potencial de producción; POA: porcentaje de óvulos abortados; PSD: porcentaje de semilla desarrollada; PSL: porcentaje de semilla llena; PSV: porcentaje de semilla vana; PSP: porcentaje de semilla plagada; PCSL: peso de cien semillas llenas; DENSI: densidad de árboles; P: fósforo disponible; NH4: amonio; NO3: nitrato; M.O.: materia orgánica; pH: potencial de hidrógeno; PPOTO: precipitación total de otoño; HR: humedad relativa; TMA: temperatura media anual; TMINV: temperatura mínima de invierno. Significancia de correlación: \*  $p < 0.05$ . El tamaño de muestra empleado en el análisis de correlación fue de  $N = 8$ .

### Indicadores de germinación

En la germinación se observaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones y entre árboles dentro de poblaciones. La germinación inició entre el sexto y octavo día después de la siembra. La variación entre árboles estuvo entre 26 y 99.5% de germinación (Cuadro 13). Los resultados no mostraron una diferenciación entre la zona de Río Frío y La Malinche. La media global de germinación es similar a lo reportado por CONAFOR-CONABIO (2007) y Aparicio-Rentería et al. (2002), pero menor al valor reportado para una población en Michoacán, donde se obtuvo un 99.5% de germinación (Delgado-Valerio, 1994). En otros estudios con especies del género *Pinus* se han observado diferencias entre poblaciones en la capacidad de germinación, más aún entre procedencias (Xu et al., 2015). Las diferencias ocurren debido a la variabilidad genética dentro

de las poblaciones (Escudero et al., 2002), a las diferencias en la temperatura del medio de germinación (Thanos, 2000) y posiblemente a la variabilidad ambiental (Ganatsas et al., 2008).

En la germinación media diaria, valor pico y velocidad de germinación hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones y entre árboles dentro de poblaciones (Cuadro 13). En San Rafael y San Bartolo se observó una mayor cantidad de semillas germinadas por día. La variación entre árboles fue de 0.86 a 3.31. El valor pico fue significativamente mayor en San Rafael y Tlacotenco. La variación entre los árboles fue desde 1.1 a 44. En San Rafael se registró una mayor velocidad de germinación y menor en Ixtenco. La variación entre árboles fue de 0.3 a 7.0 semillas germinadas/tiempo. Las tres variables expresan la velocidad de germinación y el vigor de las semillas. El resultado de la diferenciación entre poblaciones es similar. En las tres se observa que la semilla de San Rafael tuvo mayor velocidad de germinación. En el manejo de vivero es importante retomar esta información, pues en la germinación se requiere el mayor número de plántulas por lote de semilla con un crecimiento uniforme.

En las variables de germinación se observó que existe una correlación positiva entre la capacidad y la velocidad de germinación ( $\rho = 0.77$ ; Cuadro 16). Las poblaciones con mayor porcentaje de germinación requieren menos tiempo para que las semillas germinen (Figura 2). Las poblaciones con mayor porcentaje de germinación alcanzaron el 50% en menos días en relación con aquellas de menor germinación final (Figura 3). Respecto a esta variable, se observa que la semilla de *P. montezumae* tiene una germinación rápida respecto a la germinación de la semilla en otras especies. Por ejemplo, en *P. cembroides* y *P. orizabensis* el 50% de germinación se alcanza en 12.7 y 13.4 días, respectivamente (Hernández Anguiano et al., 2018). Es importante considerar esta relación en la planeación de recolección y propagación, ya que cuando existe germinación a similar velocidad, se tiene un desarrollo uniforme de las plántulas, haciendo más eficiente el manejo en el vivero. Las variables de germinación muestran que no existen deficiencias en la calidad de semilla.

Cuadro 13. Medias poblacionales ( $\pm$  error estándar) y valores extremos de árboles en los indicadores de germinación de semillas de ocho poblaciones del centro de México de *Pinus montezumae*.

Población	Capacidad germinativa (%)	Germinación diaria media	Valor pico (germ. acum/día)	Velocidad de germinación (semillas germ/tiempo)
Tlacotenco	81.1 $\pm$ 2.0 ab 48.6-93.1	2.71 $\pm$ 0.06 bc 1.62-3.10	15.8 $\pm$ 1.1 ab 4.7-26.4	2.4 $\pm$ 0.1 bc 0.6-3.47
Llano Grande	80.7 $\pm$ 2.4 b 48.1-99.5	2.69 $\pm$ 0.08 c 1.60-3.31	14.0 $\pm$ 1.5 bc 2.8-44.0	2.5 $\pm$ 0.2 abc 0.6-7.0
Tlahuapan	84.4 $\pm$ 2.7 ab 25.9-98.1	2.82 $\pm$ 0.09 ab 0.86-3.27	13.6 $\pm$ 0.7 bc 1.3-18.6	2.6 $\pm$ 0.2 abc 0.3-3.9
San Rafael	88.2 $\pm$ 1.5 a 69.9-98.1	2.94 $\pm$ 0.05 a 2.33-3.27	19.3 $\pm$ 1.4 a 7.8-32.4	3.5 $\pm$ 0.2 a 1.0-5.6
San Pedro	84.6 $\pm$ 2.5 ab 29.2-94.4	2.82 $\pm$ 0.08 ab 0.97-3.14	14.1 $\pm$ 0.7 bc 3.0-18.6	2.4 $\pm$ 0.1 bc 0.5-3.6
San Bartolo	87.0 $\pm$ 2.4 a 40.3-99.1	2.90 $\pm$ 0.08 a 1.34-3.30	13.5 $\pm$ 0.8 bc 1.7-19.6	3.0 $\pm$ 0.2 ab 0.5-5.3
Altamira	86.1 $\pm$ 2.6 ab 27-97	2.87 $\pm$ 0.08 ab 0.91-3.24	12.9 $\pm$ 1.0 bc 1.1-20.4	2.8 $\pm$ 0.2 ab 0.3-4.9
Ixtenco	84.4 $\pm$ 1.7 ab 51.9-94.9	2.82 $\pm$ 0.05 ab 1.73-3.16	11.6 $\pm$ 1.0 c 5.5-21.1	1.7 $\pm$ 0.1 c 0.6-2.8
Promedio	84.0	2.82	14.35	2.61

\* Valores medios con letras diferentes indican diferencias significativas entre poblaciones ( $p \leq 0.05$ ). Los rangos de variación en las poblaciones corresponden a los valores extremos de árboles dentro de las poblaciones.

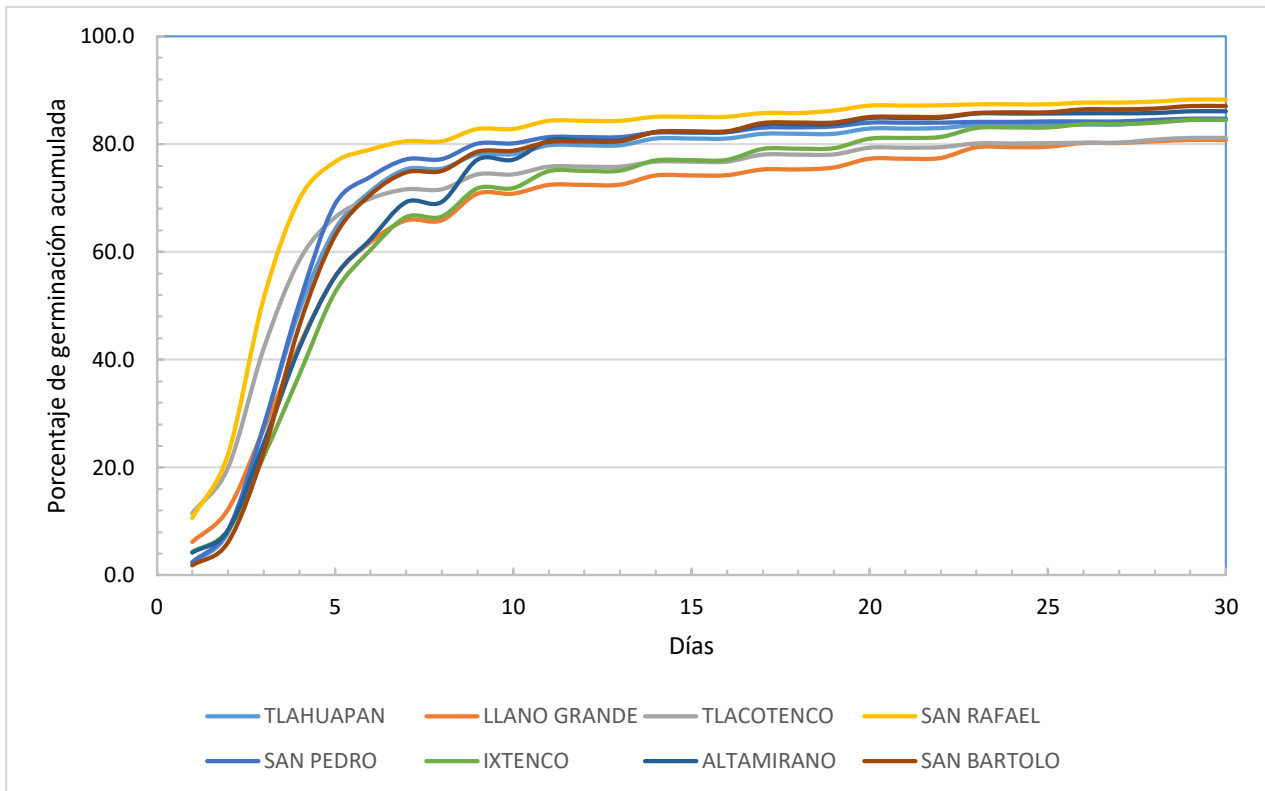


Figura 2. Curva de germinación acumulada y velocidad de germinación de las ocho poblaciones del centro de México de *Pinus montezumae*.

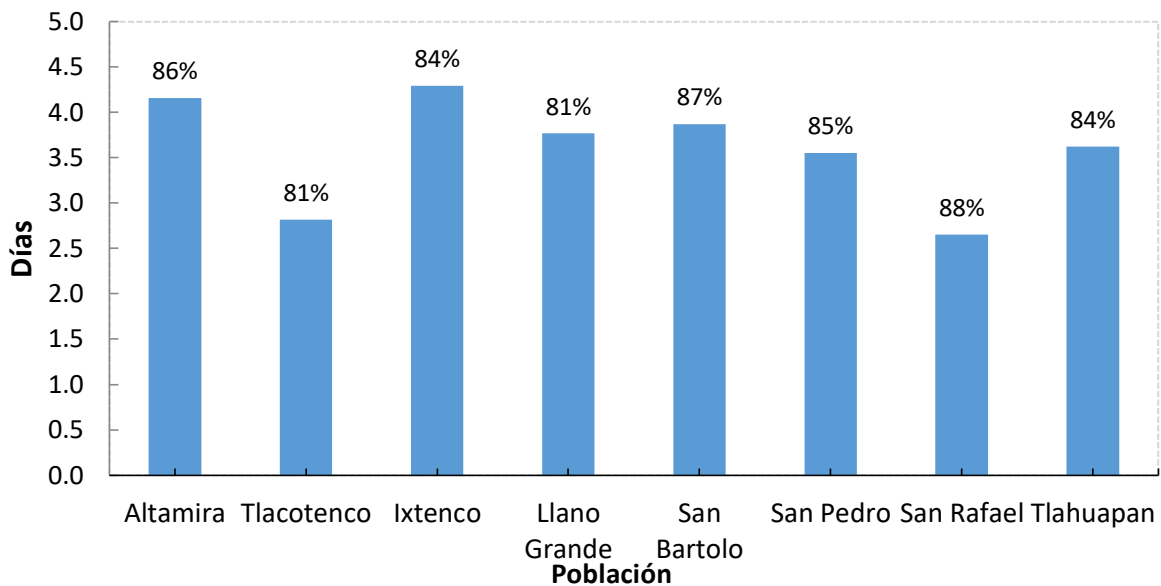


Figura 3. Tiempo (promedio) necesario para alcanzar el 50% de la germinación de semillas *Pinus montezumae*. Los valores sobre la barra representan la germinación media al final de la prueba.

En las variables número de cotiledones, longitud de cotiledones y longitud del hipocótilo, hubo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre poblaciones y entre árboles dentro de poblaciones (Cuadro 14). El número de cotiledones fue mayor en San Bartolo. La variación entre árboles fue de 4.7 a 7.5 cotiledones por plántula. El 72.3% de las plántulas muestreadas presentó 6 o 7 cotiledones (Cuadro 15).

Cuadro 14. Valores medios ( $\pm$  error estándar) y valores extremos de árboles de las características de las plántulas de *P. montezumae* de ocho poblaciones a los 35 días después de la siembra.

Población	Número de cotiledones	Longitud de cotiledones (mm)	Longitud de hipocótilo (mm)	Albinismo (No.)
Tlacotenco	6.31 $\pm$ 0.05 bc 5.7-7.1	27.5 $\pm$ 0.2 ab 25.1-29.5	13.1 $\pm$ 0.1 de 11.3-16.1	9
Llano Grande	5.79 $\pm$ 0.05 c 4.7-6.6	25.6 $\pm$ 0.2 b 20.5-29.5	11.9 $\pm$ 0.1 e 10.2-15.4	0
Tlahuapan	6.35 $\pm$ 0.05 b 5.7-7.5	29.7 $\pm$ 0.2 a 25.1-32.1	14.3 $\pm$ 0.2 de 11.3-17.1	0
San Rafael	6.69 $\pm$ 0.04 ab 6.1-7.1	29.4 $\pm$ 0.2 a 24.7-34.1	15.6 $\pm$ 0.1 cd 13.6-17.6	0
San Pedro	6.69 $\pm$ 0.05 ab 6.2-7.2	29.7 $\pm$ 0.2 a 26.9-33.0	17.9 $\pm$ 0.2 bc 16.4-19.7	0
San Bartolo	7.15 $\pm$ 0.05 a 6.7-7.4	30.4 $\pm$ 0.2 a 28.0-34.0	23.2 $\pm$ 0.3 a 15.9-31.9	10
Altamira	6.76 $\pm$ 0.05 ab 6.3-7.1	29.3 $\pm$ 0.3 ab 23.6-37.1	19.3 $\pm$ 0.3 ab 12.0-27.6	1
Ixtenco	6.67 $\pm$ 0.04 ab 6.2-7.1	30.2 $\pm$ 0.2 a 24.7-34.0	14.5 $\pm$ 0.1 de 12.2-17.7	0
Promedio	6.5	29	16.4	2.5

\* Valores medios con letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos ( $p \leq 0.05$ ). Los rangos de variación en las poblaciones corresponden a los valores extremos de árboles dentro de las poblaciones.

Los valores extremos observados de 3 y 10 cotiledones se observaron solo en una plántula, ambos en San Pedro. La longitud de cotiledones fue menor en las poblaciones de Llano Grande, Altamira y Tlacotenco. La variación entre árboles es de 20.5 a 37.1 mm. La longitud del hipocótilo, sección localizada entre el inicio de la radícula y la inserción de los cotiledones fue superior en San Bartolo y menor en Llano Grande. En Llano Grande se observaron plántulas con el menor número de cotiledones y cotiledones con la menor longitud.

El número de cotiledones en plántulas de *P. patula* es de 5.2 y 21 cm del hipocótilo (Fuentes-Amaro et al., 2020). Las plántulas en *P. cembroides*, *P. elliotii*, *P. virginiana* y *P. echinata* las plántulas presentan 11, 6.6, 5.6 y 7.5 cotiledones, respectivamente (Mann, 1979). El número de cotiledones en las plántulas difieren considerablemente entre especies. Esta diferenciación puede tener origen en las diferencias ecológicas de la especie. Aquellas especies que crecen en ambientes con limitación de agua y nutrientes podrían presentar un número mayor de cotiledones y de mayor tamaño, debido a que estas estructuras funcionan como reservas a las plántulas durante el crecimiento (Zhang et al., 2008).

Cuadro 15. Frecuencia absoluta y relativa del número de cotiledones observados en plántulas de *Pinus montezumae*.

Número de cotiledones	Frecuencia	
	absoluta	relativa
3	1	0.05
4	37	1.5
5	216	9.1
6	979	40.8
7	757	31.5
8	365	15.2
9	44	1.8
10	1	0.05
Total	2400	100

El albinismo únicamente se presentó en tres de las ocho poblaciones, con mayor frecuencia en San Bartolo. La frecuencia de plántulas albinas en las poblaciones no tuvo correlación significativa ( $p > 0.05$ ) con los indicadores reproductivos, de germinación y variables ambientales. Sin embargo, en especies forestales se ha identificado que este fenómeno es resultado de una elevada tasa de autofecundación debido al aislamiento de la planta madre (Takeuchi et al., 2020). En coníferas como *Pseudotsuga menziesii*, la mayor frecuencia de albinismo observada en la progenie proviene de aquellos árboles de poblaciones con alta endogamia, ya que en esta situación existe mayor probabilidad de presentar homocigosis en el único alelo que expresa esta condición, ausencia de clorofila (Rehfeldt, 1977). Además, en las familias donde ocurre la endogamia, los individuos tienden a presentar un fenotipo desfavorable desde el punto de vista económico al ocurrir depresión endogámica, al reducir el crecimiento en altura y diámetro (Wilcox, 1982).

Las variables de plántulas mostraron diferencias entre poblaciones y árboles. En un futuro debería precisarse el efecto de la depresión endogámica sobre el desarrollo de los árboles. Se esperaría una relación directa entre la endogamia y un deficiente desarrollo. Así mismo, estas relaciones ayudarían a determinar el manejo necesario en las poblaciones. La alta frecuencia absoluta de plantas albinas en Tlacotenco y San Bartolo son un indicio de que podrían existir problemas genéticos en las poblaciones.

### **Análisis de correlación de los indicadores de germinación**

En plántulas de *Pinus radiata* D. Don y *P. strobus* L. se observó que el peso de la semilla tiene influencia sobre la longitud del hipocótilo, siendo mayor cuando la semilla es más pesada (Menzies et al., 1991; Reich et al. 1994; Parker et al., 2006). La mayor tasa de crecimiento en las primeras semanas se debe a que estas semillas poseen un embrión más grande y mayor cantidad de reservas (Parker et al., 2004). Sin embargo, en el presente estudio no se observó una correlación entre el peso de semilla y longitud del hipocótilo ( $\rho = 0.20$ ,  $p = 0.07$ ;

Cuadro 16). En *P. sylvestris* se encontró que la longitud de hipocótilo está determinada por el tipo de sustrato empleado en la siembra y no por las características de la semilla (Castro, 1999).

En *P. sylvestris* se observó una relación entre el peso de semilla y el número de cotiledones (Castoldi y Molina, 2014), mientras que en *P. montezumae* la relación entre ambas variables es baja ( $r = 0.10$ ,  $p = 0.3$ ; Cuadro 16). La falta de relación entre las características de plántulas y el peso de semilla podría deberse a que esta última variable no mostró diferencias significativas entre las poblaciones, excepto en Tlacotenco. Al existir relativa uniformidad del peso promedio de semillas de las poblaciones y en las condiciones del medio de germinación, nos llevaría a pensar que las diferencias observadas en el crecimiento de las plántulas podrían deberse a diferencias genéticas entre poblaciones o individuos. Esta evaluación podría llevarse a cabo mediante la medición del crecimiento de cada árbol por distintos ciclos de desarrollo (Carles et al., 2009).

En cuanto a las variables climáticas de las poblaciones, la temperatura media anual del sitio de origen se asoció sobre la longitud de cotiledones ( $r=0.87$ ), el número de cotiledones ( $\rho = 0.84$ ), y el peso de semilla ( $r = 0.74$ ). La influencia observada de la temperatura media anual sobre las características de las semillas y plántulas podrían deberse a un proceso adaptativo local (genético), en el que los árboles generan semilla más grande con el fin de generar plántulas más vigorosas con capacidad de resistir el estrés ambiental que pudiera generar la temperatura; o bien puede ser un proceso de variación morfológica (fenotipo) a causa de la fluctuación anual del ambiente. Sin embargo, para determinar la causa es necesario la evaluación de distintos ciclos reproductivos y su relación con las variables climáticas.

La precipitación es la variable ambiental que ha mostrado mayor influencia sobre el desarrollo de plántulas en coníferas, teniendo cada especie un nivel óptimo donde ocurre un mejor desarrollo relacionado a la fenología (desarrollo del embrión). Esta variable ha sido empleada para la construcción de modelos de



predicción de producción de semilla y su capacidad germinativa (Henttonen et al., 1986; Almqvist et al., 1998). En el presente estudio la capacidad germinativa mostró una relación con la precipitación media anual ( $r = 0.75$ ). La precipitación es la variable ambiental con mayor influencia sobre la capacidad germinativa de las semillas de *Cenostigma microphyllum* (Mart. ex G.Don) Gagnon & G.P.Lewis (Vieira-Gomes et al., 2019).

Con relación a las variables edáficas se observó una relación positiva del fósforo disponible con la capacidad germinativa ( $r = 0.94$ ) y el número de cotiledones ( $r = 0.77$ ; Cuadro 16). Este elemento normalmente se ha relacionado con la estimulación de la floración, aumentando el número de estructuras reproductivas de los individuos localizados en sitios con mayor disponibilidad (McCavour et al., 2014). El reciclaje del fósforo depende de factores climáticos, de la estructura del rodal y la fenología de las especies (Belyazid y Belyazid, 2012). En el presente estudio se observó que en las poblaciones con mayor precipitación poseen suelos más ricos en este mineral ( $r = 0.70$ ). El efecto del fósforo estaría relacionado con la función estructural en las células de reserva (Bolland et al., 1990) y la hidrólisis durante el proceso de germinación, acumulando sustancias nutritivas para las plántulas (Nadeem et al., 2011).

El incremento de fósforo en el suelo promueve la producción de semilla con mejor calidad, incrementando significativamente la concentración de lípidos y proteínas en el material de reserva, necesarios en el desarrollo inicial de plántulas, cuando aún se tiene un sistema radical incipiente para absorber agua y minerales (White y Veneklaas, 2012; Taliman et al., 2019). Por ello, el fósforo se ha contemplado en las prácticas de fertilización en huertos semilleros, donde se ha comprobado el incremento en la producción de semilla (Werner, 1975) y su capacidad germinativa (Mergen y Voigt, 1960).

Así mismo, con la aplicación del nitrógeno (nitrato) se obtienen resultados favorables en la producción de semilla a nivel árbol (Schmidtling, 1971). En la mayoría de los bosques existe una deficiencia en compuestos de esta naturaleza,

por lo que es necesario su aplicación (Fox et al., 2007). En el presente estudio se observó una correlación positiva entre el nitrato y la longitud del hipocótilo ( $r = 0.80$ ). La correlación observada puede deberse al aumento del área foliar de los árboles al incrementarse el contenido de nitrato en el suelo, lo que a su vez representa un incremento en la eficiencia fotosintética (Liu et al., 2012). Los fotosintatos producidos suelen distribuirse en mayor proporción en la parte aérea de los árboles (Albaugh et al., 2004), lo que genera una mayor disponibilidad de azúcares que pudieran ser utilizados en la formación de semillas con mejor calidad, que en el presente caso generan plántulas con mayor longitud del hipocótilo.

Similar a lo que se observa en el peso de 100 semillas, la longitud de los cotiledones mostró una correlación negativa con el contenido de materia orgánica en el suelo ( $r = -0.94$ ; Cuadro 16). Esto muestra que los cotiledones son más largos en aquellas poblaciones con menor contenido de materia orgánica. Se esperaba una relación fuera positiva, pues se ha mostrado que la materia orgánica tiene relación positiva en la producción de biomasa debido a que mejora las propiedades físicas y químicas del suelo (Grigal y Vance, 2000). Sin embargo, la relación podría explicarse más como una adaptación a suelos pobres donde semillas grandes darían mayor ventaja para que las plántulas se puedan establecer, tal como ocurre con la adaptación al déficit hídrico (Calama et al., 2017). Este efecto contrario podría deberse a la interacción con otros elementos y la densidad de árboles, este último factor mantiene un efecto directo en las propiedades del suelo (Lei et al., 2019). La productividad disminuye cuando la densidad es baja debido al proceso de erosión y compactación del suelo (Elliot et al., 1996). El índice de endogamia no se relacionó con ninguna característica de plántulas ( $\rho < 0.15$ ). La manifestación de características morfológicas debido a la depresión endogámica no es evidente en la etapa de plántula, pero sí en edades posteriores donde se observan diferencias de crecimiento, entre las que provienen de árboles con alto y bajo nivel de endogamia (Sniezko y Zobel, 1986; Sorensen, 1996; Mullin et al. 2019).

Cuadro 16. Valores de correlación de variables ambientales e indicadores de germinación de ocho poblaciones de *Pinus montezumae*.

	Capacidad germinativa	Velocidad de germinación	Número de cotiledones	Longitud de cotiledones	Longitud de hipocótilo
P	0.94*	0.39	0.77*	0.41	0.59
N4	0.16	0.45	0.20	-0.35	0.27
N3	0.24	0.00	0.65	0.44	0.80*
M.O.	-0.50	0.18	-0.59	-0.94*	-0.56
pH	-0.38	0.32	-0.62	-0.57	-0.56
PPMA	0.75*	0.36	0.42	0.09	0.13
HR	0.23	-0.22	0.55	0.32	0.54
TMA	0.55	-0.17	0.84*	0.87*	0.59
PSEM	0.10	0.03	0.10	0.25*	0.20

Variable P: fósforo disponible; N4: amonio; N3: nitrato; M.O.: materia orgánica; pH: potencial de hidrógeno; PPMA: precipitación media anual; HR: humedad relativa; TMA: temperatura media anual; PSEM: peso de semilla. Significancia de correlación: \*  $p < 0.05$ . El tamaño de muestra empleado en el análisis de correlación fue de  $N = 8$ .

### Implicación de resultados

Las características morfológicas de los conos y la producción de semilla mostraron una diferenciación entre las ocho poblaciones evaluadas (49-63 semillas llenas por cono). Entre los árboles se observó mayor variación que entre las poblaciones, por lo que resulta conveniente poner énfasis en las características individuales para la recolección de germoplasma en esta zona de distribución de *Pinus montezumae*. El potencial de producción de semilla es relativamente alto (227), así como la fertilidad de conos (0.64). Sin embargo, en las poblaciones se observó una eficiencia de producción de 75 semillas llenas (33% del potencial de producción de semilla). Es necesario evaluar la regeneración natural y observar si la cantidad de semilla llena representa un problema futuro para las poblaciones. Este análisis mostraría si la cantidad de semilla viable representa un problema para la regeneración en las poblaciones. Durante la recolección de conos, visualmente se notó una baja cantidad de

nuevos individuos. Esto agravaría el problema de pérdida de bosque por la extracción ilegal de madera y el cambio de uso de suelo.

En la germinación se observó diferenciación significativa entre poblaciones (80.7 – 88.2%). Los valores no representan deficiencias en la calidad de semilla. El promedio de germinación (84%) corresponde al valor esperado de la especie, según otros reportes publicados. Es conveniente precisar que cuanta más germinación presenta una población, lo hace a una mayor velocidad. Es importante esta relación en la planeación de recolección y propagación, cuando existe germinación a similar velocidad, se tiene un desarrollo uniforme de las plántulas, haciendo más eficiente el manejo en el vivero. El crecimiento de plántulas mostró diferencias entre poblaciones. En un futuro debería precisarse cuál es el efecto de la depresión endogámica sobre las características de plantas a mayor edad. Se esperaría una relación directa entre la endogamia y un deficiente desarrollo. La alta frecuencia absoluta de plantas albinas en Tlacotenco y San Bartolo son indicio de que podrían existir problemas genéticos. Los árboles con mayor frecuencia de albinismo tienen más probabilidad de presentar desarrollo deficiente en la progenie.

Los factores climáticos influyeron moderadamente en el proceso reproductivo de *Pinus montezumae*. La precipitación mostró correlaciones positivas con los indicadores reproductivos, de germinación y plántulas. Las correlaciones de la temperatura fueron negativas con los indicadores reproductivos, excepto con el peso de semilla, y positivas con las características de plántulas. Con ello se observa que un aumento sustancial de la temperatura media implicaría una menor producción de semilla, pero un incremento en el peso de éstas, así como el tamaño de la progenie. Entonces, en los huertos semilleros de *Pinus montezumae* es posible mejorar la cantidad y calidad de la semilla con el riego, aun cuando exista un incremento de la temperatura. Los factores climáticos no muestran una relación explicativa con la cantidad de semilla llena, por lo que es necesario realizar una evaluación posterior donde se considere a un grupo más amplio de variables ambientales, del rodal y la relación que guardan con las

estructuras reproductivas en las distintas etapas fenológicas de la especie, con el propósito de conocer las posibles limitaciones reproductivas y la identificación de prácticas que mejoren la producción de semilla, aplicables en poblaciones naturales y huertos semilleros.

La densidad de árboles no mostró correlaciones significativas con ninguna variable. De existir una influencia, podrían establecerse prácticas que reduzcan el porcentaje de semilla vana, las que son fácil de implementar en huertos semilleros. De las variables edáficas, la materia orgánica presentó influencia sobre los indicadores reproductivos y de germinación. El pH únicamente en los indicadores reproductivos. El fósforo y nitrato tienen influencia sobre la geminación y desarrollo de plántulas, respectivamente. La modificación de estas variables en el suelo resultaría conveniente para mejorar la cantidad y calidad de semilla producida en los huertos semilleros.

## V. CONCLUSIÓN

Existen diferencias significativas entre poblaciones y árboles dentro de poblaciones en las características de conos, indicadores reproductivos y germinación. La eficiencia de producción de semillas es un valor relativamente alto. En las poblaciones evaluadas no hay deficiencia en la producción de semilla.

Los factores climáticos influyen significativamente en las características de conos. La precipitación tiene efectos positivos en las variables de producción de semilla, de germinación y plántulas. Las correlaciones de la temperatura son negativas con las variables de producción de semilla, excepto con el peso de semilla, y positivas con las características de plántulas. Un aumento sustancial de la temperatura y disminución de la precipitación implica menor producción de semilla, pero un incremento en el peso de éstas, así como el tamaño de plántulas. Las variables edáficas mostraron efectos significativos sobre las variables evaluadas de producción de semilla.

*P. montezumae* es una de las principales especies de la zona y a pesar de la fragmentación de sus poblaciones a causa de la presión antropocéntrica, tiene la capacidad de repoblarse debido a la adecuada producción de semilla llena. Sin embargo, el aumento de la temperatura podría reducir la producción de semilla de la especie, y posiblemente su capacidad de regeneración se vería comprometida con los cambios de temperatura drásticos debido al calentamiento global.

## VI. LITERATURA CITADA

Adongo-Onyango, A., P. Murithi-Angaine, S. Kinyua-Inoti and J. Omondi-Owino. 2020. Patula pine (*Pinus patula*) cones opening under different treatments for rapid seed extraction in Londiani, Kenya. *Journal of Horticulture and Forestry* 12(2): 63–69.

Agbeshie, A. A. and S. Abugre. 2021. Soil properties and tree growth performance along a slope of a reclaimed land in the rain forest agroecological zone of Ghana. *Scientific African* 13: e00951. 13 p. DOI: 10.1016/j.sciaf.2021.e00951

Albaugh, T. J., H. L. Allen, P. M. Dougherty and K. H. Johnsen. 2004. Long term growth response of loblolly pine to optimal nutrient and water resource availability. *Forest Ecology and Management* 192: 3-19. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.01.002

Almqvist, C., U. Bergsten, L. Bondesson and U. Eriksson. 1998. Predicting germination capacity of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seeds using temperature data from weather stations. *Canadian Journal of Forest Research* 28(10): 1530-1535. DOI: 10.1139/cjfr-28-10-1530

Amezcuca-Cruzaley, S. 2003. Las coníferas de Michoacán. *Boletín Técnico* 4. Comisión Forestal del estado de Michoacán. 67 p. Disponible en: [https://www.academia.edu/30135351/coniferas\\_de\\_michoacan](https://www.academia.edu/30135351/coniferas_de_michoacan)

Aparicio-Rentería, A., L. del C. Mendizábal-Hernández y J. Alba-Landa. 2002. Variación en semillas de *Pinus oaxacana* Mirov de dos cosechas procedentes de una plantación natural del estado de Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 4(2): 11-16.

Aragón-Peralta, R. D., G. Rodríguez-Ortiz, J. J. Vargas-Hernández, J. R. Enrique del Valle, A. Hernández-Hernández y G. V. Campos-Ángeles. 2020. Selección

fenotípica y características reproductivas de *Pinus pseudostrobus* var. *oaxacana* (Mirov) S. G. Harrison. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 11(59): 118-140.

Attila-Köbölkuti, Z., E. György-Tóth, M. Ladányi and M. Höhn. 2017. Morphological and anatomical differentiation in peripheral *Pinus sylvestris* L. populations from the Carpathian region. *Dendrobiology* 77(1): 105-117. DOI: 10.12657/denbio.077.009

Ayari, A., D. Moya, A. Ben Mansoura, M. N. Rejeb, S. Garchi, J. De Las Heras and B. Henchi. 2010. Main weather factors and aspect influences on Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) seed cone production in Tunisia. *Advancing Mediterranean Forest Research Capacities (AGORA) 15<sup>ème</sup> Journées scientifiques de l'INRGREF*. Tunisie.

Balekoglu, S., S. Caliskan and H. Dirik. 2020. Effects of geoclimatic factors on the variability in *Pinus pinea* cone, seed, and seedling traits in Turkey native habitats. *Ecological Processes* 9(55): 13 p. DOI: 10.1186/s13717-020-00264-3

Belyazid, U. J. and S. Belyazid. 2012. Phosphorus cycling in boreal and temperate forest ecosystems. A review of current knowledge and the construction of a simple phosphorus model. *Belyazid Consulting and Communication AB*. Sweden. 38 p.

Bilir, N., F. Prescher, D. Lindgren and J. Kroon. 2008. Variation in cone and seed characters in clonal seed orchards of *Pinus sylvestris*. *New Forests* 36(2): 187–199. DOI: 10.1007/s11056-008-9092-9

Bishaw, Z., M. Makkawi and A. A. Niane. 2009. Seed quality and alternative seed delivery systems. In: E. Erskine, F. J. Muelhbauer, A. Sarker and B. Sharman (eds.). *The Lentil: Botany, Production and Uses*. CABI. United Arab Emirates. 457 p. DOI: 10.1007/978-1-4020-6313-8\_21



Bolland, M., M. Riley, B. Thomson, B. Paynter and M. Baker. 1990. Seed phosphorus: its effect on plant production. *Journal of the Department of Agriculture, Western Australia Series 4 (31): 20-22.*

Bracalini, M., S. Benedettelli, F. Croci, P. Terreni, R. Tiberi and T. Panzavolta. 2013. Cone and seed pests of *Pinus pinea*: Assessment and characterization of damage. *Journal of Economic Entomology 106(1): 229–234.* DOI: 10.1603/ec12293

Bramlett, D. L. and C. J. Johnson. 1975. Pollination in a slash pine seed orchard. 13th Southern Forest Tree Improvement. Conference Proceedings. Georgia, USA. pp: 161-165.

Bramlett, D. L., E. W. Belcher, G. L. DeBarr, G. D. Hertel, R. P. Karrfalt, C. W. Lantz, T. Miller, K. D. Ware and O. Yates. 1977. Cone Analysis of Southern pines: a Guidebook. General Technical Report SE 13. USDA, Forest Service. Asheville, NC. 18 p.

Breygina, M., E. Klimenk and, O. Schekaleva. 2021. Pollen germination and pollen tube growth in gymnosperms. *Plants 10(7): 1301.* 16 p. DOI: 10.3390/plants10071301

Brown, I. R. 1971. Flowering and seed production in grafted clones of Scots pine. *Silvae Genetica 20: 121–132.*

Buchert, G. P. 1994. Genetic of white pine and implications for management and conservation. *The Forestry Chronicle 70(4): 427-437.*

Burdon, R. D. and C. B. Low. 1971. Seed production in radiata pine clones on four different sites. *New Zealand Journal of Forestry Science 3(2): 211-219.*

Bustamante-García, V., J. A. Prieto-Ruíz, E. Berlín-Bermudes, A. Carrillo-Parra y R. Álvarez-Zagoya. 2011. Insectos que afectan los conos y semillas de *Pinus engelmannii*, en rodales semilleros del estado de Durango. In: A. Equihua-Martínez, E. Estrada-Venegas, J. A. Acuña-Soto y M. P. Cháirez-Grijalva (eds.).

Memoria del XV Simposio Nacional de Parasitología Forestal. Colegio de Postgraduados. Texcoco, México. 265 p.

Bustamante-García, V., J. A. Prieto-Ruíz, E. Merlín-Bermúdez, R. Álvarez-Zagoya, A. Carrillo-Parra y J. C. Hernández-Díaz. 2012. Potencial y eficiencia de producción de semilla de *Pinus engelmannii* Carr., en tres rodales semilleros del estado de Durango, México. *Madera y Bosques* 18(3): 7– 21.

Calama, R. and G. Montero. 2007. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). *European Journal of Forest Research* 126(1): 23–35. DOI: 10.1007/s10342-005-0100-8

Calama, R., G. Madrigal, J. A. Candela and G. Montero. 2007. Effects of fertilization on the production of an edible forest fruit: stone pine (*Pinus pinea* L.) nuts in south-west Andalusia. *Investigación Agraria Sistemas y Recursos Forestales* 16(3): 241-252. DOI: 10.5424/srf/2007163-01013

Calama, R., R. Manso, M. E. Lucas-Borja, J. M. Espelta, M. Piqué, F. Bravo, C. del Peso and M. Pardos. 2017. Natural regeneration in Iberian pines: A review of dynamic processes and proposals for management. *Forest Systems* 26(2): 20 p. DOI: 10.5424/fs/2017262-11255

Capilla-Dinori, E., J. López-Upton, M. Jiménez-Casas y V. Rebolledo-Camacho. 2021. Características reproductivas y calidad de semilla en poblaciones fragmentadas de *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen. *Revista Fitotecnia Mexicana* 44(2): 211-219.

Carles, S., M. S. Lamhamedi, J. Beaulieu, D. C. Stowe, F. Colas and H. A. Margolis. 2009. Genetic variation in seed size and germination patterns and their effect on white spruce seedling characteristics. *Silvae Genetica* 58(4): 152-161. DOI: 10.1515/sg-2009-0020

Castoldi, E. and J. A. Molina. 2014. Effect of seed mass and number of cotyledons on seed germination after heat treatment in *Pinus sylvestris* L. var. *iberica* Svob. *Forest Systems* 23(3): 483-489. DOI: 10.5424/fs/2014233-05480

Castro, J. 1999. Seed mass versus seedling performance in Scots pine: a maternally dependent trait. *New Phytology* 144(1): 153-161. DOI: 15028021

Castro, J. 2006. Short delay in timing of emergence determines establishment success in *Pinus sylvestris* across microhabitats. *Annals of Botany* 98(1): 1233-1240. DOI: 10.1093/aob/mcl277

Cendán, C., L. Sampedro and R. Zas. 2013. The maternal environment determines the timing of germination in *Pinus pinaster*. *Environmental and Experimental Botany* 94: 66-72. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2011.11.022

Charlesworth, D. and J. H. Willis. 2009. The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics* 10(11): 783-796. DOI: 10.1038/nrg2664

Chen, L., L. Wang, Y. Baiketuerhan, C. Zhang, X. Zhao and K. von Gadow. 2014. Seed dispersal and seedling recruitment of trees at different successional stages in a temperate forest in northeastern China. *Journal of Plant Ecology* 7(4): 337-346. DOI: 10.1093/jpe/rtt024

Chertov, O., J. S. Bhatti and A. Komarov. 2010. Impact of temperature increase and precipitation alteration at climate change on forest productivity and soil carbon in boreal forest Ecosystems in Canada and Russia: simulation approach with the EFIMOD model. In: S. Simard (ed.). *Climate change and Variability*. IntechOpen. pp: 303 - 326. DOI: 10.5772/9814

Codesido, V., E. Merlo and J. Fernández-López. 2005. Variation in reproductive phenology in a *Pinus radiata* D. Don seed orchard in northern Spain. *Silvae Genetica* 54(1-6): 246 - 256. DOI: 10.1515/sg-2005-0035

CONAFOR-CONABIO. 2007. *Pinus montezumae* Lamb. SIRE - Paquetes Tecnológicos. Disponible en:

<http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/ver.aspx?articulo=971&grupo=13>

Czabator, F. J. 1962. Germination value: an index combining speed and completeness of pine seed germination. *Forest Science* 8(4): 386-396.

Dąbrowska-Zapart, K., K. Chłopek and T. Niedźwiedź. 2018. The impact of meteorological conditions on the concentration of alder pollen in Sosnowiec (Poland) in the years 1997–2017. *Aerobiologia* 34: 469–485. DOI: 10.1007/s10453-018-9524-8

De Kort, H., J. Mergeay, K. Vander-Mijnsbrugge, G. Decocq, S. Maccherini, H. H. Kehlet Bruun, O. Honnay and K. Vandepitte. 2014. An evaluation of seed zone delineation using phenotypic and population genomic data on black alder *Alnus glutinosa*. *Journal of Applied Ecology* 51(5): 1218–1227. DOI: 10.1111/1365-2664.12305

De Lucas, A., J. Robledo-Arnuncio, E. Hidalgo and S. C. González-Martínez. 2008. Mating system and pollen gene flow in Mediterranean maritime pine. *Heredity* 100(1): 390–399. DOI: 10.1038/sj.hdy.6801090

DeBarr, G. L and P. P. Kormanik. 1975. Anatomical basis for conelet abortion on *Pinus echinata* following feeding by *Leptoglossus corculus* (Hemiptera: Coreidae). *The Canadian Entomologist* 107(1): 81-86. DOI: 10.4039/Ent10781-1.107 81-86.

Delgado-Valerio, P. 1994. Evaluación de la capacidad productiva y eficiencia de semillas para tres especies del género *Pinus* (*P. montezumae* Lamb. *P. pseudostrobus* Lind. y *P. leiophylla* Schl. & Cham.), en la zona boscosa de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 267-274.

DePinte, D. E., K. M. Waring and M. L. Gaylord. 2020. Cone and seed insects of Southeastern white pine. USDA Forest Service. The Forest Insect and Disease Leaflet 189(1): 8 p.

Dimkpa, C., P. Bindraban, J. E. McLean, L. Gatere, U. Singh and D. Hellums. 2017. Methods for rapid testing of plant and soil nutrients. In: E. Lichtfouse (ed.). Sustainable Agriculture Reviews. Springer, Cham, Switzerland. pp: 1-43. DOI: 10.1007/978-3-319-58679-3\_1

Dinno, A. 2017. Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. 7 p.

Eis, S. 1976. Association of western white pine cone crops with weather variables. Canadian Journal of Forest Research 6(1): 6–12. DOI: 10.1139/x76-002

El-Kassaby, Y. A., D. Kolotelo and D. Reid. 2009. Understanding lodgepole pine seed germination for improved utilization. Seed Science and Technology 37(2): 316-328. DOI: 10.15258/sst.2009.37.2.06

Elliot, W. J., D. Page Dumroese and P. R. Robichaud. 1996. The effects of forest management on erosion and soil productivity. Proceedings of the Symposium on Soil Quality and Erosion Interaction, Keystone. Soil and Water Conservation Society Ankeney, IA. 16 p.

Escudero, A, F. Perez-Garcia and A. K. Luzuriaga. 2002. Effects of light, temperature and population variability on the germination of seven Spanish pines. Seed Science Research 12(4): 261–271. DOI: 10.1079/SSR2002116

Farjon, A., J. A. Pérez de la Rosa y B. T. Styles. 1997. Guía de campo de los pinos de México y América Central. The Royal Botanic Garden, Kew. England. 151 p.

Fernando, D. D. 2013. The pine reproductive process in temperate and tropical regions. New Forests 45(3): 333–352. DOI: 10.1007/s11056-013-9403-7

Flores-García, A. y G. Moctezuma-López. 2021. Cosecha de madera de 20 coníferas en zonas de movimiento de germoplasma. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 12(66): 122-140. DOI: 10.29298/rmcf.v12i66.829

Flores-López, C., J. López-Upton y J. J. Vargas-Hernández. 2005. Indicadores reproductivos en poblaciones naturales de *Picea mexicana* Martínez. *Agrociencia* 39(1): 117-126.

Fowells, H. A. and G.H. Schubert. 1956. Seed crops of forest trees in the pine region of California. Technical Bulletin 1150. U.S. Department of Agriculture, Washington, DC. 48 p.

Fox, T. R., H. Lee-Allen, T. J. Albaugh, R. Rubilar and C. A. Carlson. 2007. Tree nutrition and forest fertilization of pine plantations in the Southern United States. *Southern Journal of Applied Forestry* 31(1): 5-11. DOI: 10.1093/sjaf/31.1.5

Freire, J. A., G. C. Rodrigues and M. Tomé. 2019. Climate change impacts on *Pinus pinea* L. silvicultural system for cone production and ways to contour those impacts: a review complemented with data from permanent plots. *Forests* 10(169): 1-29. DOI: 10.3390/f10020169

Fuentes-Amaro, S. L., R. Rodríguez-Laguna, R. Razo-Zárate, J. Meza-Rangel, M. Jiménez-Casas y G. A. López-Zepeda. 2020. Energía germinativa en árboles selectos de *P. patula* Schl. et Cham. *Revista Iberoamericana de Ciencias* 7(1): 69-78.

Ganatsas, P., M. Tsakalidimi and C. Thanos. 2008. Seed and cone diversity and seed germination of *Pinus pinea* in Strofylia site of the Natura 2000 Network. *Biodiversity and Conservation* 17(10): 2427-2439. DOI: 10.1007/s10531-008-9390-8

Gómez-Jiménez, D. M., C. Ramírez-Herrera, J. Jasso-Mata. y J. López-Upton. 2010. Variación en características reproductivas y germinación de semillas de

*Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33(4): 297-304.

Goszka, A. R. and R. S. Snell. 2020. Seed quality and seed quantity in red maple depends on weather and individual tree characteristics. *Ecology and Evolution* 10(23): 13109–13121. DOI: 10.1002/ece3.6900

Goubitz, S., M. J. A. Werger, A. Shmida and G. Ne'eman. 2002. Cone abortion in *Pinus halepensis*: the role of pollen quantity, tree size and cone location. *Oikos* 97(1): 125–133. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.970113.x

Grigal, D. F. and E. D. Vance. 2000. Influence of soil organic matter on forest productivity. *New Zealand Journal of Forestry Science* 30(1): 169-205.

Guo, L., J. Dai, S. Ranjitkar, H. Yu, J. Xu and E. Luedeling. 2013. Chilling and heat requirements for flowering in temperate fruit trees. *International Journal of Biometeorology* 58(6): 1195–1206. DOI: 10.1007/s00484-013-0714-3

Guo, Q., D. G. Brockway and X. Chen. 2017. Temperature-related sex allocation shifts in a recovering keystone species, *Pinus palustris*. *Plant Ecology and Diversity* 10(4): 303–310. DOI: 10.1080/17550874.2017.1402968

Hatfield, J. L. and J. H. Prueger. 2015. Temperature extremes: effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes* 10(A): 4–10. DOI: 10.1016/j.wace.2015.08.001

Hauke-Kowalska, M., E. Borowiak, W. Barzdajn, W. Kowalkowski, R. Korzeniewicz and T. Wawro. 2019. Cone and seeds variability in seed orchards and seed stands of *Pinus sylvestris*. *Baltic Forestry* 25(2): 187-192. DOI: 10.46490/vol25iss2pp187

Henttonen, H., M. Kanninen, M. Nygren and R. Ojansuu. 1986. The maturation of *Pinus sylvestris* seeds in relation to temperature climate in Northern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1(1-4): 243-249. DOI: 10.1080/02827588609382415

Hernández-Anguiano, L. A., J. López-Upton, C. Ramírez-Herrera y A. Romero-Manzanares. 2018. Variación en germinación y vigor de semillas de *Pinus cembroides* y *Pinus orizabensis*. *Agrociencia* 52: 1161-1178.

Hernández-Molina, E. G. 2004. Experiencias en recolección y acondicionamiento de frutos y semillas de 25 especies forestales con demanda en el programa de incentivos forestales. Tesis Licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Jack, S. B. and J. N. Long. 1990. Analysis of stand density effects on canopy structure: a conceptual approach. *Trees* 5(1): 44-49. DOI: 10.1007/BF00225334

Johnson, M., S. B. Vander-Wall and M. A. Borchert. 2003. Comparative analysis of seed and cone characteristics and seed-dispersal strategies of three pines in the subsection Sabinianae. *Plant Ecology* 168(1): 69–84. DOI: 10.1023/A:1024470224134

Joosen, R. V. L., J. Kodde, L. A. J. Willems, W. Ligterink, L. H. W. van der Plas, and H. W. M. Hilhorst. 2010. Germinator: a software package for high-throughput scoring and curve fitting of Arabidopsis seed germination. *The Plant Journal* 62(1): 148-159. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2009.04116.x

Kara, F. and O. Topaçoğlu. 2018. Influence of stand density and canopy structure on the germination and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Environmental Monitoring and Assessment* 190(12): 10 p. DOI: 10.1007/s10661-018-7129-x

Keyes, C. R. and R. Manso-González. 2015. Climate-influenced ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) seed masting trends in western Montana, USA. *Forest Systems* 24(1) e-021: 7 p. DOI: 10.5424/fs/2015241-05606

Khatun, N. 2021. Applications of normality test in statistical analysis. *Open Journal of Statistics* 11: 113-122. DOI: 10.4236/ojs.2021.111006



Kim, Y. Y., J. J. Ku, J. H. Kim, H. I. Lim and J. Han. 2020. Determination of climate predictor variables effecting on annual cone harvest and seed yield of Korean pine (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.) seed orchards. *Journal of Forest Research* 9(4): 239. 8 p. DOI: 10.35248/2168-9776.20.9.239

Krishnaveni, M. 2015. Nutrient analysis of soil collected from Panuchakuli village, Kanyakumari district, Kanyakumari. *Research Journal of Pharmacy and Technology* 8(7): 857-859. DOI: 10.5958/0974-360X.2015.00140.7

Lee, H., H. Lim, W. Lee, K. Jang and J. Kang. 2018. Variation in seed and cone characteristics of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) families in southern part of Korea. *Journal of Forest and Environmental Science* 34(1): 82-86. DOI: 10.7747/JFES.2018.34.1.82

Leeper, A. C., B. A. Lawrence and J. M. LaMontagne. 2020. Plant-available soil nutrients have a limited influence on cone production patterns of individual white spruce trees. *Oecologia* 194(1-2): 101-111. DOI: 10.1007/s00442-020-04759-w

Lehman, R. M., C. A. Cambardella, D. E. Stott, V. Acosta-Martinez, D. K. Manter, J. S. Buyer, J. E. Maul, J. L. Smith, H. P. Collins, J. J. Halvorson, R. J. Kremer, J. G. Lundgren, T. F. Ducey, V. L. Jin and D. L. Karlen. 2015. Understanding and Enhancing Soil Biological Health: The Solution for Reversing Soil Degradation. *Sustainability* 7(1): 988-1027. DOI: 10.3390/su7010988

Lei, J., H. Du, A. Duan and J. Zhang. 2019. Effect of stand density and soil layer on soil nutrients of a 37 year old *Cunninghamia lanceolata* plantation in Naxi, Sichuan Province, China. *Sustainability* 11(19): 5410. doi:10.3390/su11195410

Li, Y., X. Li, M. H. Zhao-Pang, J. T. Wei, M. Tigabu, V. L. Chiang, H. Sederoff, R. Sederoff and X. Y. Zhao. 2021. An overview of the practices and management methods for enhancing seed production in conifer plantations for commercial use. *Horticulturae* 7(252): 18 p. DOI: 10.3390/horticulturae7080252

- Liu, J., D. Zhang, G. Zhou and H. Duan. 2012. Changes in leaf nutrient traits and photosynthesis of four tree species: effects of elevated [CO<sub>2</sub>], N fertilization and canopy positions. *Journal of Plant Ecology* 5(4): 376–390. DOI: 10.1093/jpe/rts006
- Loewe, V., A. Alvarez, M. Balzarini, C. Delard and R. Navarro Cerrillo. 2017. Mineral fertilization and irrigation effects on fruiting and growth in stone pine (*Pinus pinea* L.) crop. *Fruits* 72(5): 281-287. DOI: 10.17660/th2017/72.5.3
- Lucas-Borja, M. E. and G. Vacchiano. 2018. Interactions between climate, growth and seed production in Spanish black pine (*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii*) forests in Cuenca Mountains (Spain). *New Forests* 49: 399-414. DOI: 10.1007/s11056-018-9626-8
- Lyons, L. A. 1956. The seed production capacity and efficiency of red pine cones (*Pinus resinosa* Ait.). *Canadian Journal of Botany* 34(1): 27-36. DOI: 10.1139/b56-003
- Madaj, A. M., S. G. Michalski and W. Durka. 2020. Establishment rate of regional provenances mirrors relative share and germination rate in a climate change experiment. *Ecosphere* 11(3):e03093. DOI: 10.1002/ecs2.3093
- Maguire, J. D. 1962. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seeding emergence and vigor. *Crop Science* 2(1): 176-177. DOI: 10.2135/cropsci1962.0011183X000200020033x
- Mammo, S., Z. Kebin, A. Chimidi and H. Ibrahim. 2019. Soil quality analysis for sustainability of forest ecosystem: the case of Chilimo-Gaji forest, west shewa zone, Ethiopia. *Journal of Environment and Earth Science* 9(3): 9 p. DOI: 10.7176/JEES
- Mann, W. F. 1979. Relationship of seed size, number of cotyledons, and initial growth of southern pines. *Tree Planter' Notes*. USDA Southern Forest Experiment Station. Pineville, Louisiana. 3 p.

Mápula-Larreta, M., J. López-Upton, J. J. Vargas-Hernández and A. Hernández-Livera. 2007. Reproductive indicators in natural populations of Douglas-fir in Mexico. *Biodiversity and Conservation* 16(3): 727-742. DOI: 10.1007/s10531-005-5821-y

Martínez-Rivas, J. A., F. Cruz-Cobos, J. G. Gurrola-Amaya y J. A. Nájera-Luna. 2020. Potencial productivo de conos y semillas de dos especies del género *Pinus*. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 11(58): 26-46. DOI: 10.29298/rmcf.v11i58.592

McCavour, M. J., D. Paré, C. Messier, N. Thiffault and E. Thiffault. 2014. The role of aggregated forest harvest residue in soil fertility, plant growth, and pollination services. *Soil Science Society of America Journal* 78(S1): S196-S207. DOI: 10.2136/sssaj2013.08.0373nafsc

McLemore, B. F. 1975. Cone and seeds characteristics of fertilized and unfertilized longleaf pines. USDA, Forest Service Research Paper SO-109. 10 p.

Meira-Castro, A. C., J. P. Meixedo, J. Santos, J. Gois, A. Bento-Gonçalves, A. Vieira and L. Lourenço. 2015. On sampling collection procedure effectiveness for forest soil characterization. *Flamma* 6(2): 98-100.

Mendoza-Hernández, N. B., C. Ramírez-Herrera, J. López-Upton, V. Reyes-Hernández y P. Antonio-López. 2018. Variación de características reproductivas de árboles de *Pinus patula* en un huerto semillero sexual. *Agrociencia* 52(2): 279-291.

Menzies, M. I., S. M. C. Bond and M. Dibley. 1991. Factors affecting radiata pine seed germination. In: P. Coolbear and C. A. Cornford (eds.). *Seed Development and Germination*. Agronomy Society of New Zealand Special Publication 9. Tauranga, New Zealand. pp: 25-32.

Mergen, F. and G. K. Voigt. 1960. Effects of fertilizer application on two generations of Slash Pine. *Proceedings Soil Science Society of America* 24 (5): 407-409.

Miller, D. L. and R. M. Schaefer III. 2015. Cone and seed maturity and collection guidelines for northern Idaho. 49 p. Disponible en: <https://www.webpages.uidaho.edu/ietic/Cone%20and%20Seed%20Maturity%20Guidelines%20for%20download.pdf>

Mooney, K. A., Y. B. Linhart and M. A. Snyder. 2011. Masting in ponderosa pine: comparisons of pollen and seed over space and time. *Oecologia* 165: 651-661. DOI: 10.1007/s00442-010-1742-x

Morales-Velázquez, M. G., C. A. Ramírez-Mandujano, P. Delgado-Valerio y J. López-Upton. 2010. Indicadores reproductivos de *Pinus leiophylla* Schlttdl. et Cham. en la cuenca del río Angulo, Michoacán. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 1(2): 31-38. DOI: 10.29298/rmcf.v1i2.635

Mosseler, A., J. E. Major, J. D. Simpson, B. Daigle, K. Lange, Y. S. Park, K. H. Johnsen and O. P. Rajora. 2000. Indicators of population viability in red spruce, *Picea rubens*. I. Reproductive traits and fecundity. *Canadian Journal of Botany* 78(7): 928-940. DOI: 10.1139/b00-065

Moya, D., J. M. Espelta, F. R. López-Serrano, M. Eugenio and J. De Las Heras. 2007. Natural post-fire dynamics and serotiny in 10-year-old *Pinus halepensis* Mill. stands along a geographic gradient. *International Journal of Wildland Fire* 17(2): 287-292. DOI: 10.1071/WF06121

Mullin, T. J., T. Persson, S. Abrahamsson and B. A. Gull. 2019. Effects of inbreeding depression on seed production in Scots pine. *Canadian Journal of Forest Research* 49(7): 854-860. DOI: 10.1139/cjfr-2019-0049

Muñoz-Gutiérrez, L., J. J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, C. Ramirez-Herrera and M. Jimenez-Casas. 2020. Clonal Variation in phenological

synchronization and cone production in a *Pinus patula* seed orchard. *Silvae Genetica* 69(1): 130-138. DOI: 10.2478/sg-2020-0018

Mutke, S., J. Gordo and L. Gil. 2005a. Variability of Mediterranean stone pine cone production: yield loss as response to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology* 132(1): 263-272. DOI: 10.1016/j.agrformet.2005.08.002

Mutke, S., R. Sievanen, E. Nikinmaa, J. Perttunen and L. Gil. 2005b. Crown architecture of grafted Stone pine (*Pinus pinea* L.): shoot growth and bud differentiation. *Trees* 19(1): 15-25. DOI: 10.1007/s00468-004-0346-7

Nadeem, M., A. Mollier, C. Morel, A. Vives, L. Prud'homme and S. Pellerin. 2011. Relative contribution of seed phosphorus reserves and exogenous phosphorus uptake to maize (*Zea mays* L.) nutrition during early growth stages. *Plant Soil* 346: 231-244. DOI: 10.1007/s11104-011-0814-y

Owens, J. N. 2006. The reproductive biology of lodgepole pine. FGC Extension Note, 07 Prepared for Forest Genetics Council of British Columbia. Canada. 62 p.

Owens, J. N. and D. Fernando. 2007. Pollination and seed production in western white pine. *Canadian Journal of Forest Research* 37(2): 260-275. DOI: 10.1139/X06-220

Owens, J. N., J. Bennett and S. J. L'Hirondelle. 2005. Pollination and cone morphology affect cone and seed production in lodgepole pine seed orchards. *Journal of Forest Research* 35(2): 383-400. DOI: 10.1139/x04-176

Owens, J. N., T. Kittirat and M. F. Mahalovich. 2007. Whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) seed production in natural stands. *Forest Ecology and Management* 255(3-4): 803-809. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.09.067

Parker, W. C., T. L. Noland and A. E. Morneault. 2004. The effect of seed mass on early seedling growth of five eastern white pine (*Pinus strobus* L.) families

under contrasting light environments. *Canadian Journal Botany* 82(1): 1645-1655. DOI: 10.1139/b04-129

Parker, W. C., T. L. Noland and A. E. Morneau. 2006. The effects of seed mass on germination, seedling emergence, and early seedling growth of eastern white pine (*Pinus strobus* L.). *New Forests* 32(1): 33-49. DOI: 10.1007/s11056-005-3391-1

Parker, W. C., T. L. Noland and A. E. Morneau. 2013. Comparative mast seed production in unmanaged and shelter wood white pine (*Pinus strobus* L.) stands in central Ontario. *New Forests* 44(4): 1-32. DOI: 10.1007/s11056-013-9366-8

Pérez-Reyes, C. M. y G. Geada-López. 2020. Producción de semillas e indicadores reproductivos de *Pinus tropicalis* Morelet en un huerto semillero. *Revista Cubana de Ciencias Forestales* 8(1): 129-137.

Pérez-Reyes, C. M., M. W. Fuentes-González y G. Gaeda-López. 2020. Capacidad reproductiva de *Pinus caribaea* Morelet var. *caribaea* Barret y Golfari en la unidad de producción de semilla mejorada Marbajita. *Revista Cubana de Ciencias Forestales* 8(2): 333-343.

Pessoa, F., F. Lidon and F. Reboredo. 2014. Drought effects on Portuguese Forest cover. In: F. Rebored (ed.). *Forest Context and Policies in Portugal. Present and Future Challenges*. World Forests Series. Vol 19, Chapter 3. Springer. Switzerland. pp: 67-96. DOI: 10.1007/978-3-319-08455-8\_3

Quiroz-Vázquez, R. I., J. López-Upton, V. M. Cetina-Alcalá y G. Ángeles-Pérez. 2017. Capacidad reproductiva de *Pinus pinceana* Gordon en el límite sur de su distribución natural. *Agrociencia* 51: 91-104.

Redmond, M. D., F. Forcella and N. N. Barger. 2012. Declines in pinyon pine cone production associated with regional warming. *Ecosphere* 3(12): 120. DOI: 10.1890/ES12-00306.1

Régules-Reyes, C. 2019. Deforestación y organización comunitaria: el caso de Cherán. In: R. Ibarra Sarlat (Ed.). Cambio climático y gobernanza. Instituto de Investigaciones Jurídicas. UNAM. Ciudad de México. México. Pp. 259-275.

Rehfeldt, G. E. 1977. The genetic structure of a population of Douglas – fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*) as reflected by its wind-pollinated progenies. *Silvae Genetica* 27(2): 49-52.

Reich, P. B., J. Oleksyn and M. G. Tjoelker. 1994. Seed mass effects on germination and growth of diverse European Scots pine populations. *Canadian Journal of Forest Research* 24(1): 306-320. DOI: 10.1139/x94-044

Renau-Morata, B., L. Carrillo, J. Cebolla-Cornejo, R. V. Molina, R. Martí, J. Domínguez-Figueroa, J. Vicente-Carbajosa, J. Medina and S. G. Nebauer. 2020. The targeted overexpression of SlCDF4 in the fruit enhances tomato size and yield involving gibberellin signaling. *Scientific Reports* 10(10645): 1-13. DOI: 10.1038/s41598-020-67537-x

Robledo-Arnuncio, J. J. and L. Gil. 2005. Patterns of pollen dispersal in a small population of *Pinus sylvestris* L. revealed by total-exclusion paternity analysis. *Heredity* 94(1): 13-22. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800542

Rojo-Alboreca, A., G. Montero-González and C. Ortega. 1993. Natural regeneration in *Pinus sylvestris* L. In: G. Montero González and R. Elena Roseello (eds). Mountain Silviculture. Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales. Fuera de Serie 3(1): 107-123.

Ryan, M. G. 2010. Temperature and tree growth. *Tree Physiology* 30(6): 667-668. DOI: 10.1093/treephys/tpq033

Ryan, M. G. and J. M. Vose. 2012. Effects of Climatic Variability and Change. In: J. M. Vose, D. L. Peterson and T. Patel Weynand (eds.). Effects of climatic variability and change on forest ecosystems: a comprehensive science synthesis

for the U.S. forest sector. General Technical Report PNW-GTR-870. USDA Forest Service. pp: 7-96.

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ra Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504 p.

Santos-Sánchez, O. O., M. A. González-Tagle y R. López-Aguillón. 2018. Producción de semilla y potencial biológico de tres especies de *Pinus* en Durango. Revista Mexicana de Ciencias Forestales 9(50): 538 – 549. DOI: 10.29298/rmcf.v9i50.264

Schemske, D. W. and R. Lande. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. Evolution 39(1): 41–52. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1985.tb04078.x

Schmidtling, R. C. 1971. Cultivating and fertilizing stimulate precocious flowering in loblolly pine. Silvae Genetica 20 (5): 220-221.

Simental-Rodríguez, S. L., A. Pérez-Luna, J. C. Hernández-Díaz, J. P. Jaramillo-Correa, C. A. López-Sánchez, L. Flores-Rentería, A. Carrillo-Parra and C. Wehenkel. 2021. Modelling shifts and contraction of seed zones in two Mexican pine species by using molecular markers. Forests 12(570) 20 p. DOI: 10.3390/f12050570

Singh, J., J. A. Clavijo-Michelangeli, S. A. Gezan, H. Lee and C. E. Vallejos. 2017. Maternal effects on seed and seedling phenotypes in reciprocal F1 hybrids of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Frontiers Plant Science 8(42) 13 p. DOI: 10.3389/fpls.2017.00042

Sivacioglu, A. and S. Ayan. 2008. Evaluation of seed production of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) clonal seed orchard with cone analysis method. African Journal of Biotechnology 7(24): 4393-4399. DOI: 10.5897/AJB08.776



Smaill, S. J., P. W. Clinton, R. B. Allen and M. R. Davis. 2011. Climate cues and resources interact to determine seed production by a masting species. *Journal of Ecology* 99(3): 870-877. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2011.01803.x

Smith, C. C., J. L. Hamrick and C. L. Kramer. 1988. The effects of stand density on frequency of filled seeds and fecundity in lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.). *Canadian Journal of Forest Research* 18(4): 453-460. DOI: 10.1139/x88-066

Snieszko, R. A. and B. J. Zobel. 1986. Seedling height and diameter variation of various degrees of inbred and outcross progenies of loblolly pine. *Silvae Genetica* 37(2): 50-60.

Soong, J. L., I. A. Janssens, O. Grau, O. Margalef, C. Stahl, L. V. Langenhove, I. Urbina, J. Chave, A. Dourdain, B. Ferry, V. Freycon, B. Herault, J. Sardans, J. Peñuelas and E. Verbruggen. 2020. Soil properties explain tree growth and mortality, but not biomass, across phosphorus-depleted tropical forests. *Scientific Reports* 10(1): 13 p. DOI: 10.1038/s41598-020-58913-8

Sorensen, F. C. 1996. Effect of sib mating and wind pollination on nursery seedling size, growth components, and phenology of Douglas-fir seed-orchard progenies. *Canadian Journal of Forest Research* 27(1): 557-566.

Sorensen, F. C. and D. W. Cress. 1994. Effects of sib mating on cone and seed traits in coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica* 43(5-6): 338-345.

Sork, V. L., J. Bramble and O. Sexton. 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* 74(2): 528-541. DOI: 10.2307/1939313

Takeuchi, Y., K. Satoshi and B. Diway. 2020: Albinism and inbreeding depression in seedlings of the tropical tree, *Shorea laxa*. *Journal of Forest Research* 25(6): 413-419. DOI: 10.1080/13416979.2020.1796897

Taliman, N. A., Q. Dong, K. Echigo, V. Raboy and H. Saneoka. 2019. Effect of phosphorus fertilization on the growth, photosynthesis, nitrogen fixation, mineral accumulation, seed yield, and seed quality of a soybean low-phytate line. *Plants* 8(5): 119. 13 p. DOI: 10.3390/plants8050119

Tambarussi, E. V., D. Boshier, R. Vencovsky, M. L. Menezes-Freitas and A. Magno-Sebbenn. 2017. Inbreeding depression from selfing and mating between relatives in the Neotropical tree *Cariniana legalis* Mart. Kuntze. *Conservation Genetics* 18(1): 225–234. DOI: 10.1007/s10592-016-0896-4

Thanos, C. A. 2000. Ecophysiology of seed germination in *Pinus halepensis* and *P. brutia*. In: G. Ne'eman and L. Trabaud (eds.). *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. pp: 37-50.

Tilki, F and C. U. Alptekin. 2006. Germination and seedling growth of *Quercus vulcanica*: effects of stratification, desiccation, radicle pruning and season of sowing. *New Forest* 32(3): 243-251. DOI: 10.1007/s11056-006-9001-z

Timerman, D. and S. C. H. Barrett. 2019. Comparative analysis of pollen release biomechanics in *Thalictrum*: implications for evolutionary transitions between animal and wind pollination. *New Phytologist* 224(3): 1121–1132. DOI: 10.1111/nph.15978

Torres, A. D., G. J. Martínez-Pastur, J. M. Cellini, M. V. Lencinas, M. D. Barrera, R. Solera and R. Díaz-Delgado. 2014. Seed production and recruitment in primary and harvested *Nothofagus pumilio* forests: Influence of regional climate and years after cuttings. *Forest Systems* 24(1): e016. 11 p. DOI: 10.5424/fs/2015241-06403

University of Auckland. 2020. Pine life cycle. Sitio web: <http://www.nzplants.auckland.ac.nz/en/about/seed-plants-non-flowering/reproduction/pine-life-cycle.html>

Venegas-González, A., V. Loewe-Muñoz y M. Toral-Ibañeza. 2016. Influencia del uso de reguladores de crecimiento sobre brotes vegetativos y número de estróbilos masculinos en *Pinus pinea* L. en Chile. *Ciência Florestal* 26(4): 1087-1096.

Vieira-Gomes, S. E., G. Moreira de Oliveira, M. do Nascimento-Araujo, C. E. Seal and B. França-Dantas. 2019. Influence of current and future climate on the seed germination of *Cenostigma microphyllum* (Mart. ex G. Don) E. Gagnon & G. P. Lewis. *Folia Geobotanica* 54(12): 19-28. DOI: 10.1007/s12224-019-09353-4

Wang, T, A. Hamann, D. Spittlehouse and C. Carroll. 2016. Locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for North America. *PLoS ONE* 11(6): e0156720. 17 p. DOI: 10.1371/journal.pone.0156720

Werner, M. 1975. Location, establishment and management seed orchards. In: R. Faulkner (ed.). *Seed Orchards*. Chapter 5. Forestry Commission Bulletin 54. London, UK. pp: 49-59.

White, P. J. and E. J. Veneklaas. 2012. Nature and nurture: the importance of seed phosphorus content. *Plant and Soil* 357(1-2): 1-8. DOI: 10.1007/s11104-012-1128-4

Whitehead, M. R., R. Lanfear, R. J. Mitchell and J. D. Karron. 2018. Plant mating systems often vary widely among populations. *Frontiers Ecology and Evolution* 6(38): 9 p. DOI: 10.3389/fevo.2018.00038

Wilcox, M. D. 1982. Inbreeding depression and genetic variances estimated from self and cross-pollinated families of *Pinus radiata*. *Silvae Genetica* 32(3-4): 89-96.

Williams, C. G. 2009. *Conifer Reproductive Biology*. Springer. USA. 174 p. DOI: 10.1007/978-1-4020-9602-0

Wittwer, R. F., C. G. Tauer, M. M. Huebschmann and Y. Huang. 1997. Estimating seed quantity and quality in shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.) cones from natural stands. *New Forests* 14(1): 45-53. DOI: 10.1023/A:1006528302718

Xu, Y., N. Cai, B. He, R. Zhang, W. Zhao, J. Mao, A. Duan, Y. Li and K. Woeste. 2015. Germination and early seedling growth of *Pinus densata* Mast. provenances. *Journal of Forest Research* 27(2): 283-294. DOI 10.1007/s11676-015-0186-x

Yan, H., C. Liang, Z. Li, Z. Liu, B. Miao, C. He and L. Sheng. 2015. Impact of precipitation patterns on biomass and species richness of annuals in a dry steppe. *PLoS ONE* 10(4): e0125300, 14 p. DOI: 10.1371/journal.pone.0125300

Yeatman, C. W. 1966. Germinant size of jack pine in relation to seed size and geographic origin. In: Joint proceedings of the 2nd Genetics Workshop of the Society of American Foresters and the Seventh Lake States Forest Tree Improvement Conference; Res. Pap. NC-6.: USDA, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. St. Paul, MN. pp: 28-36.

Zhang, H., D. Zhou, C. Matthew, P. Wang and W. Zheng. 2008. Photosynthetic contribution of cotyledons to early seedling development in *Cynoglossum divaricatum* and *Amaranthus retroflexus*. *New Zealand Journal of Botany* 46(1): 39-48, DOI: 10.1080/00288250809509752

Zhang, Y., P. Hu, C. Zhong, Y. Wei, J. Meng, Z. Li, K. Pinyopusarerk and D. Bush. 2020. Establishment rate of regional provenances mirrors relative share and germination rate in a climate change experiment. *Forests* 11: 432. DOI: 10.3390/f11040432

