



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

INDICADORES REPRODUCTIVOS, Y GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE *Pinus hartwegii*

KAREM ARLETTE ANDRADE GÓMEZ

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2019

La presente tesis titulada: Indicadores reproductivos, y germinación de semillas de *Pinus hartwegii*

realizada por el (la) alumno (a): Karem Arlette Andrade Gómez

bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS
CIENCIAS FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO (A)



Dr. Carlos Ramírez Herrera

ASESOR (A)



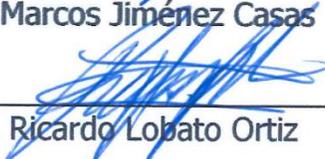
Dr. Javier López Upton

ASESOR (A)



Dr. Marcos Jiménez Casas

ASESOR (A)



Dr. Ricardo Lobato Ortiz

INDICADORES REPRODUCTIVOS, Y GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE *Pinus*

hartwegii

Karem Arlette Andrade Gómez, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2019

RESUMEN

Las características reproductivas de conos y semillas son una herramienta útil para el monitoreo de las poblaciones naturales, mismas que en la actualidad se encuentran en deterioro por el pastoreo, tala ilegal e incendios forestales. En el caso de *Pinus hartwegii*, sus poblaciones cada vez son más reducidas, tanto por las condiciones ambientales de desarrollo de la especie (tolerancia al frío), como por la pérdida de diversidad genética, por lo que se estudiaron dos poblaciones de la especie, ubicadas en El Monte Tláloc y Nevado de Toluca. Los objetivos de la presente investigación fueron evaluar la variación en indicadores reproductivos de conos y semillas en gradientes altitudinales dentro de ambas poblaciones de estudio, así como, para el caso del Monte Tláloc, el análisis de germinación y correlación entre caracteres reproductivos en subpoblaciones y árboles, y la evaluación de la composición estructural de las subpoblaciones y árboles dentro de subpoblaciones. Como resultado se encontró una diferenciación entre poblaciones como entre rangos altitudinales. Las semillas recolectadas en el Monte Tláloc presentaron menor peso (15 mg), y fue en esta población donde se reportó el mayor número de semillas llenas (102), semillas vanas (15), óvulos abortivos de primer y segundo año (75 y 14 respectivamente), así como el mayor potencial de semilla (207). El índice de endogamia no presentó diferencias entre poblaciones ni entre rangos altitudinales. El Monte Tláloc, también registró el mayor valor en eficiencia reproductiva (78 mg g⁻¹) y eficiencia en la producción de semillas (49.7 %). En ambas

poblaciones el mayor peso de semillas se registró en las mayores altitudes, donde también se encontró el menor número de semillas vanas. En el análisis de características reproductivas y germinación en El Monte Tláloc, todas las variables presentaron un nivel alto de variación. Los mayores valores de potencial de semillas (222 semillas cono-1), número de óvulos abortados en el segundo año (11), eficiencia reproductiva (96 mg g⁻¹), eficiencia en la producción de semillas (67.1 %) y semillas llenas (120) se registraron en San Pablo Ixayoc. La mayor capacidad germinativa (58.8 %) se registró en las semillas de Tequexquináhuac. No se halló correlación entre características reproductivas y germinación. En el caso de estructura en El Monte Tláloc, la densidad varió entre 112 y 298 árboles ha⁻¹ en Santa María Nativitas y Tequexquináhuac, respectivamente. También, la densidad arbórea fue baja en las categorías de alturas menores a los 10 m. En Santa María Nativitas, solo el 15 % de los árboles tuvieron alturas menores de 10 m. Sin embargo, la mayoría (65 %) de los árboles tuvieron alturas menores de 10 m, y solo el 26 % alcanzaron alturas superiores a 25 m en Tequexquináhuac. La mayoría (56.9 %) de los árboles tuvieron diámetros menores a 10 cm en Tequexquináhuac, mientras que solo el 15 % de los árboles tuvieron diámetros menor a 10 cm en Santa María Nativitas.

Palabras clave: *Pinus hartwegii*, características reproductivas, germinación, potencial de semillas, eficiencia reproductiva, eficiencia en la producción de semillas, índice de depresión endogámica.

**REPRODUCTIVE INDICATORS, AND SEED GERMINATION OF *Pinus*
*hartwegii***

Karem Arlette Andrade Gómez, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2019

ABSTRACT

The reproductive traits of cones and seeds are a useful tool for monitoring natural populations, which are currently deteriorating due to grazing, illegal logging and forest fires. In the case of *Pinus hartwegii*, their populations are increasingly reduced, both because of the environmental conditions of development of the species (cold tolerance), as well as the loss of genetic diversity, so two populations of the species were studied, located in The Monte Tláloc and Nevado de Toluca. The objectives of the present investigation were to evaluate the variation in reproductive indicators of cones and seeds in altitudinal gradients within both study populations, as well as, in the case in the Monte Tláloc, the germination analysis and correlation between reproductive traits in subpopulations and trees, and the evaluation of the structural composition of subpopulations and trees within subpopulations. As a result, a differentiation was found between populations and between altitudinal ranges. The seeds collected in the Monte Tláloc had a lower weight (15 mg), and it was in this population that the highest number of full seeds (102), empty seeds (15), first and second year aborted ovules (75 and 14 respectively), as well as the greater seed potential (207). The inbreeding index did not show differences between populations or between altitudinal ranges. The Monte Tláloc also registered the highest value in reproductive efficiency (78 mg g⁻¹) and efficiency in seed production (49.7 %). In both populations the highest seed weight was recorded at the highest altitudes, where the lowest number of empty seeds was also found. In the analysis

of reproductive traits and germination in the Monte Tlálloc, all the variables presented a high level of variation. The highest values of seed potential (222 cone-1 seeds), number of ovules aborted in the second year (11), reproductive efficiency (96 mg g⁻¹), efficiency in seed production (67.1 %) and full seeds (120) were registered in San Pablo Ixayoc. The highest germination capacity (58.8 %) was recorded in the Tequexquináhuac seeds. No correlation was found between reproductive traits and germination. In the case of structure in the Monte Tlálloc, the density varied between 112 and 298 ha⁻¹ trees in Santa María Nativitas and Tequexquináhuac, respectively. Also, the tree density was low in the categories of heights less than 10 m high. In Santa María Nativitas, only 15 % of the trees had heights less than 10 m. However, most (65 %) of the trees had heights less than 10 m, and only 26 % reached heights greater than 25 m in Tequexquináhuac. The majority (56.9 %) of the trees had diameters smaller than 10 cm in Tequexquináhuac, while only 15 % of the trees had diameters smaller than 10 cm in Santa María Nativitas.

Index words: *Pinus hartwegii*, traits reproductive, germination, seed potential, reproductive efficiency, efficiency in the seed production, index of inbreeding depression.

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de Postgraduado, Campus Montecillo, por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de Maestría, en especial al Posgrado en Ciencias Forestales.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico otorgado durante mis estudios de Maestría.

A la unión de ejidos de la Montaña del Monte Tlálloc, por permitir llevar a cabo el trabajo de campo concerniente a la investigación.

A mi Consejero, el Dr. Carlos Ramírez Herrera por su apoyo incondicional, orientación, confianza y amistad brindada durante mis estudios de Maestría e investigación.

A los miembros de mi consejo particular: Dr. Marcos Jiménez Casas, Dr. Javier López Upton, Dr. Ricardo Lobato Ortiz, así como al Dr. Miguel Ángel López López, quien participó como sinodal, por sus enseñanzas, asesoría y apoyo durante la investigación.

Al personal técnico del vivero forestal: Sras. Susana y Verónica, por su apoyo brindado en el beneficio de la semilla, germinación y trasplante.

Al personal académico y administrativo del Posgrado en Ciencias Forestales, por su orientación y contribución en mi formación profesional y personal.

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT.....	v
AGRADECIMIENTOS	vii
LISTA DE CUADROS.....	x
LISTA DE FIGURAS.....	xi
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
LITERATURA CITADA	3
CAPÍTULO I. CARACTERÍSTICAS DE CONOS Y SEMILLAS DE ÁRBOLES DE <i>Pinus hartwegii</i> EN GRADIENTES ALTITUDINALES EN DOS POBLACIONES NATURALES.....	7
1.1 RESUMEN	7
1.2 ABSTRACT	8
1.3 INTRODUCCIÓN.....	9
1.4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
1.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	14
1.6 CONCLUSIONES.....	25
1.7 LITERATURA CITADA	26
CAPITULO II. CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS Y GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE <i>Pinus hartwegii</i> EN EL MONTE TLÁLOC	35
2.1 RESUMEN	35
2.2 ABSTRACT	36
2.3 INTRODUCCIÓN.....	37

2.4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	38
2.4.1 Características reproductivas	38
2.4.2 Germinación.....	40
2.4.3 Análisis estadístico.....	41
2.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	43
2.5.1 Características reproductivas	43
2.5.2 Germinación	55
2.6 CONCLUSIONES.....	63
2.7 LITERATURA CITADA	64
CAPITULO III. ESTRUCTURA POBLACIONAL DE <i>Pinus hartwegii</i> EN EL MONTE	
TLÁLOC.....	71
3.1 RESUMEN	71
3.2 ABSTRACT	72
3.3 INTRODUCCIÓN.....	73
3.4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	74
3.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	76
3.6 CONCLUSIONES.....	81
3.7 LITERATURA CITADA	82
CONCLUSIONES GENERALES.....	86

LISTA DE CUADROS

Cuadro 2. 1. Localización de dos poblaciones a diferentes altitudes de <i>Pinus hartwegii</i>	11
Cuadro 2.2. Medias y error estándar (\pm) de las características de conos de árboles de <i>Pinus hartwegii</i> en rangos altitudinales de dos poblaciones.....	15
Cuadro 2.3. Medias y error estándar (\pm) de características de semillas de conos de árboles de <i>Pinus hartwegii</i> en rangos altitudinales de dos poblaciones.....	17
Cuadro 2.4. Media y error estándar (\pm) características reproductivas de dos poblaciones de <i>Pinus hartwegii</i>	23
Cuadro 3.1. Localización de subpoblaciones de <i>Pinus hartwegii</i> en el Monte Tláloc.	39
Cuadro 3.2. Medias y error estándar (\pm) de características de semillas de conos de árboles de <i>Pinus hartwegii</i> en subpoblaciones en El Monte Tláloc.....	43
Cuadro 3.3. Media y error estándar (\pm) características reproductivas de subpoblaciones de <i>Pinus hartwegii</i> en El Monte Tláloc.	51
Cuadro 3.4. Medias y error estándar (\pm) de características germinativas de semillas de árboles de <i>Pinus hartwegii</i> en subpoblaciones del Monte Tláloc.....	56
Cuadro 3.5. Coeficiente de correlación Spearman entre variables de germinación con características reproductivas	58
Cuadro 4.1. Localización de subpoblaciones de <i>Pinus hartwegii</i> en el Monte Tláloc.	75
Cuadro 4.2. Edad altura y diámetro los árboles maduros en tres subpoblaciones en El Monte Tláloc.	81

LISTA DE FIGURAS

Figura 3.1. Capacidad germinativa y error estándar (\pm) de semillas de <i>Pinus hartwegii</i> en árboles de la subpoblación de Tequexquináhuac y su media.....	60
Figura 3.2. Capacidad germinativa y error estándar (\pm) de semillas de <i>Pinus hartwegii</i> en árboles de la subpoblación de San Pablo Ixayoc y su media.	61
Figura 3.3. Capacidad germinativa y error estándar (\pm) de semillas de <i>Pinus hartwegii</i> en árboles de la subpoblación de Santa María Nativitas y su media.	62
Figura 4.1. Estructura vertical de árboles en tres subpoblaciones de <i>Pinus hartwegii</i> en El Monte Tláloc.	77
Figura 4.2. Categoría diamétricas de árboles en tres subpoblaciones de <i>Pinus hartwegii</i> en El Monte Tláloc.	79
Figura 4.3. Edad del número de árboles ha-1 menores a los 10.5 m de altura de <i>Pinus hartwegii</i> en el Monte	80

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las coníferas tienen una amplia distribución altitudinal y latitudinal en México. En donde en los límites arbóreos de los volcanes de mayor altitud en el Eje Volcánico Transversal es posible encontrar a *Pinus hartwegii* Lindl. (Gernandt y De la Rosa, 2014), especie confinada a las mayores altitudes en las montañas de México y América Central (Perry, 1991). Esta especie crece entre 3000 a 4000 m de altitud, aunque se encuentran registros que la especie puede habitar entre 2500 y 4300 m (Campos, 1993; Lauer, 1978). Esta es una especie de gran tolerancia a temperaturas bajas (Rzedowski, 2006). *Pinus hartwegii* es de interés recreativo, además de presentar un alto valor ecológico y amortiguar los efectos de contaminación ambiental. Es importante desde el punto de vista socioeconómico para los poseedores del recurso y en el proceso de transformación de la madera, en la producción de celulosa y papel (Eguiluz, 1988).

El pastoreo, fuego y cortas clandestinas son las principales causas de la reducción del número de individuos de las poblaciones de cualquier especie (López *et al.*, 1993). Una disminución en el número de árboles en las poblaciones de *Pinus hartwegii* puede conducir a la vulnerabilidad y extinción local de poblaciones de esta especie como consecuencia de la endogamia y pérdida de diversidad. La diferenciación genética y de crecimiento en poblaciones a diferentes altitudes implica la interacción del ambiente y la especie, moldeando la variabilidad genética, por lo que la adaptabilidad de la especie no es estática (Matyas y Yeatman, 1992; Rehfeldt *et al.*, 2003). Esta información es básica para establecer programas de conservación de la especie, conociendo su comportamiento entre y dentro de poblaciones. Por lo que la información sobre características reproductivas es útil para comprender los procesos genéticos en una población y monitorear su viabilidad (Rajora *et al.*, 2000); es decir, el análisis de conos y semillas es una herramienta útil

para conocer el estado reproductivo de las coníferas (Flores *et al.*, 2005; Owens *et al.*, 2008). Márquez *et al.* (2007) encuentran que la cosecha de semillas influye en el tamaño de las mismas y en el porcentaje de germinación por lo que es necesario seleccionar los mejores años de producción. Sin embargo en poblaciones con un bajo número de árboles en edad reproductiva pueden incrementar la probabilidad de autofecundación y cruzamiento entre árboles emparentados y acelerar la pérdida de poblaciones; por lo que la estructura de un ecosistema juega un papel importante, ya que permite entender el funcionamiento del ambiente, lo cual puede aportar elementos de decisión para contribuir al manejo forestal. La densidad es una de las pocas variables que representan de manera sencilla y objetiva la estructura de áreas forestales, por lo que es un indicador confiable del grado de ocupación del arbolado de un lugar específico en un tiempo específico (Zeide, 2004). Actualmente se tiene información sobre poblaciones de *Pinus hartwegii* en el estado de Veracruz, Puebla, Tlaxcala, México y Michoacán demostrando la existencia de una amplia variabilidad morfológica y bioquímica (Iglesias y Tivo, 2006; Iglesias *et al.* 2006; Iglesias y Luna, 2008), en aspectos ecológicos, y de calidad de su madera (Musálem y Solís, 2000; Pérez y Eguiluz, 1985), además de análisis de semillas (Alba *et al.*, 2003), así como variabilidad altitudinal en caracteres del crecimiento en la especie (Viveros *et al.*, 2009; Viveros *et al.*, 2010) y variación morfométrica existente entre poblaciones (Iglesias *et al.*, 2012).

Sin embargo y a pesar de los intentos por conocer el comportamiento de la especie, su aislamiento en los picos más altos de las montañas le confiere la flexibilidad de variabilidad en caracteres cualitativos, por lo cual, la presente investigación se enfoca en el estudio de indicadores reproductivos en poblaciones de *Pinus hartwegii* en el Monte Tláloc y Nevado de Toluca, así como análisis de germinación, caracteres reproductivos y estructura poblacional en el Monte Tláloc. Por lo que en la presente investigación se plantearon los objetivos siguientes: a) evaluar la variación

en indicadores reproductivos de conos y semillas en gradientes altitudinales dentro de ambas poblaciones de estudio y b) análisis de germinación y correlación entre caracteres reproductivos en subpoblaciones y árboles del Monte Tláloc así como c) evaluar la composición estructural de las subpoblaciones y árboles dentro de subpoblaciones de El Monte Tláloc. De lo anterior derivaron las hipótesis: a1) se espera que en altitudes bajas, variables como el número de semillas llenas y el peso de éstas sea mayor, mientras que el número de semillas vanas e índice de endogamia sean menores, por las condiciones ambientales favorables en la parte baja, b1) mayor porcentaje de germinación en semillas provenientes de árboles ubicados en subpoblaciones de menor altitud dentro del Monte Tláloc, debido a mejores condiciones ambientales que permiten un mejor desarrollo de semillas, mientras que c1) en la estructura poblacional se espera un mayor número de individuos jóvenes (>10 m) en la subpoblación de San Pablo Ixayoc, siendo esta la intermedia y por ende con características más propicias para el establecimiento de regeneración.

LITERATURA CITADA

- Alba L. J., A. Rentería A. y J. Márquez R. (2003)** Potencial y eficiencia de producción de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl. de dos poblaciones de México. *Foresta Veracruzana* 5:23-26, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49750104>
- Campos J. L. (1993)** Claves para la determinación de los pinos mexicanos. Universidad Autónoma Chapingo, México. pp. 22-70.
- Eguiluz P. T. (1988)** Distribución natural de los pinos en México. Centro de Genética Forestal A.C. Nota Técnica. Chapingo, México. 16 p.

- Flores L. C., J. López U., J. J. Vargas H. (2005)** Indicadores Reproductivos en poblaciones naturales de *Picea mexicana* Martínez de México. *Agrociencia* 39: 117-126, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30239111>
- Gernandt S. G. y J. A. Pérez de la Rosa (2014)** Biodiversidad de *Pinophyta* (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:126-133, <http://dx.doi:10.7550/rmb.32195>
- Iglesias A. L. G., I. Mora y J. L. Casas (2006)** Morfometría, viabilidad y variabilidad de las semillas de la población de *Pinus hartwegii* del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Cuadernos de Biodiversidad* 19:14-18, <http://dx.doi.org/10.14198/cdbio.2006.19.03>
- Iglesias A. L. G. y Y. Tivo F. (2006)** Variación morfométrica de la población de *P. hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Ver., México. *Ra-Ximhai* 2:449-468, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=46120208>
- Iglesias A. L. G. y M. Luna R. (2008)** Polimorfismo isoenzimático en la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Ver., México. *Ecosistemas* 17:115-122, <http://hdl.handle.net/10045/7629>
- Iglesias A. L. G., L. Y. Solís R y H. Viveros V. (2012)** Variación morfométrica en dos poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* Lindl. del estado de Veracruz. *International Journal of Experimental Botany* 81:239-246.
- Lauer W. (1978)** Timberline studies in central Mexico. *Arctic and Alpine Research* 10:383-396, <http://dx.doi:10.2307/1550769>

- López J., J. Jasso, J. Vargas y C. Ayala (1993)** Variación de características morfológicas en conos y semillas de *Pinus gregii*. *Agrociencia* 3:81-95, <https://www.researchgate.net/publication/289251638>
- Márquez R. J., V. Rebolledo-Camacho y J. L. Contreras y Zayas (2007)** Variación de conos de *Pinus oaxacana* Mirov en una población de Los Molinos, Municipio de Perote, Veracruz. *Foresta Veracruzana* 9:45-50, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49790207>
- Matyas C. y C. W. Yeatman (1992)** Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations. *Silvae Genetica* 41:370–376.
- Musálem S. M. A. y M. A. Solís P. (2000)** Monografía de *Pinus hartwegii*. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Centro de Investigación Regional del Centro Campo Experimental Valle de México. Chapingo, Estado de México. 96 p.
- Owens J. N., T. Kittirat y F. M. Mahalovich (2008)** Whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) seed production in natural stands. *Forest Ecology and Management* 255:803-809, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.067>
- Pérez R. P. y T. Eguiluz P. (1985)** Variación morfológica en *Pinus hartwegii* del eje Neovolcánico. En: III Reunión Nacional sobre Plantaciones Forestales. Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Publicación Especial No. 48. México, D.F. pp: 245-270.
- Perry J. P. (1991)** The Pines of México and Central América. Timber Press. Portland, Óregon, USA. 231 p.

- Rajora O. P., M. H. Rahman, G. P. Buchert and B. P. Dancik. (2000)** Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in oldgrowth eastern white pine (*Pinus strobus*) in Ontario, Canada. *Molecular Ecology*, 9:339-348, <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00886.x>
- Rehfeldt G. E., N. M. Tchebakova, L. I. Milyutin, E. I. Parfenova, W. R. Wykoff y N. A. Kouzmina (2003)** Assessing population responses to climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with climate-transfer models. *Eurasian J. Forestry* 6:83–98, <http://hdl.handle.net/2115/22164>
- Rzedowski J. (2006)** Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 p.
- Viveros V. H., C. Saéñz R., J. J. Vargas H., J. López U., G. Ramírez V. y A. Santacruz V. (2009)** Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl.: I. Height growth, shoot phenology and cold damage in seedlings. *Forest Ecology and Management* 257:836-842, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.021>
- Viveros V. H., C. Saéñz R., J. J. Vargas H., J. López U., G. Ramírez V. y A. Santacruz V. (2010)** Variación isoenzimática de *Pinus hartwegii* Lindl. en un gradiente altitudinal en Michoacán, México. *Agrociencia* 44:723-733, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30215554010>
- Zeide B. (2004)** Optimal stand density: a solution. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 846-854, <http://org.doi:10.1139/x03-258>

CAPÍTULO I. CARACTERÍSTICAS DE CONOS Y SEMILLAS DE ÁRBOLES DE *Pinus hartwegii* EN GRADIENTES ALTITUDINALES EN DOS POBLACIONES

NATURALES.

1.1 RESUMEN

Con el propósito de evaluar la variación en características reproductivas de *Pinus hartwegii* en diferentes altitudes de dos poblaciones ubicadas en el Monte Tláloc y Nevado de Toluca, se analizaron conos y semillas para determinar indicadores como potencial de semilla, eficiencia reproductiva, eficiencia en la producción de semillas e índice de endogamia. Como resultado se encontró una diferenciación entre poblaciones como entre rangos altitudinales en características como diámetro del cono, peso del cono, número de semillas llenas, número de semillas vanas, peso de la semilla y eficiencia reproductiva, sin embargo el potencial de semillas únicamente mostró diferencias entre las poblaciones de estudio. En los diferentes rangos altitudinales de cada población se encontró variación en variables como longitud del cono, óvulos abortados en el segundo año y eficiencia en la producción de semilla. El índice de endogamia no presentó diferencias entre poblaciones ni entre rangos altitudinales. Las semillas recolectadas en el Monte Tláloc presentaron menor peso (15 mg), y fue en esta población donde se reportó el mayor número de semillas llenas (102), semillas vanas (15), óvulos abortivos de primer y segundo año (75 y 14 respectivamente), así como el mayor potencial de semilla (207). El Monte Tláloc, también registró el mayor valor en eficiencia reproductiva (78 mg g⁻¹) y eficiencia en la producción de semillas (49.7 %). En ambas poblaciones el mayor peso de semillas se registró en las mayores altitudes, donde también se encontró el menor número de semillas vanas. Debido a la situación actual de las poblaciones de *Pinus hartwegii* es necesario conocer la variabilidad existente entre poblaciones y dentro de éstas, para establecer acciones para la conservación de la especie.

Palabras claves: Potencial de semilla, eficiencia reproductiva, índice de depresión endogámica.

1.2 ABSTRACT

In order to evaluate the variation in reproductive traits of *Pinus hartwegii* at different altitudes of two populations located at the Monte Tláloc and Nevado de Toluca, cones and seeds were analyzed to determine indicators such as seed potential, reproductive efficiency, production efficiency of seeds and inbreeding index. As a result, a differentiation was found between populations as between altitude ranges in traits such as cone diameter, cone weight, number of full seeds, number of empty seeds, seed weight and reproductive efficiency, however the seed potential only showed differences among the study populations. In the different altitudinal ranges of each population, variation was found in variables such as cone length, second year aborted ovules and efficiency in seed production. The inbreeding index did not show differences between populations or between altitudinal ranges. The seeds collected at the Monte Tláloc had a lower weight (15 mg), and it was in this population that the highest number of full seeds (102), empty seeds (15), first and second year aborted ovules (75 and 14 respectively), as well as the greater seed potential (207). At the Monte Tláloc also registered the highest value in reproductive efficiency (78 mg g⁻¹) and efficiency in seed production (49.7%). In both populations the highest seed weight was recorded at the highest altitudes, where the lowest number of empty seeds was also found. Due to the current situation of the *Pinus hartwegii* populations it is necessary to know the variability between the populations and within the problems, to establish actions for the conservation of the species.

Key words: seed potential, reproductive efficiency, index of endogamic depression.

1.3 INTRODUCCIÓN

Pinus hartwegii Lindl. es una especie que crece entre 2500 a 4300 m de altitud en México y América Central, donde temperaturas bajo cero son comunes en invierno en las montañas de México y Guatemala (Correa-Díaz *et al.*, 2019; Perry, 1991). Los árboles de esta especie pueden alcanzar alturas superiores a los 30 m y diámetros normales mayores a un metro (Perry, 1991); sin embargo, en altitudes superiores a los 4000 m presentan estatura baja y se asocia con gramíneas y algunas especies del género *Lupinus* (Martínez, 1948; Rzedowski, 2006). En el Monte Tláloc, *P. hartwegii* se localiza a una altitud de 3500 a 4100 m, mientras que en el Nevado de Toluca, esta especie habita entre 3600 y 4200 m.

Actualmente la información es escasa sobre la situación de los bosques de *Pinus hartwegii*, aunque se menciona que el pastoreo, incendios, plagas y derribo de árboles para aserrío han reducido y fragmentado las poblaciones de esta especie en la subprovincia fisiográfica Eje Neovolcánico (Endara-Agramont *et al.*, 2013; Rodríguez-Trejo *et al.*, 2007). También, la disminución de la precipitación y aumento de la temperatura pueden ser otras de las causas que pueden reducir la superficie cubierta por árboles de *P. hartwegii* en el Monte Tláloc (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017). Existen proyecciones que los bosques de esta especie pueden tener una disminución del 49 % con respecto al área que actualmente ocupan como consecuencia del cambio climático (Arriaga y Gómez, 2004; Villers y Trejo, 2004).

La reproducción por semilla es la única forma que se conoce para la regeneración de las poblaciones de *P. hartwegii* sin la intervención del hombre; sin embargo, la dispersión de la semilla y el polen esparcidos por el viento, aunque pueden ser transportados a distancias considerables, la mayoría alcanza distancias menores a 10 m del árbol, agrupando y promoviendo el cruzamiento entre árboles emparentados (Vander Wall, 1992; Burczyk *et al.*, 2004); por lo que, un número

reducido de árboles en edad reproductiva puede incrementar la probabilidad de endogamia lo que acelera la pérdida de poblaciones por la acción de genes deletéreos al formar genotipos homocigóticos (Frankham *et al.*, 2004), esto provoca depresión endogámica donde los embriones mueren durante el desarrollo de estos y se producen semillas vanas (Mosseler *et al.*, 2000; Owens *et al.*, 2005). La variabilidad en cuanto a caracteres reproductivos y diversidad genética puede estar influenciada por el gradiente altitudinal y calidad de los sitios, que aunque no se ha demostrado para la especie, teniendo antecedentes únicamente de mayor crecimiento de la plántula en poblaciones de menor altitud (Viveros-Viveros *et al.*, 2009), se ha reportado en estudios para otras especies como *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. (Sáenz-Romero *et al.*, 2006), que existe una diferenciación genética y de crecimiento en poblaciones a diferentes altitudes, destacando las altitudes más bajas; sin embargo, no significa necesariamente que el mayor potencial de crecimiento ocurra en el extremo más bajo de la distribución de todas las especie, lo que implica que las condiciones ambientales que moldean la variabilidad genética y, por lo tanto, la adaptabilidad de la especie, no son estáticas (Matyas y Yeatman, 1992; Rehfeldt *et al.*, 2003). Esta información es básica para establecer programas de conservación de la especie, conociendo su comportamiento entre y dentro de poblaciones. Información sobre características reproductivas es útil para comprender los procesos genéticos en una población y monitorear la viabilidad de poblaciones (Rajora *et al.*, 2000). Por lo que el análisis de conos y semillas es una herramienta útil para conocer el estado reproductivo de las coníferas (Flores *et al.*, 2005; Owens *et al.*, 2008). Bajo este contexto el objetivo del estudio fue evaluar la variación en características de conos y semillas e índices reproductivos de árboles de *Pinus hartwegii* entre rangos altitudinales dentro de dos poblaciones, Monte Tláloc y Nevado de Toluca.

1.4 MATERIALES Y MÉTODOS

Ambas poblaciones de *Pinus hartwegii* se localizan en la provincia fisiográfica Eje Neovolcánico. Una de estas se ubica en el Monte Tláloc, en el municipio de Texcoco, al oriente del Estado de México, y la otra se sitúa en el Volcán Nevado de Toluca en el municipio de Zinacantepec en el Estado de México. En cada una de las poblaciones se recolectaron conos en árboles que crecen en diferentes altitudes (Cuadro 2.1). El número de árboles que se seleccionaron varió de uno a 20 en las diferentes altitudes en las poblaciones. La selección de los árboles se realizó con base en la presencia de estróbilos y que no hubiera indicios de ataque de plagas. Un número se asignó a cada árbol con base en el orden de selección. Se recolectó un número variable de conos por árbol. Los conos que se recolectaron en cada árbol se colocaron en bolsas de manta para su transporte. Cada bolsa se marcó con el nombre de la población, la altitud y número de árbol. En el laboratorio, la longitud y diámetro del cono de cada árbol se midieron con un vernier (Truper ® Mod. Caldi-6MP), y posteriormente cada cono se colocó en una bolsa de papel estraza que se identificó con el nombre de la población, altitud, número de árbol y se asignó un número al cono.

Cuadro 2. 1. Localización de dos poblaciones a diferentes altitudes de *Pinus hartwegii*.

Población	Altitud (msnm)	Coordenadas geográficas		Número de árboles
		Latitud Norte	Longitud Oeste	
Monte Tláloc	3600-3750	19.4042	-98.7357	20
	3750-3900	19.4055	-98.7294	9
	3900-4020	19.4100	-98.7215	1
Nevado de Toluca	3900	19.1278	-99.7310	12

Población	Altitud (msnm)	Coordenadas geográficas		Número de árboles
		Latitud Norte	Longitud Oeste	
	4000	19.1265	-99.7329	3
	4100	19.1240	-99.7348	3

Los conos en las bolsas se mantuvieron a temperatura ambiente por una semana en el laboratorio del Postgrado en Ciencias Forestales del Colegio de Postgraduados para promover la pérdida de humedad y posteriormente se movieron a un invernadero por 24 horas para completar la apertura de las escamas. Las escamas fértiles se contaron. Los conos se golpearon sobre una mesa para extraer las semillas. Posteriormente, cada escama se removió con un gancho de metal para liberar del cono la totalidad de las semillas. El cono se colocó a una temperatura de 109°C por 24 horas en un horno eléctrico de secado de circulación forzada (RIOSSA® Mod. H-62). Pasadas las 24 horas, los conos secos se pesaron en una balanza analítica digital (CHYO® Mod. JK-200).

Enseguida, se eliminaron las alas de las semillas e impurezas, y se contaron el número de semillas desarrolladas y número de semillas abortadas en el segundo año. Se consideró como un óvulo abortado en el segundo año a las estructuras con testa arrugada, podrida y de tamaño menor al de una semilla desarrollada (Bramlett *et al.*, 1977). El potencial de semilla es el número de escamas fértiles multiplicado por dos (Bramlett *et al.*, 1977). El número de óvulos abortados en el primer año se estimó como la diferencia entre el potencial de semilla y el número de óvulos abortados en el segundo año y número de semillas desarrolladas (Bramlett *et al.*, 1977). Después, las semillas desarrolladas que presentaron evidencias de daño mecánico o daño por insectos se clasificaron como semillas dañadas. Las semillas restantes se colocaron en una columna de aire para separar las semillas vanas de las llenas. Las semillas que flotaron se consideraron como semillas vanas.

Posteriormente, se registró el número de semillas llenas y semillas vanas. Las semillas llenas se pesaron en una balanza analítica digital (CHYO® Mod. JK-200). La relación entre el peso de la semilla llena por cono, así como el peso seco del cono dio como resultado la eficiencia reproductiva (Mosseler *et al.*, 2000). La eficiencia en la producción de semilla es la relación entre el total de semillas llenas y el potencial de semilla (Bramlett *et al.*, 1977). Se calculó el índice de depresión endogámica (índice de depresión en la producción de semillas) el cual se definió como el total de semillas vanas entre el total de semillas desarrolladas con base en el supuesto de que las semillas vanas son el resultado de la acción de genes deletéreos en estado homocigótico (Mosseler *et al.*, 2000).

Análisis estadístico

Los datos de cada una de las variables se sometieron a las pruebas de Shapiro-Wilk y Bartlett para conocer si cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas con los procedimientos UNIVARIATE y PROC GLM utilizando el software SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012). Cuando las variables cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad, se realizó un análisis de varianza ANOVA. Las variables que no cumplieron con esos supuestos se analizaron con la prueba Kruskal- Wallis con el procedimiento NPAR1WAY-SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012). El análisis de varianza para todas las variables que cumplieron con los principios se realizó con el procedimiento GLIMMIX-SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012) con el modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + R_{j(i)} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde: Y_{ijk} es la k observación en la i -ésima población, en el j -ésimo rango altitudinal; μ es la media poblacional; P_i es la i -ésima población; R_j es el efecto del rango altitudinal y ε_{ijk} es el error.

Las medias de las características reproductivas evaluadas, se obtuvieron mediante el procedimiento LSMEANS- SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012).

1.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de varianza mostró diferencias ($p < 0.0125$) para la longitud promedio de los conos de *Pinus hartwegii* entre rangos altitudinales dentro de las poblaciones del Monte Tláloc y del Nevado de Toluca. Sin embargo, el análisis no indicó diferencia ($p < 0.3628$) para esta variable entre las poblaciones (Cuadro 2.2). La menor longitud se encontró en los conos que se muestrearon entre los 3900 y 4000 m en ambas poblaciones; sin embargo, los conos de menor tamaño en el Nevado de Toluca fueron 2 % más grandes que los conos de menor tamaño en el Monte Tláloc. La longitud promedio del cono en ambas poblaciones estuvo dentro del rango (5 a 17 cm) que se reportó para esta especie (Farjón y Styles, 1997; Martínez, 1953; Perry, 1991). También, la longitud del cono en la presente investigación fue similar a la longitud (7.82 cm) de los conos de *P. hartwegii* recolectados en dos poblaciones en Veracruz (Iglesias *et al.* 2012). La variabilidad en la longitud de los conos de esta especie está relacionada a factores ambientales y genéticos como es común para la mayoría de características morfológicas de árboles de especies del género *Pinus* (White *et al.*, 2007). Conos con mayor longitud se encuentran en las bajas altitudes en climas cálidos (Pérez, 1985). La longitud promedio de los conos de *P. hartwegii* no presentó una tendencia de incremento a mayor altura en ambas poblaciones en la presente investigación, quizás

como consecuencia de variación en las condiciones edáficas y microambientales de los sitios donde se recolectaron los conos.

Cuadro 2.2. Medias y error estándar (\pm) de las características de conos de árboles de *Pinus hartwegii* en rangos altitudinales de dos poblaciones.

Población/altitud (m)	Longitud del cono (cm)	Diámetro del cono (cm)	Peso Seco del Cono (gr)
Monte Tláloc			
<3750	7.98 \pm 0.04 b	3.06 \pm 0.01 b	20.68 \pm 0.21 a
3750-3900	8.15 \pm 0.07 a	3.10 \pm 0.02 b	20.28 \pm 0.35 a
>3900	7.50 \pm 0.21 c	3.58 \pm 0.05 a	19.81 \pm 1.02 b
Media poblacional	7.9 \pm 0.10 a	3.2 \pm 0.03 b	20.49 \pm 0.54 b
Nevado de Toluca			
3900	7.95 \pm 0.05 b	3.60 \pm 0.02 b	24.83 \pm 0.33 b
4000	7.65 \pm 0.13 b	3.62 \pm 0.06 b	22.45 \pm 0.85 c
4100	8.51 \pm 0.14 a	3.71 \pm 0.07 a	29.44 \pm 0.91 a
Media poblacional	8.0 \pm 0.09 a	3.6 \pm 0.03 a	24.56 \pm 0.51 a

El análisis de varianza mostró diferencias ($p < 0.0001$) para el diámetro del cono de *Pinus hartwegii* entre las poblaciones y entre altitudes dentro de cada población. El diámetro promedio de los conos de los árboles de esta especie fue mayor en un 16 % en el Nevado de Toluca con respecto al Monte Tláloc. Además, el diámetro del cono de esta especie fue mayor a altitudes superiores en ambas poblaciones (Cuadro 2.2). El diámetro promedio fue similar a los valores (3.4

y 4 cm) de esta variable que Niniz (2005) y Farjón *et al.*, (1997) reportaron en sus respectivos estudios. Sin embargo, el diámetro promedio que se encontró en ambas poblaciones en el presente estudio fue menor que los valores (4 y 7 cm) que se registraron por Martínez (1953) y Navare y Taylor (1997). Las características de los conos se consideran en la clasificación de las especies del género *Pinus* por el poco efecto ambiental sobre estos (Little, 1962). Aunque, algunos autores consideran que el ambiente tiene influencia sobre el diámetro del cono de las coníferas (Baker, 1972; Iglesias y Tivo, 2006). Sin embargo, la variación en el diámetro del cono del *P. hartwegii* puede ser consecuencia de diferencias genéticas y ambientales en la presente investigación.

El análisis de varianza indicó diferencias ($p < 0.0001$ y $p < 0.001$) en el peso promedio de los conos de *P. hartwegii* tanto entre las poblaciones como entre rangos altitudinales dentro de cada población. El peso promedio de los conos que se recolectaron en El Nevado de Toluca fue mayor en un 16 % con respecto al peso promedio de los conos que se recolectan en el Monte Tláloc. Los conos con el mayor peso se encontraron en los árboles de esta especie que crece a los 4100 m de altura en El Nevado de Toluca (Cuadro 2.2). Los valores que se obtuvieron en ambas poblaciones fueron menores que el valor (31.62 g) que Iglesias y Tivo (2006) registraron para *P. hartwegii*. El peso seco del cono, al igual que la longitud y diámetro, puede estar influenciado por factores genéticos y ambientales en los sitios de recolecta en el presente estudio.

El análisis de varianza mostró diferencia ($p < 0.0001$) entre poblaciones de *P. hartwegii* pero no ($p < 0.0556$) entre altitudes dentro de cada población para potencial de semilla. En ambas poblaciones el mayor potencial de semilla se encontró en los rangos de mayor altitud. El valor de esta variable fue superior en El Monte Tláloc que el potencial promedio de semilla de los conos recolectados en El Nevado de Toluca (Cuadro 2.3). El valor del potencial de semilla fue similar al valor (199) que se encontró en una población de *P. hartwegii* en el Cofre de Perote, Veracruz (Alba

et al., 2003). El potencial de semilla es el límite máximo biológico del número de semillas que un cono puede producir (Bramlett *et al.*, 1977). Por lo tanto, *Pinus hartwegii* tiene mayor posibilidad de permanecer en su sitio de origen si el potencial de semillas es mayor en los conos de estas poblaciones.

Cuadro 2.3. Medias y error estándar (\pm) de características de semillas de conos de árboles de *Pinus hartwegii* en rangos altitudinales de dos poblaciones.

Población/ Altitud (m)	Potencial de semilla	No. óvulos abortados		No. de semillas		Peso (mg)
		1er año	2do año	Vanas	Llenas	
El Monte Tláloc						
<3750	203.38 \pm 2.11a	76 \pm 1.78a	5 \pm 0.39c	18 \pm 0.79a	102 \pm 1.58a	15 \pm 0.1c
3750-3900	208.68 \pm 3.27a	75 \pm 2.91a	15 \pm 0.64b	14 \pm 1.29b	103 \pm 2.57a	15 \pm 0.2b
>3900	210.78 \pm 10.43a	75 \pm 8.55a	24 \pm 1.90a	14 \pm 3.78ab	91 \pm 7.56b	17 \pm 0.7a
Media	207.61 \pm 3.71a	75 \pm 3.38a	14 \pm 1.02a	15 \pm 1.38a	102 \pm 3.47a	15 \pm 0.06b
El Nevado de Toluca						
3900	161.17 \pm 2.50bc	66 \pm 1.82a	11 \pm 0.80a	12 \pm 0.75a	72 \pm 1.95b	19 \pm 0.2b
4000	166.13 \pm 6.60ab	75 \pm 4.75a	12 \pm 2.10a	8 \pm 1.96ab	73 \pm 5.08b	17 \pm 0.5c
4100	182.48 \pm 7.70a	62 \pm 5.07a	10 \pm 2.24a	6 \pm 2.09b	104 \pm 5.42a	24 \pm 0.5a
Media	169.93 \pm 3.48b	67 \pm 3.17a	12 \pm 0.96a	9 \pm 1.29b	81 \pm 3.25b	17 \pm 0.05a

El análisis de varianza no mostró diferencias ($p < 0.0776$) para el número de óvulos abortados en el primer año en los conos de *Pinus hartwegii* entre las poblaciones de El Monte Tláloc y El Nevado de Toluca ni entre altitudes ($p < 0.1322$) dentro de poblaciones. Aun cuando no hubo

diferencias en el número de óvulos abortados, un número mayor de estos se encontró en El Monte Tlálloc (Cuadro 2.3). Información sobre el número de óvulos abortados es nula sobre conos de esta especie en la literatura. El número de óvulos abortados en el primer año representó el 37.8 % del potencial de semilla de *P. hartwegii*. El porcentaje de óvulos abortados fue menor al porcentaje (63 %) que se encontró en árboles en un huerto semillero de *P. leiophylla* Schiede ex Schldl. Cham. (Gómez *et al.*, 2010). Sin embargo, este porcentaje de óvulos abortados en *P. hartwegii* en el presente estudio fue mayor a los porcentajes (14.6, 14.9 y 29 %) que se reportaron para *P. durangensis* Mart. (Bustamante-García *et al.*, 2014), *P. engelmannii* Carr. (Bustamante-García *et al.*, 2012) y *P. patula* Schiede ex Schldl. et Cham. (Mendoza-Hernández *et al.*, 2018), respectivamente. También, el porcentaje de óvulos abortados en el primer año en *P. hartwegii* fue superior a los porcentajes (6.1 y 9.6 %) de óvulos que se encontraron en *P. rzedowskii* Madriga et Caballero y *P. ayacahuite* Ehrenb. X Schldl var. *veitchii* Shaw, respectivamente (Castillejas *et al.*, 2016). Quizás, el porcentaje alto de óvulos abortados en el primer año en *P. hartwegii* se pudo deber a una cantidad limitada de polen y asincrónica en su liberación y receptibilidad de los estróbilos femeninos. También, la presencia de heladas tardías pudieron afectar el desarrollo del tubo polínico y evitar la fecundación de los óvulos de los estróbilos de *P. hartwegii*. La escases de polen y fracaso de la fecundación son las causas principales que promueven un número alto de óvulos abortados en las escamas fértiles de los conos de especies del género *Pinus* (Owen, 1995). También, bajas temperaturas pueden influir en la presencia de polen al momento de la receptibilidad de los estróbilos femeninos en los árboles en las partes altas de las montañas (Adams, 1992).

El análisis de varianza no registró diferencias ($p < 0.7194$) para los óvulos abortados en el segundo año de *P. hartwegii* entre las poblaciones de El Monte Tlálloc y Nevado de Toluca; sin embargo,

si se presentaron diferencias ($p < 0.0001$) entre altitudes dentro de cada población. El menor número de óvulos abortados en el segundo año de *P. hartwegii* se presentó en las altitudes menores en El Monte Tláloc, mientras que para el Nevado de Toluca la variable fue menor en altitudes mayores en la presente investigación (Cuadro 2.3). Quizás, factores ambientales, como temperatura baja influyó en el desarrollo del cigoto y como consecuencia en la muerte del embrión. El número de óvulos abortados en el segundo año representó el 6.9 % del potencial de semilla que presentaron los conos de esta especie. Este valor fue menor que los porcentajes (16.2 y 19.3 %) que Castillejas *et al.* (2016) encontraron en conos de *P. rzedowskii*, una especie que crece en poblaciones reducidas y *P. ayacahuite* var. *veitchii*. Varias causas son las responsables del aborto de óvulos; una es el tiempo de la fertilización y otra es la imposibilidad del gametofito masculino para sintetizar sustancias de crecimiento para completar su crecimiento y desarrollo (Kamienska y Pharis, 1975). La fecundación autoincompatible ocasiona, también, aborto de los óvulos (Fechner, 1978). Otro factor puede ser la ruptura del óvulo después de la singamia por fecundación interespecíficas y autoincompatibilidad núcleo-citoplasma (Hagman y Mikkola, 1963).

Se presentaron diferencias ($p < 0.0001$) entre poblaciones y entre altitudes dentro de poblaciones para número de semillas vanas de *Pinus hartwegii*. El mayor número promedio de semillas vanas se halló en los conos que se recolectaron en El Monte Tláloc (Cuadro 2.3). Además, el mayor número de semillas vanas se presentó en las menores altitudes en ambas poblaciones (Cuadro 2.3). El número de semillas vanas representó el 6.26 % del potencial de semilla de los conos de esta especie en el presente estudio. Este valor fue menor al porcentaje (48.8 %) de semillas vanas que Iglesias *et al.* (2006) hallaron en conos de *P. hartwegii*. También, el porcentaje de semillas vanas para esta especie en la presente investigación fue menor que los porcentajes (61.0 y 17.6 %) de semillas vanas que Castillejas *et al.* (2016) encontraron en conos de *P. rzedowskii* y *P. ayacahuite*

var. *veitchii*, con respecto al potencial de semillas, respectivamente. Además, el porcentaje de semillas vanas en *P. hartwegii* en el presente estudio fue menor que los porcentajes de semillas vanas (15 a 17 %) que Mendoza-Hernández *et al.* (2018) encontraron en conos en un huerto semillero en de *P. patula* en tres años de evaluación. El porcentaje de semillas vanas en *P. hartwegii* en la presente investigación puede representar niveles bajos de autofecundación y cruzamiento entre individuos genéticamente emparentados, y estos varían tanto a nivel población como ente altitudes quizás relacionados con presencia diferenciada de polen como consecuencia del número diferente de individuos presentes en cada población y en cada rango altitudinal. La mayoría de las semillas vanas es producto del cruzamiento de individuos genéticamente emparentados donde hay la probabilidad de que genes letales formen genotipos homocigotos (Griffin y Lindgreen, 1985; Willson, 1983). El bajo porcentaje de semillas vanas que se encontró en *P. hartwegii* se puede deber a que hubo abundante polen en tres años previos a la recolección, cuando la polinización tuvo efecto en las poblaciones de esta especie que se incluyeron en la presente investigación. Lo anterior se puede deducir por el número elevado de conos que se observaron al momento de la recolecta.

El análisis de varianza mostró diferencias ($p < 0.0001$) en el número de semillas llenas de *Pinus hartwegii* entre las poblaciones del Monte Tláloc y Nevado de Toluca y entre diferentes rangos altitudinales dentro de cada población. El número de semillas llenas representó el 48.4 % del potencial de semillas y el 86 % del número de semillas desarrolladas (Cuadro 2.3). El número de semillas llenas fue similar en los rangos altitudinales en El Monte Tláloc, mientras que, el número de semillas fue superior en el rango altitudinal a los 4100 m en El Nevado de Toluca. Quizás, el viento transportó polen de la parte baja hacia la parte alta del Nevado de Toluca lo que promovió la participación de un número elevado de individuos diferentes en la polinización y posterior

fecundación. El porcentaje de semillas llenas fue alto respecto al porcentaje (50 %) que se encontró en el Parque Nacional Cofre de Perote (Iglesias *et al.*, 2006). Además, el porcentaje de semillas llenas en conos de árboles de *P. hartwegii* fue superior al porcentaje (17 %) de semillas llenas que se registraron en conos de árboles de *P. leiophylla* (Gómez *et al.*, 2010). Sin embargo, el porcentaje de semillas llenas de *P. hartwegii* en la presente investigación fue similar al porcentaje (49 %) de semillas llenas con respecto al potencial de semillas de conos de árboles de *P. engelmannii* y *P. duranguensis* (Bustamante-García *et al.* 2012; Bustamante-García *et al.*, 2014). El porcentaje de semillas de *P. hartwegii* en el presente estudio fue ligeramente inferior al porcentaje (de 50 a 58 %) de semillas que se encontró en conos en árboles en un huerto semillero de *P. patula* en tres años de evaluación (Mendoza-Hernández *et al.*, 2018). Factores ambientales como abundancia de polen y sincronía en la maduración de los estróbilos masculinos y femeninos influyen en el número de semillas llenas. También, la tasa de cruzamiento entre árboles no emparentados y una tasa baja de autofecundación influyen en un número alto de semillas llenas por el hecho de que hay mayor probabilidad de que alelos deletéreos formen heterocigotos.

El análisis de varianza reveló diferencias ($p < 0.0001$) entre poblaciones de *Pinus hartwegii* y entre rangos altitudinales dentro de cada población para el peso de la semilla. El peso promedio fue mayor (21 %) en las semillas de los conos que se recolectaron en El Nevado de Toluca que el peso promedio de las semillas de los conos que se obtuvieron en El Monte Tláloc. El peso promedio de las semillas fue mayor en altitudes mayores en ambas poblaciones en el presente estudio (Cuadro 2.3). Quizás, las condiciones ambientales como bajas temperaturas, heladas y presencia de nieve en las mayores altitudes de las montañas influyen en la selección de las semillas de mayor peso de *P. hartwegii*. Un peso mayor en las semillas puede ser consecuencia de un mayor contenido de nutrimentos en el megagametofito de las semillas, así como a un mayor tamaño del

embrión y quizás a un mayor grosor en la testa de la semilla. Características de la semilla que le permitirían sobrevivir en condiciones de mayor estrés que se presentan en los ambientes a mayor altitud. Las diferencias genotípicas son importantes en definir la diferencia en el peso de las semillas (Chaisurisri y El-Kassaby, 1994; Beaulieu y Simon, 1994). Por lo que es muy probable que las plantas de especies con semillas de mayor peso y tamaño tengan mayor oportunidad de sobrevivir las primeras fases del ciclo de vida (Davidson *et al.* 1996). El peso promedio de semillas es importante para determinar la cantidad de germoplasma requerido en los programas de plantaciones. Los resultados que se encontraron en la presente investigación indicaron que el número promedio de semillas de *P. hartwegii* en un kg vario entre 52,631 a 66,666. Estos valores fueron similares al número promedio (53,631 semillas kg⁻¹) que Patiño (1973) reportó para *P. hartwegii*. El peso promedio que se obtuvo para semilla de *P. hartwegii* (15 y 19 mg) en el presente estudio fue muy similar al peso (21 mg) que reportó Iglesias *et al.* (2012) para esta especie en el Parque Nacional Cofre de Perote.

El análisis de varianza indicó diferencias ($p=0.0006$ y $p<0.0001$) entre las poblaciones de El Monte Tláloc y Nevado de Toluca y entre altitudes dentro de poblaciones para eficiencia reproductiva. La eficiencia reproductiva (25 %) fue mayor en El Monte Tláloc. El valor mayor de esta variable se encontró en las mayores altitudes en ambas poblaciones de la especie de *Pinus hartwegii* (Cuadro 2.4). Esto puede indicar que los árboles que crecen a mayor altitud destinan una mayor cantidad de productos de la fotosíntesis para producir semillas grandes en relación al tamaño de los estróbilos. Información sobre eficiencia reproductiva de la especie es nula en la literatura. La eficiencia reproductiva es variable en especies del género *Pinus*, por ejemplo mientras que la eficiencia reproductiva en las estructuras reproductivas de árboles de *P. hartwegii* presentaron valores superiores a 68 mg g⁻¹, esta variable fue 16 mg g⁻¹ en las estructuras

reproductivas de *P. leiophylla* (Gómez *et al.*, 2010). La eficiencia reproductiva fue 112.9 mg para árboles de *P. pincena* Gordon Quiroz *et al.* (2017), una especie de piñonero que crece en las zonas áridas de México. La eficiencia reproductiva es un indicador de la proporción de energía que un árbol dedica a la producción de semilla para la generación de nuevos individuos por lo que refleja la proporción de energía que se almacena en las semillas (Mosserer *et al.*, 2000).

Cuadro 2.4. Media y error estándar (\pm) características reproductivas de dos poblaciones de *Pinus hartwegii*.

Población/altitud (m)	Eficiencia Reproductiva (mg g ⁻¹)	Eficiencia en la producción de Semilla (%)	Índice de Endogamia
Monte Tláloc			
<3750	74 \pm 0.001 b	51 \pm 0.008 a	0.15 \pm 0.006 a
3750-3900	86 \pm 0.001 a	53 \pm 0.013 a	0.11 \pm 0.010 a
>3900	76 \pm 0.004 b	45 \pm 0.043 b	0.14 \pm 0.032 a
Media	78 \pm 0.002 a	49.7 \pm 0.015 a	0.135 \pm 0.011 a
Nevado de Toluca			
3900	55 \pm 0.001 c	44 \pm 0.01 b	0.15 \pm 0.01 a
4000	62 \pm 0.003 b	45 \pm 0.03 b	0.11 \pm 0.02 a
4100	87 \pm 0.004 a	55 \pm 0.03 a	0.04 \pm 0.02 b
Media	68 \pm 0.002 b	47.7 \pm 0.014 a	0.103 \pm 0.010 a

El análisis de varianza no reveló diferencia ($p=0.3241$) entre poblaciones de *P. hartwegii* para eficiencia en la producción de semilla. Sin embargo este indicó diferencias ($p<0.0034$) entre rangos altitudinales dentro de las poblaciones para la variable. La eficiencia en la producción de semilla de *P. hartwegii* fue mayor en las altitudes de $<3,750$ y $3750-3,900$ msnm en El Monte Tláloc, mientras que esta variable fue mayor a los 4100 msnm en El Nevado de Toluca (Cuadro 2.4); lo cual hace referencia a mejores condiciones ambientales en estas altitudes, así como a subpoblaciones con un mayor número de individuos adultos, lo que conlleva a favorecer la polinización y disminuir la cruza entre árboles emparentados. Viveros *et al.* (2010), encontraron que la heterocigocidad esperada en la especie de *Pinus hartwegii* en una población de Michoacán fue ligeramente mayor en la población de mayor altitud respecto a las ubicadas en alturas intermedias; sin embargo los resultados se asocian con un ligero déficit de heterocigotos, situación similar a la presentada en el Nevado de Toluca donde la mayor eficiencia en la producción de semillas se encontró en la mayor altitud. El valor de eficiencia en la producción de semilla en el presente estudio fue menor que los valores (75%) para esta variable que se encontró en una población en el Parque Nacional Cofre de Perote (Alba *et al.*, 2003). Sin embargo, el valor de eficiencia en la producción de semilla es variable en especies del género *Pinus*. Por ejemplo, la eficiencia de producción de semilla para *P. pinceana* varió entre 35 y 65% (Hernández, 2006). El valor de la eficiencia en la producción de semillas para *P. hartwegii* fue superior al valor (19%) que se encontró para *P. johannis* M.-F. Robert-Passini (García *et al.*, 2014). Una polinización insuficiente y baja viabilidad y vigor del polen pueden influir en la eficiencia en la producción de semillas por la presencia de alelos letales en individuos homocigóticos y daños biológicos (Bramlett *et al.*, 1977). Las poblaciones aisladas y con un número reducidos de árboles tienen valores bajos en la eficiencia en la producción de semillas debido a que el polen es escaso y

aumenta la probabilidad de autofecundación y cruzamiento entre árboles emparentados (Flores *et al.*, 2005; Mosseler *et al.*, 2000;). Una polinización insuficiente, baja viabilidad y vigor del polen son las principales causas de valores bajos de la eficiencia en la producción de semillas (Bramlett *et al.*, 1977).

El análisis de varianza no indicó diferencias ($p < 0.2997$) entre las poblaciones del Monte Tláloc y Nevado de Toluca, ni entre rango altitudinales ($p < 0.4316$) dentro de poblaciones para el índice de depresión en la producción de semillas de *P. hartwegii* en el presente estudio. El índice de depresión endogámica fue menor para *P. hartwegii* en el presente estudio que los valores (0.48 y 0.50) que se encontraron en *P. leiophylla* y *P. johannis* (Gómez *et al.*, 2010; García *et al.*, 2014). Valores altos del índice de depresión endogámica están asociados con una alta tasa de cruzamiento entre individuos genéticamente emparentados (Griffin y Lindgreen, 1985; Willson, 1983). La endogamia aumenta la frecuencia de individuos homocigóticos los cuales pueden ser menos competitivos que los individuos heterocigóticos, particularmente en ambientes adversos, debido a la acción en estado homocigótico de alelos deletéreos o parcialmente deletéreos, fenómeno común en coníferas (Crnokrak y Barrett, 2002; Hartl y Clark, 2007).

1.6 CONCLUSIONES

Características como diámetro del cono, peso del cono, número de semillas llenas, número de semillas vanas, peso de la semilla y eficiencia reproductiva presentaron variabilidad entre poblaciones y entre rangos altitudinales, mientras que en variables como potencial de semilla las diferencias se hicieron presentes únicamente entre poblaciones. En el caso de longitud del cono, óvulos abortados en el segundo año y eficiencia en la producción de semilla las diferencias se

presentaron entre rangos altitudinales dentro de poblaciones. Óvulos abortados de primer año, así como el índice de depresión en la producción de semillas, no presentan variabilidad entre las poblaciones ni entre rangos altitudinales. Las semillas de *Pinus hartwegii* que se recolectaron en El Nevado de Toluca tuvieron un mayor peso, con el menor índice de endogamia. El número de semillas llenas, eficiencia reproductiva y eficiencia en la producción de semilla tuvieron valores mayores en El Monte Tlálloc. Por lo que a pesar de que las características morfométricas de conos y semillas tienen un componente genético, los factores ambientales de los sitios de recolecta, también, juegan un papel importante en la caracterización de los estróbilos de *P. hartwegii*.

1.7 LITERATURA CITADA

Adams W. T. (1992) Gene dispersal within forest tree populations. *New Forests* 6:217-240.

<http://dx.doi:10.1007/BF00120646>

Alba L. J., A. Rentería A. y J. Márquez R. (2003) Potencial y eficiencia de producción de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl. de dos poblaciones de México. *Foresta Veracruzana*

5:23-26, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49750104>

Arriaga L. y L. Gómez (2004) Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México, en J. Martínez y A. Fernández (comp.), Cambio Climático: una visión desde México. INE/SEMARNAT. pp: 255-278.

Astudillo-Sánchez C.C, J. Villanueva-Díaz, A. R. Endara-Agramont, G. E. Nava-Bernal1 y

M. Á. Gómez-Albores (2017) Influencia climática en el reclutamiento de *Pinus hartwegii*

Lindl. del ecotono bosque-pastizal alpino en Monte Tláloc, México. *Agrociencia* 51:105-118., <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30249773001>

Beaulieu J. and J. P. Simon (1994) Genetic structure and variability in *Pinus strobus* in Quebec. Canadian Forest Service Publications 24:1726-1733, <http://dx.doi:10.1139/x94-223>

Baker W.L. (1972) Eastern forest insects. USDA For. Serv. Misc. Publ. No. 1175. 642 p.

Bramlett D. L., E. W. Belcher, G. L. De Barr, G. D. Hertel, R. P. Karrfalt, C. W. Lantz, T. Miller, K. D. Ware and H. O. Yates (1977) Cone analysis of southern pines: A guidebook. Southeaster Forest Experiment Station. General Technical Report SE-13. USDA, Forest Service. Asheville, NC. 28 p.

Burczyk J, A Lewandowski and W Chalupka (2004) Local pollen dispersal and distant gene flow in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *For. Ecol. Manage* 197:39-48, <http://dx.doi: 10.1016/j.foreco.2004.05.003>

Bustamante-García V, J. Á. Prieto-Ruíz, E. Merlín-Bermudes, 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* 18:7-21.

Bustamante-García V, J. Á. Prieto-Ruíz, A. Carrillo-Parra, R. Álvarez-Zagoya, H. González-Rodríguez and J. J. Corral-Rivas (2014) Seed production and quality of *Pinus durangensis* Mart., from seed areas and seed stands in Durango, Mexico. *Pakistan. Journal of Botany* 46:1197-1202.

- Castilleja S. P., P. Delgado V., C. Sáenz-Romero and Y. Herrerías D. (2016)** Reproductive success and inbreeding differ in fragmented populations of *Pinus rzedowskii* and *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, two endemic Mexican pines under Threat. *Forest* 7:178, <http://dx.doi.org/doi:10.3390/f7080178>
- Chaisurisri K. y Y. A El-Kassaby (1994)** Genetic diversity in a seed production population vs. natural populations of Sitka spruce. *Biodiversity and Conservation*. 3:512-523, <http://dx.doi:10.1007/BF00115157>
- Crnokrak P. and S. C. H. Barrett (2002)** Perspective: purging the genetic load: a review of the experimental evidence. *Evolution* 56:2347–2358.
- Correa-Díaz, A., L. C. R. Silva, W. R. Horwath, A. Gómez- Guerrero, J. Vargas-Hernández, J. Villanueva- Díaz and A. Velázquez- Martínez (2019)** Linking remote sensing and dendrochronology to quantify climate- induced shifts in high- elevation forests over space and time. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 124: 166-183 <http://dx.doi:10.1029/2018JG004687>
- Davidson R. H., G. W. Edwards D., O. Sziklai, Y. A. El- Kassaby (1996)** Genetic variation in germination parameters among populations of pacific silver fir populations. *Silvae Genetica* 45:165-171.
- Endara-Agramont A.R., R. Calderón-Contreras, G. Nava-Bernal, S. Franco-Maass (2013)** Analysis of fragmentation processes in high-mountain forests of the centre of Mexico. *American Journal of Plant Sciences* 4:697-704, <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2013.43A088>

- Farjón A., J. A. Pérez De La Rosa and B. T. Styles (1997)** Guía de campo de los pinos de México y América Central. The Royal Botanic Gardens, Kew. Instituto Forestal de Oxford. Universidad de Oxford. 125 p.
- Farjón A. y B. T. Styles (1997)** Pinus (Pinaceae). Flora Neotrópica. Monograph 75. New York Botanical Garden, N.Y. 291 p.
- Fechner G. H. (1978)** The biology of flowering and fertilization. In: Proceedings flowering and seed development in trees: a symposium. Mississippi State University. 263 p.
- Flores L. C., J. López U., J. J. Vargas H. (2005)** Indicadores Reproductivos en poblaciones naturales de *Picea mexicana* Martínez de México. *Agrociencia* 39: 117-126, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30239111>
- Frankham, R., J. D. Ballou and D. A. Briscoe (2004)** A Prime of Conservation Genetics. Cambridge University Press. New York, USA. 220 p.
- García G. V, C. Ramírez H., C. Flores L. y J. López U. (2014)** Diversidad y estructura genética de *Pinus johannis*. *Agrociencia* 48: 863-873, <http://www.scielo.org.mx/pdf/agro/v48n8/v48n8a8.pdf>
- Gómez J. D. M., C. Ramírez H., J. Jasso M. y J. López U. (2010)** Variación en características reproductivas y germinación de semillas de *Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. *Revista fitotecnia mexicana* 33:297-304, <http://redalyc.uaemex.mx/src/inicio/ArtPdfRed.jsp?iCve=61015520003>

- Griffin A. R. and D. Lindgreen (1985)** Effect of inbreeding on production of filled seed in *Pinus radiata*-experimental results and a model of gene action. *Theoretical and Applied Genetics* 71:334-343, <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00252077>
- Hagman M. and L. Mikkola (1963)** Observations on cross, self, and interspecific pollination in *Pinus peuce* Griseb. *Silvae Genetica*. 12:73-79.
- Hartl D. L. and A. G. Clark (2007)** Principles of Population Genetics. 4th ed. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, USA. 652 p.
- Hernández S. P. (2006)** Producción e indicadores reproductivos de semillas en ocho poblaciones naturales de *Pinus pinceana* Gordon. Universidad Agraria Antonio Narro. División de Agronomía. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. 49 p.
- Iglesias A. L. G., I. Mora y J. L. Casas (2006)** Morfometría, viabilidad y variabilidad de las semillas de la población de *Pinus hartwegii* del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Cuadernos de Biodiversidad* 19:14-18, <http://dx.doi.org/10.14198/cdbio.2006.19.03>
- Iglesias A. L. G. y Y. Tivo F. (2006)** Variación morfométrica de la población de *P. hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Ver., México. *Ra-Ximhai* 2:449-468, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=46120208>
- Iglesias A. L. G., L. Y. Solís R y H. Viveros V. (2012)** Variación morfométrica en dos poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* Lindl. del estado de Veracruz. *International Journal of Experimental Botany* 81:239-246.

- Kamienska A. and R. P. Pharis (1975)** Endogenous gibberelins of pine pollen. II. Changes during germination of *Pinus attenuata*, *Pinus coulteri* and *Pinus ponderosa*. *Plant Physiology* 56:655-659, <http://doi:10.1104/pp.56.5.655>
- Little E. L. (1962)** Key to the mexican species of pines. *Caribbean Forester* 23(2):72-81.
- Martínez M. (1948)** Los pinos mexicanos. Ediciones Botas. México. D. F. 361 p.
- Martínez M. (1953)** Los pináceas mexicanas. Secretaría de Agricultura y Ganadería. México. 362 p.
- Matyas C. y C. W. Yeatman (1992)** Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations. *Silvae Genetica* 41:370–376.
- Mendoza-Hernández N.B, C. Ramírez-Herrera, J. López-Upton, V. Reyes-Hernández y P. A. López (2018)** Variación de características reproductivas de árboles de *Pinus patula* en un huerto semillero sexual. *Agrociencia* 52:279-291
- 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* 78:928-940, <https://doi.org/10.1139/b00-065>
- Navare F. H. y K. Taylor (1997)** Pinaceae. Flora de Veracruz. Fascículo 98. Instituto de Ecología. A.C. Xalapa, Veracruz, México y University of California, Riverside. C.A. 50 p.

- Niniz R. R. (2005)** Variación morfológica de conos y semillas de *Pinus hartwegii* Lindley, a lo largo de un gradiente altitudinal en Pico de Tancítaro, Michoacán de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Mich., México. 45 p.
- Owens J. N. (1995)** Constraints to seed production: temperate and tropical forest trees. *Tree Physiology* 15:477-484, <https://doi.org/10.1093/treephys/15.7-8.477>
- Owens J. N., J. Bennett and S. L'Hirondelle (2005)** Pollination and cone morphology affect cone and seed production in lodgepole pine seed orchards. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 383–400, <https://doi.org/10.1139/x04-176>
- Owens J. N., T. Kittirat y F. M. Mahalovich (2008)** Whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) seed production in natural stands. *Forest Ecology and Management* 255:803-809, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.067>
- Patiño V. F. (1973)** Floración, fructificación y recolección de conos y aspectos sobre semillas de pinos mexicanos. *Bosques y fauna* 10:20-30.
- Pérez R. P. y T. Eguiluz P. (1985)** Variación morfológica en *Pinus hartwegii* del eje Neovolcánico. En: III Reunión Nacional sobre Plantaciones Forestales. Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Publicación Especial No. 48. México, D.F. pp: 245-270.
- Perry J. P. (1991)** The Pines of México and Central América. Timber Press. Portland, Óregon, USA. 231 p.
- Quiroz V. R. I, J. López U., V. M. Cetina A., G. Ángeles P. (2017)** Capacidad reproductiva de *Pinus pinceana* Gordon en el límite sur de su distribución natural. *Agrociencia* 51:91-104.

- Rajora O. P., M. H. Rahman, G. P. Buchert and B. P. Dancik. (2000)** Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in oldgrowth eastern white pine (*Pinus strobus*) in Ontario, Canada. *Molecular Ecology*, 9:339-348, <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00886.x>
- Rehfeldt G. E., N. M. Tchebakova, L. I. Milyutin, E. I. Parfenova, W. R. Wykoff y N. A. Kouzmina (2003)** Assessing population responses to climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with climate-transfer models. *Eurasian J. Forestry* 6:83–98, <http://hdl.handle.net/2115/22164>
- Rodríguez-Trejo, D. A, U. B. Castro-Solis, M. Zepeda-Bautista and R. John Carr (2007)** First year survival of *Pinus hartwegii* following prescribed burns at different intensities and different seasons in central Mexico. *International Journal of Wildland Fire* 16:54-62 <https://doi.org/10.1071/WF05061>
- Rzedowski J. (2006)** Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 p.
- Sáenz-Romero C., R. Guzmán-Reyna y G. E. Rehfeldt (2006)** Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico Implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management*, 229:340-350, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.014>.
- Vander Wall S. B. (1992)** The role of animals in dispersing a "wind-dispersed" pine. *Ecology* 73:614-621, <https://doi.org/10.2307/1940767>

Villers-Ruiz L. y Trejo-Vázquez I. (2004) Evaluación de la vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. En: Martínez J., Fernández-Bremauntz A. y Osnaya P. comp. Cambio Climático: Una Visión desde México. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Instituto Nacional de Ecología. México D.F. pp. 239-254.

Viveros-Viveros H., C. Sáenz-Romero, J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, G. Ramírez-Valverde y A. Santacruz-Varela (2009) Variación genética altitudinal en *Pinus hartwegii* Lindl. I: crecimiento en altura, fenología de brotes y daños por heladas en plántulas. *Ecología y Manejo Forestal* 257:836-842, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.021>

Viveros-Viveros H., B. L. Tapia-Olivares, C. Sáenz-Romero, J. J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, A. Santacruz-Varela y G. Ramírez-Valverde (2010) Variación isoenzimática de *Pinus hartwegii* Lindl. en un gradiente altitudinal en Michoacán, México. *Agrociencia* 44:723-733, <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002013000200006>

White T. L., W. T. Adams and D. B. Neale (2007) Forest Genetics. CAB International. London, UK. 682 p.

Willson M. F. (1983) Plant reproductive ecology. John Wiley & Sons. Nueva York. 282 p.

CAPITULO II. CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS Y GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE *Pinus hartwegii* EN EL MONTE TLÁLOC

2.1 RESUMEN

Las características reproductivas y germinación indican el potencial de la especie para permanecer en poblaciones por largo plazo. En el presente estudio se planteó el objetivo siguiente: evaluar la variación en características de conos y semillas y germinación de árboles de *Pinus hartwegii* en subpoblaciones en el Monte Tláloc. Conos se recolectaron en 29 árboles de tres subpoblaciones. El número de escamas fértiles, óvulos abortados en el segundo año, semillas vanas, semillas llenas, peso de semillas llenas y peso seco del cono se registró de cada cono. El potencial reproductivo, óvulos abortados en el primer año, eficiencia reproductiva, eficiencia en la producción de semilla e índice de depresión endogámica se calcularon. Las semillas se germinaron sobre una tela en una caja de plástico en un diseño de bloques al azar. La capacidad germinativa, el valor pico y el número para alcanzar el valor pico se calcularon. Todas las variables presentaron un nivel alto de variación. Los mayores valores de potencial de semillas (222 semillas cono⁻¹), número de óvulos abortados en el segundo año (11), eficiencia reproductiva (96 mg g⁻¹), eficiencia en la producción de semillas (67.1 %) y semillas llenas (120) se registraron en San Pablo Ixayoc. Los mayores números de óvulos abortados en el primer año (78) y peso promedio (15 mg) de una semilla se hallaron en Tequexquináhuac. El mayor número de semillas vanas (29) se encontró en Santa María Nativitas. El índice de depresión endogámica (<0.25) fue bajo en las tres subpoblaciones. También, la capacidad germinativa fue baja. La mayor capacidad germinativa (58.8 %) se registró en las semillas de Tequexquináhuac. No se halló correlación entre características reproductivas y germinación. Alta variación se encontró en las características reproductivas y germinación de *Pinus hartwegii*.

Palabras claves: Potencial de semilla, eficiencia reproductiva, índice de depresión endogámica, capacidad germinativa.

2.2 ABSTRACT

Reproductive traits and germination indicate the species potential to maintain in populations for long period of time. In the present study, the objective was: to evaluate the variation in cone and seed traits of *Pinus hartwegii* trees in sub populations at the Monte Tláloc. Cones were collected in 29 trees from three subpopulations. The number of fertile scales, second year aborted ovules, empty seeds, full seeds, filled-seed weight and dry cone weight were recorded from each cone. The seed potential, first year aborted ovules, reproductive efficiency, seed efficiency and endogamic depression index were calculated. Seeds were germinated on cloth in a plastic box in a random block design. The germinate capacity, peak value and the number to reach the peak value were calculated. All traits showed a high level of variation. The highest values of seed potential (222 seeds cone⁻¹), second year aborted ovules (11), reproductive efficiency (96 mg g⁻¹), efficiency in seed production (67.1 %) and full seeds (120) were recorded in San Pablo Ixayoc. The highest number of first year aborted ovules (78) and seed weight (15 mg) were found at Tequexquináhuac. The highest number of empty seeds (29) was found at Santa María Nativitas. The index of endogamic depression (<0.25) was low in the three subpopulations. Also, the germinate capacity was low. The highest germinate capacity (58.8 %) was recorded in seeds form Tequexquináhuac. There was no correlation among reproductive traits and germinate traits. High variation was found in reproductive and germinate traits of *Pinus hartwegii*.

Key words: seed potential, reproductive efficiency, index of endogamic depression, germinate capacity

2.3 INTRODUCCIÓN

Pinus hartwegii Lindl. es una especie del género *Pinus*, el cual tolera temperaturas bajo cero, comunes en invierno en las montañas de mayor altitud de México y Guatemala (Correa-Díaz *et al.*, 2019; Perry, 1991). Ubicándose en altitudes superiores a 2500 msnm en la Sierra Madre Occidental, Eje Neovolcánico Transversal y Sierra Madre Oriental en México y América Central (Martínez, 1948; Perry, 1991). Esta especie se asocia con gramíneas y algunas especies de los géneros *Lupinus* y *Juniperus* (Martínez, 1948; Rzedowski, 2006).

Las especies de coníferas están expuestas a distintos factores que ocasionan, entre otros efectos, la disminución de su producción de semillas y como consecuencia la reducción de sus posibilidades de regenerar sus poblaciones de manera natural (Cain, 1988). La información sobre la situación de los bosques de *Pinus hartwegii* es escasa, sin embargo, se sabe que el pastoreo, incendios, plagas y derribo de árboles para aserrío son las principales causas de fragmentación y disminución de los bosques de esta especie (Endara-Agramont *et al.*, 2013; Rodríguez-Trejo *et al.*, 2007). También, la disminución de la precipitación y aumento de la temperatura pueden ser otras de las causas que pueden reducir la superficie cubierta por árboles de *P. hartwegii* (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017).

Las condiciones de los bosques de *P. hartwegii* determinan la sobrevivencia de la especie, misma que está ligada con la regeneración de las poblaciones de manera natural mediante la reproducción por semilla. Sin embargo, la calidad biológica de las semillas puede variar en diferentes años de producción. Márquez *et al.* (2007) encuentran que la cosecha de semillas influye en el tamaño de las mismas y en el porcentaje de germinación por lo que es necesario seleccionar los mejores años de producción. Sin embargo en poblaciones con un bajo número de árboles en edad reproductiva

pueden incrementar la probabilidad de autofecundación y cruzamiento entre árboles emparentados y acelerar la pérdida de poblaciones por la acción de genes deletéreos al formar genotipos homocigóticos (Frankham et al., 2004). La autofecundación y cruzamiento entre árboles emparentados puede provocar depresión endogámica donde los embriones mueren durante el desarrollo de estos y se producen semillas vanas y disminuye la germinación y vigor de las plántulas (Mosseler et al., 2000; Owens et al., 2005). Además, densidad y tamaño poblacional y sistema de cruzamiento pueden influir en la cantidad de semillas viables en poblaciones arbóreas (El-Kassaby y Jaquish, 1996; Robledo-Arnuncio, 2004). Información sobre características reproductivas y germinación de las semillas es útil para comprender los procesos genéticos en una población y monitorear la viabilidad de poblaciones (Rajora et al., 2000; Gómez et al., 2010). En recorridos de campo se observa que los incendios forestales son comunes en la época de sequía entre febrero y mayo cada año en el Monte Tláloc. Otro problema grave es la reforestación con otras especies del género *Pinus* como *Pinus montezumae* en rodales donde los árboles de *P. hartwegii* murieron por efecto del fuego. Esto aumenta el deterioro de los rodales de esta especie en el Monte Tláloc. Bajo este contexto el objetivo del estudio fue evaluar la variación en características de conos y semillas y germinación de árboles de *Pinus hartwegii* en subpoblaciones en el Monte Tláloc.

2.4 MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1 Características reproductivas

La población de *Pinus hartwegii* ubicada en el Monte Tláloc, municipio de Texcoco, al oriente del Estado de México, se sitúa en la provincia fisiográfica Eje Neovolcánico. En esta población se recolectaron conos en árboles en diferentes subpoblaciones (Cuadro 3.1). El número de árboles

que se seleccionaron varió de tres a 20 en las diferentes subpoblaciones. La selección de los árboles se realizó con base en la presencia de estróbilos evitando árboles con indicios de ataque de plagas. La distancia mínima entre árboles seleccionados fue 30 m. Un número se asignó a cada árbol con base en el orden de selección. Se recolectó un número variable de conos por árbol. Los conos que se recolectaron en cada árbol se colocaron en bolsas de manta para su transporte. Cada bolsa se marcó con el nombre de la población, subpoblación y número de árbol. Cada cono se colocó en una bolsa de papel estraza que se identificó con el nombre de la población, subpoblación, número de árbol y se asignó un número al cono.

Cuadro 3.1. Localización de subpoblaciones de *Pinus hartwegii* en el Monte Tláloc.

Subpoblación (msnm)	Coordenadas geográficas		Número de árboles
	Latitud Norte	Longitud Oeste	
Tequexquináhuac	19.400516	-98.734034	20
San Pablo Ixayoc	19.415132	-98.734297	6
Santa María Nativitas	19.414515	-98.741462	3

Los conos en las bolsas de papel estraza se mantuvieron a temperatura ambiente por una semana en el laboratorio del Postgrado en Ciencias Forestales del Colegio de Postgraduados para promover la pérdida de humedad y posteriormente se movieron a un invernadero por 24 horas para completar la apertura de las escamas. Las escamas fértiles se contaron. Los conos se golpearon sobre una mesa para extraer las semillas. Posteriormente, cada escama se removió con un gancho de metal para liberar del cono la totalidad de las semillas.

Enseguida, se eliminaron las alas de las semillas e impurezas, y se contaron el número de semillas desarrolladas y número de semillas abortadas en el segundo año. Se consideró como un óvulo abortado en el segundo año a las estructuras con testa arrugada, podrida y de tamaño menor al de una semilla desarrollada (Bramlett *et al.*, 1997). El potencial de semilla es el número de escamas fértiles multiplicado por dos (Bramlett *et al.*, 1997). El número de óvulos abortados en el primer año se estimó como la diferencia entre el potencial de semilla y el número de óvulos abortados en el segundo año y número de semillas desarrolladas (Bramlett *et al.*, 1977). Después, las semillas desarrolladas que presentaron evidencias de daño mecánico o daño por insectos se clasificaron como semillas dañadas. Las semillas restantes se colocaron en una columna de aire para separar las semillas vanas de las llenas. Las semillas que flotaron se consideraron como semillas vanas. Posteriormente, se registró el número de semillas llenas y semillas vanas. Las semillas llenas se pesaron en una balanza analítica digital (CHYO® Mod. JK-200). La relación entre el peso de la semilla llena por cono, así como el peso seco del cono dio como resultado la eficiencia reproductiva (Mosseler *et al.*, 2000). La eficiencia en la producción de semilla es la relación entre el total de semillas llenas y el potencial de semilla (Bramlett *et al.*, 1977). Se calculó el índice de depresión endogámica (índice de depresión en la producción de semillas) el cual se definió como el total de semillas vanas entre el total de semillas desarrolladas con base en el supuesto de que las semillas vanas son el resultado de la acción de genes deletéreos en estado homocigótico (Mosseler *et al.*, 2000).

2.4.2 Germinación

Ciento treinta y dos semillas llenas por árbol se tomaron de los frascos donde están almacenadas. Cada frasco esta etiquetado con el nombre de la especie y el número que se le asignó al árbol al momento de recolección de los conos. Las semillas de cada árbol se desinfectaron con una solución

diluida al 1.75 de cloruro de sodio comercial (3.5 % Cloralex ^(R)) por tres minutos. Posteriormente, las semillas se colocaron sobre tela absorbente en cajas de plástico (20x25). La tela absorbente se humedeció con 100 ml de agua potable. Cada caja de plástico se consideró como un bloque donde el número de cada árbol se aleatorizó. La unidad mínima experimental se conformó con cuatro semillas por árbol en cada bloque. Por lo tanto, se colocaron 120 semillas por bloque. Se incluyeron 33 bloques en total en el experimento. Las cajas de plástico con las semillas se colocaron a 25 °C en una cámara bioclimática (Lab-line®) por 30 días. Una semilla se consideró germinada cuando fue posible observar la radícula y aparición de cotiledones. El registro de las semillas germinadas se realizó diariamente por 30 días, para posteriormente calcular la capacidad germinativa (CG), valor pico (VP) y el número de días en el que se alcanzó el valor pico (DVP). La capacidad germinativa es el porcentaje final de semillas que germinaron durante 30 días, mientras que el valor pico es el valor máximo de la sumatoria del porcentaje de germinación dividido por el número de días y representa la velocidad de germinación (Kolotelo et al., 2001).

2.4.3 Análisis estadístico

Características reproductivas

Los datos de cada una de las variables se sometieron a las pruebas de Shapiro-Wilk y Bartlett para conocer si cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas con los procedimientos UNIVARIATE y PROC GLM con el software SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012). Cuando las variables cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad, se realizó un análisis de varianza ANOVA. Las variables que no cumplieron con esos supuestos se analizaron con la prueba Kruskal- Wallis con el procedimiento NPAR1WAY-SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012). El análisis de varianza para todas

las variables se realizó con el procedimiento GLIMMIX-SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012) con el modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + SP_i + A_{j(i)} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde: Y_{ijk} es la k observación en la i -ésima subpoblación, en el j -ésimo árbol; μ es la media poblacional; SP_i es la i -ésima subpoblación; A_j es el efecto del árbol y ε_{ijk} es el error.

Las medias de las características reproductivas evaluadas, se obtuvieron mediante el procedimiento LSMEANS- SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012).

Germinación

Los datos de capacidad de germinación (CG) se analizaron con un modelo logístico como variable binaria con el procedimiento PROC LOGISTIC de SAS versión 9.4 (SAS, Institute, 2012).

$$Y_{ijkl} = \mu + Bl_i + SP_j + Bl_i * SP_j + A_{k(j)} + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde: Y_{ijkl} es la l observación en el i -ésimo bloque, en la j -ésima subpoblación en el k -ésimo árbol; μ es la media poblacional; Bl_i es el i -ésimo bloque; SP_j es la i -ésima subpoblación; $A_{k(j)}$ es el efecto del k -ésimo árbol y ε_{ijkl} es el error de muestreo.

Las variables Valor pico (VP) y días en que se alcanzó el valor pico (DVP) se analizaron como variables no paramétricas con la prueba Kruskal- Wallis con el procedimiento NPARIWAY-SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012) con el modelo:

Las medias de las características reproductivas evaluadas, se obtuvieron mediante el procedimiento LSMEANS- SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012).

2.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.5.1 Características reproductivas

El análisis de varianza indicó diferencia ($p < 0.0001$) entre subpoblaciones de *Pinus hartwegii* y entre árboles dentro de cada subpoblación para potencial de semilla. El valor mayor (14 %) de esta variable se encontró en San Pablo Ixayoc, con respecto al valor que se registró en la subpoblación de Santa María Nativitas (Cuadro 3.2). Una variación alta se halló entre árboles dentro de poblaciones. Por ejemplo, la diferencia fue 107 entre el valor menor (árbol 4) y mayor (árbol 9) de semillas potenciales en la subpoblación de Tequexquináhuac, mientras que la diferencia fue 71 entre el valor menor (árbol 6) y valor mayor (árbol 2) de semillas potenciales en la subpoblación de San Pablo Ixayoc. La diferencia fue 60 semillas potenciales entre los conos del árbol 3 y el árbol 1 en la subpoblación de Santa María Nativitas. El valor del potencial de semilla fue similar al valor (199) que se encontró en una población de *Pinus hartwegii* en el Cofre de Perote, Veracruz (Alba *et al.*, 2003). El potencial de semilla es el límite máximo biológico del número de semillas que un cono puede producir (Bramlett *et al.*, 1977). Por lo tanto, las especies tienen mayor posibilidad de permanecer en su sitio de origen si el potencial de semillas es mayor en los conos de esas especies.

Cuadro 3.2. Medias y error estándar (\pm) de características de semillas de conos de árboles de *Pinus hartwegii* en subpoblaciones en El Monte Tlálloc.

Número árbol	Potencial de semillas	Número de óvulos abortados		Número de semillas	
		1er año	2do año	Vanas	Llenas
Tequexquináhuac					
1	208.9 \pm 10.1	53.3 \pm 9.3	7 \pm 1.7	11.7 \pm 2.3	136.1 \pm 8.2

Número árbol	Potencial de semillas	Número de óvulos abortados		Número de semillas	
		1er año	2do año	Vanas	Llenas
2	199.8 ± 7.9	93.1 ± 7.2	10.9 ± 2.7	23.3 ± 5.4	72.4 ± 6.4
3	201.4 ± 7.6	72.7 ± 6.9	2.5 ± 0.5	10.5 ± 1.9	114.2 ± 6.1
4	165.4 ± 7.9	79.2 ± 7.2	5 ± 1.8	6.8 ± 1.6	73.6 ± 6.4
5	217.0 ± 8.4	56.4 ± 7.7	1.4 ± 0.4	18 ± 3.5	135.9 ± 6.8
6	236.3 ± 9.0	155 ± 8.2	1 ± 0.4	10.5 ± 4.7	69 ± 7.3
7	194.7 ± 7.6	56.7 ± 6.9	2.9 ± 1.	5.2 ± 2.3	129.7 ± 6.1
8	199.8 ± 8.0	68.4 ± 7.3	9.7 ± 3.1	17.2 ± 2.8	103.7 ± 6.5
9	272.8 ± 8.1	74.8 ± 7.3	5.7 ± 0.5	34 ± 5.4	153.5 ± 6.5
10	201.5 ± 10.1	78.1 ± 9.3	16.6 ± 3.7	21.1 ± 5.2	85.1 ± 8.2
11	236.1 ± 10.1	62.2 ± 9.3	5.5 ± 0.8	5.6 ± 2.1	161.2 ± 8.2
12	209.0 ± 9.0	61.1 ± 8.2	0.6 ± 0.4	44.5 ± 4.8	102.5 ± 7.3
13	202.1 ± 7.4	82.4 ± 6.8	1.3 ± 0.3	14.9 ± 2.6	103 ± 6.0
14	210.2 ± 9.0	123 ± 8.2	2.7 ± 0.9	11.5 ± 3.1	72.4 ± 7.3
15	211.1 ± 7.6	142 ± 6.9	3.3 ± 1.4	6.5 ± 1.9	58.1 ± 6.1
16	180.3 ± 8.6	52 ± 7.8	6.1 ± 1.0	3.3 ± 0.7	117.5 ± 6.9
17	193.6 ± 13.1	117 ± 1	28.5 ± 6.8	4.4 ± 1.7	43.3 ± 10.6
18	176.6 ± 7.3	57.6 ± 6.7	15 ± 1.6	5.8 ± 0.8	97.9 ± 5.9
19	172.7 ± 8.2	47.8 ± 7.5	2.3 ± 1.5	14.3 ± 2.5	107.2 ± 6.6
20	175.3 ± 7.9	55.2 ± 7.2	5.7 ± 1.1	21 ± 2.7	92.5 ± 6.4
Media	201.2 ± 2.2b	78 ± 2.2a	6 ± 0.5b	14 ± 0.9c	102 ± 2.0b

San Pablo Ixayoc

Número árbol	Potencial de semillas	Número de óvulos abortados		Número de semillas	
		1er año	2do año	Vanas	Llenas
1	206.7 ± 8.2	73.2 ± 7.5	8.8 ± 1.1	24.7 ± 3.6	99.5 ± 6.6
2	264.9 ± 6.9	68.3 ± 6.3	6 ± 0.8	12.5 ± 3.7	174.7 ± 5.6
3	204.1 ± 8.2	55.5 ± 7.5	4.1 ± 1.0	15.6 ± 2.1	127 ± 6.6
4	234.8 ± 12.4	99.9 ± 1	8.2 ± 1.5	14.0 ± 4.6	112.5 ± 1
5	213.6 ± 10.5	81.6 ± 9.6	51.1 ± 7.2	18.9 ± 4.2	60.6 ± 8.5
6	194.4 ± 8.4	69.6 ± 7.7	3.3 ± 0.6	23.6 ± 4.0	95.3 ± 6.8
Media	222.1 ± 4.2a	71 ± 2.54b	11 ± 1.6a	18 ± 1.6b	120 ± 4.5a
Santa María Nativitas					
1	214.1 ± 8.1	41.5 ± 7.3	6.5 ± 0.8	22.6 ± 2.8	142.8 ± 6.5
2	184.3 ± 7.7	71.1 ± 7.0	3.6 ± 0.7	36.3 ± 4.6	73.1 ± 6.2
3	154.6 ± 12.4	50.1 ± 1	3.4 ± 1.5	27.9 ± 7.9	73 ± 10.0
Media	191.27 ± 6.54c	55 ± 5.85c	5 ± 0.53c	29 ± 1.58a	101 ± 6.19c

El análisis de varianza mostró diferencias ($p < 0.0001$) para el número de óvulos abortados en el primer año en los conos de *Pinus hartwegii* entre las subpoblaciones de El Monte Tláloc y entre árboles dentro de subpoblaciones. El menor número de óvulos abortados en el primer año se encontró en Santa María Nativitas, donde también se ubica el árbol 27 el cual presentó el menor valor de esta variable (Cuadro 3.2). La diferencia fue 107 óvulos abortados entre el valor menor (árbol 19) y el valor mayor (árbol 6) en la subpoblación en Tequexquináhuac. En San Pablo Ixayoc se encontró una diferencia de solo 44 óvulos abortados entre los árboles 3 y 4. Información sobre

el número de óvulos abortados es nula sobre conos de esta especie en la literatura. El número de óvulos abortados en el primer año representó el 33 % del potencial de semilla de *P. hartwegii*. El porcentaje de óvulos abortados fue menor al porcentaje (63 %) que se encontró en árboles en un huerto semillero de *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. Cham. (Gómez *et al.*, 2010). Sin embargo, este porcentaje de óvulos abortados en *P. hartwegii* en el presente estudio fue mayor a los porcentajes (14.6, 14.9 y 29 %) que se reportaron para *P. durangensis* Mart. (Bustamante-García *et al.*, 2014), *P. engelmannii* Carr. (Bustamante-García *et al.*, 2012) y *P. patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. (Mendoza-Hernández *et al.*, 2018), respectivamente. También, el porcentaje de óvulos abortados en el primer año en *P. hartwegii* fue superior los porcentajes (6.1 y 9.6 %) de óvulos que se encontraron en *P. rzedowskii* Madriga et Caballero y *P. ayacahuite* Ehrenb. X Schltdl var. *veitchii* Shaw, respectivamente (Castillejas *et al.*, 2016). Quizás, el porcentaje alto de óvulos abortados en el primer año en *P. hartwegii* se pudo deber a una cantidad limitada de polen y asincrónica en su liberación y receptibilidad de los estróbilos femeninos. También, la presencia de heladas tardías pudieron afectar el desarrollo del tubo polínico y evitar la fecundación de los óvulos de los estróbilos de *P. hartwegii*. La escases de polen y fracaso de la fecundación son las causas principales que promueven un número alto de óvulos abortados en las escamas fértiles de los conos de especies del género *Pinus* (Owen, 1995). Además, bajas temperaturas pueden influir en la presencia de polen al momento de la receptibilidad de los estróbilos femeninos en los árboles en las partes altas de las montañas (Adams, 1992).

El análisis de varianza registró diferencias ($p < 0.0001$) para los óvulos abortados en el segundo año de *Pinus hartwegii* entre las subpoblaciones de El Monte Tlálloc y entre árboles dentro de cada subpoblación. El menor número de óvulos abortados en el segundo año de *P. hartwegii* se presentó en San Pablo Ixayoc (Cuadro 3.2). El árbol 12 tuvo el menor número de óvulos abortados el

segundo año, mientras que el árbol 17 presentó el mayor valor de esta variable en la subpoblación de la especie en Tequexquináhuac. En San pablo Ixayoc, el mayor número de óvulos abortados en el segundo año se encontró en los conos del árbol 5 mientras que el menor número de esta variable se encontró en los conos del árbol 6. En Santa María Nativitas, el menor número de óvulos abortados se encontró en los conos del árbol 3 mientras que el valor mayor se registró en los conos del árbol 1. El número de óvulos abortados en el segundo año representó el 3.6 % del potencial de semilla que presentaron los conos de esta especie. Este valor fue menor que los porcentajes (16.2 y 19.3 %) que Castillejas *et al.* (2016) encontraron en conos de *P. rzedowkii*, una especie que crece en poblaciones reducidas y *P. ayacahuite* var. *veitchii*. Varias causas son las responsables del aborto de óvulos; una es el tiempo de la fertilización y otra es la imposibilidad del gametofito masculino para sintetizar sustancias de crecimiento para completar su crecimiento y desarrollo (Kamienska y Pharis, 1975). La fecundación autoincompatible ocasiona, también, aborto de los óvulos (Fechner, 1978). Otro factor puede ser la ruptura del óvulo después de la singamia por fecundación interespecíficas y autoincompatibilidad núcleo-citoplasma (Hagman y Mikkola, 1963). En la presente investigación, quizás, factores ambientales como temperatura baja influyó en el desarrollo del cigoto y como consecuencia en la muerte del embrión.

El análisis de varianza reveló diferencias ($p < 0.0001$) entre subpoblaciones y entre árboles dentro de subpoblaciones para número de semillas vanas de *Pinus hartwegii*. El mayor número promedio de semillas vanas se halló en los conos que se recolectaron en Santa María Nativitas (Cuadro 3.2). El mayor número de semillas vanas se registró en los conos del árbol 12, mientras que el menor número de semillas vanas se encontró en el árbol 16 en la población de Tequexquináhuac. En la población del San Pablo Ixayoc, el mayor número de semillas vanas se halló en los conos del árbol 1, mientras que el menor número de semillas vanas se registró en los conos del árbol 2. En Santa

María Nativitas, los conos del árbol 2 tuvieron el mayor número de semillas vanas mientras que los conos del árbol 1 presentaron el menor número de semillas vanas. El número de semillas vanas fue el 10 % del potencial de semilla de los conos de *Pinus hartwegii* en el presente estudio. Valor menor que el que se reportó por Iglesias *et al.* (2006) en la misma especie con un 48.8 % en el Parque Nacional Cofre de Perote. También, el porcentaje de semillas vanas para esta especie en la presente investigación fue menor que los porcentajes (61.0 y 17.6 %) de semillas vanas que Castillejas *et al.* (2016) encontraron en conos de *P. rzedowskii* y *P. ayacahuite* var. *veitchii*, con respecto al potencial de semillas, respectivamente. Además, el porcentaje de semillas vanas en *P. hartwegii* en el presente estudio fue menor que los porcentajes de semillas vanas (15 a 17 %) que Mendoza-Hernández *et al.* (2018) encontraron en conos en un huerto semillero en de *P. patula* en tres años de evaluación. El porcentaje de semillas vanas en *P. hartwegii* en la presente investigación puede representar niveles bajos de autofecundación y cruzamiento entre individuos genéticamente emparentados, y estos varían tanto a nivel subpoblación como ente árboles quizás relacionados con presencia diferenciada de polen como consecuencia del número diferente de individuos presentes en cada subpoblación. La mayoría de las semillas vanas es producto del cruzamiento de individuos genéticamente emparentados donde hay la probabilidad de que genes letales formen genotipos homocigotos (Griffin y Lindgreen, 1985; Willson, 1983). El bajo porcentaje de semillas vanas que se encontró en *P. hartwegii* se puede deber a que hubo abundante polen en tres años previos a la recolección, cuando la polinización tuvo efecto en las subpoblaciones de esta especie que se incluyeron en la presente investigación. Lo anterior se puede deducir por el número elevado de conos que se observaron al momento de la recolecta.

El análisis de varianza mostró diferencias ($p=0.0042$, $p<0.0001$) en el número de semillas llenas de *Pinus hartwegii* entre las subpoblaciones del Monte Tláloc y entre árboles dentro de las

subpoblaciones. El mayor número de semillas llenas se encontró en los conos que se recolectaron en San Pablo Ixayoc. En Tequexquináhuac, los conos del árbol 11 tuvieron el mayor número de semillas llenas mientras que los conos del árbol 17 presentaron el menor número de semillas llenas (Cuadro 3.2). En la población de San Pablo Ixayoc, el mayor número de semillas llenas se encontró en los conos del árbol 2, en contraste el menor número de semillas llenas se registró en los conos del árbol 5. En Santa María Nativitas, el mayor número de semillas llenas se halló en los conos del árbol 1, mientras que el menor número de semillas llenas se registró en los conos de los árboles 2 y 3 (Cuadro 3.2). El número de semillas llenas representó el 50 % del potencial de semillas y el 84 % del número de semillas desarrolladas. El viento pudo ser un factor importante que transporta el polen de las subpoblaciones de la parte baja y alta hacia aquellas que se encuentran en la parte media lo que promovió la participación de un número elevado de individuos diferentes en la polinización y posterior fecundación. El porcentaje de semillas llenas fue alto con base en el porcentaje de semillas llenas (50 %) que se encontró en el Parque Nacional Cofre de Perote (Iglesias *et al.*, 2006). Además, el porcentaje de semillas llenas en conos de árboles de *P. hartwegii* fue superior al porcentaje (17 %) de semillas llenas que se registraron en conos de árboles de *P. leiophylla* (Gómez *et al.*, 2010). Sin embargo, el porcentaje de semillas llenas de *P. hartwegii* en la presente investigación fue similar al porcentaje (49 %) de semillas llenas con respecto al potencial de semillas de conos de árboles de *P. engelmannii* y *P. duranguensis* (Bustamane-García *et al.* 2012; Bustamane-García *et al.*, 2014). El porcentaje de semillas de *P. hartwegii* en el presente estudio fue ligeramente inferior al porcentaje (de 50 a 58 %) de semillas que se encontró en conos en árboles en un huerto semillero de *P. patula* en tres años de evaluación (Mendoza-Hernández *et al.*, 2010). Factores ambientales como abundancia de polen y sincronía en la maduración de los estróbilos masculinos y femeninos influyen en el número de semillas llenas.

También, la tasa de cruzamiento entre árboles no emparentados y una tasa baja de autofecundación influyen en un número alto de semillas llenas por el hecho de que hay mayor probabilidad de que alelos deletéreos formen heterocigotos.

El análisis de varianza reveló diferencias ($p < 0.0001$) entre subpoblaciones de *Pinus hartwegii* y entre árboles dentro de cada subpoblación para el peso promedio de una semilla. El peso promedio fue mayor (13 %) en las semillas de los conos que se recolectaron en Tequexquináhuac que el peso promedio de las semillas de los conos que se obtuvieron en Santa María Nativitas (Cuadro 3.3). En Tequexquináhuac, el peso promedio mayor se registró en las semillas de los árboles 8 y 17, mientras que el menor peso se halló en las semillas del árbol 1 (Cuadro 3.3). En San Pablo Ixayoc, el peso promedio mayor y peso menor se registraron en las semillas de los árboles 3 y 2, respectivamente. En Santa María Nativitas, el peso promedio mayor se encontró en las semillas del árbol 3, y el menor peso promedio se halló en las semillas del árbol 2. Un peso mayor en las semillas puede ser consecuencia de un mayor contenido de nutrimentos en el megagametofito, así como a un mayor tamaño del embrión y quizás a un mayor grosor en la testa. Características de la semilla que le permitirían sobrevivir en condiciones de mayor estrés que se presentan en los ambientes a mayor altitud. Las diferencias genotípicas son importantes en definir la diferencia en el peso de las semillas (Chaisurisri y El-Kassaby, 1994; Beaulieu y Simon, 1994). Por lo que es muy probable que las especies con semillas de mayor peso y tamaño tengan mayor oportunidad de sobrevivir las primeras fases del ciclo de vida (Davidson *et al.* 1996). El peso promedio de semillas es importante para determinar la cantidad de germoplasma requerido en los programas de plantaciones. Los resultados obtenidos en la presente investigación indicaron que el número promedio de semillas de *P. hartwegii* en un kg es de aproximadamente 52,631. Estos valores fueron similares al número promedio (53,631 semillas kg^{-1}) que Patiño (1973) reportó para

P. hartwegii. El peso promedio que se obtuvo para semilla de *P. hartwegii* (15 y 19 mg) en el presente estudio fue muy similar al peso (21 mg) que reportaron Iglesias *et al.* (2012) para esta especie en el Parque Nacional Cofre de Perote.

Cuadro 3.3. Media y error estándar (\pm) características reproductivas de subpoblaciones de *Pinus hartwegii* en El Monte Tlálloc.

Número de árbol	Peso de una semilla (mg)	Eficiencia Reproductiva (mg g ⁻¹)	Eficiencia en la producción de Semilla (%)	Índice de Endogamia
Tequexquináhuac				
1	11.3 \pm 0.58	71 \pm 4	64.5 \pm 0.031	0.079 \pm 0.016
2	14.9 \pm 0.45	57 \pm 7	35.7 \pm 0.039	0.184 \pm 0.033
3	13.9 \pm 0.43	92 \pm 3	59.8 \pm 0.031	0.086 \pm 0.015
4	13.9 \pm 0.45	65 \pm 4	45.4 \pm 0.033	0.095 \pm 0.025
5	17.9 \pm 0.48	82 \pm 3	63.1 \pm 0.033	0.114 \pm 0.022
6	15.7 \pm 0.52	43 \pm 2	28.8 \pm 0.014	0.106 \pm 0.034
7	17.5 \pm 0.43	96 \pm 3	67.1 \pm 0.022	0.037 \pm 0.014
8	19.5 \pm 0.46	72 \pm 3	52.5 \pm 0.032	0.146 \pm 0.023
9	13.6 \pm 0.46	83 \pm 3	57.2 \pm 0.033	0.177 \pm 0.025
10	14.1 \pm 0.58	88 \pm 8	42.5 \pm 0.043	0.203 \pm 0.044
11	15 \pm 0.58	114 \pm 4	68.1 \pm 0.026	0.03 \pm 0.010
12	11.2 \pm 0.52	65 \pm 3	49.8 \pm 0.032	0.3 \pm 0.028
13	15.1 \pm 0.43	88 \pm 3	51.6 \pm 0.022	0.119 \pm 0.019

Número de árbol	Peso de una semilla (mg)	Eficiencia Reproductiva (mg g ⁻¹)	Eficiencia en la producción de Semilla (%)	Índice de Endogamia
14	15.5 ± 0.52	39 ± 3	34.0 ± 0.019	0.141 ± 0.036
15	18 ± 0.43	54 ± 3	27.3 ± 0.010	0.1 ± 0.026
16	17 ± 0.49	111 ± 4	66.1 ± 0.020	0.027 ± 0.006
17	19.7 ± 0.75	47 ± 2	22.3 ± 0.008	0.093 ± 0.035
18	15.2 ± 0.42	87 ± 3	55.5 ± 0.022	0.061 ± 0.010
19	12.2 ± 0.47	99 ± 5	62.0 ± 0.030	0.129 ± 0.025
20	15.6 ± 0.45	61 ± 3	52.4 ± 0.028	0.187 ± 0.024
Media	15 ± 0.15a	77 ± 1b	51 ± 0.009ab	0.14 ± 0.01b
San Pablo Ixayoc				
1	14.5 ± 0.47	71 ± 4	64.5 ± 0.031	0.079 ± 0.016
2	13.2 ± 0.40	57 ± 7	35.7 ± 0.039	0.184 ± 0.033
3	16.1 ± 0.47	92 ± 3b	59.8 ± 0.031	0.086 ± 0.015
4	14.7 ± 0.71	65 ± 4	45.4 ± 0.033	0.095 ± 0.025
5	14.9 ± 0.60	82 ± 3	63.1 ± 0.033	0.114 ± 0.022
6	13.9 ± 0.48	43 ± 2	28.8 ± 0.014	0.106 ± 0.034
Media	14 ± 0.20b	84 ± 3a	67.1 ± 0.022a	0.037 ± 0.014c
Santa María Nativitas				
1	13.5 ± 0.46	76 ± 2	66.7 ± 0.021	0.137 ± 0.018
2	12.3 ± 0.44	58 ± 5	41.7 ± 0.036	0.337 ± 0.039
3	16 ± 0.71	76 ± 12	48.2 ± 0.074	0.275 ± 0.070

Número de árbol	Peso de una semilla (mg)	Eficiencia Reproductiva (mg g ⁻¹)	Eficiencia en la producción de Semilla (%)	Índice de Endogamia
Media	13 ± 0.29c	68 ± 3c	53 ± 0.026ab	0.25 ± 0.024a

El análisis de varianza indicó diferencias ($p < 0.0001$) entre las subpoblaciones de El Monte Tlálloc y entre árboles dentro de subpoblaciones para eficiencia reproductiva. El valor mayor de eficiencia reproductiva se encontró en los conos que se recolectaron en San Pablo Ixayoc. En Tequexquináhuac, el valor menor y valor mayor de eficiencia reproductiva se registraron en los árboles 14 y 11, respectivamente (Cuadro 3.3). En San Pablo Ixayoc, el valor menor y valor mayor de eficiencia reproductiva se encontraron en los conos de los árboles 2 y 3, respectivamente. En Santa María Nativitas, el valor menor se halló en el árbol 2, y el mayor valor se encontró en los árboles 1 y 3. La información sobre eficiencia reproductiva de la especie es nula en la literatura. La eficiencia reproductiva es variable en especies del género *Pinus*, por ejemplo mientras las poblaciones de estudio de *Pinus hartwegii* presentaron valores de la variable de 84 mg y 68 mg, en *Pinus leiophylla* Schl. & Cham. (Gómez *et al.*, 2010) se tiene registro de 16 mg de semilla por gramo de cada estróbilo, mientras que para *Pinus pincena* Gordon Quiroz *et al.* (2017) reporta 112.9 mg en eficiencia reproductiva. La eficiencia reproductiva es un indicador de la proporción de energía que un árbol dedica a la producción de semilla para la generación de nuevos individuos por lo que refleja la proporción de energía que se almacena en las semillas (Mosseler *et al.*, 2000).

El análisis de varianza no reveló diferencias ($p = 0.5943$) entre subpoblaciones de *Pinus hartwegii* para eficiencia en la producción de semilla. Sin embargo, este análisis indicó diferencias ($p < 0.0001$) entre árboles dentro de las subpoblaciones para la variable. En Tequexquináhuac, el

árbol 11 presentó el mayor valor de la variable con una diferencia de 40.8 % respecto al árbol de menor valor (árbol 15) (Cuadro 3.3). En San pablo Ixayoc, el menor porcentaje y mayor porcentaje de eficiencia en la producción de semillas se registró en los árboles 6 y 1, respectivamente. El porcentaje menor de esta variable se halló en los conos del árbol 2, y el porcentaje mayor se registró en los conos del árbol 1 en Santa María Nativitas. El valor de eficiencia en la producción de semilla en el presente estudio fue menor que el valor (75 %) para esta variable que se encontró en una población en el Parque Nacional Cofre de Perote (Alba *et al.*, 2003). Sin embargo, el valor de eficiencia en la producción de semilla es variable en especies del género *Pinus*. Por ejemplo, la eficiencia de producción de semilla para *Pinus pinceana* varió entre 35 y 65 % (Hernández, 2006). El valor de la eficiencia en la producción de semillas para *P. hartwegii* fue superior al valor (19 %) que se encontró para *P. johannis* M.-F. Robert-Passini (García *et al.*, 2014). Una polinización insuficiente y baja viabilidad y vigor del polen pueden influir en la eficiencia en la producción de semillas por la presencia de alelos letales en individuos homocigóticos y daños biológicos (Bramlett, 1977). Las poblaciones aisladas y con un número reducidos de árboles tienen valores bajos en la eficiencia en la producción de semillas debido a que el polen es escaso y aumenta la probabilidad de autofecundación y cruzamiento entre árboles emparentados (Flores, 2005; Mosseler *et al.*, 2000). Una polinización insuficiente, baja viabilidad y vigor del polen son las principales causas de valores bajos de la eficiencia en la producción de semillas (Bramlett, 1977).

El análisis de varianza indicó diferencias ($p=0.035$) entre las subpoblaciones del Monte Tlálloc, pero no entre árboles dentro de subpoblaciones ($p<0.7705$) para el índice de depresión en la producción de semillas de *Pinus hartwegii* en el presente estudio. La subpoblación de Santa María Nativitas fue la que presentó el mayor índice de depresión en la producción de semillas (Cuadro 3.3). El índice de depresión endogámica fue menor para *P. hartwegii* en el presente estudio que

los valores (0.48 y 0.50) que se encontraron en *P. leiophylla* y *P. johannis* (Gómez *et al.*, 2010; García *et al.*, 2014). Valores altos del índice de depresión endogámica están asociados con una alta tasa de cruzamiento entre individuos genéticamente emparentados (Griffin y Lindgreen, 1985; Willson, 1983). La autofecundación y cruzamiento entre individuos emparentados se conoce como endogamia la cual disminuye la capacidad de las especies para adaptarse a cambios ambientales (Mosser *et al.*, 2000; White *et al.*, 2007). La endogamia aumenta la frecuencia de individuos homocigóticos los cuales pueden ser menos competitivos que los heterocigóticos, particularmente en ambientes adversos, debido a la acción en estado homocigótico de alelos deletéreos o parcialmente deletéreos, fenómeno común en coníferas (Crnokrak y Barrett, 2002; Hart y Clark, 2007).

2.5.2 Germinación

La prueba Kruskal-Wallis mostró diferencias ($p < 0.0001$) entre subpoblaciones y entre árboles dentro de cada subpoblación para capacidad germinativa de semillas de *Pinus hartwegii*. Los valores de la capacidad germinativa fueron bajos para las tres subpoblaciones (Cuadro 3.4). Una variación alta se encontró entre árboles dentro de subpoblaciones para esta variable. El árbol 5 presentó el mayor valor el cual fue 39.5 % sobre el valor medio de capacidad germinativa de esta especie en Tequexquináhuac, mientras que el árbol 2 presentó un valor 58.8 % por debajo de la media de esta subpoblación (Cuadro 3.4; Figura 3.1). Diez árboles tuvieron valores mayores a la media mientras que los otros 10 árboles presentaron valores menores que el valor promedio de la subpoblación en Tequexquináhuac. En San Pablo Ixayoc, el árbol 2 exhibió el valor mayor para capacidad germinativa con 76.6 % sobre la media de la especie, mientras que el árbol 4 tuvo un valor muy bajo en capacidad germinativa con un 91.1 % por debajo de la media en esta subpoblación. En Santa María Nativitas el árbol 3 alcanzó el mayor valor de capacidad germinativa

con un porcentaje 20.7 % superior a la media, mientras que el árbol 1 presentó el menor valor con un porcentaje 22 % inferior a la media de esta subpoblación. El valor promedio de germinación en las subpoblaciones en El Monte Tlálloc fue 49.6 %. Este valor de capacidad germinativa fue bajo, sin embargo, fue superior al valor (43 %) que se registró para *P. hartwegii* en una población del Cofre de Perote (Iglesias *et al.*, 2006). Sin embargo, el valor de capacidad germinativa de *Pinus hartwegii* fue menor que el valor que se encontró para *P. leiophylla* (82.5 %) (Gómez *et al.*, 2010) y *P. engelmannii* (98.1 %) (Bustamante *et al.*, 2012). Estos valores de capacidad germinativa mostraron una amplia variación en especies del género *Pinus*. La correlación entre la capacidad germinativa y las características reproductivos fue nula (Cuadro 3.5).

Cuadro 3.4. Medias y error estándar (\pm) de características germinativas de semillas de árboles de *Pinus hartwegii* en subpoblaciones del Monte Tlálloc.

Número de árbol	Capacidad Germinativa	Valor Pico	Días Valor Pico
Tequexquináhuac			
1	35.6 \pm 1.2	2.82 \pm 0.15	7.55 \pm 0.19
2	24.2 \pm 1.3	2.60 \pm 0.14	6.33 \pm 0.21
3	53.0 \pm 1.4	3.88 \pm 0.15	11.30 \pm 0.28
4	72.0 \pm 1.3	5.93 \pm 0.14	11.76 \pm 0.22
5	82.0 \pm 1.5	7.57 \pm 0.14	9.76 \pm 0.18
6	68.9 \pm 1.2	7.30 \pm 0.12	8.76 \pm 0.20
7	72.7 \pm 1.0	5.72 \pm 0.18	9.49 \pm 0.21
8	78.8 \pm 1.1	8.44 \pm 0.09	8.03 \pm 0.26
9	43.2 \pm 1.1	4.20 \pm 0.01	7.36 \pm 0.23

Número de árbol	Capacidad Germinativa	Valor Pico	Días Valor Pico
10	47.7 ± 1.0	3.47 ± 0.22	11.15 ± 0.24
11	80.3 ± 0.8	7.64 ± 0.16	9.79 ± 0.22
12	76.5 ± 1.3	7.40 ± 0.13	9.88 ± 0.25
13	81.8 ± 1.3	5.67 ± 0.13	12.42 ± 0.24
14	47.0 ± 1.5	4.91 ± 0.11	6.76 ± 0.23
15	25.1 ± 1.2	3.32 ± 0.16	8.85 ± 0.22
16	54.7 ± 1.3	3.97 ± 0.18	12.09 ± 0.21
17	74.2 ± 1.3	6.15 ± 0.11	11.33 ± 0.23
18	43.2 ± 1.4	3.42 ± 0.11	9.79 ± 0.21
19	47.0 ± 1.1	3.57 ± 0.13	11.06 ± 0.20
20	68.2 ± 1.2	12.42 ± 0.16	4.33 ± 0.19
Media	58.8 ± 1.3a	5.52 ± 0.16a	9.38 ± 0.22a
San Pablo Ixayoc			
1	37.1 ± 2.06	2.65 ± 0.25	9.88 ± 0.45
2	77.7 ± 2.6	3.80 ± 0.19	8.85 ± 0.46
3	42.5 ± 1.4	4.66 ± 0.18	5.61 ± 0.46
4	3.9 ± 1.7	0.22 ± 0.21	2.91 ± 0.33
5	63.6 ± 1.5	6.47 ± 0.16	8.36 ± 0.35
6	74.2 ± 2.4	7.57 ± 0.14	9.36 ± 0.38
Media	44.0 ± 2.7c	4.25 ± 0.28a	7.52 ± 0.42bc
Santa María Nativitas			
1	35.8 ± 1.3	2.60 ± 0.36	10.42 ± 0.58

Número de árbol	Capacidad Germinativa	Valor Pico	Días Valor Pico
2	55.4 ± 2.5	3.94 ± 0.28	8.24 ± 0.46
3	46.5 ± 2.4	5.79 ± 0.34	8.28 ± 0.32
Media	45.9 ± 2.9b	4.81 ± 0.33a	8.52 ± 0.45ab

Cuadro 3.5. Coeficiente de correlación Spearman entre variables de germinación con características reproductivas

Variables	Germinación	Valor Pico	No. de días para Valor Pico
Potencia de semillas	-0.15993	-0.06946	-0.32968
Número de óvulos abortados 1er año	-0.00345	-0.07044	-0.0271
Número de óvulos abortados 2do año	-0.36816	-0.31034	-0.18159
Número de semillas vanas	-0.09832	0.05025	-0.31563
Número de semillas llenas	-0.04041	-0.08621	-0.03179
Peso promedio de una semilla	0.25407	0.27241	0.00222
Eficiencia reproductiva	0.02735	-0.23202	0.41222
Eficiencia de semillas	0.0621	0.01379	0.06554
Índice de depresión endogámica	0.0069	0.14877	-0.25379

La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias ($p < 0.0001$) entre subpoblaciones y entre árboles dentro de Tequexquináhuac y San Pablo Ixayoc para el valor pico. También, esta prueba indicó diferencias ($p < 0.0082$) entre árboles dentro de Santa María Nativitas para esta variable. La

velocidad de germinación fue mayor 25.17 % en las semillas que se recolectaron en Tequexquináhuac que la velocidad de germinación menor la cual se registró en las semillas que se recolectaron en Santa Pablo Ixayoc. En Tequexquináhuac, la velocidad mayor de germinación se registró en las semillas del árbol 5 (Cuadro 3.4; Figura 3.1). La velocidad de germinación de las semillas de este árbol fue 39.5 % superior a la velocidad promedio de germinación de los árboles en Tequexquináhuac. La velocidad menor de germinación se encontró en las semillas del árbol 2. La velocidad de germinación fue 58.8 % menor que la velocidad promedio de los árboles en esta subpoblación. En San Pablo Ixayoc, la velocidad mayor de germinación se encontró en las semillas del árbol 2 con un valor 76.6 % superior a la media de la población y requirió del 24.5 % del tiempo para alcanzar la velocidad promedio de germinación, mientras que la velocidad menor se encontró en las semillas del árbol 4 el cual tuvo una velocidad 91.1 % menor que la velocidad promedio de los árboles de esta población (Cuadro 3.4; Figura 3.2). En Santa María Nativitas, la velocidad mayor de germinación se registró en las semillas del árbol 2 con un porcentaje 20.7 % superior a la media de la subpoblación, mientras que la velocidad menor se encontró en las semillas del árbol 1 con un porcentaje 22 % inferior a la velocidad promedio de la subpoblación (Cuadro 3.4; Figura 3.3). El envejecimiento y deterioro de la semilla debido al manejo de beneficio y almacenamiento pueden tener un efecto negativo sobre su germinación (Shaban, 2013). Otros factores que pueden afectar la calidad fisiológica de la semilla, son la edad fisiológica de la planta, factores genéticos como la endogamia y factores ambientales como la posición del fruto, la humedad del suelo, el tiempo de recolecta y la presencia de patógenos (Baskin y Baskin, 2014). El valor pico y el número de días para alcanzar el valor pico no tuvieron correlación con alguna característica reproductiva (Cuadro 3.5).

La media poblacional en capacidad germinativa en Tequexquináhuac se encontró en el 59 %, teniendo como límites de germinación a los árboles 5 con un porcentaje por arriba del 80 % y al árbol 2 con un 25 % de la capacidad germinativa (Figura 3.1).

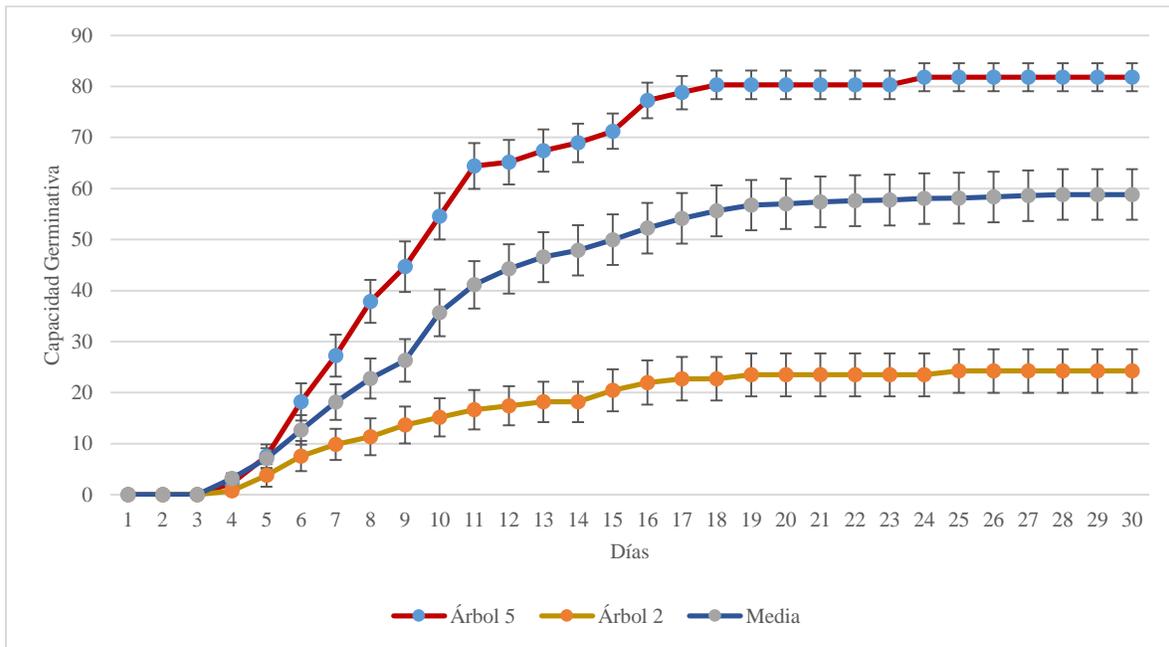


Figura 3.1. Capacidad germinativa y error estándar (\pm) de semillas de *Pinus hartwegii* en árboles de la subpoblación de Tequexquináhuac y su media.

La media poblacional en capacidad germinativa en San Pablo Ixayoc se encontró en el 44 %, teniendo como límites de germinación a los árboles 2 con un porcentaje cercano al 80 % y al árbol 4 con menos del 10 % de la capacidad germinativa (Figura 3.2).

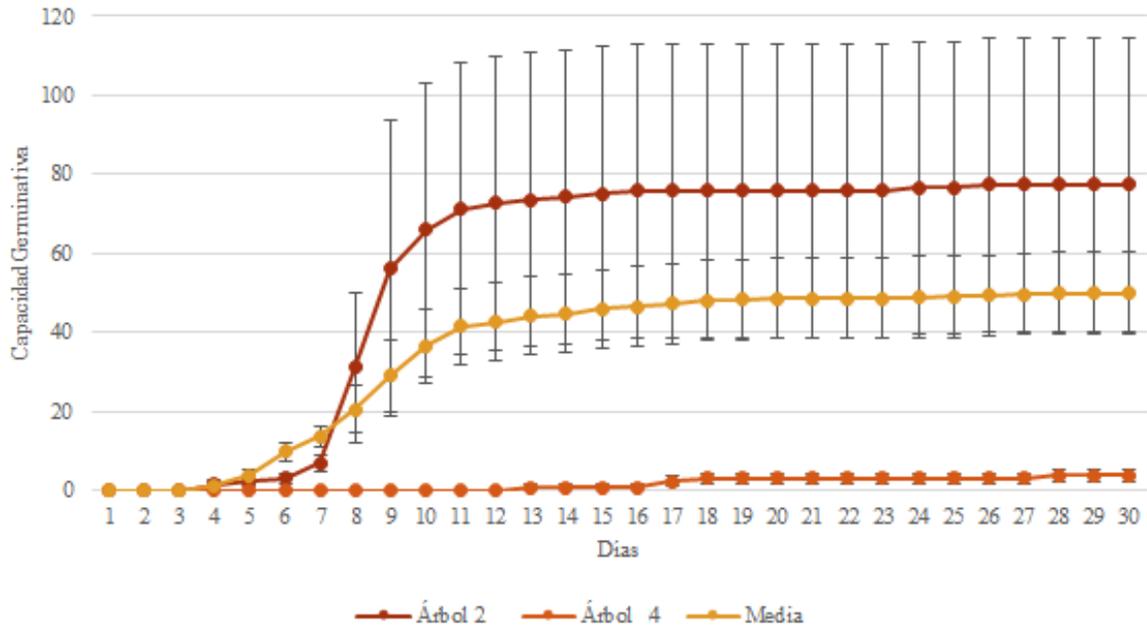


Figura 3.2. Capacidad germinativa y error estándar (\pm) de semillas de *Pinus hartwegii* en árboles de la subpoblación de San Pablo Ixayoc y su media.

En Santa María Nativitas se encontró una media poblacional de capacidad germinativa del 46 %, mientras que sus límites máximos y mínimos fueron del 55 y 36 % correspondiente a los árboles 2 y 1 respectivamente (Figura 3.3).

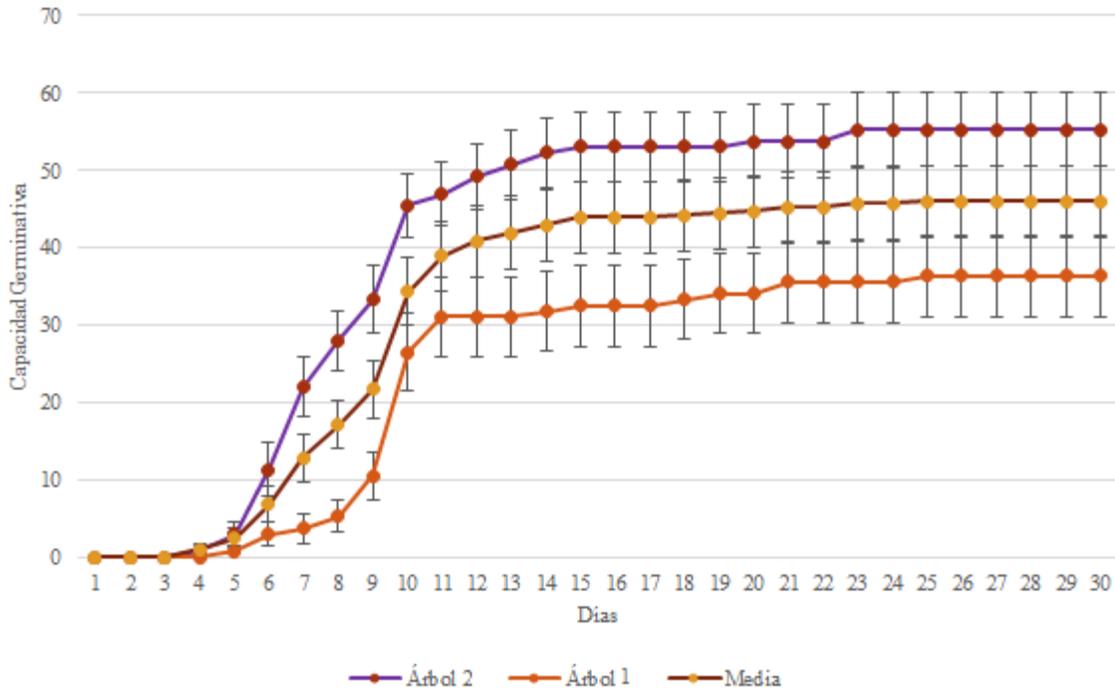


Figura 3.3. Capacidad germinativa y error estándar (\pm) de semillas de *Pinus hartwegii* en árboles de la subpoblación de Santa María Nativitas y su media.

La germinación está influenciada por el tamaño y peso de la semilla (Cuadro 3.5). Semillas más grandes y de mayor peso tienen un porcentaje y velocidad de germinación mayor que semillas más pequeñas, de menor peso, debido a una mayor cantidad de las reservas de nutrientes almacenados en el endospermo (Rawat y Bakshi, 2011). La correlación entre peso de la semilla y capacidad germinativa confirma que las especies con semillas de mayor peso y tamaño tienen mayor oportunidad de sobrevivir las primeras fases de su ciclo de vida (Davidson *et al.* 1996), lo cual puede tener implicaciones en la producción de vivero. Por lo que en las subpoblaciones del Monte Tláloc es posible observar la correlación entre el número de semillas llenas, su peso, eficiencia en la producción de semillas y eficiencia reproductiva, de igual manera se establece una relación directa entre el número de semillas vanas y el índice de depresión en la producción de semillas

(índice de endogamia), ya que esta variable aumenta la frecuencia de individuos homocigóticos los cuales pueden ser menos competitivos que los heterocigóticos, particularmente en ambientes adversos, debido a la acción en estado homocigótico de alelos deletéreos o parcialmente deletéreos, fenómeno común en coníferas (Crnokrak y Barrett, 2002; Hart y Clark, 2007).

Ninguna de las variables de germinación presentó correlación con las variables de indicadores reproductivos. Esto se puede deber a que diferentes genes pueden actuar en diferentes etapas del ciclo de vida de *Pinus hartwegii*. Aunque, los bajos porcentajes de germinación pudieron ser consecuencia de genes deletéreos que actúan en las etapas del desarrollo de los embriones cuando inicia el proceso de germinación.

2.6 CONCLUSIONES

Variación alta se encontró en las variables relacionadas con los indicadores reproductivos de *Pinus hartwegii* entre subpoblaciones y entre árboles. El número de semillas llenas fue alto mientras que el índice de depresión endogámica fue bajo. Los valores mayores de potencial de semillas, número de óvulos abortados en el segundo año, número de semillas llenas, eficiencia reproductiva y eficiencia en la producción de semillas se encontraron en los conos que se recolectaron en árboles en San Pablo Ixayoc. El número mayor de óvulos abortados en el primer año y el mayor peso promedio de una semilla se registraron en los conos que se recolectaron en Tequexquináhuac. El mayor número de semillas vanas se halló en los conos de los árboles en Santa María Nativitas. El valor de capacidad germinativa fue bajo en las semillas de *Pinus hartwegii*, sin embargo alcanzaron la máxima velocidad de germinación en un periodo corto. La correlación entre variables reproductivas y variables de germinación fue nula.

2.7 LITERATURA CITADA

Adams W. T. (1992) Gene dispersal within forest tree populations. *New Forests* 6:217-240.

<http://dx.doi:10.1007/BF00120646>

Alba L. J., A. Rentería A. y J. Márquez R. (2003) Potencial y eficiencia de producción de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl. de dos poblaciones de México. *Foresta Veracruzana*

5:23-26, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49750104>

Arriaga L. y L. Gómez (2004) Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México, en J. Martínez y A. Fernández (comp.), Cambio Climático: una visión desde México. INE/SEMARNAT. pp: 255-278.

Astudillo-Sánchez C.C, J. Villanueva-Díaz, A. R. Endara-Agramont, G. E. Nava-Bernal1 y

M. Á. Gómez-Albores (2017) Influencia climática en el reclutamiento de *Pinus hartwegii* Lindl. del ecotono bosque-pastizal alpino en Monte Tláloc, México. *Agrociencia* 51:105-118., <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30249773001>

Beaulieu J. and J. P. Simon (1994) Genetic structure and variability in *Pinus strobus* in Quebec.

Canadian Forest Service Publications 24:1726-1733, <http://dx.doi:10.1139/x94-223>

Baskin C. C. and J. M. Baskin (2014) Variation in seed dormancy and germination within and

between individuals and populations of a species *In*: Baskin, C.C., and J.M. Baskin (eds). Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. 2nd ed. Kentucky. Academic Press. pp: 277–373.

- Bramlett D. L., E. W. Belcher, G. L. De Barr, G. D. Hertel, R. P. Karrfalt, C. W. Lantz, T. Miller, K. D. Ware and H. O. Yates (1977)** Cone analysis of southern pines: A guidebook. Southeaster Forest Experiment Station. General Technical Report SE-13. USDA, Forest Service. Asheville, NC. 28 p.
- Bonner F. T., J. A. Vozzo, W. W. Elam, and S. B. Land (1994)** Tree Seed Technology Training Course. Instructor's Manual. USDA, Forest Service. General Technical Report SO-106. New Orleans, Louisiana. 160 p.
- Bustamante-García V, J. Á. Prieto-Ruíz, E. Merlín-Bermudes, 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* 18:7-21.
- Bustamante-García V, J. Á. Prieto-Ruíz, A. Carrillo-Parra, R. Álvarez-Zagoya, H. González-Rodríguez and J. J. Corral-Rivas (2014)** Seed production and quality of *Pinus durangensis* Mart., from seed areas and seed stands in Durango, Mexico. *Pakistan. Journal of Botany* 46:1197-1202.
- Cain M. D. (1988)** Competition impacts on growth of naturally regenerated loblolly pine seedlings. *Research Note* 1:1-5, <https://doi.org/10.2737/SO-RN-345>
- Castilleja S. P., P. Delgado V., C. Sáenz-Romero and Y. Herrerías D. (2016)** Reproductive success and inbreeding differ in fragmented populations of *Pinus rzedowskii* and *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, two endemic Mexican pines under Threat. *Forest* 7:178, <http://dx.doi.org/doi:10.3390/f7080178>

- Chaisurisri K. y Y. A El-Kassaby (1994)** Genetic diversity in a seed production population vs. natural populations of Sitka spruce. *Biodiversity and Conservation*. 3:512-523, <http://dx.doi:10.1007/BF00115157>
- Crnokrak P. and S. C. H. Barrett (2002)** Perspective: purging the genetic load: a review of the experimental evidence. *Evolution* 56:2347–2358.
- Correa-Díaz, A., L. C. R. Silva, W. R. Horwath, A. Gómez- Guerrero, J. Vargas-Hernández, J. Villanueva- Díaz and A. Velázquez- Martínez (2019)** Linking remote sensing and dendrochronology to quantify climate- induced shifts in high- elevation forests over space and time. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 124: 166-183 <http://dx.doi:10.1029/2018JG004687>
- Davidson R. H., G. W. Edwards D., O. Sziklai, Y. A. El- Kassaby (1996)** Genetic variation in germination parameters among populations of pacific silver fir populations. *Silvae Genetica* 45:165-171.
- El-Kassaby Y.A. and B. Jaquish (1996)** Population density and mating pattern in western larch. *Journal of Heredity* 87:438–443, <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a023034>
- Endara-Agramont A.R., R. Calderón-Contreras, G. Nava-Bernal, S. Franco-Maass (2013)** Analysis of fragmentation processes in high-mountain forests of the centre of Mexico. *American Journal of Plant Sciences* 4:697-704, <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2013.43A088>
- Fechner G. H. (1978)** The biology of flowering and fertilization. In: Proceedings flowering and seed development in trees: a symposium. Mississippi State University. 263 p.

- Flores L. C., J. López U., J. J. Vargas H. (2005)** Indicadores Reproductivos en poblaciones naturales de *Picea mexicana* Martínez de México. *Agrociencia* 39: 117-126, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30239111>
- Frankham, R., J. D. Ballou and D. A. Briscoe (2004)** A Prime of Conservation Genetics. Cambridge University Press. New York, USA. 220 p.
- García G. V, C. Ramírez H., C. Flores L. y J. López U. (2014)** Diversidad y estructura genética de *Pinus johannis*. *Agrociencia* 48: 863-873, <http://www.scielo.org.mx/pdf/agro/v48n8/v48n8a8.pdf>
- Gómez J. D. M., C. Ramírez H., J. Jasso M. y J. López U. (2010)** Variación en características reproductivas y germinación de semillas de *Pinus leiophylla* Schiede ex Schlttdl. & Cham. *Revista fitotecnia mexicana* 33:297-304, <http://redalyc.uaemex.mx/src/inicio/ArtPdfRed.jsp?iCve=61015520003>
- Griffin A. R. and D. Lindgreen (1985)** Effect of inbreeding on production of filled seed in *Pinus radiata*-experimental results and a model of gene action. *Theoretical and Applied Genetics* 71:334-343, <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00252077>
- Hagman M. and L. Mikkola (1963)** Observations on cross, self, and interspecific pollination in *Pinus peuce* Griseb. *Silvae Genetica*. 12:73-79.
- Hartl D. L. and A. G. Clark (2007)** Principles of Population Genetics. 4th ed. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, USA. 652 p.

- Hernández S. P. (2006)** Producción e indicadores reproductivos de semillas en ocho poblaciones naturales de *Pinus pinceana* Gordon. Universidad Agraria Antonio Narro. División de Agronomía. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. 49 p.
- Iglesias A. L. G., I. Mora y J. L. Casas (2006)** Morfometría, viabilidad y variabilidad de las semillas de la población de *Pinus hartwegii* del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Cuadernos de Biodiversidad* 19:14-18, <http://dx.doi.org/10.14198/cdbio.2006.19.03>
- Iglesias A. L. G., L. Y. Solís R y H. Viveros V. (2012)** Variación morfométrica en dos poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* Lindl. del estado de Veracruz. *International Journal of Experimental Botany* 81:239-246.
- Kamienska A. and R. P. Pharis (1975)** Endogenous gibberelins of pine pollen. II. Changes during germination of *Pinus attenuata*, *Pinus coulteri* and *Pinus ponderosa*. *Plant Physiology* 56:655-659, <http://doi:10.1104/pp.56.5.655>
- Márquez R. J., V. Rebolledo-Camacho y J. L. Contreras y Zayas (2007)** Variación de conos de *Pinus* oaxacana Mirov en una población de Los Molinos, Municipio de Perote, Veracruz. *Foresta Veracruzana* 9:45-50, <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49790207>
- Martínez M. (1948)** Los pinos mexicanos. Ediciones Botas. México. D. F. 361 p.
- Mendoza-Hernández N.B, C. Ramírez-Herrera, J. López-Upton, V. Reyes-Hernández y P. A. López (2018)** Variación de características reproductivas de árboles de *Pinus patula* en un huerto semillero sexual. *Agrociencia* 52:279-291

- 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* 78:928-940, <https://doi.org/10.1139/b00-065>
- Niembro R. A. y Fierros G. A. M. (1990)** Factores ambientales que controlan la germinación de las semillas de pinos. En: Memoria. Mejoramiento Genético y York. pp. 44-51.
- Owens J. N. (1995)** Constraints to seed production: temperate and tropical forest trees. *Tree Physiology* 15:477-484, <https://doi.org/10.1093/treephys/15.7-8.477>
- Owens J. N., J. Bennett and S. L'Hirondelle (2005)** Pollination and cone morphology affect cone and seed production in lodgepole pine seed orchards. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 383–400, <https://doi.org/10.1139/x04-176>
- Patiño V. F. (1973)** Floración, fructificación y recolección de conos y aspectos sobre semillas de pinos mexicanos. *Bosques y fauna* 10:20-30.
- Perry J. P. (1991)** The Pines of México and Central América. Timber Press. Portland, Óregon, USA. 231 p.
- Quiroz V. R. I, J. López U., V. M. Cetina A., G. Ángeles P. (2017)** Capacidad reproductiva de *Pinus pinceana* Gordon en el límite sur de su distribución natural. *Agrociencia* 51:91-104.
- Rajora O. P., M. H. Rahman, G. P. Buchert and B. P. Dancik. (2000)** Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in oldgrowth eastern white pine (*Pinus strobus*) in

Ontario, Canada. *Molecular Ecology*, 9:339-348, <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00886.x>

Rawat K. and M. Bakshi (2011) Provenance variation in cone, seed and seedling characteristics in natural populations of *Pinus wallichiana* A. B. Jacks (Blue Pine) in India. *Annals Forest Research* 54:39-55, <http://doi.org/10.15287/afr.2011.96>

Rodríguez-Trejo, D.A, U. B. Castro-Solis, M. Zepeda-Bautista and R. John Carr (2007) First year survival of *Pinus hartwegii* following prescribed burns at different intensities and different seasons in central Mexico. *International Journal of Wildland Fire* 16:54-62 <https://doi.org/10.1071/WF05061>

Robledo-Arnuncio J. J., R. Alía and L. Gil (2004) Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Molecular Ecology* 13:2567-2577, <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02251.x>

Shaban M. (2013) Review on physiological aspects of seed deterioration. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences* 6:627-631.

Trujillo N. E. (1996) Análisis y pruebas rápidas de la calidad de la semilla. In: Memorias de curso para profesores; Mejoramiento Genético, Selección y Manejo de Fuentes Semilleras y de Semillas Forestales. PROSEFOR, CATIE. Turrialba, Costa Rica. pp: 86-101.

Villers-Ruiz L. y Trejo-Vázquez I. (2004) Evaluación de la vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. En: Martínez J., Fernández-Bremauntz A. y Osnaya P. comp. Cambio Climático: Una Visión desde México. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Instituto Nacional de Ecología. México D.F. pp. 239-254.

White T. L., W. T. Adams and D. B. Neale (2007) Forest Genetics. CAB International. London, UK. 682 p.

Willson M. F. (1983) Plant reproductive ecology. John Wiley & Sons. Nueva York. 282 p.

CAPITULO III. ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *Pinus hartwegii* EN EL MONTE

TLÁLOC

3.1 RESUMEN

La medición cuantitativa de la estructura de los rodales es importante para entender el funcionamiento del ecosistema de *Pinus hartwegii* y aportar conocimiento para la toma de decisiones para contribuir al manejo forestal. En el presente estudio, el objetivo fue: evaluar la composición estructural de subpoblaciones de *Pinus hartwegii* en El Monte Tlálloc. Veintinueve unidades de muestreo se establecieron en tres subpoblaciones. El tamaño de cada unidad de muestreo fue 500 m² (20 x 25 m). Todos los árboles se contaron en cada unidad de muestreo. La altura se midió a todos los árboles, y el diámetro se midió a todos los árboles con alturas mayores a 1.30 m. Los entrenudos se contaron en árboles menores a 10 m de altura. La densidad y estructura en altura, diámetro y edad se determinó en cada subpoblación. La densidad varió entre 112 y 298 árboles ha⁻¹, valores encontrados en Santa María Nativitas y Tequexquináhuac, respectivamente. También, la densidad arbórea fue baja en las categorías de alturas menores a los 10 m. En Santa María Nativitas, sólo el 15 % de los árboles tuvieron alturas menores de 10 m. Sin embargo, la mayoría (65 %) de los árboles tuvieron alturas menores de 10 m, y solo el 26 % alcanzaron alturas superiores a 25 m en Tequexquináhuac. La mayoría (56.9 %) de los árboles tuvieron diámetros menores a 10 cm en Tequexquináhuac, mientras que sólo el 15 % de los árboles tuvieron diámetros

menor a 10 cm en Santa María Nativitas. No hubo árboles menores de 8 años en las tres subpoblaciones. La densidad arbórea fue baja en las subpoblaciones de *Pinus hartwegii* en el Monte Tláloc por lo que existe un riesgo considerado para esta especie.

Palabras claves: densidad arbórea, estructura en altura, estructura en diámetro

3.2 ABSTRACT

The quantitative measurement of the structure of stands is important to understand the function of the *Pinus hartwegii* ecosystem and contribute knowledge to make decisions to contribute to the forest management. In the present study, the objective was: to evaluate the structural composition of *Pinus hartwegii* sub populations in the Monte Tláloc. Twenty nine sample units were established in three sub populations. The sample-unit size was 500 m² (20 x 25 m). All trees were counted in each sampled Unit. The height was measured to all trees in the sampled unit, and the diameter was measured to all trees with height above 1.30 m. The whorls were counted in each tree shorter than 10 m. The density varied between 112 and 298 trees ha⁻¹, values found in Santa María Nativitas and Tequexquináhuac, respectively. Also, the tree density was low in the category of heights below 10 m. In Santa María Nativitas, only 15 % of trees had heights below 10 m. However, most trees (65 %) had heights below 10 m, and only 26 % of the trees reached heights above 25 m in Tequexquináhuac. Most (56.9 %) trees had diameters below to 10 cm in Tequexquináhuac, while only 15 % of the trees had diameters below 10 cm in Santa María Nativitas. There were no trees below 8 years old in the three subpopulations. The tree density was low in the sub populations of *Pinus hartwegii* in the Monte Tláloc so that there is a high risk for this species.

Key words: *Pinus hartwegii*, tree density, height structure, diameter structure

3.3 INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de *Pinus hartwegii* Lindl. influyen en los ecosistemas en los ciclos biogeoquímicos, hidrológicos, proveen alimento y hábitat para animales. Esta especie tiene importancia económica por el aprovechamiento de la madera para obtener pulpa para fabricar papel y madera aserrada (Richardson, 1998). *Pinus hartwegii* se encuentra en el límite de la vegetación arbórea en el extremo superior del rango de distribución altitudinal del género *Pinus* en México (Perry, 1991). Sin embargo, la explotación forestal como la corta clandestina restan superficie a los bosques y modifican la composición de estos ecosistemas (Rzedowski, 1978).

Algunas de las poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* en México se encuentran seriamente amenazadas por factores naturales y antropogénicos, constituyendo en la actualidad poblaciones reducidas, fragmentadas y aisladas entre sí (López, 1993). Aunque, el crecimiento de esta especie está limitado principalmente por las condiciones ambientales como bajas temperatura y heladas que predominan en las áreas donde esta especie crece (Hernández et al., 2005).

La densidad es una de las pocas variables que representan de manera sencilla y objetiva la estructura de áreas forestales, por lo que es un indicador confiable del grado de ocupación del arbolado de un lugar específico en un tiempo específico (Zeide, 2004). La estructura de la masa forestal se puede definir como la forma en que los diferentes elementos del sistema se organizan en el espacio (Kimmins, 1997). La estructura de un ecosistema se puede describir a través de la variación en las dimensiones de los árboles (Gadow y Hui, 1999; Franklin *et al.*, 2002). Las alturas y diámetros son las variables de mayor uso para describir el tamaño de los árboles (Del Río *et al.*, 2003). En términos ecológicos existe la estructura de edades que describe el número relativo de

jóvenes y viejos en la población, así como también la estructura por talla, que describe el número de individuos grandes y pequeños, por tamaño (Silvertown y Doust, 1993)

La medición cuantitativa de aspectos relacionados con la estructura de los rodales es importante para entender el funcionamiento del ecosistema, lo cual puede aportar elementos de decisión para contribuir al manejo forestal. En este sentido, se planteó como objetivo: evaluar la composición estructural de subpoblaciones de *Pinus hartwegii* en El Monte Tlálloc. Se espera un número mayor de árboles con dimensiones menores en las subpoblaciones de esta especie para que la especie permanezca a largo plazo en El Monte Tlálloc.

3.4 MATERIALES Y MÉTODOS

Un total de 29 unidades temporales de muestreo se establecieron en subpoblaciones en el Monte Tlálloc (Cuadro 4.1). Las unidades de muestreo se establecieron tomando como referencia los árboles que se seleccionaron para la recolecta de conos en un estudio previo. Cada unidad de muestreo tuvo una forma rectangular de 500 m² (25 x 20 m). Una brújula (SUNTO ®) se utilizó para determinar los ángulos de 90° de cada uno de los vértices. Uno de los lados se estableció paralelo a la pendiente mientras que el otro fue perpendicular, y siempre se compensó de acuerdo a la pendiente. Todos los árboles se contaron dentro de la unidad de muestreo. La altura se midió a todos los árboles dentro de la parcela de muestreo. La altura se midió con un estadal (Leica®) a los árboles menores de 7 m mientras un altímetro (Haga®) se usó para medir los árboles con alturas superiores a los 7 m. El diámetro se midió a 1.30 m de altura con una cinta diamétrica. Sólo la altura se midió a los árboles con altura menor a 1.30. El número de verticilos se contó a todos los árboles con una altura menor a los 10 m con el fin de conocer la edad de estos. Se consideró que un verticilo representa el crecimiento de los árboles en un año. La altura al primer verticilo se midió a todos los árboles menores a una altura de 10 m. La edad en la que un árbol alcanzó el

primer verticilo se determinó con el promedio del valor de altura de los árboles entre el número de verticilos. Además, un valor de tres se agregó por el tiempo en que las árboles de *P. hartwegii* rompen el estado cespitoso. Una viruta se extrajo de los árboles adultos que se tomaron como referencia con un taladro Preesler (Haglöf®) para determinar su edad. Posteriormente, el número de árboles se agrupó de acuerdo a los siguiente rangos de altura; 0- 1.30 m, 1.4-5 m, 5-10 m, 11-15 m, 16-20 m, 21-25 m, 26-30 m, 31-35 y >35 m.

Cuadro 4.1. Localización de subpoblaciones de *Pinus hartwegii* en el Monte Tláloc.

Subpoblación (msnm)	Coordenadas geográficas		Número de sitios de muestreo
	Latitud Norte	Longitud Oeste	
Tequexquináhuac	19.400516	-98.734034	20
San Pablo Ixayoc	19.415132	-98.734297	6
Santa María Nativitas	19.414515	-98.741462	3

Análisis estadístico

Los datos de cada una de las variables de estudio no cumplieron con los principios de normalidad y homogeneidad. Número de árboles, altura y diámetro se analizaron bajo pruebas no paramétricas en una clasificación unidireccional que se basa en puntajes de una variable de respuesta donde las medianas son los indicadores con el NPAR1WAY, software SAS/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute Inc. 2012).

3.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La prueba Van der Waerden mostró diferencias ($p < 0.0001$) entre subpoblaciones para la densidad de árboles ha^{-1} en El Monte Tláloc (Figura 4.1). La subpoblación en Tequexquináhuac presentó la mayor densidad de árboles ($298 \text{ árboles } \text{ha}^{-1}$), mientras que en Santa María Nativitas fue donde se registró la densidad menor ($112 \text{ árboles } \text{ha}^{-1}$). El desarrollo óptimo de *Pinus hartwegii* ocurre en suelos profundos, ricos en materia orgánica con un buen drenaje, texturas franca, migajón arenoso, negros de praderas o de tipo chernozem, con un pH de 5.5 a 7.1 (Sánchez y Huguet, 1959). Por lo que la subpoblación de esta especie en Tequexquináhuac puede estar creciendo en las mejores condiciones ambientales que le permiten el establecimiento y desarrollo de un mayor número de individuos de la especie. Endara *et al.* (2013) mencionan que los árboles en los bosques densos y semidensos alcanzan las mayores alturas promedio, tal es el caso de Tequexquináhuac donde se presentó la mayor densidad entre poblaciones, así como los valores mayores en altura. Sin embargo, la densidad fue baja en todas las categorías de altura de plantas que se definieron en la presente investigación (Figura 4.1), y esta fue muy baja en las categorías menores a 10 m. Esto puede poner en riesgo de deterioro a la especie en El Monte Tláloc debido a la baja probabilidad de que esas plantas jóvenes lleguen a la etapa adulta y puedan remplazar a los árboles maduros en el futuro, por lo que, es urgente implementar acciones que promuevan la reproducción de la especie y establecimiento de plantas jóvenes en el área que ocupa *P. hartwegii* en El Monte Tláloc. Los cambios en el número de individuos en el tiempo es el objetivo de la dinámica poblacional, la cual resume el resultado de los procesos de nacimiento, muerte, inmigración y emigración (Caswell, 1989; Silvertown y Doust, 1993). Esta diferencia en densidad arbórea entre subpoblaciones se puede deber a las diferentes condiciones ambientales, mismas que pueden ser atribuidas a la altitud, exposición y disturbios naturales o antropogénicos como

incendios forestales. Las temperaturas bajas y heladas pueden ocasionar que los árboles de *P. hartwegii* tengan producción abundante de estróbilos en periodos largos en estos ambientes. Además, los vientos fuertes pueden provocar la caída de estróbilos en crecimiento en los meses entre abril y julio de cada año. También, los incendios forestales son frecuentes en la parte alta de la montaña lo que puede afectar y matar las plántulas jóvenes. El valor de la densidad de *P. hartwegii* fue muy bajo comparado con los valores (entre 425 y 598,462 árboles ha⁻¹) en rodales de *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm, una especie que crece en rodales a menor altitud pero que las temperaturas bajas son frecuentes en invierno con la presencia de grandes cantidades de nieve (Litton., *et al.*, 2003).

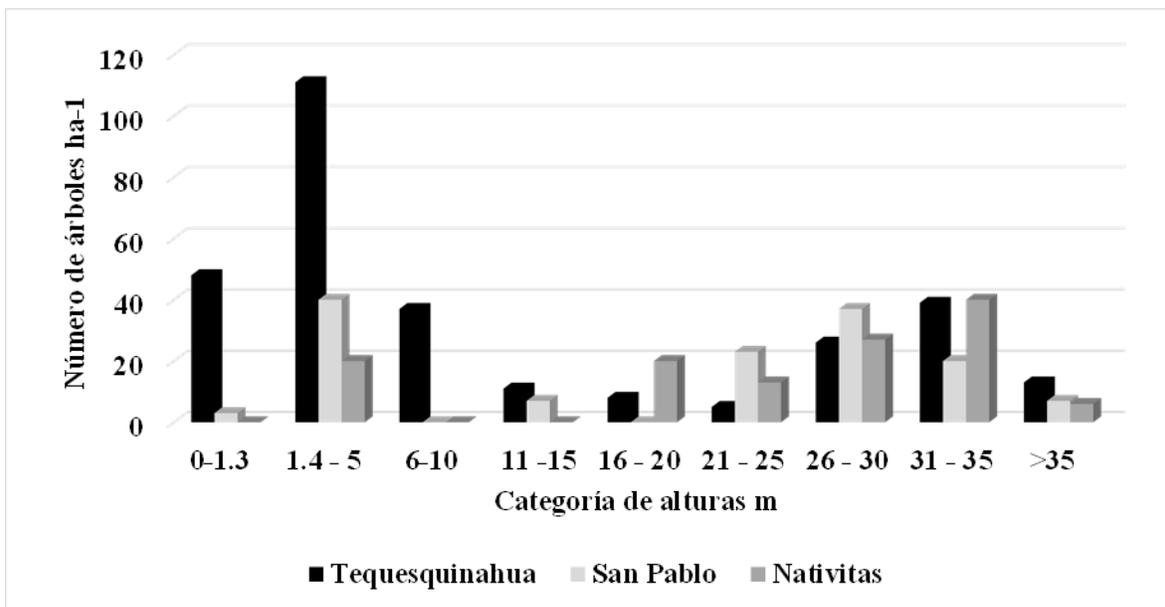


Figura 4.1. Estructura vertical de árboles en tres subpoblaciones de *Pinus hartwegii* en El Monte Tláloc.

El crecimiento de los árboles está regulado y limitado por la disponibilidad de recursos (Watkinson, 1997). Sin embargo, en poblaciones naturales son varios factores, como polinizadores, herbívoros, enfermedades y plagas, dispersión de semillas por animales, suelo,

clima, densidad de la misma población y competencia lo que define el desarrollo y establecimiento de la especie (Caswell, 1989; Silvertown y Doust, 1993).

En las subpoblaciones de Tequexquináhuac y San Pablo Ixayoc se presentó una tendencia similar en cuanto a la presencia de árboles en alturas por debajo de 1.30 m y aquellos con alturas superiores a los 25 m (Figura 4.1), donde se presenta un mayor número de individuos de menor altura, es decir la distribución de la población se concentra en árboles de tallas juveniles, estructura poblacional típica de una población en crecimiento, lo que indica alta producción de semillas llenas años atrás, que en la actualidad se ve reflejado en la presencia de individuos jóvenes. Santa María Nativas presenta mayor número de árboles con alturas superiores a los 25 m lo cual indica la baja productividad de la subpoblación, donde se alberga mayor número de árboles adultos, y por ende una posible pérdida de la población. La magnitud de crecimiento de los árboles es función de las potencialidades definidas por su genotipo, cuyo nivel de expresión es influenciado por la condición del sitio (Davel y Ortega, 2003)

La prueba Van der Waerden indicó diferencia ($p > 0.0001$) entre subpoblaciones para el diámetro a una altura de 1.3 m. La distribución de las categorías diamétricas de los árboles presentó una estructura poblacional de desarrollo de *Pinus hartwegii*, debido a que ésta mostró un mayor número de individuos en categorías diamétricas menores (Figura 4.2). El número mayor de árboles se encontró en la categoría diamétrica 0 a 5 cm seguido por la categoría de 6 a 10 cm en Tequexquináhuac. El número de árboles en las categorías diamétricas 11-15, 16-20 y 21-25 cm fueron similares entre las subpoblaciones de Tequexquináhuac y San Pablo Ixayoc. La mayoría de los árboles tuvo diámetros menores a los 45 cm con excepción de árboles en Tequexquináhuac donde se registraron diámetros de alrededor de 70 cm.

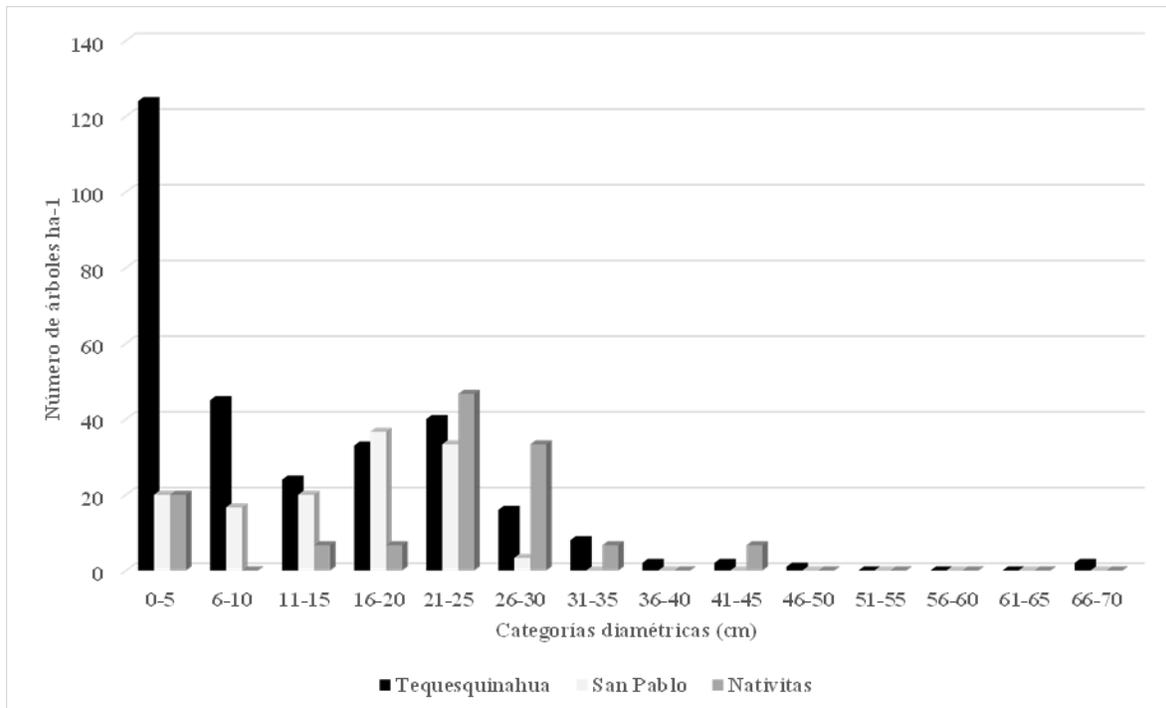


Figura 4.2. Categoría diamétricas de árboles en tres subpoblaciones de *Pinus hartwegii* en El Monte Tláloc.

Tequexquínahuac se encuentra en la parte media del Monte Tláloc, donde comienza la población de *Pinus hartwegii*, por lo cual los valores de la variable pueden atribuirse a mejores condiciones ambientales, bajo la misma lógica que expone Aguirre *et al.* (2003) quienes registraron en *Pinus hartwegii* valores dasométricos bajos debido a condiciones de sitio menos favorables en la parte más alta del Cerro del Potosí, como suelos menos profundos y temperatura inferior debido a la altitud.

La mayoría de árboles con edades menores a 30 años y alturas menores a 10 m se encontraron en Tequexquínahuac (Figura 4.3). Un número reducido de árboles menores de 14 años se encontró en las tres poblaciones con un número nulo de árboles menores de 19 años en Santa María Nativitas. La presencia baja de árboles jóvenes se puede deber a los periodos largos entre años

semilleros en poblaciones de esta especie. También, otra causa puede ser la presencia de incendios de alta intensidad que pueden ocasionar la muerte de árboles jóvenes de esta especie en el Monte Tláloc. Este número de árboles menores a los 30 años puede ser una causa que conduzca a esta población a estar en riesgo de extinción aunado al aumento de la temperatura por el cambio climático que puede modificar el ambiente para que otras especies de coníferas se establezcan en el ambiente que actualmente es ocupado por árboles de *Pinus hartwegii*. Una producción abundante de conos se maduró en el invierno 2017 y 2018 por lo que se espera que un número elevado de semillas de *Pinus hartwegii* en estas poblaciones. Además, la presencia de incendios se observó en los meses de mayo y junio de 2019 por lo se espera que las semillas que hayan sobrevivido a los incendios en la zona germinen durante la temporada de lluvias y se pueda aumentar el número de árboles jóvenes de *Pinus hartwegii* en El Monte Tláloc.

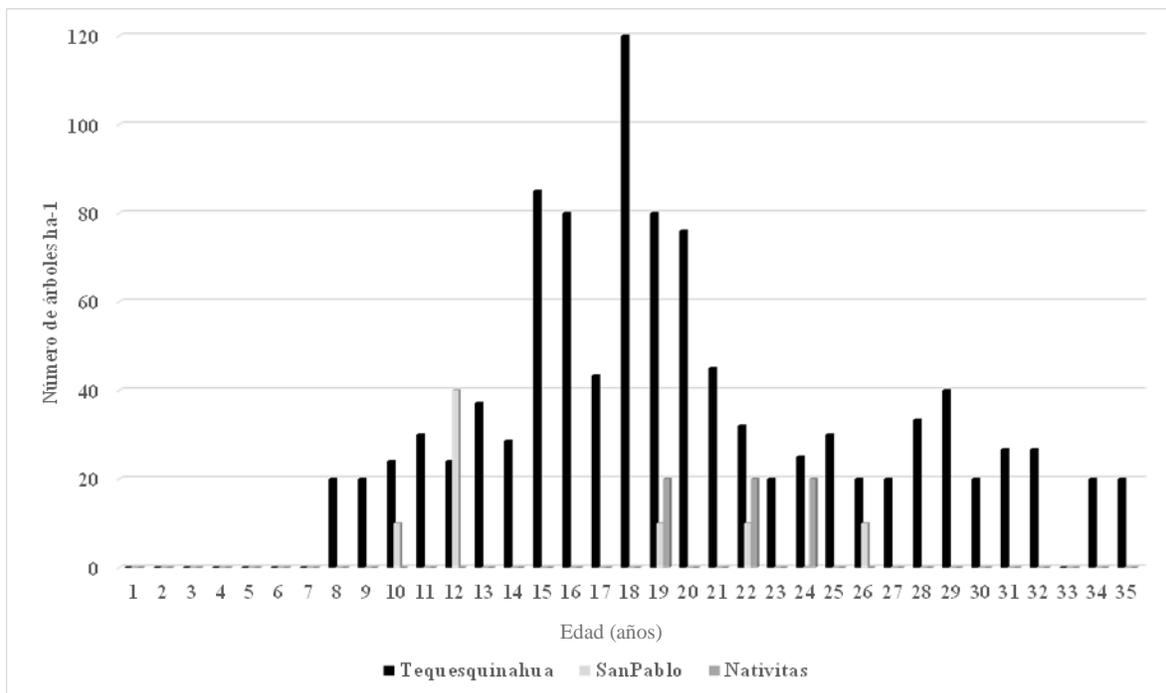


Figura 4.3. Edad del número de árboles ha-1 menores a los 10.5 m de altura de *Pinus hartwegii* en el Monte

Por otro lado se encontró que la edad promedio fue de 95 años para los árboles de *Pinus hartwegii* con alturas superiores a los 25 (Cuadro 4.2). Los árboles con mayor longevidad se encontraron en San Pablo Ixayoc aun cuando los árboles con mayor diámetro y altura se encontraron en Tequexquináhuac. Factores ambientales como bajas temperaturas y escasas de precipitación pueden influir en el crecimiento de los árboles. Quizás, la población de esta especie en San Pablo Ixayoc pudo haber estado expuesta a una menor frecuencia de precipitación o bien por las características del terreno se le podría atribuir una menor humedad en la zona.

Cuadro 4.2. Edad, altura y diámetro de los árboles maduros en tres subpoblaciones en El Monte Tlálloc.

Subpoblaciones	Edad (años)	Diámetro (cm)	Altura (m)
Tequexquináhuac	95	57	32
San Pablo Ixayoc	103	54	30
Santa María Nativitas	88	51	30
Promedio	95	54	31

3.6 CONCLUSIONES

La densidad arbórea fue baja en las subpoblaciones de *Pinus hartwegii* en el Monte Tlálloc por lo que existe un riesgo considerado para esta especie si las condiciones actuales prevalecen. Aunque, un número mayor de árboles se encontró en las menores categorías en altura y categorías diamétricas en las subpoblaciones de árboles de *Pinus hartwegii* en el Monte Tlálloc, este número es bajo. El número de árboles con edad menor a 10 años fue bajo en las subpoblaciones de *Pinus hartwegii* en El Monte Tlálloc.

3.7 LITERATURA CITADA

Aguirre C. O. A., J. Jiménez P., H. Kramer, A. Akca (2003) Análisis estructural de ecosistemas forestales en el Cerro del Potosí, Nuevo León, México. *CIENCIA UANL* 6:219-225, <http://doi.org/402/40260210>

Campbell T. N. (1949) The Pioneer tree-ring work of Jacob Kuechler . *Tree-Ring Bull.* 15, 16-20, <http://hdl.handle.net/10150/255320>

Caswell H. (1989) Matrix populations models. Construction, analysis and interpretation. *Sinauer Associates, Inc. Publishers.*

Crow T. R., D. S. Buckley, E. A. Nauertz and J. C. Zasada (2002) Effects of management on the composition and structure of Northern Hardwood Forests in Upper Michigan. *Forest Science* 48:129-145, <https://www.fs.usda.gov/treesearch/pubs/13262>

Davel M. y A. Ortega (2003) Estimación del índice de sitio para pino oregón a partir de variables ambientales en la Patagonia Andina Argentina. *Bosque* 24:55-69, <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002003000100005>

Del Río M., F. Monte, I. Cañellas y G. Montero (2003) Revisión: índices de diversidad estructural en masas forestales. *Invest. Agrar: Sist. Recur. For.* 12:159-176, <http://dx.doi.org/10.5424/795>

Endara-Agramont A.R., R. Calderón-Contreras, G. Nava-Bernal, S. Franco-Maass (2013) Analysis of fragmentation processes in high-mountain forests of the centre of Mexico.

American Journal of Plant Sciences 4:697-704,
<http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2013.43A088>

- Franklin J. F., T. A. Spies, R. V. Pelt, A. B. Carey, D. A. Thornburgh, D. R. Berg, D. B. Lindenmayer, M. E. Harmon, W. S. Keeton, D. C. Shaw, K. Bible y J. Chen (2002)** Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forest as an example. *Forest Ecology and Management* 155:399-423, [http://dx.doi:10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](http://dx.doi:10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Gadow K. V. y G. Hui (1999)** Modelling forest development. Forestry Sciences. Springer Science+Business Media. 213 p.
- Hartshorn G. S. (1975)** A matrix model of tree population dynamics. *Tropical Ecological Systems* 41-51, http://dx.doi:10.1007/978-3-642-88533-4_4
- Hernández A. J. C., G. G. Gutiérrez, L. L. Almeida y D. J. A. B. Ordóñez (2005)** Análisis dendroclimático de *Pinus hartwegii* en el volcán nevado de Toluca. México. I Simposio Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México. Memorias. Laboratorio de Biotecnología y Ecología Aplicada. LABIOTECA. Xalapa, Veracruz, México. Noviembre 17 y 18, 2005. pp: 102-103.
- Hett J. M. (1971)** A dynamic analysis of age in sugar maple seedlings. *Ecology* 52:1071-1074, <https://doi.org/10.2307/1933815>
- Hunter M. L. (1999)** Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 698 p.

- Ishii H. T., S. Tanabe and T. Hiura (2004)** Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science* 50:342-355, <https://doi.org/10.1093/forestscience/50.3.342>
- Kimmins J. P. (1997)** Forest ecology: A foundation for sustainable management. Prentice Hall, New Jersey. 596 p.
- López J. (1993)** Variación de características morfológicas en conos y semillas de *Pinus greggii*. *Agrociencia* 1:81-95.
- Litton C. M., M. G. Ryan, D. B. Tinker, and D. H. Knight (2003)** Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests of contrasting tree density. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 351–363, <http://doi.org/10.1139/X02-181>
- Mariaux A. (1981)** Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. *Bois et Forêts des tropiques*. 128:20-30.
- Perry J. P. (1991)** The Pines of México and Central América. Timber Press. Portland, Óregon, USA. 231 p.
- Richardson D. M. (1998)** Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press. Cambridge. Pp. 3-149
- Rzedowski J. (1978)** La vegetación de México. LIMUSA. México. 502 p
- Sánchez y Huguet (1959)** Las coníferas de México. Unasyuva. FAO. <http://www.fao.org/3/x5390s/x5390s04.htm>

Silvertown J. W. y J. L. Doust (1993) Introduction to Plant Population Biology. *Annals of Botany* 75:101-106, [http://org.doi:10.1016/S0305-7364\(05\)80014-9](http://org.doi:10.1016/S0305-7364(05)80014-9)

Toumey J. W. and F. C. Korstian (1947) Foundations of silviculture. John Wiley and Sons, Inc. New York, NY. USA. 469 p.

Watkinson R. A. (1997) Plant Population Dynamics. *Plant Ecology* 359-401, <http://org.doi:10.1002/9781444313642.ch12>

Zeide B. (2004) Optimal stand density: a solution. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 846-854, <http://org.doi:10.1139/x03-258>

CONCLUSIONES GENERALES

La caracterización de los estróbilos de *Pinus hartwegii*, además de reflejar el componente genético, también se ve influenciada por factores ambientales de los sitios de recolecta; por lo que las poblaciones de El Monte Tlálloc y Nevado de Toluca, así como rangos altitudinales dentro de cada población, presentaron variabilidad en determinadas características reproductivas. Sin embargo ambas poblaciones presentaron condiciones que favorecieron ciertas características que deberían ser consideradas para recolecta de semillas en programas de conservación de la especie. El Nevado de Toluca presentó semillas de mayor peso, con el menor índice de endogamia, mientras que El Monte Tlálloc registró valores superiores en número de semillas llenas, eficiencia reproductiva y eficiencia en la producción de semilla. En el caso de rangos altitudinales la parte media en ambas poblaciones (3750-3900 y 4000 en El Monte Tlálloc y Nevado de Toluca respectivamente) presentó el valor mayor en eficiencia en la producción de semilla y menor índice de endogamia; mientras que en los sitios de mayor altura (>3900 en El Monte Tlálloc y 4100 en Nevado de Toluca) se registró el menor número de semillas vanas. De las subpoblaciones en El Monte Tlálloc, San Pablo Ixayoc presentó valores superiores al resto de las subpoblaciones en variables como potencial de semillas, eficiencia reproductiva y eficiencia en la producción de semillas, además de registrar el menor índice de endogamia, así como el menor número de semillas vanas y el mayor número de semillas llenas. La población del Monte Tlálloc a pesar de presentar valores bajos en capacidad germinativa en las semillas de *Pinus hartwegii*, éstas alcanzaron la máxima velocidad de germinación en un periodo corto. Por las condiciones actuales en El Monte Tlálloc, la especie de *Pinus hartwegii* se encuentra en riesgo de desaparecer, ya que a pesar de encontrar un mayor número de árboles en las menores categorías en altura y diámetro, la densidad arbórea es baja.