



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"Regeneración de *Pinus teocote* (Schiede & Deppe ex
Schlechtendal & Chamiso) en el Ajusco Medio D. F."

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A:

RODRIGO TZUNUN CAMPOS RUIZ



DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARIA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS

2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:
"Regeneración de Pinus teocote (Schiede & Deppe ex
Schlechtendal & Chamiso) en el Ajusco Medio D.F."


realizado por Rodrigo Tzunun Campos Ruiz

con número de cuenta 9531459-8 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología


Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente


Director de Tesis
Propietario

Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders 


Propietario

Dr. Jorge Meave del Castillo 


Propietario

Dr. Héctor Mario Benavides Meza 

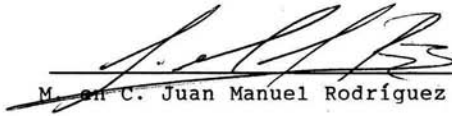
Suplente

Dra. María Teresa Valverde Valdés 

Suplente

Dr. Lauro López Mata 

Consejo Departamental de Biología


M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Yunu Yucu ninu

Yucu ninu xian kumani
ini-ri jin-ro, kua'a kiti nchaka-ro
nuni cháa ñú-un nayuu roó
nta'u nta'u, ntukuifí-ro
Maro skuanu yunu
skuanu ita yisi
ita nteyu, vincha, ji'i
ntuvi ja kanuu skuanu-ro
Yunu nuyuja,
nuxeñu, nujanu
nuyuntu, inti-i kanuu
Io iin chaa ntiti roo
te tu kuenta sa'a-de
konte nu ni ntua-ro
Pan ni sa'a
te vasi nuku'un ini-de roo
Chii maro kuu ja sa'a
Lu! Lu! yuku ninu
te nuu nte'e jika-yo
tuun! tuun! ntukuifí-ro

Poema mixteco de
Juan de Dios Ortiz Cruz
Lila Downs, Paul Cohen

Arbol, Cerro negro

Cerro de Yucuni nu
mi aprecio es para tí
tú alimentas a tantos animales,
y cuando sufres incendios
te quedas sin bosque
que triste!, que triste!
De ti crecen los árboles
crece la flor de borrachitos
la orquídea, el nopal, los hongos
todo lo necesario
Arbol de Ocote!, crucillo!
engretado! madroño de lujos!
Un guardián te cuida y no te hacen caso
hasta que te ven caer
y ven bramas de tempestades
entonces se acuerdan de tí
De tí convierten el ataúd
te ocupan como asiento
te ocupan como cama
te ocupan para todo
Eres de vital importancia
de tí la leña, de tí el ocote
de tí el carbón, árbol!
tú eres la cruz del calvario
En todo eres ocupado
por eso la gente te cuida
tú eres quien nos da la belleza
lindo! lindo! yucuninu
Cuando te vemos lejos,
Tu belleza es encantadora
de negro te vistes
y negro te seguirás viendo.

A mis padres Adriana y Roberto

Agradecimientos

A mi familia, por todo el cariño y el respaldo recibido para llevar a cabo mis proyectos de vida. En particular a mis padres, que me además inculcaron desde niño el amor y respeto hacia la naturaleza.

A Consuelo Bonfil por su gran dedicación y apoyo para que este trabajo resultara lo mejor posible.

A Héctor, por aventarse prácticamente todo el trabajo de campo conmigo y las divertidas conversaciones en el proceso.

A los ejidatarios en el Parque Ecológico "El Tepozán" por permitirme trabajar ahí.

A los sinodales: Dr. Jorge Meave, Dr. Héctor Benavides, Dra. Teresa Valverde y Dr. Lauro López por haber aceptado revisar y sugerir valiosas mejoras al presente trabajo, además de haber sido parte importante de mi formación académica en la carrera.

A la maestros Abigail Aguilar y Miguel Ángel Alfaro por contagiarme aún más del gusto por la Biología.

A los compañeros del laboratorio Especializado de Ecología: Vania, Pablo, Laura, Rafael, Paola, sin olvidar a los maestros Pedro Eloy y Mariana Hernández.

A los miembros del laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales en especial al Dr. Víctor Chávez, Mabel y Claudia por introducirme en el mundo de la investigación científica formal y por los buenos recuerdos de mi estancia durante el Servicio Social.

A mi banda de la Prepa 6: Yasmín, Edgar, Juan Carlos por su amistad incondicional que me han otorgado por tanto tiempo. A Octavio, Francisco y también a Jose Luis y Chema porque además me acompañaron al trabajo de campo.

A mis amigos de la carrera por hacerla más llevadera y entretenida: Victor, Miguel, Luis, Elva y Perla.

A mis amigas; Laura, por esas tardes existenciales; Isabel por nuestra empatía máxima, y a ambas por la enorme ayuda brindada en muchos sentidos.

A mi nueva adición de amigos: Rafael, Pedro, Ricardo, Areli, Aline y Lalo

A Liliana por la ayuda en la elaboración del proyecto y a Vanesa y Santiago que también se involucraron en la talacha en el Ajusco.

A Probetel por haberme otorgado una beca que ayudó a concluir el trabajo de tesis y difundirlo en el extranjero.

ÍNDICE

	Página
Resumen	1
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1 Antecedentes	7
1.1.1 La regeneración en poblaciones vegetales	7
1.1.2 La reproducción en pinos	8
1.1.3 Dispersión de semillas y depredación post-dispersión	13
1.1.4 Germinación	15
1.1.5 Establecimiento de plántulas	18
1.1.6 El papel del fuego en las poblaciones de pinos	23
1.2 Objetivos	26
2. MÉTODOS	27
2.1 La especie en estudio	27
2.2 El sitio de estudio	28
2.3 Métodos experimentales	31
2.3.1 Producción y dimensiones de conos y semillas	31
2.3.2 Depredación pre-dispersión	33
2.3.3 Banco de semillas	33
2.3.4 Germinación de semillas y establecimiento en condiciones de campo	34
2.3.4.1 Depredación post-dispersión	34
2.3.4.2 Germinación	35
2.3.5 Efecto de altas temperaturas en la viabilidad de semillas	35
2.3.6 Supervivencia y crecimiento de plántulas	38
3. RESULTADOS	40
3.1 Producción y dimensiones de conos y semillas	40
3.2 Depredación pre-dispersión	42
3.3 Banco de semillas	42
3.4 Germinación de semillas y establecimiento en condiciones de campo	42

3.4.1 Depredación post-dispersión	42
3.4.2 Germinación en condiciones de campo	44
3.5 Efecto de altas temperaturas en la viabilidad de semillas	45
3.6 Supervivencia y crecimiento de plántulas	48
4. DISCUSIÓN	55
4.1 Producción y dimensiones de conos y semillas	55
4.2 Depredación pre-dispersión	58
4.3 Banco de semillas	60
4.4 Germinación de semillas y establecimiento en condiciones de campo	60
4.4.1 Depredación post-dispersión	60
4.4.2 Germinación	61
4.5 Efecto de altas temperaturas en la viabilidad de semillas	61
4.6 Supervivencia y crecimiento de plántulas	63
5. CONCLUSIONES	68
Referencias	69
Apéndice A.	79

Resumen

Se estudió una población de *Pinus teocote* en San Andrés Totoltepec, en la sierra del Ajusco, al sureste de la ciudad de México, con la finalidad de encontrar los principales factores que limitan su regeneración natural. Durante un año se analizó la producción y germinación de semillas, la tolerancia de éstas al calor en condiciones experimentales, su depredación y la supervivencia y el crecimiento de plántulas en condiciones naturales.

La producción de semillas de San Andrés se comparó con la de otra población (Juchitepec, Edo. de México). Las dimensiones de los conos se correlacionaron positivamente con el número de semillas producidas en Juchitepec, pero no en San Andrés. Los conos fueron más grandes en Juchitepec, población que registró un menor porcentaje de conos dañados (20.5%) por la chinche semillera (*Leptoglossus occidentalis*) que la de San Andrés (71.3%). La menor producción de semillas por cono y el mayor porcentaje de ataque por insectos dieron como resultado una producción de semillas viables mucho menor en San Andrés, lo que podría estar relacionado con el debilitamiento del arbolado por efecto de la contaminación atmosférica en esta zona debido a su cercanía con la ciudad de México.

Los experimentos que simularon el calentamiento de conos y semillas producido por incendios de diferente intensidad y duración mostraron que, en general, las semillas de esta especie no toleran temperaturas de 200°C y superiores, aunque los conos actúan como amortiguadores efectivos del calor en exposiciones muy breves o temperaturas menores. La aportación de semillas viables para la regeneración post-incendio puede, por tanto, provenir de semillas de conos expuestos a un incendio superficial de poca duración e intensidad, o de conos no expuestos en caso de incendios de copa.

La depredación de semillas posteriores a la dispersión, la germinación y el establecimiento y crecimiento de plántulas fueron analizados en cuatro micrositios, definidos por la combinación de dos condiciones de dosel (bajo y fuera de éste) y dos distancias a los pastos amacollados (menos y más de 30 cm). La depredación de semillas fue significativamente mayor lejos de los pastos (41.5%) que cerca de ellos, mientras que el dosel no tuvo efecto en la remoción. No se encontraron diferencias significativas en la

germinación entre micrositos y no se detectó la presencia de un banco semillas de esta especie en el suelo.

La mortalidad de plántulas después de un año fue muy alta (83%) y se debió principalmente al estrés hídrico durante la temporada de secas (77.3%), a pesar de que la presencia del dosel favoreció significativamente la supervivencia. En condiciones abiertas la supervivencia final fue menor a 10% y bajo el dosel fue de 21%. La depredación de plántulas por conejos y cabras, que se presentó en la temporada seca, fue mayor en condiciones abiertas. En sentido contrario a la supervivencia, el crecimiento (altura y cobertura) fue mayor en condiciones abiertas y lejos de los pastos. Así, aunque el establecimiento inicial se ve favorecido por la presencia de una sombra protectora, es probable que la persistencia posterior bajo el dosel disminuya en etapas sucesivas y el éxito en la regeneración de *P. teocote* dependa de la formación eventual de claros.

1. INTRODUCCIÓN

En México, la zona ecológica templada subhúmeda cubre aproximadamente el 20.05% del territorio. Los principales tipos de vegetación que se encuentran en ella son los bosques de pino y de pino-encino (13.7%) y los bosques de encino (5.5%). Otros tipos de bosques, dominados por los géneros *Abies*, *Juniperus*, *Pseudotsuga*, *Picea*, *Cupressus* y *Alnus*, así como el matorral de *Pinus culminicola*, ocupan una superficie mucho menor, de alrededor de 1.6% (Rzedowski, 1988; Toledo y Ordóñez, 1993).

Los bosques de pino forman una unidad fisonómica bien definida, pero no una unidad ecológica, ya que ocupan una amplia gama de condiciones climáticas. En una porción amplia de esta gama, principalmente en las zonas templadas, los requerimientos ambientales de muchas especies de pinos son compartidos por diversas especies de *Quercus*, con las que coexisten formando las comunidades conocidas como bosques de pino-encino. Sin embargo, los pinos también se encuentran en la zona tropical húmeda y subhúmeda, en el bosque mesófilo de montaña y en algunos matorrales. Su distribución altitudinal abarca desde el nivel del mar hasta los 4 100 m snm, en el límite de la vegetación arbórea; sin embargo el 95% de la comunidades dominadas por pinos se localizan entre 1200 y 3000 m snm (Rzedowski, 1988).

La temperatura media anual en que generalmente se encuentran los bosques de pino varía entre 6 y 28°C; la precipitación anual oscila entre 350 y 1000 mm, dependiendo de la especie, condiciones que coinciden parcialmente con el tipo climático Cw (templado subhúmedo) de Köppen (Rzedowski, 1988).

Los sustratos litológicos en que más frecuentemente se establecen los pinos son en suelos de origen ígneo, aunque también se encuentran en gneis, esquistos, areniscas, lutitas y calizas. Esto puede estar relacionado con su tolerancia a suelos ácidos (pH de entre 5 y 7) y a una serie de factores históricos, principalmente la actividad volcánica, que ha influido en la evolución del grupo. Características como el color, la textura, el contenido de nutrientes y la profundidad del suelo presentan grandes variaciones en las diferentes regiones en los que se

distribuyen los pinos; en general, estos requieren de buenas condiciones de drenaje (Rzedowski, 1988; Perry, 1991; Keeley y Zedler, 1998).

Este género tiene características que le confieren resistencia a las heladas, a largos periodos de sequía, a los incendios frecuentes, al pastoreo, a la baja fertilidad del suelo y a otros tipos de estrés, lo que le brinda ventajas sobre las angiospermas en sitios con estas características (Rzedowski, 1988; Keeley y Zedler, 1998).

Los pinos se presentan en todos los estados de la Republica Mexicana, exceptuando a Campeche y Yucatán (Sánchez y Huguet, 1959; Niembro, 1986; Rzedowski, 1988; Perry, 1991). De acuerdo con la SARH (1994), los bosques de coníferas y de encinos cubren entre 13 y 14.5% del territorio nacional, cifras que incluyen bosques secundarios. Actualmente, tanto los factores ambientales (altitud, humedad, temperatura, calidad del suelo) como los antropogénicos (actividades agropecuarias y de explotación forestal) afectan de manera importante la distribución de los bosques de pino-encino en nuestro país (Challenger, 1998 Alba-López *et al.*, 2003).

La diversidad biológica de los bosques de pino y encino es bastante alta, ya que en ellos se encuentra alrededor de 24% del número total de especies que componen la flora de México, valor superior al de cualquier otra comunidad ecológica del país. Además, 70% de dichas especies son endémicas de estos tipos de bosque (Rzedowski, 1988). Se calcula que en México existen por lo menos 47 especies de pinos (Farjon y Styles, 1997), casi 50% de las 111 reconocidas actualmente a nivel mundial (Price *et al.*, 1998), lo que hace de nuestro país el mayor centro de diversidad de este género; 35 de estas especies son endémicas de México (Perry, 1991; Styles, 1993; Perry *et al.*, 1998). Del número total de especies en México, 31 corresponden al subgénero *Diploxylon* o pinos duros y 16 al *Haploxylon* o pinos suaves.

Las comunidades de bosque de pino albergan una alta proporción de las especies de vertebrados endémicos de Mesoamérica (excepto las aves) y la mayor cantidad de vertebrados con distribución ecológicamente restringida. Les corresponde además el segundo

lugar por el número de aves terrestres endémicas que en ellas se encuentran (Flores-Villela y Gerez, 1994).

Los bosques de pino tienen influencia sobre los ecosistemas en diversas formas: afectan los procesos biogeoquímicos y los regímenes hidrológicos y de fuego, proveen alimento y hábitat a animales, y pueden llegar a regular el clima regional y global (Richardson y Rundel, 1998).

Las comunidades secundarias de estos bosques pueden ser más diversas que los bosques primarios. Los pinos son predominantes en comunidades secundarias, por lo que en general se les considera especies pioneras tras perturbaciones naturales y antropogénicas (Galindo-Jaimes *et al.*, 2002). Además, se regeneran con relativa rapidez, en especial en sitios abiertos, de modo que los ecosistemas dominados por pinos se consideran resistentes a la influencia humana, por lo menos cuando ésta no es muy intensa, amplia o prolongada y no provoca un cambio radical en las características del suelo ni destruye las fuentes más próximas de propágulos (Challenger, 1998).

Rzedowski (1988) considera que muchos de los bosques de pinos mexicanos son comunidades secundarias surgidas y/o mantenidas por perturbaciones antropogénicas, principalmente a través del fuego, en zonas ocupadas originalmente por bosques de encino, encino-pino, oyamel, *Cupressus* e incluso por selvas tropicales. Es muy probable que entre las diferentes series sucesionales haya algunas en las que los pinares de una especie sustituyan a otra(s) especies de pinos. En general, las comunidades maduras o al menos las más antiguas de pinos se presentan en las montañas más altas de México. Sin embargo, el papel del fuego en el desarrollo de los pinares es muy discutido: si bien se ha considerado perjudicial para su desarrollo y permanencia, dado que los destruyen o impiden su regeneración (Loock, 1950; Miranda, 1952), también se ha propuesto como un factor ecológico que contribuye a su mantenimiento frente a la competencia con otras especies menos resistentes (Agee, 1998).

Según Little (1962) y Verduzco *et al.* (1962), los bosques de pino que están cerca del límite latitudinal inferior de su distribución son los que más frecuentemente representan fases sucesionales mantenidas por el fuego, mientras que los más boreales constituyen bosques maduros. Se considera también que el fuego ha sido responsable en gran medida de la expansión y persistencia de los pinos tropicales, ya que en ausencia de disturbios éstos son sustituidos por otras especies de maderas duras (Vela, 1980). Es probable que el fuego tenga un efecto diferencial en las distintas especies de pino aunque aún no se cuenta con mucha información al respecto.

Además de su importancia ecológica, los bosques de pino en México constituyen un recurso de gran importancia forestal debido a su facilidad de explotación, a su relativa rapidez con la que crecen los individuos, y en especial por su amplia distribución y buen desarrollo en el país.

Los principales productos obtenidos de los pinos son la leña para uso doméstico, la celulosa para la producción de papel y la madera para su uso en construcción, carpintería y ebanistería. La obtención comercial de estos productos se concentra en menos de 10 especies, entre las que destacan *Pinus arizonica*, *P. ayacahuite*, *P. cooperi*, *P. durangensis*, *P. engelmannii*, *P. montezumae*, *P. patula* y *P. pseudostrobus* (Rzedowski, 1988), las cuales son consideradas de alta importancia económica. De menor importancia económica se consideran las especies no maderables, como *P. michoacana*, *P. leiophylla*, *P. oocarpa* y *P. teocote*, usadas para extraer resina, y las especies piñoneras valoradas por sus semillas comestibles, como *P. cembroides*. En muchos casos el manejo que se da a estos pinares es poco o nulo y, por lo tanto, el interés ecológico y forestal sobre estas especies es bajo (Rzedowski, 1988; Challenger, 1998), lo que impide tomar medidas correctas para su aprovechamiento y conservación.

Perry (1991) reconoce tres causas por las cuales se ha reducido el área que ocupan los bosques de pino en México: enfermedades, insectos y actividades humanas. Las dos primeras no son de alto impacto, mientras que la última es la principal responsable de su desaparición. Esto se debe a la enorme presión que ejerce la población humana siempre

creciente sobre la explotación de los recursos forestales y al cambio de uso de suelo para la agricultura y el pastoreo, generalmente mediante el manejo excesivo de fuego para abrir claros y/o renovar el estrato herbáceo para alimentar el ganado (Perry, 1991; Challenger, 1998). En consecuencia, los pastizales y los zacatonales (considerados como vegetación secundaria) predominan en áreas antes ocupadas por estos bosques (Rzedowski, 1988). Se ha reportado que estos pastos impiden o retrasan la regeneración natural de los bosques de coníferas debido a la intensa competencia por agua y luz durante las fases tempranas de desarrollo de los árboles (Capó y Newton, 1991).

Los estudios sobre la dinámica de la vegetación de los bosques de coníferas y de las comunidades secundarias derivadas de éstos son escasos y recientes (Rzedowski *et al.*, 1977; Rzedowski, 1988) y hasta la fecha la información se encuentra dispersa y carente de una base en estudios experimentales, es de carácter muy general o enfocada sólo a especies de alta importancia económica (Niembro, 1986; Rzedowski, 1988). Es por ello que cobra especial importancia el estudio de la regeneración y la dinámica poblacional de las diversas especies de pinos mexicanos, así como la evaluación del efecto de los diversos disturbios de origen antropogénico, en especial del fuego, en las mismas.

1.1 Antecedentes

1.1.1 La regeneración en poblaciones vegetales

El término regeneración se refiere al reemplazo de individuos maduros por otros nuevos de la misma especie en una población vegetal. La regeneración involucra la producción de semillas, la dispersión, la sobrevivencia de las semillas, la germinación y el establecimiento de plántulas. Se ha postulado que las diferencias en los requisitos necesarios para la regeneración permiten a las plantas de diferentes especies coexistir, lo que favorece el mantenimiento de la diversidad de las comunidades vegetales (Grubb, 1977).

Grubb (1977) propuso el término “nicho de regeneración” como una expresión abstracta de los requerimientos necesarios para que un individuo maduro sea reemplazado por uno nuevo de la siguiente generación; en otras palabras, representa la probabilidad de que

una planta reemplace a otra muerta. El nicho de regeneración de cada especie involucra varias “dimensiones”, en las que están implicados los siguientes procesos: la producción de semillas, la dispersión en el espacio y el tiempo, la germinación, el establecimiento de plántulas y la transición de plántula a adulto.

Harper *et al.* (1961) acuñó el término “sitio seguro” para describir al ambiente inmediato que rodea a la semilla (o microsítio), cuando éste es óptimo o adecuado para la germinación de las semillas y el establecimiento de la plántula. Estos sitios se caracterizan por estimular el rompimiento de latencia de las semillas en el momento de mayores probabilidades de establecimiento de la plántula, tener las condiciones y recursos necesarios para que se lleve a cabo la germinación, presentar cierta protección ante agentes de mortalidad específicos (animales, condiciones tóxicas o letales) y bajos niveles de competencia. La presencia de condiciones adversas y su distribución en el espacio y el tiempo actúan como un “filtro ambiental” que determina la composición de especies en la comunidad de plántulas que difiere de la composición de la lluvia y/o del banco de semillas (Kimmins, 1997). En el proceso de establecimiento cada individuo tiene que superar los peligros impuestos por el estrés ambiental, la competencia, la depredación y las enfermedades (Fenner, 1985). Ambos autores coinciden en que las fases de reproducción, dispersión de semillas, germinación y establecimiento son críticas en la dinámica de las poblaciones y definen en buena medida la composición de las comunidades vegetales

1.1.2 La reproducción en pinos

La reproducción en las plantas consiste en la formación de individuos que sean fisiológicamente independientes, ya sea a través de la producción de semillas (vía sexual) o la propagación vegetativa (vía asexual). Durante las fases tempranas de la sucesión domina la reproducción a través de las semillas, en especial en muchos bosques, donde la regeneración es intermitente en el mosaico vegetacional (Bazzaz *et al.*, 2000).

En las plantas superiores la reproducción sexual culmina con la formación de las semillas, a partir de las cuales puede desarrollarse un nuevo individuo. Entre las ventajas de la reproducción sexual se reconoce que: a) las semillas pueden ser producidas en grandes

cantidades y así aumentar las probabilidades de supervivencia ante depredadores, b) su tamaño pequeño facilita su dispersión, c) son capaces de sobrevivir en condiciones adversas (sequía, incendios, enterramiento, limitación de luz), d) son portadores de una buena proporción de la variabilidad genética de las poblaciones, lo que brinda la posibilidad de que las especies persistan y puedan evolucionar ante una serie de presiones de selección natural (Fenner, 1985).

Los pinos comúnmente se propagan por medio de semillas (Niembro, 1986), y al igual que otras especies, tienen un ciclo de vida que incluye las etapas de formación de estructuras reproductivas, polinización, fertilización, embriogénesis, maduración del cono y las semillas, dispersión, germinación, desarrollo y establecimiento de plántulas (Bramlett *et al.*, 1977).

a. Estructuras reproductivas y fertilización

El inicio de la etapa reproductiva es variable dentro del género *Pinus*, ya que puede depender tanto de condiciones endógenas (concentraciones de reguladores de crecimiento, número de generaciones mitóticas después de la singamia, competencia interna por fotosintatos), como exógenas o ambientales (depredación, intensidad, duración y calidad de la luz, temperatura, humedad y características del suelo; Spurr y Barnes, 1980; Niembro, 1986, Keeley y Zedler, 1998). Algunos estudios han reportado que los pinos de una misma especie que se localizan en el interior del bosque, en laderas de exposición norte, zonas de gran altitud y/o en las zonas límite al norte de su distribución natural, así como en desiertos, tienden a producir estructuras reproductivas a una edad relativamente avanzada. También se ha reconocido que en hábitats con alta frecuencia de incendios la reproducción se inicia antes que en sitios sujetos a menores tasas de perturbación por fuego. Una vez alcanzada la madurez, la producción de estructuras reproductivas se extiende a lo largo de la vida de un árbol, aunque se presentan fluctuaciones en su abundancia y periodicidad (Patiño, 1975; Cecich, 1981; Niembro 1986; Keeley y Zedler, 1998).

Los pinos son monoicos (Martínez, 1948; Keeley y Zedler, 1998) y producen sus primordios reproductivos protegidos en sus primeras etapas por las yemas de crecimiento

vegetativo (Niembro, 1986). Posteriormente los primordios reproductivos se distinguen de las yemas vegetativas por su posición, forma, tamaño y color. Los primordios masculinos generalmente se producen en las ramas bajas de la copa y los femeninos en las ramas superiores (Mirov, 1967; Owens, 1991).

En climas fríos, la iniciación de los primordios reproductivos toma lugar durante el verano y finales del otoño, es decir, al final de la etapa de crecimiento. En el caso de los pinos duros (*Diploxylon*), la diferenciación de los conos masculinos y femeninos se lleva a cabo antes del invierno, mientras que en los pinos suaves (*Haploxylon*), la diferenciación de los conos femeninos sucede al finalizar el invierno (Owens, 1991). En muchos pinos de regiones con climas templado-fríos, el invierno provoca un estado de letargo con el subsecuente cese del crecimiento y la diferenciación de los conos femeninos, situación que no sucede en los que crecen en regiones tropicales o sitios cercanos al nivel del mar (Mirov, 1967).

En México, la aparición de estructuras reproductivas generalmente se presenta entre enero y abril, y en algunos casos incluso en mayo (Patiño, 1975); de manera natural se presentan variaciones en la duración, inicio y término de estas temporadas entre años, a causa de las fluctuaciones climáticas. Entre el inicio de la formación de estructuras reproductivas y su maduración transcurre generalmente un año. Una vez maduros, en primavera, los estróbilos microsporangados liberan polen (gametofito masculino), el cual se dispersa por viento (anemofilia) y la polinización se lleva a cabo de forma cruzada o alógama. Aunque la autopolinización (geitonogamia) llega a ocurrir (Niembro, 1986), se ha observado que conlleva una reducción en la producción de semillas. En algunas especies se observa la dicogamia o separación en el tiempo de los órganos reproductivos, lo que da como resultado especies predominantemente protándricas y pocas protóginas (Ledig, 1998). Los conos megasporangados mantienen un estado de receptividad por alrededor de dos días, con las escamas erectas, las cuales se cierran tras la entrada de los granos de polen (Mirov, 1967; Patiño, 1975).

Una vez en el interior del cono megasporangiado, los granos de polen son transportados hacia la superficie de la nucela, en donde comienza a emerger el tubo polínico de la célula del grano de polen sobreviviente (McWilliam, 1960; Bramlett *et al*, 1977). La fertilización culmina cuando la célula espermática más grande se fusiona con el núcleo del óvulo u oosfera dentro del arqueogonio (Kozlowski y Pallardy, 1997). El periodo que va desde el inicio del crecimiento del tubo polínico hasta el momento de la fertilización toma, en la mayoría de las especies de pino, de 11 a 13 meses, incluyendo un letargo invernal (que no se presenta en pinos de regiones tropicales; Niembro, 1986; Ledig, 1998), lo que representa un periodo de alto riesgo en que los conos pueden abortar debido a la actividad de los insectos o a heladas (Spurr y Barnes, 1980). Solamente cuando la polinización se lleva a cabo, la megaspora inicia el desarrollo del megagametofito, lo que reduce el costo energético en caso de que la polinización no sea exitosa (Ledig, 1998).

Los óvulos que no fueron fertilizados, como los rudimentarios en los extremos del cono, colapsan poco tiempo después (Lyons, 1956) mientras los óvulos fecundados continúan su crecimiento y proveen el tejido nutritivo para el embrión y posteriormente para el establecimiento de la plántula (Niembro, 1986; Ledig, 1998). Estrictamente este tejido nutritivo no es endospermo, ya que cuenta con el mismo genotipo que el núcleo del óvulo, es decir, es haploide y no triploide como en las angiospermas (Ledig, 1998).

b. Desarrollo y maduración de las semillas

La maduración de las semillas se lleva a cabo rápidamente: en la mayoría de los pinos. Las semillas maduran entre 7 y 8 meses después de la fertilización y entre 15 y 17 meses después de la polinización; en total se requieren dos temporadas de crecimiento para completarse. En México, la maduración de las semillas de pino se alcanza entre los meses de octubre y febrero (Patiño, 1973). En esta fase los conos se tornan café oscuro en tanto que las escamas aumentan de tamaño y se vuelven leñosas (Mirov, 1967). En la fase anterior a la dispersión se reconocen cuatro causas de mortalidad de semillas: *i*) polinización fallida, *ii*) deficiencia de recursos, *iii*) depredación, y *iv*) causas genéticas.

i) Polinización fallida- La producción de estructuras reproductivas debe estar sincronizada tanto entre los miembros de la población como con una temporada seca y con vientos en especies polinizadas por viento, como los pinos. Por ello, los cambios en fenología floral pueden resultar en una baja o nula producción de semillas (Fenner, 1985).

ii) Deficiencia de recursos- Después de la polinización, muchos óvulos fecundados son abortados, es decir, la planta no les asigna recursos para la formación de semillas, lo que parece ser un mecanismo por el cual la planta progenitora equilibra su “esfuerzo reproductivo” de acuerdo los recursos disponibles durante el desarrollo (Fenner, 1985; Gutterman, 2000).

iii) Depredación- La calidad nutritiva de los frutos y las semillas de los pinos es alta, por lo que una gran variedad de animales explota esta fuente de alimento antes y después de su maduración. Las estimaciones de pérdidas por insectos son difíciles de evaluar porque en muchos casos no hay rastros externos del daño. La naturaleza cíclica de la producción de semillas en los pinos se ha considerado como una estrategia de evasión de depredadores, al igual que la producción masiva de estructuras reproductivas cada cierto número de años (masting), lo que aumenta las posibilidades de polinización exitosa y de que algunos conos y semillas escapen de la depredación (Fenner, 1985; de Groot y Turgeon, 1998).

Los pinos han desarrollado dos mecanismos de defensa contra los insectos basados en la resina tanto en el tronco como en los conos. En el primero la oleoresina funciona como defensa primaria contra daños físicos, al romperse los canales en que se almacena. El segundo se debe a su capacidad de intoxicar, repeler o interferir con la reproducción y el desarrollo de los insectos (de Groot y Turgeon, 1998). Los depredadores más comunes de los conos durante el desarrollo de las semillas son insectos carpófagos de los géneros *Leptoglossus* (Hemiptera, Coreidae) y *Tetyra* (Hemiptera, Scolytidae), que actúan generalmente durante el segundo año de desarrollo, causando la pérdida de gran cantidad de semillas, así como deformaciones de los conos (Cibrián *et al.*, 1995; de Groot y Turgeon, 1998). Estos organismos se alimentan abriéndose paso a través de las escamas del cono con su proboscis. Al introducir su estilete, secretan enzimas digestivas y vacían el contenido

nutritivo de las semillas (Cibrián *et al.*, 1995; de Groot y Turgeon, 1998; Lait *et al.*, 2001). Existen además géneros que dependen de los conos para completar su ciclo de vida (conofitos), como los escarabajos del género *Conophthorus* (Coleoptera), los cuales ovipositan dentro de los conos y cuyas larvas se alimentan del tejido disponible (Krugman y Koeber, 1969; Cibrián *et al.*, 1995; de Groot y Turgeon, 1998).

iv) Causas genéticas- Incluso bajo condiciones favorables muchas plantas presentan un porcentaje bajo de sobrevivencia de óvulos fecundados. En estos casos es muy probable que las pérdidas tengan una base genética, con una alta frecuencia de combinaciones genéticas letales tanto en óvulos como en el polen (Fenner, 1985), lo que podría considerarse como un mecanismo que reduce la homocigosis (Sarvas, 1962). Fechner (1978) considera que la incompatibilidad es un fenómeno bastante común y exclusivo en los pinos duros, mientras Ledig (1998) considera que los estudios de polinización controlada no revelan necesariamente incompatibilidad, sino pérdidas debidas a procesos post-fertilización.

1.1.3 Dispersión y depredación post-dispersión

Los pinos pueden colonizar lugares nuevos por el transporte de diásporas por agentes bióticos o abióticos o mediante la producción de partes vegetativas (caso conocido sólo para *P. musgo* y *P. pumila*; Niembro, 1986; Lanner, 1998). La dispersión de semillas hacia sitios donde puedan germinar y establecerse determina una regeneración exitosa (Fenner, 1985). Una vez establecida una población, y diferenciada ésta genéticamente, la dispersión a larga distancia hace posible el flujo génico entre grupos. Por tanto, la dispersión de semillas determinan el área de distribución geográfica, así como el comportamiento sucesional y la estructura genética de las poblaciones de pinos (Baskin y Baskin, 1998; Lanner, 1998).

Poco después de que los conos alcanzan la madurez, las escamas se separan y liberan a las semillas. Esto se ve favorecido cuando las condiciones ambientales son cálidas y secas, que ocurren en México entre febrero y mayo (Niembro, 1986; Lanner, 1998). Algunos conos de pino presentan serotinia, esto es, permanecen cerrados por tres o más años después de su maduración, hasta que las altas temperaturas de un incendio derriten la resina que los sella y permiten la liberación de las semillas (Richardson, 1998).

Las semillas de pino están adaptadas para la dispersión por viento, aves y mamíferos, incluyendo a los humanos. La presencia de alas facilitan la dispersión por viento. La distancia promedio de dispersión en la mayoría de las especies es de alrededor de 30 m, aunque se han reportado distancias de hasta 18 km (Lanner, 1998). La dispersión de semillas por viento depende de factores como la tasa de caída o velocidad alcanzada por la semilla (determinada primordialmente por su masa y el tamaño del ala), la altura a la que ésta se libera, la velocidad del viento y la turbulencia (Lanner, 1998, Crawley, 1997)

El tamaño de la semilla varía considerablemente; entre los pinos de México las semillas más grandes son las de *P. maximartinezii* (766 semillas/kg) y las más pequeñas corresponden a *P. teocote* (143 867 semillas/kg; Niembro, 1986). La cubierta puede ser rojiza, café, grisácea o negra, con espesor variable y la forma elipsoide o de cilíndrica a triangular. En algunos casos estas características favorecen el camuflaje sobre ciertos substratos, les confieren protección ante algunos depredadores, o les permiten llamar la atención de animales que llegan a actuar como dispersores (Nystrand y Granström, 1997; Lanner, 1998). La morfología de las alas es muy variable entre especies: pueden tener ala completa, ala rudimentaria, articulada (removible) o adnada (completamente integrada). En todos los casos el ala es delgada, translúcida, membranosa o papirácea (Niembro, 1986; Lanner, 1998).

Se ha considerado que las semillas sin ala (ya sea no formada o pegada a la bráctea), son resultado de la coevolución con animales dispersores. La intervención de aves (ornitocoria) favorece la dispersión a mayores distancias que por viento (anemocoria) y aumenta las probabilidades de sobrevivencia, ya que las aves entierran las semillas en hábitats adecuados para la germinación (Ledig, 1998). Los mamíferos en cambio, dispersan las semillas (mastocoria) a distancias menores que la alcanzada por aves y mayores que las producidas por el viento (Ledig, 1998). En general, los consumidores de semillas son considerados como un factor destructivo, pero en muchos casos estos almacenan semillas, o los conos con semillas, bajo o en la superficie del suelo y, a partir de lo cual las semillas germinan dando lugar patrones de distribución tanto azarosos como agregados, dependiendo

del hábito de la especie dispersora (Crawley, 1997; Lanner, 1998). Por esta razón, es difícil distinguir entre un dispersor y un depredador de semillas, porque muchas veces un animal actúa como ambos. Es posible reconocer dos tipos de depredador-dispersor: los que comen y digieren la mayor parte de las semillas, dejando algunas sin digerir, y los que colectan las semillas y dejan algunas intactas. Las semillas consumidas se consideran una especie de “pago” al depredador por dispersar las que deja vivas (Fenner, 1985).

En algunas especies arbóreas es común la producción masiva de semillas (‘masting’ o ‘mast seeding’), en años separados por largos intervalos: estos fenómenos se reconocen en los pinos como años semilleros (Fenner, 1985; Niembro, 1986; Lanner, 1998). Esto lleva a que se alternen periodos de saciedad y hambruna en los depredadores, lo que reduce sus poblaciones. Durante la producción masiva una parte de las semillas puede sobrevivir, ya que los depredadores son rebasados en su capacidad para alimentarse (Fenner, 1985; Crawley, 1997). En muchas poblaciones, la depredación de semillas es tan alta que la regeneración depende de estos años de producción en masa (Fenner, 1985).

Las especies que poseen esta característica de frutificación masiva son en general longevas, anemófilas, con semillas grandes y comestibles, lo cual las hace particularmente susceptibles a la depredación (Crawley, 1997). Este es el caso de muchas especies de pinos, cuyos periodos de producción masiva se presentan cada 3 a 10 años, aunque en otras la producción de semillas es similar cada año. Se ha reportado que aunque en algunas especies la producción masiva de semillas representa una ventaja (*i.e. P. ponderosa*), en otras (*i.e. P. edulis*) representa altos costos energéticos y la depredación por insectos aumenta en el año siguiente (Fenner, 1985; Keeley y Zedler, 1998).

1.1.4 Germinación

Después de la dispersión, las semillas de muchas plantas permanecen en el suelo y forman lo que se conoce como acervo de semillas, aunque el término de uso más extendido es el de banco de semillas. En éste la germinación se detiene, de forma que una cohorte de semillas puede germinar de forma intermitente durante largos periodos (Fenner, 1985; Bewley y

Black, 1994). Las semillas del banco pueden sufrir depredación, morir, o ser activadas por algún estímulo que las lleva a germinar (Fenner, 1985). Se reconocen al menos dos tipos de banco de semillas: transitoria y persistente. El primero está formado por semillas que conservan su viabilidad por menos de un año y en el segundo caso la viabilidad se mantiene por varios años (Bewley y Black, 1994). El banco de semillas se presenta como una opción en que las semillas pueden “esperar” condiciones favorables para germinar en lugar de “buscarlas”. Por lo tanto, los bancos de semillas están representados predominantemente por plantas colonizadoras (Fenner, 1985).

Debido a que en la mayoría de los hábitats de pinos las condiciones favorables para la germinación sólo se presentan en los meses inmediatos a la dispersión, es raro encontrar semillas de pinos en el banco de semillas (Niembro, 1986). Las semillas que no germinan son rápidamente depredadas, y las que llegan a sobrevivir difícilmente mantienen su viabilidad por mucho tiempo (Pratt *et al.*, 1984; Niembro, 1986; Jonhson y Fryer, 1989). Algunas especies, sin embargo, pueden presentar latencia y germinar dos o tres años después de la dispersión (Niembro, 1986). En los casos en que se presenta latencia en semillas de pinos, ésta es más común en aquellos de las partes más frías de su área de distribución (grandes latitudes o altitudes). Algunas especies requieren un tratamiento de estratificación (‘chilling’) combinado o no con fluctuaciones específicas de luz, para mejorar su capacidad germinativa. En otros casos la escarificación de la testa favorece la germinación (Keeley y Zedler, 1998).

Aunque en general los pinos no son componentes importantes del banco de semillas del suelo, se ha reportado su existencia (transitoria o efímera) en varias especies, como *P. halepensis* y *P. brutia* (Ne’eman e Izhaki, 1999), aunque la regeneración a partir de éste es aparentemente baja o nula. El concepto de banco de semillas aéreo, formado por las semillas almacenadas en los conos del dosel (serotinia), cobra importancia en especies como *P. attenuata*, *P. contorta*, *P. muricata*, *P. radiata* y *P. vemonata*, los cuales poseen conos serotinos (Grime, 1989; Baskin y Baskin, 1998; Habrouk *et al.*, 1999). En general, como la acumulación de semillas es tan baja en bosques templados maduros, en lugar de bancos de

semillas se forman bancos de plántulas a partir de los cuales se da la regeneración (Grime, 1989).

La germinación es el reinicio del crecimiento del embrión y su desarrollo hasta llegar al surgimiento de una plántula. Es el primero de una serie de eventos a partir de los cuales se convierte el embrión en un árbol (Kozłowski y Pallardy, 1997). En pinos la germinación generalmente sucede en la primavera siguiente a su dispersión. La radícula es la primera estructura en emerger y la germinación es epigea (Niembro, 1986; Kozłowski y Pallardy, 1997). Durante la germinación el embrión asimila las reservas alimenticias contenidas en el endospermo, que en el caso de los pinos es de origen materno; sólo hasta que se transforma en una planta independiente el nuevo organismo es capaz de producir su propio alimento (Kozłowski y Pallardy, 1997)

Si se dan condiciones adecuadas de humedad y temperatura, las semillas de la mayoría de los pinos germinan casi de inmediato después de ser liberadas del cono (Keeley y Zedler, 1998). La luz, el oxígeno y las características del suelo donde se encuentra la semilla son factores que influyen en la germinación. En condiciones de campo la temperatura actúa de tres formas: regula la capacidad y tasa de germinación, rompe la latencia (primaria o secundaria) o induce latencia secundaria (Bewley y Black, 1994). Al parecer, las temperaturas altas aceleran el metabolismo del embrión, pero pasado cierto umbral, el consumo de los nutrientes del gametofito femenino es muy rápido y el embrión no los asimila correctamente, lo que da origen a plántulas débiles. Las temperaturas bajas tienen el efecto contrario (Kintigh, 1949; Niembro, 1986). Cada especie y población tiene una temperatura óptima para germinar, por lo que es importante conocer las condiciones particulares de cada una para promover su germinación (Niembro, 1986).

Se ha observado que la luz es un factor que favorece la germinación de las semillas de los pinos, pero en muchos casos no es absolutamente necesaria, dado que las semillas cubiertas por suelo llegan a germinar (Mirov, 1967). Por sí misma, la influencia de la luz es mínima (Malcolm *et al.*, 2001), pero en algunas especies como *P. virginiana*, la luz roja promueve la germinación, mientras que la infraroja la inhibe (Toole *et al.*, 1960). En

condiciones de campo, la germinación de semillas de *P. cembroides*, *P. montezumae*, *P. lambertiana* y *P. hartwegii* se reduce bajo la sombra del dosel (Stark, 1975; Musálem, 1984; Velásquez, 1984). Otras especies, como *P. halepensis* y *P. densiflora* no muestran diferencias en su germinación entre áreas iluminadas y áreas sombreadas (Broncano *et al.*, 1998). Más importante que la presencia o ausencia de la luz, es su calidad (Fenner, 1985) y el efecto de la radiación solar sobre el suelo, la temperatura y la humedad microambiental (Malcolm *et al.*, 2001).

Las semillas de pino requieren una gran superficie de contacto con el suelo para imbibirse y germinar. Los suelos alterados o removidos facilitan la penetración de la radícula y anclaje de la raíz en el suelo (Pomeroy, 1949). En ambientes excesivamente húmedos o cubiertos por pasto o por hojarasca, la germinación se puede ver retrasada debido a concentraciones de oxígeno menores a las del aire (Baker, 1950; Bewley y Black, 1994).

1.1.5 Establecimiento de plántulas

La última fase en el proceso de regeneración es el establecimiento de una plántula. Después de la germinación, el crecimiento inicial del brote y la raíz dependen de las reservas de la semilla, en tanto se explotan gradualmente las fuentes externas de carbono y minerales (Fenner, 1985; Kitajima y Fenner, 2000). En los pinos, después de la germinación las plántulas desarrollan tres apéndices foliares que son las hojas cotiledonarias (hojas del embrión) y posteriormente las hojas primarias y secundarias. Las hojas primarias se desarrollan durante la primera estación de crecimiento, mientras que en la segunda se reducen a catáfilos y se forman las hojas secundarias (Niembro, 1986). La plántula puede fotosintetizar poco después de germinar con ayuda de las hojas cotiledonarias (Fenner, 1985).

Posteriormente se forma el cambium vascular y se inicia el crecimiento secundario, que consiste en la formación de floema hacia el exterior y xilema al interior del tallo, lo que da como resultado el crecimiento en diámetro. En algunas especies, como *P. montezumae*, *P. michoacana*, *P. engelmanni*, *P. rudis* y *P. hartwegii*, el crecimiento internodal se detiene

durante varios años mientras que la elongación de las hojas continúa, lo que da a lugar a un estadio cespitoso (Niembro, 1986).

La fase de plántula es una de las más vulnerables durante el ciclo de vida de una planta, dado que no poseen la capacidad de las semillas de tolerar condiciones adversas ni tienen la resistencia de un individuo adulto. Su mortalidad depende de un espectro amplio factores bióticos y abióticos, que varían en el tiempo y el espacio (Fenner, 1985; Niembro, 1986; Kitajima y Fenner, 2000). Esta alta mortalidad se considera como un filtro selectivo muy fuerte. En muchos estudios se ha detectado que las tasas de mortalidad de plántulas y juveniles tiende a disminuir paulatinamente conforme aumenta el tamaño y la edad (Crawley, 1997; Kitajima y Fenner, 2000).

Entre los factores abióticos que afectan la supervivencia de plántulas de pinos se encuentran tanto los que destruyen a las plántulas directamente (por ejemplo congelamiento, sequía extrema, caída de ramas y árboles, cambios drásticos de temperatura en el suelo e inundaciones), como los que lo hacen gradualmente y disminuyen su tolerancia a los agentes de mortalidad bióticos: estrés hídrico (por deficiencia o exceso), sombra, exceso de luz y calor (Foster *et al.*, 1997; Kitajima y Fenner, 2000).

Para emerger del suelo e iniciar su fotosíntesis, una plántula debe superar el enterramiento en el suelo y en la capa de hojarasca. La presencia de hojarasca elimina o disminuye la competencia interespecífica para algunas especies de pino, pero en general su efecto se considera negativo (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990; Crawley, 1997; Kitajima y Fenner, 2000). En particular el establecimiento de plántulas de especies que tienen semillas relativamente pequeñas (*Pinus* y *Tsuga*) se ve afectado por la presencia de hojarasca, por lo que hay una fuerte tendencia a que las plántulas se circunscriban a áreas donde el suelo está expuesto (Grime, 1989). Ciertas especies de pino tienen la capacidad de establecerse directamente sobre el suelo desnudo, a menos de que éste sea muy seco (Rzedowski, 1988).

La ausencia de competencia es generalmente un requisito para el establecimiento de plántulas de pinos y la formación de claros en la vegetación reduce temporalmente dicha

competencia. Los claros se forman continuamente como producto de agentes bióticos (topos, hormigas, conejos) y abióticos (caída de árboles por viento, fuego, relámpagos, inundaciones). Cada agente forma un tipo de claro con microhábitats de características muy particulares y favorece la regeneración de ciertas especies, aunque un claro grande puede ser explotado por diferentes especies dado que la disponibilidad de microhábitats aumenta (Kitajima y Fenner, 2000; Bullock, 2000). La mortalidad de plántulas de árboles tanto tolerantes como intolerantes a la sombra, aumenta bajo el dosel, porque la adquisición de CO₂ es más lenta en la sombra que bajo el sol directo, lo que disminuye su capacidad de crecimiento y de mantener características defensivas y de recuperación (Fenner, 1985; Urbanska *et al.*, 2000).

En general, los pinos tienen baja tolerancia a la sombra (Kimmins, 1997; Rundel y Yoder, 1998), ya que en ambientes sombreados presentan un desarrollo deficiente de raíces y son más susceptibles a sufrir daños por sequía y por reducción de la fotosíntesis (Koslowzki y Pallardy, 1997; Rundel y Yoder, 1998). Por ello, la regeneración de muchos pinos se produce en los claros, como en *P. palustris*, *P. taeda*, *P. sylvestris* y *P. cembroides* (Boyer, 1993; Rundel y Yoder, 1998; Rantis y Johnson, 2002). En las especies de éste género la fotosíntesis tiende a tener un mayor nivel de saturación de luz en comparación con especies umbrófilas; asimismo presentan tasas más altas de respiración en la fase oscura y altos niveles de compensación de luz (Kimmins, 1997; Rundel y Yoder, 1998). Para muchas especies de pino, la saturación de la fotosíntesis por radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés) ocurre entre 750 y 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. A pesar de ello, poseen una capacidad fotosintética menor que las angiospermas, en especial si se encuentran en suelos fértiles, y su establecimiento es bajo en sitios perturbados (Keeley y Zedler, 1998; Rundel y Yoder, 1998).

Las variaciones en la radiación solar van acompañadas de variaciones en la temperatura de la superficie del suelo, la cual también depende de la transferencia de calor y el movimiento del aire (Spurr y Barnes, 1980; Kimmins, 1997). Los pinos responden gradualmente a las fluctuaciones de temperatura y comparten con la mayoría de las plantas la habilidad de aclimatarse a la temperatura a través de respuestas fotosintéticas. Las

temperaturas altas afectan la conductividad estomática y la fotosíntesis; a mayores temperaturas se elevan las tasas de fotorrespiración y respiración en la fase oscura que, en conjunto, reducen la fotosíntesis neta. En contraste, las bajas temperaturas inhiben la absorción de agua por la raíz y provocan desecación (Rundel y Yoder, 1998).

Las altas temperaturas en el suelo se correlacionan con una baja supervivencia de plántulas de pinos en muchos ambientes, ya estas condiciones provocan un incremento en la demanda evaporativa de la atmósfera y pueden dañar directamente los tejidos. Entre las adaptaciones fisiológicas que les permiten ajustarse a estas condiciones se reconoce la formación de proteínas de choque de térmico (heat shock proteins o HSFs), la deshidratación y la reducción de superficie receptora de calor. Por sí mismas las altas temperaturas pueden afectar a las plántulas, pero su efecto generalmente está asociado a la falta de agua (Kolb y Robberecht, 1996). En estas condiciones la planta es más susceptible a enfermedades y aumentan las probabilidades de muerte (Crawley, 1997; Kozlowski y Pallardy, 1997).

Muchas especies de pinos ocupan áreas de baja precipitación, y se consideran resistentes a la sequía debido a que sus tejidos son tolerantes a la desecación (por medio de la reducción del potencial osmótico de las células) o a que presentan de mecanismos de conservación de agua que evitan que ésta ocurra. En general, los pinos enfrentan la sequía aumentando su eficiencia de uso del agua, el área de exploración de las raíces, su conductividad hidráulica a través de ramas y hojas y su capacidad de almacenamiento de agua (Rundel y Yoder, 1998).

Las interacciones bióticas pueden causar estrés por factores abióticos. Por ejemplo, la competencia con plantas vecinas disminuye el acceso de las plantas a la humedad, la radiación fotosintéticamente activa y los nutrientes y espacio del suelo (Fenner, 1985; Capó y Newton, 1991), lo que aumenta su mortalidad, en especial cuando las plantas vecinas tienen una forma de vida similar y en consecuencia requerimientos de recursos parecidos. La competencia con plantas vecinas, por lo tanto, es un desafío importante que puede enfrentar una plántula. Esta interacción se observa particularmente en temporadas favorables para el crecimiento, cuando las plantas comienzan a interferir entre sí (Fenner, 1985). En otros

casos, las plantas vecinas pueden actuar como componentes de un sitio seguro ('safe site'), al amortiguar las condiciones desfavorables (edáficas, luminosas, de temperatura; Urbanska *et al.*, 2000).

La herbivoría influye en el crecimiento y supervivencia de las plántulas de pino de forma negativa. Su impacto depende de varios factores, como la edad y el vigor, así como de su habilidad para compensar los daños y la extensión de éstos (Crawley, 1997). En la etapa de plántulas las defensas ante la herbivoría no están completamente desarrolladas, por lo que se reconoce como un factor que puede causar alta mortalidad por efectos tanto directos como indirectos (Spurr y Barnes, 1980; Grime, 1989; Harper, 1990). El pisoteo del ganado (bovino y caprino) mata directamente a las plántulas y provoca la compactación del suelo (Spurr y Barnes, 1980; Challenger, 1998). Entre los herbívoros más comunes se encuentran roedores, nemátodos, moluscos e insectos, los cuales modifican el crecimiento, sobrevivencia y forma de las plántulas (Crawley, 1997).

Las causas de mortalidad están íntimamente relacionadas con las condiciones microambientales en que se localizan las plántulas (Harper, 1990). En plántulas de *P. douglasiana* el porcentaje de mortalidad no varió significativamente en diferentes condiciones de suelo y luminosidad, pero sí lo hicieron las causas de muerte. En los claros la mortalidad se asoció principalmente al calor y al efecto de los herbívoros, mientras que bajo la sombra predominó la mortalidad por 'damping off'. Este fenómeno, común en plántulas de pinos, consiste en el ataque por hongos a la raíz y cuello del tronco, y es particularmente frecuente cuando se presentan altas densidades de plántulas (Kimmins, 1997)

Las plántulas de pinos presentan simbiosis con ectomicorrizas, la cual es crucial en la supervivencia ya que provee a la plántula de un método efectivo para obtener nutrientes del suelo, una defensa antibiótica ante algunos patógenos y una cierta resistencia a las toxinas del ambiente (Read, 1998)

1.1.6 El papel del fuego en las poblaciones de pinos

Generalmente el fuego ha sido considerado como un evento catastrófico que afecta a los ecosistemas, pero recientemente se ha aceptado que es un evento multifacético (Agee, 1998). Actualmente se considera como un factor ambiental más en la dinámica de muchos de los bosques (Kimmins, 1997) que modela tanto el paisaje como la diversidad de las comunidades y la heterogeneidad del ambiente (Spurr y Barnes, 1980). Este factor contribuye a mantener la estructura y funcionamiento de muchos bosques, debido al efecto simultáneo que tiene sobre prácticamente todos los componentes de los ecosistemas forestales (Rodríguez-Trejo, 1996; Agee, 1998).

El efecto de los incendios en los ecosistemas forestales depende de su frecuencia (intervalos entre cada evento), intensidad (tasa de liberación de energía), extensión (área total afectada), temporalidad (época del año en que se presenta), severidad (efecto sobre la vegetación), especies involucradas y el sinergismo con otros agentes de disturbio (insectos, enfermedades y viento, Rzedowski, 1988; Agee, 1998). En los organismos vivos, el fuego tiene efectos directos al dañarlos o matarlos, e indirectos al afectar el curso de la sucesión vegetal, afectar el suelo y modificar los microclimas (Borchers y Perry, 1990).

Los incendios pueden clasificarse en: a) subterráneos, que generalmente se presentan sin llamas en sitios con grandes acumulaciones de materia orgánica en el suelo, o en los que los materiales combustibles se encuentran en fisuras de afloramientos rocosos; b) superficiales, que son más comunes y consumen hojarasca, materiales leñosos y arbustos en la superficie del suelo; son frecuentes en pastizales, sabanas y bosques de pino-encino; c) de copa, menos habituales, que queman árboles completos y propagándose entre las copas de los mismos (Spurr y Barnes, 1980; Retana, 1996; Rodríguez-Trejo, 1996; Kimmins, 1997).

Con base en su frecuencia e intensidad Agee (1998) divide a los fuegos en seis categorías (que van desde intervalos cortos y baja intensidad hasta los de intervalos largos y gran intensidad) y con base en su severidad, en tres (régimen de baja, moderada y alta severidad). Es posible también generar patrones a partir de la frecuencia de los incendios y la

productividad relativa del sitio para categorizar a los incendios en predecibles o impredecibles y de reemplazo, superficiales o de aclareo de rodales (Keeley y Zedler, 1998). La predictibilidad se define como la función inversa de variación en la frecuencia; la productividad de un sitio se refiere a la cantidad de combustible producido por unidad de área y tiempo, lo cual determina la intensidad del fuego y por ende su severidad. Muchas especies de pino mexicanas parecen estar adaptadas a un régimen de fuego predecible de aclareo de rodales ('predictable, stand-thinning regime'); bajo este régimen se presentan, en sitios relativamente productivos, un patrón en forma de mosaico de fuegos superficiales, con bajas probabilidades de incendios de copa; las adaptaciones que más frecuentemente presentan los pinos son la corteza gruesa y su capacidad de establecimiento en sitios quemados (Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003).

El fuego desempeña un papel importante en el ciclo de nutrientes del ecosistema. Cuando la temperatura es baja y la duración del fuego es corta, el sistema sólo se calienta y la superficie del suelo pierde agua. Sin embargo, a mayor temperatura y duración del fuego también se afectan el dosel del bosque y los nutrientes del suelo. El fuego puede tanto liberar nutrientes no disponibles en el sistema (acumulados en el follaje y materia orgánica) como volatilizarlos; su impacto depende entonces del balance entre las ganancias y las pérdidas de nutrientes (Kimmins, 1997; Agee, 1998).

El fuego y sus efectos están ligados en espacio y tiempo con los pinos; en conjunto han determinado en gran medida su distribución y muchos caracteres adaptativos que forman parte de sus historias de vida (Agee, 1998; Keeley y Zedler, 1998). La diversidad de historias de vida en este género puede considerarse como un reflejo de las adaptaciones de las distintas especies de pinos ante el fuego, las cuales pueden ser: a) evasoras (banco de semillas en suelo y banco de semillas aéreo o serotinia), b) resistentes (corteza gruesa), c) persistentes (rebrotamiento) y d) fugitivas (sin adaptaciones hacia el fuego).

Las adaptaciones de los pinos han sido agrupadas en varias categorías, según los mecanismos involucrados en la forma particular de enfrentar el fuego. También se incluyen

rasgos de los pinos que no parecen ser seleccionados directamente por el fuego, pero que favorecen su supervivencia ante este fenómeno:

a. Prevención del daño – La presencia de una corteza gruesa aislante permite a muchas especies de pinos sobrevivir a fuegos de baja intensidad, protegiendo al cambium de las altas temperaturas. Algunas especies (*P. palustris*, *P. montezumae*) poseen un estadio cespitoso que protege al meristemo apical con varias capas densas de acículas; después del incendio el crecimiento apical se reanuda rápidamente y se reduce la duración de la etapa juvenil, que es más sensible al fuego (*P. patula*, *P. radiata*, *P. ayacahuite*). La protección de meristemas también se logra por medio de una curvatura basal del tronco que protege a las yemas laterales latentes (*P. echinata*, *P. rigida*). Características como el tamaño, la disposición y la poda natural (autoaclareo) de ramas reducen la posibilidad de escalamiento del fuego a la copa (*P. teocote*, *P. hartwegii*, *P. rudis* y *P. cooperi*), en tanto que el espaciamiento (menores densidades del arbolado) conlleva a un menor riesgo de incendios de copa y menor generación de combustibles (*P. ponderosa*, *P. hartwegii* y *P. rudis*) (Rzedowski *et al.*, 1977; Spurr y Barnes, 1980; Rodríguez-Trejo, 1996; Crawley, 1997; Kimmins, 1997; Rantis y Johnson, 2002).

b. Recuperación – Algunas especies de pino pueden rebrotar a partir del cuello de la raíz después de un evento de fuego, pero esta capacidad comúnmente se presenta en individuos juveniles (Spurr y Barnes, 1980; Rodríguez-Trejo, 1996; Rantis y Johnson, 2002).

c. Recolonización - Los conos serotinos brindan a algunas especies de pinos una resiliencia al fuego, pues sólo después de un incendio los conos se abren, liberándose las semillas en el paisaje carbonizado. Como se mencionó antes, dichas especies tienen un “banco de semillas aéreo” que les permite protegerse de las temperaturas letales de la superficie del suelo. Se ha considerado que las semillas livianas son favorecidas para dispersarse por viento hacia sitios quemados (*P. teocote*, *P. herrerae*, *P. patula*; Spurr y Barnes, 1980; Rodríguez-Trejo, 1996; Baskin y Baskin, 1998; Kimmins, 1997; Rantis y Johnson, 2002)

Ciertas características de los pinos, como su alto contenido de aceites y resinas, el bajo contenido de agua en el follaje y la acumulación de hojarasca y partes leñosas debido a la baja tasa de descomposición bajo el dosel, pueden favorecer la incidencia de incendios, lo que a su vez tiene el efecto de reducir la competencia (Kimmins, 1997). Es probable que existan disyuntivas de historia de vida entre características que inducen la flamabilidad y que favorecen la sobrevivencia después del fuego (Crawley, 1997). En el caso de *P. teocote*, diversos autores (Ern, 1972; Rzedowski, 1988) sostienen que su presencia y propagación han sido favorecidas por los incendios forestales, pero hasta la fecha no existen estudios que evalúen el efecto del fuego en diversas estructuras y etapas del ciclo de vida de esta especie.

En la presente tesis se buscó conocer los procesos ecológicos que afectan la producción y supervivencia de semillas, su germinación, y el establecimiento de plántulas de *Pinus teocote*, con el objeto de entender los factores que inciden en la regeneración de la población del Parque Ecológico “El Tepozán”, San Andrés Totoltepec, Ajusco, D. F.

1.2 Objetivos

- Evaluar la producción de semillas y las pérdidas por la acción de los depredadores, antes y después de la dispersión.
- Establecer si *P. teocote* presenta banco de semillas en el suelo, evaluar su calidad y analizar el papel que desempeña en la regeneración.
- Evaluar el efecto de las altas temperaturas en la germinación de las semillas para analizar el posible efecto del fuego sobre la regeneración.
- Analizar el efecto de la disponibilidad de la luz y la competencia con pastos en la germinación de las semillas y la supervivencia y crecimiento inicial de las plántulas.

2. MÉTODOS

2.1 La especie en estudio

Pinus teocote Schiede et Deppe ex Schltdl. et Cham. es conocido como “pino colorado” (Veracruz), “pino rosillo”, “ocote” y “pino chino”(Durango y en el resto del país). Es un árbol que alcanza entre 8 y 25 m de alto en estado adulto y tiene una copa redondeada irregular. Sus ramas se distribuyen desigualmente y forman un follaje denso y erguido. La corteza, formada por placas gruesas, es de color grisáceo en el exterior y anaranjado o amarillento por dentro. El tronco puede presentar rebrotes tanto en individuos juveniles como en adultos. Las ramas son de color castaño a rojizo, con un tinte ceniciento en sus partes tiernas (Vázquez *et al.*, 1962; CONABIO, 1998).

Los fascículos constan de hojas en grupos de tres, raramente dos o cuatro, los cuales miden de 10 a 15 cm. Las hojas son fuertes y tiesas, anchas (hasta cerca de 2 mm), con bordes aserrados y estomas en las tres caras, de color verde lustroso con cierto tinte amarillento. Las vainas son persistentes, escamosas y de color castaño oscuro; en adultos miden de 5 a 8 mm y en juveniles de 10 a 15 mm (Vázquez *et al.*, 1962; CONABIO, 1998).

Los conos masculinos son subterminales, pocas veces laterales, solitarios, o agrupados, pedunculados, casi ovoides; las escamas son opacas o moreno-lustrosas, aquilladas transversalmente. Los conos femeninos (megasporangios) miden de 4 a 7 cm de largo, son simétricos, con pedúnculos cortos de 5 a 12 mm, subsésiles o sésiles; estos maduran durante el invierno, son dehiscentes, prontamente caedizos y no son serotinos (Martínez, 1948; Vázquez *et al.*, 1962); su color es castaño lustroso, con tintes ocreos o rojos . Se agrupan en pares, pero a veces se encuentran solitarios o en grupos de tres o cuatro. La madera es fuerte, dura y resinosa. Produce abundante trementina y se usa para construcciones y como combustible (Vázquez *et al.*, 1962; Perry, 1991).

Las poblaciones de *P. teocote* se distribuyen en los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Sinaloa, Durango, Zacatecas, Nayarit, San Luis Potosí, Jalisco, Michoacán,

Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Estado de México, Distrito Federal, Puebla, Tlaxcala, Veracruz, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Vázquez *et al.*, 1962; Perry, 1991).

Pinus teocote taxonómicamente pertenece al grupo Teocote, junto con *P. herrerae* y *P. lawsonii*, dentro de la Subsección Oocarpae, de la Sección Pinus, en el subgénero del mismo nombre (que corresponde a los pinos duros o Diploxylon) (Price *et al.*, 1998).

De acuerdo con Rzedowski (1998), las poblaciones de esta especie se distribuyen entre 1400 y 3000 m de altitud, en sitios con una precipitación anual de alrededor de 955 mm y temperatura media anual de 18°C, mientras que Perry (1991) reporta que se encuentran a partir de los 1000 m de altitud. Generalmente crecen en sitios abiertos, asociados con encinos bajos, así como con *Juniperus* sp., *P. montezumae*, *P. rudis* y *P. patula*, principalmente. Según Rzedowski (1988), es común que reemplace a *P. patula* sobre suelos pobres, secos y rocosos. La propagación de *P. teocote*, al igual que la de *P. leiophylla*, *P. montezumae* y *P. rudis*, es favorecida por el fuego (Ern, 1972). Es una especie resistente a la sequía, pero los árboles no alcanzan grandes dimensiones en estas condiciones (Vázquez *et al.*, 1962; Verduzco *et al.*, 1962).

2.2 Sitio de estudio

El trabajo de campo se realizó en el parque ecológico "El Tepozán", con acceso en el km 11.5 de la carretera Picacho-Ajusco. Se localiza entre las coordenadas 19° 07' 50" y 19° 14' 44" N y 99° 10' 39" y 99° 18' 44" O (Escandón, 1999). La zona pertenece a la Provincia Fisiográfica Eje Neovolcánico y a la Subprovincia denominada Lagos y Volcanes de Anáhuac (INEGI, 1999). Se ubica en la parte media del macizo montañoso conocido como Volcán del Ajusco, el cual se formó por etapas sucesivas de actividad volcánica a partir del Plio-cuaternario (Martín del Pozzo, 1982). El sustrato geológico corresponde a rocas ígneas extrusivas que se formaron durante la erupción del Volcán Xitle, conos aledaños y una zona de fractura profunda (Xitle-Oloica) de más de siete kilómetros de largo (Enciso, 1994).

Los suelos son andosoles del subtipo úmbrico (clasificación de FAO-Unesco, 1989 citado en Arriaga *et al.*, 2000) derivados de cenizas volcánicas de formación reciente, profundidad media y buen drenaje (Rzedowski, 1954). Se trata de suelos sueltos y esponjosos, con pH ácido, textura media y fina, de color pardo amarillento y contenido de materia orgánica mayor que 2.5%. El subtipo úmbrico se caracteriza por su consistencia untosa, textura limosa o muy fina y porque no se satura de agua fácilmente (FAO-Unesco 1989, citado en Arriaga *et al.*, 2000).

El clima del área donde se ubica el parque es Cb'(w₂)(w)ig, es decir templado subhúmedo semifrío con un verano fresco y largo; las lluvias se presentan en verano y la lluvia invernal es escasa. La temperatura promedio anual es de 15°C y la precipitación anual es de alrededor de 1000 mm (García, 1964; Álvarez-Cruz, 1992).

La zona de estudio pertenece a la provincia florística "Serranías Meridionales, Región Mesoamericana de Montaña" (Rzedowski, 1988) que es una zona de transición entre los Reinos Neártico y Neotropical (Ceballos y Galindo, 1984). La asociación vegetal predominante fue denominada por Rzedowski (1954) *Pinetum teocote*, y consta de aproximadamente 158 especies vegetales, es decir, casi 30% de las 538 reconocidas por Rzedowski (1954) en el Pedregal de San Ángel.

El estrato herbáceo está dominado principalmente por gramíneas, como *Agrostis schaffneri*, *Festuca tolucensis*, *F. rosei*, *Muhlenbergia macroura*, *M. quadridentata*, *Stipa ichu* y *S. virescens*. Otras especies son *Eriogonum* spp., *Commelina coelestis*, *Conzuya erythrolaena*, *Hedeoma piperitum*, *Hieracium comatum*, *Montia mexicana*, *Penstemon campanulatus*, *Pinguicula caudata*, *Piqueria trinervia* y *Valeriana denudata* entre otras; en total suman alrededor de 35 especies (Rzedowski, 1954; Silva *et al.*, 1999). El estrato arbustivo tiene una densidad muy variable y está menos representado; en él dominan *Buddleia microphylla*, *Baccharis conferta*, *Salix cana*, *Eupatorium glabratum* y *Ribes pringlei*. En el estrato rasante se encuentran *Alchemilla procumbens*, *Arenaria* spp., *Lobelia* spp., *Phacelia platycarpa*, *Peperomia umbilicata* y gran variedad de musgos y líquenes. El estrato arbóreo, a pesar de estar dominado por *P. teocote*, presenta individuos aislados de

Alnus firmifolia, *Arbutus xalapensis*, *Abies religiosa*, *P. ayacahuite*, *P. leiophylla*, *Pinus montezumae* y en su límite inferior frecuentemente se encuentra asociado con *Q. crassipes*, *Q. lanceolata* y *Quercus rugosa*. Gradualmente *P. teocote* forma parte de un bosque mixto de pino-encino, que es reemplazado en zonas más bajas por bosques de encino en las asociaciones denominadas por Rzedowski (1954) *Quercetum rugosae fruticosum*, *Quercetum centralis lavosum* y *Quercetum rugosae crassipedis* (Rzedowski, 1954; Silva *et al.*, 1999).

En términos sucesionales, Rzedowski (1954) propone que esta comunidad es una etapa precedente a un *Abietum religiosae*, que es una comunidad considerada como clímax. Su origen es difícil de dilucidar, aunque propone al *Proteretum* (comunidad primigenia de líquenes y musgos), *Xero-pteridophytetum* (comunidad xerófila de helechos) y al *Senecietum praecocis* (matorral de *Senecio praecox*, en ese orden) como las primeras etapas sucesionales después de la última escurrentía de lava. En base a datos más recientes y en función del gradiente altitudinal, Cano-Santana y Meave (1996) proponen como precedente del bosque de *Pinus teocote* a una comunidad consistente en un matorral de compuestas en vez del matorral de *Senecio praecox*.

El Parque Ecológico "El Tepozán" surgió por un acuerdo entre el ejido de San Andrés Totoltepec y el Grupo "Energía y Ambiente" del Instituto de Ingeniería de la UNAM, los quienes convinieron establecer un proyecto de desarrollo con objetivos recreativos, educativos y de conservación. Dicho proyecto está a cargo de un grupo de ejidatarios que conforman la Sociedad Cooperativa Huehucalli, que fue apoyada por el "Programa Tlalpan: iniciativas locales para el cambio climático", y que tuvo financiamiento de la Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional, (USAID, por sus siglas en inglés; Escandón, 1999).

De acuerdo con la CONABIO, la región Ajusco-Chichinautzin se incluye en la lista de Regiones Terrestres Prioritarias de México (RTP- 108), y está clasificada como de un alto valor para la conservación debido a su función como corredor biológico (valor alto), por la presencia de fenómenos naturales extraordinarios: su riqueza y complejidad desde el punto

de vista biológico y paisajístico, su mezcla de distintos estados sucesionales (valor medio), su riqueza específica (valor medio) y como centro de origen y diversificación natural (valor alto) (Arriaga *et al.*, 2000).

Debido a que se localiza en la zona periférica de la ciudad de México, este parque ejidal se encuentra bajo constante presión del crecimiento urbano. Es común que en áreas colindantes al parque existan casos de invasión con el consiguiente cambio de uso de suelo. Eso provoca que se reduzca la superficie de captación de agua que alimenta los mantos acuíferos de la cuenca de México y se pierdan importantes servicios ambientales, como el control de la erosión del suelo, la regulación de temperatura local y el mantenimiento de la flora y fauna, cuya diversidad es alta en la zona (Bonfil *et al.*, 1997).

2.3 Métodos experimentales

2.3.1 Producción y dimensiones de conos y semillas

Debido a que no se presentó producción de conos en la temporada 2001-2002 en la población de San Andrés Totoltepec, en febrero del 2002 se colectaron conos maduros de al menos seis árboles de una población de *P. teocote* en la localidad de Juchitepec, Estado de México (que también se ubica en la región Ajusco-Chichinautzin), con el apoyo de una brigada de la Comisión de Recursos Naturales (CORENA) del Distrito Federal. Posteriormente en la población de San Andrés se realizó una segunda colecta de conos a partir de 10 árboles, en la segunda quincena de enero de 2003.

El análisis de conos es un procedimiento sistemático que se realiza para evaluar su “eficiencia”, es decir, la producción potencial de semillas (Bramlett *et al.*, 1977). Antes de realizar estos análisis, fue necesario secar los conos en invernadero o al aire libre, para lo cual permanecieron expuestos al sol durante seis semanas, con el fin de provocar la apertura de las escamas. El procedimiento para evaluar los conos fue el siguiente:

A. Dimensiones de conos y semillas: a partir de una muestra de entre 26 y 30 conos de cada población, se obtuvo la media y la desviación estándar del ancho y alto de conos secos (abiertos) y semillas sin alas. Se efectuaron pruebas de *t* para comparar las dimensiones (longitud y ancho) de conos y semillas entre ambas poblaciones.

B. Número de semillas por cono: el secado de los conos se efectuó en recipientes individuales. Se tomaron las medidas de los conos y se contó el número de semillas en cada uno. Se comparó el número de semillas por cono entre localidades mediante una prueba de *U* de Mann-Whitney. Además, se aplicaron pruebas de correlación de Pearson entre el número de semillas (previa transformación logarítmica) con el largo y ancho de los conos sobre una muestra proveniente de cada población (Juchitepec 2001 y San Andrés Totoltepec 2003).

C. Calidad de las semillas: el vivero de CORENA proporcionó los siguientes datos, a partir de dos colectas de conos (tanto de la población de Juchitepec, 2002, como de la de San Andrés Totoltepec, 1999, la cual había permanecido en almacenamiento a -18°C): porcentaje de germinación, cantidad de semillas por kilogramo, pureza, porcentaje de humedad y porcentaje de viabilidad potencial (determinada por medio de rayos X). El porcentaje de pureza indica la composición de un lote de semillas por medio del peso de la muestra. Se obtiene mediante la siguiente fórmula:

Porcentaje de pureza = peso de una muestra de semillas limpias × 100/peso total de la muestra antes de retirar residuos (material inerte y/o semillas de otras especies).

El porcentaje de humedad es la cantidad de agua que contienen las semillas y se calcula a través de la siguiente fórmula:

$$\text{Humedad (\%)} = (\text{peso húmedo} - \text{peso seco}) \times 100/\text{peso húmedo}.$$

El peso seco corresponde a una muestra de semillas colocadas en una estufa a 103°C durante 17 h, y el peso húmedo la misma muestra sin calentar.

La viabilidad potencial se refiere a la proporción de semillas que presentan embrión (semillas llenas) (Bramlett *et al.*, 1977; INIFAP, 1998).

2.3.2 Depredación pre-dispersión

Para cada muestra (Juchitepec y San Andrés), se clasificaron los conos en dos categorías: conos dañados y conos sanos. Los primeros habían sido atacados por *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Hemiptera, Coreidae), una de las principales plagas de conos y semillas y por *Conophthorus teocotum* Wood (Coleoptera, Scolytidae), miembro del género más dañino de conos y semillas (Cibrián *et al.*, 1995). Las ninfas y adultos de *L. occidentalis* se alimentan del contenido de las semillas al introducir su aparato bucal en los conos. El daño que producen se observa en el exterior como un orificio pequeño con exudados de resina; puede estar acompañado de la deformación del cono y en etapas tempranas de desarrollo, ser causa de aborto del mismo. Esto limita la liberación de las semillas, sean éstas dañadas o no. En las semillas dañadas se produce avanamiento o colapso del endospermo (Cibrián *et al.*, 1995). En su etapa adulta, las hembras del escarabajo *C. teocotum* atacan desde el pedúnculo hasta la base de los conos, donde ovipositan y sus larvas se alimentan de las semillas y brácteas (Cibrián *et al.*, 1995).

Los conos se colocaron y secaron en bandejas individuales durante seis semanas, después de las cuales se contó el número de semillas liberadas por cono. La comparación de la producción de semillas entre conos sanos y conos dañados permitió calcular la reducción en la producción de semillas debido al ataque de insectos .

2.3.3 Banco de semillas

Con el fin de evaluar la presencia, y en su caso, la importancia del banco de semillas, se colectaron 30 muestras de suelo en San Andrés, cada una obtenida en un cuadro de 20 × 20 × 5 cm de profundidad a lo largo de una línea de 100 m con 30 puntos al azar, en diciembre del 2000 (antes de la temporada de liberación de semillas). Cada muestra se extendió y se colocó

en una charola en condiciones adecuadas para su germinación en el invernadero. Los registros de número de semillas germinadas se tomaron dos veces por semana a lo largo de tres meses (enero a marzo de 2001), regando las charolas frecuentemente de forma que el suelo permaneciera húmedo. Al final de este periodo se tamizaron las muestras para localizar semillas sin germinar.

2.3.4 Germinación de semillas y establecimiento en condiciones de campo

Con el fin de evaluar el efecto del micrositio en la germinación de las semillas y el establecimiento inicial de las plántulas, se siguió el procedimiento que se detalla a continuación:

Se identificaron cuatro tipos de micrositios en el campo, que resultan de la combinación de dos categorías de disponibilidad de luz (alta y media, es decir, fuera de y bajo el dosel de algún pino, respectivamente) y dos distancias con respecto a los pastos amacollados que abundan en el sotobosque (< 25 cm de un macollo y ≥ 25 a 50 cm del macollo).

La Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR, por sus siglas en inglés) de los micrositios correspondientes a las dos categorías de luz, se evaluó realizando mediciones bimestrales a lo largo de un año (seis registros) con ayuda de un fotómetro (LI-COR, modelo LI-189). Cada registro constó de 30 repeticiones por categoría (bajo y fuera del dosel), evaluadas a 15 cm del suelo, entre las 11:00 y las 13:00 h, sin presencia de nubes.

2.3.4.1 Depredación post-dispersión

Con la intención de evaluar la depredación post-dispersión, en mayo de 2003 se colocaron 20 grupos de semillas en los cuatro tipos de micrositios antes definidos. Las semillas se colocaron sobre tapas plásticas de 5 cm de diámetro, semienterradas, fijas en el suelo y cubiertas de tierra. Se contó el número de semillas que permanecieron hasta el segundo día después de ser colocadas; el experimento no pudo continuar debido a que las lluvias

arrastraron las semillas, lo que impidió su localización posterior. Se comparó la remoción de semillas entre micrositios por medio de un ANDEVA (previa transformación arcoseno de los datos de proporción de semillas removidas).

2.3.4.2 Germinación

Para evaluar el efecto del micrositio en la germinación de semillas, se obtuvieron semillas de *P. teocote* previamente seleccionadas (viables) por el vivero San Luis Tlaxialtemalco (CORENA, lote L 02799), provenientes del ejido San Andrés Totoltepec, D.F. (Ajusco), zona que comprende al parque “El Tepozán”, recolectadas en 1999. Se colocaron 16 bolsas planas de malla plástica (20 × 10 cm), cada una con 40 semillas previamente rociadas con fungicida (Captan 3 g/l, con el fin de evitar pérdidas por infestación por hongos y depredación), por micrositio. Las bolsas permanecieron sobre el suelo durante un mes (octubre 2002), al final del cual se retiraron para contar en el laboratorio las semillas germinadas. Previamente se comprobó que la germinación de semillas libres y semillas en bolsa en condiciones de invernadero no fuera diferente. Los porcentajes de germinación entre micrositios se compararon por medio de un Andeva (previa transformación arcoseno de los datos).

2.3.5 Efecto de altas temperaturas en la viabilidad de semillas

Con el objetivo de analizar el efecto de la temperatura sobre la germinación y de esta forma evaluar indirectamente la respuesta de las semillas a la presencia de incendios forestales, se consideraron tres variables: a) Grado de protección de las semillas (P): libres y en conos; b) Temperatura (T), con tres niveles de intensidad (70, 120 y 200°C); c) Tiempo de exposición (TE), con tres tiempos (4, 10 y 20 minutos).

Las semillas libres y en conos corresponden al grado de protección bajo y alto respectivamente. La temperatura simula la intensidad del fuego. El tiempo de exposición corresponde al tiempo que las semillas están expuestas al calor, dependiendo de su posición en la estructura vertical del árbol: en el dosel (2-5 minutos), y en la superficie del suelo y el banco de semillas (5-20 minutos), lo que resultó en exposiciones al calor de 4, 10 y 20 minutos (Habrouck *et al.*, 1999) (Figura 1).

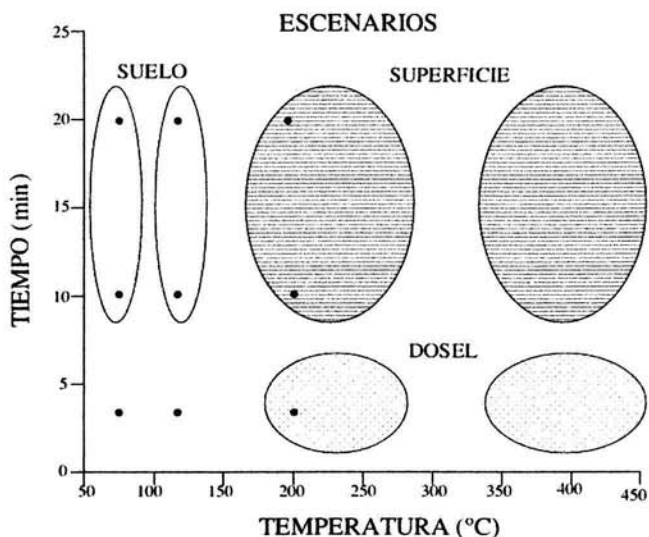


Figura 1. Representación de los escenarios de fuego en función de la temperatura, el tiempo de exposición y la localización de las semillas. Los óvalos de la izquierda para cada escenario representan fuegos moderados, mientras que los de la derecha, fuegos intensos (tomado de Habrouck *et al.*, 1999). Los puntos negros indican las combinaciones experimentales aplicadas; los puntos fuera de los ovalos representan a cualquier escenario con fuegos de baja intensidad.

Cada combinación de temperatura y tiempo de exposición representa un escenario diferente, es decir, periodos breves de exposición y altas temperaturas representan un incendio de dosel; tiempos más largos de exposición y bajas temperaturas simulan las condiciones a las que se verán expuestas las semillas enterradas en el suelo y, finalmente, altas temperaturas y tiempos de exposición prolongados corresponden a las condiciones que sufrirían las semillas que se encuentran en la superficie del suelo (Cuadro 1).

De la combinación de los factores se obtuvo un total de 18 tratamientos (3 temperaturas \times 3 tiempos de exposición \times 2 grados de protección). Se realizaron cinco repeticiones por tratamiento, cada una de las cuales incluyó 40 semillas ó 6 conos, según el caso. Adicionalmente, se contó con un control de semillas sin aplicar calor, con el mismo número de repeticiones. Esta simulación se llevó a cabo usando bandejas de aluminio en charolas dentro de estufas convencionales. Las pruebas de germinación se realizaron en cajas

de Petri con un sustrato compuesto por 'peat moss' y agrolita en una proporción de 1:1, dentro de una cámara de ambientes controlados a 25°C.

Cuadro 1. Resumen de los tratamientos que resultan de la combinación de tres temperaturas(T), tres tiempos de exposición (TE) y dos grados de protección, aplicados a las semillas y el escenario simulado en cada caso.

TE (min) \ T (°C)	Semillas libres			Semillas dentro de conos		
	70	120	200	70	120	200
4			Dosel			Dosel
10	Suelo	Suelo	Dosel	Suelo	Suelo	Dosel
20	Suelo	Suelo	Superficie	Suelo	Suelo	Superficie

Al término de las pruebas de calentamiento de conos, éstos se clasificaron en dos categorías subjetivas de apertura: abiertos ($\geq 35\%$ de las escamas separadas) y cerrados ($<35\%$ de las escamas separadas).

Las variables de respuesta que se usaron para evaluar el efecto de los tratamientos en la germinación fueron: a) Porcentaje de germinación (PG), entendido como el porcentaje de semillas germinadas en relación al número total de semillas usadas por repetición; y b) Tiempo medio de germinación (TMG), definido como: $TMG = \sum(n_i * i) / N$, donde n_i es el número de semillas germinadas en el día i y N es número total de semillas germinadas.

El porcentaje de germinación de todos los tratamientos se estandarizó, tomando a la germinación del grupo control como punto de referencia (100%). Los porcentajes resultantes fueron transformados con la función arcoseno y sometidos a un ANDEVA de tres vías.

2.3.6 Supervivencia y crecimiento de plántulas

En junio de 2001 se sembraron poco más de 1000 semillas de *P. teocote* en un sustrato formado por 50% de 'peat moss', 20% de vermiculita y 30% de agrolita. Dichas semillas fueron obtenidas de los terrenos del ejido San Andrés Totoltepec y proporcionadas por el banco de germoplasma del vivero San Luis Tlaxialtemalco, CORENA.

Previamente a la siembra, las semillas se lavaron con detergente y se desinfectaron con una solución de hipoclorito de sodio (6%) y se cubrieron con una suspensión de fungicida Tiram (disulfuro de tetrametil tiuram) al 42%. Para la germinación, se colocaron tres semillas por compartimento en charolas de 40 compartimentos (3 cm de diámetro × 10 cm de profundidad). Las plántulas permanecieron 37 días en el vivero al aire libre con riego automatizado. Posteriormente se trasladaron al sitio de estudio, donde se redistribuyeron en las charolas, de forma que creciera una plántula por celdilla. Permanecieron en un vivero rústico al aire libre durante 44 días para su aclimatación, durante los cuales recibieron agua de lluvia y riegos ocasionales en ausencia de precipitación. Las charolas agrupadas se rodearon con malla de alambre para evitar depredación por aves o roedores.

El trasplante se realizó los días 1 y 2 de septiembre en el parque "El Tepozán" (San Andrés Totoltepec). Se seleccionaron cuatro parcelas experimentales con características similares de inclinación (sitios planos) y de densidad de arbolado, y en cada parcela se plantaron 100 plántulas, distribuidas en cuatro micrositios (25 plántulas en cada uno). Estos micrositios, usados en los experimentos de depredación y germinación, resultan de la combinación de dos condiciones de luz y dos distancias a pastos amacollados.

Para evaluar la supervivencia y el crecimiento de las plántulas, se realizaron censos bimestrales a lo largo de un año, en los cuales se registró la supervivencia y en los casos en que fue posible, las causas de muerte, clasificadas en las siguientes categorías: depredación, infestación por hongos o estrés hídrico.

En las plántulas vivas cada censo se registró su altura (cm) y dos diámetros de la copa (el mayor y el perpendicular al mismo); con el promedio de ambos se calculó la cobertura (cm^2) con la fórmula del área de una circunferencia:

$$\text{Cobertura} = \pi r^2$$

Las diferencias en la supervivencia entre micrositios a un año del trasplante (octubre 2002) se analizaron mediante un ANDEVA (previa transformación arcoseno de los datos de proporción de sobrevivientes), usando los datos de las cuatro parcelas como repeticiones. De la misma forma, mediante el empleo de un ANDEVA de medidas repetidas se evaluó el efecto del dosel, de la distancia a los pastos y del tiempo sobre la altura y la cobertura de las plántulas durante el periodo diciembre 2001-octubre 2002.

3. RESULTADOS

En la población de *P. teocote* de San Andrés se observó el siguiente ciclo fenológico: los conos masculinos (polínicos) aparecieron en el mes de marzo de 2002 y los conos femeninos a mediados de abril. La maduración de conos masculinos, con la subsecuente liberación del polen y la polinización, se presentó en mayo y la fertilización entre junio y agosto. En junio los conos femeninos se tornaron de morado a café y continuaron su crecimiento y maduración hasta enero y febrero (finales de invierno) del siguiente año (2003), cuando comenzó la liberación de semillas.

3.1 Producción y dimensiones de conos y semillas

Las dimensiones de los conos y las semillas provenientes de las poblaciones de Juchitepec (Estado de México) y San Andrés (D. F.) se resumen en el Cuadro 2. El tamaño de los conos y las semillas no difirió consistentemente entre ambas poblaciones. La longitud y el ancho de los conos fueron menores en el material colectado en San Andrés; Las diferencias entre poblaciones fueron significativas para ambas variables (ancho $t = 8.02$, $P < 0.05$; longitud $t = 4.33$, $P < 0.001$). Sin embargo las semillas provenientes de San Andrés fueron más largas ($t = 2.87$, $P < 0.05$), pero no más anchas ($t = 1.82$, $P = 0.07$) que las de Juchitepec.

Cuadro 2. Dimensiones de conos y semillas y cantidad de semillas por cono, en muestras de *P. teocote* provenientes de Juchitepec (2002) y San Andrés (2003).

		Juchitepec (2002)			San Andrés (2003)		
		\bar{X}	D.E.	<i>N</i>	\bar{X}	D.E.	<i>N</i>
Conos (cm)	Longitud	5.68	0.86	40	4.85	0.46	26
	Ancho	3.86	0.42	40	2.82	0.50	26
Semillas (cm)	Longitud	0.45	0.05	30	0.49	0.03	30
	Ancho	0.27	0.03	30	0.26	0.03	30
No. de semillas por cono		32.15	20.03	40	6.19	8.73	26

El número promedio de semillas por cono se presenta en la Cuadro 2. Los conos de la población de Juchitepec produjeron más de cinco veces más semillas maduras por cono que los de San Andrés ($Z = 5.18, p < 0.05, N = 26$). Para los conos de Juchitepec se encontró una correlación positiva entre el tamaño de los conos (longitud y ancho) y el logaritmo del número de semillas producidas ($r = 0.99, g.l. = 39, P < 0.05$, y $r = 0.99, g.l. = 39, P < 0.05$, respectivamente). Esta correlación no fue significativa en los conos de San Andrés Totoltepec (longitud $r = 0.26, g.l. = 25, P = 0.19$ y ancho $r = 0.24, g.l. = 25, P = 0.22$).

Los datos relativos a las características de las semillas de cada población, proporcionados por el vivero San Luis Tlaxialtemalco de CORENA (DDF) se presentan a en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Resultados del análisis de semillas de *P. teocote* (poblaciones de Juchitepec y San Andrés Totoltepec).

	Juchitepec (2002)	San Andrés (1999)
No. de semillas/kg	150 750	155 100
Humedad (%)	8.04	6.86
Pureza (%)	99.5	99.4
Semillas viables (%)	32.5	87
Germinación (%)	81.5	66.7

El porcentaje de semillas viables (semillas llenas sin tejido aparentemente dañado, observadas mediante análisis de rayos X), fue considerablemente menor en las semillas de Juchitepec que en las de San Andrés; en contraste, el porcentaje de germinación (considerando sólo semillas viables) fue mayor en las colectadas en Juchitepec (Cuadro 3).

3.2 Depredación pre -dispersión

El daño producido por la chinche semillera (*Leptoglossus occidentalis*) afectó a 21% de los conos de Juchitepec y redujo la producción promedio de semillas por cono en un 20.5%. En San Andrés, el 71.3% de los conos se vio afectado por esta chinche y la producción promedio de semillas por cono se redujo en 22.4%. Otro 4.6% fue atacado por *Conophthorus teocotum*, con una pérdida completa de las semillas. En conjunto, el ataque de insectos representó una pérdida total de semillas considerablemente mayor en esta población que en la de Juchitepec.

3.3 Banco de semillas

No se presentó germinación de semillas de *P. teocote* en ninguna de las 30 muestras de suelo colectadas en San Andrés Totoltepec en diciembre de 2001. Al tamizar el suelo, una vez concluido el periodo de observación de tres meses, tampoco se detectaron semillas de esta especie, a pesar de que se encontraron restos de conos.

3.4 Germinación de semillas y establecimiento en condiciones de campo

La radiación fotosintéticamente activa (PAR) promedio bajo el dosel fue de $354.84 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (D. E. 197.79) en tanto que fuera del dosel alcanzó en promedio un valor de $1937.35 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (D. E. 101.30). La diferencia entre ambas condiciones fue significativa ($t = 67.55, P < 0.001$). Cabe hacer notar que bajo el dosel se presenta mayor variación que fuera de éste.

3.4.1 Depredación post-dispersión

Dos días después de haberse colocado las semillas, se realizó el único registro de remoción, dado que el inicio de la temporada de lluvias provocó pérdidas debidas al arrastre por el agua. La remoción y depredación de semillas fueron altas, pues en sólo dos días fue removido entre 13 y 50% de las semillas (Figura 2). El efecto de la cercanía del pasto resultó

significativo (Cuadro 4), con una menor remoción de semillas cerca de los pastos que lejos de éstos (16.6%, ± 18 D.E. y 41.6%, ± 33 D.E., respectivamente).

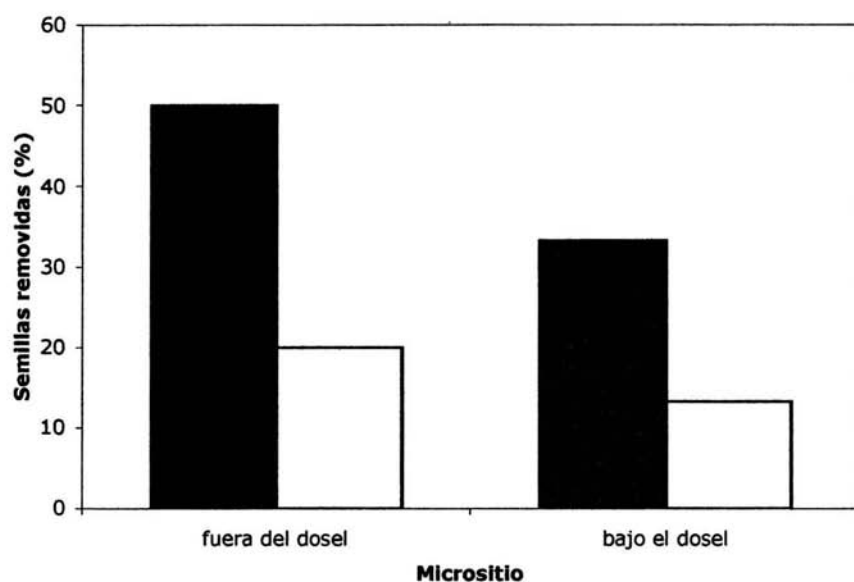


Figura 2. Remoción de semillas de *P. teocote* después de 48 horas en los cuatro micrositios considerados. Las barras oscuras representan remoción de semillas lejos del pasto y las barras blancas, cerca del pasto.

Cuadro 4. Efecto del dosel y del pasto en la remoción de semillas de *P. teocote*

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	F	P
Dosel (D)	1340.90	1	1340.90	2.79	0.10
Pasto (P)	3218.41	1	3218.41	6.71	0.01
D × P	0.89	1	428.70	0.89	0.35
Error	9586	20	479.30	-	-

3.4.2 Germinación en condiciones de campo

La germinación de semillas no difirió significativamente entre los cuatro micrositios considerados, aunque el efecto de la cercanía del pasto fue marginalmente significativo, con una germinación ligeramente menor cerca de los pastos que lejos de éstos (Cuadro 5). La germinación promedio fue de 74.5%, \pm 12 D. E.; cerca de los pastos fue de 71.0% (\pm 13.1 D. E.) y lejos de éstos fue de 78.1% (\pm 10.8 D. E.) (Figura 3).

Cuadro 5. Efecto del dosel y el pasto en la germinación de semillas de *P. teocote*

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	F	P
Dosel (D)	5.99	1	5.99	0.09	0.76
Pasto (P)	250.45	1	250.45	3.79	0.05
D \times P	63.17	1	63.17	0.95	0.33
Error	3963.6	60	66.06	--	--

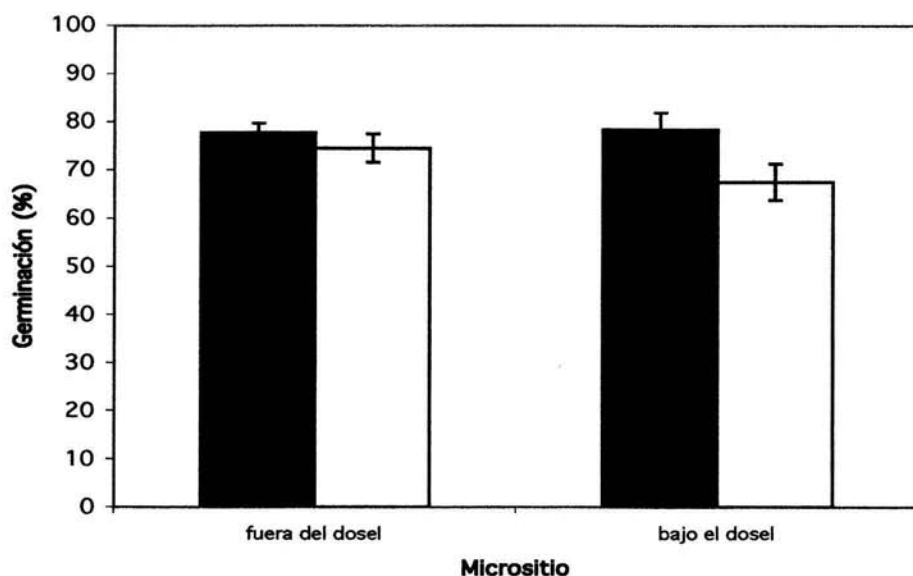


Figura 3. Germinación de semillas de *P. teocote* en los cuatro micrositios considerados. Las barras oscuras indican germinación lejos del pasto y las barras blancas, cerca del pasto. Las barras de error, representan el error estandar.

3.5 Efecto de altas temperaturas en la viabilidad de semillas

La apertura de los conos se incrementó conforme aumentó tanto la temperatura como el tiempo de exposición, pero los conos sólo abrieron en su totalidad a partir de 120°C con 20 min de exposición y de 200°C con 10 y 20 min de exposición. A 70°C sólo en el tiempo de exposición mayor se alcanzó la apertura de poco más del 40% de los conos (figura 4).

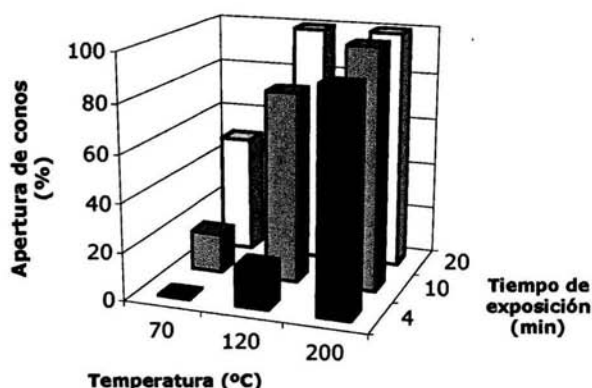


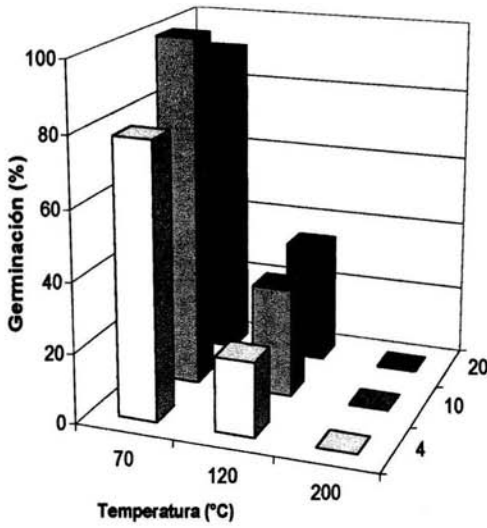
Figura 4. Apertura de conos de *P. teocote* en las diferentes combinaciones de temperatura y tiempo de exposición.

La temperatura a la que se sometieron las semillas afectó la germinación posterior de manera significativa, mientras que el tiempo de exposición no tuvo un efecto significativo (Cuadro 6). El efecto de la temperatura varió dependiendo de si las semillas se encontraban libres o dentro de los conos, por lo que la interacción temperatura \times grado de protección fue significativa. Aunque el tiempo de exposición no tuvo un efecto significativo en la germinación, si lo tuvieron las interacciones de este factor con la temperatura y con el grado de protección. La interacción de tercer grado también resultó significativa (Cuadro 6).

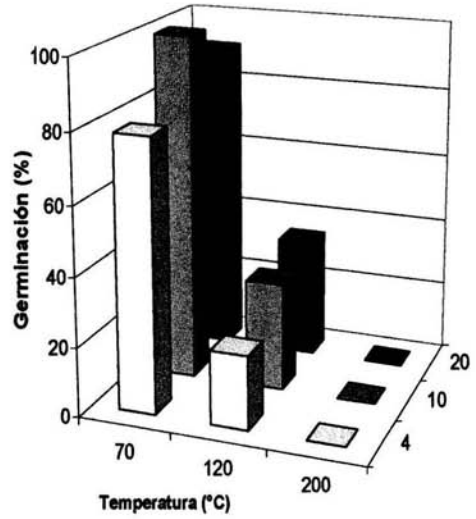
Las pruebas de Tukey mostraron diferencias significativas entre las tres temperaturas experimentales y entre ambos grados de protección. En general, la mayor germinación se presentó en las semillas que se encontraban dentro de conos y expuestas a menores temperaturas. El decremento en la germinación en respuesta a los incrementos en la temperatura fue mucho mayor en semillas libres que en aquellas protegidas en los conos (Figura 5). En éstas, el efecto del incremento del tiempo de exposición no fue relevante, excepto en la temperatura más alta (200°C), en la que el aumento en la exposición causó disminuciones drásticas en la germinación (Figura 5b).

Cuadro 6. Análisis de varianza del efecto de la temperatura (T), el tiempo de exposición (TE) y el grado de protección (P), en la germinación de semillas de *P. teocote*

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	F	P
T	44741.02	2	22370.51	55.54	<0.001
TE	1452.48	2	726.24	1.80	0.17
P	11063.94	1	11063.94	27.47	<0.001
T × TE	7852.92	4	1963.23	4.87	<0.05
T × P	5046.46	2	2523.23	6.26	<0.01
TE × P	3505.68	2	1752.84	4.35	0.01
T × TE × P	5172.04	4	1293.01	3.21	0.01
Error	28998	72	402.75	-	-



(a)



(b)

Figura 5. Germinación de semillas de *P. teocote* en función de la temperatura y el tiempo de exposición en semillas libres (a) y dentro de conos (b).

La temperatura, el tiempo de exposición y el grado de protección no afectan el tiempo medio de germinación (TMG), ya que los tratamientos no mostraron diferencias importantes entre sí, ni con respecto a la prueba control (TMG=7 días).

3.6 Supervivencia y crecimiento de plántulas

La supervivencia de las plántulas transplantadas en septiembre de 2001 se mantuvo estable entre los meses de octubre y febrero, pero descendió drásticamente entre febrero y junio de 2002. En este periodo de baja precipitación comenzaron a mostrarse diferencias en la supervivencia en los distintos micrositios considerados. A partir del inicio de la siguiente temporada de lluvias y en el transcurso de dicha temporada (junio-octubre de 2002) la mortalidad fue mínima (Figura 6).

La supervivencia final promedio, casi un año y medio después del trasplante (febrero de 2003), fue de 14.9%. El mayor valor se presentó en las plántulas situadas bajo el dosel, en particular en aquellas alejadas de los pastos, y la menor fuera de la sombra del dosel (Figura 6). De los factores considerados, sólo el dosel tuvo un efecto significativo en la supervivencia evaluada en octubre de 2002, un año después de la primera evaluación (Cuadro 7). Estas cifras (oct. 2002) fueron muy similares a las de la última evaluación, realizada en febrero de 2003, con un promedio de 21.01% de plántulas vivas bajo dosel y un 9.82% fuera de éste (Figura 6).

La principal causa de mortalidad fue el estrés hídrico, en especial durante la temporada de secas, que causó el 75.5% de las muertes. La segunda causa de muerte fue a causa de la depredación por conejos y cabras, con un 9.5% y las plántulas más susceptibles a ésta fueron aquellas fuera del dosel y lejanas al pasto, es decir, aquellas más expuestas. La depredación de plántulas se concentró en el mes de febrero, durante la temporada de secas (Figura 7). En general, las curvas de supervivencia son similares a la de tipo III (Krebs, 1994), que indica una mortalidad inicial alta, procedida de un periodo de pérdidas relativamente constantes pero más bajas.

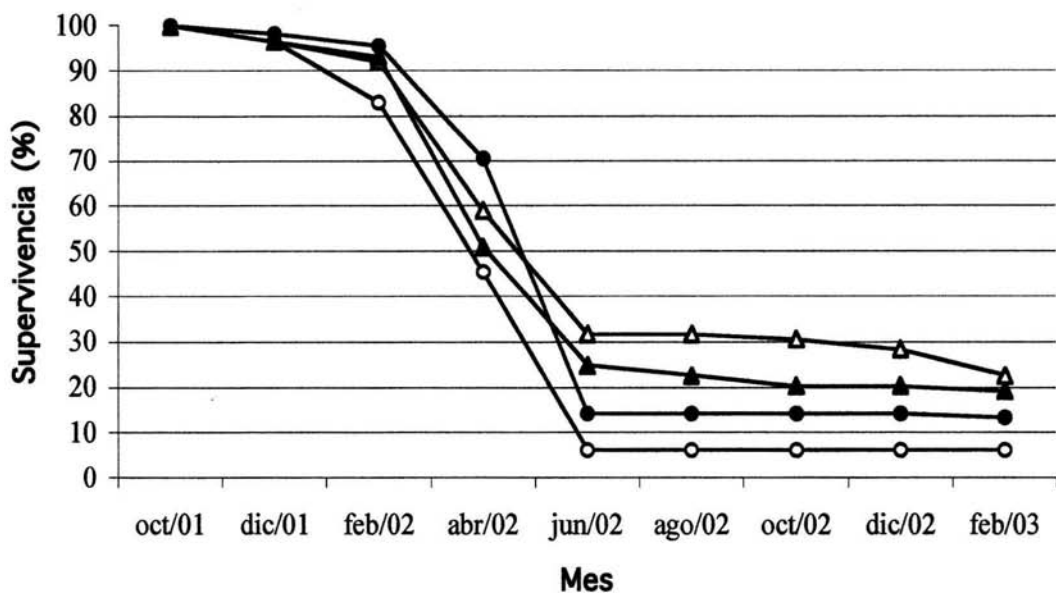


Figura 6. Supervivencia de plántulas de *P. teocote* entre octubre de 2001 y febrero de 2003. Las distintas figuras representan los diferentes micrositios: ▲=bajo dosel, cerca del pasto, △=bajo dosel, lejos del pasto, ●=fuera de dosel, cerca del pasto y ○=fuera de dosel y lejos de pasto.

Cuadro 7. Análisis de varianza del efecto del dosel y la cercanía de los macollos de pastos en la supervivencia de plántulas de *P. teocote* (octubre 2002)

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	F	P
Dosel (D)	0.106	1	685.76	9.65	<0.05
Pasto (P)	0.000	1	12.77	0.17	0.67
D × P	0.020	1	197.66	2.78	0.12
Error	0.012	12	71	-	-

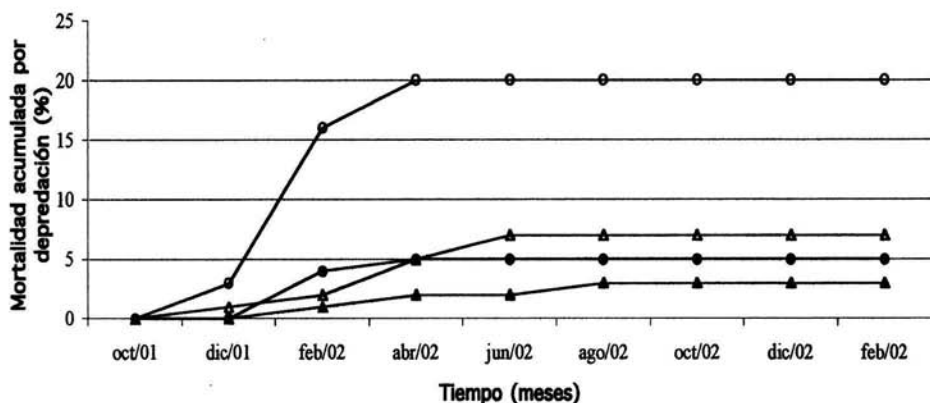


Figura 7. Mortalidad acumulada porcentual de plántulas de *P. teocote* debida a la depredación en el periodo octubre de 2001 - febrero de 2003. Las figuras representan los microsítios: ▲=bajo dosel cerca de pasto, △=bajo dosel, lejos de pasto, ●=fuera de dosel cerca de pasto y ○=fuera de dosel y lejos de pasto.

En cuanto al crecimiento de las plántulas, durante los primeros meses después del trasplante (octubre-febrero) no se registraron cambios en la altura, mientras que entre abril y octubre de 2002, durante la temporada de lluvias, se registró un incremento gradual de la altura promedio en todas las condiciones (Figura 8). Los resultados del Andeva de medidas repetidas (diciembre 2001-octubre 2002), mostraron un efecto significativo del dosel, el tiempo y las interacciones dosel-pasto, dosel-tiempo y dosel-pasto-tiempo en la altura de las plántulas (Cuadro 8). Sólo a partir de junio de 2002 se registraron diferencias en la altura entre los microsítios. La mayor altura se registró en las plántulas fuera del dosel, en especial aquellas lejos del pasto (Figura 8, Cuadro 8). Las plántulas que crecieron cerca de los pastos tuvieron un crecimiento similar, pero no fue así para las lejanas de éstos, ya que mientras fuera del dosel alcanzaron mayor altura, bajo el dosel ésta fue menor, con una diferencia de alrededor de 5 cm (Cuadro 9) a un año de transplantadas.

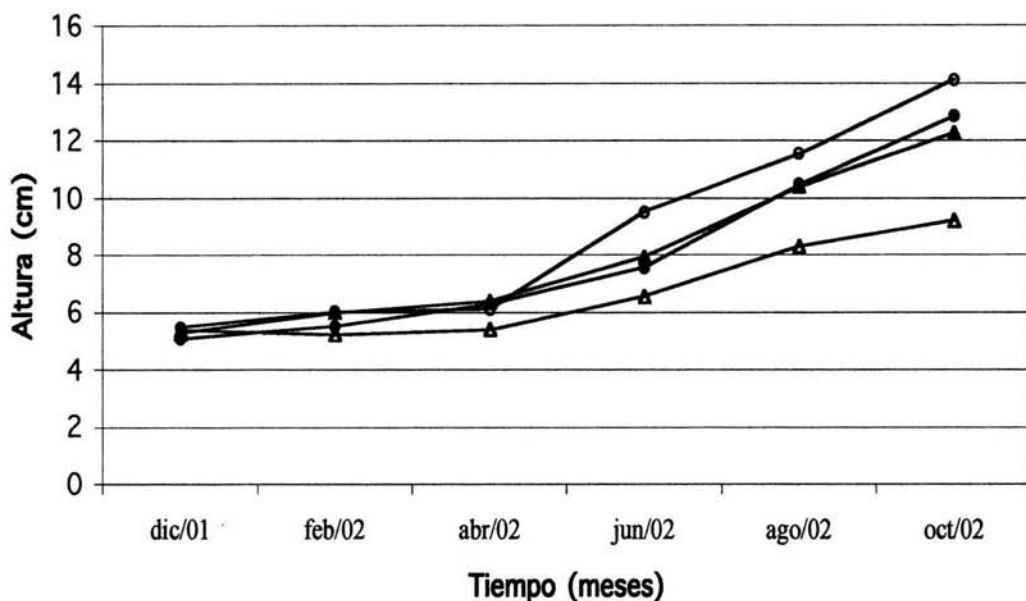


Figura 8. Altura promedio de las plántulas de *P. teocote* en cuatro micrositios de diciembre de 2001 a octubre de 2002. Las figuras representan los micrositios: ▲=bajo el dosel, cerca del pasto, Δ= bajo el dosel, lejos del pasto, ●=fuera del dosel, cerca del pasto y ○=fuera del dosel y lejos del pasto.

Cuadro 8. Resultados del Análisis de Varianza de medidas repetidas para analizar los efectos del dosel, la cercanía del pasto y el tiempo en la altura de plántulas de *P. teocote* (diciembre de 2001-octubre de 2003)

Fuente de variación	Efecto			Error			F	P
	SC	g.l.	CM	SC	g.l.	CM		
Dosel (D)	74.82	1	74.82	807.33	51	15.83	4.72	0.03
Pasto (P)	5.15	1	5.15	807.33	51	15.83	0.32	0.57
Tiempo (T)	1800	5	360.60	742.05	255	2.91	123.64	<0.001
D × P	86.90	1	86.90	807.33	51	15.83	5.48	0.02
D × T	69	5	13.80	742.05	255	2.91	4.73	<0.001
P × T	13.6	5	2.72	742.05	255	2.91	0.93	0.45
D × P × T	39.25	5	7.85	742.05	255	2.91	2.69	0.02

Cuadro 9. Altura promedio de plántulas de *P. teocote* (octubre 2002). Letras diferentes indican diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de Tukey)

Micrositio	Altura (cm)		N
	\bar{X}	E.E.	
Fuera del dosel, lejos del pasto	14.11 ^a	2.24	7
Fuera del dosel, cerca del pasto	12.85 ^a	1.22	13
Bajo el dosel, lejos del pasto	9.21 ^b	0.50	20
Bajo el dosel, cerca del pasto	12.27 ^b	0.62	15

La variación en las tasas de crecimiento fue muy similar a la que presentó la altura final; la mayor tasa de crecimiento anual en altura correspondió a las plántulas fuera de dosel (promedios de 8.63 cm año⁻¹ y 8.80 cm año⁻¹, lejos y cerca de pasto, respectivamente) y la menor a aquellas bajo el dosel (4.25 cm año⁻¹ y 7 cm año⁻¹, lejos y cerca de pasto, respectivamente).

En el caso de la cobertura, los resultados del ANDEVA de medidas repetidas mostraron que todos los factores analizados (dosel, pasto y tiempo), así como sus interacciones, tuvieron un efecto significativo en la cobertura de las plántulas (cuadro 10). Las plántulas fuera de dosel y lejos del macollo de pasto alcanzaron la mayor cobertura final (173.34 ± 88.09 cm²), la cual fue significativamente mayor que la que presentaron las plántulas de los otros tres micrositios, cuyos promedios no difirieron significativamente entre sí (Cuadro 10 y 11). El efecto del dosel y del pasto varió a lo largo del periodo de estudio, ya que sólo a partir de junio de 2002 comenzó a diferenciarse la cobertura de las plántulas en los distintos micrositios (Figura 9). A pesar de que fuera de dosel y lejos del pasto las plántulas alcanzaron mayor cobertura, ésta fue muy variable, mientras que en los otros micrositios la variación fue menor (Cuadro 11).

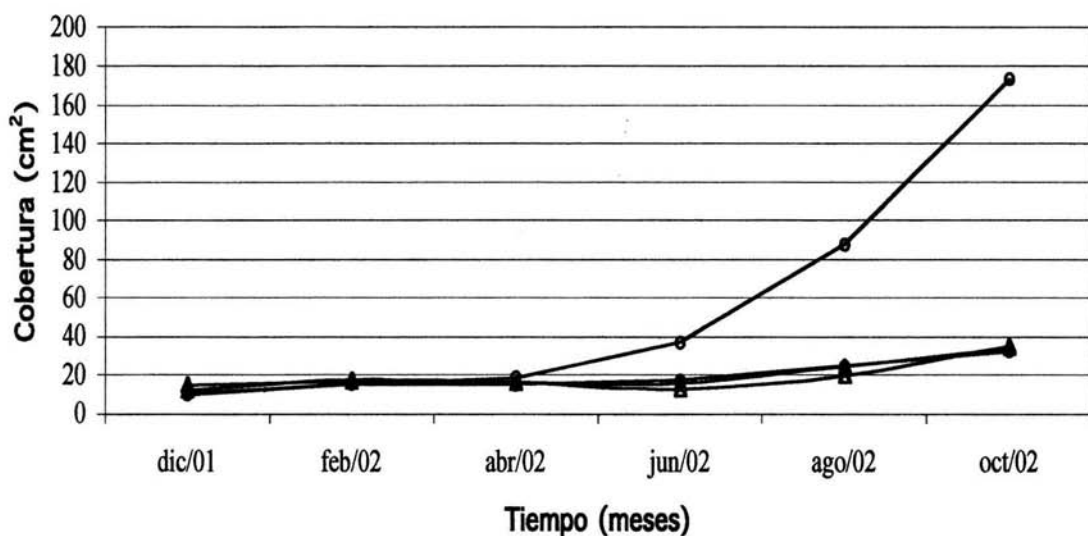


Figura 9. Cobertura promedio de las plántulas de *P. teocote* en cuatro micrositios entre diciembre de 2001 a octubre de 2002. Las figuras representan los micrositios: ▲=bajo el dosel, cerca del pasto, △= bajo el dosel, lejos del pasto, ●=fuera del dosel, cerca del pasto y ○=fuera de dosel y lejos de pasto.

Cuadro 10. Resultado del Análisis de Varianza de medidas repetidas para evaluar el efecto del dosel, la cercanía con el pasto y el tiempo en la cobertura de las plántulas de *P. teocote* (diciembre 2001 - octubre 2002)

Fuente de Variación	Efecto			Error			F	P
	SC	g.l.	CM	SC	g.l.	CM		
Dosel (D)	25416.59	1	25416.59	140418.72	48	2925.39	8.68	<0.01
Pasto (P)	23245.52	1	23242.54	140418.72	48	2925.39	7.94	<0.01
Tiempo (T)	107037.25	5	21407.45	294511.20	240	1227.13	17.44	<0.001
D × P	25650.30	1	25650.30	140418.72	48	2925.39	8.76	<0.01
D × T	47521.75	5	9504.32	294511.20	240	1227.13	7.74	<0.001
P × T	43677.40	5	8735.48	294511.20	240	1227.13	7.11	<0.001
D × P × T	46448.65	5	9289.73	294511.20	240	1227.13	7.57	<0.001

Cuadro 11. Cobertura promedio de plántulas de *P. teocote* en octubre de 2002. Letras diferentes muestran diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Tukey).

Micrositio	Cobertura (cm ²)		N
	\bar{X}	E.E.	
Fuera del dosel, lejos del pasto	173.34 _a	88.09	7
Fuera del dosel, cerca del pasto	32.53 _b	7.65	13
Bajo el dosel, lejos del pasto	35.14 _b	7.26	20
Bajo el dosel, cerca del pasto	34.02 _b	4.45	15

Aunque se tomaron registros del tamaño de las plántulas para el periodo octubre 2002-febrero 2003, los datos no se incluyeron en el análisis debido a que el tamaño de muestra fue muy pequeño; sin embargo las medidas promedio al final del periodo de estudio se muestran en el Cuadro 12. Se observa una ligera disminución en las cifras promedio, que es más notoria en el caso de la cobertura, en particular para las plántulas en micrositios abiertos (i.e. fuera del dosel, lejos del pasto).

Cuadro 12. Altura y cobertura promedio final (febrero 2003) de plántulas de *P. teocote* en los diferentes micrositios considerados.

Micrositio	Altura (cm)		Cobertura (cm ²)		N
	\bar{X}	E.E.	\bar{X}	E.E.	
Fuera de dosel, lejos de pasto	11.41	1.97	70.25	21.03	7
Fuera de dosel, cerca de pasto	12.15	1.47	24.42	3.70	12
Bajo dosel, lejos de pasto	8.73	1.56	31.81	4.67	18
Bajo dosel, cerca del pasto	11.94	0.88	28.87	4.55	13

4. DISCUSIÓN

4.1 Producción y dimensiones de conos y semillas

La producción de semillas en la población de *P. teocote* de San Andrés durante 2001, a diferencia de la de Juchitepec, fue casi nula, ya que se restringió a muy pocos individuos reproductivos, mientras que en el resto sólo se observaron vestigios de conos femeninos. Las causas de la discrepancia entre la producción de estructuras reproductivas y la producción de semillas pueden estar relacionadas con una polinización deficiente, el lavado de polen por lluvia, el ataque de insectos o deficiencias de carbohidratos, nutrientes minerales y hormonas por parte de los árboles adultos. También se puede asociar este fenómeno con un periodo intermedio entre años semilleros (McDonald, 1962; Kozlowski y Pallardy, 1997; Lanner, 1998).

En cuanto a las dimensiones de conos y semillas, el número de semillas por kg y la cantidad de semillas por cono (Cuadros 2 y 3), la asignación de recursos a las estructuras reproductivas fue superior en la población de Juchitepec (en 2001) que en la de San Andrés [en 1999 (datos proporcionados por el vivero) y 2002 (observación directa)]. La población de Juchitepec fue utilizada como una referencia para comparar los datos obtenidos en la población de San Andrés. Las diferencias observadas podrían ser respuestas de las poblaciones a factores ambientales, o causadas por diferencias genéticas entre las poblaciones y de respuesta a sus hábitats, lo que correspondería a lo que se conoce como ecotipos. El ecotipo designa a una o un grupo de poblaciones que se distinguen por ciertos atributos morfológicos o fisiológicos, con capacidad de entrecruzamiento con otras poblaciones de la misma especie pero con barreras ecológicas que lo evitan (Barbour *et al.*, 1999).

Hay evidencia de que los conos de arboles de diferentes poblaciones de *Pinus greggii* presentan una alta variabilidad, no así en el caso de las semillas; además se ha encontrado que existe una correlación estrecha de el ancho de los conos, pero no de su longitud, con las condiciones ambientales en que se encuentra la población (Cornejo, 1992). Las principales

diferencias entre los hábitats de ambas poblaciones analizadas que podrían provocar tales diferencias son la orientación de la pendiente y la contaminación atmosférica. La exposición de la pendiente en San Andrés es al norte, mientras que la localidad de Juchitepec es plana, por lo que la incidencia de la luz es mayor en esta última. Bajo estas condiciones, la primera población podría estar invirtiendo más recursos en el crecimiento y mantenimiento que en la reproducción (Verduzco *et al.*, 1962). Es posible que por la orientación de la pendiente, la maduración y la apertura de conos se haya retrasado en San Andrés (marzo-abril) respecto a Juchitepec (febrero), pues los conos requieren condiciones cálido-secas para abrir (Lanner, 1998). La menor producción de conos y semillas de San Andrés también pudo jugar un papel importante la exposición a contaminantes, que es mayor en esta población debido a su cercanía a la ciudad de México. Se ha demostrado que altos niveles de ozono inhiben el crecimiento del tubo polínico de *P. hartwegii* y que, junto con la lluvia ácida, disminuyen la productividad en *P. ponderosa* (Momen *et al.*, 1997; Hernández y Cox, datos no publicados). *Pinus teocote* ha sido reconocida como una especie “moderadamente sensible” a los oxidantes fotoquímicos presentes en el valle de México, mientras que *P. hartwegii* es considerada altamente sensible (Miller *et al.*, 2002).

A pesar de las diferencias en las dimensiones de los conos, el tamaño de las semillas no difirió de manera sistemática entre ambas poblaciones. Aunque la longitud de las semillas fue ligeramente mayor en San Andrés (Cuadro 2), la masa por semilla fue menor en esta población que en Juchitepec (lo que se deduce de un mayor número de semillas por kg, Cuadro 3). Sin embargo, resulta difícil establecer si existen variaciones consistentes en las características de las semillas de ambas poblaciones, ya que las comparaciones se hicieron con semillas colectadas en distintos años (debido a la falta de producción de conos en San Andrés en 2002), por lo que no podemos descartar que estas diferencias se deban tan sólo a variaciones interanuales. Lanner (1998) apunta que la masa de la semilla varía de acuerdo al año de colecta, la edad del árbol, el tamaño del cono, la localización del cono en el árbol, la densidad de árboles y la disponibilidad de nutrientes. La longitud de las semillas de San Andrés fue ligeramente superior al reportado por Niembro (1986) para esta misma especie (3-4 mm).

La ausencia de una correlación entre el número de semillas maduras producidas y las dimensiones de los conos en la población de San Andrés se debe básicamente al gran número de semillas abortadas, las cuales no son liberadas porque las escamas que las contienen no abren totalmente. Aunque en la correlación sólo se usaron conos sin daño por *Leptoglossus occidentalis*, algunos conos pudieron haber estado afectados y sin haber mostrado ningún daño aparente en el exterior, aunque el aborto de semillas puede deberse a las causas antes mencionadas.

Además de las diferencias en el número de semillas por unidad de peso, también se presentaron diferencias en su viabilidad y germinabilidad. La viabilidad de las semillas de Juchitepec (2002) fue baja (32%) respecto a la de San Andrés (1999; 87%). A pesar de que el porcentaje de germinación fue ligeramente mayor en Juchitepec ($\approx 15\%$), la producción potencial hipotética de plántulas sería de 26.4% y 58% del total de las semillas producidas en Juchitepec y San Andrés, respectivamente. Sin embargo, dado que las diferencias más grandes entre ambas poblaciones se encuentran en el número de semillas por cono (Cuadro 2), la producción potencial de plántulas resulta menor en San Andrés. Suponiendo una producción similar de conos por árbol establecido, por ejemplo 1000 conos por árbol, en Juchitepec, se deduciría que cada individuo adulto produciría potencialmente 8,487 plántulas, mientras que un individuo en San Andrés podría producir tan sólo 3,590, es decir 42% de la primera cifra.

Estos resultados apuntan a que se presentó una menor producción de semillas, aunada a un mayor nivel de ataque de insectos (ver siguiente apartado), en la población de San Andrés, lo cual es reforzado por la nula producción de conos en el 2002 y por la información proporcionada por los colectores del vivero de San Luis Tlaxialtenango (CORENA), quienes han notado que la cantidad y calidad de la semilla de esta población ha decrecido en los últimos años, a tal punto que ya no se usa la población para coleccionar semillas destinadas al banco de germoplasma del vivero. Aunque es probable que estos resultados se deban al debilitamiento del arbolado por la contaminación atmosférica (Miller *et al.*, 2002), sería recomendable un seguimiento sistemático de los patrones de producción de semillas, ya que

es difícil reconocer los factores que afectan la producción cuando existe una alta variación en la producción anual (Keeley y Zedler, 1998).

4.2 Depredación pre-dispersión

Aunque las fallas en la polinización y la fertilización son las causas principales de la formación de semillas vanas, éste hecho también puede ser resultado de los hábitos alimenticios de ciertos insectos (Lait *et al.*, 2001). En muchos pinos nativos se registran pérdidas debidas al ataque de *Leptoglossus occidentalis*, las cuales van de 30% en especies pioneras hasta 100% en otras especies (Cibrián *et al.*, 1995). Esto limita el potencial regenerativo de algunas especies de pináceas e incluso en algunos sitios puede retrasar la sucesión (de Groot y Turgeon, 1998). Los conos infestados por *Conophthorus teocotum* no liberaron semillas, pero ésta no fue una causa importante de pérdidas en la etapa predisersión (4.5% de los conos se observaron infestados), a pesar de que el género está considerado como una de las plagas principales y más dañinas de los pinos. Se ha reportado que, además de los conos, llegan a consumir brotes y que son vectores importantes de hongos que causan el cancro resinoso o 'pitch canker' (de Groot y Turgeon, 1998; Richardson y Higgins, 1998).

La población de San Andrés fue más afectada por *L. occidentalis* en comparación con la de Juchitepec, ya que registró una pérdida de 59% de las semillas, contra 18% en Juchitepec. Estos valores pueden haber sido subestimados a raíz de la dificultad de reconocer los conos afectados, que no siempre presentan evidencia externa de daño. Esta evidencia visual se usó como criterio en este estudio, junto con el hecho de que, en general, las semillas afectadas por *L. occidentalis* se fusionan con la escama ovulífera, lo que impide su liberación (Bates *et al.*, 1996). Se han probado técnicas de detección de ciertas proteínas digestivas en las semillas para evaluar la existencia de daño en las mismas; estas mismas prueban ser más confiables incluso que las radiografías, las cuales no logran distinguir las causas de la formación de semillas vanas (Lait *et al.*, 2001).

La susceptibilidad de las pináceas ante *L. occidentalis* es variable y depende en gran medida del vigor del árbol. Los factores más comunes que afectan el vigor y la adecuación de un árbol son la sequía, la contaminación, la falta de nutrientes, una iluminación deficiente, daños anteriores y enfermedades. El debilitamiento del árbol reduce su capacidad química defensiva, lo que induce a una predisposición al ataque de insectos (Barbosa y Wagner, 1989; Kozłowski *et al.*, 1991; de Groot y Turgeon, 1998; Blatt y Borden, 1999). Además de interferir con procesos metabólicos secundarios que intervienen en la protección del árbol ante insectos, la presencia de contaminantes también se relaciona con el crecimiento de ciertas poblaciones de insectos, debido a la ausencia de sus depredadores naturales (de Groot y Turgeon, 1998). En este caso, la información disponible sugiere que la contaminación puede ser la principal causa de la debilidad del arbolado, que se traduce tanto en una menor producción de conos como en una mayor incidencia de ataque por este insecto.

Aunque se ha reportado que las plantas bajo estrés hídrico (sequía) representan un ambiente térmico favorable para el desarrollo de insectos (Kozłowski *et al.*, 1991; de Groot y Turgeon, 1998), y que este tipo de estrés afecta las relaciones entre los insectos y los pinos de diferentes formas (dependiendo de la severidad y la duración de la sequía, la edad del árbol y particularmente del tejido afectado y los hábitos alimenticios de los insectos), en la zona de estudio no se presentó una temporada particularmente seca durante el periodo de estudio, por lo que ésta no parece ser una causa, al menos inmediata, de los resultados obtenidos.

La incidencia del ataque severo de insectos aumenta entre años semilleros, es decir, cuando la producción de conos es baja (Portlock, 1996), por lo que la producción en masa puede resultar beneficiosa. En algunos casos, una mayor diversidad de especies vegetales disminuye la susceptibilidad de los árboles al ataque de insectos (de Groot y Turgeon, 1998), lo que podría estar relacionado con los menores niveles de ataque por insectos en la población de Juchitepec que, a diferencia del bosque monoespecífico de San Andrés, se encuentra asociado con otras especies de pino (*P. ayacahuite*) y encino (*Quercus rugosa*).

4.3 Banco de semillas

El contenido del banco de semillas del suelo puede tener poca similitud con la composición de las especies de un sitio (Baskin y Baskin, 1998); tal es el caso del sitio de estudio, en cuyo suelo no se registró la presencia de semillas de *P. teocote*, que es la especie arbórea dominante. Este resultado coincide con la observación general de que los pinos no forman bancos de semillas (Harper, 1990) o al menos éstos no son de larga duración, debido a que las semillas generalmente germinan durante el primer mes después de ser liberadas (Keeley y Zedler, 1998). Además, las semillas de *P. teocote* no poseen latencia (ver más adelante). Aunque cabe la posibilidad de que se forme un banco transitorio o efímero (Reyes y Casal, 2002), para confirmarlo debería muestrearse sistemáticamente el suelo durante los meses siguientes a la liberación de semillas.

Los conos de esta especie no son serotinos, por lo que carece de un banco de semillas aéreo, pero la liberación de semillas se puede prolongar durante varios meses, como también es el caso de *P. strobus* (Graber, 1970).

4.4 Germinación de semillas y establecimiento en condiciones de campo

4.4.1 Depredación post-dispersión

La depredación post-dispersión de las semillas puede representar una limitante para el reclutamiento, al reducir su disponibilidad y cambiar su distribución espacial. Hay que considerar también que no todas las semillas que son removidas son consumidas de inmediato (Keeley y Zedler, 1998) y que ciertos depredadores pueden ser también dispersores efectivos de las mismas. En los pinos, la remoción y posible depredación de semillas llega a ser muy alta [98% en 15 días en el caso de *P. cembroides* (Cetina, 1984) y 96% en *P. sylvestris nevadensis* en 20 días (Castro *et al.*, 1999)]. En el presente trabajo se registró remoción y consumo *in situ* (con base en la presencia de testas rotas por picoteo) de hasta 50% de las semillas en sólo dos días, con diferentes intensidades dependiendo del micrositio en que se encontraban dispuestas. Las semillas más expuestas (*i.e.*, las lejanas a

los pastos, Figura 2) fueron removidas con mayor intensidad. Este resultado contrasta con el obtenido para *P. sylvestris nevadensis*, ya que en esta especie no se encontraron diferencias significativas entre micrositios (dosel, arbustos y claros). El pasto podría representar un tipo de protección ante los depredadores, dado que la mayoría usan la visión para detectar su alimento (Nystrand y Granström, 1997). Aunque se supone que los principales consumidores de semillas de pino son roedores y aves, sería necesario realizar experimentos para determinar el tipo de granívoros más comunes y el porcentaje total de remoción antes de que las semillas germinen, así como la efectividad de la producción en masa para amortiguar el efecto de la depredación. Aunque los resultados obtenidos son muy preliminares, indican que la depredación post-dispersión podría limitar la regeneración de *P. teocote* en San Andrés (Apéndice A).

4.4.2 Germinación

La germinación de semillas después de un mes de haberse colocado fue igualmente exitosa en todos los micrositios probados (> al 65%, Figura 3), aunque disminuyó ligeramente cerca de los pastos amacollados (Cuadro 5). Esto significa que la disponibilidad de micrositios no parece ser una fuerte limitante para la regeneración. De hecho, la luz no parece ser tampoco un factor determinante para la germinación de las semillas de *P. teocote*, como reportan Mirov (1967), Broncano *et al.*, (1998) y Malcolm (2001) para otras especies de pino.

4.5 Efecto de altas temperaturas en la viabilidad de semillas.

Los conos de *P. teocote* abren naturalmente bajo condiciones de baja humedad y alta temperatura ambiental, sin requerir del fuego (Martínez, 1948; Keeley y Zedler, 1998). La apertura de los conos de *P. teocote* (momento en el que la protección de las semillas termina), se dió a partir de temperaturas relativamente bajas durante un evento de fuego (70°C), en especial si se les compara con especies serotinas. Los conos de *P. halepensis*, *P. radiata* y *P. pinaster* abren por completo a partir de 120°C y 20 min de exposición, a diferencia de especies no serotinas como *P. sylvestris* y *P. nigra*, que abren a partir de 70°C con 20 min de exposición (Habrouk *et al.*, 1999; Reyes y Casal, 2002). En esta especie (y

otras no serotinas), la apertura depende de los incrementos de temperatura y el tiempo de exposición, además de ser inmediata; en cambio, las especies serotinas poseen un umbral de temperatura a partir del cual abren más de 80% de los conos en los días siguientes a su exposición al calor, es decir, la liberación de semillas se retrasa cuando las condiciones adversas (de calor intenso) ya han pasado.

A pesar de que los conos de *P. teocote* abrieron con relativa facilidad en respuesta a las altas temperaturas, estos representan una barrera aislante muy eficiente contra los incendios, ya que las semillas que se encontraban dentro de los conos tuvieron un mayor porcentaje de germinación que las semillas libres expuestas a las mismas condiciones de temperatura (Cuadro 4, Figura 4). Considerando los escenarios propuestos, la germinación de semillas protegidas por conos fue de máxima (100%) después de una exposición al fuego muy breve (200°C por 4 min). Al incrementarse el tiempo de exposición, la germinación decreció enormemente, alcanzando valores por debajo de 15% a los 10 min y de cero a los 20 min. Este escenario representa el umbral máximo de resistencia de las semillas protegidas por los conos, los cuales, además, pronto pierden su capacidad protectora, ya que 90% abren a 200°C desde los 4 min de exposición (Figura 4), lo que deja a las semillas expuestas al efecto directo del fuego.

Bajo condiciones cercanas al suelo (70 -120°C y tiempos de exposición de 10-20 min), la germinación de las semillas que se encontraban dentro de los conos decreció al incrementarse la temperatura, mientras que el tiempo de exposición en este escenario no generó cambios importantes (Figura 5a). La probabilidad de que existan semillas dentro de los conos sobre el suelo no es nula, debido a la capacidad de esta especie de autopodado y la fácil caída de conos (Martínez, 1948 y Vázquez *et al.*, 1962); sin embargo, es probable que en caso de incendio estos sean consumidos por el fuego, dado que son un buen combustible.

Las semillas más expuestas del suelo (en el escenario de fuego superficial, 200°C, 10-20 min de exposición), tanto libres como en conos, no germinaron; estas condiciones probaron ser letales (Figura 5). Bajo este escenario, a diferencia de los dos anteriores, no habría un aporte de semillas viables para la regeneración. La aportación más importante

sería, por tanto, de las semillas que permanecieran dentro de los conos en el dosel y se dispersaran después del incendio.

Estos resultados mostraron, en general, de que las semillas de esta especie tienen una tolerancia relativamente baja a los efectos del fuego (en especial de las semillas libres). Por ello, la resistencia del arbolado a los incendios y la regeneración posterior dependen de características como tener una corteza gruesa y la capacidad de rebrotamiento tanto de juveniles, que ha sido reportada por Rodríguez-Trejo y Fulé (2003) como de adultos (observación personal). Por otro lado, la autopoda (caída de ramas bajas) reduce las probabilidades de que se origine un incendio de copa que dañe los conos maduros o en desarrollo. El tamaño pequeño de las semillas, por su parte, favorecen su dispersión, que en caso de un incendio de baja intensidad pueden provenir de los mismos árboles o de parches no quemados del bosque. Estas características son típicas de especies de ambientes sometidos a lo que se ha llamado régimen de fuego predecible de aclareo de rodales ('predictable, stand-thinning regime'; Keeley y Zedler, 1998; Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003).

4.6 Supervivencia y crecimiento de plántulas

En general, la etapa de plántula es muy susceptible a infecciones micóticas, daños por animales y desecación, porque es una etapa donde los tejidos son blandos y succulentos (Spurr y Barnes, 1997). Por lo tanto, el establecimiento depende de la frecuencia con que se presenten "sitios seguros" que brinden las condiciones precisas requeridas por semillas y plántulas para su establecimiento (Harper, 1990). En este caso, los resultados apuntan a que las diferencias en la supervivencia de plántulas entre micrositios se debieron principalmente a la presencia o ausencia del dosel; La mayor supervivencia de plántulas se presentó bajo el dosel (Cuadro 7, Apéndice A). Debe recordarse que en esta condición la irradiación fue menor que a cielo abierto (la radiación fotosintéticamente activa fue más de cinco veces mayor fuera del dosel), lo que debe traducirse en diferencias en la humedad del suelo; esto último resulta decisivo para la supervivencia de plántulas durante la época de baja precipitación (Figura 6).

Capó y Newton (1991) encontraron que la presencia de pastos retrasa o impide la regeneración de *P. ponderosa*, *P. lambertiana*, *P. ayacahuite*, *P. montezumae* y *P. hartwegii*, pero en *P. teocote* no parece ser así, ya que el efecto de la cercanía de los pastos en la supervivencia inicial no fue significativo (Figura 6). Sin embargo, es probable que el papel de los pastos sea cambiante, según reportan Rodríguez-Trejo *et al.* (2003), quienes encontraron que tanto el efecto del dosel como el de los pastos en la supervivencia de plántulas de *P. palustris* depende de la severidad de la sequía: a mayor severidad, la cercanía de los pastos y la presencia del dosel representan una mayor ventaja. Es probable que el papel de estos factores cambie con la edad de las plántulas. Algunos autores reportan que la supervivencia de plántulas de pino bajo la sombra es baja, ya que su capacidad fotosintética se ve reducida bajo estas condiciones, lo cual limita el crecimiento de la raíz y la capacidad de enfrentar la sequía (Kozlowski *et al.*, 1991; Koslowzki y Pallardy, 1997; Rundel y Yoder, 1998). Así, aunque inicialmente se encuentren altas densidades de plántulas bajo el dosel, éstas tienden a declinar con el tiempo (Kimmins, 1997).

Por otro lado, los macollos de pasto representaron un factor que disminuyó la incidencia de la depredación (Figura 7, Apéndice A), probablemente porque la visibilidad de las plántulas y su localización por los depredadores fue menor. En condiciones totalmente abiertas generalmente las tasas de depredación son muy altas (Kimmins, 1997). Es de esperarse que la depredación de plántulas disminuya con el tiempo, debido a que la densidad de plántulas es menor y la dificultad para encontrar individuos más dispersos se incrementa. Además, el desarrollo de tejidos leñosos hace menos susceptibles a los juveniles al ataque de los depredadores.

El bajo porcentaje de supervivencia de plántulas registrado un año después del trasplante (14.9%) fue el resultado de la alta mortalidad registrada durante los meses de menor precipitación (enero-abril; Figura 6) y probablemente es un fenómeno común durante la primera temporada de secas que enfrentan las plántulas de diversas especies, tal como ha sido reportado en el caso de los encinos en la zona de estudio (Cabrera *et al.*, 1998; Bonfil y Soberón, 1999). Así como la resistencia a la depredación aumenta al aumentar el tamaño de las plántulas, la supervivencia se incrementa una vez que las plántulas alcanzan ciertas

dimensiones mínimas que les permitan resistir la sequía (Kolb y Robbertecht, 1996), es decir, la mortalidad disminuye con la edad (Crawley, 1997; Bonfil *et al.*, 2000; Kitajima y Fenner, 2000).

En cuanto al crecimiento, el efecto del dosel se tradujo en que las plántulas localizadas bajo éste alcanzaron una menor altura final que las que estaban en espacios abiertos (Figura 8, Cuadro 9). El hecho de que la altura fuera muy similar entre micrositios durante los primeros meses y de que las diferencias comenzaran a manifestarse una vez iniciada la siguiente temporada de crecimiento explica las interacciones significativas de los factores analizados con el tiempo. El crecimiento es, por tanto, predominantemente estacional y discontinuo (Vázquez *et al.*, 1962). El efecto del dosel en la cobertura de plántulas fue similar, aunque en este caso el efecto de la cercanía con los pastos también fue significativo, así como las interacciones entre factores (Cuadro 10). Esta variable mostró con mayor claridad que la menor radiación que recibieron las plántulas (ver resultados PAR) ocasionó un menor crecimiento durante la temporada de lluvias (junio-octubre), ya que la mayor cobertura se alcanzó en condiciones totalmente abiertas (fuera del dosel y lejos de pastos, Figura 9). A pesar de que la cobertura disminuyó nuevamente en la siguiente temporada de secas (por la caída de acículas secas), en el último registro aún se mantenían las diferencias en la cobertura debidas al micrositio (Cuadro 12).

Dado que después de un año las plántulas de mayor talla se presentaron en las condiciones más expuestas (lejos del dosel y lejos de los pastos), éste puede considerarse el micrositio más favorable para el crecimiento, de entre los micrositios probados. Al mismo tiempo, fue en estas condiciones donde se registró la mayor mortalidad inicial. Crawley (1997) reconoce que existe una disyuntiva de historia de vida relativa al sombreado –a la que llama tasa de crecimiento en sombra / tasa de mortalidad en sombra– y que consiste en que aunque la mortalidad de plantas es menor bajo la sombra que a cielo abierto, el crecimiento es más lento. Lo anterior podría favorecer la presencia de un acervo (banco) de plántulas sobre el piso del bosque, a partir del cual se podría iniciar la regeneración natural en parches a distintas escalas después de un disturbio (*i.e.* caída de ramas o árboles).

Es probable entonces que los requerimientos de luz de *P. teocote* varíen en el tiempo, ya que las intensidades de radiación adecuadas para el establecimiento de plántulas no son las más favorables posteriormente, cuando se tornan más demandantes de luz y son menos sensibles (Kimmins, 1997). Según diversos autores (Spurr y Barnes, 1980; Rzedowski, 1988; Keeley y Zedler, 1998) los pinos están adaptados a disturbios catastróficos y crecen en sitios abiertos; de hecho Park (2001) encontró una mayor densidad de regeneración de *P. teocote* en sitios quemados que en sitios con dosel. Así, aunque la sombra parcial tuvo un efecto positivo al menos durante el primer año de vida de las plántulas, el crecimiento e incluso la supervivencia posterior dependen de que ocurra un disturbio local que abra el dosel y permita la llegada de la luz directa. En este sentido, la regeneración dependería de la formación de claros que pueden ser producidos por diversos factores, como vendavales que produzcan la caída de árboles o ramas (como el que se produjo en la zona de estudio en marzo de 2003), o incluso de incendios que formen claros pequeños (ver más abajo).

La escasa o nula regeneración que se observa actualmente en el sitio de estudio puede ser resultado de la combinación de varios factores, entre los que destacan la baja producción de semillas viables y la depredación de las mismas, tanto antes como después de la dispersión. Las dos primeras probablemente están relacionadas con la contaminación atmosférica, por lo que la regeneración a largo plazo de esta población puede verse comprometida. Asimismo, los incendios forestales han sido comunes en la zona durante muchos años para estimular los rebrotes tiernos de los pastos, consumidos por ganado bovino y caprino. Su frecuencia, que pudo ser alta (anual) explicaría entonces la ausencia de juveniles en la actualidad, pues las plántulas no sobreviven al fuego (como se observó cuando se presentó un incendio superficial en una porción de la zona de estudio en marzo de 2003).

Aunque los árboles establecidos son resistentes a los incendios superficiales, y si bien diversos autores han afirmado que los incendios favorecen la presencia de bosques de *P. teocote* o su persistencia sobre otras especies de latifoliadas (Ern, 1972; Rzedowski, 1988; Park, 2001), esta observación debe matizarse, ya que su efecto depende de la intensidad, la recurrencia y el momento en que se presenten los incendios. Los resultados mostraron que

las semillas en conos permanecen viables ante un evento de fuego de poca intensidad y duración, que incluso favorecería su apertura, de presentarse en el momento adecuado. Así, la regeneración se vería favorecida por fuegos de poca intensidad que abrieran claros pequeños, en los que las semillas germinarían y las plántulas tendrían cierta protección del dosel de los árboles del borde. La colonización de claros grandes, resultado de fuegos intensos, probablemente sería episódica y procedería de los bordes hacia el centro del claro, pues aunque las semillas pudieran dispersarse hasta el centro, es poco probable en estas condiciones se produjera establecimiento, por la ausencia de “sitios seguros” para la regeneración, particularmente durante la temporada seca. Sin embargo, queda por establecer si una vez desarrollado un estrato de arbustos y/o hierbas poco denso, que brinde sombra parcial, se darían condiciones adecuadas para el establecimiento y crecimiento posterior de plántulas y juveniles.

5. CONCLUSIONES

- En la población de *P. teocote* de San Andrés Totoltepec tanto la producción anual de conos, como la producción de semillas por cono, fueron menores que en la población de Juchitepec, Edo. de México. Además, la pérdida de semillas por el ataque de *L. occidentalis* fue más alta en la primera. Estos fenómenos, en conjunto, llevan a una disminución importante en la cantidad de semillas viables producidas en San Andrés.
- Las semillas de *P. teocote* alojadas dentro de conos pudieron soportar una exposición de corta duración a temperaturas de 120°C e incluso mayores (200°C), mientras que las semillas libres perdieron viabilidad con exposiciones breves a temperaturas mayores a 70°C, por lo que sólo las primeras pueden persistir en caso de incendios superficiales.
- La depredación de semillas fue mayor en micrositios abiertos y la presencia de pasto jugó un papel importante en la protección de las semillas de los depredadores.
- La regeneración de *P. teocote* no depende de las semillas integradas al suelo, ya que no se detectó la presencia de un banco de semillas permanente.
- La germinación de semillas fue alta e igualmente exitosa en todos los micrositios considerados (en términos de dosel –presencia ó ausencia- y de pastos –cerca ó lejos-), por lo que la disponibilidad de micrositios no limita el establecimiento inicial.
- La sombra del dosel tuvo un efecto positivo en la supervivencia inicial de plántulas, en especial durante la temporada de secas, pero las condiciones abiertas favorecieron un mayor crecimiento de plántulas, tanto en términos de altura como en cobertura. Estas diferencias entre las condiciones que favorecen la supervivencia y las que permiten el crecimiento probablemente representan una disyuntiva en la etapa de establecimiento inicial de las plántulas que dependen de la apertura de claros para crecer y pasar a otros estadios (briznales y juveniles).
- Aunque se ha reportado que el fuego favorece a los bosques de *P. teocote*, su efecto en la regeneración depende de la intensidad, la frecuencia y el momento en que se presenten los incendios.

Referencias

- Agee J. 1998. Fire and pine ecosystems. En: Richardson D.M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 193-218, Cambridge University Press, Cambridge.
- Alba-López M. P., González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Castillo-Santiago A. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus spp.* en la altiplanicie central de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **73**: 7-15.
- Álvarez-Cruz E.M. 1992. Condiciones de temperatura y precipitación en el SW del Distrito Federal. Tesis de Licenciatura, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México, D.F., 133 pp.
- Arriaga L., Espinoza J. M., Aguilar C., Martínez E., Gómez L. y Loa E. Cords. 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Baker F.S. 1950. *Principles of Silviculture*. McGraw-Hill. Nueva York, N.Y.
- Barbosa P. y Wagner M. R. 1989. *Introduction to Forest and Shade Tree Insects*. Academic Press. San Diego, California.
- Barbour M. G., Burk J. H., Pitts W. D., Gilliam F. S. y Schwartz M. W. 1999. *Terrestrial Plant Ecology*. Benjamin Cummings Publishers. New York, N. Y.
- Baskin C. y Baskin J. 1998. *Seed Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. San Diego, California.
- Bates S. L., Borden J. H., Kermodé A. R. y Bennet R.G. 1996. Impact of *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreidae) en douglas-fir seed production. *Journal of Economic Entomology* **93**: 1444-1487.
- Bazzaz F. A., Ackerly D. D. y Reekie E. G. 2000. Reproductive allocation in plants. En: Fenner M. Ed. *Ecology of Regeneration of Plant Communities*, pp. 1-30, CABI Publishing, Nueva York, N.Y.
- Bewley J. D. y Black M. 1994. *Seeds. Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, Nueva York, N.Y.
- Blatt S. E. y Borden J. H. 1999. Physical attributes as host selection cues for *Leptoglossus occidentalis* Heidemann. *Environmental Entomology* **28**: 246-254.

- Bonfil C., Pisanty I., Mendoza A. y Soberón J. 1997. Investigación y restauración ecológica: el caso del Ajusco Medio. *Ciencia y Desarrollo* **135**:15-23
- Bonfil C., Rodríguez-de la Vega H. y Peña R. V. 2000. Evaluación del efecto de las plantas nodrizas en el establecimiento de una plantación de *Quercus L.* *Ciencia Forestal en México* **28**: 59-73
- Bonfil C. y Soberón J. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its reintroduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* **2**: 189-200.
- Borchers J. G. y Perry D. A. 1990. Effects of prescribed fire on soil organisms in natural and prescribed fire in Pacific Northwest forests. En Walstad J. D., Radosevich S. R., y Sandberg D. V. Eds. *Natural and Prescribed Fire in Pacific Northwest Forests*, pp. 143-158, Oregon State University Press, Corvallis, Oregon.
- Boyer W.D. 1993. Long term development of regeneration under longleaf pine seedtree and shelterwood stands. *Journal of Forestry* **17**:10-15.
- Bramlett D. L., Belcher E. W., DeBarr G. L., Hertel G. D., Karrfalt R. P., Lantz C.W., Miller T., Ware K. D. y Yates H. O. 1977. Manual para el procedimiento "Análisis de cono". Reporte General Técnico SE-13, USDA Forest Service, Ashville, North Carolina.
- Broncano M. J., Riba M. y Retana J. 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex*) and Aleppo pine (*Pinus halepensis*): a multifactor experiment approach. *Plant Ecology* **138**: 17-26.
- Bullock J. M. 2000. Gaps and seedling colonization. En: Fenner M. Ed. *Ecology of Regeneration of Plant Communities*, pp. 397-395, Cabi Publishing, Nueva York, N.Y.
- Cabrera L., Mendoza P. , Peña V., Bonfil C. y Soberón J. 1998. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa* Nee) en el Ajusco Medio, Distrito Federal. *Agrociencia* **32**: 149-155.
- Cano-Santana Z. y Meave J. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* **41**: 58-68.
- Capó M. A. y Newton M. 1991. Respuesta de cinco especies de *Pinus* a diversos niveles de competencia, en exposiciones contrastantes de Oregon y Coahuila. *Ciencia Forestal en México* **16**: 133-161.

- Castro J., Gómez J. M., García D., Zamora R. y Hodar J. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology* **145**: 115-123.
- Cecich, R. A. 1981. En: Niembro R. 1984. *Mecanismos de Reproducción sexual en pinos*. Limusa. México, D.F.
- Cetina V. M. 1984. Estudios sobre la germinación de *Pinus cembroides* Zucc. En condiciones naturales. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Ceballos G. y Galindo C. 1984. *Mamíferos silvestres de la Cuenca de México*. Limusa. México, D. F.
- Challenger A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. CONABIO, Instituto de Biología-UNAM y Agrupación Sierra Madre, México, D. F.
- Cibrián T. D., Méndez J. T., Campos R., Yates III H. O. y Flores J. 1995. *Insectos Forestales de México*. Universidad Autónoma Chapingo, Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre-SARH, USDA Forest Service, Natural Resources, Canadá y Comisión Forestal de América del Norte. Chapingo, Estado de México.
- CONABIO. 1998. *Pinus teocote* Schiede ex Schldtl. Fichas técnicas de especies de interés en la reforestación, Comisión Nacional Forestal-Comision Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodeiversidad, Sistema de Información para la Reforestación, México.
- Cornejo M. G. 1992. Variación morfológica de conos y semillas de once poblaciones naturales de *Pinus greggii* Engelm. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Crawley M. 1997. *Plant Ecology*. Blackwell Science. Oxford.
- de Groot P. y Turgeon J. 1998. Insect-pine interactions. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 354-380, Cambridge University Press, Cambridge.
- INIFAP. 1997. Análisis y almacenamiento de semillas forestales. Tecnologías Llave en Mano. División Forestal, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Agricultura, Pesca y Alimentación. México, D.F.
- Enciso de la Vega, S. 1994. Las lavas del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo* **25**: 89-93.

- Ern H. 1972. Estudio de la Vegetación en la parte Oriental de México Central. *Comunicaciones Puebla-Tlaxcala* 6: 1-6
- Escandón J. 1999. Programa de reforestación para rehabilitar áreas degradadas en el ejido de San Andrés Totoltepec, de la Delegación Tlalpan del Distrito Federal. En: www.parquetepozan.org.mx
- Farjon A. y Styles B. T. 1997. *Pinus. Flora Neotropica Monograph* 75: 1-291.
- Fechner G.H. 1978. Biology of flowering and fertilization. En: Bonner F. Ed. *Proceedings of the Symposium on Flowering and Seed Development*, pp. 1-24, Missisipi State University, Missisipi, IUFRO y U.S. Forest Service Southern Forest Experiment Station, Starkville, Miss.
- Fenner M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall. Londres.
- Flores-Villela O. y Gerez P. 1994. *Biodiversidad y Conservación en México: Vertebrados, Vegetación y Uso del suelo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Foster D.R., Aber J. D., Melillo J. M., Bowden R. D. y Bazzaz F. A. 1997. Forest response to disturbance and anthropogenic stress. *BioScience* 47: 437-443.
- Galindo-Jaimes L., González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P. y García-Barrios L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas. *Plant Ecology* 162: 259-272.
- García E. 1964. *Modificaciones al sistema climático de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Graber R.E. 1970. *Natural seed fall in white pine (*Pinus strobus* L.) stands of varying density*. Research Note NE-119, USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, Upper Darby, PA.
- Grime J. P. 1989. *Estrategias de Adaptación de Plantas y Procesos que Controlan la Vegetación*. Limusa. México, D. F.
- Grubb P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Gutterman Y. 2000. Maternal effects on seeds during development. En: Fenner M. Ed. *Ecology of Regeneration of Plant Communities*, pp. 59-84, CABI Publishing, Nueva York, N.Y.

- Habrouk A., Retana J. y Espelta J. M. 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology* **145**: 91-99.
- Harper J. L., Clatworthy J. N., McNaughton I. H. y Sagar G. R. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* **15**: 209-227.
- Harper J. L. 1990. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Oxford.
- Hernández-Tejeda T. y Cox. En: Miller P. R., de Bauer L. I. y Hernández-Tejeda T. 2002. Oxidant exposure and effects on pines in forests in México city and Los Angeles, California air basins. En: Fenn M. E., de Bauer L. I. y Hernández-Tejeda T. 2002. *Urban Air Pollution and Forests: Resources at risk in the Mexico City Air Basin*. Springer-Verlag. Nueva York, N. Y.
- INEGI. 1999. Estadísticas del Medio Ambiente del Distrito Federal y Zona Metropolitana. México, D. F.
- Jonhson E. A. y Fryer G. I. 1989. Population dynamics in ledgepole pine-engelmann spruce forests. *Ecology* **70**: 1335-1345
- Keeley, J. F. y Zedler P. H. 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 219-251. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kimmins J. P. 1997. *Forest Ecology*. McMillan. Nueva York, N. Y.
- Kintigh R. G. 1949. Some effects of temperature on germination and development of pinyon pine. *Journal of Forestry* **47**: 622-626
- Kitajima K. y Fenner M. 2000. En: Fenner M. Ed. *Ecology of Regeneration of Plant Communities*, pp. 331-362, CABI Publishing, Nueva York, N.Y.
- Kolb P. F. y Robberecht R. 1996. High temperature and drought stress effects on survival of *Pines ponderosa* seedlings. *Tree Physiology* **16**: 665-672.
- Kozlowski T. T, Kramer P. J. y Pallardy S. G. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, Nueva York, N.Y.
- Kozlowski T. T. y Pallardy S. G. 1997. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press. San Diego, California.
- Krebs C. J. 1994. *Ecology*. Wesley longman Inc. Menlo, California.
- Krugman S. L. y Koeber T. W. 1969. Effect of cone feeding by *Leptoglossus occidentalis* on ponderosa pine seed development. *Forest Science* **15**: 104-111.

- Lait C. G., Bates S. L., Morissette K. K., Borden J. H. y Kermode A. R. 2001. Biochemical assays for identifying seeds of ledgepole pine and other conifer fed on by *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Hemiptera: Coreidae). *Canadian Journal of Botany* **79**: 1349-1357.
- Lanner R. M. 1998. Seed dispersal in *Pinus*. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 281-295, Cambridge University Press, Cambridge.
- Ledig F. T. 1998. Genetic variation in *Pinus*. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 251-280, Cambridge University Press, Cambridge.
- Little E. 1962. Distribución. En: *Seminario y Viaje de Estudio de Coníferas Latinoamericanas*. pp. 12-76. SAG-FAO. México, D. F.
- Loock E. E. M. 1950. *The Pines of Mexico and British Honduras*. Government Publication, Department of Forestry. Pretoria, Union of South Africa.
- Lyons L. A. 1956. The seed production capacity and efficiency of red pine cones (*Pinus resinosa* Ait.). *Canadian Journal of Botany* **34**: 27-36.
- Malcolm D. C., Mason W. L., Clarke G. C. 2001. The tranformation of conifer forests in Britain: regeneration, gap size and silvicultural systems. *Forest Ecology and Management* **151**: 7-23.
- Martín del Pozzo A. L. 1982. Monogenetic Vulcanism in Sierra Chichinautzin, México. *Bulletin Vulcanologique* **45**: 9-24.
- Martínez M. 1948. *Coníferas de México*. Ed. Botas. México, D. F.
- McDonald J. E. 1962. Collection and washout of airborne pollen and spores by raindrops. *Science* **135**: 435-437.
- McWilliam J.R. 1960. Pollen germination of *Pinus* affected by the enviroment. *Forest Science* **6**: 26-39.
- Miller P. R., de Bauer L. I., Hernández-Tejeda T. 2002. Oxidant exposure and effect on pines in forests in the Mexico City and Los Angeles, California, air basins. En: Fenn M. E., de Bauer L. I. y Hernández-Tejeda T. *Urban Air Pollution and Forests: Resources at Risk in the Mexico City Air Basin*, pp. 225-242, Springer-Verlag, Nueva York, N. Y.
- Miranda F. 1952. *La vegetación de Chiapas, primera parte*. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chis.
- Mirov N. T. 1967. The genus *Pinus*. Ronald Press. Nueva York, N. Y.

- Momen B., Anderson P. D., Helms J. A. y Houppis L. J. 1997. Acid rain and ozone effects on gas exchange of *Pinus ponderosa*: a comparison between trees and seedlings. *International Journal of Plant Science* **158**: 617-621.
- Musálem S. M. A. 1984. Effect of Environmental Factors on Regeneration of *Pinus montezumae* Lamb. in a Temperate Forest of México. Tesis Doctoral. Yale University, Yale.
- Ne'eman G. e Izhaki I. 1999. The effect of stand age and microhabitat on soil seed banks in Mediterranean Aleppo pine forests after fire. *Plant Ecology* **144**: 115-125
- Niembro R. A. 1986. *Mecanismos de Reproducción Sexual en Pinos*. Ed. Limusa, México, D. F.
- Nystrand O. y Granström A. 1997. Post-dispersal predation on *Pinus sylvestris* seeds by *Fringilla* spp.: ground substrate affects selection for seed color. *Oecologia* **110**: 353-359.
- Owens J. N. 1991. Flowering and seed set. En: Raghvendra A. S. *Physiology of Trees*, pp. 247-271, John Wiley, Nueva York, N. Y.
- Palma, M., S. Cram, G. Bocco, A. y Velásquez. 1999. Caracterización abiótica de la región de montaña del sur de la cuenca de México. En: A. Velásquez y F. J. Romero Comps. *Biodiversidad de la Región de Montaña del Sur de la Cuenca de México: Bases para el Ordenamiento Ecológico*, pp. 52-61, Universidad Autónoma Metropolitana-Secretaría del Medio Ambiente, México, D.F.
- Park A. D. 2001. Environmental influences on post-harvest natural regeneration in Mexican pine-oak forests. *Forest Ecology and Management* **144**: 213-228.
- Patiño V.F. 1973. Flowering, fruiting, cone collection and some aspects from seeds on the Mexican pines. International Symposium on Seed Processing, IUFRO, Bergen.
- Patiño V. F. 1975. Producción de semillas forestales. *Bosques y Fauna* **12**: 41-45.
- Perry J. P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Perry J. P., Graham A. y Richardson D. M. 1998. The history of pines in Mexico and Central America. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 137-152, Cambridge University Press, Cambridge.
- Pomeroy K. B. 1949. The germination and initial establishment of Loblolly pine under various soil conditions. *Journal of Forestry* **47**: 541-543.

- Portlock F.T. (comp.). 1996. *A Field Guide to Collecting Cones of British Columbia Conifers*, Canadian Forest Service, Victoria, B.C.
- Pratt D. W., Black R. A. y Zamora B. A. 1984. Buried viable seed in a ponderosa pine community. *Canadian Journal of Botany* **62**: 44-52.
- Price R. A., Liston A. y Strauss S. H. 1998. Phylogeny and systematics of *Pinus*. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 49-68, Cambridge University Press, Cambridge.
- Rantis P. y Johnson J. E. 2002. Understory development in canopy gaps of pine and pine-hardwood forests of the upper coastal plain of Virginia. *Plant Ecology* **159**: 103-115.
- Read D. 1998. The micorrhizal status of *Pinus*. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 324-340, Cambridge University Press, Cambridge.
- Retana J. 1996. Característiques d'intensitat i extensió dels incendis. En: Terradas J. Ed. *Ecologia del foc*, pp. 59-62, Proa, Barcelona.
- Reyes O. y Casal M. 2002. Effect of high temperatures on cone opening and the release and viability of *Pinus pinaster* and *Pinus radiata* seeds in NW Spain. *Annals of Forest Science* **59**: 327-334.
- Richardson D. M. y Higgins S. I. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 450-474, Cambridge University Press, Cambridge.
- Richardson M. E. y Rundel P. W. 1998. Pine ecology and biogeography. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 2-46, Cambridge University Press, Cambridge.
- Rodríguez-Trejo D. A. 1996. *Incendios forestales*. Ed. Mundi Prensa-UACH-División de Ciencias Forestales y del Ambiente-INIFAP, México D. F.
- Rodríguez-Trejo D. A., Duryea M. L., White T. L., English J. R., McGuire J. 2003. Artificially regenerating longleaf pine in canopy gaps: initial survival and growth during a year of drought. *Forest Ecology and Management* **180**: 25-36.
- Rodríguez-Trejo D. A. y Fulé P. Z. 2003. Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire* **12**: 1-15.

- Rundel P. W. y Yoder B. J. 1998. Ecophysiology of *Pinus*. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 296-323, Cambridge University Press, Cambridge.
- Rzedowski J. 1988. *Vegetación de México*. Segunda edición, Ed. Limusa. México, D. F.
- Rzedowski J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I. P. N. México* 8: 59-130.
- Rzedowski J., Vela L. y Madrigal X. 1977. Algunas consideraciones acerca de la dinámica de los bosques de coníferas en México. *Ciencia Forestal en México* 2: 15-35.
- Sánchez M. N. y Huguet L. 1959. Las coníferas de México. *Unasylya* 1: 24-35
- SARH. 1994. Inventario Nacional Forestal Periódico 1992-1994. Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México, D.F.
- Sarvas R. 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. *Communications Instituti Forestalis Fenniae* 53: 1-198.
- Silva L del C., Romero F. J., Velásquez A., Almeida-Leñero L. 1999. La vegetación de la región de montaña del sur de la cuenca de México. En: A. Velázquez y F. J. Romero. Comp. *Biodiversidad de la Región de Montaña del Sur de la Cuenca de México: Bases para el Ordenamiento Ecológico*, pp. 65-92, Universidad Autónoma Metropolitana-Secretaría del Medio Ambiente, México, D. F.
- Spurr E. y Barnes B. 1980. *Ecología Forestal*. AGT editor, México, D. F.
- Stark N. 1975. Natural regeneration of Sierra Nevada mixed conifers after logging. *Journal of Forestry* 63: 456-461.
- Styles B.T. 1993. Genus *Pinus*: a Mexican purview. En: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. y Fa J. Eds. *Biological Diversity of México: Origins and Distribution*, pp. 397-420, Oxford University Press, Oxford.
- Toledo V.M. y Ordoñez M. de J. 1992. The biodiversity scenario of Mexico: a review of terrestrial habitats. En: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A., Fa J. Eds. *The Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*, pp. 81-101, Oxford University Press, Oxford.
- Toole V. K., Toole E. H., Hendricks S. B., Bortwick H. A. y Snow A. G. 1960. Responses of seeds of *Pinus virginiana* to light. *Plant Physiology* 12: 285-290.
- Urbanska K., Webb N. R. y Edwards J. 2000. *Restoration Ecology and Sustainable*

Development. Cambridge University Press. Cambridge.

- Vázquez J., Barret W. y Little E. 1962. Botánica. En: *Seminario y Viaje de Estudio de Coníferas Latinoamericanas*, pp. 12-64, SAG-FAO, México, D.F.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia A., Rincón E., Sánchez-Coronado M. E., Huante P., Toledo J. R. y Barradas V. L. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* **71**: 1952-1958.
- Vela G. L. 1980. *Contribución a la Ecología de Pinus patula*. INIF-SARH. México, D. F.
- Velásquez M. A. 1984. Estudio de algunos factores que influyen en la regeneración natural de *Pinus harwegii* Lindl. en Zoquiapan, México. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, Chapingo.
- Verduzco J., Fuller B. R., Morandini R., Favre Y. y Mahive J. 1962. Ecología y silvicultura. En: *Seminario y Viaje de Estudio de Coníferas Latinoamericanas*, pp. 77-107, SAG-FAO, México, D.F.

Apéndice 1.

Resumen de la dinámica en la regeneración de *Pinus teocote*.

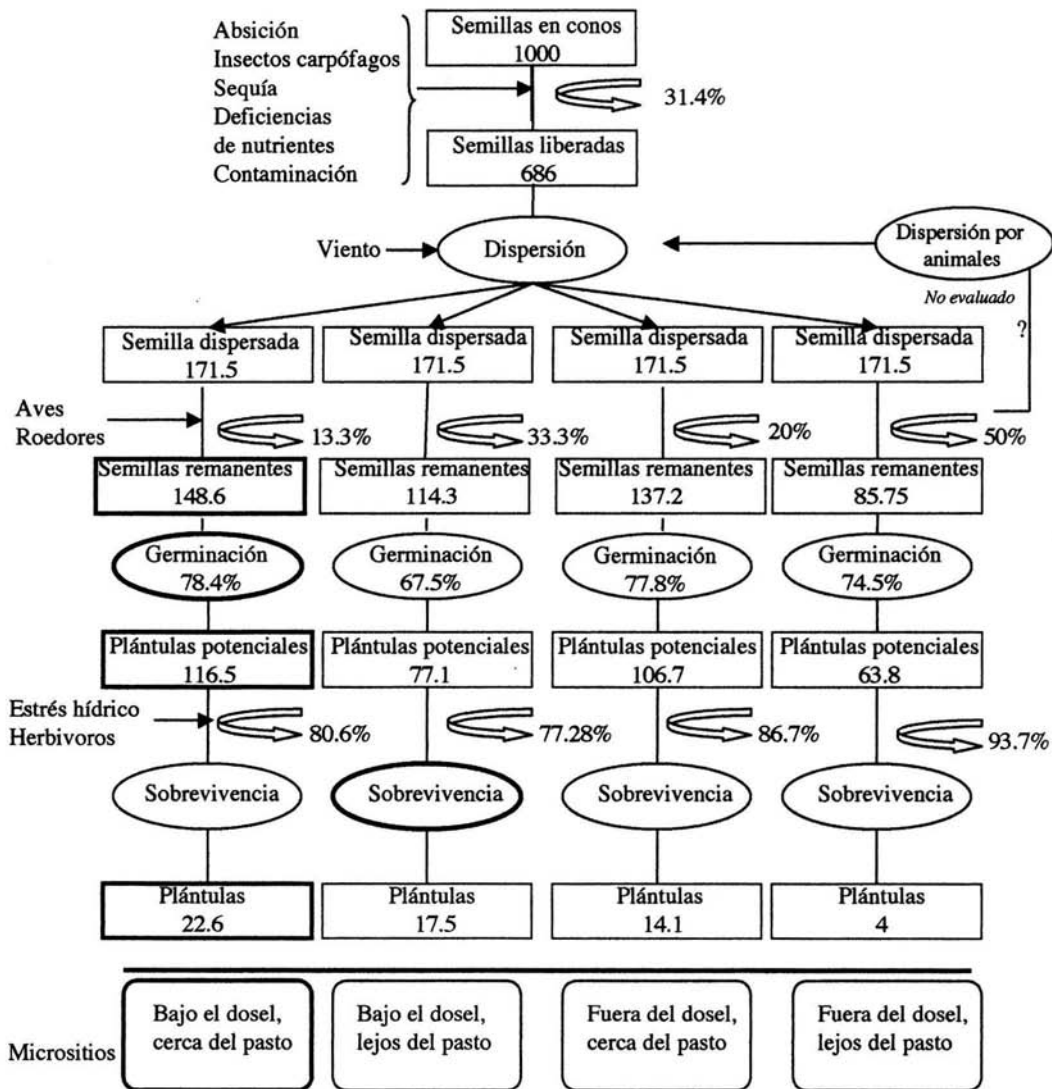


Diagrama que resume la dinámica de la regeneración de *P. teocote* en San Andrés. Cada columna representa a un micrositio diferente, definido por la presencia o ausencia del dosel y la cercanía-lejanía del pasto. Los rectángulos representan etapas y las elipses procesos. Los números dentro de los rectángulos representan el número hipotético de individuos en cada etapa, mientras que el resto de los valores indican porcentajes de pérdidas (con flechas) o resultados de procesos (dentro de elipses). Las líneas más gruesas en las figuras indican procesos relativamente favorables en cada micrositio y de cada etapa. Los factores que influyen en cada etapa se muestran del lado izquierdo. Este modelo supone que las semillas tienen la misma probabilidad de llegar a cualquier micrositio.