

B. 3. 1. - 2

00381



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

41

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**HISTORIA NATURAL, ECOLOGÍA DE
POBLACIONES Y FITOSOCIOLOGÍA DE
Pinus cembroides Y *Pinus johannis*
(PIÑONEROS) DEL CENTRO DE MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

(B I O L O G I A)

P R E S E N T A

ANGÉLICA ROMERO MANZANARES

292386

DIRECTOR DE TESIS: DR. EDMUNDO GARCÍA MOYA



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.

AGRADECIMIENTOS

La contribución de las instituciones involucradas y la amabilidad de numerosas personas hicieron posible que este trabajo concluyera satisfactoriamente. A todos los participantes les extiendo mi más sincero agradecimiento.

El CONACYT apoyó con una beca crédito por 23 meses. La Universidad Nacional Autónoma de México también brindó un apoyo económico mediante el programa PADEP-Tesis Doctoral, a través del proyecto 003326. El Colegio de Postgraduados dio el apoyo económico y logístico para cumplir con el trabajo de campo.

El Comité Tutorial conformado por los Dres. Edmundo García Moya, Marie-Françoise Passini y Alberto Ken Oyama Nakagawa, participó con las constantes revisiones a los escritos; el tutor académico me ayudó con la traducción de los textos al inglés, donde así aparece. El H. Jurado del Examen General de Conocimientos, integrado por los Dres. Juan Rogelio Aguirre Rivera, Exequiel Ezcurra Real de Azúa, Jorge Arturo Meave del Castillo y Richard Ivan Yeaton, aportó un análisis crítico sobre el contenido del trabajo. A ellos les agradezco me hayan encauzado para lograr una mejor integración de las ideas; semejante experiencia y tales consejos no los he de olvidar.

En la fase de votos aprobatorios agradezco muy particularmente, la intervención de la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés. La sencillez en el trato personal, el juicio crítico y la disposición para mejorar esta tesis se aprecia en el contenido del capítulo de poblaciones.

La profesional e insuperable ayuda en el trabajo de campo de grandes compañeros: Alfonso de la Rosa Vázquez, Juan Felipe Martínez Montoya, José Luis Flores Flores y Mario Luna Cavazos, facilitaron dicha tarea. Caminar por las serranías del altiplano fue agradable con la compañía del Sr. Bonifacio Zamarrón, nuestro guía.

El análisis de cada capítulo, trae a mi mente a quienes me ayudaron:

Los antecedentes de la paleoecología de los piñonares fueron revisados y comentados por el Dr. Enrique Martínez Hernández, Investigador del Departamento de Paleontología, del Instituto de Geografía, UNAM. Sus numerosas observaciones y disposición de literatura, facilitaron el mejoramiento de dicho acápite. A él, gracias.

El agradecimiento al Dr. Román Álvarez Bejar, Director del Instituto de Geografía, UNAM, y a las geógrafas Ma. Elena García y Josefina Hernández, por haberme autorizado y bajado de la red, respectivamente, la imagen del satélite LANDSAT que hizo posible el estudio cartográfico y de uso del suelo del área de estudio. Al M.C. Juan Felipe Martínez Montoya, Investigador del Campus San Luis Potosí del C.P., por su ayuda profesional para el proceso y análisis de clasificación de la imagen. Dicho análisis fue posible gracias a las facilidades brindadas por el Dr. Carlos A. Ortiz Solorio, Profesor-Investigador de la Especialidad de Edafología-CP, para hacer uso de los programas SPIPR-II, ILWIS e IDRISI. El escrito que se pretende publicar en inglés fue preparado para *International Journal of Remote Sensing* y se intitula: Land use in the San Miguelito Sierra, San Luis Potosí, México, using Landsat-TM imagery.

La redacción correspondiente a la historia natural y biología de los piñoneros potosinos, fue en gran parte facilitada por el acervo bibliográfico del Dr. García Moya, quien siempre ha tenido a la disposición tan importante patrimonio. La Dra. Marie Françoise Passini colaboró para que este capítulo fuese publicado: Romero Manzanares, A., E. García Moya y M.-F. Passini. 1996. *Pinus cembroides* s.l. y *Pinus johannis* del Altiplano Mexicano. *Acta Botanica Gallica* (París) 143(7): 681-693. A ella y a los revisores anónimos agradezco la mejora y publicación de este artículo.

El equipo de campo para el trabajo de fenética fue de lo más importante, sin hacer menos el análisis sintético con el programa NTSYS, el cual debo al M. en C. Mario Luna Cavazos. También debo agradecer al Dr. Rafael Lira Saade, quien brindó valiosos comentarios para la mejora del manuscrito correspondiente. El Dr. Robert Arthur Bye Boettler, Profesor y Director del Instituto de Biología, UNAM, hizo el favor de revisar la versión en inglés: Romero, A., M. Luna, E. García and M.-F. Passini. 2000. Phenetic analysis of the Mexican midland pinyon pines, *Pinus cembroides* and *Pinus johannis*. *Botanical Journal of Linnean Society* 133: 181-194.

El toque definitivo al estudio sobre ecología de poblaciones de los piñonares fue resaltado por el trabajo de la Dra. Valverde, como ya se comentó. El manuscrito en inglés que se pretende publicar en *The Southwestern Naturalist*, se intitula: Population ecology of the mexican pinyon pine woodlands.

El M.C. José Luis Flores Flores colaboró con el proceso de la información en TWINSpan y CANOCO para realizar el estudio fitosociológico. La lista de

especies surgió de la identificación de los ejemplares por el Sr. José García Pérez, quien fue técnico del Herbario-Hortorio de la Especialidad de Botánica en el CP. Dicha lista fue cotejada y actualizada por el Dr. José Luis Villaseñor, Investigador del Instituto de Biología-UNAM. Asimismo, agradezco al Dr. Alejandro Velázquez Montes, Profesor del Laboratorio de Biogeografía y Sinecología de la Facultad de Ciencias, UNAM, por haber revisado y aportado importantes sugerencias para la mejora del manuscrito. El artículo sometido a arbitraje en la Revista *Forest Ecology and Management* se intitula: *Synecology of the Mexican Midland Pinyon Pine Woodlands*.

El reconocimiento por su disposición para enseñar y colaborar a la M.C. Nidia Pérez Nasser, adscrita al Campus Morelia del Instituto de Ecología, UNAM, quien me capacitó en el trabajo de isoenzimas por electroforesis en gel de almidón, uno de los propósitos abortados del proyecto original, por recomendación del Jurado del Examen General de Conocimientos.

La compañía y valiosa ayuda del M. C. Pablo Montañez Castro, facilitó la solvencia de todos los inconvenientes presentados durante el uso de las calculadoras electrónicas.

A todos, gracias.

Cumplir aquí, allá y con uno mismo es difícil, hay que caminar por un sendero tortuoso donde a lo lejos, muy lejos, se vislumbra el horizonte de la plenitud.

Este andar que a veces pesa más que el deseo de continuar, ha hecho que paso a paso logre encontrarme con cada una de mis metas.

En este logro veo la entrega y el cansancio de mi madre, las angustias de mis hijos por mi involuntaria ausencia, la comprensión de mis hermanos, y el apoyo siempre dispuesto de mi esposo.



A ellos les dedico este esfuerzo.

ANGÉLICA

Al Dr. Edmundo García Moya



***Con infinito agradecimiento y
verdadero aprecio***

***Sin su guía, apoyo, confianza y energía
para ir a contracorriente,
éste y otros trabajos hubieran sido imposibles.***

***Con él he compartido tropiezos y aciertos
durante más de 20 años de convivencia académica***

ANGÉLICA

ÍNDICE GENERAL

	Página
ÍNDICE GENERAL.....	viii
ÍNDICE DE CUADROS.....	xi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xiii
INDICE DE APENDICES.....	xvi
RESUMEN.....	1
SUMMARY.....	9
INTRODUCCIÓN.....	15
CAPÍTULO 1	
ORIGEN Y DIVERSIFICACIÓN DE LOS PIÑONARES.....	21
Resumen.....	23
Summary.....	23
Introducción.....	23
Origen y evolución de los piñonerosamericanos.....	25
Ecología y evolución de los piñoneros.....	31
Taxonomía y problemas asociados con la identificación de los piñoneros.....	34
Conclusiones.....	36
CAPÍTULO 2	
AREA DE ESTUDIO: SIERRA SAN MIGUELITO, SAN LUIS POTOSÍ, MEXICO. CARTOGRAFÍA Y USOS DEL SUELO MEDIANTE IMAGEN LANDSAT-TM.....	
Resumen.....	38
Resumen.....	39

Summary	39
Introducción.....	40
Método.....	45
Resultados.....	51
Discusión.....	59
Conclusiones.....	63

CAPÍTULO 3

Pinus cembroides Zucc. Y *Pinus johannis* Rob.-Pass DEL ALTIPLANO

MEXICANO:HISTORIA NATURAL Y BIOLOGÍA.....	69
Resumen	70
Summary	70
Introducción.....	70
Distribución	72
Distribución geográfica	72
Clima.....	74
Geología.....	74
Comunidades vegetales	76
Historia natural de <i>Pinus cembroides</i> y <i>P. johannis</i> por etapas del ciclo biológico.....	77
Predispersión, dispersión y germinación	77
Etapa de establecimiento.....	81
Etapa adulta	83
Aspectos químicos.....	86
Conclusiones.....	91

CAPÍTULO 4

ANÁLISIS FENÉTICO DE *Pinus cembroides* Y *Pinus johannis*

(PIÑONEROS) DEL ALTIPLANO MEXICANO	94
Resumen	95
Summary	96
Introducción.....	96
Materiales y Métodos.....	101
Resultados y Discusión.....	104
Análisis de agrupamientos.....	104
Análisis de componentes principales	114
Conclusiones.....	120

CAPÍTULO 5

ECOLOGÍA DE POBLACIONES DE *Pinus cembroides* ZUCC. Y *Pinus*

<i>johannis</i> ROB.-PASS.	121
Resumen	122
Summary	122
Introducción.....	123
Método.....	126
Resultados.....	134
Densidad arbórea, de conos, semillas y plántulas	134
Relación tamaño- edad y estructura de tamaños.....	139
Sobrevivencia- mortalidad	144
Esperanza de vida.....	145
Fecundidad-Fertilidad.....	146
Indicadores de crecimiento de las poblaciones.....	149

Discusión.....	152
Densidad.....	152
Relación tamaño-edad y estructura de tamaños.....	157
Crecimiento de las poblaciones piñoneras bajo el esquema de aprovechamiento actual	166
Conclusiones.....	170
CAPÍTULO 6	
SINECOLOGÍA DE LOS BOSQUES DE <i>Pinus cembroides</i> Y <i>Pinus</i> <i>johannis</i> DEL SUDOESTE DE SAN LUIS POTOSÍ, MÉXICO	
Resumen	189
Summary	189
Introducción.....	190
Método.....	192
Resultados.....	196
Composición florística e importancia de las especies del piñonar	196
Clasificación y ordenación.....	198
Discusión.....	207
Composición florística e importancia de las especies del piñonar	207
Clasificación y ordenación	209
Conclusiones.....	215
DISCUSIÓN GENERAL, CONCLUSIONES Y NUEVOS PLANTEAMIENTOS	221
LITERATURA CITADA	230

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 2.1. Características y afinidades físicas de <i>Pinus cembroides</i> y <i>P. johannis</i>	46
Cuadro 2.2. Resultados del análisis de componentes principales para la imagen de La Amapola, S.L.P.....	55
Cuadro 4.1. Sitios y poblaciones estudiadas.....	102
Cuadro 4.2. Caracteres utilizados por población, para el estudio fenético de los piñoneros.....	103
Cuadro 4.3. Valores de importancia de los caracteres para los tres primeros componentes principales.....	118
Cuadro 5.1. Estadísticos de las distribuciones de densidad (individuos ha ⁻¹) por clases de tamaño.....	135
Cuadro 5.2. Producción de conos femeninos maduros y de semillas vanas y viables, éstas identificadas por color y tamaño.....	137
Cuadro 5.3. Cambios en la densidad entre la etapa de semilla y la de plántula.....	138
Cuadro 5.4. Semillas y plántulas producidas en el área de estudio.....	139
Cuadro 5.5. Ecuaciones de regresión para ajustar el número de individuos por clase de tamaño (altura).....	142
Cuadro 5.6. Indicadores de crecimiento de las poblaciones.....	150
Cuadro 5.7. Porcentaje de población cosechable.....	152
Cuadro 5.8. Comparación de la tasa de crecimiento de los piñoneros con otras especies.....	166

Cuadro 6.1. Especies más importantes por dosel, de acuerdo con el valor de importancia.....	198
Cuadro 6.2. Coeficientes de correlación entre ejes y variables, obtenidos con el ACC	193

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Distribución mundial de las especies de piñonero.....	15
Figura 2. <i>Pinus cembroides</i> Zucc.....	17
Figura 3. <i>Pinus johannis</i> Rob.-Pass, arbóreo y arbustivo.....	18
Figura 1.1. Distribución de los piñonares mexicanos	22
Figura 1.2. Laurasia, Primer centro de diversidad de <i>Pinus</i> sp.....	26
Figura 1.3. Distribución de los pinos fósiles de depósitos del Eoceno..	27
Figura 1.4. Refugios ocupados por los pinos de Norteamérica durante el Eoceno.....	29
Figura 2.1. Ubicación de la Sierra San Miguelito (●) en el estado de San Luis Potosí, México.....	38
Figura 2.2. Área de estudio. La Amapola, San Luis Potosí, México.....	42
Figura 2.3. Grado de confusión (Radiancia mínima, media y máxima) de las clases espectrales obtenidas de la imagen TM del 30 de abril de 1992, en la sierra de San Miguelito, S.L.P.	52
Figura 2.4. Firmas de las clases espectrales sin o con relación al piñonar obtenidas con IDRISI, en la Sierra San Miguelito, S.L.P.....	54
Figura 2.5. Imagen clasificada de la Sierra San Miguelito, San Luis Potosí, México.....	58
Figura 3.1. Bosque mixto de <i>Pinus cembroides</i> Zucc. (árboles verde oscuro de forma piramidal) y <i>Pinus johannis</i> M.-F. Robert (arbustos verde claro de forma redondeada), en La Amapola, S.L.P.....	69

Figura 3.2. Distribución geográfica de <i>Pinus cembroides</i> Zucc.....	73
Figura 3.3. Distribución geográfica de <i>Pinus johannis</i> Rob.-Pass.....	73
Figura 3.4. Piñonares contiguos (parapátricos) en Concepción del Oro, Zac.....	75
Figura 4.1. Detalles morfológicos de <i>Pinus johannis</i> y <i>P. cembroides</i> .	94
Figura 4.2. Fenograma de distancia de las relaciones entre poblaciones piñoneras.....	106
Figura 4.3. Ubicación geográfica de los subgrupos de piñoneros relacionados fenéticamente.....	109
Figura 4.4. Análisis de componentes principales (CP): (A) CP1 vs. CP2, (B) CP1 vs. CP3.	116
Figura 5.1. Diferencias en densidad de la masa arbórea del bosque puro de <i>Pinus cembroides</i> de La Amapola, San Luis Potosí.....	121
Figura 5.2. Ejemplos de distribuciones de frecuencias.....	128
Figura 5.3. Distribución de las densidades de población	136
Figura 5.4. Relación altura-edad para los piñoneros americanos	140
Figura 5.5. Distribución de edades para las poblaciones estudiadas	141
Figura 5.6. Número de individuos observados y calculados por regresión.	143
Figura 5.7. Curvas de sobrevivencia.....	144
Figura 5.8 a. Fecundidad y fertilidad de <i>Pinus cembroides</i>	147
Figura 5.8. b. Fecundidad y fertilidad de <i>Pinus johannis</i>	148
Figura 6.1. Bosque de <i>Pinus johannis</i> y especies asociadas en el Cañón del Sombrerito cerca del Arroyo El Ocote, en La Amapola, SLP.	188

Figura 6.2. Sitios de muestreo.....	193
Figura 6.3. Dendrograma de clasificación de muestras por densidad, con especies indicadoras por grupo.....	200
Figura 6.4. Ordenación de las especies asociadas a los piñonares meridionales de San Luis Potosí.....	201
Figura 6.5. Ordenación de los sitios según el tipo de bosque.....	202
Figura 6.6. Densidades de piñonero en relación con la pendiente....	205
Figura 7.1. Recolección y extracción de piñones.....	221

APÉNDICES

	Página
Apéndice 2.1. Estadísticas de radiancia (nm) de las clases espectrales con base en los campos de entrenamiento	64
Apéndice 2.2. Porcentaje de cobertura vegetal en los sitios de verificación de la imagen clasificada en La Amapola, SLP.....	66
Apéndice 2.3. Resultados de la verificación de campo en La Amapola,SLP.....	68
Apéndice 5.1. suavizado de n_x para PCBP.....	172
Apéndice 5.2. Tabla de vida para PCBP.....	173
Apéndice 5.3. Tabla de fertilidad para PCBP.....	174
Apéndice 5.4. Suavizado de n_x para PCBM.....	175
Apéndice 5.5. Tabla de vida para PCBM.....	176
Apéndice 5.6. Tabla de fertilidad para PCBM.....	177
Apéndice 5.7. Suavizado de n_x para PJBP.....	178
Apéndice 5.8. Tabla de vida para PJBP.....	179
Apéndice 5.9. Tabla de fertilidad para PJBP.....	180
Apéndice 5.10. Suavizado de n_x para PJBM.....	181
Apéndice 5.11. Tabla de vida para PJBM.....	182

Apéndice 5.12. Tabla de fertilidad para PJBM.....	183
Apéndice 5.13. Análisis de Log-Rank para comparar curvas de sobrevivencia.	
.....PJP-PJM.....	184
.....PCP-PJM.....	186
Apéndice 6.1. Catálogo de especies ordenado alfabéticamente, por estrato, basado en el perfil de alturas acotadas por Passini (1994).....	217

RESUMEN

México es el segundo centro de diversidad de los pinos y en particular de los pertenecientes al grupo Cembroides. En este grupo se incluyen dos especies que comparten una amplia área de simpatria que va del noroeste hasta el centro de México, en su límite meridional. Ellas son *Pinus cembroides* Zucc. y *Pinus johannis* Rob.- Pass. Estos pinos se caracterizan por producir piñones entre otros bienes y servicios a la comunidad, de ahí que se les denomine piñoneros.

El trabajo se presenta en seis capítulos que abordan, mediante una revisión de literatura y trabajo de campo, la evolución y ecología de los piñoneros, desde su origen y diversificación en general, hasta su distribución, su variación morfológica, ecología de poblaciones y sinecología. La información corresponde a los piñoneros de las serranías meridionales de San Luis Potosí, localizados alrededor del sitio de referencia conocido como La Amapola, municipio de San Luis Potosí.

El capítulo 1 es una reseña bibliográfica sobre el origen y diversificación de los piñoneros, en el que se discute porqué el sudoeste de Estados Unidos y el norte de México son el principal centro secundario de especiación del piñonero, qué evidencias existen para demostrar su antigüedad, cuáles especies conforman el grupo Cembroides y qué afinidades se establecen entre ellas. Se destaca que los piñoneros han evolucionado desde el Eoceno, hace 43 Ma, que el sudoeste de Estados Unidos y el norte de México fueron los refugios meridionales de las especies de la subsección

Cembroides, que el volcanismo¹ y el fuego fueron los factores de selección para la evolución de los pinos junto con el incremento de la aridez, y que en la actualidad posiblemente el fuego, como factor de intervención, sigue siendo la fuerza selectiva en el proceso de diferenciación. Las variedades de *P. cembroides* (aparte de su reciente evolución taxonómica y diferenciación en especies), se consideran razas geográficas de origen Cuaternario, surgidas hace 2 Ma o menos. Las semejanzas de las especies del complejo Cembroides se basan en sus adaptaciones para la aridez, estimadas en caracteres vegetativos y reproductivos, los cuales se detallarán en el capítulo de fenética.

El capítulo 2 trata del área de estudio a la que se hará referencia en los capítulos posteriores. El área de estudio se denomina Sierra San Miguelito-Carranco, localizada en San Luis Potosí, México. En este capítulo se elaboró la cartografía de uso del suelo de los piñonares y de otros tipos de vegetación aledaños o asociados con el bosque, incluyendo los cuerpos de agua, las áreas agrícolas y las erosionadas. Este estudio se basó en una sección de la imagen proveniente del satélite Landsat-TM del año 1992 y aerofotografías 1:50 000 de 1967 y 1:20 000 de 1995. La subimagen del área estudiada consta de 859 x 598 pixeles (unidades de 30 x 30 m), lo cual se estima en aproximadamente 462.31 km². El trabajo incluyó una clasificación

1

Volcanismo, término correcto en lugar de vulcanismo. *Volcanismo* es una palabra derivada de volcán (Dr. Enrique Martínez Hernández, comunicación personal, Instituto de Geología, UNAM; véase: Hernández Martínez, E. y S. Lozano G. 1996. Volcanismo, cambios climáticos y sucesión de floras, durante el Neogeno de la Cuenca de México. IX Coloquio de Paleobotánica y Palinología, Resúmenes. México, D.F. p.48-49.). El Diccionario Larousse Ilustrado define la palabra **volcanismo** como: *Geol.* Conjunto de las manifestaciones volcánicas y de las teorías que explican sus causas.

supervisada entre lo observado en la imagen y lo visto en el campo, por lo que se hizo el cotejo con muestras de suelo, geología y vegetación. El análisis de la separabilidad de la radiancia que permitió la clasificación de la imagen se realizó con el método de componentes principales. El primer componente explicó el 88% de la variación de la imagen; de 16 clases espectrales consideramos sólo 10, que van desde cuerpos de agua hasta suelo desnudo. Los bosques de *Pinus cembroides* y *P. johannis* no pudieron ser identificados por separado debido a la poca diferenciación espectral. Aun así, los resultados obtenidos con la imagen TM en lo relativo al piñonar versus otros usos del suelo fueron satisfactorios; el piñonero ocupa el 70% del área.

El capítulo 3 se refiere a la historia natural y biología de *Pinus cembroides* y *Pinus johannis* del Altiplano Mexicano. La información está basada en literatura para el área y en observaciones de campo. En este capítulo se consideran las semejanzas y diferencias en la distribución geográfica y de hábitat de las especies, así como su respuesta a las restricciones hídricas, a lo lábil del sistema de apareamiento, al menos para *P. johannis*, a las interacciones bióticas y, a la química de sus oleo-resinas.

El mapa de distribución geográfica de *P. johannis* es único en cuanto a que señala más superficie de la estimada en los mapas clásicos, en razón de que M.-F Passini estableciera en 1994 que *P. discolor* Bailey & Hawks. es sinónimo de *P. johannis*. Las características ecofisiológicas de *Pinus cembroides* s.l. y de *P. johannis* tienden a ser divergentes, dado que *P. cembroides* se adapta a una condición xero-mesotérmica más variada, con tendencia xérica, lo que le confiere una mayor eficiencia en el uso del agua

que la de *P. johannis*; por tal motivo, *P. johannis* vive subordinado a *P. cembroides*.

La producción de semilla es mayor en *P. cembroides* que en *P. johannis*, en parte quizá debido a las diferencias en la expresión sexual. *P. johannis* produce el doble de conos que *P. cembroides*, aunque con baja proporción de semilla viable y menor capacidad germinativa. La fenología reproductiva está desfasada entre las dos especies, pero eso aparentemente no excluye la posibilidad de hibridación; falta probar este fenómeno. La asemejanza en la composición de las oleo-resinas entre las especies, es producto de la divergencia evolutiva ocurrida entre *Pinus cembroides* y *Pinus johannis* y, aún actualmente, explica la diferenciación fitoquímica de algunas poblaciones que se hallan geográficamente separadas por la barrera que representa el Altiplano.

El capítulo 4 presenta el análisis fenético de los piñonares del Altiplano Mexicano. En él, además de *P. cembroides* y *P. johannis* se incluyó a *P. culminicola* de Nuevo León como población de referencia, por haber sido durante algún tiempo parte de la controversia taxonómica con respecto al *status* de *Pinus cembroides* var. *bicolor*, *P. discolor*, *P. culminicola* var. *discolor* y *P. johannis*. En el análisis se consideraron poblaciones de *P. cembroides* y *P. johannis* de San Luis Potosí y Querétaro, y poblaciones yuxtapuestas de Concepción del Oro, Zacatecas, para verificar la identidad de las especies con base en un análisis fenético. Se trabajaron 25 caracteres cualitativos y cuantitativos con diversos niveles, para 27 poblaciones, las cuales fueron analizadas por métodos de agrupamientos y de ordenación. Los resultados mostraron que en alopatría y en simpatria las especies

mantiene su identidad; que existen poblaciones morfológicamente intermedias entre *P. cembroides* y *P. johannis* en las dos áreas de simpatria; que el patrón de variación es discreto en *P. johannis* y que en él se distinguen tres subgrupos geográficos, los pinos del norte, los del centro y los del sur del Altiplano; que la semejanza fenética de las poblaciones de *P. johannis* de Zacatecas con respecto a las de San Luis Potosí y Querétaro, es menor que la existente entre el topotipo de *P. johannis* de Zacatecas y *P. culminicola* de Nuevo León; y que los caracteres importantes para distinguir entre *P. cembroides* y las otras especies son, primordialmente, el color y la fertilidad de la semilla, las dimensiones del cono, el color y anchura de la acícula; en segundo lugar, la fisonomía; y, por último, las dimensiones de las semillas.

El capítulo 5 trata del estudio sobre la ecología de poblaciones de las dos especies de interés, *Pinus cembroides* y *P. johannis*. Este estudio incluyó poblaciones puras y mixtas de ambas especies piñoneras sujetas a las mismas presiones antropógena², pero con diferente intensidad de aprovechamiento, si bien ésta no fue cuantificada. Las poblaciones estudiadas varían en densidad, componentes reproductivos, estructura de la población y tasa de crecimiento poblacional, estimada a partir de una tabla de vida vertical.

Los bosques puros de *Pinus johannis* son doblemente más densos que los de *P. cembroides*, pero en simpatria, la densidad entre ambas especies es 1:1. En cuanto a producción de piñón, los bosques puros producen más

² Antropógena. En el sentido de biógena, cuando el hombre es el que actúa. El medio antropógena es el modificado por el hombre y sus actividades. No debe decirse antropógeno en lugar de antropógena. Por razón etimológica, antropógena tiene el sentido expresado, mientras que antropógeno significa productor de hombre o de hombres (Font-Quer, 1985).

que los bosques mixtos, y *P. cembroides* es cinco veces más productivo que *P. johannis*; en los bosques mixtos la diferencia de productividad entre ambas especies es insignificante. La probabilidad de sobrevivencia de las semillas a plántulas es muy baja. La estructura de las poblaciones en ambas especies, tanto en bosque mixto como puro, está sesgada hacia individuos jóvenes, más en *P. cembroides* que en *P. johannis*. Estas distribuciones son leptocúrtica y platicúrtica, respectivamente. Es obvio que *P. cembroides* es objeto de sobreutilización, principalmente entre las clases de mayor tamaño. Los indicadores de crecimiento de las poblaciones muestran que en los cuatro casos estudiados, las poblaciones están en un estado de crecimiento de moderado a alto, por lo que pudo también calcularse un índice de cosecha de árboles, el cual se recomienda no rebase como máximo el ocho por ciento, aunque en ciertas poblaciones este porcentaje cosechable se limita a un dos por ciento.

El capítulo 6 versa sobre la sinecología de los piñonares del sudoeste de San Luis Potosí, México. Por lo común se ha considerado que los piñonares de *Pinus cembroides* y *P. johannis* son florísticamente semejantes, a pesar de las preferencias microclimáticas de cada especie. La hipótesis plantea que a *P. cembroides* se asociarían especies más xéricas que a *P. johannis*. El trabajo de campo se realizó en La Amapola, San Luis Potosí, dentro de una selección de 40 de 106 sitios de muestreo permanente. En cada sitio se utilizaron dos líneas Canfield de 20 m; se registraron 95 especies en las líneas. La información se clasificó con base en densidad mediante el análisis de especies indicadoras de dos vías (TWINSPAN), un procedimiento de

clasificación multivariable³. Para la ordenación de las especies por sitios, por medio de un análisis canónico de correspondencia, se utilizó la pendiente y la orientación, y la densidad fue empleada como covariable; el programa utilizado fue CANOCO.

La lista de especies corresponde en más del 60% a estratos de tamaño intermedio, de entre 25 y 100 cm de altura. Asteraceae, Poaceae y Lamiaceae presentan la mayor riqueza. En el estrato inferior son representativas las Fabaceae y en el superior las Pinaceae, Fagaceae y Cupressaceae. Las técnicas multivariadas muestran diferencias en la composición florística entre los bosques de *P. cembroides* y *P. johannis*, incluso con los bosques mixtos o las transiciones hacia los encinares arbustivos. Se definieron, además, los grupos de especies que se localizan en los sitios planos, abiertos y secos hacia las faldas de las sierras o en las exposiciones sur-sudoeste, principalmente asociadas a *P. cembroides*, de las especies que preferencialmente se localizan a mayor altura, sobre terrenos con lomeríos a escarpados, algo más húmedos y frescos por efecto adiabático y exposiciones norte-noreste, asociadas a *P. johannis*. La orientación como factor del medio reveló ser más importante que la pendiente para definir la preferencia de las especies.

El estudio comparado de *P. cembroides* y *P. johannis* muestra que ambas especies son muy cercanas por su historia evolutiva, pero en el proceso de diferenciación en tiempo ecológico, muestran divergencia en su

³ Los métodos estadísticos multivariados se basan en las *múltiples variables* (Pla, 1986; Zavala Hurtado, 1986) que pueden estar implícitas en un estudio ya sea ecológico, de morfología, etc. Por convicción y de acuerdo con el Dr. Rogelio Aguirre Rivera, en lugar de multivariado debe usarse el término **multivariable**, ya que dichas técnicas estadísticas analizan *las interrelaciones posibles de las muchas variables involucradas* en un estudio, con el fin de encontrar los posibles patrones de respuesta producidos por el análisis. No debe decirse **multivariado** aunque sea la expresión común, porque *variado* es el participio pasado del verbo *variar*, *cambiar*.

historia natural y biología, sus mecanismos y caracteres de diferenciación a nivel morfológico y poblacional, sus interacciones bióticas (sinicológicas), y su respuesta a la intervención humana. *P. johannis* por ser menos afectado por el hombre, probablemente logre alcanzar en algún futuro una estructura poblacional más estable que *P. cembroides*. Esta última especie, que representa ahora a la especie de piñoneros más importante en el país, puede estar en serio peligro por la presión humana, al cosecharse más del 95% de su producción de semilla anual, al incrementar la frecuencia de los disturbios como el fuego, el apacentamiento y la tala, y al no auspiciar la repoblación de las áreas fuertemente alteradas desde principios de siglo. Debe enfatizarse que del buen manejo de estos bosques depende la persistencia de este recurso natural y, en consecuencia, los bienes y servicios que la comunidad pueda derivar de ellos, como un recurso de aprovechamiento múltiple.

SUMMARY

Mexico is second in diversity for pines, especially for those belonging to the *Cembroides* group. This group includes *Pinus cembroides* Zucc. and *P. johannis* Rob.-Pass., two sympatric species along their distribution range from Northwestern to their southern limit in Central Mexico. These species produce pinyons ("piñones"), among other goods and services, from which their name was derived, pinyon pines.

This thesis contains six chapters which consider the ecology of pinyon pines, from their origin and diversification, to their local distribution, morphological variation, population and phytosociology. The information, some bibliographical and other derived from field data, concerns the pinyon pine woodlands of San Luis Potosí Southern Ranges located nearby La Amapola, San Luis Potosí, México.

Chapter One is a bibliographical synthesis on the origin and diversification of pinyon pines. It emphasizes the pinyon pines evolution during the Eocene Period ca. 43 My b.p., indicating that Southwestern United States and Northern Mexico were the Southernmost refugia for the species belonging to the *Cembroides* subsection; that volcanism and fire were the selection forces for evolution of the pinyon pines along with the increase in aridity, and that at present time, fire continues to be a selective force for differentiation. The varieties of *Pinus cembroides* (besides their recent taxonomic evolution and speciation) are considered as geographical races

of Quaternary origin ca. 2 My b.p. The affinities of the species of the *Cembroides* group are based on their adaptations to aridity reflected on morphometric and reproductive traits which are considered in more detail Chapter Four.

Chapter Two deals with the study area which will be referred to in the following chapters. The study area of San Miguelito-Carranco Sierra is located in the Southern portion of San Luis Potosí State, Mexico. The cartography and land use of the pinyon-pine woodlands and other vegetation types including forests, water bodies, agricultural land and eroded land was elaborated. This study covered an outline of the Landsat-TM imagery of 1992 and aerial photographs 1:50 000 from 1967 and 1:20 000 from 1995. The 859 x 598 pixels was the subimage of the study area and covers approximately 460 km². The study included a supervised classification by ground checking for geology, soils and vegetation data. The analysis was carried out with Principal Component Analysis. The first principal component explained 88% of the variation of the imagery; from the sixteen spectral classes detected only ten were relevant, which ranged from water bodies to bare ground. In spite of the fact that our area of interest was the pinyon-pine woodlands the species could not be separated due to the limited spectral differentiation among the two species, although the results obtained from the TM-imagery related to the pinyon pines were satisfactory; pinyon-pine woodland covers 70% of the area.

Chapter Three refers to the natural history and the biology of *Pinus cembroides* and *Pinus johannis* in the San Luis Potosí Southern Ranges. The information is based on published literature for the area, as well as field data.

In this chapter similarities and differences are considered in the geographic and ecological distribution of species, as well as their response to the water relations, the lability of the breeding systems, at least for *P. johannis*, the biotic interactions and the chemical taxonomy of the oleo-resins. As far as the geographic distribution is concerned, the map for *Pinus johannis* is unique since it does show a larger area than the one reported previously by M.-F. Passini in 1994, which considers *P. discolor* Bailey & Hawks. as a synonym of *P. johannis*. The ecophysiological features of *P. cembroides* s.l. and *P. johannis* tend to be divergent, since *P. cembroides* thrives better in a more variable xero-mesothermic condition with a xeric trend, which confers this species a higher water use efficiency than *Pinus johannis*. As a result, this latter species is subordinated to *P. cembroides*. Seed production of *P. cembroides* outyields *P. johannis* due, in part, to the sexual expression (monoecious versus dioecious). *P. johannis* produces twice as much cones than *P. cembroides* but with lower proportion of viable seed and lower germinability. The phenology is somewhat different between the two pinyon pine species studied, though inbreeding is not ruled out and it does deserves further attention. The chemical taxonomy demonstrates, in part the genetic variation between both species and the differentiation of some populations.

Chapter Four presents the phenetic analysis of these pinyon pines of the Mexican Highlands, including *Pinus culminicola* Andresen & Beaman of Nuevo León as a reference population and also for having been part of the taxonomic controversy for some time. Sympatric populations of *Pinus cembroides* and *Pinus johannis* from San Luis Potosí and Querétaro were considered, as well as the juxtaposed populations from Concepción del Oro, Zac., to ratify or rectify the taxonomic identity based on the phenetic

analysis. Qualitative and quantitative characters for 27 populations were considered for analysis by grouping and ordination with the NTSYS Program. Also, the results showed that in allopatry and in sympatry the species maintain their identity, though there are morphologically intermediate populations between *Pinus cembroides* and *P. johannis* in two areas of sympatry, the pattern of variation is discrete in *Pinus johannis* and three subgroups are differentiated within it: the northern one, the central and the southern one. The phenetic similarity between the populations of *Pinus johannis* in Zacatecas in relation to the ones from San Luis Potosí and Querétaro indicates that these are further apart from the topotype of *Pinus johannis* from Zacatecas and *P. culminicola* from Nuevo León, and the important traits to distinguish *Pinus cembroides* from the other species are: for the first principal component, seed color and seed viability, cone morphometry, needle color and width; for the second principal component, physiognomy; and for the third component seed allometry.

Chapter Five refers to the population ecology of the two species of interest, *Pinus cembroides* and *Pinus johannis*. The study considers pure and mixed populations of both species under the same anthropogenic pressures but with different intensity of use. The populations varied in density, reproductive traits, population structure and growth rate. The *Pinus johannis* woodlands were twice as dense as those of *Pinus cembroides* in pure stands, but in sympatry, the density of each species was equal. Seed productivity in pure woodlands was greater than the mixed ones. *Pinus cembroides* produced five times more seeds than *Pinus johannis*; in mixed woodlands the difference was small. The survival of seeds to the seedling stage is very low. The population structures of both species and woodland conditions was

similar, the size structure was right skewed, more in *Pinus cembroides* than in *P. johannis*, and they were leptokurtic and platikurtic, respectively. There was an overutilization of the larger size classes of *P. cembroides*. The population growth indicators show that in the four studied cases, the populations have moderate to high level growth rates, thus, I could estimated an harvest index , which it is commendable do not pass a maximum of eight percent, however, in one population this percentage is limited to two percent.

Chapter Six is based on analyses of the synecology of the pinyon pine community of southern San Luis Potosí. There has been a tendency to considered the pinyon pine woodlands of *Pinus cembroides* and *Pinus johannis* as floristically similar, in spite of specific microclimatic requirements of each species. The hypothesis anticipates that *Pinus cembroides* would be associated to more xeric species than *Pinus johannis*. Field work was carried out in La Amapola, SLP. selecting 40 out of 106 permanent sampling sites; in each site two 20 m Canfield lines were layed out. Ninety five species were registered on the lines. The information was classified on the basis of density with TWINSpan, a multivariate classification procedure. The ordination of the species in the sites was done with CCA, using slope and azimuth; density was considered as a covariable. More than 60% of the species corresponded to the intermediate size stratum, from 25 to 100 cm height. The families with the greatest contribution of species were Asteraceae, Poaceae and Lamiaceae. In the lower layer predominated Fabaceae and in the upper layer, Pinaceae, Fagaceae and Cupressaceae. The multivariate techniques showed differences in floristic composition between the *Pinus cembroides* and *Pinus johannis* woodlands, even with the mixed woodlands or the ecotones toward the oak woodlands. Furthermore, it was defined that the

species groups belonging to the plains, open areas, dry areas, toward the ravines of the mountain ranges or the south-southern exposures, were mainly associated to *Pinus cembroides*, the species located at higher elevation on hills and escarpments, somewhat more humid and mild due to an adiabatic effect and to the north-northeastern exposures associated to *Pinus johannis*. Azimuth as environmental factor was more important than slope in defining species preference.

In summary, *Pinus cembroides* and *Pinus johannis* are closely related species due to its evolutionary history, but in ecological time, the differentiation process showed divergence in their natural history, biology, traits and mechanisms of differentiation to morphological and population levels, their biotic interactions and their response to anthropogenic influences. *Pinus johannis* is less affected by man and could reach, in the future, a more stable population structure than *Pinus cembroides*. This later taxon,, which represents the most important pinyon pine species of the country, is under siege by human pressure, since more of the 95% of pinyons is harvested annually, and these communities are subject to fire, grazing, logging, and lack of natural recruitment and/or reforestation on the highly disturbed areas since the early 1900's. It should be remembered that the sustainability of these multiple use woodlands depends on a good management to maintain the provision of goods and services for the users.

INTRODUCCIÓN

Los piñoneros son los pinos más importantes de las regiones frías, mediterráneas y secas del mundo. Los piñonares se distribuyen entre las longitudes 120° Oeste y 140° Este y , entre las latitudes 18 a 60° N (Figura 1).

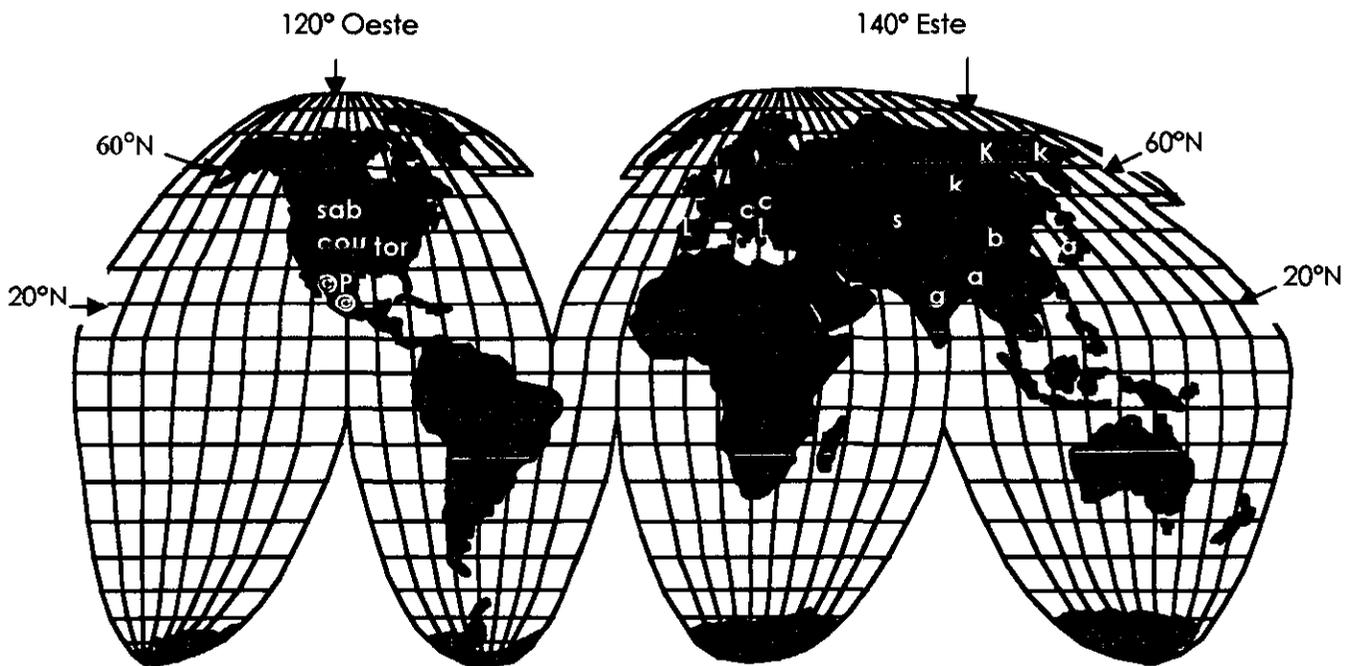


Figura 1. Distribución mundial de los piñonares (Bailey y Hawksworth, 1987; Passini, 1987; Perry, 1991; Farjon y Styles, 1997). **Lista de especies indicadas en el mapa:** (sab) *Pinus sabiniana* Dougl.; (cou) *P. coulteri* D. Don; (©) *P. cembroides* s.l. Zucc.; (p) *P. pineana* Gordon; (tor) *P. torreyana* Parry; (c) *P. cembra* L.; (l) *P. pinea* L.; (k) *P. koraiensis* Sieb. & Zucc.; (s) *P. sibirica* Du Tour; (b) *P. bungeana* Zucc.; (a) *P. amandii* Franchet; (g) *P. gerardiana* Wall.). *P. rzedowski* Madrigal et Caballero, piñonero de México, es una especie cuestionable como piñonero, pues en opinión de Styles (1983) no ajusta a la clasificación de Little y Critchfield (1969) y como característica diferencial presenta las semillas aladas.

La distribución mundial de las especies de piñonero obedece a su origen, área de diversificación y a su adaptación en medios limitantes, como aquéllos donde el clima supera los 170 días con nieve al año (*Pinus sibirica*, *P. cembra*), o a medios donde la precipitación anual apenas alcanza los 300 mm (*P. cembroides*). Las especies de piñonero reconocidas actualmente para México por Farjon y Styles (1997) están dentro del género *Pinus*, subgénero *Strobus*, secciones *Pamlyanae* y *Strobus*, y en ésta quedan incluidas dos subsecciones: *Nelsoniae* y *Cembroides*, de tal forma que la lista de la Figura 1 casi se mantiene, a excepción de las modificaciones efectuadas a las especies del grupo *Cembroides*. La subsección *Cembroides*, de acuerdo con Farjon y Styles (1997), la comprenden: *Pinus cembroides* Zuccarini subsp. *cembroides* var. *cembroides*, *P. cembroides* subsp. *cembroides* var. *bicolor* Little, *P. cembroides* subsp. *lagunae* Robert-Passini, *P. cembroides* subsp. *orizabensis* D.K. Bailey; *P. culminicola* Andresen et Beaman; *P. remota* (Little) D.K. Bailey & F.G. Hawksworth; *P. monophylla* J. Torrey & Frémont y *P. quadrifolia* Parlatores ex Sudworth.

De acuerdo con la fitogeografía de los piñonares mexicanos, *Pinus cembroides* subespecie *cembroides* (Figura 2), ocupa la mayor superficie sobre el Altiplano Mexicano (Figura 3.2) y de esta especie, las subespecies *cembroides* y *bicolor* (esta última antes reconocida como especie, *P.*

johannis Rob.-Pass.*) (Figura 3), ocupan una amplia área de simpatría, a pesar de que la distribución actual de *P. johannis* es discontinua (Figura 3.3). Se notará de estas Figuras, que seguimos la denominación existente antes de 1997.

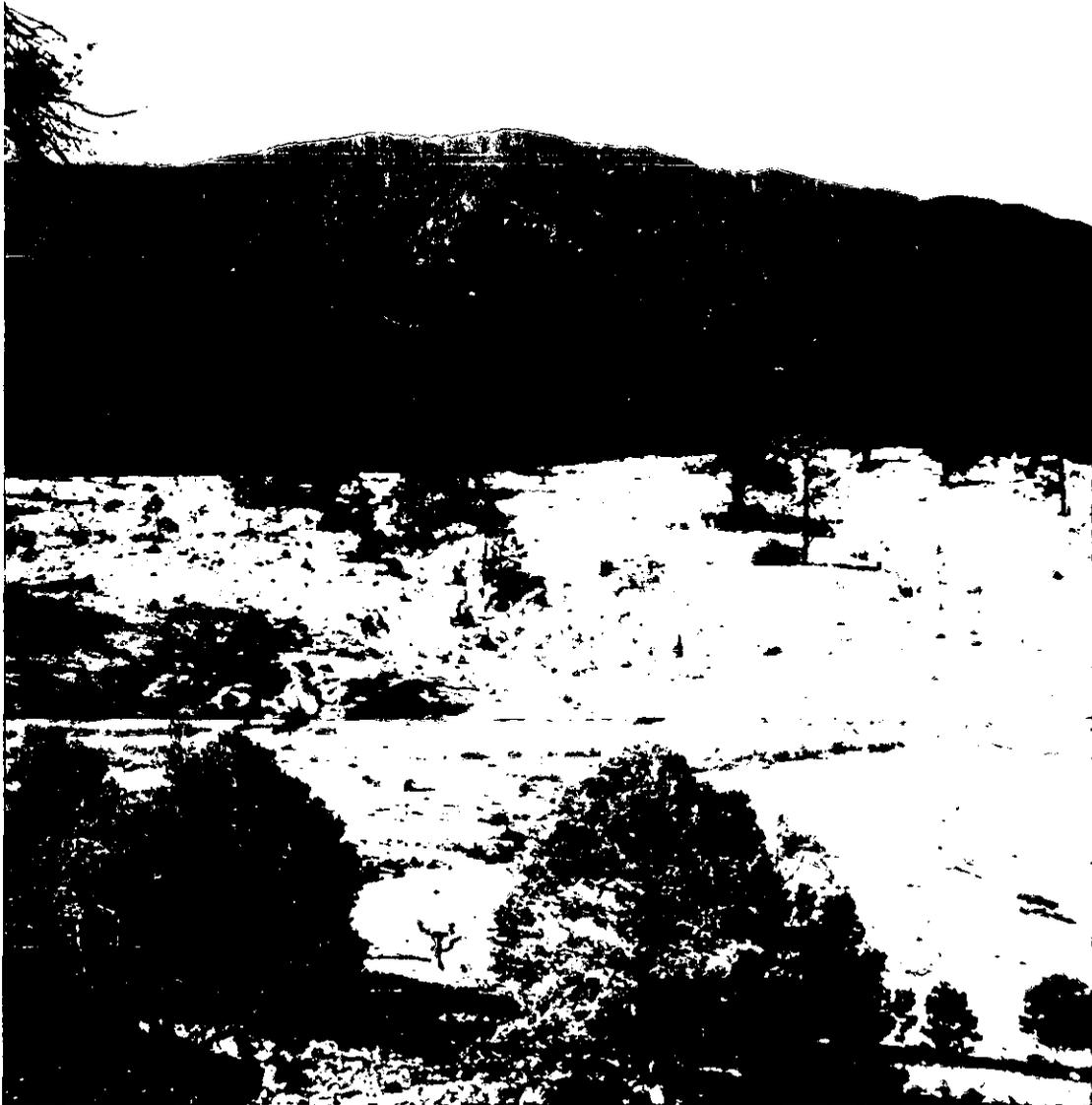


Figura 2. *Pinus cembroides* Zucc.

* Las autoridades de los nombres de las especies corresponden con: Brummitt, R. K. & C. E. Powell, (Eds.), 1992. Authors of plant names. Royal Botanic Gardens, Kew.



Figura 3. *Pinus johannis* Rob.-Pass. con porte arbóreo, arbustivo y en acercamiento.

La simpatria de *P. cembroides* y *P. johannis* permite pensar que la diferenciación de estas especies a partir del ancestro común *Pinus cembroides* s.l. tuvo lugar en el mismo medio y quizá, surgió como respuesta a las presiones de selección naturales y las favorecidas por la actividad humana, ya que existe el antecedente de que *Pinus* es un género que invade las áreas con disturbio y que, incluso, los piñonares han incrementado su superficie en los últimos dos siglos, después de haberla reducido por los intensos aprovechamientos humanos tales como la recolecta de semilla, de madera y leña (varios autores citadas por Baskin, 1999; Romero *et al.*, 1999). A fines del siglo XX, la actividad maderera, la industria, la urbanización y los cambios en el usufructo de la tierra, han influido para que se tenga una intensidad variable de uso de los piñonares.

La pregunta central que surge con respecto al efecto humano sobre los piñonares es: ¿Existe una clara diferenciación morfológica y ecológica entre los piñonares del centro del Altiplano Mexicano?, Responder a lo anterior significa reunir información sobre: ¿cuándo surgió *Pinus cembroides* y desde cuándo ha sido utilizado por el hombre?, ¿cuáles son las pruebas de que el hombre ha alterado el entorno de los piñonares y cuál ha sido la respuesta de éstos a la alteración del medio?, ¿qué aspectos de la biología de los piñonares han sido afectados por el disturbio?, ¿la coexistencia ha conducido a la diferenciación del nicho ecológico en poblaciones simpátricas?, ¿de qué manera han sido afectados los diferentes niveles de organización ecológica: los individuos, las poblaciones y las comunidades?

Con base en lo anterior, el objetivo de esta tesis es demostrar que *Pinus cembroides* y *Pinus johannis* se han diferenciado en tiempo geológico y ecológico por diversas presiones selectivas; varias de ellas pudiesen sustentarse en registros paleontológicos, datos arqueológicos y geológicos, otras pueden ser reveladas con datos morfológicos, poblacionales y sinecológicos.

Se considera importante probar la hipótesis de que *Pinus cembroides* y *Pinus johannis* se han diferenciado ecológicamente, entre otras causas, por efecto de la intervención humana, lo cual posiblemente debe reflejarse en aspectos como:

- a) La historia sobre el origen y evolución de los piñonares como especies aprovechadas por el hombre.
- b) La biogeografía.
- c) La biología e historia natural.
- d) La semejanza y diferencia en las relaciones fenéticas de sus poblaciones.
- e) La estructura y tendencia de crecimiento de sus poblaciones y,
- f) La fidelidad de cada especie a diferentes asociaciones vegetales

Al reunir las pruebas y deducir la ruta de diferenciación de ambas especies, quizá se tengan las respuestas buscadas, tanto de índole básica como de aplicación de dicho conocimiento, que conduzcan al mejor entendimiento de su evolución, su respuesta a la intervención y su persistencia como recurso natural.

CAPITULO 1

ORIGEN Y DIVERSIFICACIÓN DE LOS PIÑONARES

¿ Porqué el sudoeste estadounidense y el norte de México se consideran el principal centro secundario de especiación del piñonar y desde cuándo?

**¿Cuántas y cuáles son las especies de piñonero que existen en México?
(Figura 1.1.)**

¿Qué especies se incluyen en el grupo Cembroides y qué características las hacen afines?

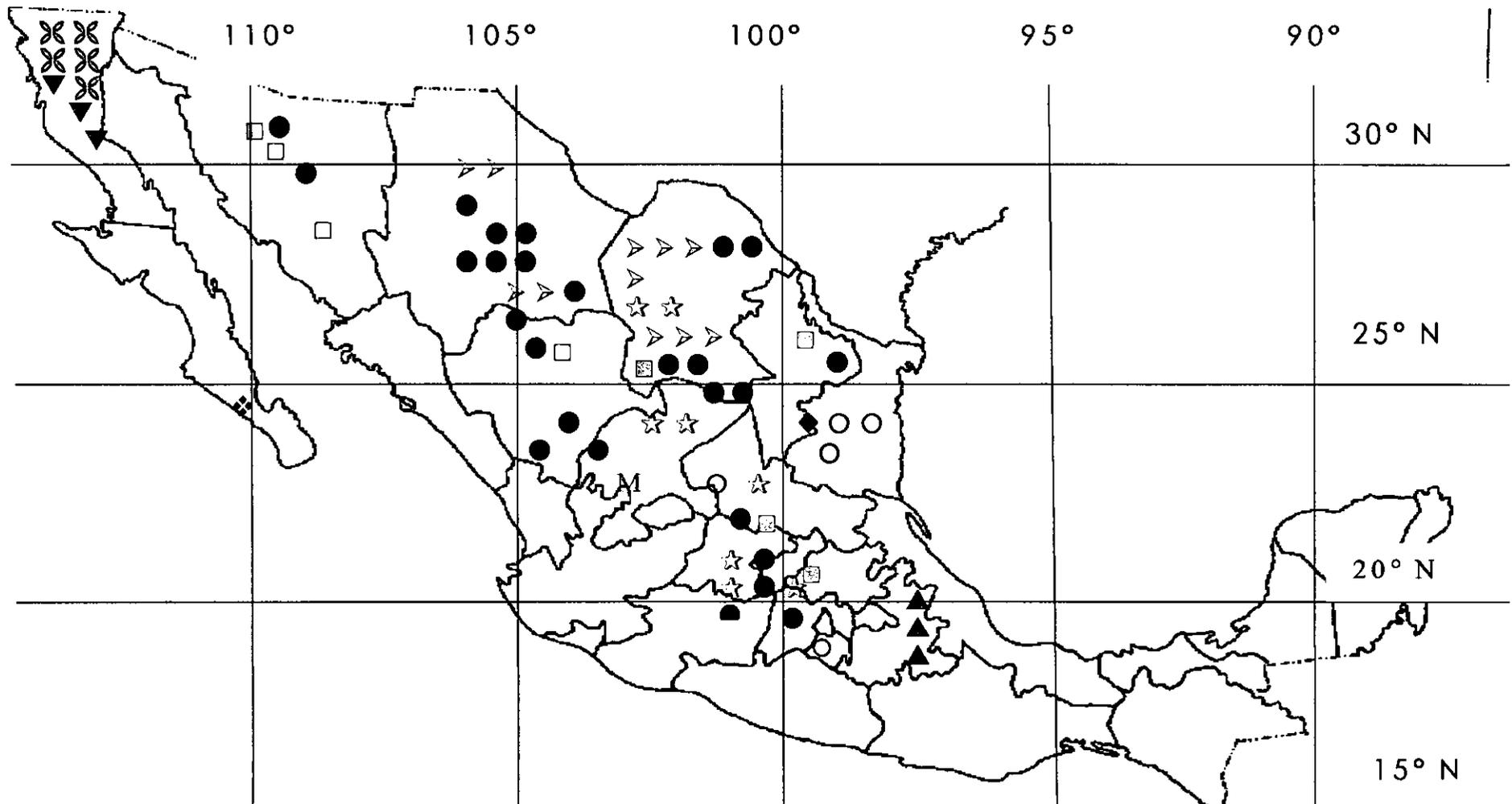


Figura 1.1. Distribución de los piñoneros mexicanos.

La posición taxonómica corresponde con la clasificación de Farjon y Styles (1997).

- Pinus cembroides* subsp. *cembroides* var. *cembroides* (●)
- Pinus cembroides* subsp. *cembroides* var. *bicolor* (□)
- Pinus cembroides* subsp. *orizabensis* (▲)
- Pinus cembroides* subsp. *lagunae* (◆)

- P. culminicola* (◆)
- P. monophylla* (▼)
- P. remota* (>)
- P. quadrifolia* (✕)

- P. pinceana* (☆)
- P. nelsonii* (○)
- P. rzedowski* ()
- P. maximartinezii* (RA)

Resumen

Se analiza mediante información bibliográfica, porqué el sudoeste de Estados Unidos junto con el norte de México ha sido considerado el principal centro secundario de especiación de los piñoneros, desde cuándo ha existido este grupo de pinos y porqué se habla del Grupo *Cembroides* como un grupo de piñoneros taxonómicamente difíciles de distinguir.

Summary

This contribution attempts to examine why Southwestern USA together with Northern Mexico has been considered as the main secondary center of speciation of the pinyon-pines. Also, the origin of this group is analyzed, including reasons as to why this is referred to as the *Cembroides* Group, whose members are difficult to identify.

Introducción

La evolución del paisaje desde tiempos remotos se evidencia geológica y paleontológicamente por las modificaciones en el espacio sobre la topografía, la formación de suelo, los cambios climáticos y de vegetación, a través del tiempo. Tales modificaciones surgieron a raíz del cambio en las fuerzas internas de la corteza terrestre, entre ellas, el

volcanismo¹, el cual inicialmente fue la causa de la diferenciación geográfica, ecológica y morfológica de los pinos (Millar, 1993).

El origen, la radiación y la diversificación de los pinos, en particular de los piñoneros, es producto no sólo de dichos cambios en el paisaje, sino además de la creciente tendencia a la aridez, de la selección natural sobre todo por parte del fuego, del clima y de las barreras reproductivas, que se dieron en algunos grupos por aislamiento asociado al volcanismo. Por ello, en cuanto a los piñoneros se refiere, muestran una reciente y constante evolución, mediante la existencia de complejos de especies, formación de variedades y hasta de nuevas especies.

El interés de este capítulo es: 1) revisar la hipótesis que afirma que el sudoeste de EE.UU. y el norte de México conforman el principal centro secundario de especiación del piñonero, 2) presentar una revisión sobre la época geológica en que se originó este grupo de pinos, y 3) describir porqué actualmente se habla del grupo *Cembroides sensu Robert (1978)-Passini*² (1982 b, 1991, 1993) como un grupo de piñoneros taxonómicamente difíciles de distinguir del original *Pinus cembroides*.

¹ **Volcanismo**, término correcto en lugar de vulcanismo, es una palabra derivada de volcán (Dr. Enrique Martínez Hernández, comunicación personal, Instituto de Geología, UNAM; véase: Hernández Martínez, E. y S. Lozano García. 1996. *Volcanismo, cambios climáticos y sucesión de floras, durante el Neogeno de la Cuenca de México. IX Coloquio de Paleobotánica y Palinología, Resúmenes. México, D.F. p.48-49.*). El Diccionario Larousse Ilustrado define la palabra **volcanismo** como: *Geol.* Conjunto de las manifestaciones volcánicas y de las teorías que explican sus causas.

² Robert y Passini es la misma persona, quien ha publicado como Robert, M.-F.; Robert-Passini, M.-F. y también como Passini, M.-F.

Origen y evolución de los piñoneros americanos

La biogeografía de los pinos parece apoyar la hipótesis de que la migración del género *Pinus* ocurrió sobre los continentes por dos mecanismos: por deriva latitudinal y por expansión-contracción en altitud, desde el Mesozoico Tardío hasta el Terciario Medio. De acuerdo con lo anterior, las poblaciones de pinos se establecieron a través de latitudes medias por el Mesozoico en la antigua Laurasia y de ahí se fragmentaron y desplazaron hacia latitudes altas y bajas, aunque migraron sólo durante el Eoceno a latitudes intermedias sobre los altiplanos y, por último, reaparecieron ampliamente a través de latitudes intermedias entre el Oligoceno y el Mioceno, para permanecer así por el resto del Terciario (Millar, 1993).

El origen, primer centro de diversidad y la dispersión de los pinos hacia el este y el oeste a través de Laurasia (Figura 1.2), aparentemente ocurrió durante la era Mesozoica, en el Triásico, hace 200 millones de años, bajo un clima templado-cálido, equiprobable y de poca gradación latitudinal. La migración temprana y radiación de los pinos fue favorecida en el Mesozoico por dos razones: condiciones climáticas favorables y ausencia, en latitudes medias a altas, de angiospermas.

Con el cambio de clima a cálido-húmedo en el Cenozoico durante el Terciario Temprano (Paleoceno, hace 54 millones de años) y con la competencia impuesta por las angiospermas, que ocuparon los hábitats de

latitudes intermedias-bajas, los pinos tendieron a refugiarse³ por migración del sur al norte, en áreas particulares (más frías y secas, propias de la flora boreal) que el ambiente cálido y húmedo ocupado por la flora tropical (Figura 1.3), y fue durante el Eoceno, cuando la diferenciación hacia nuevas especies del género *Pinus* adquirió mayor relevancia, estimado esto por la rapidez con que aumentó el número de especies.

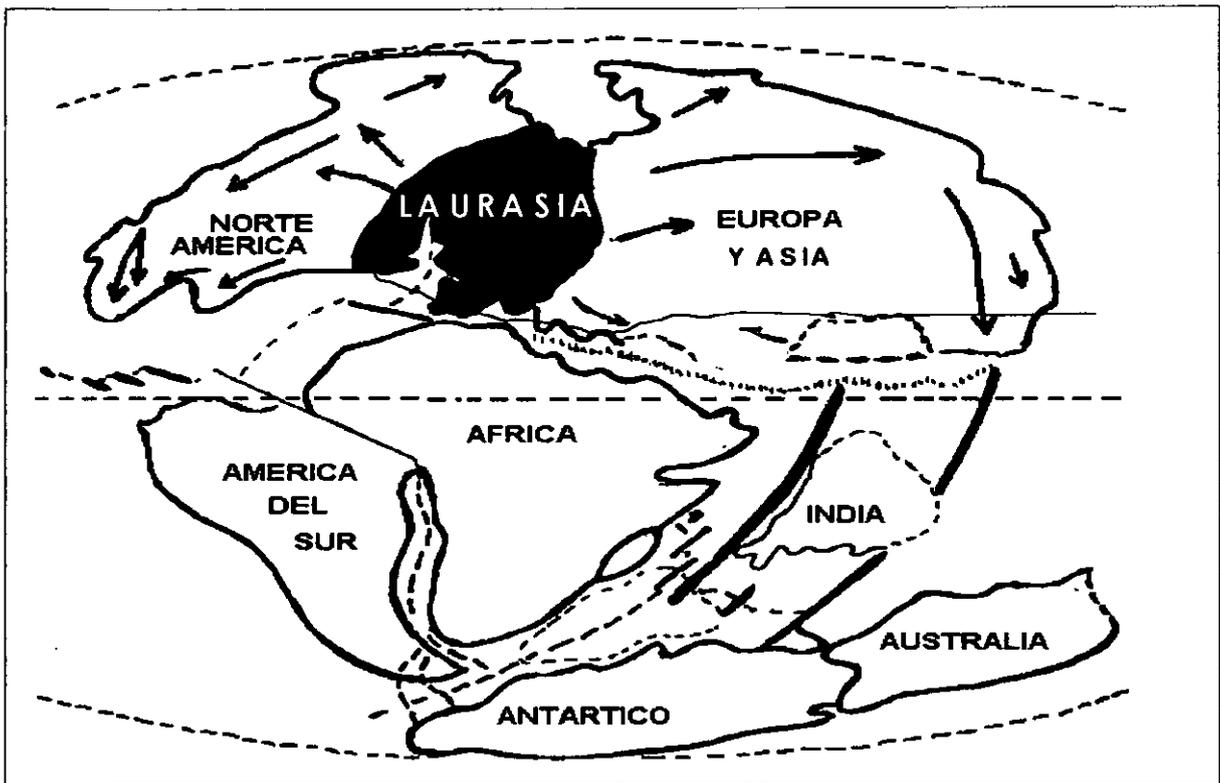


Figura 1.2. Laurasia, primer centro de diversidad de *Pinus* sp. Deriva latitudinal del género (flechas) durante el Mesozoico, hace 225 a 65 millones de años. Fuente: Eguiluz (1987).

³Refugiarse. Acto de concentrarse en un refugio. Refugio. Lugar de reducida extensión y de condiciones excepcionalmente favorables para determinada estirpe o determinadas estirpes, en un medio general que les es hostil (Font Quer, 1953.).

Los refugios climáticos hacia donde migraron los pinos fueron tres (Millar, 1993): a) la zona circumpolar de alta latitud; b) las áreas secas de bajas latitudes y disyuntas de Norteamérica y Eurasia; y, c) dos sitios de latitud media de Norteamérica (Idaho y Colorado, EE.UU.), poblados solamente durante los períodos fríos del Eoceno (Figura 1.3).

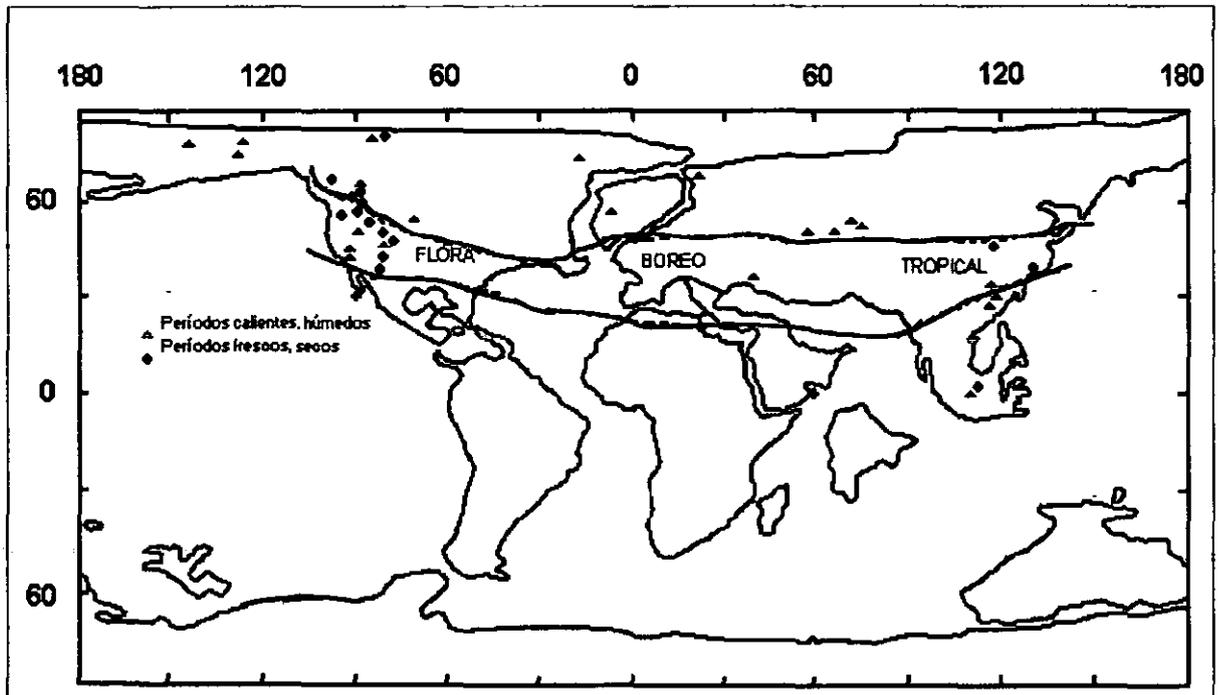


Figura 1.3. Distribución de los pinos fósiles de depósitos del Eoceno. El mapa representa las paleocoordenadas estimadas para el mundo del Paleoceno, hace 54 millones de años. Fuente: Millar (1993).

Millar (1993) considera que la extirpación de los pinos de las latitudes medias durante este período, aunada al tectonismo y migración, condujo a la extinción de muchas especies, pero a la vez, a la creación de varios nuevos centros de diversidad de pinos y a la evolución de nuevos linajes, debido a la recién creada heterogeneidad del medio. Las montañas creadas por plegamientos o volcanismo constituyeron nuevos refugios (Martínez y Ramírez, 1996), se dio diversidad climática por efecto de altitud y de sombra orográfica, evolución de suelos, etc. Desde el punto de vista biológico, dichos cambios en el paisaje significaron barreras para la migración y el flujo genético, lo que causó fragmentación y aislamiento de linajes, favoreciéndose con ello la divergencia y especiación en pinos y también en encinos (Martínez y Ramírez, 1996).

En cuanto a la evolución de los pinos en Norteamérica, se supone que durante el Eoceno los refugios del sur fueron ocupados por tres subsecciones: Australes en el este de Estados Unidos y Centroamérica, y *Leiophyllae* y *Cembroides* que se limitaron a los refugios del oeste de Norteamérica, desde donde radiaron subsecuentemente (Figura 1.4). El mapa de los refugios ocupados por los pinos del grupo de los piñoneros (*Cembroides*) presentado por Millar (1993), confirma que los piñoneros han existido en el sudoeste de Estados Unidos y el norte-centro de México, y que por evidencias fósiles en la diversificación de las especies, dicha área representa el segundo centro de diversidad para el género (Brown, 1957; Axelrod, 1972; Eguiluz 1987).

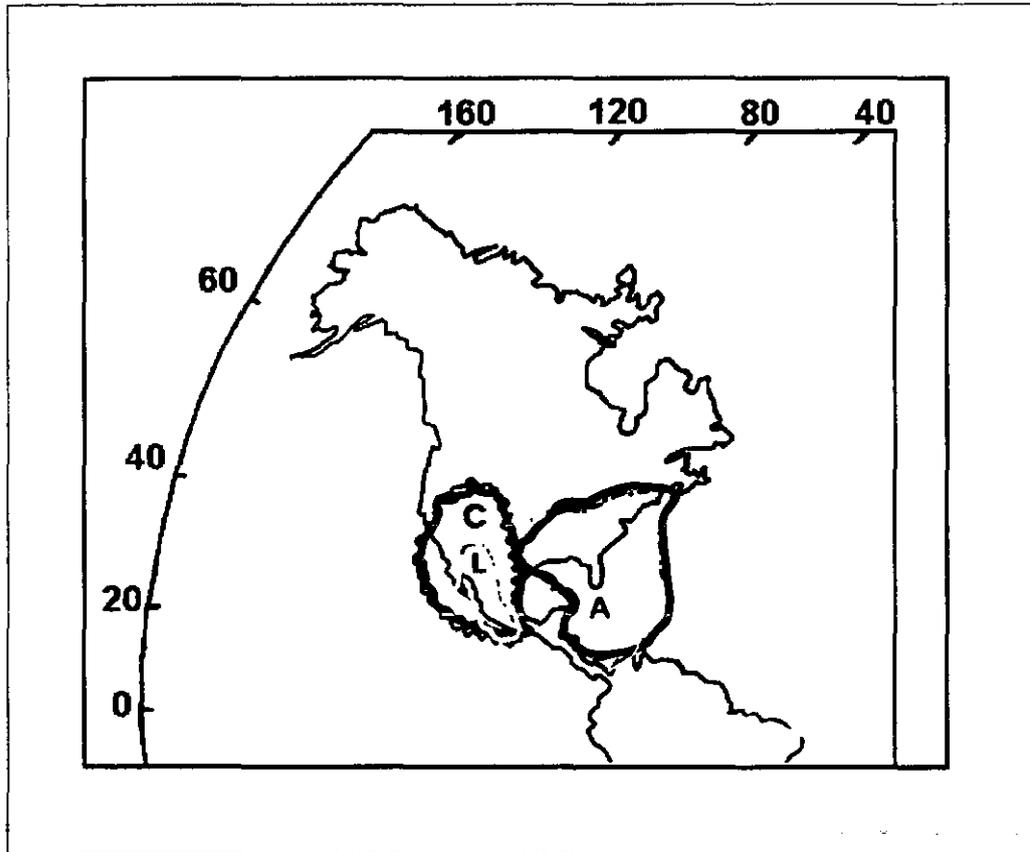


Figura 1.4. Refugios ocupados por los pinos en Norteamérica durante el Eoceno, hace 54 a 38 millones de años. Subsecciones: Australes (A), Leiophyllae (L) y Cembroides (C). Modificado de Millar (1993).

Axelrod (1983) y Millar (1993) coinciden en señalar que el linaje ancestral de la subsección *Cembroides* se refugió en México durante el Terciario Temprano, y que de ese tiempo para acá han ocurrido los mayores pulsos de radiación, bajo el supuesto de que el Pleistoceno ha sido el tiempo en que más se ha diversificado la subsección. La antigüedad de los fósiles americanos afines a la subsección *Cembroides*, de acuerdo con la revisión y descripción hecha por Axelrod y Raven (1985) y Axelrod (1986), data del Eoceno, precisamente de hace 47 Ma (*Pinus ballii* Brown, Green River flora), el Mioceno 26.5 Ma (*P. sanjuanensis* Axelrod, Creeden flora) y del Plioceno 13 Ma (*P. kelloggii* Webber, Stewart Spring flora), y de 5 a 6 Ma (*P. lindgrenii* Knowlt., Bruneau flora). Entre el clima del Terciario Medio y el actual parece no haber una diferencia significativa, de manera que aparentemente el entorno árido en el que ha ocurrido la especiación en esta subsección, es muy semejante al que prevalece actualmente en el Altiplano Mexicano (Axelrod 1986).

Van Devender *et al.* (1987) suponen que las variedades de *P. cembroides* reconocidas actualmente son razas geográficas recientes, probablemente de origen Cuaternario, hace unos dos millones de años (puesto que no se ha comprobado por registro fósil -Dr. E. Martínez, comunicación personal). En épocas reciente, *P. cembroides* se ha dispersado de sur a norte, de la Sierra Madre Oriental hacia Texas y de la Sierra Madre Occidental hacia Arizona y Nuevo México; en esa misma dirección ha sido la ruta de migración del género *Pinus*, luego de la expansión de las angiospermas (Millar, 1993).

Ecología y evolución de los piñoneros

Ecológicamente, los pinares se identifican como propios del estado seral final de un clímax edáfico propiciado por volcanismo (Martínez y Lozano, 1996). De acuerdo con estos autores, el volcanismo constituyó un mecanismo de modificación del paisaje, cuya consecuencia, el fuego, fue la presión de selección que conduciría a la diversificación biológica, tanto de los pinares como de los encinares de Norte América.

Otra fuente de variación que ha inducido a la variación de las especies fue el cambio climático, de tropical a seco, modificación del entorno que ha permanecido desde el Eoceno, hace 40 millones de años, hasta la época reciente. La sequía que caracteriza al medio árido favoreció el desarrollo de la flora Madro-Terciaria de la cual se originaron los chaparrales, los pastizales, las sabanas y los desiertos (Martínez y Lozano, 1996). Los pinos existentes en el Eoceno predominaron y se diversificaron sobre las formaciones montañosas de la Sierra Madre Oriental y algunos, en particular los del grupo Cembroides, se dispersaron por sobre las montañas de baja altura, que como islas quedaron inmersas en el Altiplano Mexicano, para luego ampliar su área geográfica y dispersarse hacia el noroeste de México y el suroeste de EE.UU.

En opinión de Axelrod (1986), *Pinus* del Terciario tuvo que adaptarse a a) sitios más secos que el antiguo paleoclima tropical, b) responder a la pobreza de los suelos dada, en parte, por la baja disponibilidad de nutrimentos y, c) indirectamente, protegerse vía competencia por

fotosintatos, contra los patógenos y otros herbívoros que afectaban a las acículas.

De acuerdo con los registros, los piñonares fósiles eran al parecer, miembros subordinados de una rica vegetación leñosa, mientras que ahora conforman, en su mayoría, el estrato superior en forma dominante (Axelrod, 1986). Según la riqueza actual de especies, Axelrod (1986) postula que muchas razas y variedades de *Pinus* han surgido recientemente, quizá por hibridación e introgresión aunque faltan evidencias para tal afirmación, lo que explicaría que en el presente haya más especies que hace 70 millones de años (Cretácico Inferior), y abarquen amplias áreas de distribución.

Axelrod (1986) sugiere que en la actualidad, los disturbios antropógena⁴ como el fuego y la tala, han sido capaces de generar nuevas subespecies y variedades, en razón de que los pinos, en general, son oportunistas y aprovechan los espacios donde la competencia es reducida.

Desde el punto de vista morfológico, las especies del Grupo *Cembroides* se caracterizan por una reducción en el número de acículas, de cinco en *P. culminicola* y cuatro en *P. quadrifolia*, a tres en *P. johannis* y *P. cembroides*, a dos en *P. edulis* y hasta una acícula en *P. remota* y *P.*

⁴ De acuerdo con Font-Quer (1953), el significado de antropógena, antropógeno y antropogénico es el siguiente: **Antropógena**. El sentido de biógena, cuando el ser vivo que actúa es el hombre. El medio antropógena será el modificado por el hombre y sus actividades. No debe decirse antropógeno en lugar de antropógena. Por razón etimológica, esta última voz tiene el sentido expresado, mientras que **antropógeno** significa productor de hombre o de hombres; **-génico, ca.** sufijo equivalente a -geno,-gena. Por el sufijo, **antropogénico es equivalente a antropógeno.**

monophylla (Passini 1982b). Según Malusa (1989), la reducción en el número de acículas representa una adaptación contra el estrés hídrico, mediante la limitación de la transpiración, al reducir el área foliar por fascículo. Lo mismo proponen Yáñez y García (1975), y Benavides y García (1987, 1989), quienes además confirman que *P. cembroides* ($\Psi=-0.7464$ MPa promedio al año) es más eficiente en el uso de agua que *P. johannis* ($\Psi=-0.8800$ MPa promedio al año). Mc Cunne (1988) se refirió al grupo de piñoneros conformado por *P. cembroides*, *P. edulis*, *P. monophylla* y *P. quadrifolia*, como "tolerante a las restricciones". Las características comunes de estos pinos son: porte bajo, acículas persistentes (en la mayoría de los casos duran alrededor de siete años), semillas ápteras, corteza delgada, crecimiento lento y madurez tardía. A la perennidad se le atribuyen ventajas primarias, como favorecer la conservación de nutrientes y responder oportunamente al aprovechar las pocas condiciones favorables dentro de un período generalmente desfavorable.

En cuanto a las semillas, el grosor de la testa parece constituir un atributo de balance con los compromisos ecológicos de la naturaleza en la relación dispersión-depredación, ya que afecta el establecimiento de las semillas y el aumento en el área potencial de distribución de los pinos (Malusa, 1992). Mientras más delgada sea la testa de las semillas, más fácil será para los depredadores, consumir el endospermo.

Taxonomía y problemas asociados con la identificación de los piñoneros

Los piñoneros son pinos pertenecientes al subgénero *Haploxylon*, sección *Paracembra*, subsección *Cembroides*. Perry (1991) incluye en la subsección *Cembroides* a 11 especies y una subespecie, de las cuales la mayoría han conformado al llamado "Complejo *Cembroides*" (Lanner, 1974) o más recientemente llamado "Grupo *Cembroides*" (Robert-Passini 1981; Passini 1982 a, b, 1983, 1985, 1987, 1991, 1993). Las especies de este grupo son afines morfológica y ecológicamente, lo que ha dificultado una diferenciación taxonómica clara.

Con base en Robert-Passini (1981) y en la conclusión de Malusa (1992), los piñoneros mexicanos endémicos, *P. maximartinezii* Rzed., *P. pinceana* Gordon y *P. nelsonni* Shaw, parecen ser ajenos al grupo de los "verdaderos piñoneros" (Subsec. *Cembroides*), debido a que dichas especies presentan en forma única dentro del género, semillas ápteras grandes adheridas a las escamas del cono. De acuerdo con los resultados de Malusa (1992), *P. edulis* comparte con *P. cembroides* pedúnculos cortos, *P. remota* se aproxima a *P. monophylla* en su madera y a *P. californiarum* por tener más canales resiníferos y semillas más alargadas. *P. edulis* se acerca a estos taxa por tener conos resinosos y testas delgadas. *P. quadrifolia*, *P. discolor*, *P. johannis* y *P. culminicola* son parecidos en cuanto a lo resinoso de sus conos. Los llamados "piñoneros verdaderos" por Malusa (1992) incluyen a *P. culminicola*, *P. discolor* y *P. johannis*, caracterizados por presentar sus conos

pequeños y la liberación tardía de polen, más probablemente como un carácter heredado de su ancestro, el cual aparentemente vivió a altitudes superiores a los 3400 m snm, condiciones que limitan y retrasan la estación de crecimiento y de liberación del polen. *P. remota*, *P. cembroides*, *P. edulis* y *P. monophylla* se semejan por presentar cuatro o menos acículas y por tener estomas dorsales. *P. monophylla* posee conos largos y una acícula por fascículo.

Las posibilidades de un origen híbrido se le atribuyen a *P. remota*. Esta sugerencia la hizo Little en 1968 y posteriormente Betancourt (citado por Malusa 1992), quien en 1987 argumentó sobre la extensa distribución durante el Pleistoceno, de formas ancestrales semejantes a *P. californiarum* y *P. monophylla*. En la actualidad estas taxa carecen de diferencias fenológicas. También se argumenta que *P. quadrifolia* probablemente surgió de la hibridación entre el ancestro de cinco acículas llamado *P. juarezensis* + *P. juarezensis* x *P. monophylla* (*P. californiarum*), lo que se ratifica en la segregación taxonómica de la subsección *Cembroides* presentada por Zavarin (1987). Tanto *P. remota* como *P. quadrifolia* parecen ser taxa lábiles (que cambian de posición) en el análisis filogenético de Malusa (1992). No se ha demostrado la hibridación en áreas de simpatría o de introgresión en alopatría, de *P. quadrifolia* con *P. monophylla* (Snajberk et al., 1982), al menos en relación con los terpenoides, a pesar de que hay individuos morfológicamente intermedios que comparten caracteres de ambas especies. Entre otros detalles genéticos probables, está la posible

introgresión que Lanner (1975) sugirió sobre el diecismo⁵ de *P. cembroides* var. *bicolor*. Su hipótesis es que la dieciade *P.cembroides* var. *bicolor* proviene de *P. edulis* (dieco) introgresado en *P. cembroides* (monoico), favorecida tal introgresión por su simpatría. La posibilidad de intercambio genético entre las especies no se ha probado, aunque se sospecha la inexistencia de hibridación o introgresión (Bailey *et al.*, 1982; Zavarin y Snajberk, 1986), simplemente por falta de evidencias.

Conclusiones

El origen y primer centro de diversidad de *Pinus* estuvo en la Laurasia, hace aproximadamente 200 millones de años, pero la radiación más significativa para los piñoneros se dio durante el Eoceno, hace 43 Ma, cuando se crearon refugios debido a la elevación de montañas que significaron barreras para la migración y flujo genético, produciéndose fragmentaciones y aislamientos de linajes y, con ello, divergencia y especiación. Los refugios meridionales para las subsecciones Australes, *Leiophyllae* y *Cembroides* estuvieron ubicados en el Sudeste de Estados Unidos y el Norte de México, por lo que ésta zona resultó ser el segundo centro de diversificación.

⁵ **Diecismo**, forma de referirse al fenómeno de diecia. **Diecia**, forma correcta de referirse a diecia. **Diécico** se refiere a dioico, pero la forma correcta de dioico (ca) es **dieco** (ca). Fuente: Font-Quer (1953).

El linaje ancestral de la subsección *Cembroides*, refugiado en México durante el Eoceno radió en varias especies fósiles registradas, pero su mayor diversificación que conformó la subsección como se conoce actualmente sucedió entre el Mioceno y el Pleistoceno, hace entre 26 y 2 Ma.

El volcanismo y el fuego fueron en el pasado las presiones de selección más importantes para la evolución de *Pinus* en Norteamérica. Se considera que la posible evolución actual de los pinos puede ser producto de una respuesta oportunista ante los disturbios antropógena como el fuego y la tala; tal respuesta se observa en los amplios patrones de variación morfológica encontrada en *P. cembroides*, además de *Pinus montezumae*, *P. oocarpa* y *P. pseudostrobus*.

Para explicar esta variación, no se descarta el efecto de la hibridación e introgresión genética, aunque faltan pruebas al respecto. Las variedades de *P. cembroides* parecen ser razas geográficas recientes de origen Cuaternario, hace unos 2 Ma o menos, lo cual falta demostrarse por la carencia de registros fósiles.

Las especies del Grupo *Cembroides* son afines en cuanto a su adaptación a la aridez, por lo que tienden a la reducción en el número de acículas, a ser perennes, de porte bajo, lento crecimiento, fenología de primavera-verano, maduración tardía y producción cíclica. Como las semillas son ápteras, la dispersión la efectúan aves y roedores. La amplia variación y el traslapamiento morfométrico de los caracteres dificulta la clara distinción entre las especies de este Grupo.

CAPITULO 2

AREA DE ESTUDIO: LA AMAPOLA, SIERRA SAN MIGUELITO, SAN LUIS POTOSÍ, MEXICO. CARTOGRAFÍA Y USO DEL SUELO MEDIANTE IMAGEN LANDSAT-TM

Como La Amapola, SLP. (Figura 2.1) es el lugar de referencia para los estudios de historia natural, semejanza fenética, ecología de poblaciones y sinecología de los piñonares, cabe preguntarse si:

- ¿Es posible conocer la superficie ocupada por cada especie de piñonero?
- ¿Es identificable la firma espectral de cada especie cuando estas se encuentran en simpatría?
- ¿Qué otro uso del suelo puede distinguirse en dicho paisaje?



Figura 2.1. Ubicación de la Sierra San Miguelito (●) en el estado de San Luis en una imagen LANDSAT-TM. La subimagen estudiada del área (22° 00.0' a 22°13.9' Norte y 101°14.56' a 100° 54.78' Oeste) consta de 859 x 598 pixeles, equivalentes a 46, 231 hectáreas.

Resumen

Se realizó la cartografía de uso del suelo de la Sierra de San Miguelito, San Luis Potosí, México, mediante percepción remota y verificación en el campo. Los objetivos fueron identificar los tipos de uso del suelo y el porcentaje de cobertura vegetal. Se utilizaron las bandas TM (longitudes de onda Thematic Mapper) 1, 2, 4, 5 y 7 del satélite LANDSAT fechadas el 30 de abril de 1992 y aerofotografías 1: 50, 000 (1967) y 1: 20, 000 (1995). Se realizó una clasificación supervisada con ubicación de campos de entrenamiento y aerofotografías. La verificación en el campo incluyó muestras de suelo, de geología y de vegetación. La radiancia de las bandas para cada uso del suelo fue analizada para precisar la separación de las clases espectrales. Mediante componentes principales se pudo confirmar que las bandas más útiles para el propósito de generar nuevas bandas a la imagen clasificada fueron las TM5, TM7 y la TM2, las cuales explicaron el 88% de variación de la imagen. La confusión promedio entre clases espectrales fue de 13% (distancia Jeffries-Matusita). Se obtuvieron 16 clases espectrales que van desde cuerpos de agua hasta suelo desnudo; la cubierta vegetal ocupa el 67 % del área y el piñonar puro y mezclado representan sólo el 28% del área.

Summary

Remote sensing and field information were used in the San Miguelito Sierra, San Luis Potosí, Mexico, to estimate percent plant cover and land use.

Data were obtained from bands 1, 2, 4, 5 y 7 of LANDSAT-TM (30 04 92) and aerial photographs 1: 50, 000 (1967) and 1: 20, 000 (1995). A supervised classification was conducted by using training areas. Field data gathered included geology, soils and vegetation sampling. The information was analyzed by principal component analysis. The results showed that the most useful bands were 5, 7 and 2. The first component explained 88% of the imagery variation. Mean confusion was 13% (distance Jeffries-Matusita). Sixteen spectral classes were generated ranging from water bodies to bare ground. Vegetation occupies 67% of the area and Mexican pinyon pine only 28%.

Introducción

La percepción remota con imágenes de satélite resulta útil para registrar el tipo, distribución y condición de la vegetación existente en un área (Mc Daniel y Hass, 1982). El diagnóstico se basa en al menos la composición de especies y su cobertura. El uso de imágenes facilita el desarrollo de programas de aprovechamiento de recursos en los que se requiera caracterizar el uso del suelo (Poulton *et al.* 1968, Del Carmen y Valérico, 1994; Bonifaz y Gómez, 1996) y, en los que se pretenda destacar y dar seguimiento a problemas como la deforestación, la contaminación, el cambio climático global, etc. La información obtenida para una superficie dada, puede aplicarse para regiones extensas y puede conformar, si se desea, un registro continuo y sistematizado (Passini y Lacaze, 1990; García y Álvarez, 1994).

Los resultados obtenidos con las imágenes LANDSAT Thematic Mapper (TM) en la cartografía de los recursos naturales son confiables en la mayoría de los casos, ya que se comprueba con verificación de campo, la congruencia entre la información de la imagen y lo presente en el campo. Esta tecnología ha sido valorada y validada para el Inventario Nacional Forestal Mexicano (Sorani et al., 1994) y por González y Lozano (1994), quienes elaboraron modelos ecológicos de distribución de la cobertura vegetal en la Sierra Madre Oriental con imagen LANDSAT-TM.

El propósito de este trabajo fue identificar y cartografiar los usos del suelo en La Amapola, Sierra de San Miguelito, San Luis Potosí, México, mediante imágenes LANDSAT- TM y fotografías aéreas escala 1: 50, 000 y 1: 20, 000. También se pretendió estimar la extensión representada por cada clase espectral y calcular la cobertura de los piñonares en esta zona. La intención fue detectar los diferentes usos del suelo, además del forestal y diferenciar entre las firmas espectrales de ambas especies piñoneras, por si más adelante se hace un seguimiento multitemporal del área.

La ubicación del poblado y bosque de "La Amapola", Municipio de San Luis Potosí, SLP., México, se ilustra en la Figura 2. 2.

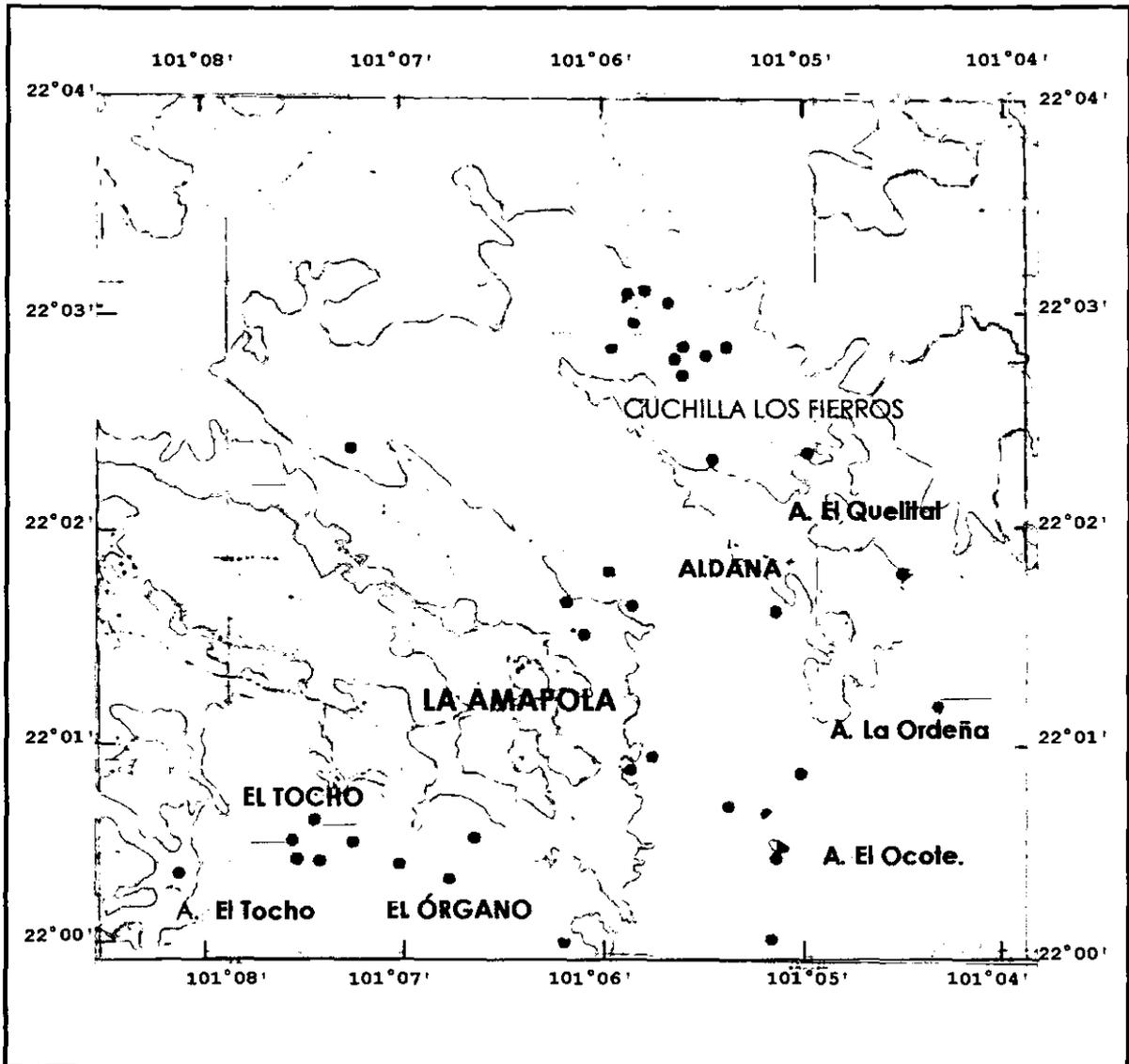


Figura 2.2. Área de estudio en La Amapola, San Luis Potosí, México. En gris oscuro se marca el área con piñonar, en gris muy claro el pastizal y las áreas agrícola y erosionada. Modificada de CETENAL, 1973. Carta de uso del suelo F-14 A-83, Tepetate. Escala 1:50 000. Secretaría de la Presidencia. México, D.F.

La litología de la región de La Amapola está dominada por riolita que, junto con tobas, ignimbritas, andesita, lutita, traquita y dacita, constituyen serranías, pisos de valle y grábenes (Labarthe *et al.*,1982). Los cerros son angulosos, escarpados y fracturados. Los llanos están rellenos de aluvión. Las serranías tienen dirección NO-SE y presentan altitudes entre 1950 y 2800 msnm. Las pendientes oscilan entre el 5 y el 50%. Las corrientes fluviales drenan hacia la cuenca endorreica de Villa de Arriaga y Sierras Inferiores y a la exorreica del río Santa María. Existen nueve cauces importantes (CETENAL, 1973 a,b) y allí se localiza el reservorio de agua más importante para la ciudad de San Luis Potosí, conocido como la depresión de El Peaje. El suelo predominante es el litosol con textura media. El clima es del tipo BS₁kw, el menos seco de los secos; está caracterizada por una temperatura media anual de 16.6°C y pluviosidad media anual de 395.1 mm (García, 1988). En los bosques de esta zona dominan *P.cembroides* Zucc. y *P. johannis* M.F. Robert, en masas puras, mixtas o asociadas con *Quercus potosina* Trel, principalmente.

En el tiempo de la Colonia, los piñonares fueron aprovechados para madera, leña y carbón, tanto para las minas y fábricas, como para las casas, según consta en los informes que los subdelegados de la Intendencia de San Luis Potosí le rindieron al Conde y Rey Revillagigedo (Beltrán, 1956). Desde fines del siglo XVIII hasta principios del siglo XX, con el desarrollo de la red ferroviaria de la ciudad de San Luis Potosí y todo el país, los bosques fueron arrasados.

Para fines del siglo XVIII el Intendente de San Luis Potosí, Díaz de Salcedo, indicó que en el Cerro El Astillero y en la Sierra Real de Catorce, de San Luis Potosí, donde antes "no había donde poner un pie por los innumerables piñones, encinos y otros árboles", se devastó por diversos motivos, entre ellos, el descubrimiento de la gran riqueza forestal, la falta de respeto a las disposiciones legales y las diferencias de atención a la tierra entre hacendados e "indios " (Beltrán, 1956). Díaz de Salcedo destacó que las Haciendas de Bledos (área circunvecina de La Amapola), Tepetate, Cuesta de la Negra y Santa María del Río manifestaban falta de madera, cuando anteriormente la poseían en abundancia y en bosques vírgenes.

En la actualidad, el bosque de la Amapola es joven e incoetáneo (Durán, 1991). La recolección de piñón es de las actividades más importantes en la región. Se recogen 36 toneladas al año según la Subdelegación Forestal de San Luis Potosí, a razón de $35 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, con un precio al productor de ocho pesos y al consumidor hasta de 150, lo cual convierte a la recolección de piñón en un negocio poco rentable para los productores (García y Flores, 1996), quienes en ocasiones optan por otras

actividades. De los piñoneros también se derivan otros aprovechamientos como son el forestal, para construcción y combustible, producción animal en agostaderos, fauna silvestre y extracción de otros productos de recolección (Aguirre, 1979; Flores, 1985).

Método

Los sitios utilizados para la caracterización de los piñonares fueron localizados alrededor del poblado de La Amapola y en fotografías aéreas escala 1: 50, 000 del 19 de mayo de 1967, zona 4a-PEMEX, línea de vuelo 10, y en aerofotografías escala 1: 20, 000 del 23 de marzo de 1995, zona F 14-A-83, línea de vuelo 585. Las coordenadas de la imagen Landsat Thematic Mapper utilizada fueron 100° 54.78' a 101° 14.56' longitud Oeste y 22° 00' a 22°13.9' de latitud Norte, del 30 de abril de 1992.

El mapeador temático (TM) del satélite Landsat cuenta con siete bandas (longitudes de onda, nm): TM1=0.45 a 0.52, azul; TM2=0.52 a 0.60, verde; TM3=0.63 a 0.69, rojo; TM4=0.76 a 0.90, infrarrojo cercano; TM5= 1.55 a 1.75, infrarrojo medio; TM6=10.4 a 12.5, infrarrojo térmico; TM7= 2.05 a 2.35, infrarrojo lejano. Las bandas trabajadas fueron TM1, TM2, TM4, TM5 y TM7. La TM3 no se consiguió, por lo que donde fue necesario utilizarla se substituyó por la TM2, como se ha hecho en otros trabajos (Martínez, 1993, 1994), suponiendo que la banda verde es también útil para el propósito de deslindar la reflectancia de la vegetación. La TM6 se consideró irrelevante por ser solamente un indicador térmico.

Los campos de entrenamiento, necesarios para la clasificación de la imagen Thematic Mapper, se definieron con base en las características ambientales clave para la localización de las especies y a la vez, con las diferencias morfológicas gruesas que permitieran identificar a las diferentes especies de piñonero por fotografía aérea (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Características y afinidades físicas de *Pinus cembroides* y *P. johannis* (Ávila, 1985; Cetina, 1984; Hernández, 1985).

Característica	<i>Pinus cembroides</i>	<i>Pinus johannis</i>
Hábito	Arbóreo	Arbustivo
Color*	Verde oscuro 2.56Y 6/4	Verde amarillento Dorso:7.5GY8/2; Ventre:2.5GY8/4
Copa	Piramidal	Redondeada
Humedad del suelo	Áreas algo secas	Áreas húmedas
Posición en la pendiente	Parte media a baja	Sin preferencia
Exposición	S,SO,NO	N, NE
Asociación con encino	Baja a media	Alta

*Munsell Color Chart for Plant Tissues. McBeth Division of Kollmorgen Instruments Corporation. New York.

La radiancia media y su desviación estándar para cada clase de uso del suelo en cada banda se analizaron antes de clasificar a la imagen. Con los datos anteriores se hizo un análisis gráfico de la separación entre las clases espectrales. El grado de confusión junto con los resultados del análisis de componentes principales, permitieron seleccionar las bandas en las que mejor se identifican los tipos de vegetación o de uso del suelo.

La selección de las bandas en las que mejor se identifican los usos del suelo, se realizó a partir de los siguientes métodos:

1. Obtención de la radiancia media y la desviación estándar para cada clase de uso del suelo en cada banda: longitud de onda registrada en los 859 x 598 píxeles de la imagen.
2. Con los datos anteriores se hizo el análisis gráfico para cada banda, con el fin de mostrar la separación (separabilidad estadística) entre clases espectrales. La idea de esto es obtener el menor traslapo¹ posible de radiancia entre clases espectrales.
3. Los mismos datos son aprovechados para estimar el grado de confusión promedio entre clases espectrales, mediante el índice de distancia Jeffries-Matusita. Este índice indica que a mayor distancia entre las radiancias comparadas, menor es la confusión al momento de clasificar la imagen. Un porcentaje de confusión bajo, alejado del 100%, indica una mayor separación entre clases espectrales, y en consecuencia, debe esperarse una mejor identificación de las clases.
4. A continuación se hizo un análisis de componentes principales con base en las radiancias por banda, para determinar qué bandas contribuyen a explicar (detectan mejor), la mayor variación en la imagen. El primer componente explica la mayor variación en la radiancia por banda de la

¹ Traslape. Palabra correcta en lugar de traslape. Alonso, M. 1992. Nuevo diccionario de la lengua española. México, D. F.

imagen del área. Las bandas que explican mejor el coeficiente de covarianza en cada componente presentan un coeficiente de correlación alto, por ser las mejores estimadoras de la variación entre clases espectrales; estas bandas fueron seleccionadas para generar nuevas combinaciones de bandas y obtener, mediante ese proceso de selección, una mayor precisión en la imagen clasificada.

La generación de nuevas bandas a partir de las originales se hizo con el fin de identificar las dos especies de pino y discriminar entre el suelo y la vegetación, principalmente. Además de utilizar los resultados del análisis de componentes principales para estos propósitos, también se emplearon otros cálculos: álgebra de bandas, índices de vegetación e índice de brillo de suelo, como los citan McDaniel y Haas (1982), con el fin de poder caracterizar áreas que en algún momento resultaban problemáticas para identificar por la indefinición de sus firmas espectrales.

Álgebra de bandas:

Suma: $TM4+TM2$; Resta: $TM4-TM2$; Cociente: $(TM4/TM2)^2$

Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (IVDN)

$$IVDN = (TM4 - TM2) / (TM4 + TM2)$$

Índice de brillo del suelo (IBS)

$$IBS = (0.433 TM1) + (0.632 TM2) + (0.506 TM4) + (0.264 TM5)$$

Estos cálculos se hicieron para diferenciar y clasificar "áreas problema" difíciles de separar, como por ejemplo, donde por cotejo de campo se observó que había pastizal pero la imagen mostraba absorción en el negro, lo que hacía pensar en cuerpos de agua, o donde los líquenes le imprimían una coloración no propia a un pedregal de riolita, etc.

Para la clasificación de la imagen se utilizó el sistema de información geográfica ILWIS (Integrated Land and Water Information System) versión 1.4, para convertir la imagen digital (columnas e hileras de números productos de la radiancia) en una imagen rastreada (mapa); el Sistema Personal Interactivo en Percepción Remota (SPIPR) versión 2 y el Sistema de Información Geográfica IDRISI, para seleccionar la subimagen del área de interés que se pretende clasificar y hacer los cálculos de álgebra de bandas y componentes principales. Algunos índices para minerales e hidrotérmicos, fueron obtenidos del programa ERDAS y analizados con ILWIS: óxido de hierro = $TM2^*/TM1$; minerales arcillosos = $TM5/TM7$; minerales ferrosos = $TM5/TM4$; composición mineral = $TM5/TM7 + TM5/TM4 + TM2^*/TM1$ y composición hidrotermal = $TM5/TM7 + TM2^*/TM1 + TM4/TM2^*$ (* la banda 2 sustituyó a la 3).

Para la clasificación de la imagen se empleó el método de análisis de píxeles (cada píxel en una banda corresponde a la intensidad promedio de luz en una superficie de 60 m por lado) de máxima verosimilitud (el que asigna píxeles a una clase de radiancia por probabilidad), con distancia=60m.

Se realizó una clasificación supervisada con ubicación de campos de entrenamiento mediante trabajo de campo y aerofotografía. El objetivo de la clasificación supervisada es corroborar que, efectivamente, los usos del suelo según la imagen clasificada corresponden inequívocamente con los datos de campo.

La verificación de la clasificación en el campo se hizo en 20 sitios. En cada sitio se registró el tipo de roca madre, se tomaron muestras de suelo de los primeros 20 cm de profundidad para determinar el color en seco y en húmedo, analizar la textura y el contenido de materia orgánica. Se trazaron dos líneas de Canfield de 20 m de largo por sitio, para cuantificar la proporción de cobertura vegetal (herbácea, arbustiva y arbórea) y de suelo desnudo; para este propósito se utilizaron las fórmulas de cobertura de la línea interceptriz que aparecen en el manual de Cox (1985).

Resultados

La fotointerpretación permitió la identificación de las áreas cubiertas por pino, encino, pastizal, roca, área agrícola, cuerpos de agua, erosión y una zona en la parte alta de la sierra que por verificación de campo se determinó que estaba dominada por manzanita (*Comarostaphylis polifolia* Kunth). Sin embargo, fue imposible diferenciar las áreas de *Pinus cembroides* de las de *P. johannis*, debido a que en vista superior y en blanco y negro, no presentan diferencias contrastantes en cuanto a su forma, tamaño y tonalidad. Incluso sobre la imagen TM la reflectancia de ambas especies es semejante, de modo que existe cierto traslapo y confusión entre clases espectrales en cada banda (Apéndice 2.1), por lo que la amplitud de radiancia consignada para los piñonares incluye a ambas especies.

Los piñonares fueron diferentes de otros tipos de vegetación como los encinares o los pastizales, debido a que éstos tienen mayores valores de radiancia (reflejan más luz); no obstante, se presentó un cierto traslapo entre los máximos y mínimos de radiancia por clase espectral en cada banda (Figura 2.3).

Se carece de valores característicos para cada especie y para cada tipo de aprovechamiento, salvo para la erosión, cuerpos de agua y rocas.

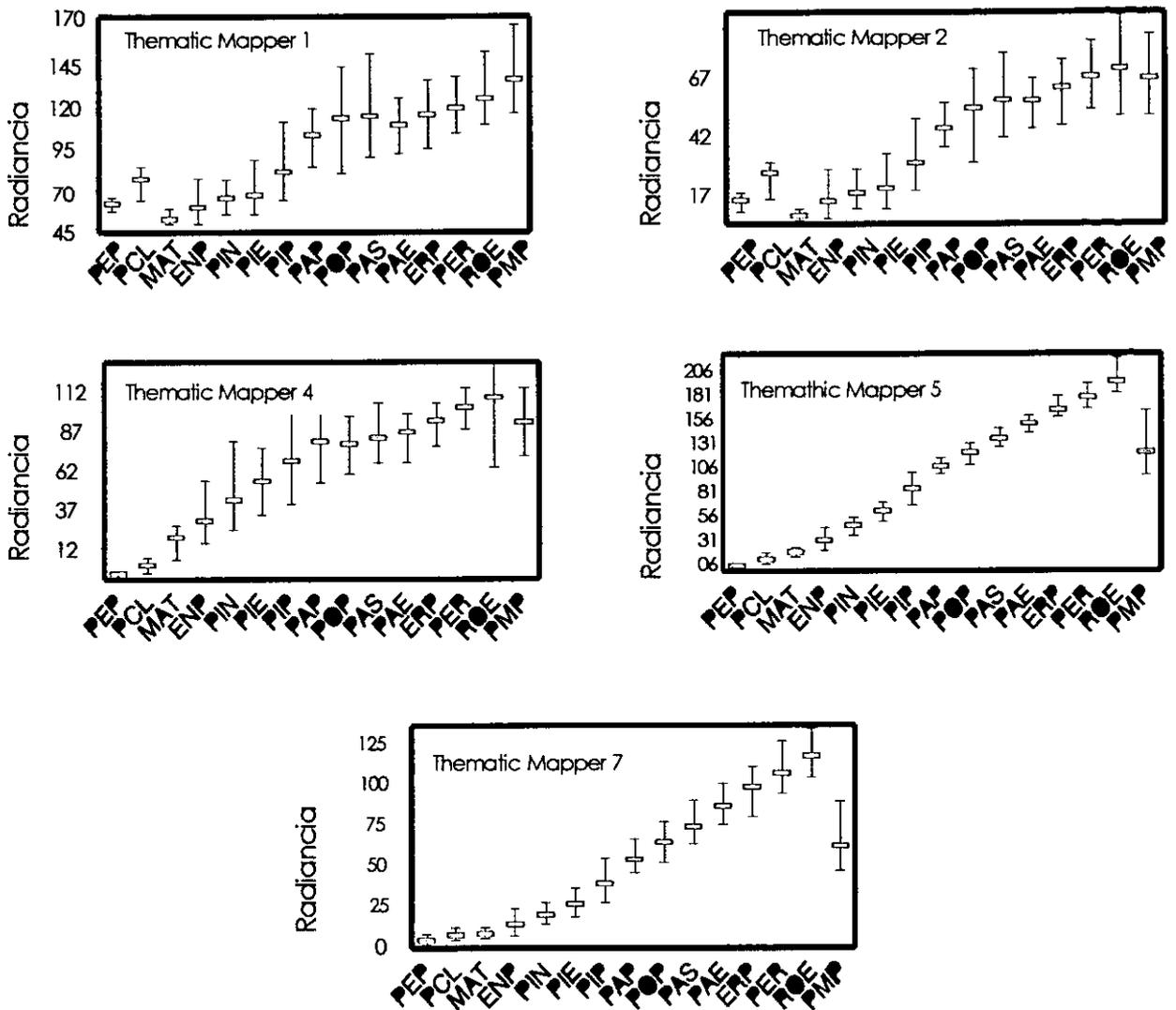
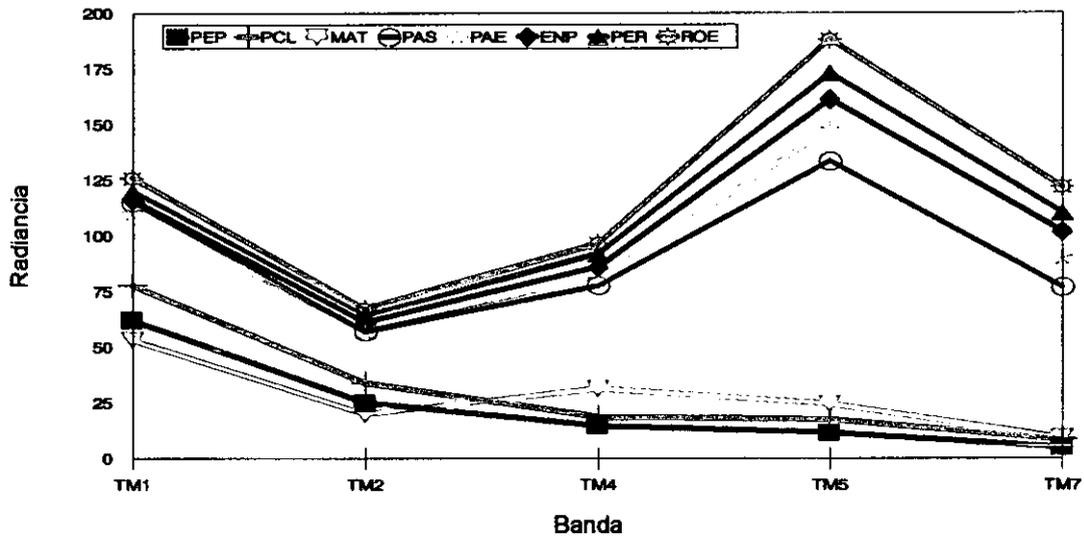


Figura 2.3. Grado de confusión (Radiancia Mínima, Media y Máxima) de las clases espectrales, obtenidas de la imagen TM del 30 de abril de 1992, en la sierra de San Miguelito, S.L.P.: (PEP) Presa del Peaje; (PCL) Presa Cañada de Lobos; (MAT) Matorral; (ENP) Encinar-Piñonar; (PIN) Piñonar exposición Nordeste; (PIE) Piñonar-encinar; (PIP) Piñonar-pastizal; (PAP) Pastizal-piñonar; (POP) Pastizal a orillas del piñonar; (PAS) Pastizal; (PAE) Pastizal-erosión; (ERP) Erosión-Pastizal; (PER) Pastizal-erosión-roca; (ROE) Roca-erosión; (PMP) Pastizal-manzanita-piñonar.

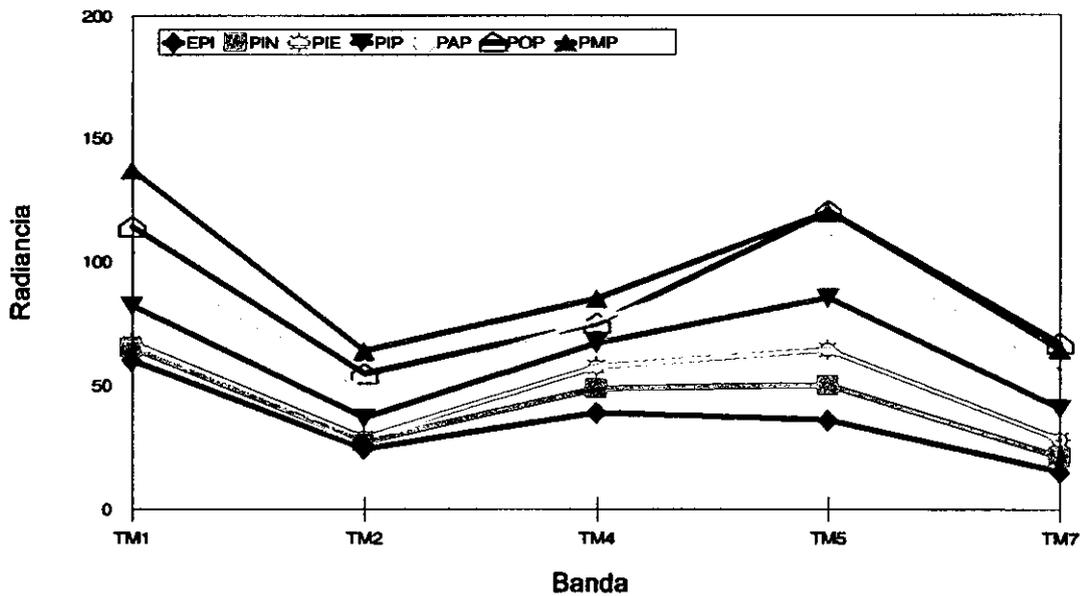
En la imagen clasificada los piñonares se confunden entre sí, no tanto con el encino, el pastizal y una área donde solamente existe suelo desnudo, rocas y algo de líquen. Para esta fase, las bandas útiles fueron la TM7, TM5, TM2 y TM1 (Cuadro 2.2c); al momento de clasificar toda la imagen dieron mejor resultado la bandas TM7, TM5 y TM1 por tener mayor amplitud de variación en los valores de radiancia (TM1=50-170, TM2=18-84, TM4=13-112, TM5=8-211 y TM7=2-139 nm), Apéndice 2.1.

Con los programas SPIPR-II e IDRISI, y con base en los campos de entrenamiento, se crearon 16 clases espectrales (Figura 2.4); sin embargo, al clasificar la imagen se redujeron a 10, correspondientes a cuerpos de agua, vegetación de pino-encino, pastizal, matorral, erosión, roca y diversas combinaciones de estas clases. Las bandas 5 y 7 resultaron más útiles (Cuadro 2.2.a) porque las frecuencias de reflectancia tienen una distribución normal. Por otra parte, el primer componente principal explica el 88 % de la variación en la reflectancia total de la imagen (Cuadro 2.2.b) y se relaciona con las bandas TM5, TM7, TM2 y TM1; los valores de correlación (Cuadro 2.2c) entre las bandas 5,7,2,1 y el primer componente principal lo corroboran: 0.985, 0.971, 0.925 y 0.841.

La menor distancia Jeffries-Matusita, es decir, la mayor semejanza entre firmas espectrales, se dio entre *Pinus cembroides* y *Quercus potosina* (0.83), mientras que la mayor distancia o diferencia se presentó entre los cuerpos de agua y la erosión (0.999). La mayor confusión obtenida con el SPIPR-II fue de 17.7 %, el cual es un valor aceptable.



a) Clases espectrales sin relación con el piñonar



b) Clases espectrales relacionadas con el piñonar

Figura 2.4. Firmas de las clases espectrales sin relación o relacionadas con el piñonar, obtenidas con IDRISI, en la Sierra San Miguelito. Imagen Thematic Mapper del 30 de abril de 1992. PEP, Presa El Peaje; PCL, Presa Cañada de Lobos; MAT, Matorral; PAS, Pastizal; PAE, Pastizal-erosión; ENP, Encinar-pastizal; PER, Pastizal-erosión-roca; ROE, Roca-erosión; EPI, Encinar-piñonar; PIN, Piñonar exposición noreste; PIE, Piñonar-encinar; PIP, Piñonar-pastizal; PAP, Pastizal-piñonar; POP, Pastizal a orillas de piñonar; PMP, Pastizal-manzanita-piñonar.

Cuadro 2.2. Resultados del análisis de componentes principales para la imagen de La Amapola, SLP: a) matriz de covarianza, b) vector de valores propios, c) correlación entre componentes principales y bandas. Los valores subrayados son los más altos y los que resaltan la importancia de las bandas, por ser las que representan la mayor variación de la imagen.

a) Matriz de covarianza entre las bandas Landsat-TM utilizadas

Bandas	TM1	TM2	TM4	TM5	TM7
TM1	281.3	155.1	110.1	<u>345.0</u>	255.1
TM2		93.9	68.3	228.3	170.0
TM4			127.6	221.4	135.4
TM5				755.2	<u>530.9</u>
TM7					403.5

b) Vector de valores propios para cada componente principal (CP)

	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5
Valor propio	1459.2	114.8	72.33	12.35	2.87
% Covarianza	<u>87.8</u>	<u>6.9</u>	4.4	0.7	0.2

c) Correlación entre componentes principales (CP) y bandas (TM)

	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5
TM1	<u>0.841</u>	<u>0.540</u>	-0.016	-0.026	-0.037
TM2	<u>0.925</u>	<u>0.338</u>	-0.055	0.036	0.160
TM4	0.718	-0.016	<u>0.687</u>	0.108	-0.004
TM5	<u>0.985</u>	-0.151	0.016	-0.075	0.001
TM7	<u>0.971</u>	-0.110	-0.169	0.125	-0.014

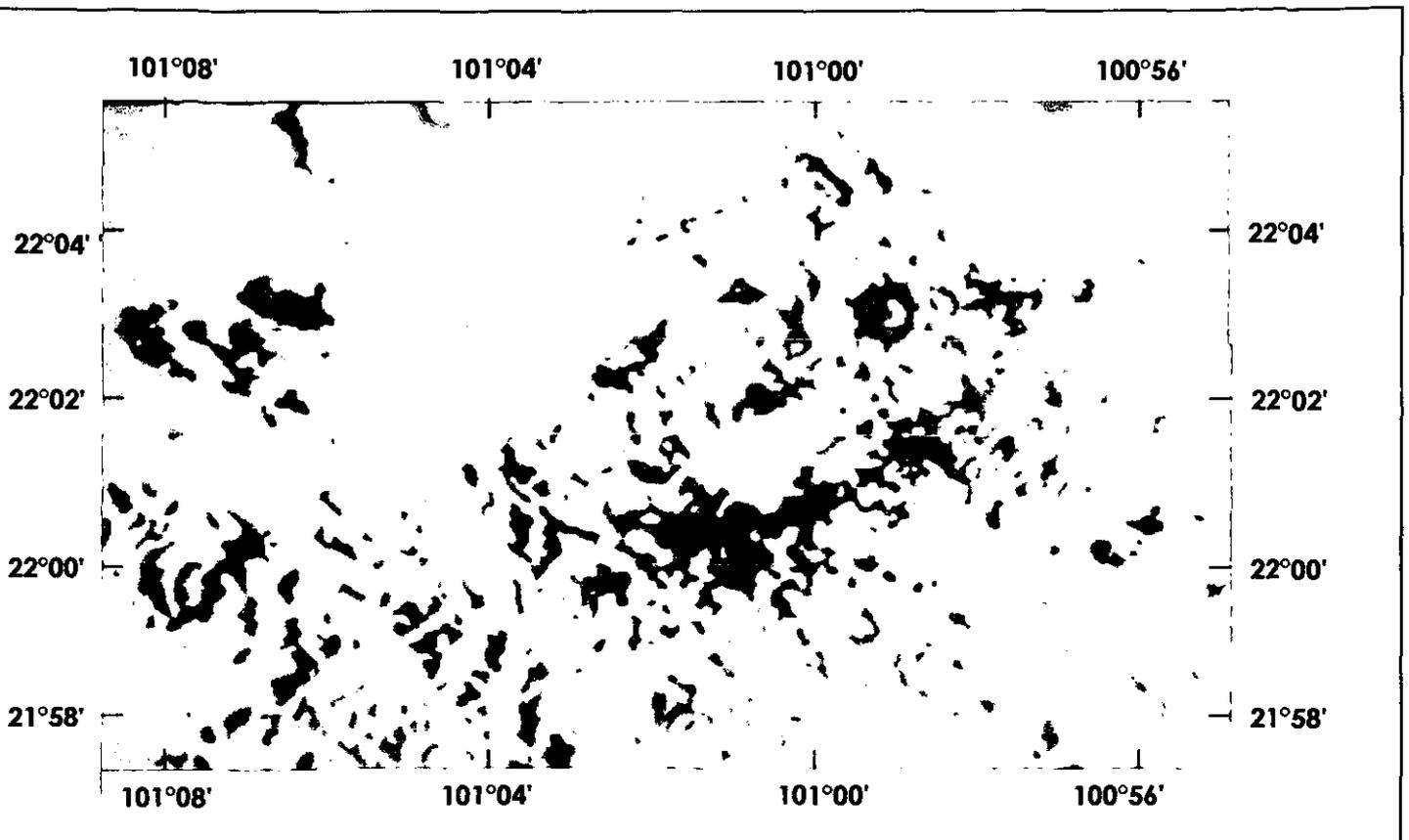
Con la verificación de campo se comprobó que los resultados obtenidos con SPIPR concuerdan con los datos de vegetación (Apéndice 2.2), pues el error de clasificación de la imagen más alto fue de 20 %, para una superficie conformada por roca, pastizal disperso, líquen y matorral que se confunde con la vegetación de pino y encino. El área cubierta con vegetación es del 67 % con IDRISI y del 70 % con SPIPR. La superficie de piñonar estimada por la imagen fue del 28 % (Figura 2.5).

Los índices, junto con los datos de suelo y material parental (Apéndice 2.3), permitieron diferenciar el área confusa de la vegetación con pino. Se obtuvieron resultados satisfactorios con el índice de composición hidrotermal, ya que separó el área confusa de la vegetación de pino y se juntó con el pastizal y algo de matorral; además, se logró identificar un cuerpo de agua (presa San Antonio) que no había aparecido con ningún otro método. Con los índices de vegetación e hidrotermal se trató de identificar a la presa en una imagen compuesta, lo cual se logró con la combinación de las bandas TM5, TM7 y TM1 (en el azul, verde y rojo, respectivamente), utilizando raíz cuadrada de la radiancia registrada en cada pixel. Esta presa comprende una superficie de 20.245 ha.

La clasificación espectral diferenció claramente un área por los valores específicos de su radiancia, que de acuerdo con su firma espectral correspondía a un cuerpo de agua no aparente cartográficamente. Por colejo de campo se identificó como la presa Cañada de Lobos, construida recientemente, cuya superficie aproximada es de 25.83 ha, de acuerdo con

el número de píxeles. La parte de la presa El Peaje que se incluyó en la fracción de imagen comprende una superficie de 81.0 ha (Figura 2.5).

Las presas ocupan el 0.22% del área, el piñonar puro y mezclado 28.12%, el encinar-pastizal 25.95%, el pastizal 9.74%, el área erosionada con algo de pastizal o roca 35.69% y una fracción de 0.28% no fue clasificada.



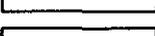
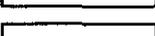
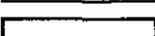
Color	Uso del suelo	Hectáreas
	Tierra sin clasificar	132
	Presa El Peaje (PEP)	76
	Presa Cañada de Lobos (PCL)	23
	Piñonar exposición noreste (PIN)	4 800
	Piñonar-encinar (PIE)	6 900
	Encinar-Pastizal (ENP)	12 000
	Pastizal-Manzanita-Piñonar	1 300
	Pastizal (PAS)	4 500
	Erosión-Pastizal (ERP)	2 900
	Roca-Erosión (ROE)	11 800
	Pastizal-Erosión Roca (PER)	1 800
SUPERFICIE TOTAL		46 231 ha

Figura 2.5. Sierra San Miguelito, San Luis Potosí, México: imagen clasificada por usos del suelo obtenida mediante el método de máxima verosimilitud.

Discusión

Pinus cembroides y *P.johannis* no se diferencian claramente por los datos de la imagen espectral, a pesar de las características distintivas mencionadas en el Cuadro 2.1. Como la reflectancia del pino en el infrarrojo cercano disminuye al incrementarse la cubierta de árboles debido al sombreado (Colwell, 1974), se vuelve más difícil separar a las especies, sobre todo en las áreas sombreadas de una área accidentada (Sorani *et al.*, 1994). Bonifaz y Gómez (1996) comentan que las especies forestales no pueden ser separadas sólo con datos espectrales; para ello es necesario hacer uso de los sistemas de información geográfica (SIG) como ILWIS, ya que los factores abióticos (exposición, elevación, pendiente, precipitación, temperatura, edafología y geología) tienen una clara relación con los patrones de distribución de la vegetación (González y Lozano, 1994), tal como lo demostraron White *et al.* (citados por González y Lozano, 1994), al lograr identificar la composición de la vegetación en nivel de género con un 73 % de exactitud², y en nivel de especie con un 58 %.

En el caso de los piñoneros estudiados se trató de diferenciar a las especies mediante el modelo de elevación del terreno utilizando el sistema de información geográfica ILWIS; sin embargo, la escala a la cual fue generado el modelo (1: 250 000) no permitió hacer uso, por ejemplo, de la exposición, ya que se requería una escala mayor, mínimo 1: 50 000 o de

² **Exactitud.** Proximidad con la que se hace una medición en particular. Aunque exactitud y precisión suelen utilizarse como sinónimos, no debe ser así. **Precisión** se refiere a la magnitud por alta probabilidad, de la diferencia entre dos tratamientos, que un experimento sea capaz de detectar (Little y Hills, 1978).

preferencia 1: 20 000, para tener un acercamiento como el de las fotografías aéreas.

Las bandas que dieron mejor resultado para la clasificación de la imagen fueron la TM5, TM7 y TM1, debido a que son las que presentan una amplitud de reflectancia mayor (6-211, 0-139 y 49-170, respectivamente) y una desviación estándar mayor (27.3, 20.1 y 16.4, respectivamente), con lo cual los componentes del paisaje o diferentes tipos de uso tienen un mayor contraste (Pardi y Santos, 1994). Para Sorani *et al.* (1994) fueron más útiles las bandas TM4, TM5 y TM3. Al aplicar a las cinco bandas el análisis de componentes principales, se confirmó que el primer componente está relacionado con las bandas TM5, TM7 y TM1, las que explican el 88 % de la variación de la imagen. Este resultado es cercano al obtenido (90 %) por Pardi y Santos (1994), con la diferencia de que las bandas TM4 y TM5 (78 y 60%, respectivamente), son las que contribuyeron más al valor del primer componente principal.

La información de los campos de entrenamiento dio 16 clases, pero al clasificar la imagen solamente se generaron 10, debido a que el traslapo entre varias clases hacía que la imagen clasificada fuera poco comprensible. La reducción de clases espectrales para clasificar la imagen es un procedimiento válido de agrupamiento de clases que comparten una amplia variación de radiancias. Así, Martínez (1993,1994) pasó de 22 clases espectrales a 15, y García y Álvarez (1994), quienes generaron originalmente 95 clases, se quedaron con 29.

El método de asignación que dio mejores resultados fue el de máxima verosimilitud, en concordancia con los resultados obtenidos por García y Álvarez (1994), Pardi y Santos (1994), Villers-Ruiz *et al.* (1994) y Martínez (1993, 1994), quienes lograron una mejor clasificación de la imagen al emplear dicho método. La distancia Jeffries-Matusita, basada en la Distancia Euclidiana, permite conocer la separación o grado de confusión entre las clases espectrales generadas con base en los datos de los campos de entrenamiento (Martínez, 1993, 1994; González y Lozano, 1994); sin embargo, no siempre un valor alto de la distancia Jeffries-Matusita significa que los resultados de la imagen clasificada concuerdan con la realidad, debido a que se pueden crear clases inexistentes. En tal caso, la información de campo es indispensable.

La exactitud promedio de la imagen de La Amapola fue del 87 %. Fueron claramente definidos los cuerpos de agua, la erosión, el pastizal y el pinar-encinar; sin embargo, no se logró separar la actividad agrícola del pastizal y de la erosión, debido al gran traslape de los valores de reflectancia.

La confusión entre la agricultura de temporal, el suelo desnudo, el pastizal y el matorral, se debe principalmente, a que la vegetación herbácea, tiene una reflectancia muy parecida a la del suelo desnudo, debido a su estado fenológico (senescente y/o seco por la época) y a la cubierta de polvo, y como se observó en los resultados de la verificación de campo, la diferencia de color entre vegetación y suelo o costra del suelo no es lo suficientemente grande como para que cada componente presente

un patrón de radiancia característico. Además, dadas las condiciones de poca cobertura vegetal en la época de toma de la imagen (abril), el espectro del suelo y de las plantas se combinan interactivamente para producir un espectro compuesto (Huete, 1988). Por otra parte, la acumulación del mantillo tiene un efecto lineal en las radiancias, es decir, su firma espectral tiende a parecerse a la del suelo (Tucker, 1979).

El error de clasificación de la imagen en el presente trabajo (13%) es aceptable. García y Álvarez (1994) con imágenes TM tuvieron 84.4% de exactitud al clasificar la imagen en 29 clases (15.6% de error). González y Lozano (1994) tuvieron mejor exactitud (91.7%; 8.3% de error); sin embargo, ellos también utilizaron los datos de exposición, elevación, pendiente, precipitación y temperatura. Evans *et al.* (1992) tuvieron una precisión del 78%; y Williamson (1994) tuvo una $r^2 = 0.71$ entre los datos de campo y los estimados, para una cubierta de árboles usando imágenes TM, con un error $\pm 14.3\%$ y 11.2% para suelo desnudo. Westin y Lemme (1978) separaron cuatro categorías de uso con 10% de error, utilizando imágenes MSS.

La distancia Jeffries-Matusita permite conocer la separación o grado de confusión entre las clases espectrales generadas con base en los datos de los campos de entrenamiento (Martínez, 1993, 1994; González y Lozano, 1994); sin embargo, no siempre un valor alto de la distancia Jeffries-Matusita significa que los resultados de la imagen clasificada concuerdan con la realidad, debido a que se pueden crear clases inexistentes. En tal caso, la información de campo es indispensable.

En un inicio no se detectó la presa San Antonio debido a que su radiancia es muy parecida a la de los alrededores, pastizal abierto, o pastizal con roca. En la época de muestreo el vaso de almacenamiento no tenía agua, por lo tanto, podemos decir que la Presa San Antonio en la fecha de toma de la imagen (abril de 1992) tampoco tenía agua, pero sí contenía vegetación herbácea en su interior.

Conclusiones

Pinus cembroides, *P. johannis* y *Quercus potosina* no pudieron ser identificados por separado en la imagen clasificada, debido a su poca diferenciación espectral. Aun así, los resultados obtenidos con la imagen TM en lo relativo a la superficie, orientación y combinación de cubiertas vegetales asociadas al piñonar, son satisfactorios, ya que el error de clasificación de la imagen fue aceptable (13%). La generación de nuevas bandas como los índices de vegetación, cocientes, componentes principales, etc., resultaron ser una herramienta adicional útil para la identificación de los componentes del paisaje representados en la imagen.

El análisis de las gráficas de frecuencia de cada clase espectral en cada una de las bandas, ayudó a explicar los resultados obtenidos y a elegir la banda de más utilidad en la clasificación. La utilización del índice de composición hidrotermal es de gran ayuda en la identificación de los cuerpos de agua.

Apéndice 2.1. Estadísticas de las radiancias (nm) de las clases espectrales, con base en los campos de entrenamiento.

CLASE ESPECTRAL	TM1	TM2	TM4	TM5	TM7
Presa El Pacaje					
Mínima	58	21	13	8	2
Máxima	66	27	16	14	9
Media	62	24.8	14.7	11.4	5
Desviación estándar	1.7	1.32	0.5	1.57	1.54
Presa Cañada de Lobos					
Mínima	64	25	15	13	5
Máxima	85	37	22	24	13
Media	77.6	33.7	18.5	17.4	8.4
Desviación estándar	4.79	2.75	1.11	2.43	1.91
Matorral					
Mínima	50	18	21	20	6
Máxima	59	22	37	29	13
Media	52.9	19.8	31.3	24.4	9.1
Desviación estándar	1.89	0.75	2.41	2.26	1.57
Encino-Pino					
Mínima	50	19	29	26	8
Máxima	78	35	58	48	25
Media	60	24.3	38.9	35.7	15.1
Desviación estándar	4.87	2.7	5.49	5.42	2.48
Pino exposición noreste					
Mínima	56	22	35	41	15
Máxima	77	35	76	58	29
Media	65.2	27.1	48.7	49.9	21.2
Desviación estándar	4.1	2.2	7.6	3.4	2.44
Pino-Encino					
Mínima					
Máxima	56	22	42	54	20
Media	89	40	73	72	38
Desviación estándar	67.2	28.7	57.4	64.2	28.1
	7.93	3.77	6.59	3.56	3.3
Pino-Pastizal					
Mínima	64	28	47	70	29
Máxima	112	51	91	101	57
Media	82.0	36.8	66.9	85.2	40.7
Desviación estándar	10.13	4.85	7.3	7.43	6.06
Pastizal-Pino					
Mínima	85	42	57	99	48
Máxima	120	56	93	115	69
Media	103.7	48	76.1	106.8	56.3
Desviación estándar	7.82	3.37	8.26	3.51	3.7
Pastizal a orillas de pino					
Mínima	81	37	61	108	54
Máxima	145	67	88	129	80
Media	114	54.5	74.9	120.1	66.8
Desviación estándar	14.68	6.29	5.55	3.37	4.6
Pastizal					
Mínima	91	45	66	125	66
Máxima	153	72	94	143	94
Media	115.2	57	77.7	133.4	76.8
Desviación estándar	16.4	6.97	7.27	3.57	5.02
Pastizal-Erosión					
Mínima	93	48	66	139	78
Máxima	126	64	89	155	104
Media	110.1	56.8	80.2	147.8	89.7
Desviación estándar	7.73	4.26	3.81	3.6	4.29

CLASE ESPECTRAL	TM1	TM2	TM4	TM5	TM7
Pastizal-Roca-Erosión					
Mínima	105	54	82	162	98
Máxima	139	76	101	186	131
Media	119.9	64.2	92.0	173	110.2
Desviación estándar	5.3	2.24	2.9	3.29	5.29
Roca-Erosión					
Mínima	110	52	84	177	108
Máxima	154	84	112	211	139
Media	125.9	67	96.5	188	121.7
Desviación estándar	8.8	5.72	5.67	5.2	6.57
Pino-Manzanita					
Mínima	117	52	69	98	49
Máxima	170	78	101	160	93
Media	137	63.8	85	120	64.4
Desviación estándar	7.28	3.49	6.3	9.44	5.49
Manzanita					
Mínima	127	60	80	124	68
Máxima	140	69	91	160	93
Media	133	65	86	143	78
Desviación estándar	3.42	2.11	2.53	9.08	5.76

Apéndice 2.2. Porcentaje de cobertura vegetal en los sitios de verificación de la imagen clasificada en La Amapola, SLP.

SITIO	ESTRATO ARBÓREO	ARBUSTIVO-HERBÁCEO	ROCA	PIEDRA	MANTILLO	SUELO DESNUDO	HECES
1	QUE POT 51.47 PIN CEM 12.34 PIN JOH 6.17	STE LUC 2.7 MUH RIG 0.2 COM DIA 0.19 OPU ROB 0.04	5.33	0	10.97	10.47	0
2	QUE POT 60.0 PIN CEM 5.0 PIN JOH 2.5	No hay	20.0	0	12.5	0	0
3	PIN JOH 52.28 PIN CEM 12.71	PIP FIM 0.82 STE STE 0.59 MUH LAN 0.11	0	2.85	31.42	0	0
4	NO HAY	NO HAY	35	65	0	0	0
5	QUE POT 3.0 PIN CEM 2.0 QUE MIC DISPERSO	HAP VEN 1.03 BOU SCO 4.78 ARI DIV 1.65 MUH RIG 0.01	0	0	0	87.51	0
6	NO HAY	ERA INT 0.25 ARI DIV 0.25 HAP VEN 0.25 MIM MIN 0.25	99	0	0	0	0
7	NO HAY, ES UNA PARCELA	NO HAY, ES UNA PARCELA	0	0	0	100	0
8	NO HAY	HAP VEN 5.55 BRI VER 4.82 BOU SCO 0.99 ERA INT 0.93 CAR RAM 0.19	0	0	1.73	85.91	0
9	ACA SCH MUY DISPERSA	HAP TEN 5.31 BRI VER 4.69 OPU RAS 3.77 DAL BIC 3.77 JAT SPA 3.07 ARI DIV 2.12 BOU SCO 0.74 ERA INT 0.46 DIC ARG 0.31	0	0	13.14	62.48	0
10	NO HAY	ARI DIV 10.39 BRO ANO 4.22 ISO VEN 12.71 MIC KUN 2.35 OPU ROB 8.66	0	0	27.71	32.21	2.02
11	NO HAY, PERO EXISTE YUC FIL MUY DISPERSA	BOU SCO 24.81 MUH RIG 7.62 MIC KUN 2.55 ARI DIV 0.40 DIC ARG 0.17	0	0	4.47	59.94	0
12	NO HAY	ISO VEN 27.22 BOU SCO 8.73 ARI DIV 0.40 MIC KUN 7.10 BRO ANO 0.17 BRI VER 4.70	0	0	18.55	31.77	0

SITIO	ESTRATO ARBÓREO	ARBUSTIVO-HERBÁCEO	ROCA	PIEDRA	MANTILLO	SUELO DESNUDO	HECES
13	NO HAY	CAMPOS DE CULTIVO	0	0	0	100	0
14	NO HAY	NO HAY	100	0	0	0	0
15	NO HAY	RHA MIC 20.17 JAT SPA 1.07 MIM MIN 5.0 HET CON 0.9 ARI DIV 2.73	0	66.23	1.9	2.0	0
16	NO HAY	NO HAY	0	100	0	0	0
17	COM PUN 65 QUE POT 15 PIN JOH 10 PIN CEM 8 PIN JOH 70	NO HAY	0	2 EN ARROYO	ABUNDA BAJO EL BOSQUE	0	0
18	NO HAY	NO HAY	0	0	0	30	0
19	NO HAY	BOU SCO 60		20	0	20	0
20	NO HAY	ARI DIV 7.19	0	0	18.88	2	2.21

ACRÓNIMOS Y ESPECIES*:

AGA SAL *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dick

BOU GRA *Bouteloua gracilis* Lag.

BOU TER *Bouvardia ternifolia* (Co.) Kunth

BRO ANO *Bromus anomalus* Rupr. Ex Fourm.

COM DIA *Commelina dianthifolia* Delle

DIC ARG *Dichondra argentea* Humb. & Bonpl. Ex Willd.

HET CON *Heteropogon contortus* (L.) P. Beauv. Ex Roem. & Schult.

JAT SPA *Jatropha spatulata* (Ortega) Müll. Arg.

MIM MIN *Mimosa minutifolia* B. L. Roba. & Greenm.

MUH LAN *Muhlenbergia lanata* (Kunth) Hitchc.

OPU LEU *Opuntia leucotricha* DC.

PIN JOH *Pinus johannis* M.F. Robert

QUE MIC *Quercus microphylla*

STE LUC *Stevia lucida* Lag.

YUC FIL *Yucca filifera* Cabaud.

ARI DIV *Aristida divaricata* Humb. & Bonpl. Ex Willd.

BOU SCO *Bouteloua scorpioides* Lag.

BRI VER *Brickellia veronicaefolia* (Kunth.) A. Gray

CAR RAM *Carolanema ramosissima* (Weinm.) A. Nelson & J.F. Macbr.

COM PUN *Comarostaphylos pungens* H.B.K.

ERA INT *Eragrostis intermedia* Hitchc.

ISO VEN *Isocoma veneta* (Kunth) Greene

MIC KUN *Microchloa kunthii* Desv.

MUH RIG *Muhlenbergia rigida* (Kunth) Trin.

OPU ROB *Opuntia robusta* H. Wendl.

PIN CEM *Pinus cembroides* Zucc.

QUE POT *Quercus potasina* Trel.

RHA MIC *Rhamnus microphylla* Humb. & Bonpl. Ex Schult.

STE STE *Stevia salicifolia* Cav.

Apéndice 2.3. Resultados de la verificación de campo en La Amapola, SLP.

Sitio	Altitud (msnm)	Color del suelo seco	Color del suelo húmedo	Pendiente (%)	Exposición	Geología	Erosión	Textura del suelo	Materia orgánica
1. Mesa La Carbonera	2540	10YR 6/2	10YR 2/1	9.5	NE	Riolita	Laminar	Franco limosa	2.19-8.3
2. Ladera de la Mesa La Carbonera	2512	10YR 4/2	10YR 2/1	54	E-NENE	Riolita	Laminar	Franco arenosa	7.3
3. Ladera de la Mesa La Carbonera	2420	10YR 6/2	10YR 3/2	26	NE	Riolita	Laminar	Franco arenosa	3.5
4. Ladera de la Mesa La Carbonera	2410	10YR 6/2	10YR 3/2	20	NE	Riolita	Canalillos	Franco arenosa	2.3
5. Planicie La Carbonera	2390	10YR 6/2	10YR 3/2	18	NE	Toba Gris	Severa	Franca	1.96
6. Este del Arroyo Ávila	2365	---	---	---	---	---	---	---	---
7. Área agrícola	2343	10YR 6.5/2	10YR 5/2	9.5	SO	Toba Gris	Moderada	Franco arenosa	1.49
8. SE Arroyo Ávila hacia el área agrícola	2339	10YR 8/1	10YR 3/2	11.5	SO	Toba Gris	Moderada	Franco limosa	1.57
9. Aldana	2221	10YR 5.5/2	10YR 3.5/3	9.5	O	Riolita	Severa	Arenosa	1.27
10. Los Cuartos, Aldana	2230	10YR 6/2	10YR 3/3	13	NO	Toba	Severa	Arcillosa	6.23
11. Lomas de La Ordeña	2255	10YR 6.5/2	10YR 4/2	7	N-NO	Toba	Severa	Limosa	2.47
12. Loma El Muro	2364	10YR 6/2	10YR 3/3	16	W-SO	Riolita	Laminar	Franco limosa	3.45
13. Sureste de La Amapola	2333	10YR 6/2.5	10YR 3/3	15	N	Toba Lítica	Severa	Franca	2.54
14. Cima del Cerro de la Cal	2350	---	---	---	---	Riolita	---	---	---
15. Falda del Cerro de la Cal	2330	10YR 5/2	10YR 3/3	25	O	Riolita	---	Franca	3.68
16. Cerro Las Fundiciones	2410	10YR 4.5/1	10YR 3/1	---	-	Riolita	Laminar	Franca arenosa	3.28
17. Cerro Blanco	2449	10YR 4/1	10YR 3/1	25		Riolita	Moderada	Franca arenosa	2.42-8.6
18. Majada El Tocho	2330	10YR 6.5/2	10YR 3/3	45	O	Riolita	Laminar	Franca	5.9
19. Entre El Tocho y Arroyo El Estaño	2298	10YR 5.5/3	10YR 3/2	14	NO	Riolita	Laminar	Franco arenosa	2.31
20. Llano de La Amapola	2280	10YR 7/1	10YR 5/2	---	---	---	---	Franca	1.21

CAPITULO 3

Pinus cembroides ZUCC. Y *Pinus johannis* M.-F. ROBERT DEL ALTIPLANO MEXICANO: HISTORIA NATURAL Y BIOLOGÍA

La simpatria de *Pinus cembroides* y *Pinus johannis* (Figura 3.1) conduce a preguntar:

¿Cuánto se parecen o se han diferenciado estas especies del grupo Cembroides? ¿Cómo han respondido a las interacciones bióticas? ¿Cómo se distribuyen macro y microambientalmente? ¿Qué diferencias químicas existen entre ellas?



Figura 3.1. Bosque mixto de *Pinus cembroides* Zucc. (árboles verde oscuro de forma piramidal) y *Pinus johannis* M.-F. Robert (arbustos verde claro de forma redondeada), en La Amapola, SLP.

Resumen

Se hace un análisis comparado de la biología de los piñoneros mexicanos *Pinus cembroides* Zucc. y *P. johannis* M.-F. Robert del Altiplano Mexicano. Se consideran tanto las semejanzas como las diferencias en su distribución geográfica y ecológica, así como su respuesta a las restricciones hídricas, sus sistemas de cruzamiento, las interacciones bióticas y la química de sus oleo-resinas. También se refieren aquellos aspectos en los que evidentemente falta enriquecer el conocimiento.

Summary

A comparative analysis of the biology of the Mexican pinyon pines *Pinus cembroides* Zucc. and *Pinus johannis* M.-F. Robert in the Mexican Plateau is carried out. Similarities and differences in geographical and ecological distribution are discussed, together with differences in their response to moisture limitations, mating systems, biotic interactions and chemistry of the oleoresins. Other aspects which should deserve consideration to enhance the understanding of these taxa are also addressed.

Introducción

Los piñoneros de la subsección *Cembroides* son un grupo monofilético, según la segregación presentada por Zavarín (1987), pero parafilético según Malusa (1992). Este último autor los llama "piñoneros verdaderos". El grupo en

el que Malusa (1992) incluye a *Pinus cembroides* está caracterizado por una tendencia a reducir el número de acículas de cuatro a una y por tener estomas dorsales. El grupo de *P. johannis* tiene conos resinosos, pequeños con respecto a otros piñoneros, y liberación tardía de polen. *P. johannis* es simpátrico o parapátrico con *P. cembroides*. Esta distribución indica que los segregados del Complejo *Cembroides* forman parte de un grupo de especies ecológicamente semejantes identificado como "tolerante a las restricciones" (Mc Cunne, 1988), es decir, que habita en sitios con baja disponibilidad de agua. Los pinos son de porte bajo, longevidad foliar extrema (siete años en promedio), semilla grande, corteza delgada y crecimiento lento.

En el Altiplano Potosino-Zacatecano se advierte la coexistencia de *Pinus cembroides* s. str. y *P. johannis* (Figura 3.1.), por lo que interesa saber: 1) qué tanto se parecen ambas especies en sus caracteres morfológicos, tanto vegetativos como reproductivos, 2) cómo han respondido evolutivamente a las interacciones bióticas (depredación, micorrizas, competencia intra e interpoblacional), 3) cómo se distribuyen macro y microambientalmente, y 4) qué tanto se han diferenciado químicamente, con base en la composición de sus oleoresinas. Por tal motivo, el objetivo de esta aportación, basada en el análisis de la bibliografía y en experiencias propias, es hacer un análisis comparado de la biología de los piñoneros *P. cembroides* subsp. *cembroides* (*P. cembroides* s.str.) y *P. johannis* del Altiplano. Se anticipa que *P. cembroides* y *P. johannis* han evolucionado diferencialmente en sus patrones de historia de vida, lo que ha facilitado su coexistencia en el área de simpatria del Altiplano Potosino-Zacatecano.

Distribución

Distribución geográfica

La distribución geográfica de *Pinus cembroides* s.l.¹ y *P. johannis* está señalada en los mapas de Critchfield y Little (1971), de Robert (1978) y de Bailey & Hawksworth (1987). La distribución de *P. cembroides* s.l. se restringe a las montañas de baja altura que rodean al altiplano seco del norte y centro de México. Los pinos de esta especie se localizan desde Arizona, sudoeste de Nuevo México, Texas, norte y centro de México, hasta Puebla (Figura 3.2).

P. johannis se extiende al norte de Zacatecas (Robert 1978), oeste y sudeste de Coahuila (García y Passini 1993), sur de Nuevo León (Perry 1991), norte y sudeste de San Luis Potosí (Passini 1994). También ha sido citado por sus sinonimias (*P. discolor*, *P. cembroides* var. *bicolor*) en Arizona, Nuevo México, Sonora, Chihuahua y Durango (Bailey & Hawksworth 1983; Zavarín y Snajberk 1986). La distribución de *P. johannis* está confinada a las áreas montañosas xero-mesotérmicas de las Sierras Transversales de la porción norte de la Sierra Madre Oriental, el norte de la Sierra Madre Occidental y serranías bajas cercanas a la misma, hasta limitar con el Eje Neovolcánico Transversal. El límite meridional para *P. johannis* es el municipio de Cadereyta, Querétaro (Zavala y Campos, 1993). La disyunción en la distribución de *Pinus johannis* está limitada geográficamente por la Altiplanicie Mexicana (Figura 3.3).

¹ De acuerdo con la Dra. M.-F. Passini (comunicación personal), *P. cembroides* s.l. incluye a *P. cembroides* subsp. *cembroides* y *P.c.* subsp. *orizabensis*. *P. cembroides* var. *bicolor* es sinonimia de *P. johannis* y *P. cembroides* var. *lagunae* corresponde a la especie *P. lagunae*.

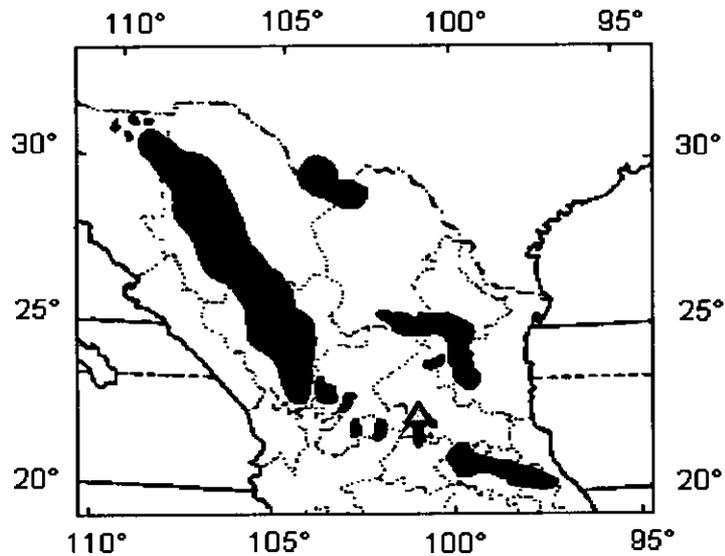


Figura 3.2. Distribución geográfica de *Pinus cembroides* Zucc., con base en Bailey y Hawksworth (1987) y Perry (1991). Área de estudio (Δ) en La Amapola, S.L.P., México.

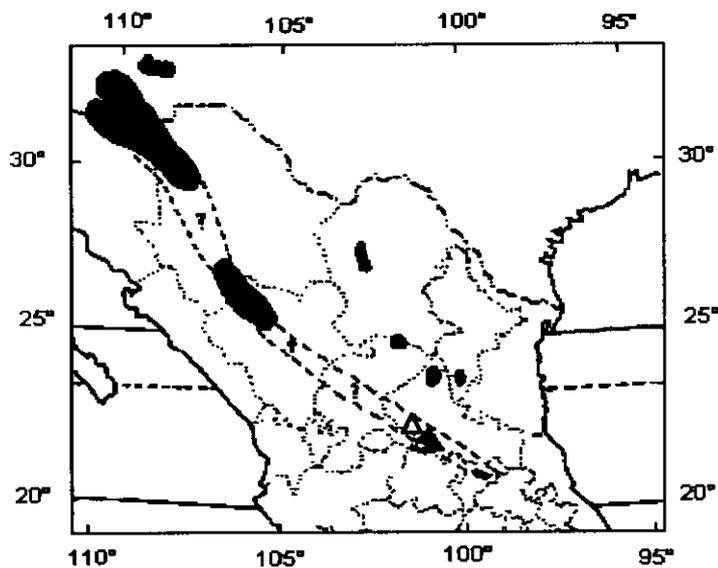


Figura 3.3. Distribución geográfica actual (manchas negras) de *Pinus johannis* M.-F. Robert con base en Robert (1978), Bailey & Hawksworth (1987), Perry (1991), Ávila et al. (1992), Zavala y Campos (1993). Área de estudio (Δ) en La Amapola, S.L.P., México. La franja de línea discontinua supone el área de distribución original para esta especie.

Clima

Ambas especies se distribuyen en las áreas de clima seco del Altiplano (BS de la clasificación climática de Köppen). Passini (1982a) y Malusa (1992) señalan para el área de distribución de *P. cembroides*, una temperatura media anual de 12 a 18°, donde el mes más caliente es junio y el más frío es enero, con precipitaciones anuales entre 300 y 700 mm. Passini (1982a) indica que *P. cembroides* tolera un clima más seco y más cálido en la Sierra Madre Oriental que en la Sierra Madre Occidental. De acuerdo con Malusa (1992), *P. johannis* se encuentra en el umbral de las áreas con "invierno frío", donde la temperatura media del mes de enero baja repentinamente a menos de 1°C. Esta condición climática es importante para que los piñoneros produzcan piñones, ya que deben pasar un invierno nevado y un período de sequía moderado para favorecer la persistencia de los conos (Flores y Díaz, 1989).

Geología

En las áreas de simpatria contigua (parapátrica) de las especies, como en Concepción del Oro, Zacatecas, existe una restricción absoluta de *P. johannis* a los sustratos claros de caliza (de acuerdo con Robert, 1978), mientras que *P. cembroides* habita preferentemente en los rojos u oscuros de origen ígneo (Figura 3.4).



Figura 3.4. Piñonares contiguos (parapátricos) en Concepción del Oro, Zacatecas.

Al fondo se presenta *P. johannis* sobre la ladera izquierda y *P. cembroides* sobre la derecha. Nótese la diferencia en el tamaño y color de la copa entre las dos especies. En el primer plano se aprecian más los contrastes señalados.

De acuerdo con Coney (1983) y Malusa (1992), en la Sierra Madre Oriental, hacia el noreste de México, las rocas son predominantemente calizas y de mayor antigüedad (son del Cretácico Tardío o Terciario Temprano, con una edad de ± 65 millones de años). Por otro lado, hacia la Sierra Madre Occidental las rocas son predominantemente de origen ígneo, derivadas del volcanismo del Terciario medio, de hace ± 26 millones de años. Las áreas de simpatria de *P. johannis* y *P. cembroides* observadas particularmente en La Amapola, San Luis Potosí, S.L.P., se clasifican como sustrato ígneo riolítico San Miguelito (en El Tocho y El Órgano) que data

del Terciario (Oligoceno, $29.0 \pm 1.5 \times 10^6$ años), ignimbrítico de cantera (en la Cuchilla Los Fierros) que es del mismo período, y riolítico Zapote del Oligoceno Medio, que es un poco más joven y se halla en Las Minitas, al SE de La Amapola (Labarthe et al., 1982).

Comunidades vegetales

Los piñoneros mencionados habitan principalmente en los bosques aciculifolios-esclerófilos del Altiplano. Passini (1982 a) incluye, a partir de diez variables observadas (región, latitud, altitud, primera dominante fisonómica, roca, pH del suelo, longitud, latitud, precipitación, exposición) y de acuerdo con un análisis de promediación recíproca, las siguientes especies indicadoras del perfil ecológico por dominancia, en las formaciones de *P. cembroides* de la Sierra Madre Oriental: *Opuntia* spp., *Yucca carnerosana* (Trel.) McKelvey, *Dichondra argentea* Kunth, *Bouvardia ternifolia* (Cav.) Schl., *Salvia regla* Cav., *Quercus emoryi* Torr., *Notholaena aurea* (Poir.) Desv., y *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. En otras comunidades piñoneros diferentes a las de *P. cembroides*, de la misma Sierra, suelen ser especies características: *Euphorbia antisiphylitica* Zucc., *Agave lecheguilla* Torr., *Brahea* spp. *Krameria cytisioides* Cav., *Gochnatia hypoleuca* DC., *Fouqueria splendens* Engelm., *Dasyllirion longissimum* Lem., *Ptelea trifoliata* L., *Mimosa zigophylla* Benth., *Karwinskia humboldtiana* (R. et S.) Zucc. y *Agave atrovirens* Karw. En la Sierra Madre Occidental, las formaciones de *P. cembroides* se asocian con *Juniperus deppeana* Steud., *Arctostaphylos pungens* H.B.K., *Bouteloua curtispindula* (Michx.) Torr., *Yucca carnerosana*, *Rhus virens* Lindl., *Dyssodia setifolia* (Lag.)

Robinson, *Bouteloua gracilis*, *Tradescantia crassifolia* Cav., *Monarda citriodora* Cerv., *Chenopodium graveolens* Willd., *Chrysactinia mexicana* A. Gray, *Dichondra argentea* y *Bouvardia ternifolia*. Perry (1991) describe a *P. cembroides* de la Sierra Madre Occidental asociado con *P. johannis*, *P. chihuahuana* Engelm., *P. engelmannii* Carr., *Juniperus* spp. y *Quercus* spp.; en la Sierra Madre Oriental *P. cembroides* está asociado con *P. johannis*, *P. arizonica* Engelm., *P. nelsonii* Shaw, *P. teocote* Schl. et. Cham., *P. pinceana* Gord., *P. remota* (Little) Bailey & Hawksworth, *Juniperus* spp. y *Quercus* spp. García y Passini (1993) señalan que *P. johannis* habita en la Sierra Madre Oriental, entre los matorrales de *Agave*, *Arctostaphylos*, *Ceanothus*, *Dasyllirion* y *Yucca*.

Historia natural de *P. cembroides* y *P. johannis* por etapas del ciclo biológico

Predispersión, dispersión y germinación

La producción de conos en *Pinus cembroides* y *P. johannis* depende de que haya asignación de recursos para la reproducción y de que se presenten las condiciones físicas propias para que se inicie el proceso. En San Luis Potosí, uno de los elementos determinantes del desarrollo de los conos es la temperatura (García y Gómez, 1988), de manera que por el método Forcella² mientras más bajas son las temperaturas (T) al final del verano (menores que

²El **Método Forcella** (Forcella, 1981) se basa en el recuento de cicatrices de conos y conillos para los ocho años previos al estudio, el año de observación y el potencial de producción del año siguiente; la producción de conos se relaciona con las temperaturas medias máximas semanales de agosto y septiembre de las estaciones climatológicas más cercanas.

24.5°C ± 0.8°C), entre agosto y septiembre, más alta será la producción (P) de conos de *P. cembroides* ($\ln P = \ln 17.657 - 0.746 T + 0.008 T^2$; $r^2=0.7$, $p<0.05$). Esto ha permitido proponer, al igual que lo hizo Robert en 1973 (Passini 1993), que en la región conocida como La Amapola, uno de cada ocho años presenta una producción copiosa de conos. Asimismo, Zavala y García (1990, 1991) precisaron que el inicio de primordio de cono, que normalmente se da entre agosto y septiembre, depende de las siguientes relaciones: si la temperatura de verano es menor que el promedio anual, se lograría un mayor número de primordios; si la temperatura es mayor que el promedio, mayor será la velocidad de iniciación del desarrollo; y si la precipitación anual es menor que la promedio, el desarrollo de los conos será más lento.

Dentro de las implicaciones demográficas, el principal factor de mortalidad de las semillas es la depredación. Cibrián (1985) y Flores y Caldera (1985) determinaron que *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera) es el causante del 62% de daño a conos y semillas de *P. cembroides*; *Dyorictria albovitella* (Lepidoptera) destruye el 32% de los brotes y conos producidos; *Contarina* sp. (Diptera), *Conophthorus cembroides* (Coleoptera) y *Eucosma bobana* (Lepidoptera) dañan a los conos en menor proporción. Los mismos insectos han sido citados para *P. nelsonii* (Sánchez et al., 1989; Sánchez y Ledezma, 1995).

Flores y López (1989) encontraron que *Conophthorus* influye negativamente hasta en el 92% de la producción de semilla, lo que resulta en un problema comercial severo; Flores y Díaz (1991) consignaron 89% de mortalidad en conos de *P. johannis* y 66% en los de *P. cembroides* en Saltillo,

Coah., debida a *Conophthorus* y *Eucosma*. Cancino *et al.* (1997) adicionan a la lista de especies plaga de *Pinus cembroides* de Tamaulipas, a hemípteros como *Neodiprion bicolor*, *Crematogaster* sp., *Camponotus* sp, homópteros como *Chionaspes pinifoliae*, *Pincus* sp. y a dípteros como *Dasineura* sp.

La dispersión de las semillas que ocurre a través de aves y roedores, implica riesgos de mortalidad por efectos de la depredación (costo), a favor de un menor apiñamiento de semillas, la probabilidad de que éstas encuentren mejores sitios para germinación y de aumentar la probabilidad de sobrevivencia (beneficio). La dispersión de semillas en espacio y tiempo implica interacciones del tipo semilla-dispersor-depredador.

Con las aves se establece una interacción benéfica para los piñoneros, la cual se interpreta como mutualista (van der Wall y Balda, 1977; Lanner, 1981; Christensen, 1991), dado que las aves evitan las semillas vanas y seleccionan las mejores semillas por color, tamaño, sonido y peso para alimentarse, pero las cuales, al ser depositadas en el suelo por el ave, pueden eventualmente, germinar y dar origen a plántulas vigorosas y, a la larga, árboles robustos. Las aves citadas han sido los córvidos o pájaros azules *Aphelocoma coerulescens*, *A. ultramarina*, los cuervos negros *Corvus corax*, *C. cryptoleucus* y colúmbidos como *Piranga flava*, *Zenaida asiatica* y *Z. Macroura* (Martínez *et al.* (1989, 1996). Estos autores mencionan también a algunas especies de roedores que consumen piñón en La Amapola, SLP, tanto de *P. cembroides* como de *P. johannis*, y cuya forma de acarreo, almacenamiento y rompimiento de la testa, puede resultar, si no es consumida la almendra, en una situación ventajosa para favorecer la

repoblación natural del bosque. Las especies de roedores citadas son: *Peromyscus difficilis* J.A.Allen, *Peromyscus maniculatus* Osgood, *Neotoma mexicana* Goldman, *Sciurus oculatus* Peters, Shawi y Dalquest, y *Spermophyllus variegatus* Bennett.

Cetina *et al.* (1988) evaluaron experimentalmente el consumo de semilla de *P. cembroides* por los diversos depredadores (roedores, aves, insectos, cabras y el hombre), y aseguran que entre todos, cosechan el 95% de la producción anual en tan solo 15 días. Es obvio que la productividad cíclica de semilla (años de cosecha abundante: mast seeding) y la alta mortalidad de la fracción sobreviviente de semillas, limitan la repoblación natural del bosque.

La viabilidad de las semillas basada en pruebas radiográficas realizadas por Martínez *et al.* (1987) indican que no hay diferencia en la calidad de las semillas (estimada por el tamaño de las semillas, de los embriones, de la capacidad germinativa = porcentaje de germinación y de la velocidad de germinación = tiempo para germinar) según el color de la testa en *P. cembroides*, pero sí hay diferencia significativa en la calidad de la semilla con base en el color de la testa para *P. johannis*; de acuerdo con esta afirmación, las semillas "oscuras" (negras) y "claras" (caliandro) más bien amarillas, tienen 99% de viabilidad, mientras que semillas "moteadas" (huapaxtle), que son generalmente grises con manchas, son viables en tan solo 36.5%. Además, las semillas claras son las que presentan mayor potencial germinativo (84%); a ellas les siguen las oscuras (79%) y luego las moteadas (35%).

Cetina y Sánchez (1989) y Cetina *et al.* (1991) establecieron pruebas de campo para definir los porcentajes de germinación y crecimiento de *Pinus cembroides* en diferentes niveles de sombreado del bosque, y lo mismo han hecho Sánchez y Cetina (1989) para *Pinus johannis*. Las conclusiones para *P. cembroides* fueron que la semilla debe tener la mayor cantidad de luz posible para obtener el mejor porcentaje de germinación; por el contrario, *P. johannis* requiere un sombreado de entre 70 y 85 % con respecto a la luz plena, para lograr las mejores tasas de germinación.

Etapas de establecimiento

El establecimiento se define como el inicio del esporofito hasta el alcance de la autotrofia (Solbrig, 1981).

Lo primero es diferenciar a las plántulas de ambos piñoneros. Las plántulas de *P. cembroides* se distinguen por presentar diez cotiledones y las de *P. johannis* porque tienen de siete a ocho; los protofilos son bicolors y más cenizos en esta última especie que en la primera. Las plántulas de *P. cembroides* crecen mejor a plena luz, y hasta un 20% de ellas muere cuando la radiación incidente total se reduce al 30%, en tanto que las plántulas de *P. johannis* crecen mejor cuando reciben entre 8 y 30 % de luz (Cetina y Sánchez, 1989; Cetina *et al.* (1991). Lo anterior significa que mientras *P. cembroides* se comporta como una heliófita, *P. johannis*, al menos en San Luis Potosí y Querétaro, lo hace como una esciófita, debido a que *P. cembroides*

es más resistente a la sequía y más eficiente en el uso del agua que *P. johannis* (Yañez y García 1985; Benavides y García 1987). Bajo estas circunstancias, *P. cembroides* representa a la especie competitiva, dominante y la de mayor área de distribución, mientras que *P. johannis* es la especie que crece restringida y subordinada al dosel de *P. cembroides*; en contraste, esta no es la situación observada en Concepción del Oro, Zac., donde la distribución de estas especies es contigua debido al sustrato.

Las micorrizas pueden favorecer el establecimiento de las plántulas, al menos Gehring *et al.* (1997) lo ha documentado para *P. edulis*. La ectomicorriza no sólo transfiere los nutrimentos a los hospederos, sino que también los protege de los patógenos (*Matsucoccus acalyptus*, escama de la acícula), al derivar productos de la fotosíntesis para el crecimiento de la micorriza y alterar la tasa carbono/nutrimentos, para canalizar carbono hacia la defensa antiherbívora. Rzedowski (1978) y Sánchez (1980) le atribuyen a las micorrizas (de manera hipotética, pues no lo han estudiado directamente), un papel muy importante en la supervivencia y el potencial competitivo de los pinos, ya que con frecuencia estos árboles crecen en suelos deficientes en nitrógeno y fósforo. De manera experimental, *Pinus cembroides* ha respondido favorablemente a la asociación simbiótica con *Pisolithus tinctorius* (ectomicorriza), produciendo un manto fúngico y una red de Hartig (Ferrera y Sáenz, 1987), lo que se interpreta como favorable para las plantaciones; sin embargo, falta conocimiento de campo al respecto. Se desconoce si *P. johannis* se asocia con micorrizas.

Etapas adulta

La fenología vegetativa y reproductiva de *Pinus cembroides s. str.*, ha sido abordada ampliamente por Zavala *et al.* (1989) y por Zavala y García (1990, 1991). La fenología del brote anual de *P. cembroides* inicia con el alargamiento de las yemas de invierno en abril del año siguiente ($t + 1$) a la formación de la yema (t), hasta el final del crecimiento de los brotes y acículas de verano en octubre. Estos autores consideran como elemento importante de la estacionalidad y, por lo tanto, como determinante del brote anual, a la temperatura media mensual de la estación de crecimiento, la cual aparece como óptima alrededor de los 19°C. En lo que respecta a la iniciación de los conos femeninos de *Pinus cembroides*, ésta ocurre de mediados de agosto a fines de septiembre o principios de octubre, en coincidencia con el aumento de la precipitación y la disminución de la temperatura. Más detalle sobre el desarrollo de los conos femeninos y masculinos es presentado por Passini (1991, 1993), con referencia particular a *Pinus lagunae* y otras especies de la subsección *Cembroides*.

Las fenofases de los conos megasporangiados en *P. cembroides*, *P. edulis* y *P. monophylla* son coincidentes en el suroeste estadounidense y el territorio mexicano adyacente, de acuerdo con las descripciones de Lanner (1975). El período de polinización entre *Pinus cembroides s. str.* y *P. johannis* en San Luis Potosí dura 15 días, según Ávila (1985); pero en 1995 observamos que fue de 30 días. *P. johannis* es más tardío, no obstante hay un período de traslapo en las fechas de polinización de las dos especies, el cual ocurre a mediados de junio, cuando *Pinus cembroides* está en su máxima proporción

de antesis e inicia el período para *P. johannis*. Passini (1993) ha consignado bajo reserva, dos posibles períodos de polinización para *Pinus johannis* en Concepción del Oro, Zacatecas, lo cual necesita ser corroborado.

Las dos especies objeto de este estudio muestran una clara diferencia en su biología reproductiva. *Pinus cembroides* es invariablemente monoico, mientras que *P. johannis* es dieco (dioico) y, en menor cuantía, presenta individuos monoicos dentro de una misma población. Whitham y Mopper (1985) y Floyd y Kohler (1990) han documentado que el parasitismo (la oviposición de dípteros, coleópteros y lepidópteros sobre los conos) es el responsable de la pérdida de la función femenina y de la fuerte representación de la función masculina en *P. edulis*, por lo que suponen que tal interacción ha sido la presión de selección que ha conducido a la dioecia. Lo mismo han dicho Bailey y Hawksworth (1987) para *P. johannis* del sureste de Arizona. Los efectos de la interacción entre parasitismo y sexualidad, o entre ésta y la edad, así como las restricciones del medio y el disturbio, no han sido considerados en los piñonares de las Serranías Meridionales de San Luis Potosí.

Se sabe que los individuos femeninos de *P. johannis* en La Amapola, SLP, tienen acículas de tamaño más grande (4.3 ± 0.7 cm) que los masculinos (3.9 ± 0.5 cm) y se argumenta que tal diferencia en tamaño refleja una respuesta a circunstancias del medio más favorables para las hembras que para los machos (Zavala *et al.*, 1989). No obstante, los recuentos en la proporción de sexos hechas por Ávila (1985), Zavala *et al.* (1987) y García *et al.* (1987) para *Pinus johannis* de San Luis Potosí, y de Zavala y Campos (1993) para las poblaciones de Querétaro, no indican diferencias en la proporción de sexos

por efecto de topografía, de región, etc., por lo que dichos autores sólo especulan que algunas influencias microambientales pueden estar afectando la supervivencia diferencial de sexos. Lo más prudente es hacer un seguimiento de campo para llegar a explicar las posibles causas y consecuencias tanto del dimorfismo sexual como de las implicaciones genéticas de la diecia de *P. johannis*.

En el análisis de la relación entre la altura, el diámetro y la edad de *Pinus cembroides* de las serranías meridionales de San Luis Potosí, Cetina *et al.* (1985,1988) encontraron que la altura media de los árboles es de 3.62 ± 1.4 m de altura, su diámetro de 10.54 ± 2.39 cm y su edad promedio de 56.9 ± 3 años. En esa región, para *P. johannis* la altura promedio es de 4.15 ± 1.43 m, diámetro de 21.66 ± 12.32 cm y edad promedio de 78.23 ± 19.4 años (Cetina *et al.*, 1989). La conclusión de ellos, de acuerdo con otros autores, es que se trata de un bosque joven tendiente a maduro. Durán (1991) también denominó joven al bosque de piñoneros de La Amapola, S.L.P., tanto de *P. cembroides* como de *P. johannis*.

En La Amapola, la producción de conos aumenta con la edad y la altura de los árboles. Desde que estos tienen un metro de altura son productivos, pero es a los ocho metros de altura cuando producen su mayor cantidad de conos; luego la productividad declina. La diferencia entre el primer evento reproductivo de ambas especies es de alrededor de cinco años. *Pinus cembroides* y *Pinus johannis* inician su reproducción a los 23 y 30 años, respectivamente (datos personales), logran su máxima productividad a los 110 y 162 años, y llegan a vivir hasta 200 y 220 años, respectivamente. No

obstante que ambas especies tienen semejante patrón reproductivo, *Pinus johannis* produce más del doble de conos que *P. cembroides* (ver Capítulo 5), lo cual no necesariamente se refleja en un mayor número de semillas con embrión o viables. En efecto, el "piñonero bueno" (*P. cembroides*) produce menos conos (± 9.3 por individuo) y más semillas "buenas", viables (8.66 por cono = 84%), mientras que el piñonero "burro o malo" (*P. johannis*) produce más conos (± 21.7 por individuo), pero vacíos o con más semillas "malas", vanas (5.89 por cono = 77%). La aptitud diferencial (resultado de la probabilidad de sobrevivencia y fecundidad) entre especies, debe ser la fuente de información más importante para precisar el estado actual y futuro de estas poblaciones, considerando a la vez las alternativas de aprovechamiento sustentable.

Aspectos químicos

La química de las oleoresinas de los piñoneros ha sido ampliamente documentada para explicar la radiación evolutiva del grupo *Cembroides* y evaluar las posibilidades de introgresión genética; de ambos casos se hará una reseña, pero antes se describe qué son las oleoresinas.

Las oleoresinas son compuestos característicos de las coníferas y otras 46 familias de angiospermas (Lerdau *et al.*, 1994). Lo más probable es que estos compuestos hayan surgido en respuesta a presiones de selección efectuadas por los insectos, ya que estos surgieron antes que las gimnospermas. Se presume que por coevolución, ha habido la tendencia a la diferenciación de

las oleoresinas del hospedero, en razón de la especialización de sus huéspedes (carezco de evidencias para el piñonero). Sin embargo, Lerdaу et al. (1994) han mencionado que los las oleoresinas y en particular los monoterpenos, son productos de defensa constitutivos que actúan como disuasores de una gran cantidad de mamíferos y de insectos generalistas, pero que también pueden inducirse y crearse en altas concentraciones para animales especialistas. No obstante, estos autores mencionan otras causas de la producción de monoterpenos: a) la baja disponibilidad de recursos, b) la cantidad de luz, la cual influye en la concentración de la resina (g.g⁻¹ de materia seca) y, también, en la diferenciación de las estructuras de almacenamiento (canales resiníferos) *ad hoc* para evitar autotoxicidad y, c) la calidad de la luz, la cual determina la reacción de los fitocromos durante la diferenciación de los productos derivados de la ruta de la acetil colina. Aparte de que los monoterpenos cumplen con una función defensiva documentada para *Abies grandis* (Raffa, 1991, citado por Lerdaу et al., 1994), su constitución química también ayuda a explicar patrones biogeográficos como los de los pinos del sureste versus los del noroeste de EE.UU.

En los piñoneros del grupo *Cembroides*, la variación en los caracteres morfológicos (vegetativos y reproductivos - ver capítulo 4) junto con la diferenciación de monoterpenoides, apoya la hipótesis de la evolución divergente que dio lugar a la subespecie *orizabensis* y a *P. lagunae*, de la especie *P. cembroides* (Zavarin y Snajberk, 1985). Tal diferenciación subspecífica y de *P. lagunae* se explica por la separación geográfica y variación en clima que ha persistido desde el Mioceno, tiempo en que se separó la costa de Baja California y se formó la Sierra Madre Occidental. La

constitución de los monoterpenoides fue descrita por otros autores en la siguiente forma: *P. lagunae* produce monoterpenos de la familia sabineno (thujeno, sabineno, δ terpineno, terpinoleno y p-cimeno); *P. cembroides* subsp. *orizabensis* produce 3-carenos y α -pineno; *P. cembroides* subsp. *cembroides* produce fundamentalmente α -pineno.

Evolutivamente, *P. johannis* se diferenci6 de *P. cembroides* s.l. y qu6micamente existe afinidad. Zavarin y Snajberk (1980) mostraron que *P. cembroides* subsp. *cembroides* produce en toda su 6rea de distribuci6n α pineno, y que *P. johannis* (*P. cembroides* subsp. *bicolor*) de las serran6as meridionales de San Luis Potos6, presenta principalmente y en orden decreciente, sabinenos (suma de sabineno, p-cimeno y terpinoleno) y α -pineno. Esta composici6n corresponde, en parte, a la de *P. lagunae* que produce monoterpenos de la familia sabineno, y a la de *P. cembroides* por la presencia en cantidad importante de α -pineno. En otra comparaci6n, Bailey *et al.* (1982) y Zavarin y Snajberk (1986) indican que la diferencia monoterp6nica de *P. johannis* procedente de Nuevo M6xico, Zacatecas y San Luis Potos6, es m6s fuerte que lo reflejado por la diferenciaci6n morfol6gica. *P. johannis* de Zacatecas s6lo presenta en alta proporci6n α -pineno, por lo tanto, esta poblaci6n es m6s semejante en composici6n qu6mica a *P. cembroides*, pero en relaci6n con esta especie *sensu stricto*, hay una diferencia significativa en la proporci6n del α -pineno (su compuesto principal). Los sabinenos permiten la separaci6n casi absoluta entre *P. johannis* y *P. cembroides*, asimismo, separan claramente a las poblaciones de *P. johannis* de las sierras transversales de la Sierra Madre Oriental con las poblaciones de la Sierra Madre Occidental.

De acuerdo con Zavarin y Snajberk (1986), *P. johannis* es simpátrico con *P. cembroides* subsp. *cembroides*, por lo que se esperaría encontrar híbridos interespecíficos y casos de infiltración. Esta posibilidad apoyaría lo escrito sobre el carácter introgresivo de la dioecia que se mencionará más adelante; sin embargo, Zavarin y Snajberk (1986) también ratificaron la afirmación de Bailey *et al.* (1982), sobre la inexistencia de hibridación e introgresión entre *P. cembroides* y *P. johannis* (de particular interés a este estudio, en la Sierra de San Miguelito, S.L.P.), dadas las barreras fenológicas entre ambas especies. Zavarin y Snajberk (1986) tampoco encontraron individuos morfológicamente intermedios entre *P. cembroides* y *P. johannis* en el área de Concepción del Oro, Zac., por lo que concluyen que *P. johannis* no se hibridiza naturalmente con la subespecie *cembroides*. Por otro lado, entre las poblaciones de *P. johannis* del noroeste y centro de México y las poblaciones del oriente, existen grandes diferencias químicas (sabinenos vs. α pinenos).

Zavarin y Snajberk (1986) observaron que la población de *P. johannis* de La Encantada, N.L., tiene una tendencia a parecerse a las poblaciones de *P. johannis* del noroeste de México, por el alto contenido de sabinenos, y que algunas poblaciones de *P. johannis* de la Sierra Madre Occidental, en particular la población de San Miguelito, S.L.P., y la de Concepción del Oro, Zac., tienen una tendencia a una baja proporción en la suma de estos compuestos. Entre las poblaciones de San Luis Potosí y las de Nuevo León, existe una separación de casi 250 km, por lo que dichos autores sospechan que entre esas poblaciones existe una divergencia incompleta, es decir, que existen poblaciones con caracteres químicos compartidos, donde hay una

tendencia a producir más α -pínenos que sabinenos. Ambos compuestos son oleoresinas constitutivas y, por lo tanto, existen en los piñoneros, aunque la causa de su inducción se desconoce.

Es importante destacar que Zavarin y Snajberk (1986) reconocieron una variación química y fisonómica que cambia ligeramente con la latitud, por lo que sugieren la existencia de poblaciones ancestrales comunes similares a *Pinus cembroides* que ocuparon el Altiplano Mexicano, y que en sus relictos, se dio lugar la diferenciación química de las poblaciones. Zavarin y Snajberk (1986) han supuesto también que las poblaciones de *P. johannis* de Zacatecas son las más parecidas a tales ancestros y que las poblaciones de San Luis Potosí evolucionaron de alguna variante, dada su menor cantidad de sabinenos. También piensan que, como entre la síntesis de pínenos y sabinenos sólo hay un paso biosintético, lo más probable es que tal diferencia química sea insignificante como para inducir o relacionarse con diferencias morfológicas significativas entre dichas poblaciones.

La diferenciación de los sistemas reproductivos entre *P. johannis* y *P. cembroides* subsp. *cembroides* explica, en parte, la variación en la composición de las oleoresinas de estos piñoneros. Sobre el carácter introgresivo de la diecia, Fogg (citado por Lanner, 1975) mencionó la posible hibridación entre *P. johannis* y *P. edulis*; sin embargo, se carece de evidencias al respecto en medios naturales, por lo que niega que la diecia de *P. johannis* sea un signo de introgresión de *P. edulis* en *P. cembroides*, como lo afirmó Hall (en comunicación personal a McCormick y Andresen, en 1963). Taxonómicamente *P. johannis* fue *P. cembroides* subsp. *bicolor*, y por su

origen, muy probablemente en algún tiempo su sistema de cruzamiento fue predominantemente monoico como lo es en *Pinus cembroides* s.l., mientras que *P. edulis* es dieco en las poblaciones puras. El razonamiento ha sido que la diecia de *P. johannis* es un carácter heredado de *P. edulis* infiltrado en *P. cembroides*. Para Zavarín y Snajberk (1986), *P. edulis* difiere de *P. johannis* de San Luis Potosí, en su alto contenido de α -pineno y bajo porcentaje de la suma de sabinenos. Entonces, por su alto contenido de α -pineno, *P. cembroides* sería más afín a *P. edulis*, y si como se dijo anteriormente, entre el pineno y los sabinenos sólo hay un paso en la biosíntesis, entonces es posible que *P. johannis* de San Luis Potosí se haya diferenciado después de una posible cruce entre *P. cembroides* s.l. con *P. edulis*. Hasta la fecha, se carece de pruebas moleculares para detectar la posible hibridación o introgresión entre estas taxa, para así explicar cómo sucedió el proceso de especiación.

Conclusiones

De la síntesis previa se concluye lo siguiente: *P. cembroides* s.l. y *P. johannis* deben a la evolución diferencial en sus patrones de historia de vida, su coexistencia en simpatría. Las evidencias son:

a) La existencia de un ancestro común semejante a *Pinus cembroides* del cual, por evolución del paisaje, se segregaron poblaciones que se diferenciaron en tiempo geológico en las Sierras Madre Oriental y Occidental. Esto dio lugar a que las poblaciones de *P. cembroides* s.str. sean diferentes morfológica, ecológica y químicamente de las de *P. johannis*. Esta última

especie se habría diferenciado posteriormente y segregado de manera disyunta por la barrera geográfica que significó la Altiplanicie Mexicana.

b) Las historias de vida de *P. cembroides s.l.* y *P. johannis* tienden a ser divergentes, dado que *Pinus cembroides* se adapta a una condición xero-mesotérmica más variada con tendencia a limitativa, lo que le ha favorecido para ser más eficiente en el uso del agua que *P. johannis*. En consecuencia, esta especie parece crecer más bien subordinada a *P. cembroides* debido a la sombra propiciada por la especie dominante; no obstante, su área de distribución implica más superficie de la consignada originalmente, y la química de sus oleoresinas supone cierta diferenciación de las poblaciones, propiciada por el aislamiento geográfico de las Sierras Madre.

c) *P. cembroides* es más productivo en términos de semilla que *P. johannis*, muy probablemente debido al sistema de cruzamiento implícito, dadas las diferencias en expresión sexual: el sistema de apareamiento es monoico en *P. cembroides* y monoico con fuerte tendencia (60%) a dioico en *P. johannis*. Sin embargo, a pesar de que la dioecia presenta mayores ventajas en términos evolutivos (mayores posibilidades de combinación de genotipos y mayor capacidad competitiva ante circunstancias impredecibles y con ello, selección de los más aptos), en tiempo ecológico parece mostrar desaciertos (aborto de conos y alta proporción de semillas vanas). *P. johannis* produce el doble de conos que *P. cembroides*, aunque con una baja proporción de semillas viables y con menor capacidad germinativa.

d) La fenología vegetativa y reproductiva de *P. cembroides* y *P. johannis* parece seguir el mismo patrón; sin embargo, hay un desfase en el

período de polinización que limita, pero no excluye, la posibilidad de hibridación.

e) La fitoquímica explica, en parte, la variación genética entre *P. cembroides* s.l. y *P. johannis*; sin embargo, faltan pruebas moleculares que detecten la posible hibridación o la introgresión en estos taxa.

CAPITULO 4

**ANÁLISIS FENÉTICO DE *Pinus cembroides* Y *Pinus johannis*
(PIÑONEROS) DEL ALTIPLANO MEXICANO**

¿Cuál es el patrón de variación morfológica a nivel geográfico en las poblaciones de *Pinus cembroides* y *P. johannis* (Figura 4.1)?, ¿está cada taxon morfológicamente diferenciado e inequívocamente identificado, aun en las poblaciones simpátricas?, ¿existen individuos morfológicamente intermedios que sean, quizá, productos de hibridación?

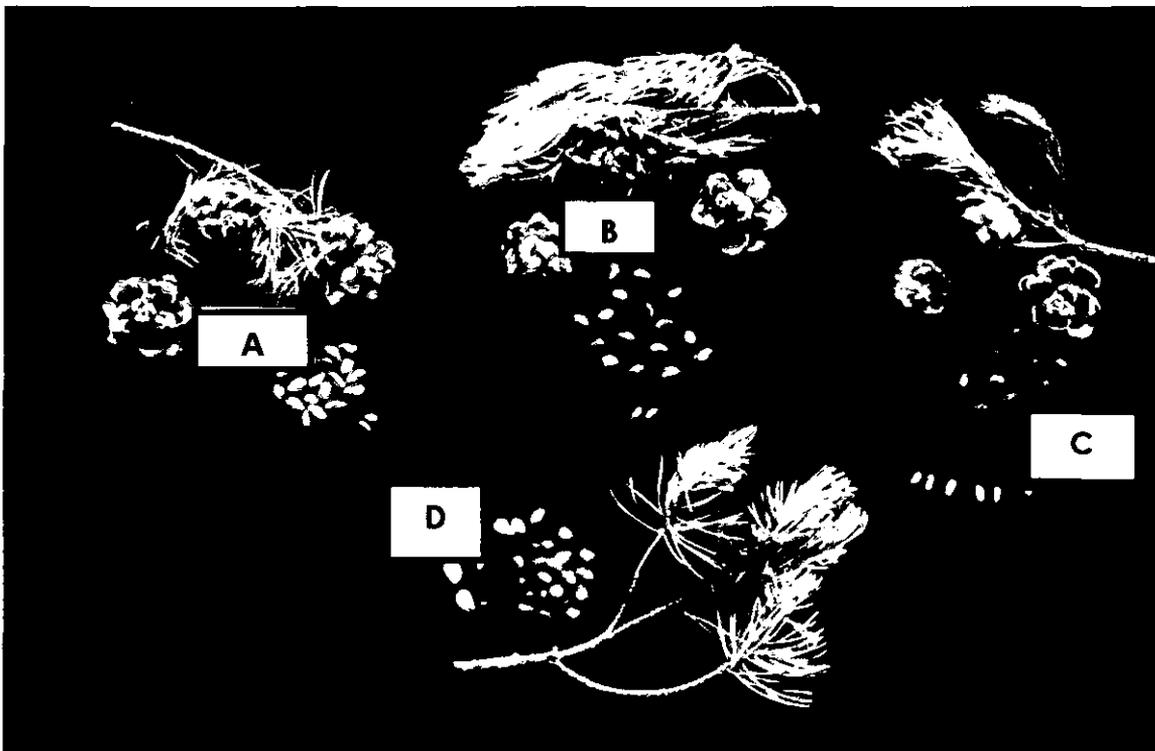


Figura 4.1. Detalles morfológicos de *P. cembroides* con piñón de almendra rosa y los tres colores de testa como son identificados por los recolectores: (A) caliandro, (B) huapaxtle y (C) negro. *Pinus johannis* (D) tiene el piñón con almendra blanca y testa amarillo-rojiza.

Resumen

Se presenta un estudio de poblaciones alopátricas, simpátricas y parapátricas de los piñoneros *Pinus cembroides* Zucc. y *P. johannis* M.-F. Robert, basado en un análisis fenético de datos morfológicos; a la vez, se hace una comparación y diferenciación de *P. culminicola* Andresen et Beaman. La base de datos cuali- y cuantitativos para las poblaciones estudiadas se conformó para un análisis de agrupamientos y ordenación con NTSYS. Se encontró que: 1) en alopatría y en simpatría, las especies mantienen su identidad, 2) existen poblaciones morfológicamente intermedias entre ambas especies, 3) el patrón de variación en *P. johannis* es discreto y en él se distinguen tres subgrupos geográficos, 4) la semejanza fenética entre las poblaciones de *P. johannis* de Zacatecas con respecto a las de San Luis Potosí y Querétaro es menor que entre el topotipo de *P. johannis* de Zacatecas y *P. culminicola* de Nuevo León, y 5) los caracteres importantes para discernir entre *P. cembroides* y las otras dos especies, de acuerdo al análisis de componentes principales, son: para el primer eje, el color y fertilidad de las semillas, morfometría del cono, y el color y ancho de la acícula; para el segundo eje, fisonomía, y para el tercero, las dimensiones de la semilla; este carácter hizo posible la distinción entre los pinos de endospermo blanco en tres subgrupos: los pinos del norte, centro y sur del Altiplano Mexicano.

Summary

This account presents an analysis of allopatric, sympatric and parapatric populations of the pinyon pines, *P. cembroides* Zucc. and *P. johannis* M.-F. Robert, based on phenetic analysis of morphological data, and draws on a comparison and differentiation of *P. culminicola* Andresen et Beaman. A qualitative and quantitative database for populations has been assembled and used for a cluster and ordination analysis using NTSYS. It was found that: 1) individual populations of the taxa were distinguishable. 2) the existence of morphological intermediate populations between *P. cembroides* and *P. johannis* was confirmed; 3) the pattern of variation in *P. johannis* was found to be discrete, showing three geographical groups; 4) the phenetic similarity between *P. johannis* from Zacatecas and *P. johannis* from San Luis Potosí and Querétaro was lower than that of *P. johannis* from Zacatecas and *P. culminicola* from Nuevo León; and 5) the following traits distinguish *P. cembroides* and the other two species: primarily, color and fertility of seeds, cone shape, color and width of the needles, secondarily, physiognomy; thirdly, seed dimensions. This last trait may be used to distinguish three subgroups of pines with white endosperm: the northern, central and southern regions of the Mexican highlands.

Introducción

Los piñonares de Norteamérica han estado dominados por *Pinus monophylla*, *P. edulis* y *P. cembroides* desde hace 37 millones de años

(Connant *et al.*, 1945; Brown, 1957; Smith, 1957; Martin y Harrell, 1957; Van Devender y Spaulding, 1979) y probablemente el desarrollo del taxon ancestral de *P. cembroides* se haya dado en un clima y geología estables, contrario a lo que han enfrentado los pinares actuales (Malusa, 1992).

Durante el proceso de especiación de los pinos, los cambios más aparentes se han dado en el tamaño y altura de la ramificación, el número de acículas por fascículo y la posición de los estomas, ya que estos caracteres supuestamente constituyen la respuesta inmediata al cambio climático (McCunne, 1988; Malusa 1989, 1992). Recientemente se ha considerado también la tendencia a la diecía, al menos en *P. johannis* y en *P. edulis* (Floyd, 1983; Ávila, 1985; Floyd y Kohler, 1990; Passini, 1994b). Tales caracteres, entre otros, han servido para distinguir los taxa del denominado "Complejo Cembroides", en el cual se incluyen a *P. culminicola* Andresen et Beaman, *P. johannis* M.-F. Robert, *P. catarinae* Robert-Passini, *P. monophylla* Torr. et Frem., *Pinus edulis* Engelm., *P. quadrifolia* Parl., *P. discolor* Bailey & Hawksworth, *P. lagunae* M.-F. Passini y *P. cembroides* Zucc. (Robert, 1978; Robert-Passini, 1981; Passini, 1982 a,b, 1987, 1993). De esta lista debe excluirse a *P. discolor* por ser sinónimo de *Pinus johannis* (Passini, 1994b). De todos estos taxa, la especie más variable morfológica y palinológicamente es *P. cembroides* (Passini, 1982a, 1993).

Pinus cembroides fue descrito por Zuccarini, pero en una revisión realizada por Passini (1982a), se menciona que el tipo conservado en Munich carece de conos y semillas y, en consecuencia, se desconoce el color del endospermo. No obstante, Passini (1982a) describe a *P. cembroides* Zucc.

s.str. (*P. cembroides* subsp. *cembroides*) como árboles de 5 a 15 m de altura, con dos, tres o cuatro acículas por fascículo, anfigmáticas, con dos canales resiníferos y semillas con endospermo rosa. El color del endospermo contrasta con el de las otras especies del complejo *Cembroides* (Passini, 1982 a,b). El número cromosómico básico es $x=12$, $2n=24$ (García V., 1985, 1992). Esta especie (*s.str.*), se localiza entre los 1500 y 2800 m snm, y es propia de Texas, EE.UU. y la franja noroeste-sudeste de México, que cruza Sonora, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Durango, Zacatecas, Aguascalientes, San Luis Potosí, Jalisco, Guanajuato, Querétaro e Hidalgo (Romero *et al.*, 1996).

Pinus johannis fue descrito por Robert (1978) con base en materiales procedentes de Concepción del Oro, Zac. Esta autora señala que las principales diferencias entre *P. cembroides* *s.l.* y *P. johannis* están en el tallo, el porte, el color del endospermo y el número de cotiledones; también menciona que la mayor semejanza se presenta entre *P. johannis* y *P. cembroides* subsp. *bicolor*. Esta subespecie fue reconocida por Little en 1968 y posteriormente a la publicación de Robert (1978), Bailey & Hawksworth (1979) la elevaron al rango de especie, con una modificación del epíteto *bicolor* por *discolor*. Sin embargo, Passini (1994b) en acuerdo con Little, concluyeron que tanto *P. discolor* como *P. johannis* son la misma especie y que por el principio de prioridad, el nombre correcto es *Pinus johannis* M.F. Robert con los sinónimos *P. discolor* Bailey & Hawks. y *P. cembroides* var. *bicolor* Little. Farjon y Styles (1997) hicieron la revisión más reciente sobre piñoneros y argumentan que *P. johannis* corresponde a *P. cembroides* subsp. *cembroides* var. *bicolor* como se indicó en la Figura 1.1. Por acuerdo

con la Dra. Passini, seguiremos llamando a la especie como la hemos estado refiriendo en otros textos de esta tesis, *P. johannis*.

Por otro lado, Silba (1985 a,b) consideró a *P. johannis* como sinónimo de *P. culminicola*, que fue descrita antes, en 1969, en razón de que hay caracteres morfológicos comunes, entre los que están el número variable de acículas (tres a cinco por fascículo), su coloración (verde oscuro del lado dorsal y glauco en el ventral), la longitud promedio (3-6 cm), la forma de las vainas del fascículo (curvas y persistentes) y las características y dimensiones de los conos (2.5-4.0 cm de largo, de color castaño y umbos pequeños). Desde el punto de vista de Silba (1985a), las diferencias en porte lo condujeron a formar combinaciones infraespecíficas nuevas de *P. culminicola*, de manera que él trató a los epítetos *discolor* y *johannis* como subespecies [*P. culminicola* subsp. *johannis* (M.-F. Robert) Silba y *P. culminicola* subsp. *discolor* (Bailey & Hawks) Silba]. Robert (1978)-Passini (1993, 1994b) ha enfatizado que la diferencia entre *P. culminicola* y *P. johannis* es inequívoca. *P. johannis* se localiza entre los 2500 y 2800 m snm, en una amplia región que abarca desde Arizona y Nuevo México, EE.UU., hasta Querétaro, México, en donde se encuentra su límite meridional. Romero *et al.* (1996) presentan el mapa actualizado de su distribución.

La variación observada en los caracteres morfológicos de *P. cembroides* y *P. johannis* nos indujo a cuestionar: 1) si cada taxon está morfológicamente diferenciado e inequívocamente identificado y, 2) si dentro de la amplitud de variación, existen individuos morfológicamente intermedios. Se trató de corroborar la clara diferenciación morfológica

entre taxa (aparte del color del endospermo y el gradiente en el número de acículas, como lo propuso Passini en 1982), a pesar de la simpatria o parapatria entre *P. cembroides* y *P. johannis*.

Los objetivos del trabajo fueron: 1) analizar los patrones de variación morfológica entre poblaciones de diferentes regiones, 2) distinguir el parentesco entre especies bajo un esquema de clasificación fenética y, 3) reconocer poblaciones con caracteres morfológicamente intermedios.

Los procedimientos tradicionales han sido la base para el análisis de la semejanza de caracteres morfológicos. Sin embargo, mediante el apoyo de técnicas estadísticas multivariantes¹, además de comparar se puede clasificar formalmente a las poblaciones muestreadas (Clausen y Crisci, 1989; Jensen *et al.*, 1993). En el caso de los piñoneros, Snajberk *et al.* (1982) y Ávila (1985, 1991) han hecho trabajo morfométrico con *Pinus cembroides* y especies emparentadas para fundamentar la posibilidad de hibridación. Para estudios de patrones de variación en taxones muy próximos, los métodos basados en muchas variables (multivariantes) han sido útiles, como en el trabajo de Jeffers y Richens (1970) con especies de *Ulmus* de Inglaterra y Francia. Stead (1983) aplicó, además de componentes principales, un análisis discriminante canónico para estudiar la variación dentro del grupo

¹ De acuerdo con el Dr. Rogelio Aguirre (comunicación personal), en nuestro idioma *multivariable* es una palabra que describe las muchas variables que pueden estar involucradas en un análisis. Variado es participio pasado del verbo variar, cambiar. *Multivariado* alude a la mucha variación o mucho cambio. Por definición, este tipo de análisis pretende detectar patrones de organización distintivos surgidos de entre las muchas variables intercorrelacionadas implícitas en el estudio (James and McCulloch, 1990). En mi convicción, la correcta traducción de "multivariate" debe ser multivariable, ya que el análisis pretende encontrar de entre las muchas variables intercorrelacionadas, los patrones de variación posibles, derivados de la información contenida en los datos.

Pseudostrobus; con dicho análisis se distinguió en bosques mixtos de Centroamérica, a *Pinus patula* Schltld. subsp. *tecunumanii* de *P. oocarpa* Schiede. Ávila (1985, 1991) aplicó el análisis discriminante de Fisher a la información morfológica de poblaciones puras y mixtas de *P. cembroides* y *P. johannis* de La Amapola, San Luis Potosí, México, con lo que demostró que existe una mayor plasticidad fenotípica en *P. cembroides*. Favela-Lara (1988) encontró relaciones entre grupos de pinos usando una forma de análisis discriminante; en este análisis se muestra qué tan semejantes son los grupos y se sugieren los mejores caracteres para ser utilizados en la discriminación de grupos geográficos de las especies *P. pseudostrobus* Lindl., *P. montezumae* Lamb., *P. hartwegii* Lindley y *P. rudis* Endl. del noreste y centro de México. Las clasificaciones mediante taxonomía numérica también revelaron patrones de variación anatómica de hojas en la subsección *Oocarpae* (Dyer, 1989). Pérez (1993) utilizó componentes principales y análisis discriminante canónico para describir las variaciones inter e intraespecíficas del complejo *Pinus ayacahuite* Ehrenb. - *P. strobiformis* Engelm. del norte y sur de México.

Materiales y métodos

Los sitios en los que se llevó a cabo este estudio forman parte del Altiplano Mexicano (Cuadro 4.1). Las referencias provienen de Robert (1978), García y González (1991), Ávila *et al.* (1992), Romero *et al.* (1989a,b) y Zavala y Campos (1993). En las tres últimas se cita a *P. johannis* como *P. discolor*.

Cuadro 4.1. Sitios y poblaciones estudiadas.

Localidad	Posición	Altitud msnm	T/P	Sustrato	Suelo	Bosque *	Total Pobla ciones	UTOs**
Concepción del Oro, Zac.	24° 37'N 101° 28'O	2700	16 °C 400 mm	Calizo	Litosol	PJ	1	22
						PC	1	23
Galeana, N.L.	24° 53'N 100° 15'O	3500	18.9°C 393 mm	Calizo	Litosol Rendzina	PCu	1	24
Charcas, S.L.P.	23° 21'N 101° 11'	2475	14°C 363 mm	Calizo e ígneo	Fluvisol calcáreo	PJ	1	25
Amapola, S.L.P.	22° 04'N 101° 08'O	2400	18°C 524 mm	Ígneo	Litosol	PC	13	6,7,8,10,12, 13,14,15,16, 18, 19, 20, 21
						PJ	8	1,2,3,4,5,9, 11,17
Cadereyta, Gro.	20° 51'N 99° 40'O	2500	16.8°C 454 mm	Calizo	Rendzina	PJ	1	26
						PC	1	27

* PJ= *Pinus johannis*, PC= *P. cembroides*, P. cu= *Pinus culminicola*

** UTOs = Unidades Taxonómicas Operacionales = poblaciones. Para su localización véase la Figura 4.3. En el caso de las poblaciones provenientes de La Amapola, éstas se dispersaron entre un área de 50 Km².

En cada población se colectaron de tres individuos adultos elegidos al azar, cinco muestras de ramas por cada uno. Los individuos fueron descritos morfológicamente; luego se recopilaron datos cualitativos y cuantitativos de 25 variables (Cuadro 4.2), para obtener un promedio por variable de los individuos muestreados. El estudio incluyó 27 poblaciones o Unidades Taxonómicas Operacionales (UTOs).

Cuadro 4.2. Caracteres utilizados por población, para el estudio fenético de los piñoneros.

Caracter	Código	Variables o niveles
Hábito	HABI	1. Arbóreo 2. Arbustivo
Órdenes de ramificación	ORDE	1=3, 2=4-5, 3=6
Altura del tallo (m)	ALTA	1= 4 a 5.9, 2= 6 a 7.9, 3= 8-8.9, 4= 9 a 10.9.
Altura de ramificación (m)	ALRA	1= 0 a 1.9m, 2= 2 a 3.9m , 3= 4 a 4.9m, 4= 5m o más.
Diámetro del tronco (cm), tomado a 30 cm del suelo	DITA	1= 10, 2= 10.1 a 20, 3= 20.1 a 30, 4=30.1 o más
Corteza del tallo	COTA	1=fisurada a lo largo, 2=fisurada en placas cortas
Color ventral de la acícula	COVE	1= verde oscuro, 2=blanco
Longitud de la acícula (cm)	LOAC	valor promedio de 200 acículas
Anchura de la acícula (mm)	ANAC	Valor promedio de 200 acículas
Longitud de la vaina del fascículo (mm)	LOVA	Valor promedio de 200 vainas
Longitud del cono (cm)	LACO	Valor promedio de al menos 20 conos.
Diámetro del cono (cm)	DICO	Valor promedio de al menos 20 conos.
Longitud del pedúnculo (mm)	LOPE	Valor promedio de al menos 20 conos
Tamaño del umbo (mm)	TAUM	Valor promedio de 20 conos medidos por la escama más grande
Forma del umbo	FOUM	1=convexo, 2=cóncavo
Forma de la apófisis	FOAP	1=deprimida, 2=elevada
Número de escamas	NUES	Valor promedio de al menos 20 conos
Número de semillas fértiles	NSFE	Valor promedio de al menos 20 conos
Número de semillas estériles	NSES	Valor promedio de al menos 20 conos
Color de la testa de la semilla	CTSE	1= negra, 2= amarilla, 3= gris
Color del endospermo	CESE	1= rosa, 2=blanco
Longitud de la semilla (mm)	LOSE	Valor promedio de al menos 10 semillas
Anchura de la semilla (mm)	ANSE	Valor promedio de al menos 10 semillas
Grosor de la testa de la semilla (mm)	GTSE	Valor promedio de al menos 10 semillas
Número de cotiledones	NUCO	Valor promedio de entre 20 y 30 plántulas recogidas del campo

Se efectuaron dos tipos de análisis de datos: de conglomerados y de componentes principales. El análisis de agrupamiento incluyó el cálculo del índice de semejanza entre cada par posible de UTOs, con el coeficiente de distancia taxonómica promedio, la construcción de una matriz de semejanzas entre UTOs mediante la aplicación del método UPGMA de agrupamiento no ponderado con media aritmética, y la representación gráfica de las semejanzas en un fenograma. Se calculó el coeficiente de correlación cofenética (r), como medida de la distorsión entre el fenograma y la matriz de distancia original.

El análisis de componentes principales permitió, por un lado, observar la relación entre las UTOs y, por otro, obtener el valor de importancia de las variables que discriminan a los grupos formados; en tal caso se construyó una matriz de correlación entre caracteres y luego se calcularon los valores y vectores característicos; posteriormente, las UTOs fueron proyectadas sobre los ejes que representan a los tres primeros componentes principales. Los análisis descritos se realizaron con el programa NTSYS-pc (Numerical Taxonomy System, version 1.70) (Rohlf, 1992).

Resultados y Discusión

Análisis de agrupamientos

La Figura 4.2 muestra el fenograma obtenido, en el cual se observan dos grandes grupos: el de la parte superior agrupa los individuos de porte más bien bajo y hábito arbustivo, multiramificado desde el suelo o a menos

de 1.5 m de altura, con acículas bicolores y semillas con endospermo blanco. El ubicado en la parte inferior, está integrado por individuos de tamaño mayor a los 5 m de altura, con hábito subarbóreo o arbóreo, de ramificación por arriba de los 2 m de altura, con acículas unicoloras y semillas con endospermo rosa.

El primer grupo corresponde a las poblaciones de *P. johannis* (□) y, dentro de éste, en un subgrupo amplio se ubican las poblaciones de Charcas (25) y La Amapola, S.L.P. (1,2,4,5,9,11,3,17) y la de Cadereyta, Qro. (26); el otro subgrupo, formado por el topotipo de *Pinus johannis* de Concepción del Oro, Zac.(22), se relaciona fenéticamente con *P. culminicola* de Galeana, N.L.(O, 24). En este primer grupo se observa un patrón de variación discreto.

El segundo grupo está formado por poblaciones de *P. cembroides* (■), donde el patrón de variación es más bien continuo a juzgar por los índices de distancia, aunque es posible distinguir tres subgrupos. El subgrupo mayor lo forman las poblaciones de La Amapola, SLP (6,13,15,21,7,14,16,8 y 12), en el cual se incluyen, además, los ejemplares de Concepción del Oro, Zac. (23). El segundo subgrupo está formado por las poblaciones situadas al sudeste de La Amapola, dentro de las áreas más densamente arboladas de la sierra (18,19,20 y aparte está la población 10). El último subgrupo lo constituyen las poblaciones de distribución meridional, de Cadereyta, Qro (27). El coeficiente de correlación cofenético, es aceptable ($r = 0.8562$), ya que Sneath y Sokal (1973) señalan un límite inferior de 0.8 como indicador de la buena representación de la matriz en el fenograma.

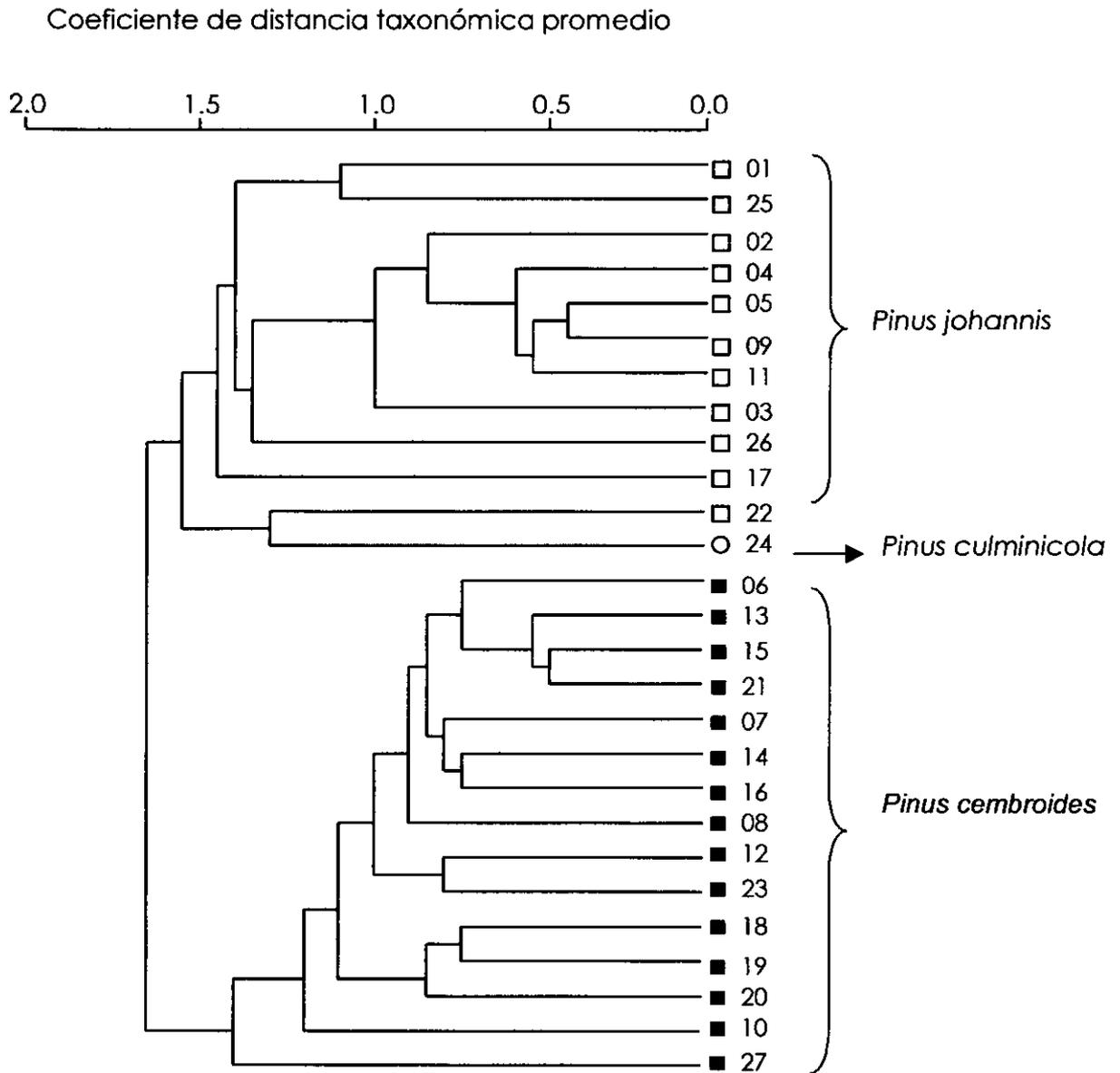


Figura 4.2. Fenograma de distancia de las relaciones entre poblaciones piñoneras ($r = 0.8562$); □ = *Pinus johannis*, ■ = *P. cembroides* y ○ = *P. culminicola*. Los números corresponden a las poblaciones indicadas en el texto.

De la Figura 4.2 cabe destacarse que la diferenciación morfológica de los taxones estudiados persiste en las áreas de simpatria. Tal es el caso de la ubicación opuesta en el fenograma de los ejemplares de *P. johannis* y *P. cembroides* de El Sombrerito (UTOs 9 y 10) y de El Quelital en La Amapola (UTOs 17 y 18); entre las mismas especies en Cadereyta, Qro. (UTOs 26 y 27); y entre *P. johannis* y *P. cembroides* de Concepción del Oro, Zac. (UTOs 22 y 23).

Además, se observan tres UTOs algo separadas de los subgrupos previamente descritos: la población 17 cuyos caracteres la agrupan en *Pinus johannis* y las poblaciones 10 y 27 que se agruparon con los *P. cembroides*.

La UTO 17 mostró un patrón fenético que combina características de *P. cembroides* (principalmente vegetativas) y de *P. johannis* (sobre todo reproductivas), de modo que los árboles son altos (miden 10 m en promedio), tienen una altura de ramificación a los 5 m del suelo, presentan tres órdenes de ramificación, tronco de 35 cm de diámetro o más y semillas con endospermo rosa; tales caracteres son propios de *P. cembroides*. Pero también tienen acículas largas (4.89 cm), de cara ventral glauca, vaina del fascículo grande (5.47 mm), cono pequeño (2.88 cm de largo por 3.86 cm de ancho), umbo pequeño (1.88 mm), umbo y apófisis deprimidos, muchas escamas en el cono (19 en promedio) y pocas semillas fértiles (5), todos ellos caracteres propios de *P. johannis*.

La UTO 10 corresponde a *P. cembroides*, sobre todo por caracteres reproductivos, pero tiende a semejarse más a los individuos de Cadereyta, Qro. que a los de La Amapola, S.L.P. La tendencia en estas poblaciones marginales del área de distribución es una fisonomía confusa, por el tamaño pequeño de los individuos y la tendencia en la forma de ramificación, que los relaciona fenéticamente con *P. johannis*; el resto de los caracteres son los típicos para la especie *P. cembroides*. Es pertinente destacar que estas poblaciones son simpátricas, es decir, que en El Sombrerito (UTO 10) y el Quelital (UTO 17) en La Amapola, S.L.P., coexisten tanto *P. cembroides* como *P. johannis* y lo mismo sucede en el sitio de Cadereyta, Qro.

En la Figura 4.3 se observa que en el primer subgrupo de *Pinus johannis*, la UTO 25 es la población ubicada más al norte; seguido por el subgrupo de La Amapola (UTOs 1,2,3,4,5,9,11 y 17) de distribución centro, y en seguida está la UTO 26 de Cadereyta, Qro., que representa al subgrupo de distribución sur (sección B). El fenograma y el mapa citado revelan diferencias discretas entre poblaciones de una especie, que sugieren una diferenciación fenotípica producida en un espacio de 3° 09' de latitud. En cuanto al subgrupo formado por *P. johannis* de Zacatecas y *P. culminicola* de Nuevo León, sólo difieren en posición geográfica por 14' de latitud (sección A), y característicamente presentan el fenotipo de porte más bajo, multiramificado desde el nivel del suelo y la almendra blanca (endospermo) propia del grupo, pero que sale del esquema del primer subgrupo por otros caracteres considerados en el análisis multivariable.

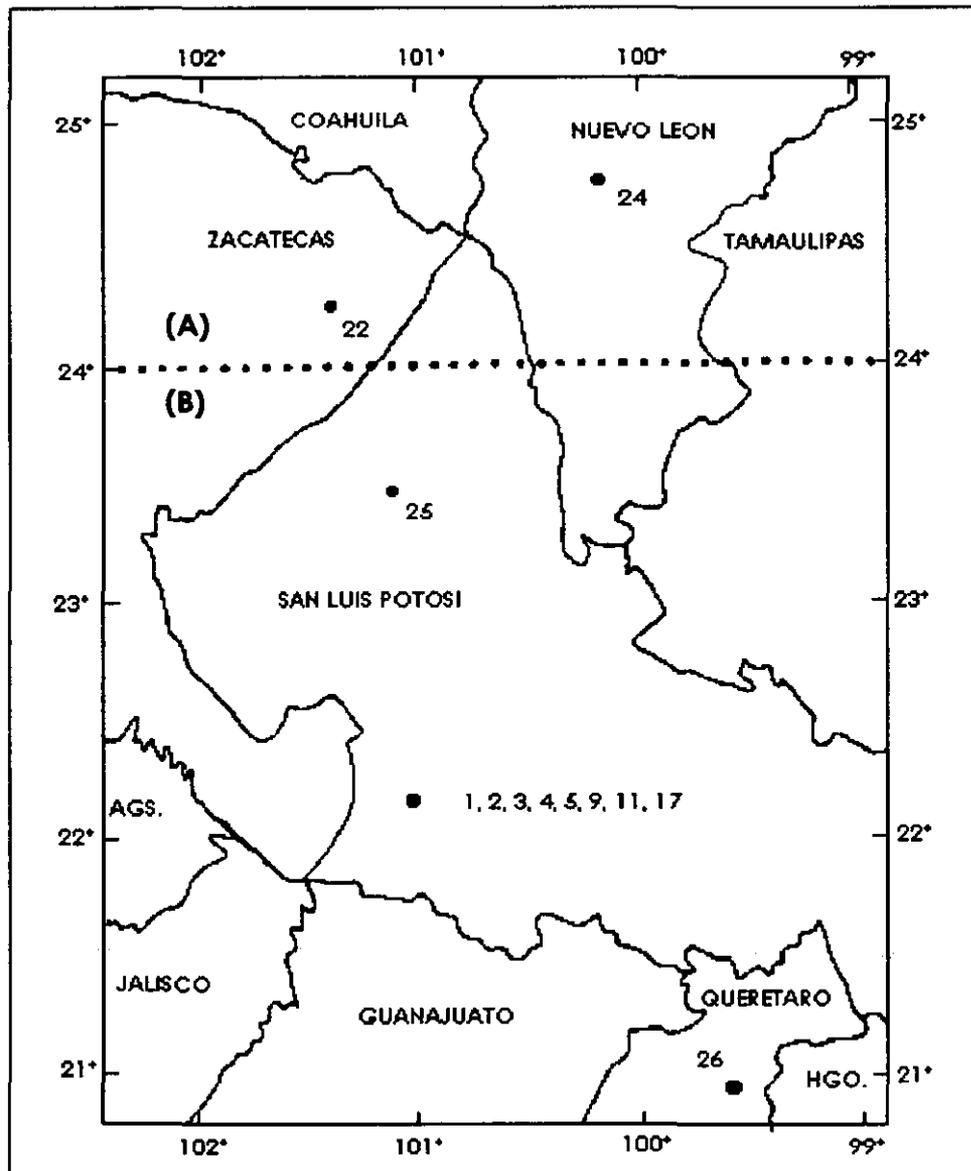


Figura 4.3. Ubicación geográfica de los subgrupos relacionados fenéticamente: sección (A) norte del paralelo 24°: *P. johannis* de Zacatecas con *P. culminicola* de Nuevo León; sección (B) sur del paralelo 24°: *Pinus johannis* del norte y sudoeste de San Luis Potosí y Querétaro.

De acuerdo con el fenograma, *P. johannis* de Zacatecas y *P. culminicola* son más próximos fenotípicamente entre sí que con respecto al primer subgrupo de *P. johannis*, formado por las poblaciones de San Luis Potosí y Querétaro.

Los dos grupos definidos en el fenograma pueden ser diferenciados por el color del endospermo y el hábito de crecimiento, como lo había mencionado Passini (1982 a, 1994b). Este resultado está de acuerdo con los límites propuestos por Perry (1991) para la subsección *Cembroides*: la especie de hábito arbóreo (*P. cembroides*) contra las de hábito arbustivo o postrado (*Pinus johannis* y *P. culminicola*), a pesar de que en ocasiones es posible encontrar individuos de *P. johannis* con hábito subarbóreo.

La primera subdivisión de los pinos de endospermo blanco distingue a un grupo de pinos encontrados en la región Boreocentral y en las Serranías Meridionales de San Luis Potosí, que tienen caracteres en común con los pinos de Querétaro y que son algo diferentes al *Pinus johannis* descrito por Robert (1978). Dichos pinos originalmente fueron consignados como *P. discolor* por Ávila *et al.* (1992) y Reyes (1992) y lo ratificaron Reyes *et al.* (1996); para las Serranías Meridionales de San Luis Potosí, por Bailey *et al.* (1982), Bailey & Hawksworth (1979, 1983), Ávila (1985) y Zavarin y Snajberk (1986); y para Querétaro, por Zavala y Campos (1993). Sin embargo, Passini (1994b) aclara y precisa que todas esas poblaciones pertenecen a *P. johannis*. El análisis fenético confirma esa aseveración e indica que dicho subgrupo de *P. johannis* puede, en efecto, ser una variante, posiblemente en el nivel subespecífico.

P. culminicola y *P. johannis* son parientes filogenéticos que se han limitado a sustratos sedimentarios como el taxon ancestral basal de la sección *Cembroides* (Malusa, 1992). No obstante, *P. johannis* ha sido encontrado en sustrato ígneo en San Luis Potosí. *P. johannis* (*P. discolor*) aparece en los cladogramas de Malusa (1992) como un taxon derivado de *P. johannis* por diferenciación de algunas poblaciones, que han adquirido amplia tolerancia a variados sustratos y a ocupar los medios más secos. Esta información de los cladogramas de Malusa (1992) es congruente con la del fenograma (Figura 4.2), ya que *P. johannis* de San Luis Potosí y Querétaro es el grupo fenético con más variación (formas arbustivas, subarbóreas y arbóreas), número variable de acículas (cuatro en Charcas, S.L.P. y tres en el resto del Altiplano, hasta dos en Querétaro), más amplia distribución (Figura 4.3, sección B) y que ocupa una mayor diversidad de sustratos y subtipos climáticos con tendencia a mayor sequía.

En cuanto al grupo de poblaciones de hábito subarbóreo a arbóreo y endospermo rosa, este estudio confirma que corresponde plenamente a *Pinus cembroides* con amplia variación pero más gradual entre sus poblaciones, dado el alto encadenamiento de los grupos formados en el árbol, por lo que no ofrece los contrastes de *P. johannis*. Queda claro que aun en simpatría, las especies *P. johannis* y *P. cembroides* de El Sombrerito y el Quelital y de La Amapola S.L.P., están aisladas y lo mismo sucede en Concepción del Oro, Zac. Cabe mencionar que en La Amapola, las poblaciones de estas especies coexisten en simpatría, lo que significa, de acuerdo con Grant (1989), que las poblaciones ocupan diferentes nichos en

el mismo hábitat general; por ejemplo, mientras *P. johannis* es poco tolerante a temperaturas altas y con frecuencia se localiza en exposiciones norte a noreste (Benavides y García 1987), *P. cembroides* es tolerante a la sequía, presenta alta eficiencia en el uso del agua (Yañez y García 1985) y predomina en las exposiciones sur y sudoeste (Bailey & Hawksworth 1983, Benavides y García 1987). Claramente se observa la evolución para lograr ventaja selectiva en cada una de esas condiciones microambientales. Más aun, *P. johannis* y *P. cembroides* ocupan áreas contiguas donde hay afloramientos ígneos sobre rocas sedimentarias, dadas sus distintas afinidades por sustrato; pero a pesar de ello, hay espacios de simpatría que reflejan la plena coexistencia de ambas especies, sobre todo donde el sustrato es ígneo.

El fenograma también indica la posibilidad de que haya individuos producidos por hibridación, ya que se aprecian poblaciones morfológicamente intermedias (por ejemplo, UTOs 17 y 10 de La Amapola, S.L.P.), donde coexisten tanto *P. cembroides* como *P. johannis*; sin embargo, hay un desfase fenológico que limita la posibilidad de cruzamiento entre dichas especies (Romero *et al.*, 1996), por lo que faltan evidencias directas sobre eventos de hibridación. Lo mismo se aprecia en Cadereyta, Qro. pues a pesar de que en la Figura 4.2 no se detectan poblaciones con "morfología intermedia", en la Figura 4.4, la UTO 27 sí la demuestra. Como antecedente, Ávila (1985) había señalado la presencia de individuos "morfológicamente intermedios" entre ambas especies en La Amapola, S.L.P., debido al traslapo en la alometría y la longitud de los fascículos. Zavala y Campos (1993) también anotaron la presencia de individuos

morfológicamente intermedios, de acuerdo con los rasgos de las semillas. Pese a estas observaciones y de acuerdo con Bailey y Hawksworth (1979), Bailey *et al.* (1982) y Zavarin y Snajberk (1986), mientras se carezca de información sobre el flujo genético, difícilmente se podría relacionar la morfología intermedia con algún proceso de hibridación.

En La Amapola, es probable que el disturbio provocado por la tala, el apacentamiento y luego por el fuego, sea la causa de la modificación de los niveles de humedad microambiental, lo que en parte, afectaría la talla de los individuos. Las poblaciones 1 y 25 se ubican en ladera y bajan hasta el límite agrícola; sus árboles son de porte bajo, de dosel disperso, jóvenes o rebrotados después de la tala y el fuego. Las UTOs 2 y 3 son poblaciones de talla subarbórea y crecen en un medio más húmedo, con incrementos en densidad hacia las crestas de los cerros; el suelo tiene bastante hojarasca y parece estar relativamente más conservado. La UTO 26 de Cadereyta, Qro., representa a individuos de talla baja inmersos en un bosque de pino medianamente conservado, ubicado en la parte alta de los cerros, pero mezclado hacia las partes bajas con individuos de leguminosas y otras familias más tropicales. En resumen, las poblaciones de San Luis Potosí muestran plasticidad fenotípica por el cambio en la forma, de acuerdo con el estado ecológico del sitio. Las poblaciones de Querétaro están afectadas por formar parte de una vegetación más diversa, con elementos tropicales en el componente vegetal que les rodea; probablemente la diferencia entre las poblaciones de San Luis Potosí y la de Querétaro es ecotípica.

La diferenciación en el nivel de especie entre *Pinus johannis* y *P. culminicola* es clara, y muy probablemente la alopatría ha favorecido para alcanzar su estado actual.

La variación fenética de las poblaciones de *P. cembroides* es amplia pero gradual, aunque la población de Cadereyta, es algo distinta al conjunto, por su porte más bajo que el resto de las poblaciones, conos más pequeños, algo parecidos a los de *P. johannis*, y dos acículas por fascículo (en las otras poblaciones en su mayoría son tres).

Análisis de componentes principales (ACP)

La variación explicada por los tres primeros componentes principales fue del 42.14 % para el primer componente, 13.55 % para el segundo y 10.43 % para el tercero. Los atributos considerados importantes por cada componente principal se relacionan en la Figura 4.4. El coeficiente cofenético fue de 0.9408.

En la Figura 4.4A se relacionan los ejes 1 y 2 del ACP, que en conjunto explican el 55.69% de la variación. El componente principal 1 es consistente con el análisis de agrupamientos, pues ordena los dos grandes grupos del fenograma: hacia el lado positivo se agrupan las poblaciones de *P. cembroides* (■), caracterizadas por presentar endospermo rosa, conos de mayor tamaño y mayor número de semillas viables, y hacia el lado negativo

las de *P. johannis* (□) y *P. culminicola* (Δ) que presentan endospermo blanco, conos pequeños y menor número de semillas viables.

Pinus johannis y *P. culminicola* se diferencian en el segundo componente principal, el cual básicamente se relaciona con caracteres fisonómicos como altura total y altura de ramificación.

Las poblaciones de *P. cembroides* que se separan del resto por efecto del segundo componente son cinco, todas ellas de La Amapola, en contraposición las de Cadereyta, la de Concepción del Oro y una de La Amapola, se ordenan de manera más compacta. El grupo característico de *Pinus cembroides* está conformado por las demás poblaciones señaladas en la Figura 4.4, todas de La Amapola.

La comparación entre los componentes 1 y 3 (Figura 4.4B), en conjunto explican el 52.57% de la variación. El componente 1 agrupa a las poblaciones como se presentaron en el esquema anterior, pero el componente 3 segrega a las poblaciones de *P. johannis* de Concepción del Oro, Zacatecas, hacia el lado positivo, por sus semillas pequeñas de testa delgada (largo 8.57 mm, ancho 6.10 mm y grosor de la testa 0.52 mm), y de manera extrema hacia el lado negativo a *P. johannis* de Monte Grande, y de Cadereyta, los cuales se caracterizan por tener semillas grandes de testa gruesa (largo 12.76 mm, ancho 8.23 mm; grosor de la testa 1.05 mm). En situación intermedia con respecto al componente 3, se hallan los *P. johannis* de la Amapola, S.L.P. y los *P. cembroides*; esta última especie muestra menor variación en cuanto al tamaño de las semillas.

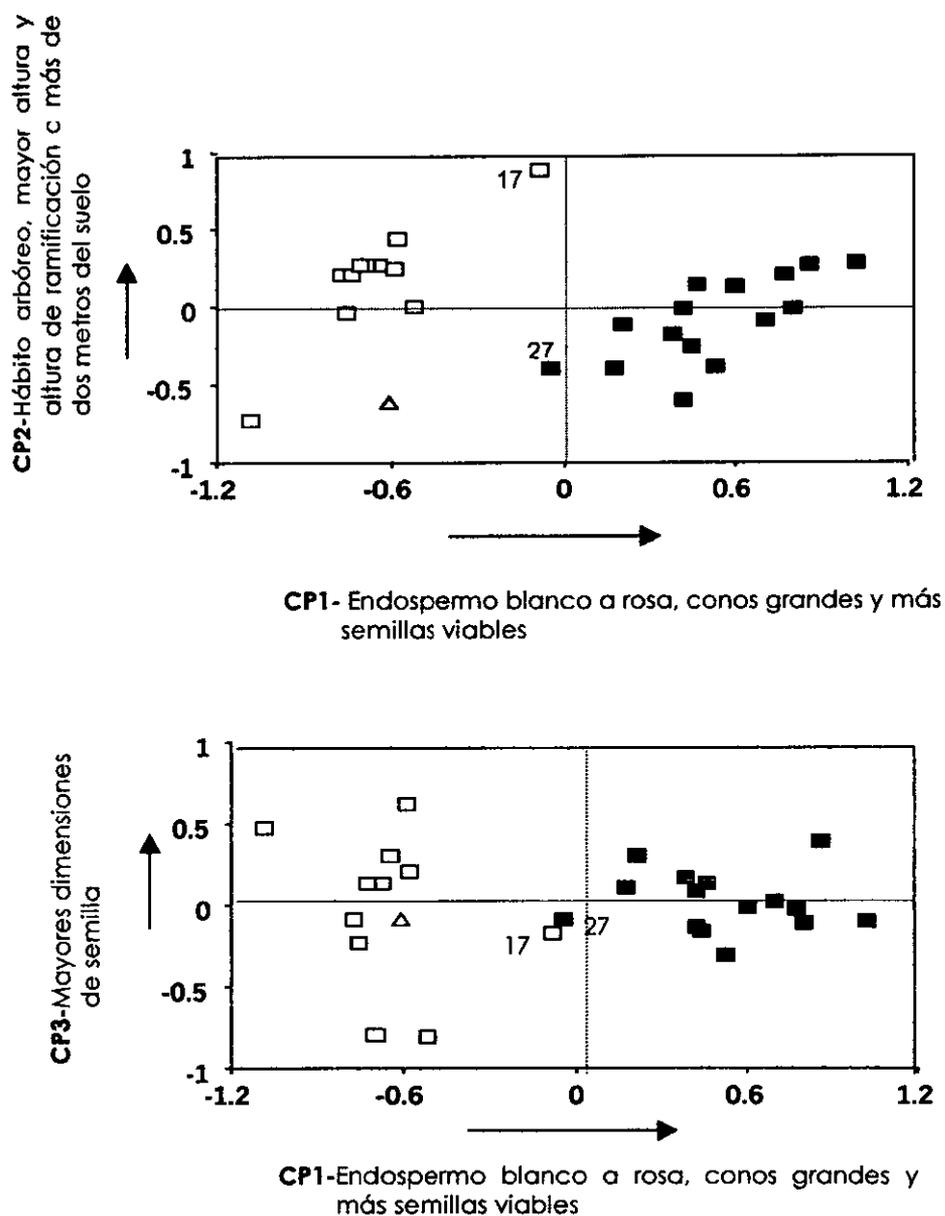


Figura 4.4. Análisis de componentes principales: **(A)** CP1 vs. CP2, **(B)** CP1 vs. CP3. El componente 1 segrega por el color del endospermo, morfometría del cono y producción; el componente 2 por atributos fisonómicos como altura del tallo, hábito arbustivo a arbóreo y altura de ramificación de la copa, y el componente 3 por alometría de la semilla. □ = *Pinus johannis*, Δ = *P. culminicola*, ■ = *P. cembra*.

Los valores de importancia de las variables que definieron a los ejes de los componentes principales se precisan en el Cuadro 4.3. Las variables más importantes en el primer componente son propias de caracteres reproductivos, en el segundo componente son determinantes los caracteres relacionados con la fisonomía, y en el tercer componente fueron importantes los caracteres relativos al tamaño de las semillas.

Las gráficas de los componentes principales concuerdan con lo presentado en el fenograma. Los caracteres morfométricos importantes para el primer componente principal fueron los determinantes para la separación de las poblaciones en nivel de especie, ya que estuvieron relacionados, principalmente, (1) con el color del endospermo, que separó los pinos de endospermo blanco y los de endospermo rosa; (2) el número de semillas fértiles, que fue alto para *Pinus cembroides* y bajo para las otras especies; (3) el diámetro del cono, que es mayor en *P. cembroides* que en el resto de las especies; (4) el color de la testa que varía más en *P. cembroides* (amarillo, gris y negro) y es único para las otras especies (gris); (5) la longitud del pedúnculo, que distinguió a los conos invariablemente sésiles de *P. cembroides*, de los sésiles a pendunculados de las otras especies; y (6) el tamaño y forma del umbo, característicamente grande (promedio 3.16 mm) y protuberante en *P. cembroides*, y pequeño (promedio 2.17 mm) y deprimido en las otras especies.

Cuadro 4.3. Valores de importancia (loading*) de los caracteres para los tres primeros componentes principales. Los primeros 10 caracteres son vegetativos, las demás son reproductivos. Se subrayan los resultados más importantes.

Caracteres**	COMPONENTE PRINCIPAL		
	1	2	3
HABI	-0.53	<u>-0.47</u>	-0.34
ORDE	0.25	<u>0.52</u>	-0.53
ALTA	0.65	<u>0.65</u>	0.14
ALRA	0.58	<u>0.61</u>	0.40
DITA	0.66	<u>0.50</u>	-0.28
COTA	-0.74	-0.26	-0.29
COVE	<u>-0.79</u>	-0.03	-0.11
LOAC	-0.44	0.60	-0.23
ANAC	<u>-0.81</u>	-0.28	-0.00
LOVA	0.23	0.28	0.13
LACO	<u>0.79</u>	-0.23	-0.27
DICO	<u>0.88</u>	-0.22	-0.28
LOPE	<u>-0.80</u>	0.45	-0.04
TAUM	<u>0.80</u>	-0.42	-0.03
FOUM	<u>-0.80</u>	<u>0.53</u>	-0.01
FOAP	0.33	-0.22	0.17
NUES	0.31	-0.09	-0.50
NSFE	<u>0.89</u>	-0.09	-0.17
NSES	0.14	<u>0.55</u>	-0.26
CTSE	<u>-0.85</u>	0.19	0.05
CESE	<u>-0.93</u>	0.08	-0.02
LOSE	0.56	0.09	<u>-0.56</u>
ANSE	0.10	0.10	<u>-0.74</u>
GTSE	-0.69	0.11	-0.47
NUCO	0.45	0.26	0.44

*"Loading" o valor de importancia para los caracteres. Se refiere a la correlación de una variable original con una de las combinaciones lineales construidas por el análisis. Los valores más altos, positivos o negativos, son los útiles para interpretar la importancia de los caracteres (James, F.C. y . E. McCulloch, 1990).

** La descripción de los acrónimos corresponde con los caracteres indicados en el Cuadro 4.2.

En el aspecto vegetativo fueron importantes para la separación de las especies, el color único de las acículas de *P. cembroides* contra el bicolor de las de *P. johannis* y la anchura de las acículas también, caracter que distinguió a *P. cembroides* de las otras especies.

Los caracteres propios del segundo componente fueron fisonómicos; su importancia fue tal que influyeron para diferenciar no sólo a las especies, sino también a las variantes morfológicas y a las probables variantes ecotípicas. Caracteres importantes como la altura del tallo, el hábito y la altura de ramificación de la copa diferenciaron: a) la separación entre *P. cembroides* y las otras especies, b) diferencias entre poblaciones de *P. johannis* sobre un gradiente latitudinal de 3° 09' de latitud Norte, y c) entre la altura de los individuos de ambiente templado contra los de la ecotonía semicálida.

El tercer componente fue importante para relacionar el tamaño de semillas con un gradiente latitudinal, ya que para *P. johannis*, las semillas grandes destacaron en Zacatecas, semillas de tamaño intermedio en San Luis Potosí, y semillas pequeñas en Cadereyta, Qro. En los piñones de endospermo blanco también se refleja variación en las dimensiones tanto de las semillas como del grosor de la testa. En el caso de *P. cembroides*, se observó homogeneidad en el tamaño de las semillas, de modo que para esta especie, los primeros dos componentes definen sus caracteres más importantes.

Queda por demostrar si las variaciones morfológicas entre los grupos de *Pinus cembroides* y *P. johannis* tienen una base genética, y probar experimentalmente si existe la plasticidad morfológica y la diferenciación ecotípica aquí argumentada.

Conclusiones

La identidad de las tres especies estudiadas se mantiene en alopatría y en simpatría.

Las dos áreas de simpatría (San Luis Potosí y Querétaro) tienen también poblaciones morfológicamente intermedias entre *P. cembroides* y *P. johannis*.

El patrón de variación muestra a cuatro subgrupos geográficos en *P. johannis*.

La semejanza fenética es menor entre *P. johannis* y *P. cembroides* que entre *P. johannis* y *P. culminicola*.

Los caracteres distintivos entre *P. cembroides* y las otras especies fueron por orden de importancia: el color y fertilidad de las semillas, la morfometría del cono, el color y anchura de la acícula, además de caracteres relacionados con la fisonomía. Para los pinos de endospermo blanco, las dimensiones de la semilla permitieron distinguir los pinos del norte, centro y sur del Altiplano.

CAPITULO 5

ECOLOGÍA DE POBLACIONES DE *Pinus cembroides* ZUCC. Y*Pinus johannis* M.-F. ROBERT

Desde tiempos remotos, los piñonares han estado sujetos a presiones antropógena. La preferencia por *P. cembroides* ha sido la causa de un aprovechamiento más intenso y como consecuencia, la densidad (Figura 5.1) y los atributos poblacionales de esta especie, se esperaría que fueran distintos a los de *P. johannis*, que es la especie que ocupa los mismos espacios y que es menos aprovechada. Para conocer el estado actual de las poblaciones de piñonero se considera importante saber:

¿Cuál es la densidad arbórea, de semillas y de plántulas de ambas especies de piñonero, en poblaciones puras y mixtas? , ¿cómo es su estructura de tamaños?, ¿qué dicen al respecto sus atributos poblacionales como natalidad, sobrevivencia, mortalidad y fecundidad?, ¿Cómo sería la tendencia de crecimiento de estos piñoneros, sujetos a manejo comunal?

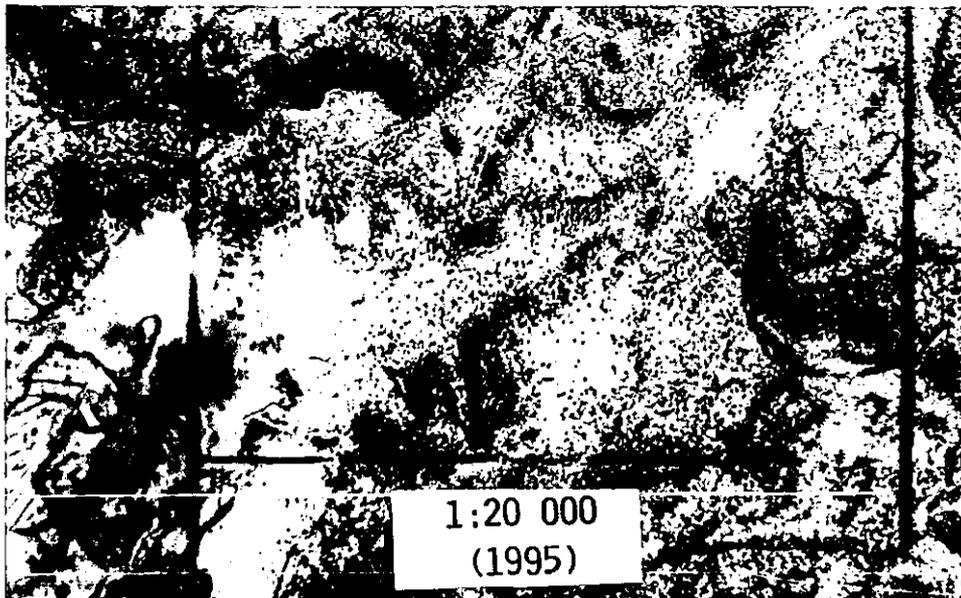


Figura 5.1. Diferencias en densidad de la masa arbórea del bosque puro de *Pinus cembroides* de La Amapola, San Luis Potosí. Fuente: INEGI, Zona F14 A 83, línea de vuelo 585, Foto No.1, escala 1:20 000, fechada el 23 de marzo de 1995.

Resumen

Los piñonares han sido un recurso forestal aprovechado como alimento para los humanos desde tiempos prehistóricos. Sin embargo, a pesar de que la cosecha de piñón como aprovechamiento sustantivo ha disminuido, la presión humana para la obtención de otros bienes de los montes como áreas para apacentamiento, tala para producción de madera, leña, forraje, conversión de tierras para agricultura, etc., están poniendo en riesgo su persistencia. En este escrito se muestra cómo los piñonares, tanto puros como mixtos, de *Pinus cembroides* y *P. johannis* de San Luis Potosí, México, sujetos a las mismas presiones antropógena pero a diferentes intensidades de aprovechamiento, varían en densidad, componentes reproductivos, estructura de población y tasa de crecimiento poblacional. Los resultados de este estudio indican que el bosque puro de *P. johannis* tiene posibilidades de permanecer por algún tiempo más que el de *P. cembroides*; la clave para su persistencia pareciera ser un aprovechamiento menos severo.

Summary

Pinyon pine woodlands have been a very useful resource for humans since prehistoric times. However, in spite of the fact that this primary use has diminished, human actions are putting pressure on them to the point that its persistence is at stake. This report shows how the pinyon pine woodlands of *Pinus cembroides* and *P. johannis* either pure or in mixed stands at San Luis Potosí State, Mexico, subjected to the same anthropogenic actions but with a different intensity of utilization, differ in density, reproductive traits, population structure and rate of growth. With this information in hand, it is anticipated that

the pure woodland of *P. johannis* has a larger probability to remain for longer than *P. cembroides*; the key factor for their persistence seems to be a less severe utilization.

Introducción

Los piñonares son un recurso forestal con aprovechamientos múltiples en las zonas semiáridas desde tiempos prehistóricos, particularmente en los macizos montañosos del sur del estado de San Luis Potosí (Rzedowski, 1965; Robert, 1973). Su principal producto ha sido la semilla, "el piñón", para consumo humano. Al igual que como sucedió con los piñonares de Estados Unidos, hoy en día tal consumo es menos importante gracias a los productos de la agricultura (Thomas, 1972; Bye, 1985; Floyd y Kohler, 1990) y a la posibilidad de derivar ingresos de otras fuentes.

El sedentarismo del hombre afectó otras características de los piñonares, entre las que destacan la apertura de espacios y fragmentación del bosque, el aclareo y la extracción. Romero *et al.* (1999) consignan la historia sobre los aprovechamientos de los piñonares: durante la Colonia, los bosques fueron afectados para construir viviendas, abrir áreas agrícolas y ganaderas y con el progreso de la minería, para formar los apuntalamientos de las minas. En el tiempo del Porfiriato, la madera de los piñonares fue el material indispensable para la construcción de vías férreas y la leña era aprovechada como combustible para las máquinas de vapor. Estos bosques actualmente son

objeto de aprovechamiento comuno-ejidal; la extracción de madera, leña y recolecta de semilla se ha realizado sin control y sin cuidado alguno durante la época de cosecha. Además que los terrenos han sido usados para agostadero, se han quemado para favorecer el rebrote de los zacates forrajeros o se han deforestado para convertirlos en tierras agrícolas. Un análisis económico de los piñonares de *P. cembroides* de Sierra Fría, Aguascalientes realizado por García (2001) deja ver que el volumen óptimo para cosechar la madera de piñonero (*P. cembroides*) corresponde a 0.31 m³, a la edad óptima de 43.9 años, con un diámetro a la altura del pecho de 25.2 cm y una altura de 7.3 m, con un valor presente neto de 93.32 pesos mexicanos por árbol (MXP\$); este precio es bajo si se toma como referencia que la madera de calidad intermedia se paga en los aserraderos de Durango a MXP\$340 y la de primera a MXP\$600.00 por metro cúbico.

Los bosques piñoneros poseen una gran importancia económica y social y, que desde el punto de vista biológico su importancia es tal que el suroeste de Estados Unidos y el norte-centro de México se han definido como el área de diversificación de los piñoneros. Sin embargo, casi no se conoce la manera en la que se han diferenciado las especies. En el aspecto poblacional son contados los estudios demográficos realizados para las especies de piñoneros. En cuanto a los piñonares de Estados Unidos, Van Pelt *et al.* (1990) realizaron un estudio demográfico en Utah que les llevó 26 años de observación; en este estudio se trató de analizar la respuesta post-disturbio de *P. edulis* en atributos como la supervivencia, la tasa de repoblación, la de crecimiento en altura y la reducción en densidad. Encontraron que a pesar del cadeneo que se les aplica a los terrenos para desmontar, el piñonero sobrevive y vuelve a repoblar los sitios. La estructura de las poblaciones es sesgada, su curva de sobrevivencia semeja a la del tipo III con muchos jóvenes y pocos adultos.

En México el estudio de los piñonares desde el aspecto demográfico es limitado. Algunos trabajos sólo presentan relaciones alométricas (altura y diámetros) contra edad, como en el caso para *Pinus nelsonii* de Miquihuana, Tamps. (Suzán, 1985), y para *P. cembroides* y *P. johannis* en La Amapola, SLP (Ávila, 1985; Cetina *et al.* 1985, 1988, 1989; Durán, 1991). Un estudio más completo fue llevado a cabo por Floyd (1986) en los piñonares chihuahuenses de *P. johannis* y los de *P. edulis* Engelm. de Colorado, Utah, Arizona y Nuevo México. Los resultados fueron presentados en términos de distribuciones de clases de tamaño y frecuencias acumuladas, con el fin de permitir la comparación de los patrones de mortalidad y mostrar que existe variación intra e interespecífica de las poblaciones. Para *P. lagunae* en Baja California, Ariaga *et al.* (1992) presentaron datos poblacionales con la intención de proponer alternativas de manejo.

Es importante destacar que hasta la fecha no existen trabajos demográficos para *Pinus cembroides*, a pesar de que es la especie más importante en México por la extensión que ocupa, por su aprovechamiento y, sobre todo, por presentar la mayor variación morfológica y ecológica sobre la que se centra el grupo *Cembroides* (Passini, 1982a). También se desconoce la ecología poblacional de *P. johannis*, cuya distribución actual es disyunta pero que vive en simpatría (o en parapatría) con *P. cembroides* en los espacios

forestales de las zonas secas del Altiplano Mexicano. Ambas especies se han diferenciado en varios caracteres morfo-fisiológicos y bioquímicos como se describió en el Capítulo 3. Sin embargo, no existe conocimiento sobre sus parámetros poblacionales, como para poder evaluar su estado actual y sus

probabilidades de permanencia. En consecuencia, los objetivos del presente estudio fueron: 1) estimar la densidad arbórea, de semillas y plántulas de poblaciones de *P. cembroides* y *P. johannis*, en áreas de simpatría y alopatría, 2) obtener la estructura de tamaños de cada población y, 3) analizar las tasas de crecimiento poblacional de esos piñonares sujetos a aprovechamiento comunal. A partir del estudio demográfico de esas poblaciones piñoneras podría generarse algún plan de manejo, siempre y cuando los campesinos coadyuvaran al aprovechamiento sostenido del recurso.

Método

Los piñonares estudiados se localizan sobre la sierra San Miguelito-Carranco, alrededor del poblado La Amapola, San Luis Potosí, S.L.P. El área de estudio ya fue descrita en el Capítulo 2.

Este estudio de las poblaciones piñoneras abarca un área de 24 Km², comprendida entre los 101°08' a 101°04' latitud norte y 22°04' a 21°58' longitud oeste (CETENAL, 1973a,b). Los sitios particulares de muestreo surgieron de una retícula de 480 puntos equidistantes ubicados cada 50 m; estos fueron numerados y sorteados para elegir el 25% de ellos, al azar. De los 120 sitios seleccionados, se eliminaron los que estaban localizados en áreas de cultivo, asentamientos humanos o lugares deforestados, por lo que sólo 106 sitios fueron los utilizados para este análisis. Estos sitios se hallan en montes dominados por poblaciones puras de *P. cembroides* (PCP), poblaciones puras de *P. johannis* (PJP), y poblaciones mixtas donde domina *P. cembroides* sobre *P. johannis* (PCM) y donde domina *P. johannis* sobre *P. cembroides* (PJM).

asentamientos humanos o lugares deforestados, por lo que sólo 106 sitios fueron los utilizados para este análisis. Estos sitios se hallan en montes dominados por poblaciones puras de *P. cembroides* (PCP), poblaciones puras de *P. johannis* (PJP), y poblaciones mixtas donde domina *P. cembroides* sobre *P. johannis* (PCM) y donde domina *P. johannis* sobre *P. cembroides* (PJM).

En cada sitio se trazó un círculo de 20 m de diámetro, es decir, de 314.16 m² de superficie. A todos los árboles de cada sitio se les midió la altura con un clisímetro y a una muestra del total de árboles, 89 individuos de *P. cembroides* y 120 de *P. johannis* elegidos al azar, se les extrajo una viruta con taladro Pressler a 30 cm del nivel del suelo, para determinar su edad por recuento de los anillos de crecimiento.

En el mes de septiembre de 1994 se contaron los conos y semillas por árbol. Posteriormente en un área de un metro cuadrado, ubicado al azar en cada sitio, se registró el número de plántulas cotiledonares con una altura menor o igual a 30 cm. Se distinguió como *Pinus cembroides* a las plántulas con 10 cotiledones o más y como *Pinus johannis* a las de siete y ocho cotiledones, como previamente las caracterizó Passini (1982a). Algunas plántulas carentes de cotiledones se distinguieron por observación de las cicatrices cotiledonarias y las más grandes por el color de las acículas, las cuales son verde oscuro en *P. cembroides* y azulado con blanco para *P. johannis*.

Para cada especie sola y en simpatria se elaboraron los gráficos de distribución de las frecuencias por clases de tamaño, a los que se anexaron los

estadísticos básicos: media de tamaño, varianza, sesgo y curtosis de acuerdo con Naylor (1976) y Zar (1996), obtenidos con el Statistical Graphics System 5.0 (1985-1991). La interpretación gráfica se hizo de acuerdo con los signos (+) o (-) y la disposición de las colas en las curvas de distribución de las frecuencias (Figura 5.2).

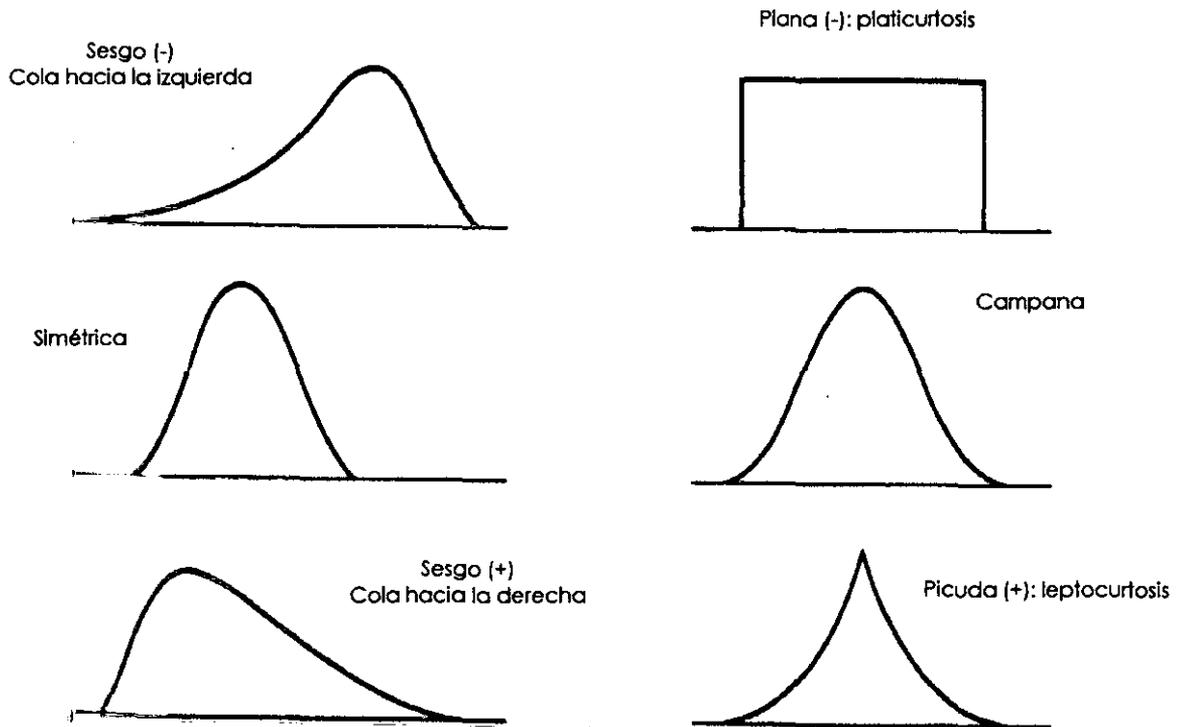


Figura 5.2. Ejemplos de distribuciones de frecuencia. Figuras tomadas de Bhattacharyya y Johnson (1977).

La altura considerada como descriptor del desarrollo de los individuos (en lugar del diámetro a la altura del pecho, ya que la multiramificación dificulta

las mediciones), se relacionó con la edad (número de anillos de crecimiento) mediante una regresión lineal, realizada en Slide Write Plus 5.0 (1983-1992).

Con base en la distribución de las clases de tamaño se construyeron tablas de vida verticales para los bosques puros y mixtos de *P. cembroides* y *P. johannis*, bajo el supuesto de que el número de individuos presentes en cada clase es el mismo que el que se hubiese obtenido si se hiciera el seguimiento de una cohorte.

Para trabajar las tablas de vida, primero se hicieron los ajustes en las distribuciones de clases de tamaños para cada condición de bosque (puro y mixto de *P. cembroides*, puro y mixto de *P. johannis*). Dichos ajustes consistieron en el suavizado mediante regresión exponencial negativa, de las estructuras poblacionales por clases de tamaño.

Posteriormente se calculó la tasa de mortalidad específica ($-k$) tal y como deriva, de acuerdo con Sánchez Velázquez (2000):

$$\frac{\partial N}{\partial t} = -k_t N, \text{ donde } k_t \text{ es la probabilidad de que un individuo muera}$$

en el tiempo t ; en una ecuación de diferencias significa que:

$$-k = \frac{\Delta \log N}{\Delta t}, \quad -k = \frac{\ln n_{i+x} - \ln n_i}{\text{tiempo (edad)}}$$

La idea fue integrar al ajuste de los tamaños de población el riesgo de mortalidad para cada clase de altura/edad.

La tasa de mortalidad específica fue usada como equivalente al valor $(-\alpha)$ de una distribución Weibull, ya que de acuerdo con Quijas (1999) y Vilchis (2000), la edad promedio de muerte γ está representada por $\mu^{-\alpha}$, donde γ es una función de μ (la edad promedio de muerte) y $-\alpha$ es una constante que indica el riesgo de muerte.

Con el fin de eliminar el signo negativo de la tasa de mortalidad específica $-k$ se hizo una transformación por antilogaritmo y se multiplicó n_x estimado por regresión por (e^{-k}) ; el resultado fue el valor (n_x) suavizado.

Entonces, en las tablas de vida que aparecen en el Apéndice 5.1, existen tres columnas n_x : el n_x observado, el n_x estimado por regresión y finalmente, el n_x suavizado y ponderado con la tasa de mortalidad específica. Este último n_x fue el utilizado para proseguir con el cálculo de los demás estimadores de la tabla de vida.

Las fórmulas utilizadas para los descriptores de la tabla de vida fueron:

- l_x : probabilidad de sobrevivencia: $l_x = n_x / n_0$
- d_x : mortalidad: $d_x = n_x - n_{x+1}$
- q_x : índice de mortalidad: $q_x = d_x / n_x$
- L_x : número promedio de individuos que viven por cada clase de tamaño(altura)/edad: $L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$
- T_x : paso intermedio para el cálculo de la esperanza de vida: $T_x = \sum L_x$
- e_x : esperanza de vida, representa el número promedio de clases adicionales que se espera que viva un individuo de la clase x . $e_x = \frac{T_x}{n_x}$

Se hizo un análisis estadístico para comparar las diferentes curvas de sobrevivencia, de acuerdo con la prueba de rangos de Peto y Peto descrita por Pyke y Thompson (1986). El estimador llamado Long Rank por Peto y Peto fue X^2 y se calcula como sigue:

$$LR = \frac{(d_1 - E_1)^2}{E_1} + \frac{(d_2 - E_2)^2}{E_2}$$

donde:

LR Representa el valor calculado de X^2 . Las iniciales LR derivan del término "Log Rank".

d_x Es la suma de las muertes observadas en la cohorte x

E_x Son las muertes esperadas para la cohorte x , determinadas por la mortalidad de cada intervalo (D_i) y la proporción de sobrevivientes (p_{xi})

$$E_{xi} = \sum D_i (p_{xi})$$

D_i Suma de las muertes de las dos poblaciones en el intervalo i : $D_i = d_1 + d_2$

p_i Proporción de individuos que sobrevive de la cohorte x en el intervalo i .

$$P_{xi} = s_{xi} / S$$

s_{xi} Es el número de individuos en una de las poblaciones al comienzo del intervalo i .

S_i Suma de los individuos que sobreviven en los dos tratamientos al comienzo del intervalo i

Para las tablas de fecundidad se hizo el ajuste correspondiente de la producción de semillas viables, entre el tamaño de población observado y el

suavizado, mediante una regla de tres: por ejemplo, si se observó que 98 individuos produjeron 12, 531.55 semillas ¿cuántas semillas producirían 65.56 individuos? $X = (65.56) (12, 531.55) \div 98$; $x = 8, 383.35$ semillas viables

El cálculo de semillas producidas y plántulas que sobrevivieron en el campo se estimó mediante la multiplicación de: (número de semillas m^2 o plántulas m^{-2}). (unidad de superficie de un sitio $314.16m^2$). (número de sitios muestreados).

La fecundidad (F) total estuvo basada sólo en las semillas viables; como la fecundidad se ve reducida por la depredación, se consideró únicamente que el 1% de semillas viables escaparon a la depredación para *P. cembroides* y el 2.5% para *P. johannis*, de acuerdo con los antecedentes que sobre el caso existen, como se mencionó en el capítulo de historia natural.

Las demás columnas de la tabla de vida fueron las siguientes:

- m_x la fecundidad¹ o número promedio de progenie producida *per capita*, en cada clase de altura/edad, se obtuvo por el cociente: $m_x = \frac{F_x}{n_x}$
- $l_x m_x$ el esfuerzo reproductivo actual² para cada clase de tamaño/edad, se obtuvo por multiplicación de la sobrevivencia con la fecundidad media para el tamaño x .

¹ Máximo esfuerzo reproductivo según Caswell (1989), progenie potencial (Hirose y Kachi, 1986; Stiling, 1999).

² La aptitud o eficiencia biológica por Silvertown (1982), fecundidad realizada (Pianka, 1983), fertilidad (Kachi y Hirose, 1985) o fertilidad en términos de esfuerzo reproductivo (Caswell, 1989) e identificada por el coeficiente F en un análisis matricial.

- Los indicadores del crecimiento de las poblaciones se trabajaron bajo el supuesto de crecimiento geométrico de las poblaciones:

R_0 Tasa reproductiva neta (básica)	$R_0 = \sum l_x m_x$
G Tiempo de generación	$G = \sum x l_x m_x / R_0$ (años)
R Tasa instantánea de crecimiento	$r = \ln R_0 / G$ (per capita)
λ Tasa finita de crecimiento	$\lambda = e^r$, donde $e=2.7183$ (por año)
t Tiempo de duplicación de las poblaciones	$N_t = N_0 \lambda^t$; $t = \ln 2 / r$ (años)

En los casos en que la tasa finita de crecimiento de la población calculada para cada caso fuera positiva e indicara una población en crecimiento, se partirá del valor conocido de lambda para estimar la población cosechable, de acuerdo con los procedimientos forestales y con Franco (1990).

Porcentaje de población cosechable:
$$H = 100 \left(\frac{\lambda - 1}{\lambda} \right)$$

Con el fin de complementar la información tabular de la vida y fertilidad de las poblaciones estudiadas, se presentarán algunas figuras representativas de las diferencias encontradas en la demografía "comparada" de los piñonares.

Resultados

Densidad arbórea, de conos, semillas y plántulas

La densidad del arbolado adulto de *Pinus johannis* (PIJO) es casi el doble que la de *P. cembroides* (PICE) en bosques puros (1314 versus 705 ind. ha⁻¹, n=66 sitios); ocurre lo contrario cuando los bosques son mixtos, donde claramente *Pinus cembroides* presenta una densidad casi del doble que la de *P. johannis* (650 versus 390 ind. ha⁻¹, n=40 sitios). La Figura 5.3 muestra las diferencias en densidad por clase de tamaño. En los bosques mixtos, la densidad de *P. johannis* se reduce en casi el 50% con respecto a los bosques puros, pero *P. cembroides* mantiene aproximadamente, la misma densidad.

Las distribuciones de densidad por tamaños son asimétricas, en todos los casos el sesgo fue positivo (Cuadro 5.1). Las colas de las distribuciones de densidad están sesgadas hacia la derecha (Figura 5.3) y, por lo tanto, las poblaciones constan de más individuos jóvenes que viejos, tanto para bosques puros como para los mixtos. La curtosis de las poblaciones de *P. johannis* en sitios puros y mixtos es platicúrtica (signo negativo, Cuadro 5.1), lo que indica que casi todas las clases de tamaño están representadas en la curva de distribución, mientras que las poblaciones de *P. cembroides* son leptocúrticas (signo positivo, Cuadro 5.1), es decir, presentan densidades altas en pocas clases de tamaño (clases 1,4 y 6 en el bosque puro y en la clase 1 del bosque mixto).

Cuadro 5.1. Estadísticos de las distribuciones de densidad (individuos ha^{-1}), para las poblaciones de La Amapola, S.L.P.

Bosque	Clases de tamaño (n)	Densidad promedio	Varianza	Sesgo	Curtois	Coefficiente de variación
<i>PICE</i>						
<i>puro</i>	13	53.07	2948.08	1.69	1.08	102.29
<i>PIJO</i>						
<i>puro</i>	9	123.44	11011.80	0.39	-0.20	85.00
<i>PICE</i>						
<i>mixto</i>	13	49.76	2753.03	2.26	2.32	105.42
<i>PIJO</i>						
<i>mixto</i>	12	31.16	1139.06	1.13	-0.47	108.28

Los números de individuos, conos y semillas, son importantes indicadores para conocer la contribución de la reproducción al crecimiento de las poblaciones (Cuadro 5.2). En términos comerciales y de silvicultura, los números de semillas producidas por unidad de superficie al año (semillas $\text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) son importantes por el valor económico de los piñones y como información fundamental para promover programas de repoblación de los sitios. No se descarta el daño a la producción ocasionado por insectos, el cual queda incluido en dos características fácilmente visibles: conos gomosos y semillas vanas.

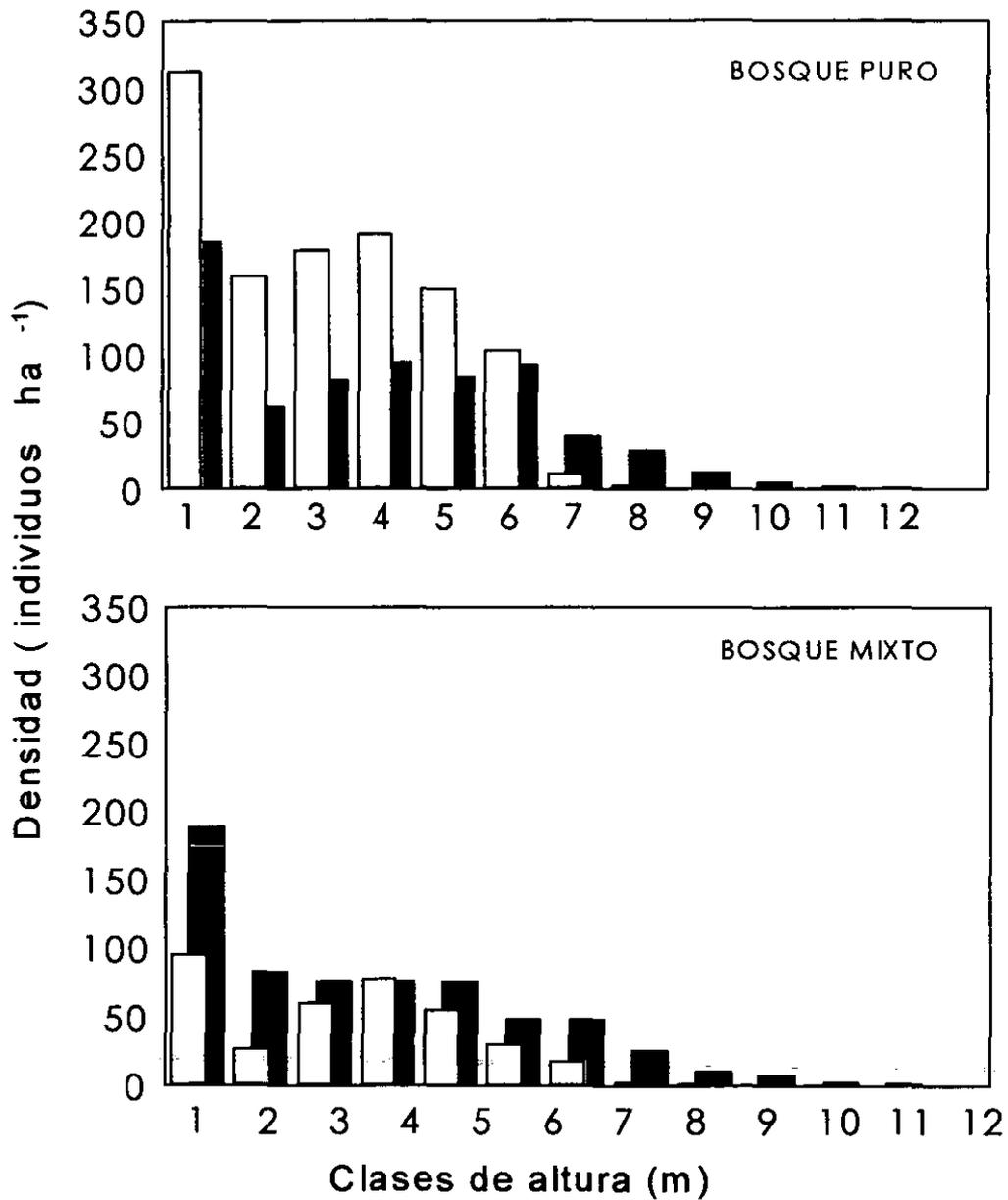


Figura 5.3. Distribución de las densidades de población por clases de tamaño (límite superior del intervalo de clase, m), en los bosques de La Amapola, S.L.P. La estructura de tamaños de los piñonares corresponde a 40 sitios de bosque mixto, a 60 de PCP y a seis de PJP. (□) *P. johannis*, (■) *P. cembroides*.

Cuadro 5.2. Producción de conos femeninos maduros y de semillas vanas y viables, éstas identificadas por color y tamaño. PC= *Pinus cembroides*, PJ= *Pinus johannis*.

Variable	Especie y Condición de bosque			
	PC puro	PJ puro	PC mixto	PJ mixto
Superficie muestreada (ha)	1.88	0.34	1.25	1.25
Individuos ha ⁻¹	705	1314	653	390
Individuos con conos ha ⁻¹	115	349	171	114
Individuos con conos (%)	35.4	22.4	25.9	27.9
Total de conos en la muestra	13 070	8 382	7 507	11 973
Número promedio de conos por individuo fértil	27.75	84.66	31.08	87.39
Conos m ⁻²	0.69	2.46	0.53	0.95
Conos gomosos y sin desarrollar	275	643	158	131
Número promedio de semillas vanas por cono	3.04	3.86	3.65	8.39
Número promedio de semillas viables por cono	8.46	1.21	7.28	1.95
Número total de semillas vanas	39 732	32 354	27 400	100 453
Número total de semillas viables	110 572	10 142	53 500	23 347
Semillas vanas por árbol	84.36	326.78	113.44	733.20
Semillas viables por árbol	234.76	101.59	226.26	170.41
Semillas viables m ⁻² . año ⁻¹	5.88	2.98	3.85	1.86
Semillas viables ha ⁻¹ año ⁻¹	58 814	29 822	38 566	18 677
Peso promedio por semilla (g)	0.75	0.32	0.75	0.32
Producción (Kg. ha ⁻¹ año ⁻¹)	44.110	9.543	28.924	5.976

De 106 muestreos (1 m² por sitio), en 10.81% de los sitios no hubo plántulas, 5.40% tuvieron alrededor de 10.83±11.37 plántulas m⁻², que es el promedio general de plántulas por muestra, en 55.85% de las muestras hubo menos plántulas que el promedio, y en 27.92% de las muestras, la densidad de plántulas estuvo por arriba del promedio. La densidad de plántulas de *Pinus cembroides* fue mayor que la de *P. johannis*, ya sea bajo su propio dosel o el de la otra especie. Se registraron 11 plántulas m⁻² de *P. cembroides* bajo dosel de *P. cembroides*, cuatro de *P. cembroides* bajo dosel de *P. johannis*, dos de *P. johannis* bajo *Pinus cembroides*, y bajo el dosel de *Pinus johannis* se registraron tres plántulas m⁻² de *P. cembroides* y una de *P. johannis*.

El porcentaje de germinación de semillas y su establecimiento en forma de plántulas fue casi inexistente (Cuadro 5.3).

Cuadro 5.3. Cambios en la densidad entre la etapa de semilla y la de plántula.

Piñonar	Semillas m ⁻² (S)	Plántulas m ⁻² (P)	Pérdidas (S-P)=Ind. m ⁻²	Pérdidas (S-P) en %	Plántulas vivas (%)
PJP	2.98	0.0313	2.9487	98.95	1.05
PJM	1.86	0.0096	1.8504	99.48	0.52
PCP	5.88	0.0185	5.8615	99.69	0.31
PCM	3.85	0.0188	3.8312	99.51	0.49
Promedio	3.64	0.0196	3.6204	99.46	0.54

* con respecto al total de semillas producidas.

Las posibilidades de repoblación dependen de los resultados del Cuadro 5.4.

Cuadro 5.4. Semillas y plántulas producidas en el área estudiada.

	Semillas*	Plántulas*
<i>Pinus cembroides</i> bosque puro	$5.88 \times 314.16 \times 60 = 110\ 835.64$	$0.0185 \times 314.16 \times 60 = 348.71$
<i>Pinus cembroides</i> bosque mixto	$3.85 \times 314.16 \times 40 = 48\ 380.64$	$0.0188 \times 314.16 \times 40 = 236.24$
<i>Pinus johannis</i> bosque puro	$2.98 \times 314.16 \times 11 = 10\ 298.16$	$0.0313 \times 314.16 \times 11 = 108.16$
<i>Pinus johannis</i> bosque mixto	$1.86 \times 314.16 \times 40 = 23\ 373$	$0.0096 \times 314.16 \times 40 = 120.63$

* Semillas o plántulas en el área: No. por m² x superficie de muestreo x No. de sitios muestreados.

Existe una gran diferencia entre la densidad de semillas viables producidas y la germinación-emergencia de plántulas; para PCP la probabilidad de transicionar entre estas dos etapas es de 0.0031, para PCM de 0.0049, para PJP es de 0.0105 y para PJM de 0.0052, lo cual implica un paso riesgoso en la historia de vida de estas especies.

Relación tamaño-edad y estructura de tamaños.

La relación entre h= altura (metros) y e= edad (años) fue positiva para ambas especies de piñonero (Figura 5.4a,b).

Los individuos más viejos tienen una edad observada de aproximadamente 110 años en *P. cembroides* y hasta de 130 años en *P. johannis*.

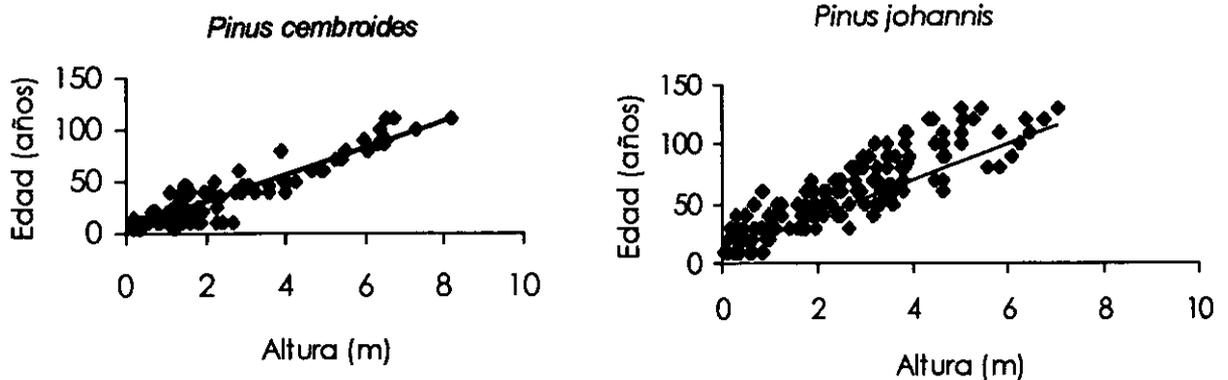


Figura 5.4. Relación altura-edad para los piñoneros potosinos:

$$P. cembroides, e = 6.85 + 12.76 h \quad (n=96, r^2= 0.89 \text{ y } p \leq 0.01),$$

$$P. johannis e^{0.5} = 2.50 + 3.29 h^{0.5} \quad (n=129, r^2=0.77, p \leq 0.01).$$

Las gráficas de frecuencia por categorías de edad (Figura 5.5) muestran un descenso claramente exponencial en *P. cembroides*, mientras que en *P. johannis* hay dos comportamientos distintos en la pendiente de las frecuencias de edades, una lineal gradual en el bosque puro, mientras que en el bosque mixto parece haber dos pendientes, una para los individuos jóvenes que están bien representados, y otra para los individuos más maduros.

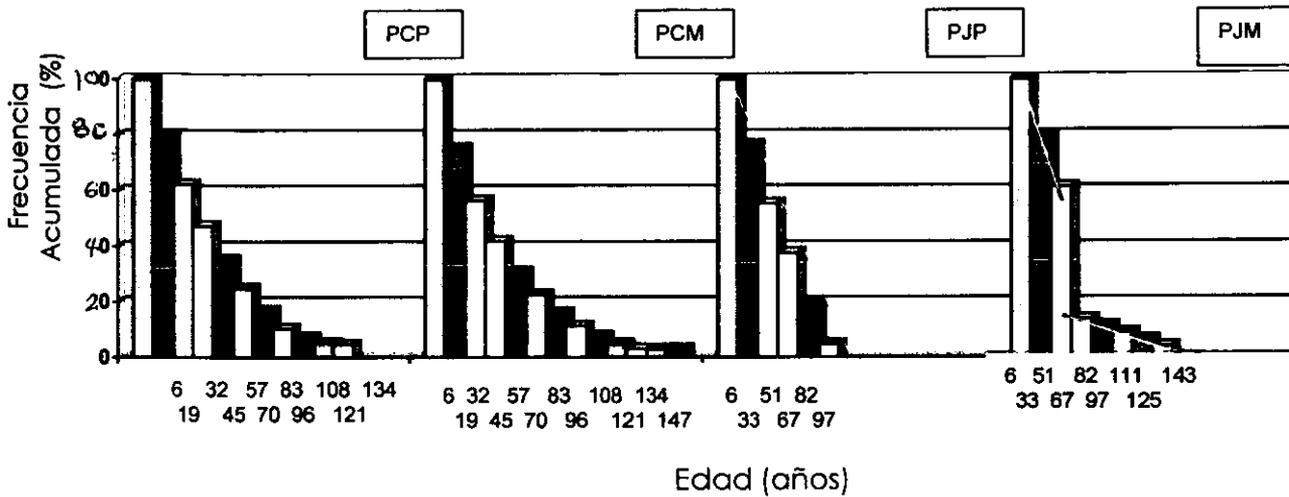


Figura 5.5. Distribución de categorías de edades para cada población estudiada. Las edades están referidas para el límite superior del intervalo de clase. Piñonar puro de *Pinus cembroides* (PCP), piñonar mixto de *P. cembroides* (PCM), piñonar puro de *P. johannis* (PJP) y piñonar mixto de *P. johannis* (PJM). Nótese la posición de las pendientes en los gráficos de *P. johannis*.

En cuanto a la estructura de tamaños, las cuatro condiciones de bosque observadas (PC puro, PC mixto, PJ puro, PJ mixto) mostraron un predominio de tamaños pequeños, una fuerte pérdida de individuos al metro de altura pero una importante presencia de individuos de tamaño intermedio y luego nuevamente pocos individuos en las clases de tamaño más altas (Figura 5.6 a). Las estructuras de población suavizadas por regresión no lineal (Cuadro 5.5 y Apéndices 5.1, 5.4, 5.7 y 5.10) para cada condición de bosque, mostraron un descenso monotónico (Figura 5.6 b).

Cuadro 5.5. Ecuaciones de regresión calculadas para ajustar el número de individuos (n_x) por clase de altura (h) para los piñonares estudiados. Estas ecuaciones corresponden a las regresiones de la Figura 5.6 b.

	Bosque puro	Bosque mixto
<i>Pinus cembroides</i>	$n_x = -150.66 + 417.63 e^{(-h/10.34)}$ $r^2=0.76, p<0.01$ $n_0 = -150.66 + 417.63 e^{(-0/10.34)} = 266.96$ $n_1 = -150.66 + 417.63 e^{(-1/10.34)} = 228.49$ $n_2 = -150.66 + 417.63 e^{(-2/10.34)} = 193.52$ $n_3 = -150.66 + 417.63 e^{(-3/10.34)} = 161.85$ $n_4 = -150.66 + 417.63 e^{(-4/10.34)} = 133.06$ $n_5 = -150.66 + 417.63 e^{(-5/10.34)} = 106.93$ $n_6 = -150.66 + 417.63 e^{(-6/10.34)} = 83.20$ $n_7 = -150.66 + 417.63 e^{(-7/10.34)} = 61.65$ $n_8 = -150.66 + 417.63 e^{(-8/10.34)} = 42.09$ $n_9 = -150.66 + 417.63 e^{(-9/10.34)} = 24.34$ $n_{10} = -150.66 + 417.63 e^{(-10/10.34)} = 8.22$	$n_x = -3.04 + 203.90 e^{(-h/3.83)}$ $r^2=0.87, p<0.01$ $n_0 = -3.04 + 203.90 e^{(-0/3.83)} = 200.85$ $n_1 = -3.04 + 203.90 e^{(-1/3.83)} = 154.06$ $n_2 = -3.04 + 203.90 e^{(-2/3.83)} = 118.00$ $n_3 = -3.04 + 203.90 e^{(-3/3.83)} = 90.22$ $n_4 = -3.04 + 203.90 e^{(-4/3.83)} = 68.81$ $n_5 = -3.04 + 203.90 e^{(-5/3.83)} = 52.32$ $n_6 = -3.04 + 203.90 e^{(-6/3.83)} = 39.61$ $n_7 = -3.04 + 203.90 e^{(-7/3.83)} = 29.82$ $n_8 = -3.04 + 203.90 e^{(-8/3.83)} = 22.28$ $n_9 = -3.04 + 203.90 e^{(-9/3.83)} = 16.46$ $n_{10} = -3.04 + 203.90 e^{(-10/3.83)} = 11.98$ $n_{11} = -3.04 + 203.90 e^{(-11/3.83)} = 8.53$
<i>Pinus johannis</i>	$n_x = 228.01 + (-137.57)e^{(-h/-13.72)}$ $r^2=0.84, p<0.01$ $n_0 = 228.01 + (-137.57)e^{(-0/-13.72)} = 90.44$ $n_1 = 228.01 + (-137.57)e^{(-1/-13.72)} = 80.04$ $n_2 = 228.01 + (-137.57)e^{(-2/-13.72)} = 68.86$ $n_3 = 228.01 + (-137.57)e^{(-3/-13.72)} = 56.83$ $n_4 = 228.01 + (-137.57)e^{(-4/-13.72)} = 43.89$ $n_5 = 228.01 + (-137.57)e^{(-5/-13.72)} = 29.98$ $n_6 = 228.01 + (-137.57)e^{(-6/-13.72)} = 15.01$ $n_7 = 228.01 + (-137.57)e^{(-7/-13.72)} = -1.08$	$n_x = 321.66 + (-225.17)e^{(-h/-23.44)}$ $r^2=0.69, p<0.01$ $n_0 = 321.66 + (-225.17) e^{(-0/-23.44)} = 96.49$ $n_1 = 321.66 + (-225.17) e^{(-1/-23.44)} = 86.68$ $n_2 = 321.66 + (-225.17) e^{(-2/-23.44)} = 76.44$ $n_3 = 321.66 + (-225.17) e^{(-3/-23.44)} = 65.75$ $n_4 = 321.66 + (-225.17) e^{(-4/-23.44)} = 54.60$ $n_5 = 321.66 + (-225.17) e^{(-5/-23.44)} = 42.97$ $n_6 = 321.66 + (-225.17) e^{(-6/-23.44)} = 30.82$ $n_7 = 321.66 + (-225.17) e^{(-7/-23.44)} = 18.15$ $n_8 = 321.66 + (-225.17) e^{(-8/-23.44)} = 4.93$ $n_9 = 321.66 + (-225.17) e^{(-9/-23.44)} = -8.8$

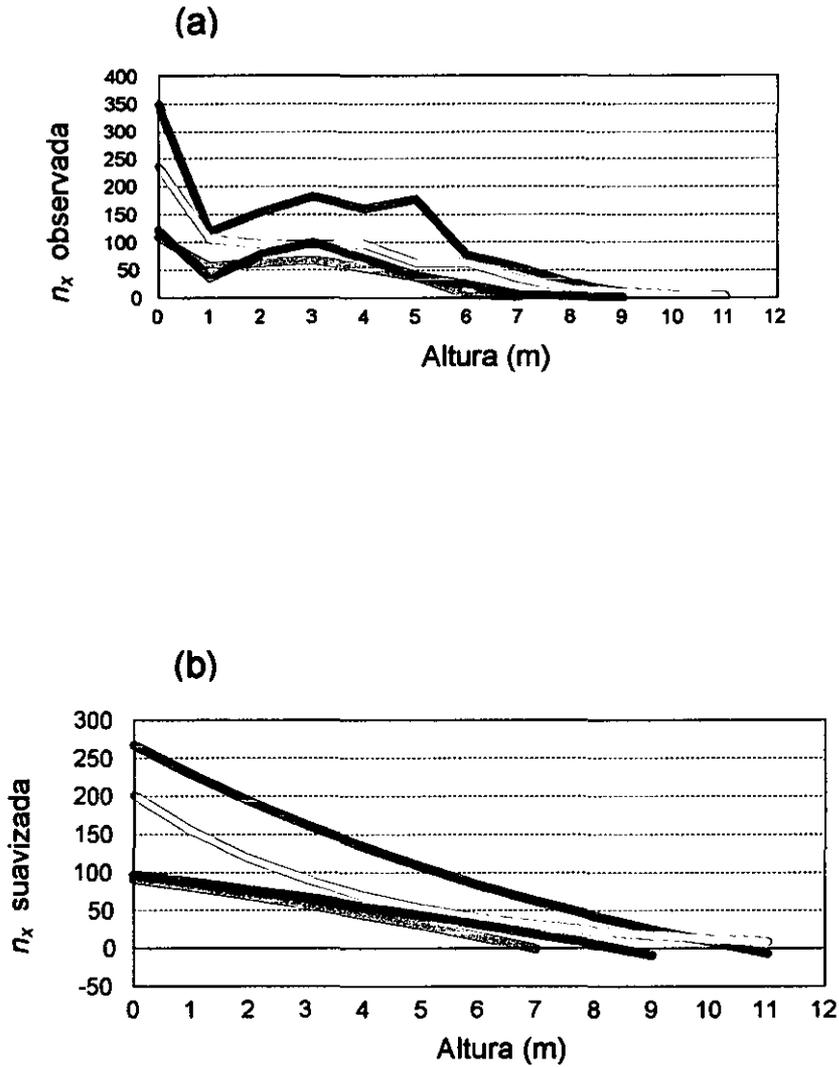


Figura 5.6. Número de individuos : (a) observados para cada clase de altura de pinos y (b) ajustados por regresión, para suavizar y producir el descenso monótonico en la estructura poblacional: *Pinus cembroides* puro (línea verde), *P. cembroides* mixto (línea naranja), *P. johannis* mixto (línea azul) , *P. johannis* puro (línea roja).

Sobrevivencia - mortalidad

De las tablas de vida se obtuvo y analizó el valor de sobrevivencia, el de mortalidad y la esperanza de vida para cada población (Apéndices 5.2, 5.5, 5.8 y 5.11).

Sin considerar la mortalidad de semilla a plántula germinada, que ya se vio que representa la etapa de mayor riesgo de mortalidad y, considerando sólo las plántulas a partir del tamaño 0.1 cm hasta juveniles y adultos de varios metros de altura, las curvas de sobrevivencia de los piñonares mostraron ser del Tipo I en el bosque puro de PC y en los bosques puro y mixto de PJ (Figura 5.7). Esto significa que la mayoría de los individuos se pierden en la etapa de mayor tamaño(altura)-edad, cuando ya son adultos, y aquí puede suponerse que están implícitas las formas de aprovechamiento que el hombre realiza sobre estos recursos naturales. El bosque mixto de *P. cembroides* muestra un patrón de sobrevivencia del tipo II, lo que supone una probabilidad de mortalidad constante entre clases de tamaño.

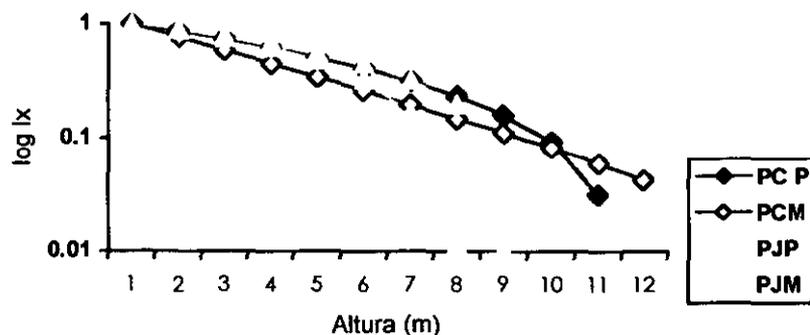


Figura 5.7. Curvas de sobrevivencia de las poblaciones estudiadas.

De acuerdo con los datos de mortalidad y la prueba de rangos de Peto y Peto para comparación de las curvas de sobrevivencia (Pyke y Thompson, 1986), las curvas del Tipo I de *P. johannis*, en bosque puro y mixto no presentaron diferencias significativas en la proporción de individuos que sobreviven y que mueren ($X^2_{LR} = 1.2475$, $X^2_{(1,0.5)} = 3.841$). La comparación de las curvas de sobrevivencia entre *P. cembroides* bosque mixto y *P. johannis* se obvió, dadas las diferencias visibles en la forma de las curvas. Entre *P. cembroides* bosque puro y *P. johannis* puro la diferencia en la curva de sobrevivencia tipo I fue significativa ($X^2_{LR} = 118.2781$, $X^2_{(1,0.5)} = 3.841$); el cálculo aparece en el Apéndice 5.13.

Esperanza de vida

La esperanza de vida de las poblaciones también mostró diferencias para las categorías de altura/edad., p. ej. PCP tiene una e_x máxima para la clase de tamaño 0.1- 1 m, de 62.5 años, PCM de 45.39, PJP de 72.21 años y PJM de 81.78 años. A juzgar por lo anterior, *P. johannis* parece tener mayor e_x que *P. cembroides*, aunque esto es discutible.

Fecundidad- Fertilidad

La fecundidad y por lo tanto, la fertilidad de los piñonares es distinta según la especie y la condición de bosque puro o mixto (véase Apéndices 5.3, 5.6, 5.9 y 5.12 ; Figura 5.8 a, b). Por la forma de las gráficas, el patrón de fecundidad unimodal de PCP, PCM y PJP es más parecido entre sí que lo presentado por PJM.

En cuanto a proporción, nótese que la escala de *P. cembroides* es del doble del tamaño de la de *P. johannis*, lo que muestra una gran diferencia en la cantidad de semillas fértiles al comparar ambas especies. Debe destacarse la diferencia importante que existe entre la fecundidad potencial (m_x) y la realizada ($l_x m_x$).

Para PCP la etapa fértil inicia alrededor de los 20 años y es máxima en edades intermedias, de los 70 a 100 años para luego decrecer; en PCM inicia casi igual pero el máximo casi se logra entre los 100 y 120 años. PJP inicia su producción semillera alrededor de los 30 años y su máximo lo tiene a los 80 años y así se mantiene constante hasta la edad registrada de 112 años, edad que parece corresponder a la etapa intermedia de su vida, argumento que sostenemos aunque no hayamos registrado individuos de mayor edad, los cuales sí estuvieron presentes en la población mixta de *Pinus johannis*. PJM inicia su etapa fértil desde los 30 años pero a los 50 muestra un máximo y disminuye su producción paulatinamente hasta los 100 años, aunque a los 125 años, presenta otro repunte en la fertilidad para luego reducirla nuevamente.

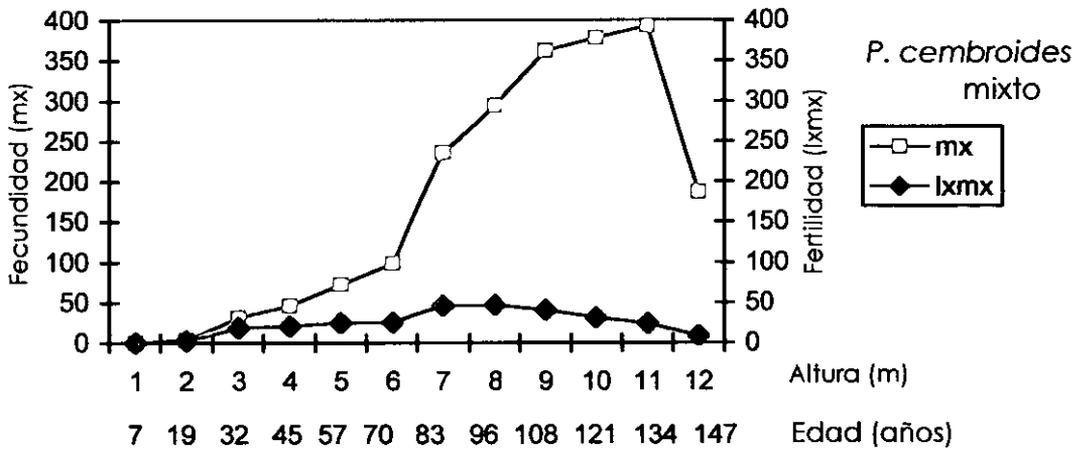
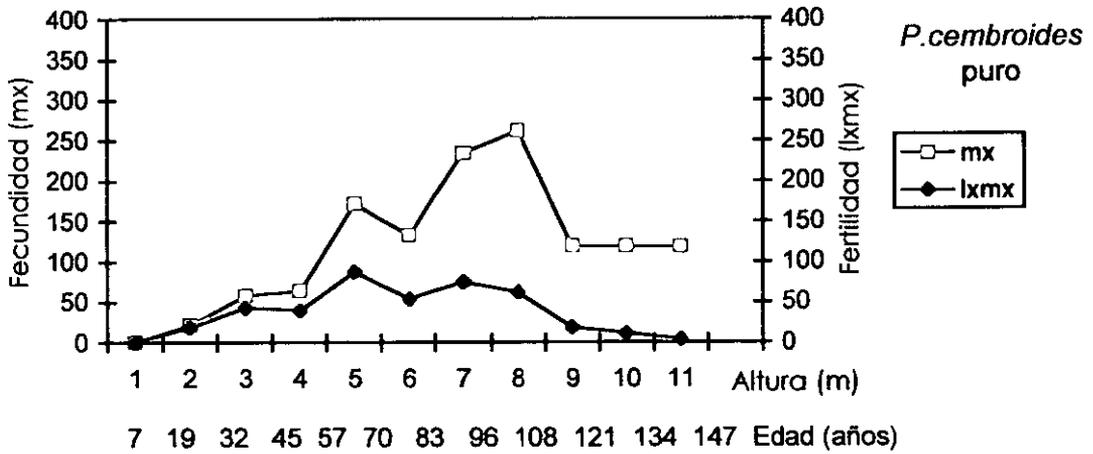


Figura 5.8 a. Fecundidad (mx) y fertilidad (lxx) para cada clase de altura-edad en los piñonares de *Pinus cembroides*.

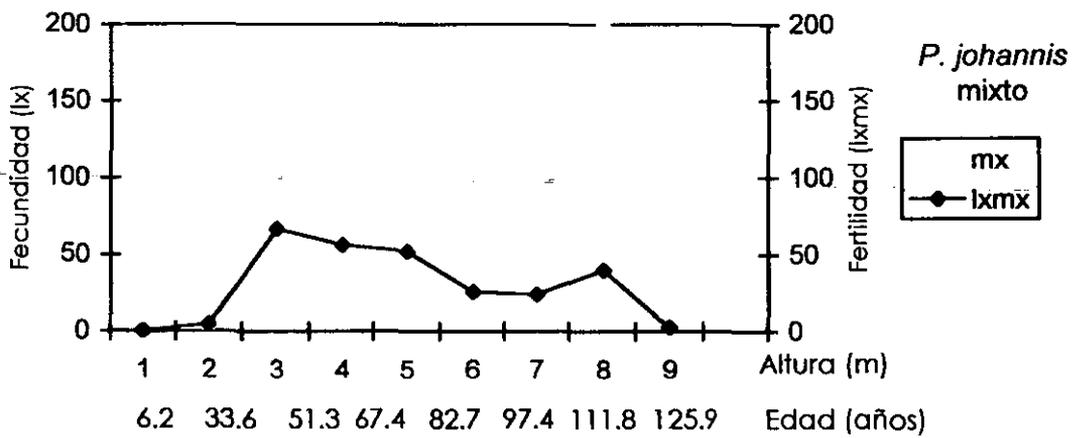
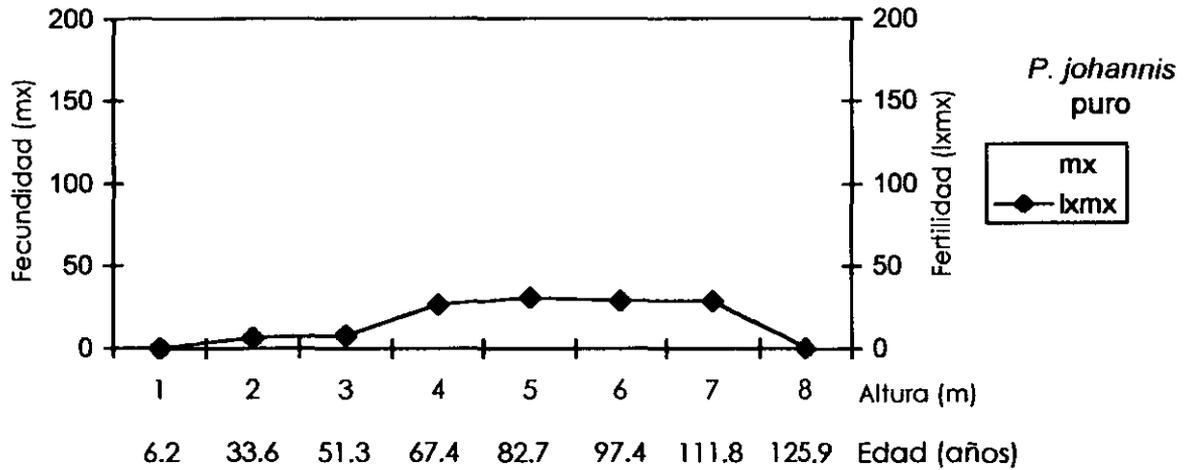


Figura 5.8 b. Fecundidad (mx) y fertilidad (lxx) para cada clase de altura-edad en los piñonares de *Pinus johannis*.

Indicadores del crecimiento de las poblaciones bajo el supuesto de crecimiento geométrico

Los indicadores de crecimiento (R_0 , r , λ) fueron calculados (Cuadro 5.6), aunque lo más probable es que en las condiciones actuales de aprovechamiento, la repoblación dependa de los resultados de los indicadores que consideraron el efecto de la depredación.

La tasa reproductiva neta (R_0) que cuantifica la progenie esperada por generación fue mayor que uno ($R_0 > 1$) en todos los casos, por lo que se esperaría que cada individuo dejara más de un descendiente para la siguiente generación. Los bosques mixtos de PC y PJ dejan más del doble de descendientes que los bosques puros con o sin depredación, aunque ésta influya determinadamente en la proporción de los que realmente formarán parte de la repoblación de los piñonares.

El tiempo de generación (G) o tiempo promedio que pasa desde el nacimiento del progenitor hasta el nacimiento de los descendientes, es más o menos cercano, 70-110 años, aunque más largo en los bosques mixtos que en los bosques puros, a excepción del bosque mixto de PJ, donde fue 20 años más corto.

La tasa instantánea de crecimiento (r) fue ligeramente mayor que cero en todos los casos ($r > 0$) por lo que las poblaciones tienden a crecer, algo más notable en las poblaciones mixtas donde hubo depredación.

Cuadro 5.6. Indicadores del crecimiento de las poblaciones bajo el supuesto de crecimiento geométrico

Tipo de bosque	<i>Pinus cembroides</i>				<i>Pinus johannis</i>			
	Sin depredación		Con depredación		Sin depredación		Con depredación	
	Puro	Mixto	Puro	Mixto	Puro	Mixto	Puro	Mixto
Indicadores								
Tasa reproductiva neta (básica) $R_0 = \sum l_x m_x$	411.5607	284.1340	4.1133	10.5293	126.8770	270.8716	2.7494	6.5353
Tiempo de generación $G = \sum x l_x m_x / R_0$	69.12	89.32	69.13	108.51	84.60	67.22	88.94	102.67
Tasa instantánea de crecimiento $r = \ln R_0 / G$	0.0871	0.0503	0.0204	0.0217	0.0572	0.0833	0.0114	0.0457
Tasa finita de crecimiento $\lambda = e^r$, donde $e=2.7183$	1.0910	1.0516	1.0207	1.0219	1.0589	1.0869	1.0114	1.0468
Tiempo de duplicación de las poblaciones $N_t = N_0 \lambda^t$; $t = \ln 2 / r$	7.95	13.78	33.97	31.94	10.73	8.32	60.80	15.16

La tasa finita de crecimiento (λ) equivalente en significado a R_0 pero definida por unidad de tiempo (años), fue por supuesto, mayor que uno, y más alta en bosque mixto que en el puro de ambas especies, a excepción del bosque de *P. cembroides* sin depredación.

Los tiempos en que se esperaría la duplicación de las poblaciones si la intensidad de aprovechamiento (como principal factor antropógena de modificación de la historia natural) fuera constante, serían muy contrastantes para las dos condiciones consideradas en PJP: con depredación 60 años y sin depredación 10 años; o tan bajos como en PJM, el cual tardaría de 8 a 15 años en duplicarse con y sin depredación respectivamente. El bosque de *P. cembroides* sin depredación tardaría casi 8 años en duplicarse pero con depredación lo haría en 34 años. En los bosques de PC sin depredación el tiempo de duplicación variaría de 14 a 32 años en el puro y mixto respectivamente. Aparentemente, la diferencia es mínima cuando hay depredación, alrededor de los 30 años.

La población cosechable, calculada como número de individuos que se pueden extraer para cada caso aparece en el Cuadro 5.7. Los porcentajes de población cosechable más altos corresponden con las poblaciones de PCP (8.3%) y PJM (8.0%), en ambos casos cuando se considera que no hay depredación de semillas, lo cual en parte aseguraría la persistencia de esas poblaciones. Los piñonares donde hay depredación de semilla permiten una repoblación más baja, por lo que los índices más bajos de cosecha de árboles corresponden a PJP y PCP (1.13% y 2.03%).

Cuadro 5.7. Porcentaje de población cosechable: $H = 100 \left(\frac{\lambda - 1}{\lambda} \right)$

	Sin depredación		Con depredación	
	Puro	Mixto	Puro	Mixto
<i>P. cembroides</i>	8.34	4.91	2.03	2.15
<i>P. johannis</i>	5.56	8.00	1.13	4.47

Discusión

Densidad

Los bosques puros de *Pinus johannis* en San Luis Potosí son doblemente más densos que los de *P. cembroides*; sin embargo, ocupan una extensión discontinua y restringida en superficie. Debe considerarse que *P. cembroides* ha sido la especie que por siglos ha habitado el Altiplano Mexicano, y que *P. johannis* se diferenció del Complejo Cembroides, por lo que la morfología, fisiología y ecología de ambas especies ha tendido a su diferenciación.

La baja densidad de *P. cembroides* quizá se deba a que los individuos tienen morfología arbórea, copa densa y un importante número de órdenes de ramificación, lo que propicia una mayor cobertura, una mayor dispersión entre individuos y una densidad más baja. La alta densidad de *P. johannis*

en situación de bosque puro se favorece por la morfología de la especie, ya que los individuos son subarbóreos, de copa dispersa y ramificación profusa desde la base, lo cual favorece el hacinamiento. No obstante, en esta situación de bosque se podría suponer que falta el dosel o estrato superior que le brinde a *P. johannis*, la sombra necesaria para tolerar un microambiente seco.

P. johannis, por ser menos tolerante a los déficits hídricos que *P. cembroides*, subsiste en los bosques mixtos porque *P. cembroides* facilita su establecimiento (Romero *et al.*, 1996), idea que parece estar en común acuerdo con la de Floyd (1986), quien mencionó que dadas las condiciones de sequía en el estado de Chihuahua, la germinación y sobrevivencia de las plántulas de *P. johannis* son dependientes de la presencia de plantas nodriza o de cualquiera otra cobertura y que, en su estudio, los encinos de la especie *Quercus gambelii* Nutt. favorecieron la creación de bancos de plántulas de piñonero. Asimismo, Drivas y Everett (1988) y Chambers (2001) también encontraron la necesidad de planta nodriza (*Artemisia tridentata*) para el establecimiento de *Pinus monophylla*.

Una de las preguntas que surge es hasta cuándo esos bancos de plántulas pueden persistir para repoblar los sitios, puesto que la competencia impuesta por la densidad de las plántulas más la depredación se reflejan en una alta mortalidad. Este efecto también fue registrado por Van Pelt *et al.* (1990) para *P. edulis* al mostrar tasas de crecimiento vegetativo altas (más de un metro de crecimiento en 26 años) a costa de un 27% de pérdida de densidad en las poblaciones establecidas. Se desconoce bajo qué

circunstancias se favorecería el establecimiento de *P. johannis*, al grado de dejar a la nodriza para volverse autosuficiente y hasta competitivo, con la facultad para reemplazar a *P. cembroides* en algunos de los sitios hasta convertirse en poblaciones uniespecíficas. Por lo anterior, la presencia de las poblaciones puras de *P. johannis* en el Altiplano es casi inexplicable.

Por otro lado, la respuesta de las plantas al disturbio también es importante; los mismos autores, Van Pelt *et al.* (1990), han observado la estructura de las poblaciones de *P. edulis* (piñonero del sudoeste de Estados Unidos) en dos momentos con 26 años de diferencia entre ellos, y encontraron que las poblaciones iniciales de 5.9 m y después de 18.8 m, cambiaron de un sesgo positivo moderado (0.8) a uno negativo pero casi normal (-0.3) y que aún con la aplicación de prácticas de manejo para desmontar grandes áreas como son el cadeneo y el desenraizado, *P. edulis* pudo sobrevivir y rebrotar, tan sólo por unas cuantas raíces finas adheridas al suelo. *P. johannis* ha sido caracterizado por Floyd (1986) como especie de etapa seral subsecuente al disturbio, debido a la inconsistencia en edades, diámetros y en la tasa de mortalidad entre clases de tamaño.

Desde una perspectiva demográfica, pudiera pensarse que la intensa utilización de semillas y la extracción masiva de *P. cembroides* a principios de siglo, haya contribuido para que ahora se encuentren los *P. johannis* en masas puras.

Las poblaciones actuales de La Amapola muestran una tendencia parecida en su distribución de tamaños (sesgada a la derecha) ya sea que

estén en bosque puro o mixto, lo que dificulta argumentar sobre detalles importantes en la estructura poblacional .

Por diferencias en la expresión sexual de las especies (Romero *et al.*, 1996), las poblaciones de *P. johannis* producen menor cantidad de semillas que las de *P. cembroides*, ya que mientras el 100% de los individuos adultos de *P. cembroides* son aptos para producir conos femeninos y semillas viables, sólo el 60% de los árboles de *P. johannis* de San Luis Potosí lo están también. El 40% restante de la población está conformada por individuos androicos. De ese 60% de árboles productivos, deben restarse los árboles asincrónicos fenológicamente y, aunado a lo anterior, es probable que existan cruzamientos exogámicos fallidos, dado que la androdicea permite suponer que existe esterilidad masculina, como se ha visto en *Solanum* (Willson, 1983) e incluso en animales como el camarón (Sassaman y Weeks, 1993), como una de las consecuencias en los pasos transicionales o "ensayos" entre la dicea nominal y la funcional, que conducen en parte, al alto índice de aborto consignado aquí como semillas vanas .

Los bosques puros de ambas especies parecen ser algo más productivos que los bosques mixtos (semillas viables ha⁻¹ año⁻¹). De acuerdo con el porcentaje de individuos con conos, el bosque de *P. cembroides* puro se conforma de un tercio de individuos productivos y dos tercios de individuos no productivos, entre jóvenes y seniles; el bosque de *P. johannis* posee un 20 por ciento de individuos reproductivos y 80 por ciento de individuos no reproductivos.

En el caso de los bosques mixtos, la población reproductiva para ambas especies está representada aproximadamente por un cuarto del total de los individuos. En cuanto al promedio de conos por individuo y por unidad de superficie, *Pinus johannis* en bosque puro y mixto rebasa considerablemente la producción de *P. cembroides*; sin embargo, la mayor producción de conos no se refleja en una mayor producción de semillas viables, de modo que la relación en cuanto a la productividad estimada en semilla se invierte; *P. cembroides* produce más semillas viables, casi el doble por árbol y por unidad de superficie con respecto a *P. johannis*, tanto en bosque puro como en mixto. Si se considera el peso de la semilla, *P. cembroides* quintuplica a *P. johannis* en términos de $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$.

De la producción de semillas viables por árbol, una fracción menor al 1% en *P. cembroides* y al 2.5% en *P. johannis* tiene la posibilidad de germinar, mientras que el 99% de las semillas viables de *P. cembroides* y el 97.5% de las de *P. johannis* son recolectadas por humanos, y depredadas por aves y roedores en el área de La Amapola, S.L.P. (Cetina *et al.*, 1988). Esta diferencia entre semillas viables y pérdidas por depredación explicada por Cetina *et al.* (1988) corresponde casi con el resultado observado de plántulas en el campo (Cuadro 5.3). La posibilidad de repoblación de los bosques es baja si se considera que aun con la existencia de un reservorio de semillas (no evaluado pero posible, porque la germinación de las semillas se observa en julio y agosto por ser el período lluvioso, mientras que la liberación de las semillas ocurre hasta septiembre y octubre), sólo se registran en promedio 10 plántulas m^{-2} en el período de germinación, de las cuales muy pocas sobreviven las primeras heladas ($0.078 \text{ ind. m}^{-2}$).

Relación tamaño-edad y estructura de tamaños.

La relación altura-edad de los piñoneros fue positiva, lineal en *P. cembroides* y lineal ajustada con exponente en *P. johannis*, lo que da una idea sobre la mayor variabilidad de la altura como estimador de la edad en *P. johannis*. De cualquier manera, la tendencia dice que a mayor altura mayor edad.

Tendencias lineales y curvas en la relación tamaño (x)-edad (y) observó Lorimer (1980) para los árboles templados de Los Apalaches: *Tsuga canadensis* $y=9.1+3.09x$; *Fagus grandifolia* $y= 7.04 x^{0.81}$; *Liriodendron tulipifera* $y= 14.2 + 0.5x + 0.0188 x^2$; *Betula lutea* $y= -4.1+ 3.53 x$; *Acer rubrum* $y= 47.8 + 0.74 x$, *Betula lenta* $y=3.7 + 2.36 x$; *Quercus prinus* $y= 3.6 + 1.55x$. La tolerancia a la sombra es el argumento que Lorimer (1980) establece para justificar la tendencia curva en estos casos. Si esa justificación es verdadera, *P. johannis* también apoyaría el pronunciamiento, puesto que esta especie requiere niveles de sombra para su establecimiento, como ya fue descrito previamente, y como parece ser un requerimiento para otros piñoneros que requieren de nodrizas como *Pinus monopylla* (Drivas y Everett, 1988). Stewart (1986) encontró una relación tamaño-edad curvilínea en *Pseudotsuga menziesii* del tipo: $\log e (\text{edad})= 5.86 + 0.33 \log e x (\text{dap})$; para el caso de *Abies amabilis* y *Tsuga heterophylla* encontró relaciones diámetro-edad de los tipos lineal, exponencial, logarítmico y de potencia, los cuales dieron buenas correlaciones aunque parecen casos aberrantes; la amplia

La variación de la altura con respecto a la edad es la causa, la variación de la altura fue justificada como una consecuencia al disturbio, principalmente debido al fuego. Por otro lado, la relación edad (x)-altura (y) en la especie *Pinus palustris* de Norte América estudiado por Platt *et al.* (1988), muestra dos patrones, uno del tipo logístico en las plantas mayores de 5 cm y otro exponencial en los tamaños menores a 5 cm de altura. La función exponencial es referida por estos autores como propia de poblaciones en rápido crecimiento mientras que la otra tendencia, parece justificar a los árboles que exhiben una lenta tasa de crecimiento en alturas sobre todo, propias de una edad avanzada. Sánchez Velásquez *et al.* (1991) encontraron para la relación diámetro/edad en *Abies religiosa* del estado de Veracruz, una función inversa : $DAP = edad / (0.00357 \text{ edad} + 1.3887)$, esto es, $y = a + b^{-1/x}$ y se justifica por un efecto de tolerancia a la sombra al igual que lo mencionó Lorimer (1980), reducción por autoaclareo y competencia interespecífica. La estructura poblacional definida por clases de edad en *Pinus palustris* mostró un sesgo positivo, es decir con una larga cola hacia la derecha que identifica a los individuos más viejos y menos abundantes. La relación exponencial negativa que mostró esta tendencia fue $y = 11.44 e^{-0.0175x}$; otra tendencia de potencia negativa fue identificada por la ecuación $y = 102.29 x^{-0.833}$. Estas estructuras de edades curvilíneas nuevamente justifican a especies de bosques mésicos, umbrófilas como *Pinus johannis*, que aunque en etapa adulta pueden sobrevivir como bosques uniespecíficos, su sobrevivencia en la etapa de establecimiento está facilitada por la presencia de un dosel superior, el que en simpatria suele ser de *Pinus cembroides*.

P. cembroides debería tener individuos representantes de edad más avanzada como lo ha registrado Passini (1985) para los árboles de Durango, de hasta 350 años, lo que se contrapone con la edad observada en las muestras de San Luis Potosí, razón por la que Cetina *et al.* (1989) y Durán (1991) califican a los bosques de La Amapola como jóvenes.

En los piñonares estudiados el disturbio no falta, lo que explica la asimetría o discontinuidad en la distribución de frecuencias de tamaños, como lo asegura Wallin (1996). La estructura de tamaños de las poblaciones puras o mixtas de La Amapola, S.L.P. es sesgada a la derecha, aunque más en *Pinus cembroides* que en *P. johannis*; con una curtosis positiva en la primera especie (distribución leptocúrtica) y negativa en la otra (platicúrtica), lo que significa que las poblaciones de *Pinus johannis*, de menor importancia para los propósitos comerciales del piñón y madera, cuentan con una mejor representación de individuos en varias de las clases de tamaño. La forma de las estructuras de población registradas en La Amapola, S.L.P. son semejantes a las de *P. edulis* de Flagstaff, Arizona y de *P. johannis* (*P. cembroides* var. *discolor*) de Matachic, Chihuahua (Floyd, 1986).

Pese a que la forma de la estructura de tamaños en *P. johannis* y *P. cembroides* de La Amapola es semejante (sesgada positivamente), se muestran tendencias distintas: *P. cembroides* presenta mayor alteración entre clases de tamaños, desde tiempos históricos, por el constante aprovechamiento silvopastoril de la especie. *Pinus cembroides* en consecuencia, ha sido más modificada en su estructura de tamaños que *P. johannis*, quizá también por la cosecha de semillas, la corta de arbolitos de

talla comercial para ornato navideño, y en tiempos de la Colonia y antes de la Revolución, por la extracción masiva de árboles seleccionados para madera de construcción, durmientes, etc., ya que S.L.P. fue el paso hacia las minas del norte (Beltrán, 1956) y el lugar donde se estableció la red ferroviaria del centro del país; además hubo extracción de leña y carbón de los bosques potosinos para la Ciudad de San Luis Potosí, proceso que persistió en forma creciente hasta finales de los años cincuenta, cuando hubo mayor disponibilidad de combustibles alternativos, principalmente el gas L.P.; estas fechas coinciden con la edad media de las poblaciones y posiblemente también, *P. cembroides* fue el recurso más abundante y preferido para la cocina³. Tales razones han provocado que, a la fecha, casi 50 años después de dichos eventos, los bosques actuales representen a la más reciente repoblación natural en un ambiente con otros tipos de alteraciones.

Las distribuciones de edad de las poblaciones estudiadas tienen la forma de una curva exponencial negativa; Floyd (1986) basada en un pronunciamiento de Knowles y Grant (1983) acerca de la forma de estas estructuras de edad, asegura que se deben a patrones de mortalidad de poblaciones completamente maduras, donde: "el punto de inflexión en las curvas representa la transición hacia el estado sucesional que ha sido tradicionalmente descrito como de una comunidad clímax". Este argumento coincide con *P. cembroides* en cuanto a que es una especie más madura sucesionalmente que *P. johannis*. Platt (1988) mencionó que las estructuras poblacionales con tendencia exponencial negativa son propias de

³ Comunicación personal, Aguirre Rivera Juan Rogelio. Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

poblaciones perennes estables, lo que coincide con el concepto del clímax. Si se habla de estabilidad poblacional en sentido estricto, sería temerario aplicar el concepto a estos piñonares, dados los grandes disturbios que sufre el área. Poblaciones estructuralmente sesgadas a la derecha y con tasas de crecimiento poblacional constantes (λ) que señalan cierta estabilidad, han sido detectadas por Enright y Ogden (1979) y Ogden y Powell (1979) en *Nothofagus fusca* y *N. menziesii*, especies de Nueva Zelanda.

P. johannis, al igual que lo señaló Floyd (1986) para los bosques de Chihuahua, presenta unas estructuras de población que por las características de cambio abrupto en las pendientes trazadas entre los individuos jóvenes y los viejos, revela que se trata de poblaciones en desarrollo, discontinuas por intervención humana y quizá otras limitantes, las cuales se encuentran en alguna etapa de sucesión. *P. johannis* en bosque puro carece del punto de inflexión ya mencionado y en el bosque mixto presenta dos pendientes, lo que señala también, los efectos posiblemente del disturbio, los cuales han limitado el desarrollo, la permanencia y la estabilidad de dichas poblaciones, y que además, bajo el supuesto de que por tratarse de poblaciones en desarrollo posterior a *P. cembroides* por el efecto nodriza, aun no han logrado la estrategia competitiva que les permita crecer y estabilizar su crecimiento.

Sesgos positivos en la distribución de tamaños y/o edades de varias especies han sido manifiestos por diversos autores: Kachi y Hirose (1985) para *Oenothera glazoviana*, especie templada de Japón; Condit *et al.* (1988) para *Cecropia insignis* y *Zanthoxylum belizense*; Lorimer (1980) para árboles

caducifolios y coníferas tolerantes a la sombra: *Betula lutea*, *B. lenta*, *Fagus grandifolia*, *Acer rubrum*, *Tsuga canadensis* y *Fagus grandifolia*, especies de Los Apalaches en Norteamérica; Knowles y Grant (1983) para las coníferas de Colorado: *Picea engelmannii*, *Pinus contorta*, *P. scopulorum* y *P. flexilis*, coníferas de Colorado; Platt et al. (1988) para *P. palustris* propio de Georgia; Stewart (1986) para varias poblaciones de especies de Oregon: *Tsuga heterophylla* y *Abies amabilis*; por Sánchez Velásquez et al. (1991) para *Abies religiosa* de Veracruz, México. Distribuciones de tamaño platicúrticas han sido consignadas en árboles tropicales pioneros (Condit et al., 1988), caracterizados por una alta tasa relativa de crecimiento y tendencia a reducir el crecimiento poblacional, tales como *Zanthoxylum belizense* y *Cecropia insignis*.

Otras hipótesis se han establecido para las formas de distribución de edades que no corresponden con la exponencial negativa, tales como la estructura multimodal observada en *Anthotaxis selaginoides* (pino lápiz) de Nueva Zelanda, la cual sugiere períodos de repoblación seguidos por prolongados autoaclareos (Ogden, 1985). Otro ejemplo de distribución multimodal fue registrado en *Swietenia macrophylla* de los bosques de Bolivia (Gullison et al., 1996).

Por otro lado, hay una lenta pero apreciable expansión del piñonar en La Amapola; de acuerdo con la comparación aerofotográfica del bosque, entre 1967 y 1995 se ha extendido (1.7% de la superficie), hacia las partes bajas de las montañas, además de un aumento en la densidad entre clases de tamaño. Esto también lo sigue el análisis demográfico, a juzgar por las tasas de crecimiento poblacional observadas. La Dra. Passini afirma

que ella había anticipado el fenómeno de expansión de los piñoneros desde 1973 (comunicación personal). El fenómeno de expansión tanto en distribución geográfica como en densidad de los piñoneros es común en Centroamérica, Eurasia y la región Mediterránea, como ha sido consignado para *P. edulis* y *P. monophylla* entre los piñoneros y *P. hartwegii* entre otras especies, en respuesta a la supresión del fuego, el pastoreo, el aclareo, el incremento en el CO₂ atmosférico y, a los procesos de facilitación inducidos por las interacciones bióticas con aves y roedores, entre otros factores (Yeaton *et al.*, 1987; Richardson y Bond, 1991; Miller y Wigand, 1994; Belsky, 1996; Chambers, 2001).

En cuanto a las características de la tabla de vida de cada población, destaca mencionar que si se incluyera en la sobrevivencia la pérdida ocasionada entre semillas producidas y plántulas emergidas, habría una depresión abrupta en el número de individuos, lo que daría lugar a una curva de sobrevivencia tipo III; como solo se registraron individuos emergidos de 0.01m a más de 11 m, la sobrevivencia se ajusta a una curva de tipo I en la mayoría de los casos y una al tipo II. El primer tipo de curva de sobrevivencia es común en poblaciones que exhiben cuidado parental por lo que hay protección de los infantes y juveniles (Stiling, 1999), lo que puede analogarse al beneficio que representa el nodrizaje, específicamente determinante para *P. johannis*. Para *P. lagunae* de la Sierra La Laguna en Baja California, la curva de sobrevivencia es del tipo III (Arriaga *et al.*, 1992), lo que se traduce en una gran pérdida de la población en etapas iniciales de desarrollo, y el argumento sobre los factores causales se apoya en la conjunción de efectos del fuego natural y el ataque severo de larvas

descortezadoras de mariposa, las cuales infestan al bosque. La esperanza de vida para *P. lagunae* fue calculada en 125 años, cuando los árboles han alcanzado una altura máxima de 22 m. Aunque el medio méxico en el que se desarrolla *P. lagunae* no es comparable con el xérico de *P. cembroides* y *P. johannis*, vale la pena mencionar que *P. johannis* en condición de bosque mixto tiene una e_x de 81.7 años a un metro de altura, en bosque puro, 72.21 años y en *P. cembroides* varía de 62.5 años a 45.36 en los bosques puro y mixto respectivamente. Parece que el efecto en la esperanza de vida se debe al aprovechamiento más severo que se le dá a las poblaciones de *P. cembroides* por sobre las de *P. johannis*, y entre las poblaciones de *P. johannis*, la diferencia en la e_x puede estar en la protección y facilitación por nodrizaje que *P. cembroides* le concede a *P. johannis* en los bosques mixtos, no obstante a que con el tiempo (es una hipótesis), *P. johannis* puede reemplazar a *P. cembroides* y el efecto está patente en la menor e_x de ésta especie en asociación.

En términos de fecundidad y fertilidad, los árboles que producen más semillas son los de 3 a 6 m de altura en *P. johannis* (58 a 83 años), y los de 6 a 9 m en *Pinus cembroides* (83 a 121 años). La diferencia entre ambos se relaciona con el tamaño y madurez alcanzados por los individuos de cada especie, pero en general, los árboles más productivos para cualesquier especie y situación (bosque puro o mixto), son los de tamaño intermedio a más alto, y casi uniformemente, la productividad declina con las últimas tres clases de tamaño dada la vejez de los individuos.

Un detalle importante al analizar la productividad semillera de los piñonares, es que estos datos corresponden a un año caracterizado como

"bueno" por la producción masiva de piñones, en el que se supone hay semillas para la repoblación del bosque pero también para saciar a los depredadores, y estos años "buenos" suelen ocurrir cada ocho años, de acuerdo con los cálculos de García y Gómez (1988) hechos para los piñonares de La Amapola, S.L.P. Tal periodicidad corresponde, de acuerdo con estos autores, a la presencia de "bajas" temperaturas al final del verano (23.02°C). En cuanto a los depredadores de piñones citados en La Amapola, se han mencionado insectos (*Contarina* sp., *Conophthorus cembroides* Wood, *Leptoglossus occidentalis* Heidemann y *Dyorictra albovitella* Hulst); aves (*Aphelocoma coerulescens*, *A. ultramarina*, *Corvus corax*, *Zenaida asiatica* y *Zenaida macroura*) y roedores (*Peromyscus difficilis* J.A. Allen, *P. maniculatus* Osgood y *Sciurus oculatus* Dalquest) (Flores-Flores y Díaz-Esquivel, 1987; García et al., 1987; Martínez Delgado et al., 1989).

La labilidad sexual es una de las manifestaciones de los mecanismos de cruzamiento y su función es prevenir la autofertilidad, hecho observado en *P. johannis* del sureste de Arizona, en Chihuahua y en el Altiplano Mexicano (Floyd, 1986; Bailey y Hawksworth, 1987) y para otras especies como *P. edulis* (Whitham y Mopper, 1985; Floyd y Kohler, 1990; Mopper y Whitham, 1992), especie en la que no sólo cambia la producción de conos, sino que también hay un efecto de la herbivoría sobre la expresión sexual y la arquitectura arbórea.

La edad de los individuos es otro factor que también influye en la productividad semillera. Floyd (citado por Bye, 1985) y Floyd y Kohler (1990)

han indicado que para *P. edulis*, individuos mayores de 25 cm de diámetro basal son monoicos y producen significativamente más conos por árbol pero menos semillas viables que los árboles de edad intermedia, los cuales se vuelven diecos con función femenina (ginodiecia), o que árboles más pequeños normalmente diecos con función masculina (androdiecia). Aunque en el caso de *P. cembroides* y *P. johannis* no separamos la producción de conos por expresión sexual de los árboles, es apreciable de las curvas de fertilidad, que la edad intermedia a madura es la más productiva tanto en número de conos como de semillas.

El crecimiento de las poblaciones piñoneras puras y mixtas de *P. cembroides* y *P. johannis* bajo el esquema de aprovechamiento actual.

Bajo el supuesto de medio físico-biótico homogéneo y temporalmente invariable, el cálculo de los atributos poblacionales y finalmente de los indicadores de crecimiento nos permite comparar el estado actual de las poblaciones de PCP,PCM, PJP y PJM de La Amapola S.L.P. , que muestran estar por encima del estado de crecimiento constante ($r > 0$, $R_0 > 1$ y $\lambda > 1$), con otras especies de referencia y otros medios (Cuadro 5.8).

Cuadro 5.8. Comparación de la tasa de crecimiento de los piñoneros con las de otras especies

Especie	Medio	λ	Circunstancia	Referencia
<i>Pinus cembroides</i>	Seco	1.0207- 1.0910	Con y sin depredación	Este trabajo
<i>Pinus johannis</i>	Seco	1.0114- 1.0869	Con y sin depredación	Este trabajo
<i>Pinus palustris</i>	Templado	1.032	Especie inestable por fuego	Platt et al., 1988

Especie	Medio	λ	Circunstancia	Referencia
<i>Pinus contorta</i>	Templado del Holoeno, hace más de 11 mil años, calculado con base en depósitos de polen	1.0006- 1.0087	Crecimiento que favoreció la teoría de la migración de los pinos fósiles	Mac Donald y Cwynar, 1991
<i>Alnus incana</i>	Templado	0.842- 1.011	Variabilidad espacial	Foster y Marks, 1987
<i>Oenothera glazoviana</i>	Templado	1.0408	Variable por clase de tamaño y edad	Kachi y Hirose, 1985
<i>Mammillaria magnimamma</i>	Templado	1.20 y 1.31.	Con y sin disturbio	Quijas (1999)
<i>Heisteria concina</i>	Cálido húmedo	1.10		
<i>Tetragastris panamensis</i>		1.26	$\lambda < 1$ pionera	Condit <i>et al.</i> , 1998
<i>Trachillia tuberculata</i>		0.99	$\lambda > 1$ seral	
<i>Zanthoxylum belizense</i>		0.94	tardía	
<i>Guarea sp.</i>		0.79		
<i>Cecropia insignis</i>		0.74		
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	Cálido húmedo	1.0002		Martínez y Álvarez, 1995
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Cálido húmedo	1.0429		Olmstead y Alvarez (1995)
<i>Omphalea oleifera</i>	Cálido húmedo	1.009		Palomeque (1988) en Martínez y Álvarez, 1995
<i>Thrinax radiata</i>	Cálido húmedo	1.0925 a 1.1492		Olmstead y Alvarez (1995)
<i>Coccothrinax readii</i>	Cálido húmedo	1.0549		Olmstead y Alvarez (1995)
<i>Phlox drumondii</i>	Seco	1.0047	Invernadero	Leverich y Levin, 1979
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	Seco	1.026	Especie rara con limitaciones para crecer	Vilchis (2000)

Se advierte que los piñonares del Altiplano mexicano están creciendo, tienen λ altas comparadas con los otros pinos citados, inclusive con *P. contorta* cuyas tasas de crecimiento sirvieron para justificar la migración y expansión geográfica de los pinos del Holoceno en Norteamérica, hipótesis que se justifica a la vez por Millard y Wigand (1994) con la curva de crecimiento (tomada de Miller y Rose, en prensa) de los bosques de piñonero-junípero del Holoceno; esta curva es del tipo exponencial. Probablemente esta hipótesis de la alta tasa de crecimiento y el fenómeno de expansión pueda seguir siendo vigente con *P. cembroides*, especie invasora actualmente hasta Centroamérica (Richardson y Bond, 1991), que continúa expandiéndose a merced del cambio que ha sufrido el medio ante los modificadores antrópicos. Debe destacarse que estas tasas de crecimiento son altas a pesar del disturbio y que, no son tan diferentes de las presentadas por especies de ambientes inclusive contrastantes.

Económicamente, estas poblaciones seguirán siendo un recurso potencial para los usufructuarios del bosque y, aunque no se explota la producción bajo un plan de manejo, existe cierta proporción de la población (menos del 10%), que puede ser cosechable sin detrimento de ese recurso forestal. El nuevo problema es definir qué porción de la estructura de la población puede ser extraída si consideramos que los datos de fertilidad en este caso se basaron en un año bueno y no en uno de los más comunes, y con qué margen de seguridad. Faltan asegurar detalles que tienen que ver con las tasas de crecimiento de la población, los tamaños de población y la máxima productividad sostenible, ya que estos son los indicadores o las medidas del vigor poblacional, en las cuales se apoyan los manejadores de

recursos. De aquí que, de acuerdo con Burgman *et al.* (1993), falta todavía generar un esquema probabilístico para hacer predicciones acerca del futuro de las poblaciones. Las predicciones para las poblaciones naturales varían en función de un gran número de factores y, en lugar de conformarse con el cálculo de un crecimiento determinístico de tiempo discreto, debe hacerse un cálculo de crecimiento estocástico, el cual incluya un amplio espectro de respuestas según las variables que puedan alterar la estructura de edades, el tamaño de la población, las tasas reproductivas, etc. Una modificación al modelo de crecimiento determinístico para transformarlo en estocástico permitiría adicionar un componente importante de incertidumbre a las predicciones del modelo y sería más útil si con diferentes prácticas de manejo, se limita el tamaño de la población. La remoción de los excedentes poblacionales sería efectiva también, siempre y cuando, los errores asociados con la estimación del tamaño de las poblaciones indiquen que la abundancia excede al umbral específico.

Finalmente, todos estos cálculos tienen la intención de aprovechar sin menoscabar, la continuidad de los bienes y otros valores intangibles de los piñonares, es decir de tener un aprovechamiento sostenible del bosque. Tal esquema de manejo oportuno y sin riesgos, necesariamente requiere de una mejora en las oportunidades de bienestar para los campesinos, para que con dicha alternativa, consideren también otras actividades y permitan en un tiempo "malo", el restablecimiento de las poblaciones piñoneras continuamente afectadas.

Conclusiones

Los piñonares de La Amapola, San Luis Potosí, se diferencian en:

Densidad. Los bosques de *P. johannis* son doblemente más densos que los de *P. cembroides* cuando son puros, pero en simpatria, la densidad de cada especie es próxima al 50%. *P. johannis* vive subordinado a la sombra de *P. cembroides*; las poblaciones puras existentes probablemente subsistieron al lograr ventaja con la destrucción masiva del bosque de *P. cembroides*.

Productividad semillera. Los bosques puros producen más que los bosques mixtos, y *P. cembroides* es cinco veces más productivo que *P. johannis*. En los bosques mixtos la diferencia entre especies es insignificante.

Repoblación natural. El número de semillas viables $\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ que pudieran germinar son: de *P. cembroides*, 58 814 en el bosque puro y 38 566 en el bosque mixto; de *P. johannis* 29 822 en el bosque puro y 18 677 en el mixto. La probabilidad de sobrevivencia de los nuevos vástagos es en promedio, de 0.078 ind. m^{-2} .

Estructura poblacional. Las poblaciones puras o mixtas de las dos especies piñoneras muestran una estructura de tamaños sesgada a la derecha, aunque más en *P. cembroides* que en *P. johannis*, platicúrtica en esta especie y leptocúrtica en la primera, como consecuencia de la utilización de *P. cembroides*, principalmente en las clases de mayor tamaño. Como la

extracción forestal es más histórica que actual, los piñonares aquí descritos representan la más reciente repoblación natural.

Tabla de vida y de fertilidad de los piñoneros. La sobrevivencia comúnmente presentó una curva tipo I, lo que implica mayor mortalidad hacia las etapas finales de la vida y en las etapas iniciales de crecimiento, el cuidado producido por el efecto nodriza, sobre todo para *P. johannis* en la asociación de especies. Sólo el bosque mixto de *P. cembroides* mostró un patrón de sobrevivencia tipo II, con tasa de mortalidad constante a lo largo de la vida. En general, los riesgos de mortalidad son más altos en las etapas finales de la vida de los piñoneros. La esperanza de vida fue mayor para *P. johannis* que para *P. cembroides*, a pesar de ser ésta la especie dominante. La fertilidad tiende a ser máxima en las etapas de edad intermedia a adulta, aunque árboles mayores de 120 años ya muestran declinación en su productividad.

Indicadores del crecimiento poblacional. Los indicadores de crecimiento de las poblaciones muestran que en los cuatro casos estudiados, las poblaciones están en un estado de crecimiento de moderado a alto, por lo que pudo también calcularse un índice de cosecha de árboles, el cual se recomienda no rebase como máximo el 8%, aunque en ciertas poblaciones éste porcentaje cosechable se limita a un 2%.

Apéndice 5.1. Suavizado de n_x para *Pinus cembroides* en bosque puro

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x observado	n_x estimado por regresión	Tasa de mortalidad específica (-k)	e^{-k}	n_x suavizado para las tablas de vida (n_x obtenido por regresión). (e^{-k})
0.1-1	6.85	349	266.96	-0.0230	0.9772	260.88
1.1-2	19.61	117	228.49	0.0085	0.9916	226.56
2.1-3	32.38	153	193.56	-0.0055	1.0055	194.62
3.1-4	45.12	180	161.85	-0.0043	0.9957	161.14
4.1-5	57.91	159	133.06	-0.0038	0.9962	132.55
5.1-6	70.67	176	106.93	-0.0036	0.9965	106.55
6.1-7	83.43	75	83.20	-0.0036	0.9964	82.90
7.1-8	96.20	54	61.65	-0.0040	0.9960	61.40
8.1-9	108.96	25	42.09	-0.0050	0.9950	41.87
9.1-10	121.73	9	24.34	-0.0089	0.9911	24.12
10.1-11	134.49	4	8.22	-0.0018	0.9982	8.2052

Apéndice 5.2. Tabla de vida para *Pinus cembroides* en bosque puro

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x observado	n_x suavizado	Sobrevivencia $l_x = n_x \text{ suav} / n_0$	Mortalidad $d_x = n_x - n_{x+1}$	Índice de mortalidad $q_x = d_x / n_x \text{ suav}$	$L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$	$T_x = \sum_{i=1}^x L_x$	$e_x = T_x / n_x$ (clase de altura)	e_x (≈ años)
0.1-1	6.85	349	260.88	1.000	34.32	0.1316	243.88	1267.20	4.8574	62.50
1.1-2	19.61	117	226.56	0.8684	31.94	0.1410	210.59	1023.32	4.5168	58.12
2.1-3	32.38	153	194.62	0.7460	33.48	0.1720	177.88	812.73	4.1760	53.74
3.1-4	45.12	180	161.14	0.6177	28.59	0.1774	146.88	634.85	3.9397	50.78
4.1-5	57.91	159	132.55	0.5081	25.95	0.1958	119.55	488.01	3.6817	47.46
5.1-6	70.67	176	106.55	0.4084	23.65	0.2220	94.72	368.46	3.4581	44.57
6.1-7	83.43	75	82.90	0.3178	23.65	0.2853	72.15	273.73	3.3019	42.56
7.1-8	96.20	54	61.40	0.2354	21.50	0.3502	51.63	100.79	1.6415	21.45
8.1-9	108.96	25	41.87	0.1605	19.53	0.4664	32.99	49.15	1.1739	15.34
9.1-10	121.73	9	24.12	0.0925	17.75	0.9359	16.36	16.20	0.6741	9.23
10.1-11	134.49	4	8.20	0.0314	6.37	0.7763	-----	-----	-----	-----

Apéndice 5.3. Tabla de fertilidad para *Pinus cembroides* en bosque puro

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x suavizado	l_x	Fecundidad total (semillas viables)	Fecundidad reducida por depredación al 1%	m_x	m_x después de la depredación	$l_x m_x$	$l_x m_x$ reducida por depredación
0-0.99	6.85	260.88	1.0000	0	0	0	0	0	0
1-1.99	19.61	226.56	0.8684	4782.68	47.28	21.11	0.2087	18.3319	0.1812
2-2.99	32.38	194.62	0.7460	11190.65	111.90	57.50	0.5750	42.8950	0.4290
3-3.99	45.12	161.14	0.6177	10163.09	101.63	63.07	0.6307	38.9583	0.3896
4-4.99	57.91	132.55	0.5081	22786.67	227.86	171.91	1.7190	87.3475	0.8734
5-5.99	70.67	106.55	0.4084	14109.35	141.09	132.42	1.3242	54.0803	0.5408
6-6.99	83.43	82.90	0.3178	19449.99	194.49	234.62	2.3461	74.5622	0.7456
7-7.99	96.20	61.40	0.2354	16093.55	160.93	262.11	2.6210	61.7007	0.6170
8-8.99	108.96	41.87	0.1605	4960.75	49.60	118.48	1.1846	19.0160	0.1901
9-9.99	121.73	24.12	0.0925	2856.77	28.56	118.44	1.1841	10.9557	0.1095
10-10.99	134.49	18.20	0.0314	2152.15	21.52	118.25	1.1824	3.7131	0.0371

 $R_0=411.56$ $R_0= 4.1133$

Apéndice 5.4. Suavizado de n_x para *Pinus cembroides* en bosque mixto

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x observado	n_x suavizado por regresión	Tasa de mortalidad específica (-k)	e^{-k}	n_x suavizado para las tablas de vida (n_x obtenido por regresión). (e^{-k})
0.1-1	6.85	236	200.85	-0.0387	0.9620	193.2222
1.1-2	19.61	104	154.06	-0.0136	0.9865	151.9793
2.1-3	32.38	95	118.00	-0.0083	0.9917	117.0206
3.1-4	45.14	96	90.22	-0.0060	0.9940	89.6802
4.1-5	57.91	95	68.81	-0.0047	0.9953	68.4852
5.1-6	70.67	62	52.32	-0.0039	0.9961	52.1163
6.1-7	83.43	62	39.61	-0.0034	0.9966	39.4754
7.1-8	96.20	33	29.82	-0.0030	1.0030	29.9096
8.1-9	108.96	14	22.28	-0.0028	0.9972	22.2182
9.1-10	121.73	10	16.46	-0.0026	0.9974	16.4171
10.1-11	134.49	4	11.98	-0.0025	0.9975	11.9498
11.1-12	147.26	2	8.53	0.0	1.0000	8.5300

Apéndice 5.5. Tabla de vida para *Pinus cembroides* en bosque mixto

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x observado	n_x suavizado	Sobrevivencia $l_x = n_x \text{ suav} / n_0$	Mortalidad $d_x = n_x - n_{x+1}$	Índice de mortalidad $q_x = d_x / n_x \text{ suav}$	$Lx = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$	$T_x = \sum_{i=1}^x Lx$	$e_x = T_x / n_x$ (clase de altura)	e_x (≈ años)
0.1-1	6.85	236	200.85	1.000	46.79	0.2330	177.4550	708.4200	3.5271	45.36
1.1-2	19.61	104	154.06	0.7670	36.06	0.2341	136.0300	530.9650	3.4465	44.45
2.1-3	32.38	95	118.00	0.5875	27.78	0.2354	104.1100	394.9350	3.3469	43.16
3.1-4	45.14	96	90.22	0.4492	21.41	0.2373	79.5150	290.8250	3.2235	41.57
4.1-5	57.91	95	68.81	0.3426	16.49	0.2396	60.5650	211.3100	3.0709	39.60
5.1-6	70.67	62	52.32	0.2605	12.71	0.2429	45.9650	150.7450	2.8812	37.31
6.1-7	83.43	62	39.61	0.1972	9.79	0.2472	34.7150	104.7800	2.6453	34.26
7.1-8	96.20	33	29.82	0.1485	7.54	0.2529	26.0500	70.0650	2.3496	30.43
8.1-9	108.96	14	22.28	0.1109	5.82	0.2612	19.3700	44.0150	1.9755	25.82
9.1-10	121.73	10	16.46	0.0820	4.48	0.2722	14.2200	24.6450	1.4973	19.57
10.1-11	134.49	4	11.98	0.0596	3.72	0.3105	10.4250	10.4250	0.8702	11.92
11.1-12	147.26	2	8.53	0.0425	2.40	0.2814	-----	-----	-----	-----

Apéndice 5.6. Tabla de fertilidad para *Pinus cembroides* en bosque mixto

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x suavizado	l_x	Fecundidad total	Fecundidad reducida por depredación	m_x	m_x después de la depredación	$l_x m_x$	$l_x m_x$ reducida por depredación
0-0.99	6.85	200.85	1.0000	0	0	0	0	0	0
1-1.99	19.61	154.06	0.7670	474.02	4.74	3.07	0.0308	2.3547	0.0236
2-2.99	32.38	118.00	0.5875	3663.90	36.63	31.05	0.3104	18.2419	0.1824
3-3.99	45.14	90.22	0.4492	4137.92	41.37	45.86	0.5083	20.60	0.2283
4-4.99	57.91	68.81	0.3426	4940.55	49.40	71.79	1.0433	24.59	0.3574
5-5.99	70.67	52.32	0.2605	5111.32	51.11	97.69	1.8672	25.44	0.4864
6-6.99	83.43	39.61	0.1972	9324.96	93.24	235.41	5.9432	46.42	1.1720
7-7.99	96.20	29.82	0.1485	8758.04	87.58	293.69	9.8488	43.6130	1.4625
8-8.99	108.96	22.28	0.1109	8065.36	80.65	362.00	16.2478	40.1458	1.8019
9-9.99	121.73	16.46	0.0820	6213.65	62.13	377.50	22.9344	30.9550	1.8806
10-10.99	134.49	11.98	0.0596	4708.14	47.08	393.0	32.8047	23.4228	1.9552
11-11.99	147.26	8.53	0.0425	1676.14	16.76	196.48	23.0352	8.3508	0.9790

 $R_0 = 284.13$ $R_0 = 10.52$

Apéndice 5.7. Suavizado de n_x para *Pinus johannis* en bosque puro

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x observado	n_x suavizado por regresión	Tasa de mortalidad específica (-k)	e^{-k}	n_x suavizado para las tablas de vida (n_x obtenido por regresión). (e^{-k})
0.1-1	6.26	108	90.44	-0.0286	0.9718	87.8916
1.1-2	33.62	55	80.04	-0.0036	0.9964	79.7519
2.1-3	51.31	62	68.86	-0.0029	0.9971	68.6584
3.1-4	67.41	66	56.83	-0.0028	0.9972	56.6709
4.1-5	82.7	52	43.89	-0.0031	0.9969	43.7531
5.1-6	97.45	36	29.98	-0.0039	0.9961	29.8630
6.1-7	111.84	4	15.01	-0.0062	0.9938	14.9174
7.1-8	125.93	1	-1.08		1.0000	0.0000

Apéndice 5.8. Tabla de vida para *Pinus johannis* en bosque puro

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x observado	n_x suavizado	Sobrevivencia $l_x = n_x \text{ suav} / n_0$	Mortalidad $d_x = n_x - n_{x+1}$	Índice de mortalidad $q_x = d_x / n_x \text{ suav}$	$Lx = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$	$T_x = \sum_{i=1}^x Lx$	$e_x = T_x / n_x$ (clase de altura)	e_x (≈ años)
0.1-1	6.26	108	90.44	1.0000	10.4000	0.1150	85.0400	339.0900	3.7493	72.21
1.1-2	33.62	55	80.04	0.8850	11.1800	0.1397	74.4500	254.0500	3.1740	61.13
2.1-3	51.31	62	68.86	0.7614	12.0300	0.1747	62.8450	179.6000	2.6082	53.53
3.1-4	67.41	66	56.83	0.6284	12.9400	0.2277	50.3600	116.7550	2.0545	42.16
4.1-5	82.70	52	43.89	0.4853	13.9100	0.3169	36.9350	66.3950	1.5128	33.90
5.1-6	97.45	36	29.98	0.3315	14.9700	0.4993	22.4950	29.4600	0.9827	12.30
6.1-7	111.84	4	15.01	0.1660	16.0900	1.0720	6.9650	6.9650	0.4640	5.80
7.1-8	125.93	1	-1.08	-0.0119	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Apéndice 5.9. Tabla de fertilidad para *Pinus johannis* en bosque puro

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x suavizado	l_x	Fecundidad total	Fecundidad reducida por depredación al 2.5%	m_x	m_x después de la depredación	$l_x m_x$	$l_x m_x$ reducida por depredación
0-0.99	6.26	90.44	1.0000	0	0	0	0	0	0
1-1.99	33.62	80.04	0.8850	551.5496	13.7887	6.8908	0.0861	6.0984	0.0762
2-2.99	51.31	68.86	0.7614	710.8142	17.7704	10.3226	0.1499	7.8596	0.1141
3-3.99	67.41	56.83	0.6284	2392.8897	59.80	42.1061	0.7409	26.4595	0.4656
4-4.99	82.70	43.89	0.4853	2776.0425	69.4011	63.2500	1.4411	30.6952	0.6994
5-5.99	97.45	29.98	0.3315	2585.8092	64.6450	86.2511	2.1563	28.5922	0.7148
6-6.99	111.84	15.01	0.1660	2589.2250	64.7306	172.500	4.3125	28.6358	0.7159
7-7.99	125.93	-1.08	-0.0119	-132.84	-3.3210	123.00	3.0750	-1.4637	-0.0366

$$R_0 = 126.87 \quad R_0 = 2.7494$$

Apéndice 5.10. Suavizado de n_x para *Pinus johannis* en bosque mixto

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x observado	n_x suavizado por regresión	Tasa de mortalidad específica (-k)	e^{-k}	n_x suavizado para las tablas de vida (n_x obtenido por regresión). (e^{-k})
0.1-1	6.26	121	96.49	-0.0171	0.9830	94.8497
1.1-2	33.62	34	86.68	-0.0037	0.9963	86.3565
2.1-3	51.31	77	76.44	-0.0025	0.9975	76.2524
3.1-4	67.41	98	65.75	-0.0028	0.9972	65.5690
4.1-5	82.7	70	54.60	-0.0029	0.9971	54.4421
5.1-6	97.45	39	42.97	-0.0034	0.9966	42.8237
6.1-7	111.84	22	30.82	-0.0047	0.9953	30.6744
7.1-8	125.93	4	18.15	-0.0103	0.9897	17.9631
8.1-9	143.02	2	4.93	0	1.0000	1.0
9.1-10	160.11	1	-8.86			

Apéndice 5.11. Tabla de vida para *Pinus johannis* en bosque mixto

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x observado	n_x suavizado	Sobrevivencia $l_x = n_x \text{ suav} / n_0$	Mortalidad $d_x = n_x - n_{x+1}$	Índice de mortalidad $q_x = d_x / n_x \text{ suav}$	$L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$	$T_x = \sum_{i=1}^x L_x$	$e_x = T_x / n_x$ (x=clase de altura)	e_x (x=años)
0.1-1	6.26	121	94.84	1.0000	8.49	0.0895	90.5950	422.4700	4.4546	81.78
11.1-2	33.62	34	86.35	0.9105	10.10	0.1170	81.3000	331.8750	3.8434	74.02
2.1-3	51.31	77	76.25	0.8040	10.69	0.1402	70.9050	250.5750	3.2542	62.67
3.1-4	67.41	98	65.56	0.6913	11.12	0.1696	60.0000	179.6700	2.7405	56.24
4.1-5	82.70	70	54.44	0.5740	11.62	0.2134	48.6300	119.6700	2.1982	45.11
5.1-6	97.45	39	42.82	0.4515	12.15	0.2837	36.7450	71.0400	1.6590	37.18
6.1-7	111.84	22	30.67	0.3234	12.71	0.4144	24.3150	34.2950	1.1182	24.87
7.1-8	125.93	4	17.97	0.1895	16.96	0.9443	9.4800	9.98	0.5500	6.88
8.1-9	143.02	2	1.0	0.0105	1.0	1.0000	0.5000	0.50	0.5000	6.26
9.1-10	160.11	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Apéndice 5.12. Tabla de fertilidad para *Pinus johannis* en bosque mixto

Clase de altura (m)	Edad calculada para el límite superior de la clase de altura (años)	n_x suavizado	l_x	Fecundidad total	Fecundidad reducida por depredación	m_x	m_x después de la depredación	$l_x m_x$	$l_x m_x$ reducida por depredación
0.1-1	6.26	94.84	1.0000	0	0	0	0	0	0
1.1-2	33.62	86.35	0.9105	386.2867	3.8025	4.4735	0.0440	4.0731	0.0401
2.1-3	51.31	76.25	0.8040	6328.6509	159.7500	82.9987	2.0951	66.7310	1.6845
3.1-4	67.41	65.56	0.6913	5335.4498	199.3875	81.3827	0.2957	56.2599	2.0442
4.1-5	82.70	54.44	0.5740	4939.3412	158.7700	90.7300	2.9164	52.0790	1.6740
5.1-6	97.45	42.82	0.4515	2442.8810	55.6200	57.0500	1.2989	25.7581	0.5865
6.1-7	111.84	30.67	0.3234	2267.2090	40.6500	73.9227	0.7545	23.9066	0.2440
7.1-8	125.93	17.97	0.1895	3766.961	20.9600	209.6250	1.1664	39.7239	0.2210
8.1-9	143.02	1.0	0.0105	156	3.9000	156.0000	3.9000	2.3400	0.0410
								$R_0 = 270.87$	$R_0 = 6.53$

Apéndice 5.13. Análisis de "logrank" (LR) para comparar curvas de supervivencia de PJM-PJP; PCP-PJP, de acuerdo con el procedimiento de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986; Quijas, 1999). H_0 : Las curvas de supervivencia son estadísticamente semejantes.

a) Comparación de la curva de supervivencia de *P. johannis* en bosque puro y mixto (PJP, PJM).

Clases de tamaño (i)	PJM (s _{x1})	PJP (s _{x2})	S	d _{x1}	d _{x2}	D _i = d ₁ +d ₂	P ₁ = s _{x1} /S	P ₂ = s _{x2} /S	E ₁ =ΣD _i (p ₁)	E ₂ =ΣD _i (p ₂)
1	94.84	90.44	185.28	10.40	8.49	18.89	0.5119	0.4881	9.6698	9.2202
2	86.35	80.04	166.39	11.18	10.10	21.28	0.5190	.4810	11.0446	10.2357
3	76.25	68.86	145.11	12.03	10.69	22.72	0.5255	0.4745	11.9394	10.7806
4	65.56	56.83	122.39	12.94	11.12	24.06	0.5357	0.4643	12.8889	11.1711
5	54.44	43.89	98.33	12.94	11.62	24.06	0.5882	0.4118	14.1334	11.3966
6	42.82	29.98	72.80	13.91	12.15	25.53	0.6714	0.3216	16.1873	11.3327
7	30.67	15.01	45.68	14.97	12.71	27.52	0.6714	0.3286	19.3363	9.4637
8	17.97	0	17.97	16.09	16.96	28.80	0.6714	0		
9	1.0		1.0			16.96	1.0			
				d ₁ =91.52	d ₂ =82.62				E ₁ = 95.1997	E ₂ = 73.6006

$$LR = \frac{(d_1 - E_1)^2}{E_1} + \frac{(d_2 - E_2)^2}{E_2}$$

$$LR = \frac{(91.52 - 95.19)^2}{95.19} + \frac{(82.62 - 73.60)^2}{73.60}$$

$$LR = 1.2475, X^2_{(1,0.5)} = 3.841$$

Se acepta la H_0 : No hay diferencia estadística entre las curvas de sobrevivencia de *Pinus johannis* en bosque puro y en bosque mixto.

b) Comparación de la curva de supervivencia de *Pinus cembroides* y *P. johannis*, ambos en bosque puro (PCP, PJP).

Clases de tamaño (i)	PCP (s _{x1})	PJP (s _{x2})	S	d _{x1}	d _{x2}	D _i = d ₁ +d ₂	P ₁ = s _{x1} / S	P ₂ = s _{x2} / S	E ₁ = ΣD _i (p ₁)	E ₂ = ΣD _i (p ₂)
0	260.88	90.44	351.32	34.32	10.40	44.72	1.3467	0.2574	46.21	2.67
1	226.56	80.04	306.60	31.94	11.18	43.12	0.7389	0.2611	23.19	2.91
2	194.62	68.86	263.48	33.48	12.03	45.51	0.7389	0.2613	24.73	3.14
3	161.14	56.83	217.97	28.59	12.94	41.53	0.7393	0.2607	21.13	3.37
4	132.55	43.89	176.44	25.95	13.91	39.86	0.7512	0.2488	19.49	3.46
5	106.55	29.98	136.53	23.65	14.97	38.62	0.7804	0.2196	5.19	3.28
6	82.9	15.01	97.91	23.65	16.09	39.74	0.8484	0.1516	3.58	2.43
7	61.40	0	62.48	21.50		21.50	1.0176	0.0176	0.37	0
8	41.87		41.87	19.53		19.53	1.0	0	0	0
9	24.12		24.12	17.75		17.75	1.0	0	0	0
10	8.20		8.20	6.37		6.37	1.0	0	0	0
				d ₁ =	d ₂ =				E ₁ = 143.9072	E ₂ = 21.26

$$LR = \frac{(d_1 - E_1)^2}{E_1} + \frac{(d_2 - E_2)^2}{E_2}$$

$$LR = \frac{(266 \cdot 0.73 - 143 \cdot 0.90)^2}{143 \cdot 0.9072} + \frac{(91 \cdot 0.52 - 21 \cdot 0.26)^2}{21 \cdot 0.26}$$

$$LR = 118.2781, \chi^2_{(1,0.5)} = 3.841, p < 0.05$$

Se rechaza la H_0 puesto que hay diferencia estadística entre las curvas de sobrevivencia de *Pinus johannis* puro y *P. cembroides* en bosque puro.

CAPITULO 6

SINECOLOGÍA DE LOS BOSQUES DE *Pinus cembroides* Y *Pinus johannis* DEL SUDOESTE DE SAN LUIS POTOSÍ, MÉXICO

Las preferencias microclimáticas de cada especie son evidentes. Ello conduce a plantear las siguientes interrogantes:

- ¿Existen diferencias florísticas entre los bosques de *Pinus cembroides* y *P. johannis*?
- ¿Qué especies se asocian a estos pinos en cada comunidad?
- ¿Qué patrones se mantienen donde coexisten ambas especies?
- ¿Qué factores del medio determinan las asociaciones?



Figura 6.1. Bosque de *Pinus johannis* y especies asociadas en el Cañón del Sombrero cerca del Arroyo El Ocote, en La Amapola, S.L.P. Este sitio se localiza aproximadamente a los 22°00'55" Norte y " 101°05'20" Oeste, sobre ladera de exposición norte. Destacan en primer plano *Yucca filifera* Chabaud y *Quercus potosina* Trel. Resaltan la orientación y la pendiente como características del medio. La ladera del fondo, con exposición contraria, presenta otra composición florística.

Resumen

Los bosques de *Pinus cembroides* Zucc. y *P. johannis* Rob.-Pass. se han considerado florísticamente semejantes; sin embargo, *P. johannis* aparentemente se distribuye en sitios más secos que en los que se encuentra a *P. cembroides*. Para probar si este hecho ocurre así, se seleccionaron al azar 40 sitios, en cada uno de los cuales se establecieron dos líneas interceptrices de 20 m para el muestreo de la vegetación. Las especies interceptadas fueron registradas, se calcularon sus densidades y se procedió a clasificar asociaciones usando TWINSpan. La pendiente y la orientación fueron las variables de sitio utilizadas para la ordenación de las especies mediante un Análisis Canónico de Correspondencia (CCA). Los resultados indicaron una composición florística semejante en el subdosel de ambos piñonares, pero a través de TWINSpan y con los datos de densidad fue posible distinguir dos grupos coenológicos: uno asociado al dosel de *P. cembroides* sobre sitios xéricos, y otro dominado por el dosel de *P. johannis* en sitios más méxicos. El primer eje de ordenación indicó que la orientación explicó la mayor parte de la variación, seguida por la pendiente.

Summary

The pinyon pine woodlands of *Pinus cembroides* Zucc. and *Pinus johannis* Rob.-Pass. have been considered floristically similar; however, *P. johannis* is distributed apparently, in dryer sites than those where *P. cembroides* is found. To test this supposed, 40 sites were randomly selected in which two 20 m long

intercept lines were laid out. Densities of the intercepted species were registered and classified by TWINSpan. Slope and aspect were the site variables used to ordinate the species through Canonical Correspondence Analysis (CCA). There were similar floristic compositions on the understories of both pinyon pine forests, but through TWINSpan and using density data it was possible to distinguish two coenologic groups: one associated to *P. cembroides* canopy on xeric sites, and other dominated by *P. johannis* canopy on more mesic sites. The first ordination axis indicated that aspect explained the greater portion of the variation closely followed by slope.

Introducción

En este trabajo se parte de la hipótesis de que la transición xérico-mésica persistente entre el Altiplano Semiárido y las Serranías Meridionales de San Luis Potosí, México, da lugar a variaciones microclimáticas causadas principalmente por cambios en topografía, altitud, exposición y substrato, las cuales a su vez, favorecen el establecimiento de especies diferentes, según cada condición existente en los piñonares. Sin embargo, diferentes autores (Ramos y González, 1972; Robert, 1975, 1977a,b; Passini, 1982a, 1983, 1985, 1994a; Aldrete y Aguirre, 1982; Reyes *et al.*, 1992) han mencionado la semejanza florística entre los piñonares de *P. cembroides* y *P. johannis*. Aun

y cuando los piñonares de ambas especies ocupan un área de simpatria, hemos observado que *P. cembroides* tiende a distribuirse en las exposiciones sur-sudoeste de las laderas y en sitios más deteriorados, mientras que los bosques de *P. johannis* se localizan en áreas más mésicas, sobre las laderas con exposición norte-noreste y en sitios con regular a buena condición¹.

De esas observaciones surgen cuestiones como: ¿porqué las dos especies de piñonero coexisten en simpatria?, ¿qué otras características del sitio favorecen la presencia de los doseles puros de *P. cembroides* o *P. johannis*?, ¿existen diferencias entre las asociaciones del subdosel y algún dosel específico de piñoneros?, ¿qué factores ambientales contribuyen a explicar las posibles diferencias en las asociaciones vegetales que acompañan a un bosque específico?

El objetivo de este estudio fue analizar si existen diferencias en la composición florística de los piñonares de *P. cembroides* y *P. johannis*, mediante la clasificación y ordenación de la vegetación acompañante, apoyada en

¹ **Condición.** Término utilizado en Manejo de Agostaderos para definir el "estado de salud" del sitio ecológico. Condición se califica por clases según la composición de especies y el grado de erosión del sitio, entre otros elementos de criterio, los cuales suman en total 100%. Las clases de condición son: excelente 100 a 75%, buena 75 a 50%, regular 50 a 25% y pobre 25 a 0% (Dyksterhuis, 1949; Task Group on Unity in Concepts and Terminology-20 Committee Members, 1995).

herramientas multivariadas. El propósito fue detectar patrones de asociación de especies con algún tipo de dosel, ya sea de *P. johannis* o de *P. cembroides*.

La hipótesis que se formula es que a *Pinus johannis* se asocian especies menos tolerantes a la sequía, mientras que a *Pinus cembroides* le acompañan especies más propias del medio seco. El lugar donde se desarrolló el estudio fue el piñonar de La Amapola, S.L.P., área que ya fue descrita en el Capítulo 2.

Método

Datos de campo y análisis de la información.

El trabajo de campo se realizó en época de lluvias, en agosto y septiembre de 1994. Consistió en la selección aleatoria mediante sorteo, de 40 de 106 sitios de muestreo permanentes (establecidos para otros fines) previamente ubicados, que se hallaban distribuidos dentro de una superficie de aproximadamente 50 km² (Figura 6.2).

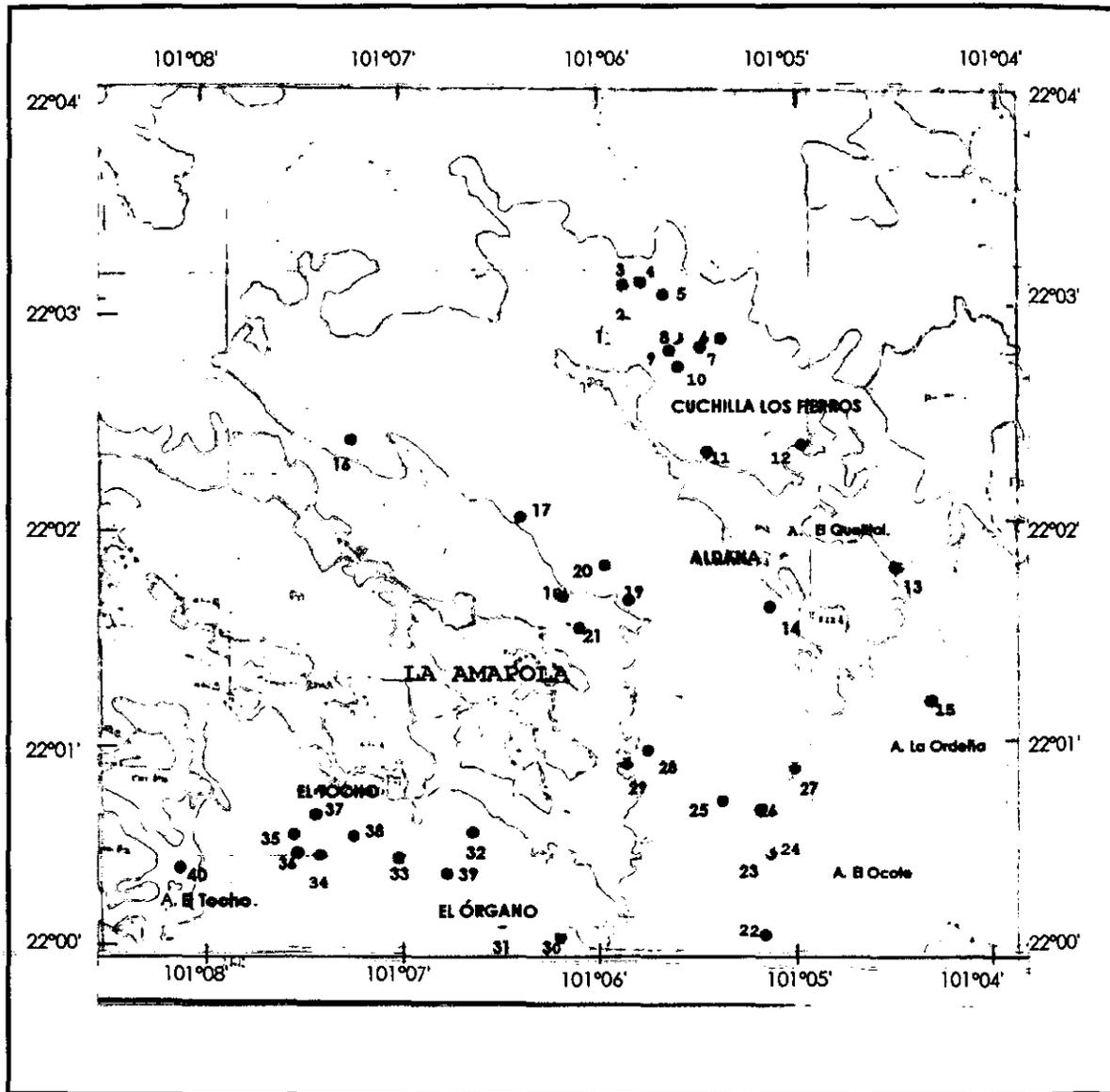


Figura 6.2. Sitios de muestreo.

En cada sitio se trazaron dos líneas interceptrices de Canfield de 20 m en posición cruzada, divididas en intervalos de 2 m, produciendo en total 80 líneas. Sólo de aquéllas plantas que fueron tocadas por el transecto fueron registradas la longitud interceptada y la máxima amplitud de la planta, perpendicular al transecto. Estos datos fueron organizados por segmentos de transecto, sin distinguir entre tipos morfológicos: árboles, arbustos o hierbas. El número total de individuos, total de intercepciones, número de intervalos en el transecto en que aparecieron las especies y el total de los recíprocos de las máximas amplitudes, fueron utilizados para estimar la densidad, la frecuencia, la dominancia y el valor de importancia de cada especie.

Posteriormente se realizó la clasificación de las especies y los sitios mediante el uso del Análisis de Especies Indicadoras de Dos Vías (Two Way Indicator Species Analysis -TWINSPAN (Hill, 1979), con base en la densidad absoluta de 95 especies encontradas en 40 sitios. El programa se corrió con cuatro niveles de corte para pseudoespecies²; tamaño mínimo de grupo para

²En el método de TWINSPAN se ha introducido el concepto de pseudoespecie para indicar la especie en sí y el valor del atributo considerado (densidad, presencia). Los niveles de corte establecidos por omisión pasan a ser intervalos de clase, de modo que las pseudoespecies resultan de datos que están en el límite superior y el inferior, respectivamente, de dos intervalos de clase; si este es el caso, el programa pondera para establecer la diferenciación de lo que parece indiferente al momento de clasificar (Hill, 1979).

división, cinco; máximo número de especies indicadoras por división, cinco; máximo número de especies en el cuadro final, 95; nivel máximo de divisiones al clasificar, cinco. El dendrograma fue elaborado con el fin de mostrar la clasificación jerárquica de especies y sitios.

Para el proceso de ordenación de las especies se aplicó a los datos de densidad un análisis directo de gradiente, el Análisis Canónico de Correspondencia (ACC). Este tipo de análisis es apropiado de acuerdo con Velázquez (1994), puesto que se está considerando un gradiente meso-xérico donde cambia la humedad ambiental. Las variables consideradas fueron la pendiente del terreno y la orientación. El Análisis Canónico de Correspondencia no utilizó transformación de datos de las especies, ni ponderaciones para las especies o los sitios, ni eliminación de especies raras.

De la matriz de correlación ponderada se obtuvieron los valores propios para los cuatro ejes principales. Estos valores propios fueron calculados a partir de los coeficientes canónicos de la regresión para variables estandarizadas. La correlación de las especies con el ambiente fue estimada, así como el porcentaje de varianza acumulada tanto para las especies como para la relación especies y ambiente. Se obtuvo la varianza de las variables

explicatorias más importantes. La prueba de permutaciones de Monte Carlo proporcionada por el programa se utilizó para indicar la significancia del primer eje canónico y el efecto de las variables explicatorias sobre las especies (Velázquez, 1994). En todas las pruebas, fueron solicitadas 99 permutaciones. Todos los análisis fueron ejecutados con el programa CANOCO (Canonical Ordination of Communities, versión 3.12, ter Braak, 1988).

Los resultados de las ordenaciones por especies y por sitios son presentados en diagramas donde están representados el primer y segundo ejes. Las variables ambientales están representadas por flechas que apuntan hacia la máxima variación.

Resultados

Composición florística e importancia de las especies del piñonar

Las especies registradas en el área se enlistan en el Apéndice 6.1. El 24.8% de las especies lo componen plantas menores a 25 cm, mientras que el 62.8% está conformado por plantas de entre 25 y 100 cm, y el restante 12.4% lo integran plantas de tamaño mayor a 1m de altura . Estos acotamientos en tamaño estuvieron basados con los límites de altura establecidos para los

estratos vegetales, los cuales fueron identificados conforme a la lista florística de los piñoneros de Passini (1994a). Las familias mejor representadas pertenecen a los estratos intermedios del bosque, ellas son Asteraceae, Poaceae, Lamiaceae, Fabaceae, Poaceae, Euphorbiaceae y Cyperaceae. Las familias botánicas que le dan la fisonomía al bosque son Pinaceae, Fagaceae y Cupressaceae.

En el bosque monoespecífico de *Pinus cembroides*, Poaceae es muy importante, mientras que en el bosque de *P. johannis*, aparte de las Poaceae hay representantes de Asteraceae, Lamiaceae y Fabaceae. Lo mismo se observa en el bosque mixto, pero cuando la asociación incluye *Quercus potosina*, las Poaceae y Asteraceae predominan.

No obstante que el tamaño de muestra es pequeño en todas las variantes del bosque a excepción del piñonar de *P. cembroides* puro, debe destacarse que por ser éste el más deteriorado, presenta una menor riqueza de especies (Cuadro 6.1) y que éstas en su mayoría como se discutirá más adelante, son indicadoras de disturbio humano.

Cuadro 6.1. Especies (Acrónimos como en el Apéndice 6. 1) más importantes por dosel*, de acuerdo con el valor de importancia.

Dosel	PC	PJ	PC-PJ	PC-QP	PJ-QP	PC-PJ-QP	PJ-PC-QP
Sítios	20	2	4	3	3	4	4
Especies	15±4	15±2	13±3	16±2	8±2	14±3	10±3
LYC PHL	*	*	*	*		*	
MIC KUN	*	*					
ARI DIV	*						
DAL BIC	*						
PIP FIM	*	*	*	*		*	*
BOU GRA	*						
PIP BRE	*				*	*	*
SAL AXY		*					
PIQ TRI		*					
DIC ARG	*	*					
ECH LEP		*			*	*	
DES GRA			*				
MUH RIG			*				
ARI SCH				*			
HEL GLO				*			
AGE COR				*		*	*
BRI VER				*			
STE LUC				*			
SAL LYC					*		
PER MEN					*	*	
CAR RAM					*		
SAL REG						*	
MUH LAN						*	
BRI TYR							*
IPO PUR							*
BOU HIR						*	

* PC=*Pinus cembroides*, PJ= *Pinus johannis*, QP=*Quercus potosina*

Clasificación y ordenación

En el dendrograma basado en densidad (Fig. 6.2), se aprecian seis grupos al tercer nivel de división. El lado izquierdo del dendrograma muestra el conjunto

de especies características de los bosques abiertos, donde concurren los zacatales de las planicies con el límite arbolado de las faldas de las sierras. Las especies listadas pertenecen a los hábitats que presentan disturbio por apacentamiento y ramoneo, tales como *Bouteloua gracilis*, *B. scorpioides*, *Aristida divaricata* y *Dalea bicolor*. Por el lado derecho del dendrograma se ubican las especies de bosques que habitan sobre pendientes, sitios algo más húmedos que lo que se aprecia en los bosques previamente descritos donde se localizan especies como *Commelina dianthifolia*, *Lycurus flavescens* y especies de *Stevia*. En opinión de Passini (1994a), los bosques que cuentan con esta composición florística posiblemente han sido alterados por quemas ya sea naturales o provocadas, como se deduce por la presencia de *Dodonaea viscosa*, especie que Rzedowski (1978) califica como indicadora de fuego.

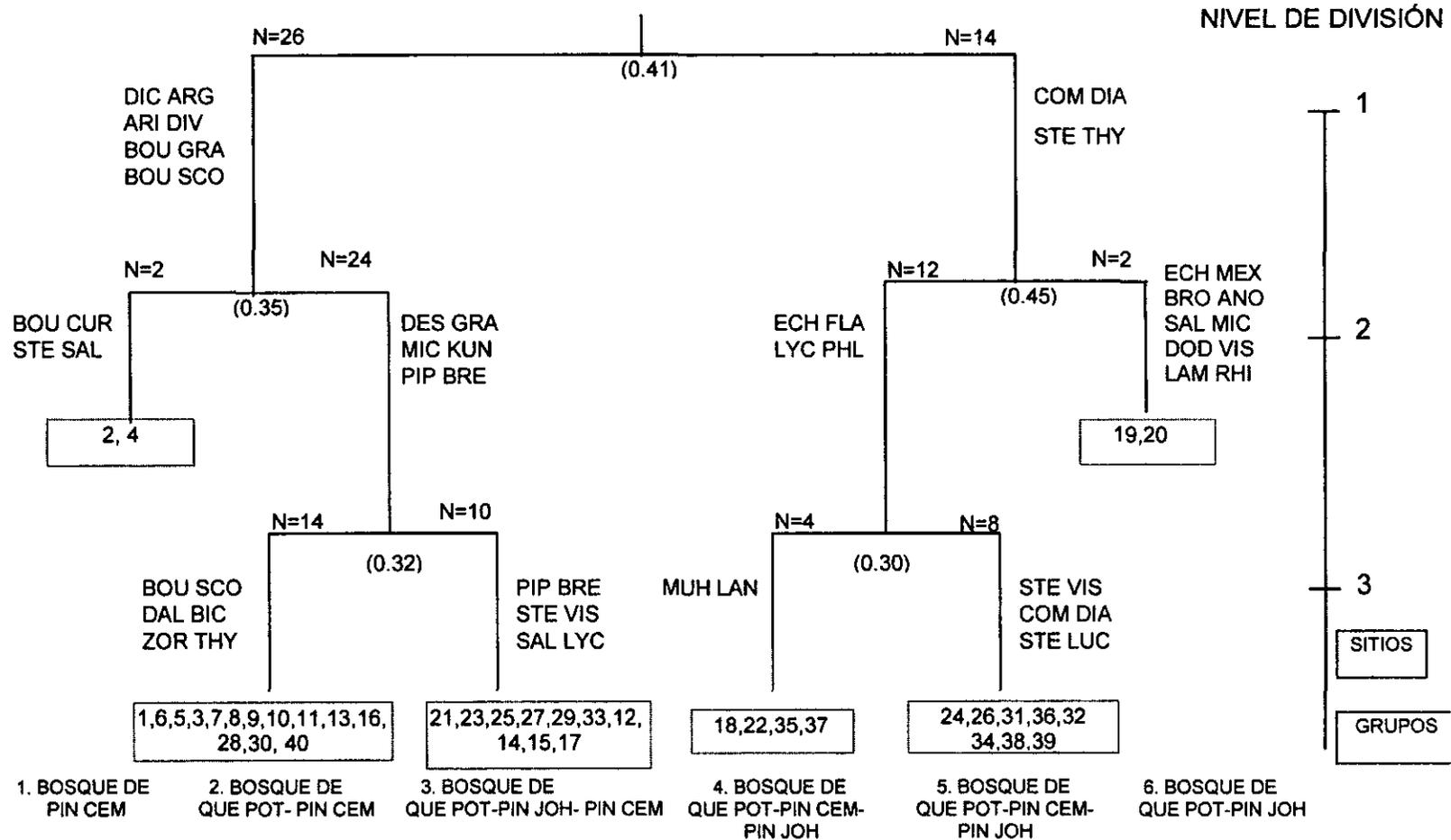


Figura 6.3. Dendrograma de clasificación de muestras con especies indicadoras por grupo. La clasificación está basada en densidad. N es el número de muestras en cada dicotomía. Entre paréntesis está el valor característico. En los cuadros están indicados los sitios que corresponden con la variante fisonómica. Los acrónimos de las especies están especificados en el Apéndice 6.1.

Las ordenaciones de las especies y sitios de acuerdo con el Análisis Canónico de Correspondencia (ACC), se muestran en las Figuras 6.4 y 6.5.

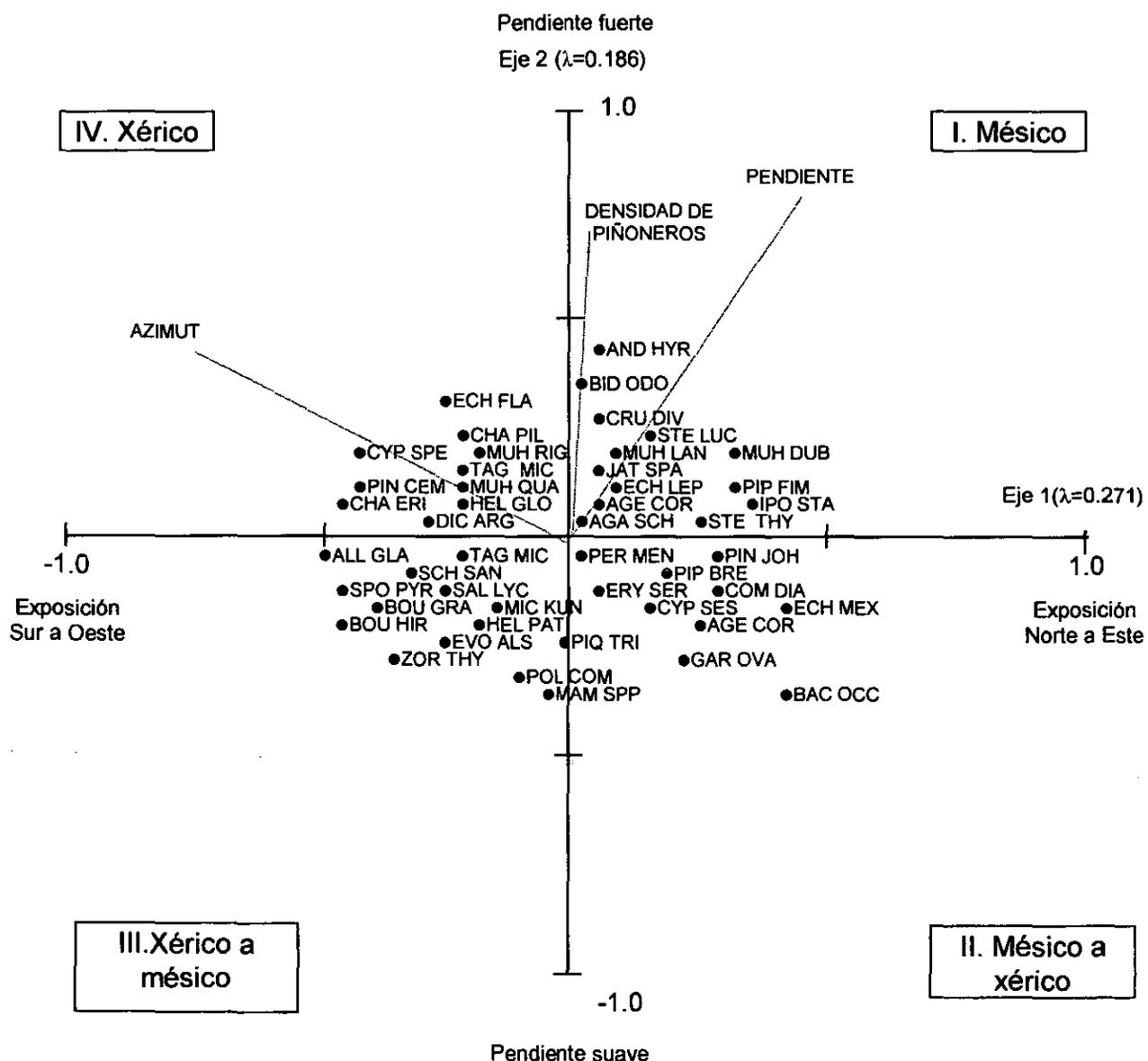


Figura 6.4. Ordenación de las especies asociadas a los piñonares meridionales de San Luis Potosí.

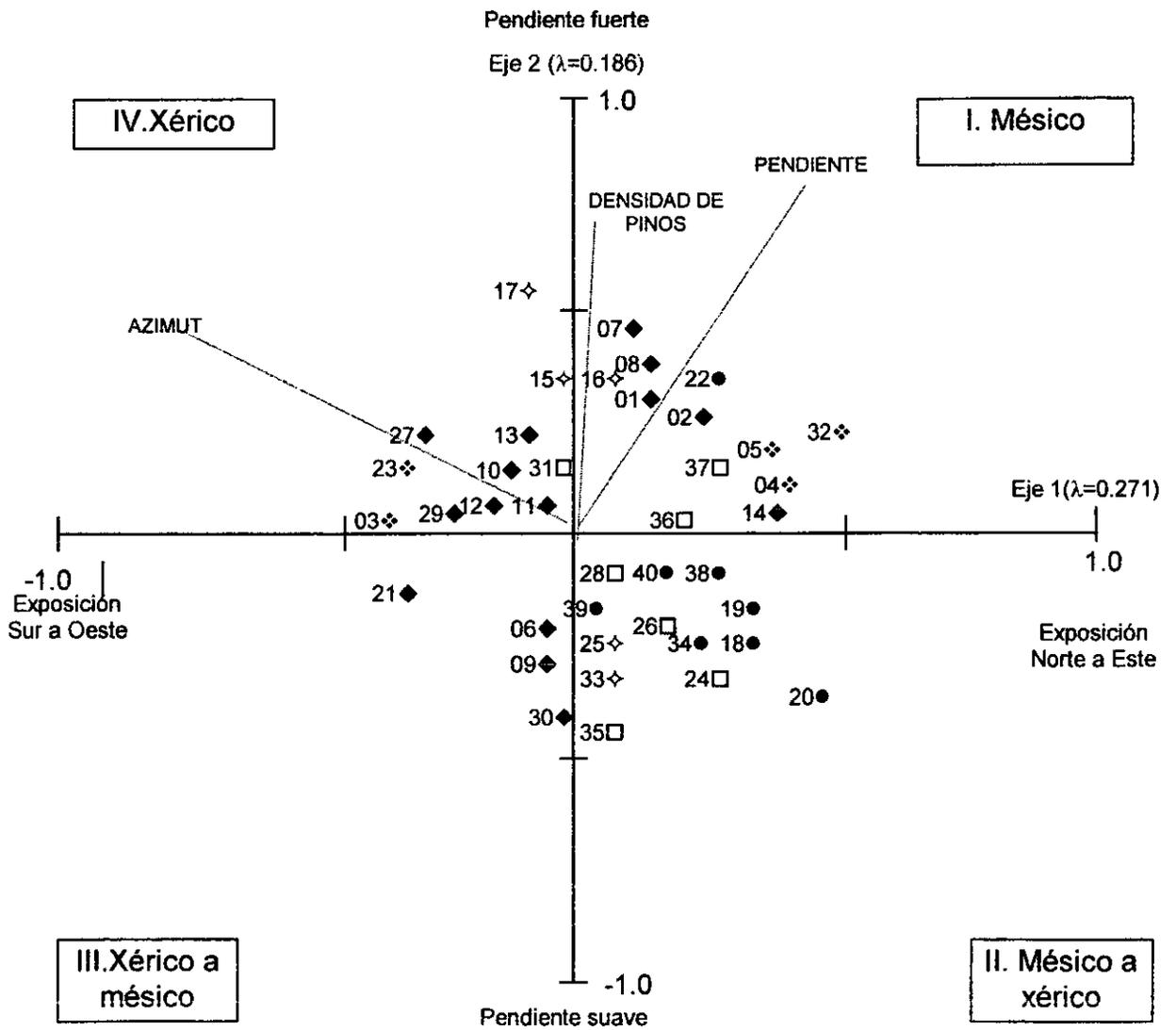


Figura 6.5. Ordenación de los sitios según el tipo de bosque.
 (PC ◆), (PC-PJ ◇), (PC-QP ❖), (PC-PJ-QP □), PJ-PC-QP (○).

Los resultados de las ordenaciones de especies y sitios por pendiente y exposición sobre el gradiente xérico a mesotérmico, indican que:

a) El valor propio del primer eje ($\lambda = 0.271$, escalamiento $\alpha=2$), implica una buena separación entre las comunidades vegetales basada en la orientación. El segundo eje ($\lambda = 0.186$, escalamiento $\alpha=2$) sugiere un gradiente de pendiente, el cual describe a las especies características de terrenos planos o de los inclinados. En la discusión se enfatizará qué especies se asocian al ambiente xérico, al mésico o a las transiciones xérico a mésicas o mésico a xéricas.

b) La suma de los valores propios fue 6.551. El porcentaje de la varianza acumulada para las especies fue bajo para los dos primeros ejes (11.3%), pero de la interacción especies y ambiente se tuvo 59.4% de la varianza explicada que corresponde con el primer eje (orientación) y, 100% incluido el segundo eje (pendiente).

c) El coeficiente de correlación canónica fue de 0.7678 entre el primer eje de las especies y el primer eje ambiental. El mayor coeficiente de correlación entre el primer eje de las especies con las variables ambientales fue el obtenido con la orientación -0.6374; el segundo eje de especies correlacionó con la pendiente, 0.7537 (Cuadro 6.2).

Cuadro 6.2. Coeficientes de correlación (r) entre ejes y variables obtenidas con el ACC por todos las unidades de muestreo y las variables explicatorias, $p=0.01$.

	Especies Eje 1	Especies Eje 2	Ambiente Eje 1	Ambiente Eje 2	Exposición
Especies Eje 1	1.0000				
Especies Eje 2	-0.1412	1.0000			
Ambiente Eje 1	0.7678	0.0000	1.0000		
Ambiente Eje 2	0.0000	0.8425	0.0000	1.0000	
Exposición	-0.6374	0.4696	-0.8303	0.5574	1.0000
Pendiente	0.3430	0.7537	0.4468	0.8946	0.1277

Los diagramas de ordenación muestran el efecto de la orientación y la pendiente en la distribución de las especies; también enfatizan la importancia de la supuesta modificación de las características microambientales de los sitios. De acuerdo con la Fig. 6.4, hay colinealidad entre la pendiente y la densidad de pinos, lo que indica que se trata de una interacción dominada por la pendiente. Esto se confirma para *P. cembroides* por la tendencia lineal de la densidad de los piñoneros en función de la pendiente, mientras que para *P.*

johannis, la polinomial muestra varios efectos de la pendiente sobre la densidad (Figura 6.6).

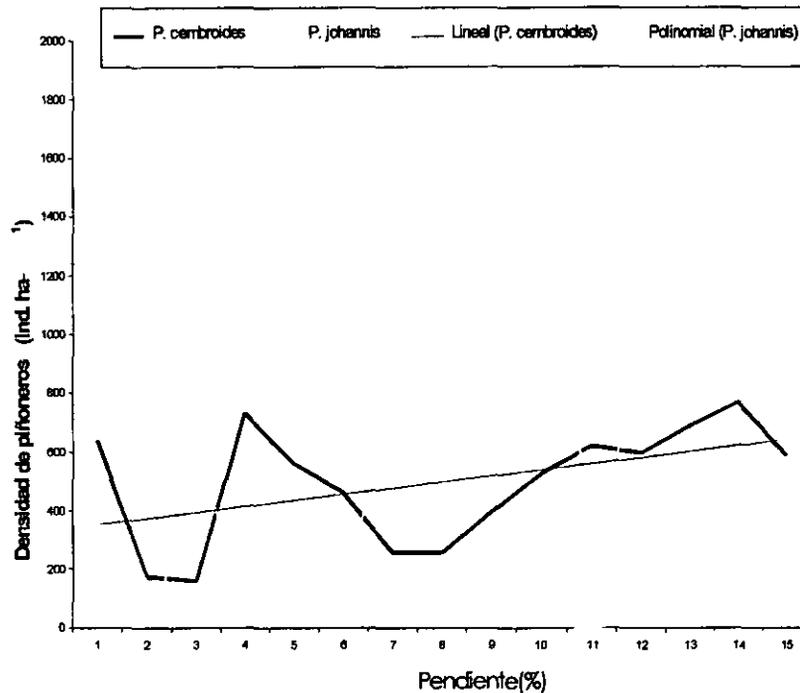


Figura 6.6. Densidades de piñonero en relación con la pendiente.

El cuadrante I de la Figura 6.4 muestra el conjunto de especies que se agrupa en pendientes pronunciadas con tendencia mélica (Grupo 4, Fig. 6. 3), y doseles mixtos de piñoneros y encinos, en tanto que las del cuadrante III parecen habitar preferentemente en las áreas de pendiente más suaves que semejan al grupo 3 de la Fig. 6. 3, típico de ambientes secos con transición a

mésicos, en bosques puros de *Pinus cembroides*. Las especies del cuadrante II son indicadoras de una situación más métrica que xérica, generalmente con una exposición norte a este, las cuales están presentes bajo doseles de *Pinus johannis* como especie indicadora, aunque los bosques sean mixtos. Por otro lado, las especies características del cuadrante IV habitan en un microambiente más seco, propio de sitios abiertos, azimut sur y oeste, donde *Pinus cembroides* alcanza las mayores densidades; esas especies agrupan al primer nivel en el lado negativo de la Fig. 6.3. La composición florística de los cuadrantes I y II de la Fig. 6.4, está asociada con los bosques mixtos de *Pinus johannis-Quercus* spp., mientras que la composición de los cuadrantes III y IV predominantemente está asociada con *Pinus cembroides*.

La asociación de especies influenciada por la composición del dosel superior fue evidente. Cuando el dosel está dominado por *Pinus johannis* (cuadrante inferior derecho de la Figura 6.4), las especies asociadas corresponden con las preferenciales positivas (las especies que están al lado derecho del dendrograma Figura 6.3). *P. cembroides*, por ser una especie ubicua, está representada en todos los sitios; sin embargo, las especies

preferenciales negativas (las del lado izquierdo del diagrama) son características de las otras variantes fisonómicas del piñonar de *P. cembroides*.

d) El conjunto de datos generados al azar para probar la significancia del primer eje canónico mediante la prueba de permutación de Monte Carlo, produjo una *F* de 1.59 ($p=0.02$). Este resultado indica la baja probabilidad de que el ACC se haya obtenido por casualidad.

DISCUSIÓN

Composición florística y valor de importancia de las especies

Las 95 especies registradas en las líneas interceptrices conforman una lista amplia de especies para la zona, después de que Rebolledo (1982) consignara 52 especies, Hernández (1985) 29 y Ávila (1985) 73 especies. Hernández y García (1985), en contraste, inventariaron 125 especies con el método de cuadrantes centrados en un punto. El número promedio de especies por unidad de muestreo en este estudio fue de 13.23 ± 3.21 (Cuadro 6.2), inferior al de Rebolledo (1982), quien registró 17.6 especies por estación de muestreo bajo

dosel de *Pinus cembroides*. Aunque no es lo mismo comparar resultados de métodos trabajados con área que sin área, cuatro especies de diferencia en promedio no registradas, no es síntoma de desaparición de especies por efecto de los aprovechamientos, sino que probablemente, la superficie explorada fue limitada.

Para el bosque de *Pinus johannis* de Concepción del Oro, Zacatecas, Aldrete (1981) citó 17 especies en total (las encontradas únicamente en sus cuadros de muestreo), mientras que para el mismo bosque, González (1998) consigna 52 especies. En Monte Grande, municipio de Charcas, San Luis Potosí, Reyes *et al.* (1996) registraron 78 especies dentro del bosque de *P. johannis*. Para dichos autores, la riqueza florística del área de Monte Grande supera a la observada en la Amapola, San Luis Potosí. Para el piñonar de Monte Grande, que ocupa 12 km², la riqueza florística fue de 6.5 especies por km², mientras que en La Amapola, 121 especies en 50 km² representan una densidad de 2.5 especies por km². La mayor riqueza florística de Monte Grande fue explicada como respuesta a la intensidad de apacentamiento, la ubicación de las especies en exposición sur, y un mayor esfuerzo de colecta que dio lugar incluso, a nuevos registros de especies para dicha localidad y para el estado de San Luis Potosí. Esto último debe tenerse muy en cuenta, ya que entre un

trabajo de ecología y uno florístico, la intensidad de muestreo difiere por el procedimiento; generalmente el primero se limita al espacio que determina el método de muestreo (en este caso, línea de Canfield), mientras que en el segundo, el recorrido total del área favorece en algunos casos, la posibilidad de encontrar más especies.

Passini (1982) también ha asociado algunas especies a características físico-bióticas muy particulares del medio, como es el caso *Helianthemum glomeratum*, presente sólo en suelos ácidos, o a *Salvia ballotiflora* en suelos básicos. Asimismo, a *Dichondra argentea* la ha clasificado como heliófita, en tanto que a *Aristida divaricata* como invasora de áreas en las que ha habido apacentamiento.

4.2. Clasificación y ordenación

De acuerdo con la Fig. 6.3, en el lado derecho del dendrograma, aparecen especies propias de sitios con una mayor humedad microambiental como es *Commelina dianthifolia*, *Echeandia flavescens*, *Brickellia thymifolia*, *Stevia viscida* y *S. Lucida*. Estas especies habitan en bosques densos, de mayor altura, y que van de pie de monte a escarpas, característicamente sobre

terrenos gravosos. Los pies de monte son las áreas más alteradas por apacentamiento, principalmente por caprinos. Ahí aparecen como especies indicadoras *Aristida divaricata* o *Bouteloua scorpioides*. Esta última especie es una planta resistente al apacentamiento y a la sequía (Alcocer *et al.*, 1989). *Piptochaetium brevicalyx* pudiese ser la especie fiel a este tipo de bosque.

Pinus cembroides fue una especie ubicua, mientras que *P. johannis* fue especie característica, lo cual coincide con nuestra hipótesis. En esa misma rama (lado izquierdo) de la clasificación, está *Quercus potosina* junto con plantas de estratos intermedios como *Echeandia*, *Commelina*, *Salvia*, *Lamourouxia* y *Dodonaea*. Por su composición, las especies de los grupos 1 y 2 son características de condiciones méxicas, indicado por la presencia de *P. johannis* que se distribuye preferentemente en las exposiciones norte y noreste, con alta cobertura arbórea, sujetas a quemas ocasionales por los lugareños, quienes estimulan de vez en cuando el rebrote de los zacates. Las quemas, aunque no recientes, son evidentes por la presencia de *Dodonaea viscosa* (especie indicadora de fuego, de acuerdo con Rzedowski, 1978). En el otro extremo están las especies de bosques con tendencia xérica (grupo 5), donde destacan elementos crasos bajo dosel de *P. cembroides*, principalmente hacia

las exposiciones sur y sudoeste. Las especies que habitan en ambientes transicionales másico a xéricos se hallan en los grupos 3 y 4.

La separación de especies por preferencia de dosel fue observada por Aldrete y Aguirre (1982), quienes encontraron diferencias florísticas entre el bosque de *P. cembroides* y el de *P. johannis* de Concepción del Oro, Zacatecas. La composición florística de los bosques, al menos de *P. cembroides*, corresponde con lo observado por Robert (1975), Passini (1982, 1983, 1985, 1994).

Passini (1983) citó a *Cyperus* sp. como género frecuente en suelos ácidos, mientras que en este estudio aparece hacia las exposiciones norte y este. Los géneros que Robert (1975) encontró como propios del bosque seco fueron *Bouvardia*, *Opuntia* y *Agave*, los cuales encontramos en el grupo 5 de la Fig. 6.3 aquí presentada; en el bosque menos seco encontró a *Arctostaphylos*, *Garrya*, *Arbutus*, *Rhus*, *Brickellia* y *Salvia*, géneros ecológicamente equivalentes a los presentes en la comunidad clasificada al primer nivel, lado derecho de la Fig. 6.3 y al grupo identificado dentro del cuadrante II de la Fig. 6.4. A estos grupos pertenece también *Commelina dianthifolia*, que aparece aparece

asociada al bosque de transición méxico-xérica, y que Passini (1982) caracterizó como especie indicadora de sitios con temperatura media anual de 12 a 16°C, y con 300 a 400 mm de precipitación. En otro caso, *Microchloa kunthii* que aparece en el cuadrante III (Fig.6.4) junto con *Helianthemum patens*, caracteriza a los sitios con 600 a 700 mm de precipitación (Passini, 1982), por lo que estas dos especies sustentan el supuesto de que se trata de especies que se agrupan en un medio seco a méxico.

De acuerdo con el Dr.F.-K Holtmeier (comunicación personal), la precipitación no es el factor determinante en la distribución de las especies de las zonas secas, dado que finalmente las plantas dependen de la humedad disponible favorecida por las condiciones físicas del suelo. En el área de estudio, la textura edáfica común es la franco-limosa (Apéndice 2.3, capítulo 2 de esta tesis) y la materia orgánica varía de 2.19% a 8.3% en la Mesa La Carbonera, lugar donde domina *P. cembroides*. Con textura franca y 1.21% de materia orgánica están los llanos de La Amapola, donde se concentra la actividad agrícola. El pastizal natural se localiza en Aldana, en sitios con textura del suelo arenosa y 1.27 % de materia orgánica del suelo. Los pastizales suelen estar dominados por *Bouteloua gracilis* en las áreas con mejor condición (bajo

el concepto de manejo de agostaderos) y por *B. scorpioides* donde el sitio está sobreapacentado y en pobre condición.

La falta de concordancia en la asociación de especies acompañantes de los piñoneros, inicialmente planteada con ayuda de técnicas estadísticas no paramétricas (Romero *et al.*, 1989a) fue superada mediante el uso de técnicas multivariantes, las cuales dieron mayor resolución para confirmar las diferencias en la composición florística de los diferentes bosques, y que aunque la cubierta arbórea parezca la misma por la fisonomía de los piñoneros, existen agrupamientos preferenciales entre las especies, los cuales definen la composición del bosque. En cualquier caso, los factores ambientales, incluidos orientación y pendiente, influyen directamente sobre la humedad de los sitios.

Las diferencias florísticas entre los bosques de *Pinus cembroides* y *Pinus johannis* puede ser importante para decidir los usos del suelo diferentes al forestal, como puede ser el ganadero. Con este conocimiento sobre las asociaciones vegetales y para el propósito de producción animal, como ejemplo, pueden seleccionarse sitios con cierta producción de zacates de alto valor forrajero (de acuerdo con COTECOCA 1974) como los que se encuentran

asociados a *P. cembroides*, tales como *Bouteloua gracilis*, *B. curtipendula*, *B. hirsuta*, *Aristida*, *Muhlenbergia* y *Bromus*). En los bosques de *P. cembroides*, además de que se observan las mayores intensidades de disturbio, también se observa el reemplazo de especies de ambiente másico por las de ambiente más xérico, como se presume por la presencia de las familias Agavaceae y Cactaceae, tal y como lo había señalado Robert (1977), ya que estas familias son más propias del Altiplano que de las serranías.

Los piñonares de *P. johannis* tienen una composición florística de bosque con mejor condición que el caso anterior, sobre todo donde la alta densidad de *Q. potosina* dificulta el paso de los animales que apacentan. Sin embargo, la presencia de *Dodonaea viscosa* señala la presencia de disturbios naturales a causa de las acumulaciones de hojarasca y las fuertes sequías, pero también de la intervención humana. Dichos bosques representan un abasto de energía calorífica para los lugareños, quienes usan la leña de los pinos, los encinos y la manzanita (*Comarostaphylos polifolia*), entre otras especies, para cocinar sus alimentos y para calentarse durante el invierno. Se propone a futuro, investigar la asociación entre la composición florística y la calidad de sitio; éste es un calificativo que usan los forestales para designar aquéllas áreas que ofrecen la

mayor cosecha de semilla (piñón). La intención es recurrir a las especies asociadas indicadoras de buena condición del sitio, sin necesidad de trabajar con indicadores físicos del medio como análisis de suelos, humedad, etc., independientemente de que la producción de piñón varíe con la edad de los rodales.

Conclusiones

La lista de especies corresponde en más del 60 por ciento a estratos intermedios, de entre 25 y 100 cm de altura. Con mayor riqueza están representadas Asteraceae, Poaceae y Lamiaceae. En el estrato inferior aparecen las Fabaceae y en el dosel superior las Pinaceae, Fagaceae y Cupressaceae, principalmente.

Las técnicas multivariadas hicieron aparentes las asociaciones florísticas de los piñonares de *P. cembroides* y *P. johannis*, de los bosques mixtos y los que incluyen a los encinares.

La clasificación y ordenación de especies con TWINSpan y CCA permitió mostrar qué especies están asociadas con cuál dosel, en concordancia con la hipótesis, y en razón de qué variables ambientales. Así, quedaron definidos los

grupos de especies que se localizan en los sitios planos, abiertos y secos hacia las faldas de las sierras, o en exposiciones sur a sudoeste, a diferencia de los que preferencialmente se localizan a mayor altura, sobre terrenos con lomeríos a escarpados y supuestamente más húmedos y frescos, con exposiciones norte a noreste.

La orientación fue la variable más importante para el primer eje de ordenación y luego la pendiente. La densidad del piñonar estuvo dominada por la pendiente.

Las técnicas multivariantes mostraron que sí hay diferencia entre la composición florística de los bosques de *Pinus cembroides* y la de *P. johannis*, incluso con los bosques mixtos o las transiciones hacia los encinares arbustivos.

APENDICE 6.1. Lista de especies ordenado alfabéticamente, por estrato, basado en el perfil de alturas acotadas por Passini (1994). Los acrónimos son la referencia para las especies indicadas en los diagramas de clasificación y ordenación de las especies. Especies y familias.

ESTRATO I: Plantas de 0 a 5 cm (3 especies)

CAR RAM	<i>Cardionema ramosissima</i> (Weinm.) A. Nelson & J. F. Macbr.	CARYOPHYLLACEAE
COR CON	<i>Cordia congestiflora</i> Hemsl.	BORAGINACEAE
DIC ARG	<i>Dichondra argentea</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	CONVOLVULACEAE

ESTRATO II: Plantas de 5 a 25 cm (27 especies)

ARI DIV	<i>Aristida divaricata</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	POACEAE
BOU TER	<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Kunth	RUBIACEAE
CHA PIL	<i>Chamaesyse pilosulosa</i> Arthur	EUPHORBIACEAE
COM TUB	<i>Commelina tuberosa</i> L.	COMMELINACEAE
CYP SES	<i>Cyperus seslerioides</i> Kunth	CYPERACEAE
CYP SPE	<i>Cyperus spectabilis</i> Link	CYPERACEAE
CYP SPP	<i>Cyperus</i> sp.	CYPERACEAE
DAL LUT	<i>Dalea lutea</i> (Cav.) Willd.	FABACEAE
DES GRA	<i>Desmodium grahamii</i> A. Gray	FABACEAE
DRY ARE	<i>Drymaria arenarioides</i> Willd.	CARYOPHYLLACEAE
EUP MAC	<i>Euphorbia macropus</i> (Klotzch & Garcke) Boiss.	EUPHORBIACEAE
EVO ALS	<i>Evolvulus alsinioides</i> L.	CONVOLVULACEAE
HEL GLO	<i>Helianthemum glomeratum</i> Lag.	CISTACEAE
HEL PAT	<i>Helianthemum patens</i> Hemsl.	CISTACEAE
JAT SPA	<i>Jatropha spathulata</i> (Ortega) Müll. Arg.	EUPHORBIACEAE
KRA LAN	<i>Krameria lanceolata</i> Torr.	KRAMERIACEAE
LES ARG	<i>Lesquerella argyrea</i> (A. Gray) S.Watson	BRASSICACEAE
MAM SPP	<i>Mammillaria</i> sp.	CACTACEAE
MIL BIF	<i>Milla biflora</i> Cav.	ALLIACEAE
MUH DUB	<i>Muhlenbergia dubia</i> Fourn.	POACEAE
NIS WIS	<i>Nissolia wislizenii</i> (A. Gray) A. Gray	FABACEAE
PIP BRE	<i>Piptochaetium brevicalyx</i> (Fourn.) Ricker	POACEAE
PLA NIV	<i>Plantago nivea</i> Kunth	PLANTAGINACEAE
POL COM	<i>Polygala compacta</i> Rose	POLYGALACEAE
TAG MIC	<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	ASTERACEAE
TRA SEC	<i>Trachypogon secundus</i> (Presl) Scribn.	POACEAE
ZOR THY	<i>Zornia thymifolia</i> Kunth	FABACEAE

ESTRATO III. Plantas de 25 a 50 cm (37 especies)

AGA SCH	<i>Agave schidigera</i> Lem.	AGAVACEAE
ALL GLA	<i>Allium glandulosum</i> Link & Otto	ALLIACEAE
BOU GRA	<i>Bouteloua gracilis</i> Lag.	POACEAE
BOU HIR	<i>Bouteloua hirsuta</i> Lag.	POACEAE
BOU SCO	<i>Bouteloua scorpioides</i> Lag.	POACEAE
COM DIA	<i>Commelina dianthifolia</i> Delile	COMMELINACEAE
COM SPP	<i>Commelina</i> sp.	COMMELINACEAE
ECH FLA	<i>Echeandia flavescens</i> Benth.	ANTHERICACEAE
ECH MEX	<i>Echeandia mexicana</i> Cruden	ANTHERICACEAE
ERA INT	<i>Eragrostis intermedia</i> Hitchc.	POACEAE
ERY SER	<i>Eryngium serratum</i> Cav.	UMBELLIFERAE
GIB LIN	<i>Gibasis linearis</i> (Benth.) Rohw.	COMMELINACEAE
GIB PUL	<i>Gibasis pulchella</i> (Kunth) Raf.	COMMELINACEAE
IPO PUR	<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth	CONVOLVULACEAE
IPO STA	<i>Ipomoea stans</i> Cav.	CONVOLVULACEAE
LOE CAE	<i>Loeselia caerulea</i> (Cav.) G. Don	POLEMONIACEAE
LOE MEX	<i>Loeselia mexicana</i> (Lam.) Brand	POLEMONIACEAE
LYC PHL	<i>Lycurus phleoides</i> Kunth	POACEAE
MIC KUN	<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	POACEAE
MIM MIN	<i>Mimosa minutifolia</i> B. L. Rob. & Greenm.	MIMOSACEAE
MUH RIG	<i>Muhlenbergia rigida</i> (Kunth) Trin.	POACEAE
NAM DOC	<i>Nama dichotomum</i> (Ruiz & Pav.) Choisy	HYDROPHYLLACEAE
OPU LEU	<i>Opuntia leucotricha</i> DC.	CACTACEAE
PIP FIM	<i>Piptochaetium fimbriatum</i> (Kunth) Hitchc.	POACEAE
PIQ TRI	<i>Piqueria trinervia</i> Cav.	ASTERACEAE
PIT LEP	<i>Pithecellobium leptophyllum</i> (Cav.) Daveau	MIMOSACEAE
SAL AXI	<i>Salvia axillaris</i> Moc. & Sessé	LAMIACEAE
SET PAR	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen	POACEAE
SIL LAC	<i>Silene laciniata</i> Cav.	CARIOPHYLLACEAE
SOL POL	<i>Solanum polytrichon</i> Rydb.	SOLANACEAE
SPO PYR	<i>Sporobolus pyramidatus</i> (Lam.) Hitchc.	POACEAE
STE VER	<i>Stevia veronicaefolia</i> DC.	ASTERACEAE
THE MEG	<i>Thelesperma megapotamicum</i> (Spreng.) Kuntze	ASTERACEAE
TRA CRA	<i>Tradescantia crassifolia</i> Cav.	COMMELINACEAE
TUR DIF	<i>Turnera diffusa</i> Willd. ex Schult.	TURNERACEAE
VER SCH	<i>Verbesina schaffneri</i> Rob. & Greenm.	ASTERACEAE
ZIN JUN	<i>Zinnia juniperifolia</i> A. Gray	ASTERACEAE

Estrato IV: Plantas de 50 a 100 cm (37 especies)

AGA LEC	<i>Agave lechuguilla</i> Torr.	AGAVACEAE
AGE COR	<i>Ageratum corymbosum</i> Zucc.	ASTERACEAE
ARI BAR	<i>Aristida barbata</i> Fourn.	POACEAE
ARI ORC	<i>Aristida orcuttiana</i> Vasey	POACEAE
ARI SCH	<i>Aristida schiedeana</i> Trin. & Rupr.	POACEAE
BAC OCC	<i>Baccharis occidentalis</i> S. F. Blake	ASTERACEAE
BID ODO	<i>Bidens odorata</i> Cav.	ASTERACEAE
BOU CUR	<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) G. S. Torr.	POACEAE
BRI VER	<i>Brickellia veronicifolia</i> (Kunth.) A. Gray	ASTERACEAE
BRO ANO	<i>Bromus anomalus</i> Rupr. ex Fourn.	POACEAE
CHA ERI	<i>Chaetopappa ericoides</i> (Torr.) G. L. Nesom.	ASTERACEAE
CRU DIV	<i>Crusea diversifolia</i> (Kunth) W. R. Anderson	RUBIACEAE
DAL BIC	<i>Dalea bicolor</i> Humb & Bonpl. ex Willd.	FABACEAE
DAH COC	<i>Dahlia coccinea</i> Cav.	ASTERACEAE
ECH PEC	<i>Echinocereus pectinatus</i> (Scheidw.) Engelm.	CACTACEAE
EUP CAL	<i>Eupatorium calaminthaefolium</i> Kunth	ASTERACEAE
HET CON	<i>Heteropogon contortus</i> (L.) P. Beauv. ex Roem. & Schult.	POACEAE
ISO VEN	<i>Isocoma veneta</i> (Kunth) Greene	ASTERACEAE
MAC GYM	<i>Machaeranthera gymnocephala</i> (DC.) Shinners	ASTERACEAE
MET ANG	<i>Metastelma angustifolium</i> Turcz.	ASCLEPIADACEAE
MUN LAN	<i>Muhlenbergia lanata</i> (Kunth) Hitchc.	POACEAE
MUH QUA	<i>Muhlenbergia quadridentata</i> Kunth	POACEAE
OPU ROB	<i>Opuntia robusta</i> H. Wendl.	CACTACEAE
OPU STR	<i>Opuntia streptacantha</i> Lem.	CACTACEAE
PER MEN	<i>Perymenium mendezii</i> DC.	ASTERACEAE
SAL BAL	<i>Salvia ballotiflora</i> Benth.	LAMIACEAE
SAL LEP	<i>Salvia leptophylla</i> Benth.	LAMIACEAE
SAL LYC	<i>Salvia lycioides</i> A. Garay	LAMIACEAE
SAL MIC	<i>Salvia microphylla</i> Kunth	LAMIACEAE
SCH SAN	<i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston	ASTERACEAE
STA COC	<i>Stachys coccinea</i> Jacq.	LAMIACEAE
STE LUC	<i>Stevia lucida</i> Lag.	ASTERACEAE
STE MIC	<i>Stevia micrantha</i> Lag.	ASTERACEAE
STE SAL	<i>Stevia salicifolia</i> Cav.	ASTERACEAE
STE TOM	<i>Stevia tomentosa</i> Kunth	ASTERACEAE
STE VIS	<i>Stevia viscida</i> Kunth	ASTERACEAE
STE THY	<i>Steviopsis thyriflora</i> (A. Gray) B. L. Turner	ASTERACEAE

Estrato V. Plantas de 1 a 2 m (11 especies)

AGA PAR	<i>Agave parrasana</i> Berger	AGAVACEAE
AGA SAL	<i>Agave salmiana</i> Otto ex Salm-Dick	AGAVACEAE
CER MON	<i>Cercocarpus montanus</i> Raf.	ROSACEAE
COM POL	<i>Comarostaphylis polifolia</i> H.B.K.	ROSACEAE
COM PUN	<i>Comarostaphylis pungens</i> H.B.K.	ROSACEAE
DAS ACR	<i>Dasyllirion acrotriche</i> (Schiede) Zuc.	NOLINACEAE
DOD VIS	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	ZIGOPHYLLACEAE
GAR OVA	<i>Garrya ovata</i> Benth.	GARRIACEAE
LAM RHI	<i>Lamourouxia rhinanthifolia</i> Kunth	SCROPHULARIACEAE
RHA MIC	<i>Rhamnus microphylla</i> Humb. & Bonpl. ex Schult.	RHAMNACEAE
SAL REG	<i>Salvia regia</i> Cav.	LAMIACEAE

Estrato VI. Plantas de 2 a 4 m (4 especies)

QUE POT	<i>Quercus potosina</i> Trel.	FAGACEAE
PIN JOH*	<i>Pinus johannis</i> M.F. Robert	PINACEAE
YUC DEC	<i>Yucca decipiens</i> Trel.	AGAVACEAE
YUC FIL	<i>Yucca filifera</i> Chabaud.	AGAVACEAE

Estrato VII: Plantas de 4 a 8 m (3 especies)

JUN FLA	<i>Juniperus flaccida</i> Schlttd.	CUPRESSACEAE
PIN CEM	<i>Pinus cembroides</i> Zucc.	PINACEAE
PIN JOH	<i>Pinus johannis</i> M.F. Robert	PINACEAE

DISCUSIÓN GENERAL CONCLUSIONES Y NUEVOS PLANTEAMIENTOS

El valor alimenticio que ofrecen los piñones ha sido la base de sustento de grupos nómadas, seminómadas y sedentarios que habitaron desde tiempos prehistóricos, luego en la etapa preagrícola y, de los actuales nativos que viven en las zonas secas de México y el suroeste de Estados Unidos (Figura 7.1). La intensidad del aprovechamiento de este recurso natural ha variado con el tiempo y en razón de los cambios naturales del paisaje, los cambios climáticos, la evolución de las sociedades humanas y las alternativas para lograr el sustento.



Fig. 7.1. Recolección y extracción de piñones.

Fotos: cortesía del M. en C. José González Ávalos y de la Biól. Araceli Arredondo Valdés.

Plantear las consecuencias de la evolución de los piñoneros conlleva a preguntar ¿cuál fue el origen de los piñoneros?, ¿cómo se diversificaron?, ¿cuál ha sido la respuesta observable de su diferenciación?, ¿en qué aspectos de su historia natural son distintas las especies?, etc., y a reconocer también, que el factor de intervención humana ha sido el catalizador de las diferencias en las respuestas de los individuos y las poblaciones.

Algunas generalizaciones producto de esta tesis son las siguientes:

Los piñoneros son las coníferas representativas de las zonas templadas subhúmedas de México, por su antigüedad, evolución, distribución, y ecología. Las especies del grupo *Cembroides* han modificado su morfología, su fisiología y su química, y seguramente han sufrido una rápida diferenciación genética, la que se ha venido dando en los últimos dos millones de años, no obstante que el ancestro del grupo *Cembroides* data del Eoceno.

Aparentemente, el vulcanismo en el pasado y el fuego hasta la fecha, han sido los probables factores de selección de las poblaciones de piñoneros. Se considera que la evolución actual puede estar favorecida por disturbio antropógena como el fuego y la tala, lo cual se ha supuesto en razón de los amplios patrones de variación morfológica, como se ha destacado en *P. cembroides*.

Las cuestiones sobre el origen y diversificación de las especies de piñonero serían claras si: a) se descubriera la Flora del Terciario del Altiplano Mexicano como fue propuesto por Axelrod en 1986, es decir, si se tuviera a la disposición la evidencia fósil, b) se hiciera una estimación de la edad relativa de los taxa del Complejo Cembroides mediante pruebas moleculares; y c) se tuvieran pruebas de la diferenciación genética, como se ha propuesto no sólo para la separación taxonómica de las especies, sino para explicar la diecía de *P. johannis*, tal como lo sugirió Lanner (1975).

Las técnicas modernas, como la teledetección en aerofotografía e imagen espectral, deben permitir la identificación de los doseles propios de *P. cembroides* y *P. johannis*. El problema en imagen espectral para diferenciar entre las dos especies de piñoneros fue la disminución de la reflectancia del pino en el infrarrojo cercano al incrementarse la cubierta de árboles debido al sombreado. Se dificultó aún más la diferenciación, porque ambas especies viven en simpatria, lo que impidió detectar firmas espectrales particulares debido a la creación de un entorno común de reflectancias confundidas. Para diferenciar ambas especies se trató de utilizar un modelo de elevación del terreno mediante ILWIS, un sistema de información geográfica; sin embargo, la escala a la que fue generado el modelo (1:250 000), no permitió hacer uso de la exposición, factor que en el estudio de comunidades demostró ser importante para la distribución de las especies. Se propone continuar este estudio pero en una escala mayor como 1:50 000 o de preferencia 1: 20 000, para tener un acercamiento

semejante al de las fotografías aéreas y así detectar con exactitud, la distribución de cada especie primero en la región y después en otras áreas.

La distribución geográfica de estos piñonares, basada en la literatura, permitió elaborar los mapas de distribución que aparecen en el capítulo de historia natural y biología. En dicho documento aparece la versión modificada y amplificada del área de distribución para *P. johannis*, donde ahora se integran los registros de *P. cembroides* subsp. *bicolor*, un sinónimo de la especie consignado por Passini en 1994.

Las historias de vida de *P. cembroides* s.l. y *P. johannis* se han diferenciado estructural y funcionalmente. De estudios de campo se ha concluido que *P. cembroides* se adapta a una condición xérica mesotérmica más variada, con tendencia a restrictiva, por ser más eficiente en el uso del agua que *P. johannis*, lo que explica la subordinación de esta especie al dosel de *P. cembroides*. El aspecto reproductivo es una evidencia de la tendencia a la diferenciación de las dos especies: mientras *Pinus cembroides* es monoico, *P. johannis* tiende a la diecia: por cada individuo monoico hay tres diecos, al menos en las poblaciones observadas. Sin embargo, existe una relación poco clara entre las ventajas evolutivas de la diecia y la baja producción de semillas y sobrevivencia de vástagos de *P. johannis*. Sería importante demostrar que los genotipos procedentes de exogamia obligada por diecia, presentan mayores ventajas en aptitud (sobrevivencia y éxito reproductivo) que los genotipos obtenidos por geitonogamia. No obstante, esto requeriría de varios años de observación,

aunque quizá, un análisis radiográfico de viabilidad de las semillas, permita hacer algunas inferencias antes de lo previsto.

La fenología desfasada de las especies es un carácter importante para descartar la posibilidad de hibridación, pero hay un corto período de traslapo que posibilita tal proceso, lo cual no se ha demostrado. Esto constituye un problema que debe abordarse, ya que hay evidencia de individuos morfológicamente intermedios entre las dos especies estudiadas, tanto en San Luis Potosí como en Querétaro, como lo demuestra el análisis fenético y corrobora lo ya señalado por otros autores.

El análisis fenético de las poblaciones de *P. cembroides* y *P. johannis* en el Altiplano Mexicano demostró que mientras la variación morfológica parece ser continua en *Pinus cembroides*, en *P. johannis* el patrón es discreto y permite diferenciar a tres subgrupos geográficos. *P. johannis* de Zacatecas y *P. culminicola* están emparentados fenotípicamente, pero están suficientemente diferenciados de las poblaciones de San Luis Potosí y Querétaro. Las diferencias se dan en el porte, la altura de ramificación y el tamaño de las semillas. El análisis fenético indica que el subgrupo de *P. johannis* de San Luis Potosí y Querétaro, originalmente consignado como *P. discolor*, pudiera ser una variante de *P. johannis*, posiblemente a nivel subspecífico.

Los caracteres con mayor variación que distinguen a este subgrupo del tipo de Zacatecas son: el hábito (con formas arbustivas, subarbóreas y arbóreas); el número promedio de acículas (cuatro en Charcas, SLP., tres en

el resto del Altiplano y dos en Querétaro), una distribución más amplia sobre substratos (ígneos y sedimentarios) y, una adaptación gradual, quizá por efecto latitudinal a subtipos climáticos con mayor sequía.

Las poblaciones de San Luis Potosí muestran variaciones en relación con el estado ecológico de los sitios. Las poblaciones de Querétaro están afectadas por la transición entre ambiente templado y semicálido y quizá la diferencia sea tal, como para distinguir ecotipos. Falta investigar con pruebas de campo y análisis genético, la variación de *P. johannis* en relación con los dos conceptos implícitos, plasticidad y variación geográfica.

El análisis de componentes principales coincidió con lo señalado anteriormente por Passini en el sentido de que el color y la fertilidad de las semillas permite distinguir a *Pinus cembroides* de *P. johannis*, pero también determinó que otros caracteres como las dimensiones del cono, el color y anchura de la acícula y los caracteres relacionados con la fisonomía, son importantes. Para los pinos de endospermo blanco las dimensiones de la semilla diferencian a los pinos del norte, del centro y sur del Altiplano.

El estudio de la demografía de los piñonares meridionales potosinos mostró que el patrón de variación de los atributos poblacionales de *P. johannis* y *P. cembroides* es semejante, pero que las diferencias se deben, ante todo, a la intensidad de aprovechamiento sobre cada especie. La simpatria de las especies afecta la densidad, por reducción del número de individuos con respecto a lo registrado en los sitios alopatricos, hasta un 50%. La productividad semillera es cinco veces más alta en *P. cembroides* que en

P. johannis, sin embargo las altas tasas de depredación acaban casi con el acervo semillero, lo que afecta sustancialmente la sobrevivencia en la etapa de semilla a plántula. Establecidas las poblaciones, se presenta una estructura poblacional sesgada positivamente, con muchos individuos jóvenes y pocos viejos, pero con diferente curtosis según la especie, como consecuencia de la mayor utilización de ciertas clases de tamaño de árboles. La sobrevivencia de las poblaciones establecidas tiene una forma principalmente de tipo I, con mayor mortalidad hacia la etapa final de la vida de los individuos. La fecundidad y fertilidad son óptimas en la etapa intermedia a avanzada de edad; los indicadores de crecimiento señalan que las dos especies tienen una tasa de crecimiento poblacional por encima de la constante ($\lambda=1$), por lo que se pudo calcular un índice de cosecha, el cual se recomienda puede variar entre dos y ocho por ciento. Con este conocimiento, faltaría por resolver qué prácticas de manejo serían las adecuadas para favorecer la sustentabilidad de estos bosques, sin afectar la economía rural de estas áreas de aprovechamiento comunal.

También se espera que la comunidad vegetal de estos bosques varíe por reemplazo de especies, ya que se encontraron asociaciones características entre el piñonero dominante del bosque y la flora acompañante, donde las condicionantes físicas determinantes de dichas asociaciones son el la orientación y la pendiente del sitio de ocupación. La clasificación y ordenación de las especies dio lugar a dos asociaciones contrastantes: las de sitios planos, secos y abiertos hacia las faldas de las sierras y de exposición sur-sudoeste caracterizadas por *Pinus cembroides*, a diferencia de los grupos de especies localizados a mayor altura, en terrenos

con lomeríos a escarpados y algo más húmedos y frescos, con exposición norte a noreste, dominados por *P. johannis*. Desde el punto de vista práctico, algunas de las especies se sabe, son de interés forrajero, lo cual podría ser utilizado para planificar las mejores alternativas de aprovechamiento. Un punto importante que hasta ahora sigue siendo un problema sin solución desde la perspectiva silvícola, es conocer qué especies de la comunidad asociada permiten identificar los sitios con mejor calidad en cuanto a productividad semillera.

Los resultados de esta tesis demuestran que se cumplió el objetivo de demostrar que entre *P. cembroides* y *P. johannis* existe una diferenciación morfológica, fisiológica y ecológica de sus poblaciones, establecida no sólo por los caracteres que las identifican como taxonómicamente diferentes, sino por las distintas respuestas a los factores naturales y de intervención humana, los cuales han favorecido a que dentro de las mismas especies exista variación fenotípica. Esto no quita la posibilidad de que existan aspectos por resolver en el ámbito de la biología pura y la ecología aplicada.

Los señalamientos apuntados sobre la falta de ciertos conocimientos, pudieran ser las nuevas líneas de investigación a futuro, con mayor razón, si se considera que el factor antropógena, en lugar de afectar negativamente a las poblaciones, debiera ser la guía de la evolución de los piñoneros como especies intervenidas, por ejemplo, con selección hacia mayor productividad en menor tiempo, reducción de la dependencia de los ciclos climáticos de cada ocho años, etc. Por selección humana, los

piñonares deben ser tratados más allá de especies intervenidas y toleradas tan sólo por la producción de piñón. Deben auspiciarse y multiplicarse líneas seleccionadas de poblaciones con las características buscadas, para dar el gran paso de transformación de los piñoneros, de especies silvestres a domesticadas.

El proceso de domesticación se define como el proceso evolutivo que opera bajo la influencia de actividades humanas, el cual incluye cambios morfológicos, fisiológicos y genéticos, los cuales ocurren en las plantas para adaptarse al hábitat preparado por los humanos.

El sentido común indica que si los humanos hemos modificado el entorno, también podremos modificar y seleccionar genotipos e influir para proporcionar las condiciones adecuadas que promuevan la domesticación del piñonero, máxime si queremos reunir el abasto y la producción anual, la calidad del producto, la persistencia y la sustentabilidad del recurso natural.

Un propósito más de la intervención humana debe ser favorecer al grupo social estrechamente ligado al preciado recurso natural, buscando alternativas de aprovechamiento que reditúen en un mejor aprovechamiento de los recursos, sin detrimento del patrimonio natural.



LITERATURA CITADA

- Aguirre Rivera, J. R. 1979. Enfoques para el estudio de las actividades agrícolas en el Altiplano Potosino-Zacatecano. En: *Recursos agrícolas de las zonas áridas y semiáridas de México*. J. Molina (Edr.) Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx.p. 105-115.
- Alcocer Ruthling, R. Robberecht y D. C. Thill. 1989. The response of *Bouteloua scorpioides* to water stress at two phenological stages. *Bot. Gaz.* **150** (4): 454-461.
- Aldrete Menchaca, E. 1981. *Estudio ecológico de los agostaderos del noreste del estado de Zacatecas*. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 285 p.
- Arriaga L., S. Díaz y C. Mercado. 1992. The oak and oak-pine forest of Baja California Sur: present state and management perspectives. En: *Ecology and management of oak and associated woodlands: perspectives in the Southwestern states and Northern Mexico*. Forest Service, USDA. Sierra Vista, Arizona. Tech. Report. **RM-218**: 41-48.
- Ávila Naranjo, A. 1985. *Caracterización de los piñoneros Pinus cembroides Zucc. y P. discolor Bailey & Hawks. de las serranías meridionales del estado de San Luis Potosí, México*. Tesis Profesional. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Mich. 101 p.
- Ávila Naranjo, J. A. y E. García Moya. 1991. Variación morfológica y fenológica de dos piñonares en las serranías meridionales de San Luis Potosí. *Agrociencia, serie Recursos Naturales* 1(3): 39-53.
- Ávila Naranjo, A., E. García Moya y J. A. Reyes Agüero. 1992. Registro de *Pinus discolor* Bailey & Hawksworth en la Sierra de Monte Grande, San Luis Potosí, México. *Acta Bot. Mex.* **20**: 9-12.
- Axelrod, D. I. 1972. Edaphic aridity as a factor in Angiosperm evolution. *Am. Nat.* **106** (949): 311-320.
- Axelrod, D. I. 1983. Paleobotanical history of the western deserts. En: S.G.Wells y D. R. Haragan. (eds.). *Origin and evolution of deserts*. Univ. New Mexico Press. Albuquerque, New Mexico. p. 113-130.
- Axelrod, D. I. 1986. Cenozoic history of some Western American pines. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* **73** : 565-641.
- Axelrod, D. I. y P. H. Raven. 1985. Origins of the Cordilleran flora. *J. Biogeogr.* **12** : 21-47.
- Bailey, D. K. y F. G. Hawksworth. 1979. Pinyons of the Chihuahuan Desert Region. *Phytologia* **44** (3): 129-133.



- Bailey, D. K. y F. G. Hawksworth. 1983. Pinyons of the Chihuahuan Desert. *Phytologia* **53**(3): 227-234.
- Bailey, D. K. y F. G. Hawksworth. 1987. Phytogeography and taxonomy of the pinyon pines *Pinus* subsection *Cembroides*. En: M.-F. Passini, C.Tovar y T. Eguiluz P. (Comps.). // *Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Centre d'Etudes Mexicaines et Centraméricaines - Universidad Autónoma de Chapingo-Centro de Genética Forestal, A. C. México, D. F. p. 41-64.
- Bailey, D. K., K. Snajberk y E. Zavarin. 1982. On the question of natural hybridization between *Pinus discolor* and *Pinus cembroides*. *Biochem. Syst. Ecol.* **10**(2): 111-119.
- Basáñez, A. J. 1983. *Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de pino piñonero (Pinus cembroides Zucc. y Pinus nelsonii Shaw) en el municipio de Miquihuana, Tamaulipas*. Tesis profesional. Universidad del Noreste. Tampico, Tamps. 110 p.
- Beltrán, E. 1956. El Rey Revillagigedo y los bosques de San Luis Potosí. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **17** (1-4): 121-131.
- Belsky, A.J. 1996. Viewpoint: Western juniper expansion. Is it a threat to arid northwestern ecosystems? *J. Range Manage.* **49**:53-59.
- Benavides, Meza H. M. y E. García Moya. 1987. Potencial hídrico diario y anual de *Pinus cembroides* y *Pinus discolor* en las serranías meridionales de San Luis Potosí. En: *Strategies for classification and management of native vegetation for food production in arid zones*. Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Forest Service, USDA. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos-Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Gen. Tech. Rep. RM-150. Tucson, Arizona. p. 207-213.
- Benavides Meza, H. M. y E. García Moya. 1989. Potencial hídrico de dos especies de piñoneros bajo condiciones de campo. En: En: J. D. Flores F., J. Flores L., E. García M. y H. Lira S. (Comps.). *Memorias del III Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. UAAAN-CIFAP/SARH-INIFAP/SARH. Saltillo, Coah. p.92-99.
- Benavides Meza, H. M. y E. García Moya. 1991. Conductancia estomática de *Pinus cembroides* Zucc. y *Pinus discolor* Bailey y Hawks., de las serranías meridionales de San Luis Potosí. *Agrociencia, serie Recursos Naturales Renovables* **1**(1): 93-112.
- Bonifaz A., R. y G. Gómez R. (1996). El estudio piloto CPAN-México. *Boletín SELPER-México*, No. **36-37**:14-25.
- Braun-Blanquet, J. 1983. *Plant sociology: the study of plant communities*. Koeltz Scientific Books. Alemania. 439 pp.
- Brown, D. E. 1957. Biotic communities fo the American Southwest-United States and México. *Desert Plants* **4**: 13-42.



- Burgman, M.A., S. Ferson y H. R. Akçakaya. 1993. *Risk assessment in conservation biology*. Chapman & Hall. London, U.K. 313 p.
- Bye, R. A. 1985. Botanical perspectives of ethnobotany of the Greater Southwest. *Econ. Bot.* **39** (4):375-386.
- Cancino, E. R., J. M. Coronado B. y D.S. Escamilla, G. 1997. Insectos plaga de *Pinus cembroides* Zucc. y *P. nelsonii* Shaw en el suroeste de Tamaulipas, México. *Biotam* **8**(2-3):41-48.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer. Sunderland. 328 pp.
- CETENAL, 1973 a. *Carta topográfica, geológica, edafológica y uso del suelo. F 14-A-83. Tepetate*. Escala 1: 50 000. Secretaría de la Presidencia, México, D.F.
- CETENAL, 1973 b. *Carta topográfica, geológica, edafológica y uso del suelo. F 14-C-13. San Francisco*. Escala 1: 50 000. Secretaría de la Presidencia, México, D.F.
- Cetina Alcalá, V. M. 1984. *Estudio sobre germinación del Pinus cembroides Zucc en condiciones naturales*. Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 125 pp.
- Cetina Alcalá, V. M. y S. D. Sánchez Ávila. 1989. Efecto de la intensidad de luz en el desarrollo inicial de *Pinus cembroides* Zucc. En: J. D. Flores F., J. Flores L., E. García M. y H. Lira S. (Comps.). *Memorias del III Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. UAAAN-CIFAP/SARH-INIFAP/SARH. Saltillo, Coah. p.51-53.
- Cetina Alcalá, V. M., E. García Moya y M. R. Keyes. 1985. Análisis estructural de un bosque de pino piñonero de *Pinus cembroides* Zucc., en La Amapola, S.L.P. En: J. E. Flores L. (Ed.). *Primer Simposium Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Facultad de Silvicultura y Manejo de Recursos Renovables. Universidad Autónoma de Nuevo León. Reporte Científico, No. especial **2**: 100-109.
- Cetina Alcalá, V. M., E. García Moya y M. R. Keyes. 1988. Aspectos de la regeneración de un bosque de *Pinus cembroides* Zucc. en la región de La Amapola, S.L.P. *Agrociencia, sistemas de producción en zonas áridas*. **72**: 219-229.
- Cetina Alcalá, V. M., S. D. Sánchez Ávila y E. García Moya. 1989. Estructura de una masa pura de *Pinus discolor* Bailey & Hawksworth en La Amapola, SLP. En: Flores F.J.D *et al.* (Comps.). *Memorias del III Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. UAAAN-CIFAP/SARH-INIFAP/SARH. Saltillo, Coah. p. 64-65.
- Cetina Alcalá, V. M., S. D. Sánchez Ávila y D. Chávez Olayo. 1991. Desarrollo y crecimiento en plantas de dos años de edad de *Pinus cembroides* y *Pinus discolor* bajo cinco intensidades de sombra. En: Sánchez R. G., C. Sáenz R. y S. Ledezma P. (Comps.). *IV*



- Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Instituto de Ecología y Alimentos, UAT-CONACYT-UANL. p.105-110.
- Condit, R., R. Sukumar, S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *Am. Nat.* **152** (4):495-509.
- Chambers, J. C. 2001. *Pinus monophylla* establishment in an expanding *Pinus-Juniperus* woodland: environmental conditions, facilitation and interacting factors. *J. Vegetation Sci.* **12**:27-40.
- Christensen, K. M., T.G. Whitham y R.P. Balda. 1991. Discrimination among pinyon pine trees by Clark's Nutcrackers: effects on cone crop size and cone characters. *Oecologia* **86**:402-407.
- Cibrián Tovar, D. 1985. Insectos de los pinos piñoneros en México. En: *Primer Simposium sobre Pinos Piñoneros*. Facultad de Silvicultura y Manejo de Recursos Renovables. Universidad Autónoma de Nuevo León. *Reporte Científico Especial No. 2*: 174-192.
- Clausen, A. M. y J. J. Crisci. 1989. Análisis multivariado de la variación morfológica de poblaciones diploides y tetraploides de *Solanum gourlayi* (Solanaceae) y especies relacionadas. *Darwiniana* **29**: 247-250.
- Colwell, J. E. 1974. Vegetation canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment* **3** (3):175-183.
- Coney, P. J. 1983. The plate tectonic setting of cordilleran deserts. En: S.G. Wells y D.R. Haragan (eds.). *Origin and evolution of deserts*. Univ. New Mexico Press. Albuquerque, New Mexico. pp. 81-97.
- Connant, R., E. S. Thomas y R. L. Rausch. 1945. The plains greater snake, *Thamnophis radix* in Ohio. *Copeia* **2** : 61-68.
- COTECOCA.1974. *Coeficientes de agostadero de la República Mexicana: estado de San Luis Potosí*. Secretaría de Agricultura y Ganadería. México, D. F. 158 pp.
- Cox, G.W. 1985. *Laboratory manual of general ecology*. William C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa. p. 48-57.
- Critchfield, W. B. y E. L. Little, Jr. 1971. Geographic distribution of the pines of the world. *Forest Service, USDA. Misc. Publ.* **991**. 97 p.p.
- Dale, M. B. 1995. Evaluating classification strategies. *J. Veget. Sci.* **6** : 437-440.
- Del Carmen S., C. y F. M. Valérico. 1994. Técnicas de procesamiento de imágenes digitales a caracterización de clases de uso de suelo e cobertura vegetal en reglao de clima temperado húmedo. En: *Memorias del VII Simposio Latinoamericano de Percepción Remota*. Puerto Vallarta, México. p. 593-600.



- Drivas, E. P. y R. R. Everett. 1988. Water relations characteristics of competing singleleaf pinyon seedlings and sagebrush nurse plants. *Forest Ecol. Manage.* **23**:27-37.
- Dyksterhuis, E.J. 1949. Condition and management of rangeland based on quantitative ecology. *J. RangeManage.* **45**: 104-115.
- Durán Medina, E. 1991. Estudio densoestructural y bionómico de los pinos piñoneros (*Pinus cembroides* Zucc y *Pinus discolor* Bailey & Hawks.) en el ejido Escalerillas, Mpio. San Luis Potosí. Informe de Servicio Social. UAM-Xochimilco. México, D.F. 52 p.
- Dyer, S. T. 1989. A numerical taxonomic study of the closed cone pines (*Pinus* subsect. *Oocarpae*) based on needle anatomy. M Sc. thesis. University of Pretoria, Sudáfrica. 155 p.p.
- Eguiluz Piedra, T. 1987. Evolución de los pinos piñoneros mexicanos. En: M.F. Passini, D. Cibrián T., y T. Eguiluz P. (Comps.). *Memorias de II Simposio Nacional sobre pinos piñoneros*. Centro de Genética Forestal, A.C.- División de Ciencias Forestales- Centre de Etudes Mexicanes et Centramericaines. México, D. F. p. 83-89.
- Enright, N. J. y J. A. Ogden. 1979. Applications of transition matrix in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Austr. J. Ecol.* **4**: 3-23.
- Evans, D.L., Z. Zhu, S. Eggen-McIntosh, M. P. García M. y J. L. Ornelas de Anda. 1992. Mapeando el territorio forestal de México con el Radiómetro Avanzado de Muy Alta resolución. *Boletín SELPER-México* **12** : 6-13.
- Farjon, A. y B.T. Styles. 1997. *Pinus (Pinaceae)*. Flora Neotropica. Monograph 75. The New York Botanical Garden. New York.
- Favela Lara, S. 1988. *Taxonomy of some mexican pines*. M Sc. Thesis. Linacre College Oxford. Oxford University, Inglaterra. 164 p.p.
- Ferrera Cerrato, R. y J. Sáenz Gómez. 1987. Asociación simbiótica entre *Pisolithus tinctorius* y dos especies de pinos piñoneros. En: M.F.Passini, D.C.Tovar y T.Eguiluz P. (Comps.). *II Simposio Nacional Sobre Pinos Piñoneros*. Centre d' Etudes Mexicaines et Centramericaines -Universidad Autónoma de Chapingo-Centro de Genética Forestal, A. C. México, D. F. pp. 93-99.
- Flores Flores, J. L. 1985. *Evaluación de tierras en el área de estudio del CREZAS-CP*. Tesis profesional. Dpto. De Suelos, UACH. Chapingo. México. 407 pp.
- Flores Flores, J. D. y E. Díaz Esquivel. 1989. Factores asociados con la variación anual en la producción de conos y semillas en *Pinus cembroides* Zucc. en Saltillo, Coahuila. En: J. D. Flores F., J. Flores L., E. García M. y H. Lira S. (Comps.). *Memorias del III Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. UAAAN-CIFAP/SARH-INIFAP/SARH. Saltillo, Coah. p. 136-144.



- Flores Flores, J. D. y E. Díaz Esquivel. 1991. Evaluación de la mortalidad de conos y semillas en diferentes especies de piñoneros, localizadas cerca de Saltillo, Coah. En: G. Sánchez R., C. Sáenz R. y S. Ledezma P. (Comps.). *IV Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Instituto de Ecología y Alimentos, UAT-COTACyT-UANL. p.122-125.
- Flores Flores, J. L. y E. García Moya. 1996. Aprovechamiento de plantas silvestres de zonas áridas de México (desierto y pastizal). En: *Revista de Geografía Agrícola* 22-23: 7-22.
- Flores Lara, J. L. y H. F. Caldera. 1985. Características de los conos de algunos piñoneros mexicanos en relación al ataque de insectos. En: Flores Lara, J. L. (Ed.). *Primer Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Facultad de Silvicultura y Manejo de Recursos Naturales Renovables. Universidad Autónoma de Nuevo León. Reporte científico Especial No. 2: 223-233.
- Flores Lara, J. y R. López A. 1989. Producción de piñón en rodales naturales diferentes de piñonero *P. cembroides*. Impacto de insectos carpófagos. En: J.D. Flores F., J.Flores L., E. García M.y H.Lira S.(Comps.). *Memorias del III Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. UAAAN-CIFAP/SARH-INIFAP/SARH. Saltillo, Coahuila. p. 122-125.
- Floyd, M. E. 1983. Dioecy in five piñon pine populations in Southwestern United States. *Amer. Midl. Nat.* **110** :405-411.
- Floyd, M. E. 1986. Inter and intraspecific variation in piñon pine populations. *Bot. Gaz.* **147** (2): 180-188.
- Floyd, M. E. y T. A. Kohler. 1990. Current productivity and prehistoric use of pinyon (*Pinus edulis*, Pinaceae) in the Dolores Archaeological Project Area, Southwestern Colorado. *Econ. Bot.* **44** (2):141-156.
- Fogg, G.G.1966. *Studies in the Cembroides pines* . PhD. dissertation. University of Oklahoma.
- Fogg, G.L. 1962. *An analysis of variation in Pinus edulis and Pinus cembroides*. M. Sc. Thesis. Butler University.
- Font-Quer, p. 1953. *Diccionario de botánica*. Editorial Labor. Barcelona.1244 pp.
- Forcella, F. 1981. Estimating cone production in New Mexico and western Oklahoma. *J. Wild.Manage.* **45**(2):553-557.
- Foster, H.L. 1987. Demography of a clonal shrub, *Alnus incana* ssp. *rugosa* (Betulaceae). *Amer. Midl. Nat.* **117**(1): 43-55.
- Foster, H. L. y P. L. Marks. 1987. Stem dynamics of the shrub *alnus incana* ssp. *rugosa*: transition matrix models. *Ecology* **68**(5):1234-1242.
- Fox, G. A. y J. Gurevitch. 2000. Population numbers count: tools for near-term demographic analysis. *Amer. Nat.* **156**(3): 242-256.



- Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. *CIENCIAS* . Especial **4**: 4-9.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Instituto de Geografía, UNAM. México, DF. 169 p.p.
- García, M. C. y R. Álvarez. 1994. TM digital processing of a tropical forest region in southeastern Mexico. *International Journal of Remote Sensing*. **15** (8):1611-1632.
- García Moya, E. y R. Gómez Aguilar. 1988. Estimación de la producción de piñón en los piñoneros del estado de San Luis Potosí. *Agrociencia* **71**: 225-237.
- García Moya, E., Zavala Chávez, F y H. M. Benavides Meza. 1987. Biología de los pinos piñoneros mexicanos . En: M. F. Passini, D. Cibrián T., T. Eguiluz P. (Comp.). *Memorias del II Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Centre d'Etudes Mexicaines et Centraméricaines -Universidad Autónoma Chapingo-Centro de Genética Forestal, A. C. México, D. F. 151-161.
- García Regalado, G. 2001. *Estudio de crecimiento y análisis económico de cuatro especies de Pinus en la Sierra Fría, Aguascalientes*. Tesis de Maestría en Ciencias. U.N.A.M. México, D.F. 74 p.
- García Velázquez, A. 1985. Citogenética de pinos piñoneros. En: J.E. Flores L (Ed.). *Primer Simposium Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Facultad de Silvicultura y Manejo de Recursos Renovables. Universidad Autónoma de Nuevo León. Reporte Científico Especial **2** :19-31.
- García Velázquez, A. 1992. *Técnicas y procedimientos en citogenética vegetal*. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- García Arévalo, A . y S. González Elizondo. 1991. Flora y vegetación de la cima del cerro Potosí, Nuevo León, México. *Acta Bot. Mex.* **13** : 53-74.
- García Arévalo, A. y M. -F. Passini. 1993. Distribución y ecología de *Pinus johannis* M.F.Robert. *Phytologia* **74** (2): 125-127.
- Gehring, C.A. , N.S. Cobb y T.G. Whitham. 1997. Three way interactions among ectomycorrhizal mutualist, scale insects, and resistant and susceptible pinyon pines. *American Naturalist* **149**(5):824-841.
- Givnish, T. J. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* **34**: 959-972.
- González Ávalos, J. 1998. Los bosques piñoneros de México. Estudio del bosque de *Pinus johannis* M.-F. Robert en Concepción del Oro, Zac. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, estado de México. 152 pp.



- González M., R. y D. F. Lozano. 1994. Modelos ecológicos de distribución de la cobertura vegetal. En: *Memorias del VII Simposio Latinoamericano de Percepción Remota*. Puerto Vallarta, México. p. 628-639.
- Grant, V. 1989. *Especiación vegetal*. Noriega Editores-Limusa. México, D.F. 587 p.p.
- Gullison, R. E. , S.N. Panfil, J.J. Strouse y J.P. Hubbell. 1996. Ecology and management of Mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes Forest, Beni, Bolivia. *Bot. J. Linn. Soc.* **122**:9-34.
- Helge, B. y F. Thomas. 1994. Arranging phytosociological tables by species-relevé groups. *J. Veget. Sci.* **5** :311-316.
- Hernández Reyna, A. 1985. *Análisis estructural de los piñoneros del Altiplano Potosino-Zacatecano*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 155 pp.
- Hernández Reyna, A. y E. García. 1985. Análisis estructural de los piñonares del Altiplano Potosino. *Agrociencia* **62** : 7-20.
- Hill, M. O. 1979. *TWINSPAN. A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes*. Cornell University. Ithaca, Nueva York. 60 p.
- Hirose, T. y N. Kachi. 1986. Graphical analysis of the life history evolution of *Oenothera glazoviana* Micheli. *Oecologia* **68**:490-495.
- Huete, A. R. 1988. A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sensing of environment*. **25** :295-309.
- James, F.C. y C. E. Mc Culloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics : panacea o pandora's box? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **21** : 129-166.
- Jameson, D. A., J. R. Armijo, J. Galo y R. Nava. 1984. Marginal benefits of grazing and agricultural practices on a mexican ejido. *J. Range Manage.* **37**(3): 195-200.
- Jan, L. y H. Vera. 1992. How reliable are our vegetation analyses? *J. Veget. Sci.* **3** :119-124.
- Jeffers, J. N. R. y Richens, R.H. 1970. Multivariate analysis of the English elm population. *Silvae Genetica* **19** :31-38.
- Jensen, R. J., S. C. Hokanson, J. G. Isebrands y J. F. Hanock. 1993. Morphometric variation in oaks of the Apostle Islands in Wisconsin: evidence of hybridization between *Quercus rubra* and *Q. ellipsoidalis* (Fagaceae). *Amer. J. Bot.* **80** (11): 1358-1366.



- Kachi, N. y T. Hiroshi. 1985. Population dynamics of *Oenothera glazoviana* in a sand dune system with special reference to the adaptive significance of size-dependent reproduction. *J. Ecol.* **73**:887-901.
- Knowles, P. y M. C. Grant. 1983. Age and size structure analyses of Engelmann spruce, Ponderosa pine, Lodgepole, and Limber pine in Colorado. *Ecology* **64**:1-9.
- Labarthe, G., M. Tristán. y J. Aranda. 1982. *Revisión estratigráfica del Cenozoico de la parte central del estado de San Luis Potosí*. Instituto de Geología y Metalurgia. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Folleto técnico No. 85. San Luis Potosí. 208 pp.
- Lanner, R. M. 1974. A new pine from Baja California and the hybrid origin of *Pinus quadrifolia*. *Southw. Naturalist* **19** : 75-95.
- Lanner, R. M. 1975. Piñon pines and junipers of the southwestern woodlands. En: *The pinyon-juniper ecosystem: a symposium*. Utah State University. Agricultural Experiment Station. Logan, Utah. p. 1-17.
- Lanner, R.M. 1981. *The pinyon pine: a natural and cultural history*. University of Nevada Press. 208 p.
- Lanner, R. M. 1990. Biology, taxonomy, evolution and geography of the stone pines of the world. En: *Proceeding Symposium on whitebark pine ecosystems: ecology and management of a high mountain resource*. Mar. 29-31, 1989. Forest Service, USDA. Gen. Tech. Rep. INT-270.
- Lerdau, M., M. Litvak y R. Monson. 1994. Plant chemical defense: monoterpenes and the growth- differentiation balance hypothesis. *TREE* **9**(2):58-61.
- Leverich, W. J. y D. A. Levin. 1979. Age-specific survivorship and reproduction in *Phlox drummondii*. *Amer. Nat.* **113**(6):881-903.
- Little, E. L. 1968. Two new pinyon varieties from Arizona. *Phytologia* **17**: 329-342.
- Little, T. M. y F.J. Hills. 1978. *Métodos estadísticos para la investigación en la agricultura*. Trillas. México, D.F. 270 p.
- Lorimer, C.C. 1980. Age structure and disturbance history of the Southern Appalachian Virgin Forest. *Ecology* **61**(5):1169-1184.
- Luna Cavazos, M., A. Romero Manzanares y E. García Moya. 1990. Contribución al conocimiento florístico de las serranías meridionales de San Luis Potosí. En: *Programa y Resúmenes del XI Congreso Mexicano de Botánica*. Oaxtepec, Morelos. 424 pp.
- Mac Donald, G. M. y L. C. Cwynar. 1991. Post-glacial population growth rates of *Pinus contorta* ssp. *latifolia* in western Canada. *J. Ecol.* **79**: 417-429.



- Malusa, J. 1989. *The phylogeny and water relations of pinyon pines in relation to the vicariance biogeography of the American Southwest*. Ph. D. Dissertation. University of Arizona. Tucson.
- Malusa, J. 1992. Phylogeny and biogeography of the pinyon pine (*Pinus* subsect. *cembroides*). *Syst. Biol.* **17**(1): 42-66.
- Mac Donald, G.M. y L. C. Cwynar. 1991. Post-glacial population growth rates of *Pinus contorta* ssp. *latifolia* in Western Canada. *J. Ecol.* **79**:417-429.
- Martin, P. S. y B. E. Harrell. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in México and eastern United States. *Ecology* **38** : 468-480.
- Martínez Delgado, E., E. Mellink y E. García Moya. 1989. Consumo de piñón por aves y roedores en La Amapola, S.L.P. En: J.D.Flores F., J. Flores L., E. García M. y H. Lira S. (Comps.). *Memorias del III Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros* . UAAAN-CIFAP/SARH-INIFAP/SARH. Saltillo, Coah. p. 87-89.
- Martínez Delgado, E., E. Mellink, J.R. Aguirre Rivera y E. García Moya. 1996. Removal of pinyon seeds by birds and rodents in San Luis Potosí, México. *The Southwestern Nat.* **41**(3): 270-274.
- Martínez Hernández, E. y E. Ramírez Arriaga. 1996. Palaeocorología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y el Terciario. Algunas evidencias palinológicas. *Bol. Soc. Bot. México.* **58**:87-97.
- Martínez Hernández, E. y A.C. Tomasi. 1986. Palinestratigrafía preliminar del Terciario Continental de Sonora. *1er. Simposio sobre geología regional de México*. Instituto de Geografía UNAM. Programas y Resúmenes: 19-21.
- Martínez Hernández, E. y S. Lozano García. 1996. Volcanismo, cambios climáticos y sucesión de floras, durante el Neogeno de la Cuenca de México. En: *Resúmenes del IX Coloquio de Paleobotánica y Palinología*. Instituto Mexicano del Petróleo-Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros. 25-29 de Noviembre de 1996. México, D.F. p: 48-49.
- Martínez M. 1948. *Los pinos mexicanos*. 2a. ed. Botas. México, D.F. 361 p.
- Martínez Montoya, J. F. 1993. *El uso de fotografías aéreas e imágenes de satélite en la cartografía de tierras*. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 135 p.p.
- Martínez Montoya, J. F. 1994. Uso del suelo en Ahualulco y Mexquitic de Carmona, SLP. *Boletín del Instituto de Geografía, UNAM, México*. En prensa.
- Martínez, F. N., P. De la Garza L. y R. Reyes C. 1987. Caracterización radiográfica en la morfología y germinación de *Pinus cembroides* Zucc. y *P. johannis* M.-F. Robert . En :



- M.-F. Passini, D. Cibrián T. y T. Eguiluz (Comp.). *Memorias del II Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Centre d'Études Mexicaines et Centraméricaines - Universidad Autónoma Chapingo - Centro de Genética Forestal, A. C. México, D.F. p. 233-240.
- Martínez Ramos, M. y E. Álvarez Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* **56**:121-153.
- McCormick, J. y J. W. Andresen. 1963. A subdioecious population of *Pinus cembroides* in Southwest, Arizona. *Ohio J. Sci.* **63** (4): 159-163.
- McCunne, B. 1988. Ecological diversity in North American Pines. *Amer. J. Bot.* **75** (3): 353-368.
- McDaniel K. C. y R. Haas. 1982. Assessing Mesquite-Grass Vegetation Condition from LANDSAT. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing.* **48** (3):442-450.
- Millar, C. I. 1993. Impact of the Eocene on the evolution of *Pinus* L. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **80** : 471-498.
- Miller R. F. Y P. E. Wigand. 1994. Holocene changes in semiarid pinyon-juniper woodlands: response to climate, fire and human activities in the U.S. Great Basin. *BioScience* **44**(7):465-474.
- Mopper, S. y T. G. Whitham. 1992. The plant stress paradox: effects on pinyon sawfly sex ratios and fecundity. *Ecology* **73**(2):515-525.
- Naylor, R. E. L. 1976. Changes in the structure of plant populations. *J. Appl. Ecol.* **13**(2): 513-521.
- Nelson, G.C. y D. Hellerstein. 1997. Do roads cause deforestation? using a satellite images in econometric analysis of land use. *American Journal of Agricultural Economics* **79**: 80-88.
- Ogden, J. 1985. Past, present and future: studies on the population dynamics of some long-lived trees. En: White, J. (Ed.). *Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper*. Academic, New York. p. 3-16.
- Ogden, J. y J. A. Powell. 1979. A quantitative description of the forest vegetation on an altitudinal gradient in the Montane Field National Park, Tasmania, and a discussion of its history and dynamics. *Austr. J. Ecol.* **4**:293-325.
- Olmstead, I. y E. R. Álvarez Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecol. Applications* **5**(2): 484-500.
- Pardi L. S. y J. R. Santos. 1994. Técnicas de sensoriamiento remoto e sistemas de informacao geográfica como soporte para inventarios florestais em regioes tropicais: caso de estudio "Floresta nacional de Caxiuana", estado Pará-Brasil. En: *Memorias del VII*



- Simposio Latinoamericano de Percepción Remota*. Puerto Vallarta, México. p. 586-592.
- Passini, M.-F. 1982 a. *Les forêts de Pinus cembroides au Mexique*. Mission Archaeological et ethnologique Française au Mexique, Études Mesoaméricaines II-5. Editions Recherche sur les Civilisations. Cahier N°9. Paris 373 p.p.
- Passini, M.-F. 1982 b. Los pinos piñoneros del grupo *Cembroides* de México. En: *Información sobre Recursos Genéticos Forestales*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia 11 : 29-32.
- Passini, M.-F. 1983. Un exemple de forêt tropicale sèche du Mexique: la forêt de *Pinus cembroides* Zucc. *Bulletin de la Societe Botanique Française* 130 : 69-80.
- Passini, M. -F. 1985. Les forêts de *Pinus cembroides* Zucc. de la Sierra de Urica, Réserve de la Biosphère " La Michilía" (État de Durango, Mexique). *Bull. Ecol.* 16 (2):161-168.
- Passini, M. -F. 1987. The endemic pinyon of Lower California *Pinus lagunae* M.F. *Phytologia* 63 (5): 337-338.
- Passini, M.-F. 1987. Análisis de la distribución geográfica de los pinos piñoneros en Europa y Asia. En : M.-F. Passini, D. Cibrián T. y T. Eguiluz (Comp.). *Memorias del II Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Centre d'Études Mexicaines et Centraméricaines - Universidad Autónoma Chapingo - Centro de Genética Forestal, A. C. México, D.F. p. 65-89.
- Passini, M.-F. 1991. Pino piñonero: ciclo reproductivo, palinología y biopalinología. En: Sánchez R., G. ,C. Sáenz R. y S. Ledezma P. (Comps.). *IV Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Instituto de Ecología y Alimentos, UAT.- COTACYT- UANL. p. 20-33.
- Passini, M. -F. 1993. Les pins mexicains de la sous-section *Cembroides* Englem.: distribution, cycle et phénologie, pollen. *Coll. Internat. Phytogéographie Tropicale*, Paris. sin pag.
- Passini, M.-F. 1994a. *Relevés floristiques des forêts de pins pignons au Mexique (Florística de los piñoneros en México)*. Université Pierre et Marie Curie. Paris 6. 124 pp.
- Passini, M.-F. 1994 b. Synonymie entre *Pinus discolor* Bailey & Hawksworth et *Pinus johannis* M.-F. Robert. *Acta bot. Gallica* 3:387-388.
- Passini, M.-F. y B. Lacaze. 1990. Prueba de cartografía de las formaciones vegetales de altitud de la Sierra Juárez (México) a partir de imágenes SPOT. *Photo-Interpretation* 90 :3-4:12-16, 20-21.
- Pérez de la Rosa, J. A. 1993. *Taxonomía de Pinus ayacahuite y Pinus strobiformis*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 100 pp.



- Perry, J. P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press. Portland, Oregon. 231 p.
- Peterson, D.L., W. Westman, N. J. Stephenson, V. G. Ambrosia, J. a. Brass y M. A. Spanner. 1986. Analysis of the forest structure using Thematic Mapper Simulator Data. IEEE, Transactions on Geoscience and Remote Sensing. GE-24(1): 113-121.
- Pianka, E. R. 1983. *Evolutionary ecology*. 3rd. Ed. Harper. New York. p. 100-182.
- Pla, L.E. *Análisis multivariado: método de componentes principales*. OEA. Washington, D.C. 95 p.
- Platt, W. J. , G.W. Evans y S.L. Rathbun. 1988. The population dynamics of a long-lived conifer (*Pinus palustris*). *Amer. Nat.* **131** (4): 491-525.
- Poulton, C.E., B. J. Schrumptf y E. García Moya. 1968. Remote sensing applications in forestry. En: *The feasibility of inventorying nature vegetation and related resources from space photography*. Department of Range Management. Agricultural Experiment Station. Oregon State University, Oregon. 47 pp.
- Pyke, D.A. y J. N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal experiments. *Ecology* **67**(1):240-245.
- Quijas Fonseca, S. 1999. *Análisis demográfico por edades de Mammillaria magnimama (Cactaceae) en el Pedregal de San Angel*. Tesis de Licenciatura. U.N.A.M. México, D.F. 87 p.
- Ramos Álvarez, C. H. y F. González Medrano. 1972. La vegetación de la zona árida veracruzana. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autónoma de México*. **43**, Ser. Botánica **1**: 77-100.
- Rebolledo, A. 1982. *Estudio preliminar sobre la ecología de los piñonares en el Altiplano Potosino-Zacatecano*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 123 pp.
- Reyes, J. A. 1992. *Estudio florístico de la Sierra de Monte Grande, Mpio. Charcas, SLP., México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 212 pp.
- Reyes Agüero, J. A., F. González Medrano y J. García P. 1996. Flora Vascular de la Sierra de Monte Grande, Municipio de Charcas, S.L.P. México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* **58** :31-42.
- Richardson, D. M. y W. J. Bond. 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *Am. Nat.* **137**(5):639-668.
- Robert, M.-F. 1973. *Contribution l'étude des forêts de Pinus cembroides dans l'est du Mexique*. Thèse de spécialité (écologie). Montpellier. 131p.



- Robert M.-F. 1975. Les divers types de forêts de *Pinus cembroides* dans l'est et le nord-est du Mexique. Actes du 99e. Congrès National des Sociétés. Savantes-Besançon. Sciences. Fasc. II. p. 209-219.
- Robert M.-F. 1977a. Aspects phytogéographiques et écologiques des forêts de *Pinus cembroides*. I. Les forêts de l'est et du nord-est du Mexique. *Bulletin de la Société Botanique Française*. **124**: 197-216.
- Robert, M.-F. 1977b. Essai sur l'évolution de la forêt de conifères de la Sierra Madre Occidentale (Mexique). *Rev. Forest. Franç.* **29** (5): 407-416.
- Robert, M.-F. 1978. Un nouveau pin pignon mexicaine: *Pinus johannis* Robert. *Adansonia*, ser 2. **18** : 365-373.
- Robert-Passini, M.-F. 1981. Deux nouveaux pins pignons du Mexique. *Adansonia* **1**: 61-73
- Rohlf, F. J. 1992. *NTSYS-pc (Numerical taxonomy and multivariate analysis system)*. Version 1.70. Exeter Software. New York, U.S.A.
- Romero Manzanares, A., R. Aguirre Rivera y E. García Moya. 1999. El papel del hombre en la evolución de los piñoneros americanos. *Agrociencia* **33**(4): 473-481.
- Romero Manzanares, A., M. Luna Cavazos y E. García Moya. 1989a. Organización de la vegetación asociada a los piñoneros de las sierras meridionales de San Luis Potosí. En: *Memorias del III Simposio Nacional sobre pinos piñoneros*. Sección: Ecología y ecofisiología. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro-Universidad Autónoma de Nuevo León-Colegio de Postgraduados-INIFAP. Saltillo, Coah. p. 66-71.
- Romero Manzanares A., M. Luna Cavazos, E. García Moya y A. de la Rosa Vázquez. 1989b. *Especies indicadoras de sitios con potencial de producción de piñón en San Luis Potosí*. En: J. D. Flores, J. Flores, E. García y R. H. Lira (comps.). *III Simposio Nacional sobre pinos piñoneros*. Saltillo, Coahuila. pp. 126-130.
- Romero Manzanares A., E. García Moya y M.-F. Passini. 1996. *Pinus cembroides* s.l. y *Pinus johannis* del Altiplano Mexicano: una síntesis. *Acta bot. Gallica* **143**(7): 681-693.
- Romero M., A., M., Luna, E. García y M.F. Passini. 2000. Phenetic analysis of the Mexican midland pinyon pines, *Pinus cembroides* and *Pinus johannis*. *Botanical J. Linnean Soc.* **133**(2): 181-194.
- Rzedowski, J. 1965. Vegetación del estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* (5 (1-2): 1-291.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D. F. 432 p.
- Sánchez Ávila, S. y V. M. Cetina Alcatá. 1989. Germinación y crecimiento de *Pinus discolor* Bailey & Hawksworth bajo diferentes intensidades de luz. En: J.D. Flores F., J. Flores L.,



- E. García M. y H. Lira S. (Comps.). *Memorias del III Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. UAAAN-CIFAP/SARH-INIFAP/SARH. Saltillo, Coah. p. 48-50.
- Sánchez Ramos, G. y G. Ledezma Pineda. 1995. Los bosques piñoneros de Tamaulipas, un recurso potencial para la región semiárida: estudio de su problemática sanitaria. *Acta Científica Potosina* 13(2): 79-102.
- Sánchez Ramos, G., S. Ledezma P. y H. Suzán A. 1989. Estimación de daños por insectos en conos inmaduros de *Pinus nelsonii* Shaw, en la zona de Miquihuana, Tamaulipas. En: J. D. Flores F., J. Flores L., E. García M. y H. Lira S. (Comps.). *Memorias del III Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. UAAAN-CIFAP/SARH-INIFAP/SARH. Saltillo, Coah. p. 82-86.
- Sánchez, R. R. 1980. Hongos micorrícicos y su relación con las coníferas de la Meseta Tarasca, Michoacán. *Revista de Ciencias Forestales* 5 : 42-63.
- Sánchez Velásquez, L. R., M.R. Pineda López y A. Hernández Martínez. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K) Schl. Et Cham., en el Cofre de Perote, estado de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 16:45-55.
- Sassaman, C. y S.C. Weeks. 1993. The genetic mechanism of sex determination in the conchostracan shrimp *Eulimnadia texana*. *Am. Nat.* 141(2): 314-328.
- Silba, J. 1985. a. The infraspecific taxonomy of *Pinus culminicola* Andr. et Beam. (Pinaceae). *Phytologia* 56 (7): 489-491.
- Silba, J. 1985. b. A supplement to the international census of the Coniferae I. *Phytologia* 58 (6): 365-371.
- Smith, P. W. 1957. An analysis of Post-Wisconsin biogeography of the Prairie Peninsula Region based on distributional phenomena among terrestrial vertebrate populations. *Ecology* 38 :205-218.
- Snajberk, K.,E. Zavarin y R. Debry. 1982. Terpenoid and morphological variability of *Pinus quadrifolia* and the natural hybridation with *Pinus monophylla* in the San Jacinto mountains of California. *Bioch. Syst. Ecol.* 10 (2): 121-132.
- Solbrig, O. T. 1981. Demography and natural selection. En: O. T. Solbrig (Ed.). *Demography and evolution in plant populations*. University of California Press. Berkeley, California. p. 1-20.
- Sorani, V., R. Álvarez y A. Cortés. 1994. El inventario forestal nacional de México: Resultados y productos derivados de la base de datos geográfica. En: *Memorias del VII Simposio Latinoamericano de Percepción Remota*. Puerto Vallarta, México. p. 554-564.
- Sneath, P.H.A. y R.R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practices of numerical classification. Freeman, San Francisco, CA. 573 p.p.



- Stead, J. W. 1983. Studies of variation in Central American pines V. A numerical study of variation in the *Pseudostrobus* group. *Silvae Genetica* **32** : 101-114.
- Stewart, G. H. 1986. Population dynamics of a Montane conifer forest, Western Canada range, Oregon, U.S.A. *Ecology* **67**(2):534-544.
- Stiling, P. 1999. *Ecology: theory and applications*. 3rd. Ed. Prentice Hall. New Jersey. 638 p.
- Stokes, C.J. y R. I. Yeaton. 1994. A line-based vegetation sampling techniques and its application in succulent karoo. *Afr. J. Range For. Sci.* **11** (1): 11-17.
- Styles, B. 1993. Genus *Pinus*: a mexican purview. En: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, J. Fa. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press. New York. pp. 397-420.
- Suzán A., H. 1985. Estudios autoecológico-dendrocronológicos en *Pinus nelsonii* . En: Flores L., J. L. (Ed.). *Primer simposium nacional sobre pinos piñoneros*. Facultad de Silvicultura y Manejo de Recursos Naturales Renovables. UANL. Reporte Científico Especial No. **2**:100-109.
- Suzán, H. 1990. Estructura de un bosque de *Pinus nelsonii* Shaw en Tamaulipas. *Biotam* **1**(4): 29-35.
- Task Group on Unity in Concepts and Terminology (20 Committee Members). 1995. New concepts for assessment of rangeland condition. *J. Range Manage.* **48**:271-282.
- Tausch, R.,J. y N. E. West. 1988. Differential establishment of pinyon and juniperu following a fire. *Amer. Midl. Nat.* **119**: 174-184.
- Ter Braak., C. J. F. 1988-1991. *CANOCO-A FORTRAN program for canonical community ordination by partial, detrended, canonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis; versión 3.12*. Wageningen, Holanda.
- Thomas, D. H. 1972. Western shoshone ecology: settlement patterns and beyond. En: Fowler, D. D. (Ed.). *Great Basin cultural ecology: a symposium*. Desert Res. Inst. Soc. Sci. No. 8. Reno, NV. p. 135-153.
- Thorne, R. F. 1986. A historical sketch of the vegetation of the Mojave and Colorado Deserts of the American Southwest. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **73**: 642-651.
- Tucker, C. J. 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of the Environment* **8**:127-150.
- Van der Wall, S.B. y R.P. Balda. 1977. Co-adaptations of the Clark's nutcracker and pinyon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecol. Monogr.* **47**:89-110.



- Van Devender, T. R. y W. G. Spaulding. 1979. Development of vegetation and climate in the Southwestern United States. *Science* **204** (18): 701-710.
- Van Devender, T. R., R. S. Thompson y J. L. Betancourt. 1987. Vegetation history of the desert of Southwestern North America; the nature and timing of the Late Wisconsin-Holocene transition. En: W.F. Ruddiman y H. E. Wright Jr.(Eds.).*The geology of North America: North America and adjacent oceans during the last deglaciation*. Geological Society of America. Boulder, Colorado. 3:323-352.
- Van Pelt, N. S. , R. Stevens y N. E. West. 1990. Survival and growth of immature *Juniperus osteosperma* and *Pinus edulis* following woodland chaining in Central Utah. *Southwest. Nat.* **35** (3):322-328.
- Villers Ruíz L., B. J. López, L. J. Hernández y V. I. Trejo. 1994. Delimitación de áreas de bosque en predios forestales en el Nevado de Toluca, México: Integrando en SIG, inventarios, imagen MSS y fotomapas. En: *Memorias del VII Simposio Latinoamericano de Percepción Remota*. Puerto Vallarta, México. p. 621-627.
- Wallin D.O., F. Swanson, B. Marks, J. H. Cissel y J. Kertis. 1996. Comparison of managed and presettlement landscape dynamics in forests of the Pacific Northwest, USA. *Forest Ecol. Manage.* **85** : 291-309.
- Westin, F.C. y G. D. Lemme. 1978. Landsat spectral signatures: Studies with soil associations and vegetation. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing.* **44** (3):315-325.
- Whitham, T. G. y S. Mopper. 1985. Chronic herbivory: impacts on architecture and sex expression of pinyon pine. *Science* **228** :1089-1091.
- White, C. S. 1994. Monoterpenes: their effects on ecosystem nutrient cycling. *J. Chem. Ecol.* **6**: 1381-1406.
- Williamson, H. D. 1994. Estimating sub-pixel components of a semi-arid woodland. *Int. J. Remote Sensing* **15** (16):3303-3307.
- Willson, M. F. 1983. Plant reproductive ecology. Wiley, New York.
- Yañez Jiménez, P. y E. García Moya. 1975. Frecuencia, distribución, índice y distancia entre estomas en *Pinus cembroides* y *Pinus discolor* en el Altiplano Potosino. En: J.E. Flores L. (Ed.). *Primer Simposium Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Reporte Científico especial, N° 2. Facultad de Silvicultura y Manejo de Recursos Renovables. Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, N.L. p. 19-31.
- Yeaton, R.I. 1984. Aspects of the population biology of sugar pine (*Pinus lambertiana* Dougl.) on an elevational gradient in the Sierra Nevada of Central California. *Amer. Midl. Nat.* **111**(1):126-137.



- Yeaton, R. I., A. Romero Manzanares, G. Vera Castillo y S. Vielegas. 1987. Tree succession in the subalpine forest of the Neo-Volcanic range, South-central Mexico. *The Southwest. Nat.* **32**(3): 335-345.
- Vilchis Anaya, B. E. 2000. *Estudio poblacional de Neobuxbaumia macrocephala (Cactaceae) en Zapotitlán, Salinas, Puebla.* Tesis de Licenciatura. U.N.A.M. México, D.F. 63 p.
- Zar, H. 1996. *Biostatistical analysis.* 3^{ra}. Ed. Prentice Hall. New Jersey. 662 p.
- Zavala Chávez F. y J. J. Campos Díaz. 1993. Una nueva localidad de *Pinus discolor* Bailey & Hawksworth en el centro de México. *Acta Bot. Mex.* **25** : 21-25.
- Zavala Chávez, F. y E. García Moya. 1990. Iniciación de conos femeninos en *Pinus cembroides* Zucc. *Acta Bot. Mex.* **10**: 31-44.
- Zavala Chávez, F. y E. García Moya. 1991. Fenología y crecimiento del brote anual de *Pinus cembroides* Zucc. de San Luis Potosí, México. *BIOTAM* **3** (2): 5-114.
- Zavala Chávez, F., J. A. Ávila Naranjo y E. García Moya. 1989. Variación anual en la longitud de acículas y su relación con los factores ambientales en piñoneros del Altiplano Potosino. En: J.D.Flores F., J. Flores L., E.García M.y H. Lira S. (Comps.) *Memorias del III Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros.* UAAAN-CIFAP/SARH-INIFAP/SARH. Saltillo, Coah.p. 72-80.
- Zavala Hurtado, J. A. 1986. *Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación.* Cuadernos de divulgación INIREB No. 26. Xalapa, Ver. 58 p.
- Zavarín, E. 1987. Taxonomy of pinyon pines. En: M.-F. Passini, D. C. Tovar y T. E. Eguiluz P. (Comps.). *II Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros.* Centre d' Etudes Mexicaines et Centraméricaines - Universidad Autónoma de Chapingo-Centro de Genética Forestal, A. C . México, D. F. p. 29-40.
- Zavarín, E. y K. Snajberk. 1980. Oleoresins of pinyons. *Agric.Food Chem.* **28** (4): 829-834.
- Zavarín, E. y K. Snajberk. 1985. Monoterpenoid and morphological differentiation within *Pinus cembroides* . *Biochem. Syst. Ecol.* **13** (2): 89-104.
- Zavarín, E. y Snajberk, K. 1986. Monoterpenoid differentiation in relation to the morphology of *Pinus discolor* and *P. johannis*. *Biochem. Syst. Ecol.* **14** (1): 1-11.