



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Facultad de Ciencias

Variación en los caracteres de serotinia entre
poblaciones de *Pinus oocarpa* en la región
central de México

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

RODRIGO TZUNUN CAMPOS RUIZ

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS

MÉXICO D. F.

ENERO, 2010



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/393/09

ASUNTO: Oficio de Jurado


Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 1 de junio de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (a) alumno (a) **CAMPOS RUIZ RODRIGO TZUNUN** con número de cuenta **95314598** con la tesis titulada "**Variación en los caracteres de serotinia entre poblaciones de *Pinus oocarpa* de la región central de México.**", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. MA. DEL CONSUELO BONFIL SANDERS:**

Presidente: DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
Vocal: DR. JOSEP MARIA ESPELTA MORRAL
Secretario: DRA. MA. DEL CONSUELO BONFIL SANDERS
Suplente: DR. JORGE PEREZ DE LA ROSA
Suplente: DR. HORACIO PAZ HERNANDEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de septiembre de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa



JNF/DCRV/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por brindarme la oportunidad de continuar con mis estudios y experimentar en esta apasionante área de estudio.

A CONACYT por la beca otorgada (193028), el apoyo definitivo que hizo posible que este proyecto se realizara.

Al comité de becas de Subdirección de Cooperación Académica de la DGEP por su patrocinio para realizar mi estancia en el Centre de Reserca Ecològica y Aplicacions Forestals (CREAF) de la Universidad Autònoma de Barcelona, lo cual me ayudó a consolidar el cauce de esta tesis.

A mi asesora, la Dra. Consuelo Bonfil Sanders, por toda la libertad que me dio de manejar las ideas que tenía, por su estricto criterio para tomar decisiones, y por todos los años de trabajo conjunto desde la Licenciatura.

A los miembros del Comité Tutorial: Dr. Daniel Piñero Dalmau, Dr. Horacio Paz Hernández, por seguir paso a paso el desarrollo de este trabajo, sus recomendaciones indispensables y todo lo que en sus manos estaba para mejorar esta tesis.

A mis sinodales: Dr. Jorge Pérez de la Rosa y Dr. Josep Ma. Espelta, por compartir su valiosa experiencia, compañerismo y ayudarme directamente en dos fases críticas, la colecta y la estructuración final del proyecto.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la Dra. Consuelo Bonfil, que me dio cuerda para iniciar con este proyecto a sabiendas que con el fuego si le entro, por dejarme ser el único pinologo entre sus Tembembes, por su jalones de orejas, por esos fugaces momentos en que demuestra que el trabajo que le presentaba le satisfacía, por trabajar conmigo tan compleja y sencillamente como se requería, por su apoyo en los momentos decisivos del proyecto, por sus bromas crueles, por su dedicación para que el trabajo quede casi perfecto (ya me has contagiado), y por muchas otras cosas que han sucedido en todos estos años, no solo de maestría, sino de licenciatura después de los cuales logramos formar un equipo en equilibrio inestable. Has formado un ecológico, bueno o no tan bueno, eso el tiempo lo dirá, pero antes que nada, que disfruta su labor como su vida. Gracias

A *Pinus oocarpa*, por ser la caja de secretos que me mantuvo curioso estos últimos años.

Al Dr. Daniel Piñero, por dejar por momentos la genética y cambiar de escala en mis evaluaciones tutorales. Muchas gracias por los comentarios positivos (de verdad los necesitaba) y críticos que elevaron de calidad esta tesis.

Al Dr. Horacio Paz, por los dolores de cabeza que me dió por sus oportunas preguntas en los tutorales, por su capacidad de darle giros interesantes a los datos que creíamos sólo complementarios (en particular su contribución para el segundo capítulo), que me forzó a estudiar y leer más, además de flexibilizar mis ideas.

Al Dr. Jorge Pérez de la Rosa, por involucrarme con *Pinus oocarpa*, por su increíble disposición a ayudar (en la colecta, revisión, etc.), por compartir la pasión que le tengo a los pinos (obviamente me supera en ese aspecto por sus años de trabajo) y todo el aprendizaje que obtuve tras el breve tiempo que nos ayudó en la colécta.

Al Dr. Josep Ma. Espelta, por su gran disponibilidad por compartir sus experiencias con el fuego y los pinos, por la difícil tarea de ayudarme a elegir la mejor forma de analizar los datos, por integrarme a las actividades de campo, formativas y sociales que el CREAM tuvo durante mi estancia. Por su paciencia, y por dejar conocer más de la reservada amabilidad catalana con su familia, una oportunidad que sospecho que pocos pueden conocer. Gracias Tete, no sólo por el apoyo intelectual, sino también el moral y de amistad durante mi corta estancia en Barcelona que tanto aprecié y no podre olvidar.

A los “4 fantasticos”, indispensables en la logística y en la diversión que uno debe de tener al realizar trabajo de campo y laboratorio sin descuidar en absoluto el compromiso: Pedro Eloy Mendoza (¡estás en todo!), Rafael Cabrera (horas de carretera soportando mi musica, horas de colecta soportando calor y bichos), Isabel Cajero (mi bióloga favorita) y Alejandra Rodríguez (sin Ale y su impecable trabajo no hubiera podido ir al CIEco). No puedo imaginar mejor equipo para trabajar, disfrutar el momento y evitar la locura.

Al Biol. Arturo Ortiz, Biol. Lorena Nohemí Alamilla, Rafael Cabrera, tantos agradecimientos como semillas que me ayudaron a sembrar...miles!

A los que me apoyaron para ingresar al posgrado y realizar la estancia en Barcelona: Dr. Miguel Angel Alfaro, Dra. Abigail Aguilar (mis padrinos de Biología y ejemplo a seguir), Dr. Victor Chávez, Maestro Pedro Eloy Mendoza, Dra. Mariana Hernández. ¡Muchas gracias!

Al Dr. Jaime Zuñiga por su ayuda en el análisis de datos del segundo capítulo, y su forma tan sencilla de explicar el análisis estadístico multivariante (a poco no apantalla nadamás el nombre).

A la Maestra Rosa María Fonseca por la compleja tarea de ayudarme a determinar los ejemplares de colecta.

A Beatriz Zúñiga por su excelente atención para facilitar mi trabajo de laboratorio-taller de Recursos Naturales en el Tlahizcalpan.

Al Maestro Miguel Angel Bello por su ayuda en la localización de poblaciones de *P. oocarpa* en Michoacán.

A los profesores de la maestría que marcaron mi camino: Dra. Alma Orozco (la luz en el camino para entender a las semillas), Dra. Pilar Huante (por poner la ecofisiología vegetal al alcance de los mortales), Dra. Ma. del Carmen Mandujano (por la aventura de cursar Ecología de Poblaciones y terminarla con orgullo) y al Dr. Diego Pérez Salicrup (su enfoque pragmático me hizo reconsiderar la forma de hacer Ecología).

A: Felix García, Sara, Peter Vandersleen, Ximena García Orth y Pavka Patiño por la increíble experiencia CIEco-Morelia.

A mis compañeros de Maestría, Jorge Escutia, Gimena Pérez Ortega y Jose Blancas por esas inolvidables tardes de estudio.

A Barcelona (sí, a la ciudad) porque (en resumen) cada vez que piense en ella vendrá a mi mente una avalancha de recuerdos y vivencias que constituyen un punto básico de inflexión en mi vida. Nada vi nada igual después de mi regreso, no fui yo el que se quedo allá, ni soy lo que fui porque me BCN me reinventó.

Al staff del CREAM: Dr. Javier Retana, a mis compañeros de oficina, Jose Luís, Belem, Xavi, Roberto (tan diferentes pero igualmente amigables), Miriam Cotillas (no olvidaré el trabajo de campo ni nuestro tour a los Pirineos Catalanes).

A mis roomies de BCN: Angel Ortiz, Maurizio Gentile y Juan Bordón, por evitar caer en la locura en esa ciudad...y caer juntos en ella), y a Jess y Edgar también (por fortalecer la amistad del resto, jejeje).

A Rosalía Fernández por fungir en BCN de boya de tranquilidad en el mar de caos. Sabía que encontraría a alguien coherente al llegar allá.

A mis compañeros de trabajo: Ceci, Rosa e Isaac por echarme la mano en el trabajo para que pudiera realizar los trámites necesarios para obtener el título.

A mis padres, Adriana Ruiz y Roberto Campos por su apoyo incondicional de todo tipo (económico, logístico, moral, etc.) para continuar con éxito mis estudios, su cariño y muchas cosas más que las palabras no alcanzan a expresar. ¡Los quiero mucho, gracias!

A mis hermanos, Liliana por ser Liliana y ayudarme a manejar material en casa y Roberto por su apoyo moral :).

A Antonia, porque me ayudo muchas veces a no preocuparme por esos detalles que uno piensa mínimos, pero necesarios.

A Micha por esos momentos más relajados del mundo (efecto micha) indispensables cuando aumentaba el estrés y a Jaci, por su pegarme su dinamismo.

Y a toda la familia por soportar el almacenamiento de conos de pino en casa y tomar una zona para experimentación.

ÍNDICE

| | |
|---|-----------|
| I. RESUMEN | |
| II. INTRODUCCION GENERAL | 1 |
| Los bosques templados de México | |
| Diversidad del género <i>Pinus</i> en México | 2 |
| Piroecología de los bosques de pino | 2 |
| Regímenes de fuego | 3 |
| Fenología y su relación con el fuego | 4 |
| Objetivos generales | 5 |
| III. CAPÍTULO 1 | 8 |
| 1.1 Introducción | 9 |
| Definiendo a la serotinia | 9 |
| Enfoques para la evaluación de la serotinia | 13 |
| Serotinia y factores de apertura | 15 |
| Ventajas adaptativas de la serotinia | 16 |
| Objetivos | 18 |
| 1.2 Métodos | 19 |
| Poblaciones de estudio | 20 |
| La especie: <i>Pinus oocarpa</i> | 20 |
| Colecta | 22 |
| Nivel de serotinia, banco de semillas aéreo y xeriscencia | 24 |
| Choque térmico (simulación de incendios) | 24 |
| Análisis de datos | 26 |
| 1.3 Resultados | 28 |
| Nivel de serotinia, banco de semillas y xeriscencia | 28 |
| Choque térmico, germinación y piriscencia | 31 |

| | | |
|------|---|-----------|
| 1.4 | Discusión y conclusiones | 42 |
| | Serotinia y <i>Pinus oocarpa</i> | 42 |
| | Variación interpoblacional del grado de serotinia | 44 |
| | Estructura del banco de semillas aéreo | 45 |
| | Piriscencia y xeriscencia de conos | 46 |
| | Choque térmico, serotinia y germinación | 47 |
| 1.5 | Referencias | 51 |
| | | |
| IV. | CAPÍTULO 2 | 55 |
| 2.1 | Introducción | 56 |
| | Caracteres adaptativos de los pinos al fuego | 56 |
| | Estrategias y regimenes de incendio | 57 |
| | Historias de vida y disyuntivas (trade-offs) | 58 |
| | Objetivos | 60 |
| 2.2 | Material y Métodos | 60 |
| | Asociación entre caracteres relativos al fuego | 60 |
| | Análisis de componentes principales | 62 |
| | Análisis de agrupación | 62 |
| 2.3 | Resultados | 63 |
| | Análisis de componentes principales | 63 |
| | Análisis de agrupación | 67 |
| 2.4 | Discusión y conclusiones | 71 |
| | Análisis de componentes principales | 71 |
| | Análisis de agrupación | 76 |
| 2.5 | Referencias | 81 |
| VI. | CONCLUSIONES GENERALES | 85 |

I. RESUMEN

Los conos serótinicos permanecen cerrados en el árbol uno o más años después de que las semillas han madurado y abren en condiciones de calor, ya sea por fuego intenso (piriscencia) o por exposición prolongada a altas temperaturas y baja humedad (xeriscencia). Después de un incendio, la recolonización depende de la intensidad de éste y del nivel de serotinia de una especie o población, la resistencia de sus semillas al calor y su capacidad de establecerse en las condiciones post-incendio. En este estudio se analizó el nivel de serotinia, la estructura del banco de semillas aéreo y la resistencia al calor de conos y semillas de ocho poblaciones de *Pinus oocarpa* del centro de México. Se sometió a conos y semillas a tratamientos que resultan de la combinación de tres temperaturas (100, 200 y 250 °C) y tiempos de exposición (5, 10 y 20 min), que simulan distintos tipos de incendio, y se midió la apertura de conos y la respuesta germinativa. Se encontró una variación alta y significativa en el nivel de serotinia (2.5-57.5% de conos serótinicos, $p < 0.05$) y en la estructura del banco de semillas aéreo entre poblaciones, y una correlación positiva entre la serotinia y la respuesta germinativa. También se registró un efecto significativo de la población, la temperatura, el tiempo de exposición y el grado de protección (conos/semillas libres), así como de algunas interacciones, en la respuesta germinativa. Las semillas libres no toleraron 200 °C, pero las sometidas a 100 °C registraron una mayor germinación que los controles. Las semillas protegidas en conos no sobrevivieron a 250 °C por 20 min, y la tendencia general fue hacia un decremento en la germinación conforme se incrementa la temperatura y el tiempo de exposición, pero el máximo germinativo se alcanza a temperaturas y tiempos intermedios, y supera los valores del control. El cono es una protección eficaz que mantiene la viabilidad de las semillas en condiciones de un incendio

superficial de corta duración, y en respuesta a éste la germinación generalmente se incrementa.

Otros caracteres morfológicos y funcionales están involucrados en la regeneración postincendio de *P. oocarpa*, como la corteza gruesa, el rebrotamiento, el tamaño del cono, la capacidad dispersiva de las semillas, la altura del árbol y la inflamabilidad de las hojas. La variación en la asociación entre estos caracteres entre poblaciones se puede interpretar como distintas respuestas a los regímenes de incendios que enfrenta cada una. En general, la alta inflamabilidad y la altura se encuentran asociados y negativamente correlacionados con la corteza gruesa, el tamaño de cono y la capacidad dispersiva de las semillas. La serotinia en algunos casos muestra afinidad por la inflamabilidad y la talla grande de los árboles y en otras poblaciones con la corteza gruesa, la capacidad dispersiva y el tamaño del cono. La mayoría de las poblaciones presenta conjuntos de caracteres que probablemente resultan de un régimen de incendios moderados de aclareo de rodales. La variación detectada entre caracteres refleja una gran plasticidad en la especie, debida a su amplia distribución y a su presencia en condiciones ambientales igualmente variadas.

II. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques templados y fríos, que ocupan 16.7% de la superficie de México, se caracterizan por una composición de especies en la que destacan las comunidades de pino y pino-encino (9.8% del total; SEMARNAT, 2002). Pueden encontrarse además otro tipo de bosques, como los de *Juniperus* y *Cupressus* (táscates), *Abies* (oyameles o abetos), *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Picea* (pinabetes) y *Alnus* (en conjunto 1.3 % del territorio nacional).

Aunque el 95% de los bosques de pino (género *Pinus*) se concentran en el intervalo altitudinal entre 1200 y 3000 m snm, en realidad se distribuyen en una gran variedad de condiciones climáticas en todos los estados de la república (con excepción de Campeche y Yucatán), desde el nivel del mar hasta 4100 m snm. Por ello, aunque formen unidades fisonómicas claras, no forman unidades ecológicas bien definidas (Rzedowski, 1988).

La distribución de la mayoría de los bosques de pino corresponde parcialmente con el tipo climático Cw (templado subhúmedo) de Köppen, en el que la temperatura media anual varía entre 6 y 28 °C y la precipitación entre 350 y 1000 mm (y hasta 2000 mm). Generalmente se encuentran en suelos ácidos (pH entre 5 y 7), bien drenados y en muchos casos de origen ígneo (Rzedowski, 1988; Perry, 1991; Keeley y Zedler, 1998; Scholes y Nowicki, 1998). Muchas especies del género *Pinus* toleran las heladas, largos periodos de sequía, incendios frecuentes, pastoreo y baja fertilidad del suelo.

México es considerado el centro de diversidad mundial del género, ya que cuenta con 47 de las 111 especies de *Pinus* reconocidas en el mundo (Farjon y Styles, 1997; Price *et al.*, 1998). Además, 35 de éstas son endémicas (Perry, 1991; Styles, 1993) y 22 se encuentran en alguna categoría de riesgo (NOM- 059- ECOL- 2001; SEMARNAT, 2002). Tres factores principales contribuyen a la disminución y eventual desaparición de los bosques de pino: enfermedades, insectos y actividades humanas, entre las que destacan el cambio de uso del suelo, el manejo excesivo del fuego y la tala inmoderada (Perry, 1991; Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003); en la región central de México la mayoría de las igniciones se asocian con el pastoreo y la agricultura (56%) y sólo el 5% se debe a otras causas

(SEMARNAT, 2002). Además, la degradación de los bosques de pino en México se agrava por los limitados estudios ecológicos y forestales, que resultan en un manejo deficiente e incluso en la carencia de planes de manejo (Rzedowski, 1988; Challenger, 1998).

Aunque se ha considerado a los incendios como responsables del deterioro de los bosques de pino en México (Loock, 1950; Miranda, 1952), también es cierto que contribuyen a su mantenimiento, al eliminar la competencia con especies menos resistentes (Verduzco *et al.*, 1962; Rzedowski, 1988; Agee, 1998). Este fenómeno es más notable en los límites latitudinales inferiores de su distribución, donde se considera a los bosques de pino como comunidades sucesionales tempranas mantenidas por el fuego (Little, 1962).

Además, el fuego es un factor de selección muy fuerte sobre ciertos caracteres fisiológicos y morfológicos de diversas especies de coníferas, ya que favorece su estabilidad y mantenimiento (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997; Agee, 1998; Keeley y Zedler, 1998) al prevenir el daño (corteza gruesa, estadio cespitoso, curvatura basal del tronco y autoclareo), favorecer su recuperación (rebrotamiento) y la recolonización (serotinia, semillas livianas y aladas; Rzedowski *et al.*, 1977; Spurr y Barnes, 1980; Rodríguez-Trejo 1996; Crawley, 1997; Kimmins, 1997; Mantis y Johnson, 2002).

Actualmente, el fuego se considera como un factor natural más en la dinámica de muchos bosques (Kimmins, 1997), y sus efectos dependen de varios factores (Agee, 1998), entre los que destacan: 1) frecuencia (intervalos entre cada evento), 2) intensidad (cantidad de energía liberada), 3) extensión (área total afectada), 4) temporalidad (época en que se presenta), 5) severidad (efecto sobre la vegetación), 6) especies involucradas, 7) sinergismo con otros agentes de disturbio (insectos, enfermedades y viento; Rzedowski 1988), 8) patrón espacial de afectación (Turner *et al.*, 2003) y 9) duración. Aunque dichos factores están relacionados entre sí, la frecuencia determina principalmente lo que se conoce como régimen de incendios.

Los incendios más comunes en México son los superficiales de baja intensidad (90%; Fulé y Covington, 1997; CONAFOR, 2008), que son un disturbio clave en muchos

ecosistemas de Norteamérica (Holling, 1992), y forman parte de un régimen de baja severidad (Agee, 1998). Éstos inciden principalmente en los materiales que se encuentran por debajo de los 1.5 m de altura, como hojarasca, ramas, arbustos, arbolado joven, troncos y humus (Spurr y Barnes, 1980; Retana, 1996; Rodríguez-Trejo, 1996; Kimmins, 1997).

Los incendios subterráneos, los cuales se producen bajo el suelo, son menos frecuentes (menos del 2%; CONAFOR, 2008); en ellos no hay formación de llama y sólo se detectan por la emisión de humo y calor. Son peligrosos debido a su difícil detección y control. Finalmente los incendios de alta intensidad –de copa, aéreos o de dosel– son poco comunes en México (menos del 8%; CONAFOR; 2008), y afectan a toda la estructura vertical de la vegetación. Generalmente se inician como incendios superficiales, pero cuando existe continuidad vertical de los combustibles (ramas muertas o caras de resinación) se propagan al dosel (Spurr y Barnes, 1980; Bond y van Wilgen 1996; Retana, 1996; Rodríguez Trejo, 1996; Kimmins, 1997). Estos incendios generalmente corresponden a un régimen de baja frecuencia (Agee, 1998), aunque pueden ocurrir excepciones.

En otra forma de clasificar incendios, con base en su frecuencia e intensidad, resultan seis categorías (desde alta frecuencia con baja intensidad hasta baja frecuencia con alta intensidad) y según su severidad, tres (régimen de severidad baja, moderada y alta; Agee, 1998). Al incluir la productividad del sitio (cantidad de combustible por unidad de área y tiempo), que afecta directamente la intensidad y la severidad, también es posible denominar a los incendios como predecibles o impredecibles y de reemplazo o aclareo de rodales (Keeley y Zedler, 1998).

La mayoría de las especies mexicanas de pino parecen estar adaptadas a un régimen de fuego predecible de aclareo de rodales (“predictable, stand-thinning regime”), bajo el cual se presentan incendios superficiales en sitios relativamente productivos con un patrón en mosaico y baja probabilidad de incendios de copa; las adaptaciones más frecuentes que presentan los árboles son la corteza gruesa y la capacidad de recolonización de sitios quemados (Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003).

Es importante reconocer cómo varía el efecto del fuego entre especies y con qué fases de su ciclo de vida coincide, ya que de ello depende la regeneración natural de las poblaciones. En algunos casos la regeneración depende directa o indirectamente del fuego y generalmente afecta la reproducción de las plantas (Keeley y Fotheringham, 2002), por lo cual resulta indispensable estudiar la respuesta al fuego a lo largo del ciclo de vida.

El ciclo de vida de los pinos, así como el de otras plantas, consiste en la formación de estructuras reproductivas, polinización (anemófila), fertilización, embriogénesis, maduración (del cono y las semillas), dispersión (tras la apertura del cono), germinación y establecimiento (Bramlett *et al.*, 1977). Los pinos son monoicos y sus estructuras reproductivas se conocen como estróbilos macro y microesporangiados (o conillos femeninos y masculinos, equivalentes a las flores femeninas y masculinas de las angiospermas). En tanto los macroesporangiados producen óvulos (gametofito femenino), los microesporangiados producen polen (gametofito masculino); la formación de los granos de polen y los óvulos dura un año (Niembro 1986; Ledig, 1998), y la transferencia de polen o polinización ocurre cuando han madurado, entre el invierno y la primavera (Pérez de la Rosa, 2001).

Al llegar los granos de polen a los conillos femeninos se adhieren a una secreción (secreción de gota) que es absorbida y el tubo polínico inicia entonces su crecimiento (germinación del polen), proceso que dura 11 meses. En la primavera siguiente se lleva a cabo la fertilización, cuando el tubo polínico deposita el gameto masculino y se fusiona con la oosfera (gameto femenino) contenida en el óvulo, para dar origen a un embrión. El conillo femenino aumenta de tamaño, se endurece, se torna leñoso y adquiere un color café. Entre siete y ocho meses después de la fertilización las semillas alcanzan su madurez; en total el periodo entre la polinización y la maduración del cono y las semillas es de 15-17 meses, y desde la iniciación de los estróbilos o conillos hasta la maduración, dos años (Niembro, 1986; Ledig, 1998).

La liberación y consecuente dispersión de las semillas ocurre generalmente después de que los conos llegan a la madurez (en México durante la primavera, entre febrero y

mayo, excepto en algunas especies del subgénero *Strobus* que las liberan en septiembre-octubre), favorecidas por las condiciones climáticas cálidas y secas, también propicias para la aparición de incendios (Niembro, 1986; Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003).

En muchas especies vegetales el fuego es un detonante para una germinación exitosa y el consecuente reclutamiento de plántulas; así, la regeneración a partir de la semilla se activa por el fuego de forma directa, mediante la apertura de frutos o conos serótinicos, la eliminación de la latencia, y de forma indirecta al abrir claros con condiciones favorables para la recolonización (Keeley y Fotheringham, 2000).

En México la influencia histórica de la población humana (asociada a un aumento en la frecuencia de incendios), el insuficiente registro de los mismos, y los programas de exclusión de fuego, son los principales factores que impiden conocer el régimen de fuego natural en la mayor parte del territorio, que resulta básico para el manejo a largo plazo de los bosques de pino (Fulé y Covington, 1997; Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003).

El conocimiento sobre la ecología del fuego (también llamada piroecología), sigue siendo limitado, a pesar de que es un factor recurrente en los ecosistemas forestales mexicanos. Por estas razones el presente trabajo se planteó estudiar los efectos del fuego y sus implicaciones en *P. oocarpa*, una especie con distribución muy extendida en México. Con ello se pretende generar información ecológica básica que permita elaborar nuevas hipótesis teóricas y sirva como base para elaborar propuestas de manejo, conservación y restauración de los bosques de *P. oocarpa*.

Referencias

- Agee J. 1998. Fire and Pine Ecosystems. En: Richardson D.M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 193-218.
- Bond W., y Van Wilgen B. W. 1996. *Fire and plants*. Chapman and Hall. London.
- Bramlett D. L., Belcher E. W., DeBarr G. L., Hertel G. D., Karrfalt R. P., Lantz C.W., Miller T., Ware K. D. y Yates H. O. 1977. Manual para el procedimiento "Análisis de cono". Reporte General Técnico SE-13, USDA Forest Service, Ashville, North Carolina.
- CONAFOR, 2008. En: www.conafor.gob
- Crawley M. 1997. *Plant Ecology*. Blackwell Science. Oxford.
- Farjon A. y Styles B.T. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica Monograph* **75**. Nueva York.
- Fulé P. y Covington W. 1997. Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre occidental, Durango, Mexico. *Acta Botánica Mexicana* **41**: 43-79
- Holling, C. S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs* **62**: 447-502.
- Keeley J. E. y Fotheringham C. J. 2000. Role of fire in regeneration from seed. En: Fenner M. (Ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Cab Internacional, Wallingford, pp. 311-330
- Keeley J. E. y Zedler P. H. 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. En: Richardson D.M. (Ed.). *Ecology and Biogeography of Pinus*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 219-251.
- Kimmins J. P. 1997. *Forest Ecology*. McMillan, Nueva York.
- Ledig F. T. 1998. Genetic variation in *Pinus*. En: *Ecology and biogeography of Pinus*. Richardson D. M. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 251-280.
- Little, E. L., Jr. 1962. Variation and evolution in Mexican pines. In: *INIF-FAO seminar study tour of Latin American conifers*. INIFAP-FAO, México D.F., pp. 83-98
- Niembro A. 1986. *Mecanismos de reproducción sexual en pinos*. Limusa, México.
- Pérez de la Rosa. 2001. Variación morfológica y taxonomía de *Pinus* grupo *Oocarpa* (Martínez, 1948), Pinaceae. Tesis de Doctorado. UNAM. México.
- Perry J. P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Rantis P. y Johnson J. E. 2002. Understory development in canopy gaps of pine and pine-hardwood forests of the upper coastal plain of Virginia. *Plant Ecology* **159**: 103-115
- Retana J. 1996. Característiques de intensitat i extensio dels incendis. En: Terradas J. Ed. *Ecologia del Foc*, Ediciones Proa, Barcelona, pp.59-62
- Rodriguez-Trejo D. A. y Fulé P. Z. 2003. Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire* **12**: 1-15
- Rodríguez-Trejo D. A. 1996. *Incendios Forestales*. UACH - Mundi-Prensa México, México.

- Rzedowski J., Vela L. y Madrigal X. 1977. Algunas consideraciones acerca de la dinámica de los bosques de coníferas en México. *Ciencia Forestal en México* **2**: 15-35
- Rzedowski J. 1988. *Vegetación de México*. Segunda edición, Ed. Limusa. México.
- Scholes M.C. y Nowicki T.E. 1998. Effects of pines on soil properties and processes. En: Richardson D.M. *Ecology and biogeography of Pinus*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 341-353
- SEMARNAT, 2002: www.semarnat.gob.mx
- Spurr. E. y Barnes B. 1980. *Ecología Forestal*. AGT editor, D. F., México.
- Turner M. G., Romme W. H. y Tinker D. 2003. Surprises and lessons from the 1988 Yellowstone fires. *Frontiers in Ecology and Environment* **1**: 351-358
- Vázquez-Yanes C., Orozco A., Rojas M., Sánchez M.E., Cervantes V. 1997. *La Reproducción de las Plantas: Semillas y Meristemos*. La ciencia para todos 157. Fondo de Cultura Económica, México.

CAPÍTULO 1

“Papel de la serotinia en la germinación de
semillas de *Pinus oocarpa*”

INTRODUCCIÓN

Por mucho tiempo se ha considerado al fuego como un disturbio recurrente en los bosques de pino, e incluso se le considera responsable de muchas adaptaciones especializadas de los pinos y de su distribución actual. Tales adaptaciones son resultado no sólo de la presencia del fuego, sino de su frecuencia e intensidad (Agee, 1998) y se encuentran representadas tanto por estructuras vegetativas (corteza gruesa, capacidad de rebrotar de árboles adultos, estadio cespitoso, rebrotes en plántulas), como reproductivas (conos serótinicos).

La estructura reproductiva portadora de semillas en el género *Pinus* es un cono maduro, el cual contiene a las semillas entre escamas leñosas, que se distribuyen alrededor de un eje central con disposición helicoidal. Cada escama generalmente contiene a dos semillas provistas de una ala (o ápteras en el caso de los pinos piñoneros; Niembro, 1986).

Al madurar el cono usualmente se liberan las semillas, pero en algunos casos los conos maduros permanecen cerrados por más de un año (Niembro, 1986; Lanner, 1998; Richardson y Rundel, 1998) hasta la aparición de un factor desencadenante de su apertura; lo que se conoce como serotinia. Sin embargo, desde su primera aplicación en el género *Pinus* por Engelmann en 1880 (citado en Lamont *et al.*, 1991), la definición de la serotinia ha sido confusa, tanto práctica como conceptualmente.

La palabra serotinia proviene del latín “*serotinus*” que significa ocurrencia tardía (Stearn, 1973 citado por Lamont *et al.*, 1991) y ha sido usada como una forma de describir distintos fenómenos, entre los que destacan: 1) la retención de semillas en conos cerrados temporal o permanentemente (Engelmann, 1880 citado en Lamont *et al.*, 1991; Martínez, 1948), 2) la liberación intermitente de semillas de los conos en condiciones secas y de alta exposición solar o calor (Shaw, 1914) o, 3) los conos que requieren de las altas temperaturas asociadas a incendios para abrir (Perry y Lotan, 1979; Givnish, 1980).

Lamont *et al.* (1991, con base en el concepto de Le Maitre, 1984 citado en Lamont *et al.*, 1991) sugieren el uso de la palabra serotinia como “el almacenamiento de semillas en la copa, por el que una fracción de las semillas de un año es retenida hasta que las semillas de la siguiente generación han madurado”, mientras que Baskin y Baskin (1998) denominan a tal retención “banco de semillas aéreo”; de esta forma enfatizan la retención de las semillas y no solamente su forma de liberación, ya que esta última se puede desencadenar por varias causas (incendios, calor ambiental, incidencia solar directa, baja humedad, muerte de ramas, transcurso del tiempo).

En contraste, Whelan (1995) con base en trabajos propios y de otros autores (Kruger y Bigalke, 1984; Pate y Beard, 1984) opta por el uso del término “bradisporia” (de ocurrencia lenta) en lugar de “serotinia” para describir la liberación retrasada de semillas a partir de un banco semillero. Ambos términos se usaron de forma equivalente por mucho tiempo, para describir mecanismos y procesos similares y otros diferentes entre sí (Lamont, 1991).

El grado de serotinia se entiende como la capacidad de las semillas viables de permanecer retenidas por la estructura portadora de semillas (en este caso el cono) a lo largo del tiempo; aplicado en un contexto temporal permite clasificar a las plantas como: a) no serótinas, b) débilmente serótinas (la mayor parte de las semillas se liberan en pocos años) o c) fuertemente serótinas (la mayor parte de las semillas permanece retenida varios años) (Cowling y Lamont, 1985). Keeley y Zedler (1998) establecen que el tiempo de almacenamiento de las especies de pinos seróticos intermedios es de entre 3 y 4 años y las serótinas fuertes, de entre 15 y 20. Este enfoque permite evaluar la variación interespecífica de la serotinia, así como considerar el carácter polimórfico de la serotinia en las especies de pinos (Agee, 1998).

Con el fin de determinar el grado de serotinia (S), Lamont (1991) propuso un método que se basa en la pendiente que resulta de la relación entre el porcentaje de estructuras portadoras de semillas abiertas y la edad de la cosecha (tiempo de resguardo). De esta manera, mientras menor sea el porcentaje de estructuras abiertas y mayor la edad de

la cosecha, el grado de serotinia será mayor y viceversa. En la figura 1, S^b es una medida precisa de la serotinia, y se calcula como la inversa de la pendiente de la regresión lineal de los datos escalados a 100 (tomado de Lamont, 1991).

A diferencia de Lamont (1991), quien enfatiza la longevidad de los conos, Midgley (2000) introduce un índice alternativo de evaluación del grado de serotinia, que resalta la importancia de la funcionalidad. Éste considera también la contribución acumulada de varios años de producción al banco de semillas; es decir, el mayor grado de serotinia también corresponderá a especies que en años anteriores hayan almacenado más en un banco de semillas aéreo.

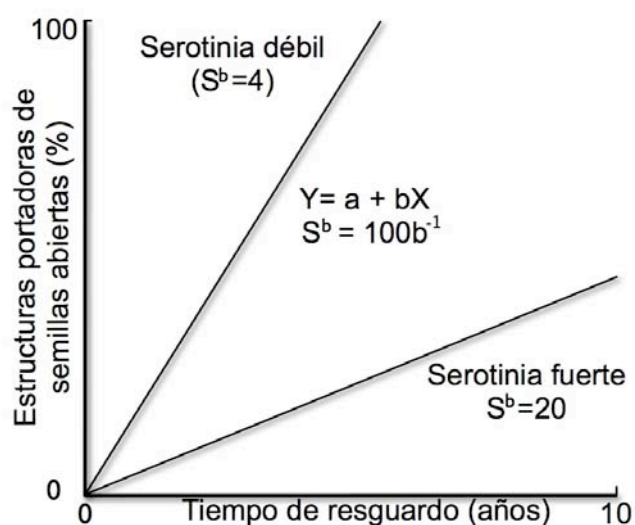


Figura 1. Determinación del grado de serotinia con base en la pendiente de la relación lineal entre el porcentaje de estructuras portadoras de semillas abiertas y el tiempo de resguardo.

Keeley y Zedler (1998; retomado por Schwilk y Ackerly, 2001) evaluaron el grado de serotinia de 38 especies de pinos, a las cuales asignaron un valor entre 1 (ausencia de serotinia) y 10 (serotinia bien desarrollada) de forma subjetiva, a partir de observaciones personales o inferencias hechas a partir de descripciones y fotografías. En esta evaluación, *Pinus oocarpa* se clasificó como de serotinia media.

Aunque originalmente la palabra se usaba para describir una característica de los conos, con el tiempo se aplicó también a la planta y/o a la especie (Lamont, 1991), por lo cual ahora se considera que la serotinia varía también en el contexto de los distintos niveles de organización: especies, poblaciones, parcelas o rodales, individuos y conos; así, existen especies serótinas y otras no serótinas, poblaciones más serótinas y menos serótinas, árboles seróticos y no seróticos (semiserotinia por Goubitz *et al.*, 2004; Keeley y Zedler 1998), así como conos seróticos y no seróticos (incluso semi-seróticos; Farjon y Styles, 1997). La concurrencia de conos seróticos y no seróticos es común a nivel individual, de población y especie, a lo cual se ha llamado serotinia parcial (Goubitz *et al.*, 2004). La proporción entre unidades serótinas y no serótinas (poblaciones, parcelas, árboles y conos) es también una forma común de evaluar del grado de serotinia (para especie ver Martínez, 1948; Perry, 1991; Farjon y Styles, 1997; para población Goubitz *et al.*, 2004; para parcelas Radeloff *et al.*, 2004; Verkaik y Espelta (2006); para individuos Lamont 1991; Gauthier *et al.*, 1993; Climent *et al.*, 2004; para conos Thanos y Daskalakau, 2000; Goubitz *et al.*, 2003).

En el caso de la variación entre poblaciones y entre árboles, también se puede hablar de variación intraespecífica y de polimorfismo: existen poblaciones sin conos seróticos y poblaciones polimórficas en las que se encuentran ambos tipos de conos; hay árboles totalmente seróticos y otros con una mezcla de ambos tipos de conos (Keeley y Zedler, 1998) también llamados parcialmente seróticos (Perry, 1991; Lanner, 1998; Goubitz *et al.*, 2003). En este último caso Ledig y Fryer (1972) afirman que en *P. rigida* actúa un control genético simple en el que los individuos homocigos para el gen de la serotinia son completamente seróticos y los heterocigos presentan ambos tipos de conos.

Ante la diversidad de enfoques y formas de evaluación de la serotinia, proponemos un modelo básico de clasificación de las evaluaciones, en el cual se distingue a los estudios transversales (contexto de nivel de organización) de los longitudinales (contexto temporal),

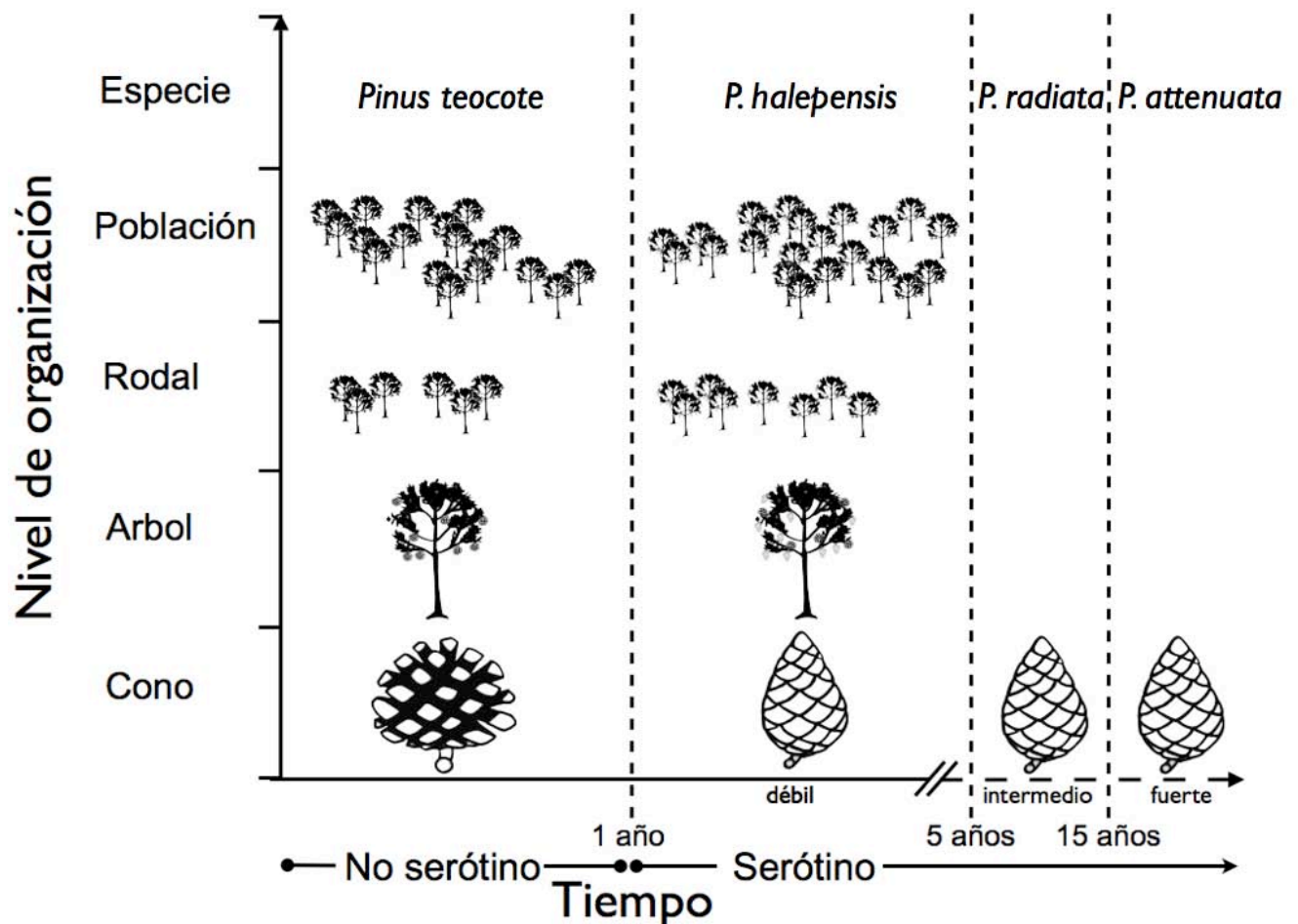


Figura 2. Modelo que simplifica los enfoques que se han usado para evaluar la serotinia. En el eje vertical, se ubican los diferentes niveles de organización (enfoque transversal) y en el eje horizontal se representa al tiempo (enfoque longitudinal). Las especies ejemplificadas se reportan en: Agee, 1998; Keeley y Zedler, 1998.

el cual se ilustra en la figura 2. La unidad básica para evaluar la serotinia de forma transversal es el cono, y se continúa con el individuo (árbol), la parcela o rodal (en su caso), la población y la especie. A partir del nivel de especie, en el contexto temporal, podemos hablar de fuerza (o intensidad) de la serotinia (débil, intermedia y fuerte).

Además del control genético, la serotinia también varía en función de factores ambientales tales como la productividad del sitio, la variación espaciotemporal en los incendios (frecuencia, intensidad y severidad; Keeley y Zedler, 1998), las condiciones de secado (temperatura y humedad relativa) y las oportunidades de dispersión de semillas y establecimiento (las dos últimas derivadas indirectamente de las dimensiones y densidad del arbolado; Goubitz *et al.*, 2004). En general es aceptado que una mayor frecuencia e intensidad de incendios favorecen niveles más altos de serotinia (Gauthier *et al.*, 1996), aunque el aumento en la frecuencia, en otros casos, aumenta el riesgo de inmadurez (immaturity risk *sensu* Zedler, 1995) i.e., no se alcanza a formar un banco de semillas entre dos eventos de fuego.

La apertura de los conos o dehiscencia y la consecuente liberación de semillas se denomina, de acuerdo con la causa: piriscencia (del griego *pyr*, fuego e *hicere*, apertura; Lamont 1991) cuando es debida al fuego, en contraste con la xeriscencia, debida a condiciones secas y calientes (Nathan *et al.*, 1999). Otras formas de dehiscencia poco comunes o no registradas en pinos se presentan en el cuadro 1, en el cual se incluyen los posibles destinos de las semillas (Lamont, 1991). En general, en una especie serótina, la mayoría de los conos de un árbol son piriscentes facultativos y la minoría obligados, es decir, que sólo abrirán en presencia del fuego. A las especies de conos piriscentes se les denominó en algún momento pinos de fuego (fire pines); tal es el caso, entre otros, de *P. attenuata*, *P. muricata* y *P. radiata* (Warren y Fordham, 1978 citados por Borchert *et al.*, 2003), y en México se ha denominado así a *P. greggii*, *P. patula*, *P. pringlei* y *P. oocarpa* (Whelan, 1995).

Cuadro 1. Clave para el destino de las semillas al madurar con los términos técnicos sugeridos. No incluye granivoría, patógenos y necrosis (tomado de Lamont, 1991).

-
- A. Semillas liberadas al madurar (no serótinas, dehiscencia inmediata)
 - B. Las semillas permanecen en la superficie del suelo
 - B. Las semillas son enterradas por animales
 - A. Semillas retenidas en la planta al madurar (serótinas)
 - B. Las semillas se liberan posteriormente (dehiscencia retrasada)
 - B. Las semillas son retenidas indefinidamente
 - C. Las semillas se liberan al morir la estructura portadora (necriscencia)
 - C. Las semillas no se liberan a la muerte de la estructura portadora
 - D. Las semillas se liberan al humedecerse la estructura portadora (higriscencia)
 - D. Las semillas se liberan al calentarse la estructura portadora
 - E. Por el sol (soliscencia)
 - E. Por fuego
 - F. Sin requerir de un ciclo seco-húmedo (piriscencia)
 - F. Se requiere un ciclo seco-húmedo (pirohigriscencia)
-

Aunque se ha mostrado que la apertura de conos depende en gran medida de la cantidad de resina que sella las escamas (Shaw, 1914; Cameron, 1953; citados en Givnish, 1980), otras características como la estructura y morfología de los conos son también determinantes (Harlow *et al.*, 1964; Linhart, 1978).

Aunque la serotinia se presenta en más de 530 especies de 40 géneros de plantas leñosas, la piriscencia obligada sólo se ha registrado en algunas especies de los géneros *Pinus*, *Cupressus* y *Banksia*. De 95 especies examinadas de *Pinus*, 22 son serótinas y al menos 6 de ellas son piriscentes obligadas (Lamont, 1991). Apoyados en estudios filogenéticos, Price *et al.* (1998) sugieren que el carácter serótino surgió dos o más veces de forma independiente en el género *Pinus*.

Para explicar las ventajas adaptativas de la serotinia, se han generado nueve hipótesis (Lamont, 1991; Lamont *et al.*, 1991):

- 1) Maximiza el número de semillas disponibles para generaciones subsecuentes por el banco de semillas aéreo, que potencia la provisión de semillas después del fuego.
- 2) Amortigua las fluctuaciones de la producción anual de semillas, con lo cual asegura un establecimiento adecuado de plántulas posterior al incendio.
- 3) Asegura una alta densidad de arbolado, que reduce la vegetación de sotobosque y la competencia interespecífica.
- 4) Asegura la llegada de las semillas a un sustrato óptimo, generado por el fuego, para la germinación y establecimiento.
- 5) Sacia a los depredadores post-dispersión mediante la sincronización en la liberación de semillas, lo cual favorece la germinación y el establecimiento, mientras que en los periodos sin incendios el almacenamiento de las semillas limita a la población de granívoros.
- 6) Retrasa la liberación de semillas hasta que las condiciones (post-incendio) favorezcan la dispersión por viento, ya que éste es más fuerte en ambientes quemados. Muchas especies serótinas son anemócoras y el aumento de distancia del árbol materno incrementa las oportunidades de establecimiento.
- 7) Minimiza el tiempo entre la liberación post-incendio y la presencia de condiciones adecuadas para el establecimiento, ya que las semillas tienen una vida corta una vez liberadas.
- 8) Asegura que las semillas lleguen a micrositios que tendrán mejor acceso a el agua de lluvia, tanto directa como indirectamente (*e.g.* escorrentías).
- 9) Maximiza la protección de las semillas contra depredadores, agentes de decaimiento y el calor generado por el fuego.

De las nueve hipótesis, al menos cuatro de ellas tienen un fuerte respaldo en trabajos publicados de pinos; la maximización del número de semillas para generaciones subsecuentes (Midgley, 2000), la protección contra el fuego (Habrouck *et al.*, 1999; Goubitz *et al.*, 2003), el amortiguamiento de la depredación (Muir y Lotan, 1985; Keeley y

Zedler, 1998), y el favorecimiento de la anemocoria (junto con la sincronía de apertura; Nathan *et al.*, 1999).

El cono se considera una barrera eficiente contra el calor, especialmente si se trata de un cono serótino (Goubitz *et al.*, 2003) o conos de especies serótinas con respecto a los de especies no serótinas (Habrouck *et al.*, 1999). Para que la serotinia sea un carácter ventajoso, las semillas de los conos seróticos deben permanecer viables al menos un año, y se ha reportado que en algunas especies se conservan viables incluso después de 20 (*P. attenuata*, *P. banksiana*, *P. coulteri* y *P. muricata*) y hasta más de 150 años (*P. contorta*; Keeley y Zedler, 1998).

Los individuos de *P. halepensis* con un mayor porcentaje de conos seróticos tienen más ventajas después de un incendio (mayor resistencia al calor, mayor germinación en condiciones post incendio) que los que tienen un bajo porcentaje de ellos, por lo que el fuego puede ser un agente de selección que favorezca a los conos seróticos (Ne'eman *et al.*, 2004). Es probable que aunque no sea de la única fuerza selectiva que favorezca dicho carácter, éste incremente la supervivencia de las plantas que lo poseen (Agee, 1998; Keeley y Zedler, 1998; Nathan *et al.*, 1999).

El éxito de la recolonización después de un incendio dependerá de la resistencia de las semillas al calor (Despain *et al.*, 1996) y de su capacidad de establecerse en las condiciones post-incendio (Keeley y Fotheringham, 2000). Se reconocen varios factores que afectan directamente la germinación de las semillas durante y después de los incendios; entre los que operan durante el incendio se encuentran: la temperatura alcanzada durante el calentamiento, el tiempo en que se exponen las semillas al calor (Habrouck *et al.*, 1999; Nuñez y Calvo, 2000; Reyes y Casal, 2001; Nuñez *et al.*, 2003) y el humo liberado (Keeley y Fotheringham, 2000); entre los factores postincendio (indirectos) destacan: el pH del sustrato (debido a la ceniza producida; Goubitz *et al.*, 2003), el potencial hídrico del suelo (Ne'eman *et al.*, 1999), la apertura de claros (Keeley y Fotheringham, 2000) y la presencia y capacidad competitiva de las especies coocurrentes (Nuñez *et al.*, 2003).

El presente estudio tiene como objetivo analizar la serotinia de distintas poblaciones de *Pinus oocarpa* y su relación con el potencial de regeneración a partir de semillas después de un incendio. Asimismo, se explora la capacidad de los conos para proteger a las semillas durante un incendio y la estructura del banco de semillas aéreo, para tratar de explicar su relevancia en la regeneración postincendio, y si existieran, las diferencias entre las poblaciones analizadas de *P. oocarpa*.

OBJETIVOS

General

- Determinar el grado de serotinia de *Pinus oocarpa* y su posible variación en ocho poblaciones del centro de México.

Particulares

- Establecer si la serotinia varía entre las poblaciones analizadas y si esta variación tiene un efecto relevante en la protección de las semillas durante un incendio.
- Evaluar a través de la viabilidad (germinación), la resistencia relativa de las semillas al calor, considerando diferentes escenarios de incendios.
- Determinar la respuesta de los conos a dos condiciones detonantes de su apertura: calor por incendios (piriscencia) y calor con baja humedad ambiental (xeriscencia).
- Evaluar la estructura del banco de semillas aéreo de las poblaciones analizadas y su posible papel en la regeneración postincendio.
- Analizar las posibles relaciones entre la serotinia y otras características funcionales y morfológicas, tales como dimensiones de conos y semillas, germinabilidad y tiempo medio de germinación.

MÉTODOS

Área de estudio

Los conos se colectaron de ocho poblaciones de *P. oocarpa* del Eje Neovolcánico Transversal, provincia fisiográfica que se caracteriza por la presencia de una serie de volcanes, conos, escudo-volcanes de basalto, depósitos de arena y calizas que datan del Terciario y que forman una cadena montañosa que atraviesa el centro de México. Se extiende por el oeste desde el Océano Pacífico hasta el Golfo de México en el este, perpendicular a las Sierras Madre Occidental y Oriental, y abarca los estados de Jalisco, Michoacán, Guanajuato, Querétaro, México, Hidalgo, Colima, Puebla, Veracruz y Nayarit (INEGI, 1999).

Debido a esta heterogeneidad topográfica, es posible encontrar diversos tipos de clima (Millar *et al.*, 1988); en las montañas predomina el templado subhúmedo, mientras que en el este se registran climas semicálidos y al norte semisecos. Cerca de ambas costas predomina el cálido subhúmedo (INEGI, 1999).

Los bosques de coníferas y encinos son la vegetación más común al oeste y al sur de la provincia, al igual que en la franja colindante con la Sierra Madre Oriental (INEGI, 1999). Debido a su localización, el Eje Neovolcánico ha funcionado como corredor biológico para la migración de muchas especies de plantas con afinidades climáticas similares (Rzedowski, 1988), incluidos los pinos.

La ubicación de las ocho poblaciones estudiadas se muestra en la figura 3: dos se encuentran en el estado de Jalisco (Sierra La Primavera (SLP) y Ejido La Provincia (ELP)), dos en Michoacán (Uruapan (URU) y Zirimícuaro (ZIR)), y dos en Veracruz (San Fernando (SFE) y Ocotál Chico (OCO)), y una en cada uno de los estados de México (Temascaltepec (TEM)) e Hidalgo (Tianguistengo (TIA)).

La especie

Pinus oocarpa tiene una amplia distribución en México y Centroamérica (Figura 3). Los árboles generalmente tienen de 15 a 30 m de altura y de 50 a 70 cm de diámetro. Las ramas bajas son horizontales en los adultos, mientras que las ramas altas son ascendentes y forman un dosel redondeado y denso (Perry, 1991; Farjon y Styles, 1997). Presenta autoclareo, fenómeno que consiste en que se caen naturalmente las ramas más bajas y viejas, lo que dificulta que los incendios alcancen el dosel (Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003).

La corteza es gruesa y fisurada vertical y horizontalmente, formando placas geométricas en los adultos, las cuales se tornan grisáceas debido a la oxidación de la resina; es más delgada y café rojiza en juveniles (Perry, 1991; Farjon y Styles, 1997). Puede proteger al cambium de las altas temperaturas que se presentan durante los incendios (Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003).

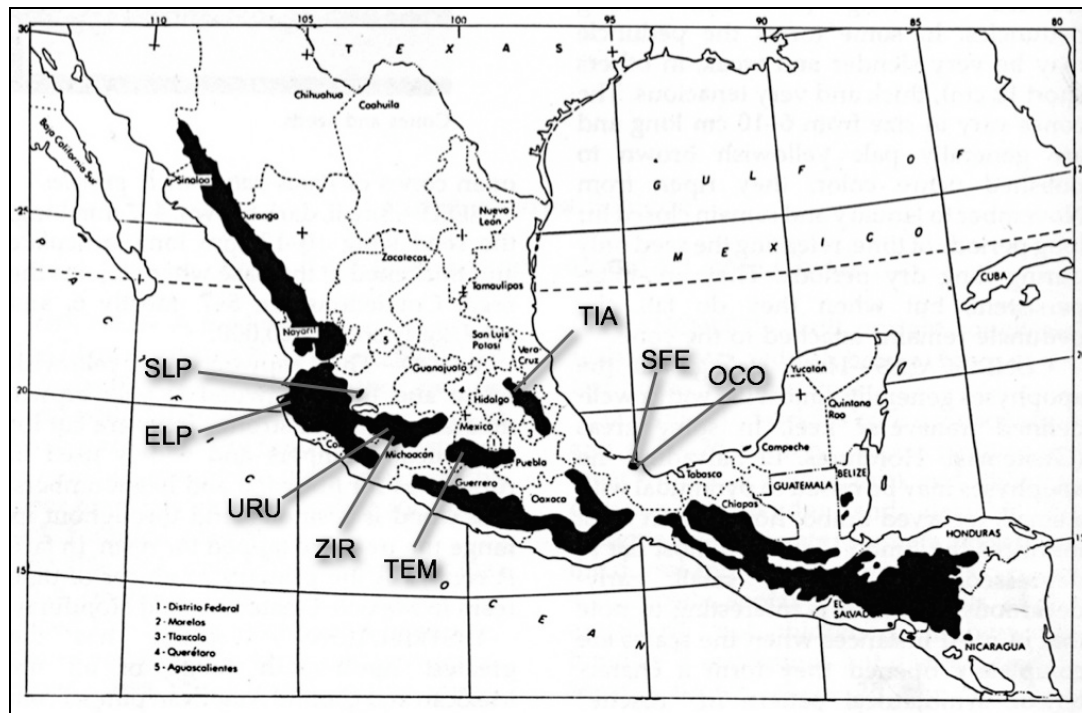


Figura 3. Distribución de *P. oocarpa* en México y Centroamérica. Se indican las poblaciones muestreadas: Sierra La Primavera (SLP), Ejido La Provincia (ELP), Uruapan (URU), Zirimicuaro (ZIR), Tianguistengo (TIA), San Fernando (SFE) y Ocotál Chico (OCO) (modificado de Perry, 1991).

Las hojas se agrupan en fascículos en grupos de 5 (a veces 3 o 4); tienen entre 20 y 25 cm de longitud, y son duras y gruesas, aunque en ocasiones pueden ser flexibles y delgadas. Los conos femeninos son muy variables en cuanto a forma (globosos o cónico-ovoides, achatados hacia el ápice; generalmente simétricos y reflejados a lo largo), tamaño (6-10 cm) y color (de café amarillento a ocre brillante); al abrir toman una forma característica de roseta. Generalmente abren entre noviembre y febrero, en la temporada seca (y por tanto más propensa a los incendios). Los conos pueden permanecer cerrados por largos periodos hasta que se presenta una temporada seca larga (xeriscencia) o incendios (piriscencia). Las semillas son pequeñas (4 a 7 mm de largo) de color café oscuro, con alas desprendibles de entre 10 y 12 mm de longitud (Perry, 1991; Farjon y Styles, 1997; Dvorak, 2002).

Los árboles de *P. oocarpa* son usados para obtener madera para la construcción y combustible; debido a que la madera es muy resinosa, son la principal fuente de resina de México (Perry, 1991). *P. oocarpa* forma bosques abiertos de pino y de pino-encino, en un intervalo altitudinal amplio (500 a 2300 m snm), en zonas cuya precipitación varía entre 1000 y 1500 mm anuales, en las cuales se registran incendios frecuentes (Perry, 1991; Farjon y Styles, 1997).

Se han reportado diversas características asociadas al fuego en esta especie, entre las que destacan los conos seróticos, la regeneración sobre el suelo desnudo que se produce después de un incendio, la corteza gruesa, el autoaclareo, la capacidad de rebrotar de los individuos juveniles (Perry, 1991; Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003) y el ensanchamiento de raíz (Venator, 1977). A pesar de que se ha considerado como una especie serótina, su grado de serotinia parece ser menor respecto al que presentan *Pinus greggii* y *P. attenuata* (Shaw, 1914; Martínez, 1948; Richardson, 1998; Keeley y Zedler, 1998).

Dado que es una especie altamente variable tanto morfológica como genéticamente (Nepamuceno y Sánchez, 1987; Perry, 1991; Pérez de la Rosa, 2001; Díaz y Ferrer, 2003), constituye un buen sistema para analizar las posibles diferencias en el grado de serotinia

entre poblaciones y la relación entre este carácter y la resistencia relativa de las semillas al calor liberado durante un incendio.

Colecta

Los conos se colectaron entre febrero y marzo de 2006 en las ocho poblaciones señaladas en la figura 3: Sierra La Primavera (SLP) y Ejido La Provincia (ELP) en Jalisco; Uruapan (URU) y Zirimícuaro (ZIR) en Michoacán; Temascaltepec (TEM) en el Estado de México; Tlanguistengo (TIA) en Hidalgo y San Fernando (SFE) y Ocotál Chico (OCO) en Veracruz. Sus características se muestran en el cuadro 1.

Cuadro 1. Principales características de las localidades muestreadas.

| Localidad | Estado | Altitud (m s.n.m.) | Temperatura media anual (°C) | Precipitación anual (mm) | Tipo de vegetación |
|---------------------------|---------------|-------------------------------|---|---|-------------------------------|
| La Primavera | Jalisco | 1970 | 20 | 900 | Pino |
| Ejido La Provincia | Jalisco | 1065 | 24 | 1250 | Pino-encino |
| Uruapan | Michoacán | 1438 | 19 | 1250 | Pino-encino |
| Zirimícuaro | Michoacán | 1543 | 19 | 1750 | Pino |
| Temascaltepec | México | 1740 | 20 | 1500 | Pino |
| Tlanguistengo | Hidalgo | 1060 | 15 | 1250 | Pino |
| San Fernando | Veracruz | 830 | 24.5 | 2250 | Pino |
| Ocotál Chico | Veracruz | 586 | 24.5 | 2250 | Pino-encino |

Los datos climáticos se obtuvieron de la estación meteorológica más cercana a cada localidad (INEGI, 1999). La altitud y las coordenadas fueron medidas directamente de cada localidad con un altímetro (Altiplus A2, Pretel) y un geoposicionador satelital (GPS 45, Garmin Corp.) respectivamente.

En cada localidad se colectaron quince conos nuevos (cerrados) por árbol, de diez árboles seleccionados al azar ($N=150$ por población). Los conos nuevos alcanzan su madurez en el año en curso y se sitúan en el extremo terminal de las ramas; debido a que fueron producidos recientemente, todos tienen el mismo color y no es posible distinguir los que permanecerán cerrados (nuevos serótimos) de los que abrirán en la siguiente temporada seca (no serótimos), por lo que podría suponerse que la colecta corresponde a una mezcla de ambos tipos de conos (Goubitz *et al.*, 2004; ver Figura 4). Éstos se guardaron en bolsas de papel y se transportaron en una hielera; en el laboratorio se almacenaron en refrigeradores a 4°C hasta ser usados.

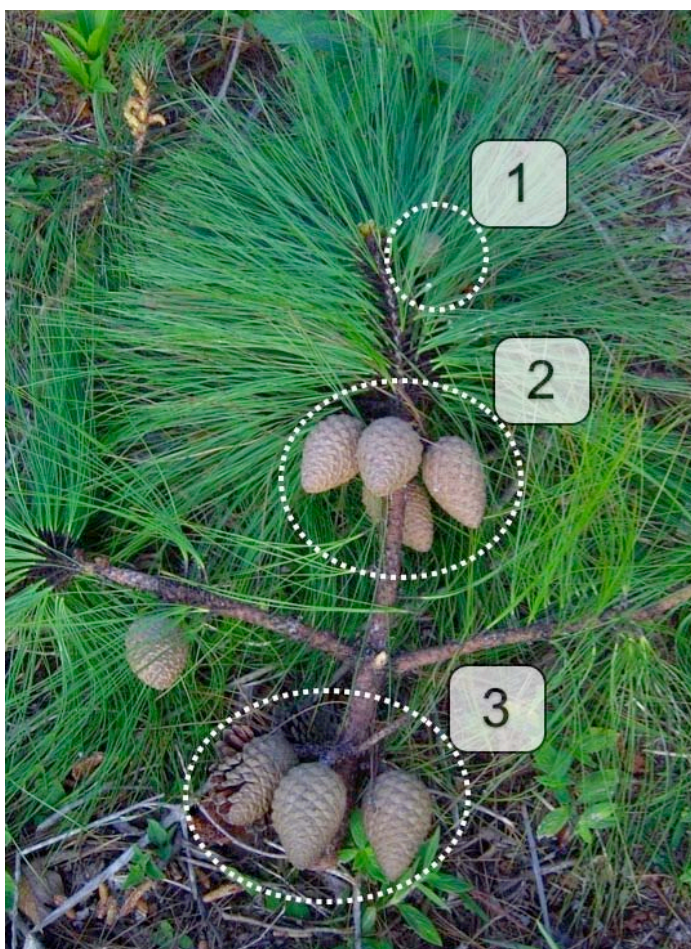


Figura 4. Rama de *P. oocarpa* (SFE) en el que se muestran tres cohortes de conos: (1) Los más próximos al extremo terminal sin madurar; (2) los más próximos al extremo terminal que maduraron en el año en curso, que son una mezcla de conos no serótimos y serótimos potenciales o serótimos nuevos, y finalmente, (3) conos serótimos viejos o serótimos de la cohorte/año anterior.

Evaluación del nivel de serotinia, banco de semillas y xeriscencia

Cuatro conos por árbol de cada población (40 por población) se colocaron individualmente en un recipiente en un invernadero, bajo radiación directa de sol, en marzo de 2006, y permanecieron ahí durante un año (temperatura máxima 41°C y mínima 3°C). Durante tres meses se registró cada dos días la apertura de los conos, y a partir del día 100 de forma mensual. Se determinó: a) el tiempo de inicio de la apertura (menos del 10% de las escamas) y, b) el tiempo de apertura (70% de escamas abiertas con liberación de semillas) de cada cono. Los conos que permanecieran cerrados después de 100 días (cuando inicia la temporada de lluvias y la apertura de conos es menos probable) se consideraron seróticos. De esta forma fue posible obtener el número de conos seróticos (i.e. cerrados) y no seróticos (i.e. abiertos), así como su proporción, tanto por árbol (% de conos seróticos por árbol; Goubitz *et al.*, 2004), como a nivel poblacional. El banco de semillas aéreo se evaluó contando el número de conos seróticos viejos (que maduraron en años anteriores) que se encontraron en la misma rama que los conos nuevos (de reciente maduración).

Choque térmico

Con el fin de evaluar de manera indirecta la resistencia a los incendios, los conos y las semillas de cada población fueron sometidos a distintas intensidades de calor y tiempos de exposición, con base en un modelo de escenarios posibles durante un incendio forestal (Habrouck *et al.*, 1999), el cual consiste en variaciones en la temperatura y el tiempo de exposición al fuego (Figura 5); las combinaciones de estos factores representan tres escenarios posibles, en los cuales las semillas pueden estar situadas: a) en el suelo (formando un banco de semillas), b) en la superficie de suelo y c) en el dosel.

Las temperaturas altas (a partir de 200°C) y un tiempo reducido de exposición (5 min) simulan condiciones del banco de semillas aéreo durante un incendio de dosel. Las temperaturas altas ($\geq 200^\circ\text{C}$) con tiempos más largos de exposición (10 y 20 min) corresponden al escenario de superficie del suelo. Temperaturas menores (100°) y tiempos largos de exposición (10 y 20 min) simulan las condiciones de semillas enterradas en el suelo (banco de semillas; ver Figura 5).

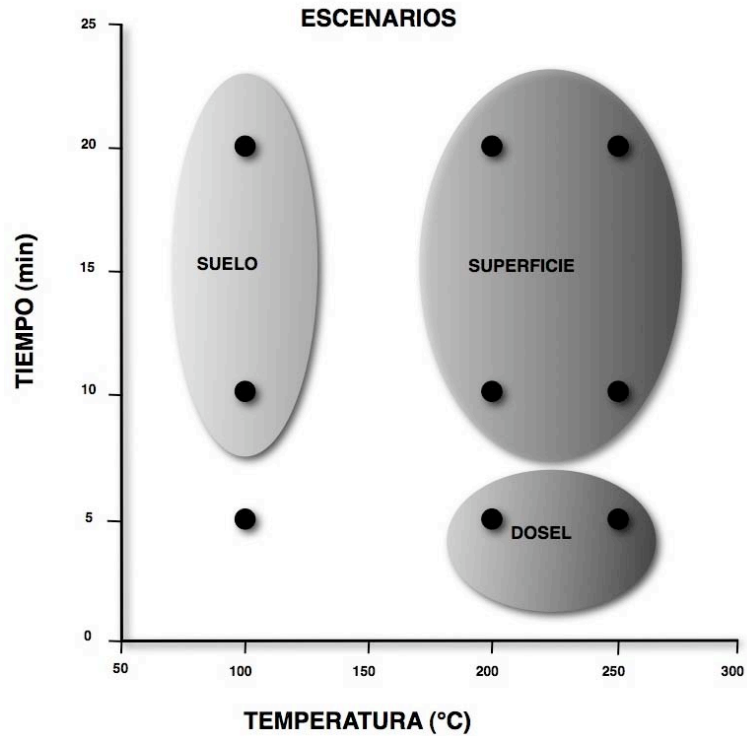


Figura 5. Representación de los escenarios de fuego en función de la temperatura, el tiempo de exposición y la localización de las semillas. Para cada escenario los óvalos de la izquierda representan fuegos moderados, mientras que los de la derecha, fuegos intensos (adaptado de Habrouck *et al.*, 1999).

Se analizaron las diferencias entre poblaciones en la viabilidad de semillas (evaluada a través de la germinación) y su velocidad de germinación (tiempo medio de germinación) en respuesta a los tratamientos que resultan de la combinación de tres tiempos de exposición al calor (5, 10 y 20 min), tres temperaturas (100, 200 y 250°C) y un control. Estos tratamientos se aplicaron a semillas con dos diferentes grados de protección: libres y dentro de conos, lo que produce en total 18 tratamientos (3 temperaturas \times 3 tiempos \times 2 grados de protección) y un control aplicados a las ocho poblaciones mencionadas.

Las semillas libres y las del control se obtuvieron de 40 conos por población, que abrieron al sol en un invernadero. Las unidades experimentales para cada tratamiento de calor fueron el cono (seleccionado al azar) y a 20 semillas, con tres réplicas de cada una por población. El diseño experimental es factorial y al azar, ya que a cada réplica se le

aplicaron los tratamientos de forma aleatoria e independiente. Para calentarlas se usó un horno convencional (Binder, ED 53). Posteriormente las semillas fueron lavadas en una solución de cloro y agua (30ml/l), y colocadas en cajas de Petri (20 semillas por caja) sobre un sustrato que consistió en una mezcla 1:1 de arena y peat moss. Las cajas se colocaron en una cámara de germinación (Hoffman SG30) a temperatura constante de 25 °C y un fotoperiodo (luz/obscuridad) de 12 h. La germinación fue registrada cada tres días durante un mes.

Apertura de conos (piriscencia)

Según algunos autores la serotinia depende directamente de la temperatura a la cual se derrite la resina que sella las escamas de los conos (Cameron, 1953; Beafait, 1960; Despain *et al.*, 1996), por lo que se registró la apertura de los conos después de los tratamientos de calor antes mencionados, lo que permite establecer el umbral de protección que éstos ofrecen a las semillas durante los incendios (Habrouk *et al.*, 1999) y en su caso, de forma equivalente, la serotinia.

El grado de apertura de cada cono se calculó por medio de la siguiente formula:

$$AP = D_f - D_i / D_i$$

Donde D_f es el diámetro final (después de calentar el cono) y D_i el diámetro inicial, antes de ser calentado.

Análisis de datos

Para determinar si existe una relación de la germinabilidad (valor promedio de cada población, incluyendo los tratamientos térmicos) y el tiempo medio de germinación (TMG) con otras variables de las poblaciones analizadas, se efectuaron correlaciones entre dos atributos de los conos –la serotinia y la apertura promedio de conos al exponerse a calor (piriscencia) – y dos de las semillas (el peso y el volumen promedio de las semillas de cada población).

El número de conos seróticos y no seróticos de cada población se usó para integrar una tabla de contingencia de 2×8 (poblaciones \times tipo de conos) que fue analizada con una prueba de χ^2 para determinar si existe independencia entre la serotinia y las poblaciones. Para analizar las diferencias entre los tratamientos de simulación de incendios sobre la germinabilidad (semillas germinadas/semillas sembradas \times 100), el tiempo medio de germinación (días) y la apertura de conos, se realizaron ANOVAs. Para tal fin, los datos de germinación se estandarizaron previamente usando como base el porcentaje de germinación promedio del grupo control de cada población (semillas sin calentar) y se transformaron usando el arcoseno.

Debido la alta mortalidad registrada en los tratamientos con la temperatura más alta (250°C), se descartaron de los análisis, con el fin de evitar una distribución de datos sesgada por un alto número de ceros. De la misma forma se optó por analizar el TMG sin incluir los tratamientos de 250 °C y a la población de Zirimícuaro por la imposibilidad de procesar el TMG, ya que no se presentó germinación en algunas réplicas a 100 °C. En caso de encontrarse efectos significativos, las diferencias fueron identificadas por medio de pruebas de Tukey. El TMG de las semillas sometidas al calor y el control se compararon por pruebas pareadas t de student; los datos se aparearon según la población y la réplica.

Para analizar las relaciones entre la germinabilidad y el TMG con la serotinia, la apertura de conos con calor (piriscencia), y el volumen y peso de las semillas de las poblaciones, se realizaron correlaciones de Spearman usando los valores promedio de cada población.

RESULTADOS

Nivel de serotinia, xeriscencia y banco de semillas aéreo

El nivel de serotinia difirió entre poblaciones ($\chi^2 = 48.49$, $v = 7$, $p < 0.05$), ya que en San Fernando (SF) se registró un alto porcentaje de conos seróticos (57.5%) mientras que en La Primavera (SLP) sólo el 2.5% de los conos permanecieron cerrados después de 100 días de exposición a la radiación solar (figura 6).

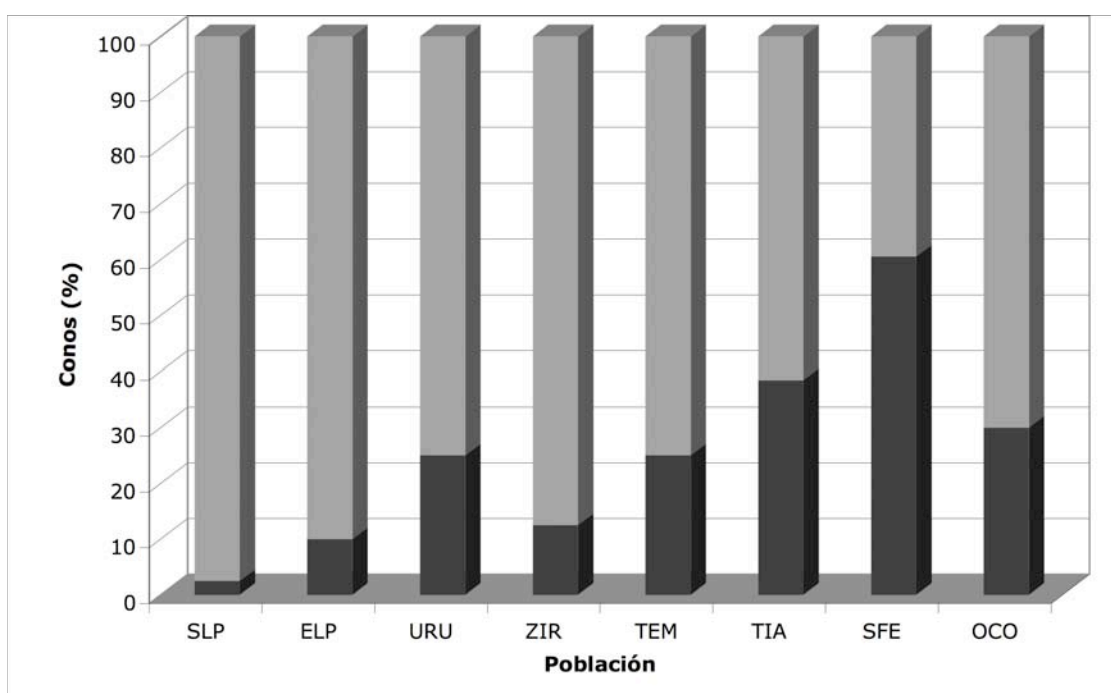


Figura 6. Nivel de serotinia de ocho poblaciones de *P. oocarpa*; conos seróticos en color oscuro y conos abiertos total o parcialmente en color claro.

Cuadro 2. Media y error estándar del nivel de serotinia de ocho poblaciones de *P. oocarpa*.

| Población | SLP | ELP | URU | ZIR | TEM | TIA | SFE | OCO |
|------------------------|-----------|----------|---------|------------|------------|-------------|------------|---------|
| $\bar{x} \pm e.e.(\%)$ | 2.50±2.50 | 100±7.63 | 25±8.33 | 12.50±6.71 | 27.50±9.46 | 38.40±14.01 | 57.50±9.89 | 30±11.6 |

La apertura completa de conos inició en los primeros 10 días en que fueron expuestos a la radiación en el invernadero. La mayoría de los conos que abrieron antes de 100 días lo hicieron entre los días 21 y 31; los que abrieron más rápidamente fueron los del Ejido La Provincia y Uruapan, mientras que los de La Primavera tardaron en promedio 13 días más (cuadro 3). Los conos que no abrieron después de 100 días, y que fueron considerados seróticos, lo hicieron después de 10 meses, durante la temporada seca del año siguiente.

Cuadro 3. Tiempo de apertura promedio (TAP, días) de conos no seróticos en invernadero.

| Población | TAP (\bar{x}) | Error estándar | N |
|--------------------|-------------------|----------------|----|
| La Primavera | 44.41 | 5.26 | 36 |
| Ejido La Provincia | 21 | 2.01 | 36 |
| Uruapan | 21.13 | 2.71 | 30 |
| Zirimícuaro | 28.57 | 4.84 | 35 |
| Temascaltepec | 22.48 | 3.11 | 27 |
| Tianguistengo | 24.45 | 4.33 | 24 |
| San Fernando | 29.73 | 5.8 | 15 |
| Ocotal Chico | 31.67 | 4.27 | 28 |

Un importante número de árboles de seis poblaciones (URU, ZIR, TEM, TIA, SFE y OCO), presentaron conos seróticos viejos en sus ramas (que maduraron el año anterior y hasta dos años antes). El 60% de los árboles en SFE tenían conos seróticos, seguido de OCO, TIA, TEM con 50, 40 y 30% respectivamente. URU y ZIR sólo presentaron un 10%.

En términos de número de conos, por cada 150 conos nuevos (de la cohorte que maduró el año en de colecta, 2006), se encontraron adicionalmente entre 2 y 36 conos de la cohorte anterior y entre 3 y 6 de dos años anteriores por población (ver figura 7). La

población de SFE tuvo una mayor cantidad de árboles seróticos y una mayor proporción de conos seróticos (de cohortes anteriores) mientras que SLP no presentó ninguno.

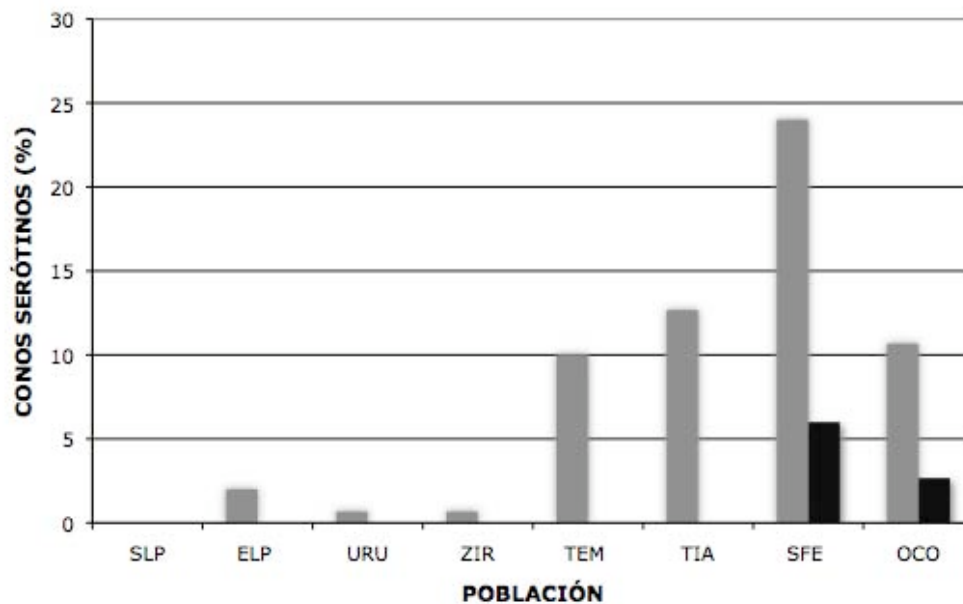


Figura 7. Estructura del banco de semillas formado por los conos seróticos (los que maduraron en 2005 en claro y los de 2004 en oscuro) en las poblaciones estudiadas de *P. oocarpa*.

Germinación

El análisis de varianza mostró efectos significativos de todos los factores probados (temperatura, tiempo de exposición, grado de protección y población) y algunas de sus interacciones en la germinabilidad. En las interacciones no significativas fueron aquellas en las que estuvo involucrado el factor población (cuadro 4).

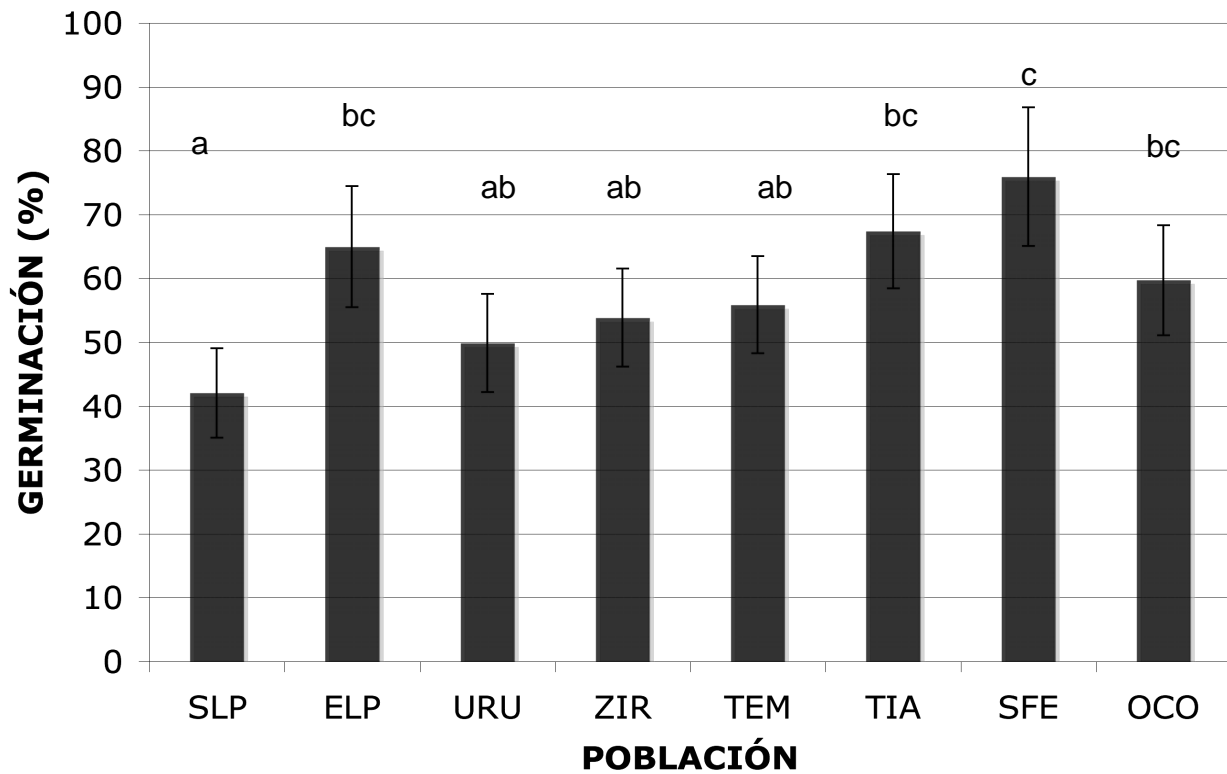


Figura 8. Germinación promedio de semillas ($\bar{x} \pm e. e.$) de ocho poblaciones de *P. oocarpa* (incluye datos tanto de semillas libres como de las protegidas en conos sujetas a diferentes tratamientos térmicos). Letras diferentes indican diferencias significativas entre poblaciones (valores estandarizados en el control).

Cuadro 4. Resumen del Análisis de Varianza del efecto de la población (POB), la protección (PROT), la temperatura (TEMP) y el tiempo de exposición (TI) en la germinación de semillas de *P. oocarpa*.

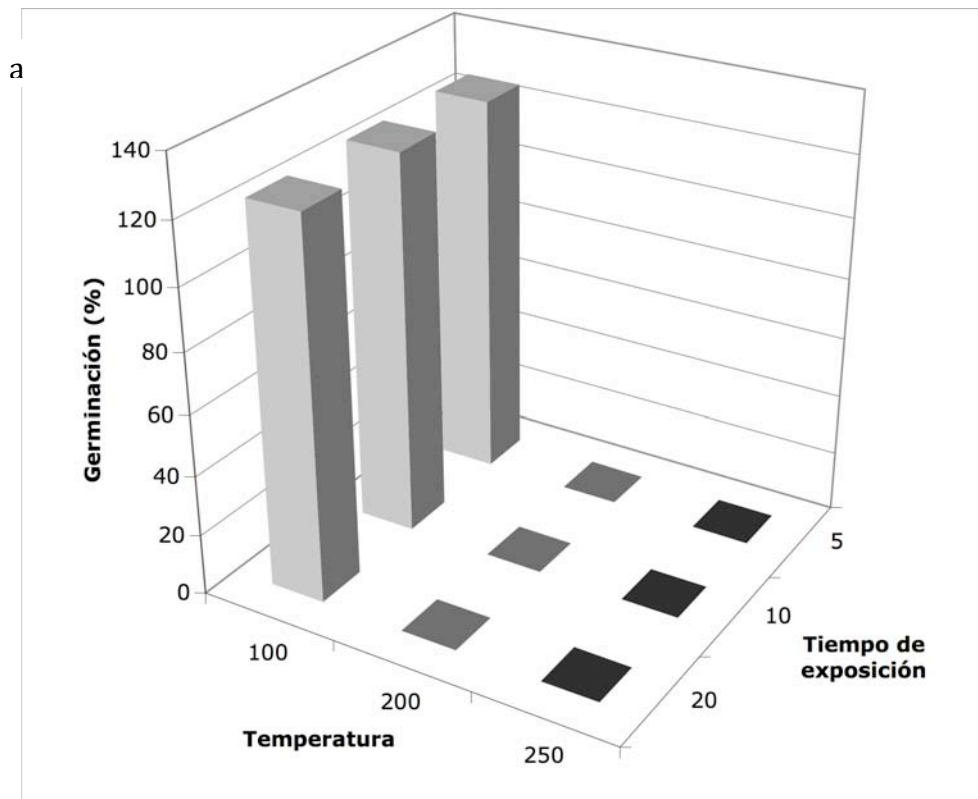
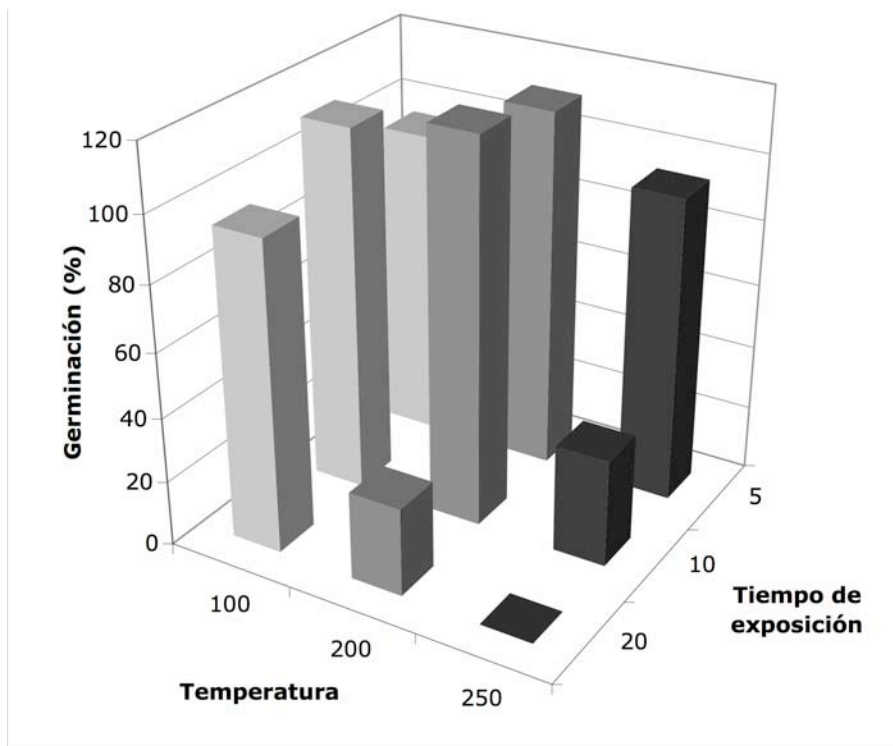
| Fuente de variación | Suma de Cuadrados | g. l. | Cuadrado Medio | F | P |
|------------------------------|--------------------------|--------------|-----------------------|----------|------------------|
| POBL | 43014 | 7 | 6 145 | 5.32 | <0.001 |
| PROT | 66276 | 1 | 66 276 | 57.41 | <0.001 |
| TEMP | 357307 | 1 | 35 7307 | 309.53 | <0.001 |
| TI | 39283 | 2 | 19 642 | 17.01 | <0.001 |
| POBL X PROT | 8306 | 7 | 1 187 | 1.02 | 0.41 |
| POBL X TEMP | 13830 | 7 | 1 976 | 1.71 | 0.10 |
| PROT X TEMP | 218322 | 1 | 218 322 | 189.13 | <0.001 |
| POBL X TI | 16266 | 14 | 1 162 | 1 | 0.44 |
| PROT X TI | 37166 | 2 | 18 583 | 16.09 | <0.001 |
| TEMP X TI | 24193 | 2 | 12 097 | 10.47 | <0.001 |
| POBL X PROT X TEMP | 7951 | 7 | 1 136 | 0.98 | 0.44 |
| POBL X PROT X TI | 8238 | 14 | 588 | 0.51 | 0.92 |
| POBL X TEMP X TI | 14490 | 14 | 1 035 | 0.89 | 0.56 |
| PROT X TEMP X TI | 26097 | 2 | 13048 | 11.30 | <0.001 |
| POBL X PROT X TE X TI | 3789 | 14 | 271 | 0.23 | 0.99 |
| Error | 221630 | 192 | 1 154 | - | - |

La prueba de Tukey mostró que las poblaciones que más difieren entre sí fueron La Primavera (SLP) y San Fernando (SFE), mientras que el resto presentaron una germinabilidad promedio intermedia, de alrededor del 50% (Figura 8). Las semillas en conos tuvieron una germinación significativamente más alta que las libres; esta diferencia fue, en conjunto, casi del doble (74.33% vs. 41.83%). Conforme a lo esperado, la germinación fue más baja o nula en las semillas libres expuestas a temperaturas altas (Figura 9b).

En general, en los tratamientos de 200 y 250 °C la germinación disminuyó mucho en relación a la registrada en los tratamientos de 100 °C, y de forma más drástica a los 10 y 20 min en comparación con los tratamientos de 5 min. Así, el efecto de la temperatura difirió dependiendo del tiempo de exposición (interacción TEMP × TI), ya que el descenso de la germinación fue más marcado a 200 °C durante 20 min que a 100 °C con el mismo tiempo (Figura 9). Aunque los resultados de la temperatura de 250 °C no se incluyeron en el análisis estadístico (debido al gran número de ceros), la respuesta fue similar.

La respuesta a las diferentes temperaturas y tiempos de exposición varió significativamente dependiendo de si las semillas se encontraban o no dentro de los conos (interacciones TEMP x PROT y TI x PROT); las primeras fueron capaces de tolerar temperaturas de 250 °C hasta por 10 min y de 200 °C por 20 min sin que se anulara por completo la germinación, pero las semillas libres no sobrevivieron a 200 °C, independientemente del tiempo de exposición (Cuadro 4, Figura 9).

La germinación más alta en las semillas protegidas por conos correspondió a los tratamientos intermedios (100 °C con 10 min, 200 °C con 5 y 10 min), con los cuales germinabilidad se incrementó ligeramente (entre 10 y 17%) respecto a la de los tratamientos control (Figura 9a). En el caso de las semillas libres, las sometidas a 100 °C (independientemente del tiempo de exposición) presentaron una germinación más alta que aquéllas dentro de conos e incluso que las semillas control (incremento 24 - 26%; Figura 9b).



b

Figura 9. Germinación promedio estandarizada de: a) semillas en conos y b) semillas libres de *P. oocarpa* expuestas a diferentes temperaturas y tiempos de exposición. Los porcentajes se estandarizaron respecto a los de los controles respectivos

Cuadro 5. Media y error estándar de la germinación de: a) semillas en conos y b) semillas libres de *P. oocarpa* expuestas a diferentes temperaturas y tiempos de exposición.

a) semillas en conos

| TEMP / TI | 20 | 10 | 5 |
|------------------|-------------|-------------|-------------|
| 100 | 95.19±10.90 | 111.69±9 | 95.51±10.90 |
| 200 | 27.22±6.95 | 117.92±9.14 | 111.92±5.63 |
| 250 | 0 | 33.21±8.90 | 94.07±12.68 |

b) semillas libres

| TEMP / TI | 20 | 10 | 5 |
|------------------|-------------|-------------|-------------|
| 100 | 124.55±5.54 | 125.78±7.46 | 125.25±6.54 |
| 200 | 0 | 0 | 0 |
| 250 | 0 | 0 | 0 |

Tiempo medio de germinación

Debido a que en varios tratamientos no germinó ninguna semilla y por lo tanto no se tuvieron datos de tiempo de germinación, no fue posible evaluar los cambios en esta variable en respuesta a los factores experimentales en un solo ANOVA, por lo que se realizaron dos análisis. En el primero se analizó el efecto de la población, la protección y el tiempo de exposición (sin incluir el efecto de la temperatura; cuadro 6). Aunque las semillas del Ejido La Provincia (ELP) germinaron antes ($\bar{x} = 7.5$ días) que las de Tianguistengo ($\bar{x} = 8.9$), la población no tuvo un efecto significativo en el TMG, pero sí lo tuvieron la protección, el tiempo de exposición y su interacción (Cuadro 5). Las semillas protegidas germinaron en promedio dos días antes que las semillas libres, y las expuestas al calor durante 5 min germinaron en promedio un día antes que las expuestas durante 10 y 20 min. La interacción significativa entre protección y tiempo se explica porque en las semillas dentro de conos el TMG se incrementó sólo después ser calentadas durante 20 min (con

relación a 5 y 10 min), mientras que en las libres se incrementó sobre todo en las sometidas a 10 min de calentamiento (Figura 10).

Cuadro 6. Resumen del ANOVA del efecto del grado de protección (PR) y el tiempo de exposición en el tiempo medio de germinación de semillas de ocho poblaciones de *P. oocarpa*.

| Fuente de variación | Suma de Cuadrados | g.l | Cuadrado medio | F | P |
|----------------------------|--------------------------|------------|-----------------------|----------|------------------|
| POBL | 0.010 | 7 | 12.072 | 1.23 | 0.29 |
| PROT | 0.052 | 1 | 0.001 | 44.57 | <0.001 |
| TI | 0.008 | 2 | 0.052 | 3.81 | <0.05 |
| POBL X PROT | 0.012 | 7 | 0.004 | 1.51 | 0.41 |
| POBL X TI | 0.016 | 14 | 0.001 | 1 | 0.17 |
| PROT X TI | 0.015 | 2 | 0.001 | 6.37 | <0.05 |
| POBL X PROT X TI | 0.013 | 14 | 0.007 | 0.83 | 0.63 |
| Error | 0.113 | 96 | 0.0009 | - | - |

El segundo ANOVA evaluó el efecto de la temperatura (100 y 200 °C) y la población en el TMG; sólo pudo llevarse a cabo con las semillas dentro de conos con 5 min de exposición. Estos factores no tuvieron un efecto significativo en el TMG debido a que las diferencias entre los tratamientos no fueron superiores a un día (Cuadro 7, Figura 10).

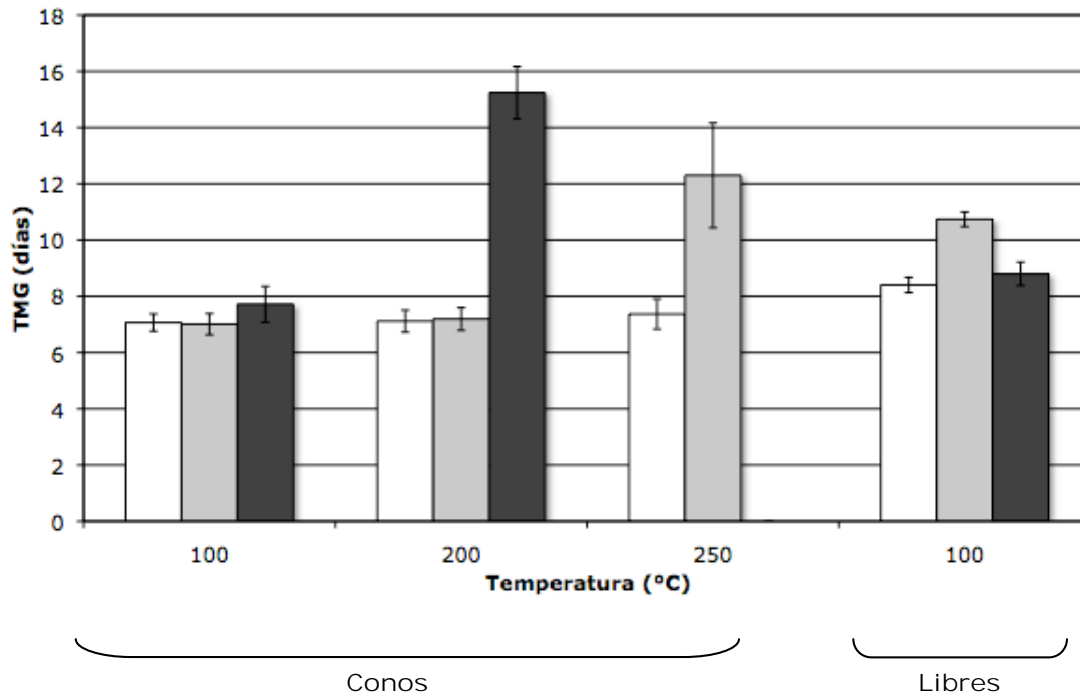


Figura 10. Tiempo medio de germinación de semillas sometidas a diferentes temperaturas y tiempos de exposición. Izquierda- semillas protegidas en conos, derecha- semillas libres. Los colores indican tiempos de exposición de 5 (blanco), 10 (gris) y 20 (negro) min. En los tratamientos que no se muestran no registró germinación.

Las semillas sometidas al calor presentaron un tiempo medio de germinación significativamente mayor y menos variable ($t= 5.07$, $g.l = 23$, $p<0.001$) que las controles ($\bar{x} \pm e. e. = 8.6 \pm 0.32$ y 7.1 ± 0.93 respectivamente), aunque la magnitud de la diferencia no es muy grande.

En general, las semillas que más tardaron en germinar fueron aquellas que se sometieron a las condiciones más severas de calor (tratamientos de 200°C con 20 min, 250°C con 10 min y semillas libres) con valores de TMG superiores a 8 días y de hasta 15 días, mientras que el resto tuvo un TMG de alrededor de 7 días.

Cuadro 7. Resumen del ANOVA que evalúa el efecto de la población (POBL) y la temperatura (TEMP) en el tiempo medio de germinación de semillas de ocho poblaciones de *P. oocarpa*.

| Fuente de variación | SS | gl | MS | F | p |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------|----------|----------|
| POBL | 12.82 | 6 | 2.13 | 0.52 | 0.78 |
| TEMP | 0.03 | 2 | 0.15 | 0.03 | 0.96 |
| POBL X TEMP | 44.57 | 12 | 3.71 | 0.91 | 0.54 |
| Error | 150.40 | 37 | 4.06 | - | - |

Apertura de conos (Piriscencia)

Se encontró un efecto significativo de todos los factores experimentales y dos de sus interacciones (población × temperatura y temperatura × tiempo) en la apertura de los conos, evaluada como la magnitud relativa de la diferencia entre el diámetro final y el inicial de cada cono ($(D_f - D_i) / D_i$). Esta variable difirió entre poblaciones (Cuadro 8): los conos de ZIR abrieron en promedio menos que el resto de las poblaciones, en particular que los de SLP, SF y OCO; los de las otras poblaciones registraron magnitudes intermedias (Figura 11).

Cuadro 8. Resumen de los resultados del ANOVA para analizar el efecto de la población, la temperatura y el tiempo de exposición en la apertura de conos de *P. oocarpa*.

| Fuente de variación | Suma de Cuadrados | g. l. | Cuadrado Medios | F | p |
|-------------------------|-------------------|-------|-----------------|-------|------------------|
| POBL | 0.23 | 7 | 0.03 | 3.05 | <0.005 |
| TEMP | 1.5 | 2 | 0.76 | 70.68 | <0.001 |
| TI | 0.56 | 2 | 0.28 | 26.21 | <0.001 |
| POBL X TEMP | 0.27 | 14 | 0.01 | 1.83 | <0.05 |
| POBL X TI | 0.22 | 14 | 0.01 | 1.51 | 0.128 |
| TEMP X TI | 0.20 | 4 | 0.05 | 4.73 | <0.005 |
| POBL X TEMP X TI | 0.30 | 28 | 0.01 | 1.00 | 0.47 |
| Error | 0.77 | 72 | 0.01 | - | - |

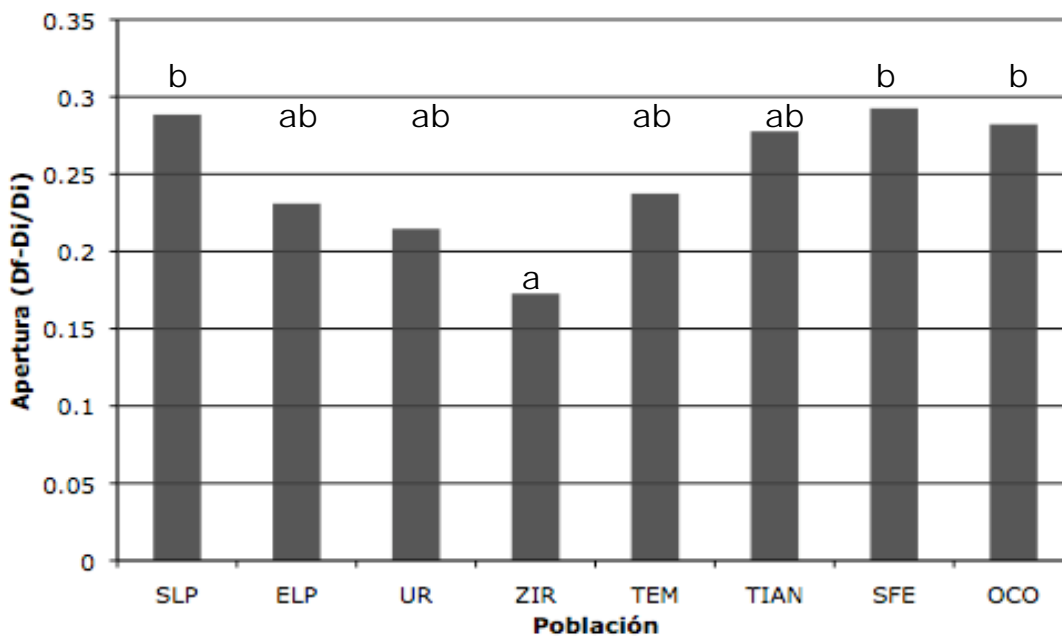


Figura 11. Apertura de conos de ocho poblaciones de *P. oocarpa* sometidos a tratamientos térmicos.

En general a mayores temperaturas y tiempos de exposición, las diferencias entre el diámetro final y el inicial fueron mayores que a menor calor y tiempo. El efecto de la temperatura dependió del tiempo de exposición, lo que explica la interacción significativa entre el tiempo y la temperatura (figura 12, cuadro 7); las diferencias en diámetro debidas al tiempo de exposición son menos notables a 100°C que a temperaturas más altas, lo cual sugiere que una mayor apertura no se asocia solo con mayores tiempos de exposición sino con temperaturas más altas.

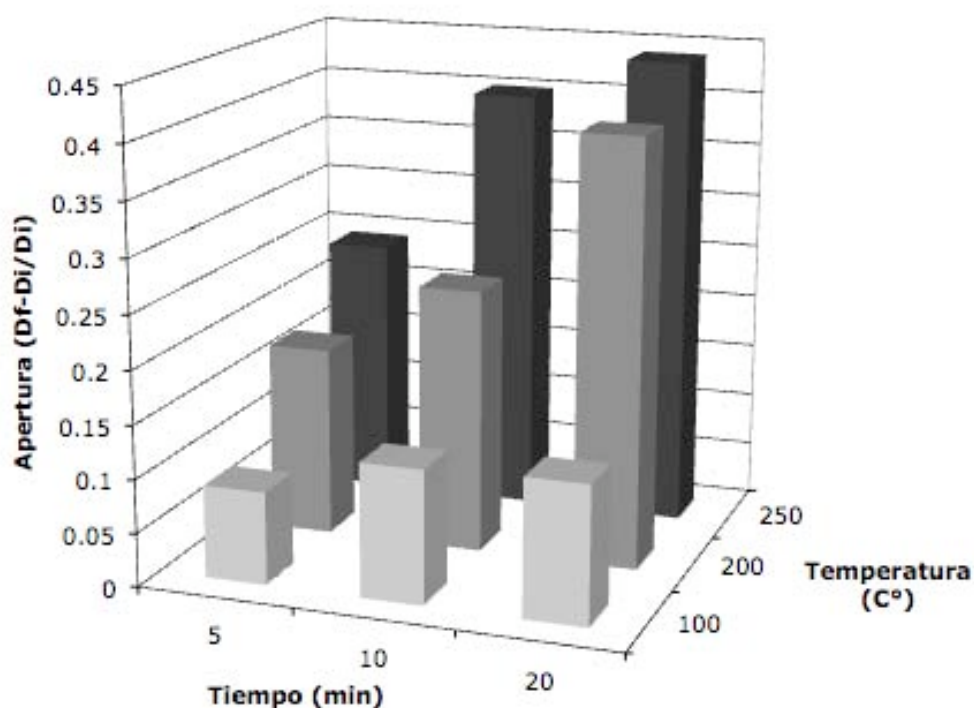


Figura 12. Apertura de los conos de *P. oocarpa* expuestos a diferentes temperaturas y tiempos de exposición al calor.

La interacción entre temperatura y población se debe a la diferente respuesta de las poblaciones de ELP y ZIR, ya que sus conos presentaron una apertura ligeramente menor a 250 °C que a 200 °C, lo que no sucedió en el resto de las poblaciones.

Correlaciones

Se encontró una correlación positiva y significativa entre el nivel de serotinia (evaluada como el porcentaje de conos que no abrieron después de 100 días) y el porcentaje de germinación de las semillas de las ocho poblaciones (valor promedio de todos los tratamientos de calor) ($\rho = 0.73$, $N = 8$, $p = 0.03$), así como tres correlaciones negativas significativas: el volumen y el peso promedio de las semillas con el tiempo medio de germinación ($\rho = -0.73$, $N = 8$, $p = 0.03$; $\rho = -0.80$, $N = 8$, $p = 0.01$ respectivamente) y el volumen de las semillas con la apertura de conos con calor ($\rho = -0.8$, $N = 8$, $p = 0.01$). En el primer caso la correlación muestra que la germinación en respuesta al choque térmico fue mayor en poblaciones con alto nivel de serotinia (figura 13), y en el segundo que las poblaciones con semillas más grandes y pesadas germinan más rápido (tienen valores bajos de TMG). Además, los conos que contienen semillas grandes tienen mayor resistencia a la apertura al ser expuestos al calor (Cuadro 9).

Cuadro 9. Coeficientes de correlación entre diferentes variables que involucran a las semillas de *P. oocarpa*. Las correlaciones significativas ($p \leq 0.05$) se marcan con un asterisco.

| Variables | Germinabilidad | TMG | Peso de semillas | Volumen de semillas | Serotinia | Piriscencia |
|---------------------|----------------|--------|------------------|---------------------|-----------|-------------|
| Germinabilidad | 1 | | | | | |
| TMG | 0.26 | 1 | | | | |
| Peso de semillas | 0.16 | -0.80* | 1 | | | |
| Volumen de semillas | -0.52 | -0.73* | 0.45 | 1 | | |
| Serotinia | 0.73* | 0.11 | 0.21 | -0.52 | 1 | |
| Piriscencia | 0.35 | 0.35 | -0.28 | -0.80* | 0.04 | 1 |

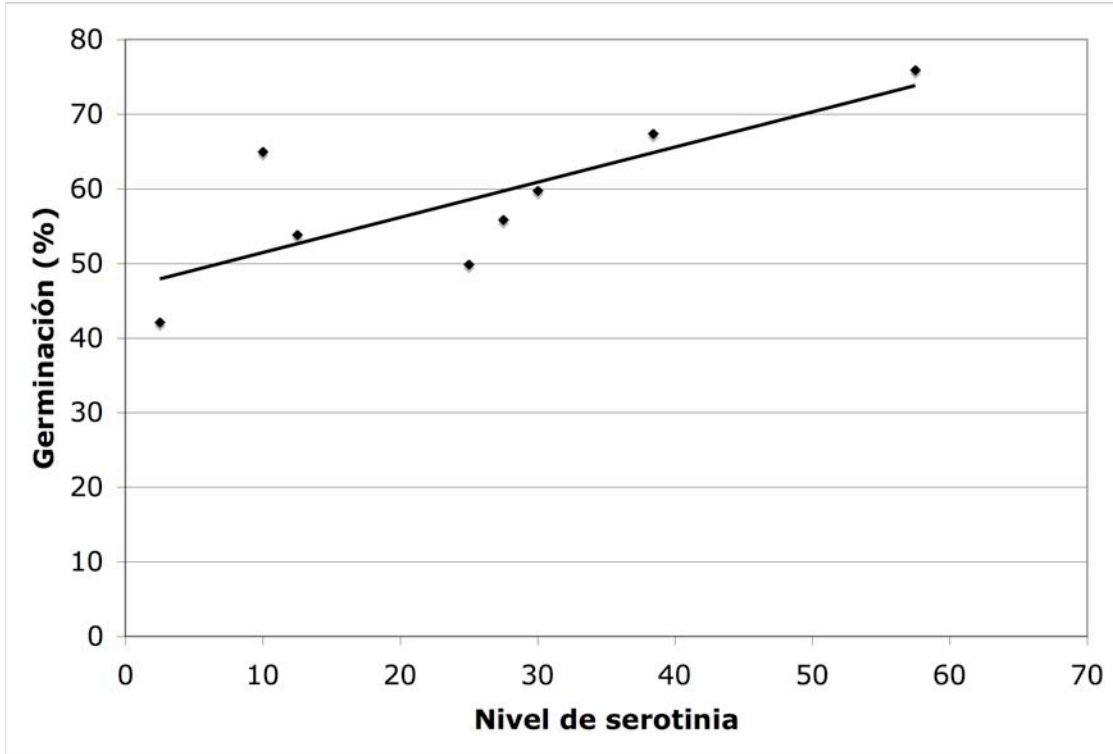


Figura 13. Relación entre la germinabilidad promedio de cada población y su nivel de serotinia.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El presente trabajo mostró diferencias importantes en el nivel de serotinia y la respuesta de las semillas al choque térmico entre las poblaciones estudiadas, confirmando algunos reportes anteriores sobre la alta variabilidad morfológica (Nepamuceno y Sánchez, 1987; Díaz y Ferrer, 2003; Díaz *et al.*, 2001; Pérez de la Rosa, 2001) y genética (Kageyama *et al.*, 1977; Millar *et al.*, 1988; Matheson *et al.*, 1989; Ledig, 1998; Sáenz-Romero y Tapia-Olivares, 2003) de las poblaciones de *P. oocarpa*.

De acuerdo con el modelo propuesto para definir el nivel de serotinia, en un contexto temporal *Pinus oocarpa* es una especie de serotinia débil, ya que almacena las semillas en conos cerrados menos de 5 años (con base en Cowling y Lamont, 1985; Keeley y Zedler, 1998); por lo tanto sus conos son semi-serófitos (Farjon y Styles, 1997). La serotinia débil se interpreta como una adaptación que facilita el reclutamiento entre

incendios (Midgley, 2000); los árboles serótinicos proveen de semillas para la regeneración después de un incendio, mientras que los que tienen conos no serótinicos y una mezcla de ellos permiten la regeneración regular en periodos sin incendios. Lo mismo sucede con las especies serótinicas intermedias (también con una expresión dual de la serotinia), en las cuales se ha reconocido una “dualidad de estrategias de historia de vida” (N’eeleman *et al.*, 2004 en *P. halepensis*), que permite que coexistan adaptaciones útiles en presencia y ausencia de incendios. Estas poblaciones cuentan con una especie de “seguro”, lo que significa que su regeneración es relativamente flexible ante cambios ambientales.

Debido a que los individuos serótinicos también producen conos no serótinicos, podría considerarse que la especie es parcialmente serótinica (Perry, 1991; Lanner, 1998; Goubitz *et al.*, 2003). En otras palabras, tanto a nivel de especie como de población e individuo se presenta serotinia parcial (Goubitz *et al.*, 2004), ya que concurren conos serótinicos y no serótinicos. La alta variación en el nivel de serotinia detectado entre las poblaciones estudiadas (realizada con base en la proporción de conos serótinicos de los árboles) permite un acercamiento más fino que la simple evaluación del porcentaje de individuos o de rodales serótinicos.

A diferencia de Midgley (2000) y Goubitz *et al.* (2004), quienes dan mucha importancia a la acumulación de conos serótinicos en el árbol (banco de semillas) para evaluar el nivel de serotinia, en el presente trabajo se emplearon los conos de reciente maduración, los cuales son una mezcla de conos no serótinicos y serótinicos potenciales (también llamados serótinicos nuevos por Goubitz *et al.*, 2003). Tal distinción es relevante porque la acumulación de conos serótinicos en un momento dado no necesariamente es un reflejo directo del nivel de serotinia –entendido como la capacidad intrínseca del árbol de retener conos– ya que depende tanto de la serotinia (factor intrínseco) como de la presencia o ausencia de factores extrínsecos que provocan su apertura (i. e., fuegos, altas temperaturas con baja humedad ambiental).

Es probable que cada población tenga un historial de fuego diferente, pero las observaciones de campo realizadas no permitieron identificarlo. La aportación de Midgley

(2000) al conocimiento de la serotinia radica en su énfasis en la funcionalidad, que tiene alta aplicabilidad en estudios poblacionales, pero la evaluación retrospectiva (i.e., sólo de los conos seróticos viejos) es un indicador parcial que sólo funciona bien si se asume que no se presentaron pérdidas, apertura por otras causas, no apertura por ataque de insectos, ni re-cierre por alta humedad; supone además que los conos seróticos que permanecen en el árbol son una fracción constante cada año. Goubitz *et al.* (2004) siguieron varias cohortes de conos en el tiempo en sitios con incendios recientes y sin ellos (“post-fire” y “unburned”), pero no dieron a conocer la diferencia (si es que existe) en el nivel de serotinia entre cohortes.

La apertura observada de los conos de *P. oocarpa* después de la madurez –producida en condiciones de baja humedad y alta temperatura ambiental (xeriscencia)– se produjo más rápidamente en los conos no seróticos, y toma más tiempo en los seróticos potenciales. Como la presencia de fuego no es un requisito obligado para la apertura, la especie es piriscente facultativa.

La variación en la proporción de conos seróticos (a nivel de individuo), mostró diferencias importantes y significativas entre poblaciones (7.5-55% de conos seróticos; figura 6). La población San Fernando (SFE) presentó el mayor nivel de serotinia en los conos nuevos y una mayor representación de conos seróticos de cohortes anteriores, seguida de la de Tianguistengo (TIA); lo contrario sucedió con SLP, ELP y ZIR, las cuales presentaron un menor nivel de serotinia y no registraron conos seróticos viejos acumulados, aunque en ello pudo influir la presencia de incendios recientes (indicados por el ennegrecimiento de corteza o “blackening”; Beverly y Martell, 2003). Una evaluación más integral y definitiva debe considerar el seguimiento cuidadoso de varias cohortes en el tiempo y la historia de incendios en cada sitio, información que desafortunadamente no está disponible en la mayor parte del territorio de México.

La variación detectada en el nivel de serotinia no es atípica; muchos estudios reportan variaciones importantes a diferentes escalas y niveles de organización, asociadas a diversos factores abióticos (clima, productividad del sitio, altitud, latitud), que inciden

directa o indirectamente en el régimen de incendios. Incluso algunas características propias del árbol (como capacidad de autoaclareo, altura, flamabilidad, etc.) se relacionan con la serotinia (Keelet y Zedler, 1998; Schwilk y Ackerly, 2001; ver capítulo 2). La alta representatividad de conos viejos en SFE, TIA e incluso OCO se podría asociar, además de su alto nivel de serotinia, con una baja frecuencia de incendios o a la presencia de incendios de muy baja intensidad que no causaran la apertura de los conos, lo que permitiría que se almacenaran en el dosel. Estudios dendrológicos de *P. oocarpa* en la zona donde se localizan las poblaciones OC y SF (ambos en Veracruz), apoyan la primera explicación, ya que indican la ausencia de incendios (al menos lo suficientemente fuertes para dejar rastro en los anillos de crecimiento) en los últimos 120 años (Gutiérrez-García y Ricker, 2007). Adicionalmente en ninguna de estas poblaciones se registró ennegrecimiento de corteza, indicativo de incendios recientes. En cambio en las poblaciones de SLP, ELP y ZIR (con nula o baja representatividad de conos seróticos viejos), se tuvo abundante evidencia directa de ennegrecimiento de la corteza.

Debido a que en las poblaciones estudiadas la intervención humana ha cambiado el régimen natural de incendios, es posible que en algunas se presente el “riesgo de inmadurez” (immaturity risk), o incapacidad de formación de un banco de semillas aéreo debido a una alta frecuencia de incendios. Tal podría ser el caso de ELP y SLP, poblaciones en las que se detectó una baja proporción de conos seróticos y evidencia de incendios recientes. En cambio en poblaciones como SF, que probablemente presentan una baja frecuencia de incendios podría presentarse el “riesgo de senescencia” (senescent risk), es decir, que los periodos libres de incendios rebasen la longevidad del banco de semillas. En este caso los riesgos no son tan altos como en otras especies obligadamente piriscentes (Zedler, 1995).

Estudios realizados con otras especies han encontrado altos niveles de serotinia en sitios con incendios recientes, lo que se ha tomado como indicio de que el carácter serótico es seleccionado de forma muy rápida por el fuego (Turner, 2003; Goubitz *et al.*, 2004, Ne’eman *et al.*, 2004, Verkaik y Espelta, 2006); sin embargo, no parece ser el caso de *P. oocarpa*. Es probable que tal diferencia se deba en parte a la plasticidad de *P. oocarpa*,

cuyos rasgos permiten su regeneración tanto en presencia como en ausencia de incendios, pero la falta de información confiable sobre los incendios en México no permite conclusiones definitivas al respecto.

La serotinia es un carácter favorable en la competencia con especies no serótinas en sitios con presencia de incendios; Keeley y Zedler (1998) describen que en sitios de alta productividad los pinos seróticos son más susceptibles a la competencia y eventual reemplazo por especies no serótinas (en especial latifoliadas, lo que no sucede en sitios de baja productividad); en este caso el fuego intenso poco frecuente (reemplazamiento de rodales) elimina la competencia. La mayoría de las poblaciones estudiadas forman parte de comunidades en las que domina *P. oocarpa*, siendo poco comunes otras especies de pino y de latifoliadas (excepto en ELP, en donde hay presencia conspicua de *Quercus*). Sin embargo, si consideramos que las zonas de mayor precipitación tienen una mayor productividad relativa, las poblaciones más serótinas de SFE y OCO, que se presentan en sitios con mayor precipitación (cuadro 1), podrían ser desplazadas por otras especies no serótinas en un escenario de ausencia prolongada de incendios o por cambios asociados al cambio climático global (Sáenz-Romero *et al.*, 2006), aunque hasta ahora no parece ser el caso.

Además de la precipitación, en este estudio pudo observarse que a menor altitud y mayor temperatura media anual (TMA), hay mayor probabilidad de encontrar altos niveles de serotinia. Esto es más claro al comparar poblaciones con condiciones climáticas extremas, pero no es tan evidente para las de condiciones intermedias. En este caso la población de ELP se ubica en el sitio con mayor probabilidad de incendios por su baja precipitación y alta TMA (Cuadro 1), sin embargo, su nivel de serotinia es bajo.

Apertura de conos (piriscencia)

Se registró un patrón claro de apertura de conos en respuesta al aumento de la temperatura y el tiempo de exposición (Figura 12), pero la apertura parece no guardar una relación clara con los niveles de serotinia ni con la germinación de las semillas. Los conos en general comenzaron a abrir a los 5 min con cualquiera de las temperaturas probadas

(100, 200 y 250 °C), y la mayoría abrieron por completo después de 20 min de exposición a 250 o 200 °C, o incluso a los 10 min a 250 °C (Figura 12); los conos en las ramas bajas o medias podrían experimentar este régimen de calor durante un incendio superficial. Si la temperatura fuera relativamente baja (100 °C), por un incendio ligero y rápido, no abrirían todos los conos, y en todo caso se produciría una apertura parcial.

Zendejas (1971) reportó que los conos de *P. oocarpa* (de una población de Michoacán cercana a Uruapan, URU), tienden a abrir más rápido al incrementarse la temperatura; y que el tiempo que se requiere para la apertura total del cono a temperaturas bajas (de 50 °C a 100 °C) es de hasta 23 h, a temperaturas intermedias (150 °C a 250 °C) aproximadamente 1 h, a temperaturas altas (300 °C y 350 °C) sólo 15 min y a 450 y 500 °C requirieron sólo 7 y 3 min respectivamente. Curiosamente, en comparación con los conos de *P. montezumae* (especie no serótina), los de *P. oocarpa* tardaron más en abrir a temperatura baja (50°C), pero en el resto de los tratamientos el tiempo requerido fue mucho menor, lo que indica probablemente que los conos de esta especie poseen un umbral de resistencia a la apertura. *P. teocote* (no serótino) también es poco resistente a la apertura por calor, ya que a partir de 120 °C con 20 min de exposición los conos abren en su totalidad (Campos, 2003). En general, *P. oocarpa* y *P. halepensis*, ambos seróticos, parecen poseer un umbral de resistencia a la apertura más marcado que las especies no serótinas, como *P. montezumae*, *P. nigra*, *P. sylvestris* y *P. teocote*.

La diferencia más notable entre poblaciones fue que la mayor resistencia a la apertura se presentó en ZIR, que paradójicamente tuvo un nivel bajo de serotinia (evaluada como el número de conos que permanecieron cerrados después de 100 días de exposición a temperatura ambiente y baja humedad, ver métodos), y una resistencia a la apertura relativamente baja en la población SFE, que registró el nivel más alto de serotinia (Figura 6). Gauthier *et al.* (1993) registraron observaciones similares en *P. halepensis* y sugieren que el ambiente térmico no es del todo responsable de la apertura de conos seróticos, aunque tampoco especifican qué factores pueden serlo. La apertura de conos en condiciones experimentales en las poblaciones con mayor nivel de serotinia fue por la flexión total de cada escama, en cambio, en las poblaciones con niveles bajos de serotinia las escamas se

flexionaban poco, pero casi simultáneamente. Con base en estos patrones observados, otras características del cono que podrían estar involucradas son su forma y su contenido de humedad; es probable que el contenido de resina de los conos influya también en la forma en que abren.

Germinación de semillas

En general, la germinación de semillas decreció en función del aumento de la temperatura y el tiempo de exposición. Los conos probaron ser una protección eficiente, debido a que las semillas libres no germinaron a partir de los 200 °C, mientras una proporción de las que permanecieron en los conos sí lo hicieron (Figura 9). El que en tratamientos intermedios se presentaran valores de germinación incluso mayores que en los controles sugiere que una exposición breve al calor estimuló la germinación (hasta en un 17%). Una respuesta similar se presentó en las semillas libres, ya que a pesar de ser más sensibles al calor (no germinaron a >100 °C), al ser expuestas a dicha temperatura (independientemente del tiempo) registraron porcentajes de germinación superiores a los controles (hasta por un 26%, Figura 9b). Lo anterior permite inferir que la germinación puede estimularse como resultado de un incendio moderado y, si las semillas se liberaron antes del incendio, será alta si no se superan los 100 °C. El estímulo por calor en tiempos cortos y/o temperaturas intermedias se ha reportado en otras especies como *P. contorta* (Despain *et al.*, 1996), *P. halepensis* (25% más que el control; Habrouck *et al.*, 1999), e incluso en *P. oocarpa* (Zendejas, 1971), aunque en este último estudio el incremento en la germinación (respecto al control) fue menor al encontrado aquí (3% y 26% respectivamente). En todos los casos es indudable que las semillas de las especies y/o poblaciones más serótinas, además de ser más resistentes al calor, pueden ser estimuladas por el mismo.

Nuestros resultados coinciden con reportes de *P. halepensis* (Habrouck *et al.* 1999; Goubitz *et al.* 2003) y *P. contorta* (Despain *et al.* 1996), que muestran que las semillas de conos seróticos (en nuestro caso de poblaciones con alto nivel de serotinia) son más tolerantes a factores asociados a los incendios (p. ej., altas temperaturas y pH alto causado por las cenizas). En otras especies, por el contrario, sólo se ha descrito un decremento en la

germinación conforme aumentan la temperatura y el tiempo de exposición [Nuñez y Calvo (2000) en *P. halepensis*; Reyes y Casal (2001) en *P. pinaster*; Nuñez *et al.* (2003) en *P. sylvestris*] o ninguna diferencia importante [Reyes y Casal (2002) en *P. pinaster* y *P. radiata*]. Sin embargo, el estímulo por calor no está limitado a los pinos serótinicos; Habrouck *et al.* (1999) reportan una germinación ligeramente mayor al control en semillas de *P. nigra* y *P. sylvestris*, a temperaturas y tiempos de exposición bajos y algunos tratamientos intermedios. Además, en *P. teocote* se registró una germinación superior al control a temperaturas bajas (70 °C) y tiempos de exposición intermedios (10 min) (Campos, 2003).

Las semillas de *P. oocarpa* son capaces de resistir temperaturas tan altas como 250 °C en tanto estén protegidas por los conos y el tiempo de exposición sea menor a 20 min. Estas temperaturas pueden registrarse en la superficie del suelo por tiempos intermedios y prolongados (10 a 20 min) o en el dosel por tiempos cortos (5 min). Al compararlas con otras especies, las semillas de *P. oocarpa* son muy resistentes al calor; las de pinos no serótinicos como *P. sylvestris* y *P. nigra*, incluso protegidas por los conos, no sobreviven a temperaturas superiores a 200 °C en tiempos >10 e incluso 5 min, al igual que *P. teocote* (Campos, 2003). Por otro lado, *P. halepensis* todavía muestra respuesta germinativa ($\approx 25\%$) a 200 °C y 20 min de exposición, valor muy similar al registrado en *P. oocarpa* (20% en las mismas condiciones). En general, la germinación de semillas libres se presenta incluso a 200 °C con 2 min de exposición, pero si el tiempo de exposición se incrementa ligeramente, a 5 min, ya no se produce. En algunas especies se presenta incluso a temperaturas más altas (400 °C), pero siempre en tiempos menores a 5 min (Habrouck *et al.*, 1999).

Las temperaturas más altas probadas en este estudio (200 y 250 °C) resultaron fatales para las semillas libres (Figura 9b), lo que destaca el papel de los conos para la regeneración después de un incendio: la germinación de las semillas protegidas fue de casi el doble comparada con las semillas libres, a menos de que estas últimas se encuentren integradas al banco de semillas del suelo. Sin embargo, es poco común que las semillas de pinos formen un banco semillero en el suelo (Niembro, 1986). Al someter a los conos de *P.*

halepensis a temperaturas de hasta 400 °C por 3 min, Salvatore *et al.* (2007) encontraron que tienen una baja transmisión de calor, ya que la temperatura interior del cono no superó los 41°C. Tal protección es suficiente para evitar pérdidas severas en la viabilidad de las semillas. La germinabilidad, entonces, depende en gran medida de la protección que éstos ofrecen; en las especies serótinas los conos son un mejor mecanismo de aislamiento del calor que en las especies no serótinas (Habrouck *et al.*, 1999).

Se espera que tras un incendio, que elimina la competencia de plantas sin adaptaciones al fuego, las semillas que recolonizan germinen rápidamente, evitando así la competencia con otras especies pioneras (Keeley y Fotheringham, 2000). En *P. oocarpa* las semillas sometidas a tratamientos de alta intensidad calórica tardaron más en germinar que las de los tratamientos de baja intensidad y los controles (~7 días). Sin embargo las diferencias, aunque estadísticamente significativas, fueron pequeñas en 5 y 10 min de exposición (~2 días), mientras que en 20 min, la germinación se retrasa más (~7 días): las semillas que más tardaron en germinar fueron expuestas a 200 y 250 °C por 20 min (~12 y 14 días, respectivamente). Zendejas (1971) describió resultados similares a los aquí reportados. La diferencia entre el TMG del control y el TMG de las semillas calentadas de *P. halepensis* fue muy baja, al igual que en *P. oocarpa*, sólo que en este último fue significativa.

Para que la serotinia sea una ventaja adaptativa y la regeneración post-incendio exitosa, debe presentarse una supervivencia más alta de las semillas de especies serótinas que de las especies que no lo son (Despain *et al.*, 1996). Tal aseveración se sostiene en este caso por la alta correlación positiva encontrada entre la germinación promedio de cada población y su grado de serotinia, lo que significa que ante un incendio, las poblaciones de *P. oocarpa* con mayor nivel de serotinia presentarán una germinación mayor de semillas, lo que puede significar un mayor éxito regenerativo. Cabe mencionar que la población ZIR presentó una alta germinación promedio de los tratamientos térmicos a pesar de tener un bajo nivel de serotinia (“outlier” en la figura 13), lo cual se debe a la alta resistencia de sus conos a la apertura (piriscencia). En ella se observó una alta liberación de resina líquida de los conos tras el calentamiento, lo que hace suponer que la serotinia no depende solamente

de la cantidad de resinas, sino de otros caracteres morfológicos (estructura anatómica, dimensiones) o fisiológicos del cono (efecto del árbol progenitor; *Despain et al.*, 1996).

REFERENCIAS

- Agee J. 1998. Fire and Pine Ecosystems. En: Richardson D.M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 193-218.
- Baskin C. y Baskin J. 1998. *Seed Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. San Diego, California.
- Beaufait W. R. 1960. Some effects of high temperatures on the cones and seeds of Jack pine. *Forest Science* **6**: 194-199
- Beverly J. L. y Martell D.L. 2003. Modelling *Pinus strobus* mortality following prescribed fire in Quetico Provincial Park, north-western Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 740-751
- Borchert M., Johnson J. M., Schreiner D. y Vander Wall S. B. 2003. Early postfire seed dispersal, seedling establishment and seedling mortality of *Pinus coulteri* in central coastal California, USA. *Plant Ecology* **168**: 207-220
- Cameron H. 1953. Melting point of the bonding material in Lodgepole and Jack pine cones. Canada Department of Research and Development, Forestry Branch, Silvicultural Leaflet 86: 3.
- Campos-Ruiz, R. 2003. Regeneración de *Pinus teocote* (Schide & Deppe ex Schlechtendal & Chamiso) en el Ajusco Medio D.F. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Climent J., Tapias R., Pardo J.A. y Gil L. 2004. Fire adaptations in the Canary Islands pine (*Pinus canariensis*). *Plant Ecology* **171**: 185-196
- Cowling R.M. y Lamont B.B. 1985. Variation in serotiny of three *Banksia* species along a climatic gradient. *Australian Journal of Ecology* **10**: 345-350
- Despain D.G., Clark D.L. y Reardon J.J. 1996. Simulation of crown fire effects on canopy seed bank in Lodgepole pine. *International Journal of Wildland Fire* **6**: 45-49
- Díaz V. y Ferrer E. 2003. Genetic variation of populations of *Pinus oocarpa* revealed by resistance gene analog polymorphism (RGAP). *Genome* **46**: 404-410
- Díaz V., Muñoz L. M. y Ferrer E. 2001. Random amplified polymorphic DNA and amplified fragment length polymorphism assessment of genetic variation in Nicaraguan populations of *Pinus oocarpa*. *Molecular Ecology* **10**: 2593-2603
- Dvorak, 2002. W.S. Species Description: *Pinus oocarpa*. En: Vozzo J. A. *Tropical Tree Seed Manual*, pp. 628-631. USDA Forest Service. Washington.
- Farjon A. y Styles B.T. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica Monograph* **75**. Nueva York.

- Gauthier S., Bergeron Y. y Simon J. P. 1993. Cone serotiny in Jack Pine: ontogenetic, positional, and environmental effects. *Canadian Journal of Forestry Research* **23**: 394-401
- Gauthier S., Gagnon J. y Bergeron Y. 1993. Population age structure of *Pinus banksiana* at the southern edge of the Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science* **4**: 783-790.
- Gauthier S., Bergeron Y. y Simon J. P. 1996. Effects of fire regime on the serotiny level of Jack Pine. *The Journal of Ecology* **84**: 539-548
- Givnish, T. J. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecological Systems* **11**: 15-39
- Goubitz S., Werger M. J. A. y Ne'eman G. 2003. Germination response to fire-related factors of seeds from non-serotinous and serotinous cones. *Plant Ecology* **169**: 195-204
- Goubitz S., Nathan R., Roittemberg R., Schmid A. y Ne'eman G. 2004. Canopy seed bank structure in relation to: fire, tree size and density. *Plant Ecology* **173**: 191-201
- Gutierrez-García G. y Ricker M. 2007. Dendrocronología de *Pinus oocarpa* en la reserva de la biosfera "Los Tuxtlas", Veracruz (México). XVII Congreso Mexicano de Botánica, Zacatecas, México.
- Habrouck A., Retana J., y Espelta J. M. 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds of three pine species to wildfires. *Plant Ecology* **145**: 91-99
- Harlow W. M., Coté W. A. y Day A. C. 1964. The opening mechanism of pine cone scales. *Journal of Forestry* **62**, 538-540
- INEGI, 1999. En: <http://www.inegi.org.mx>
- Kageyama P. Y., Vencovsky R., Ferreira M. y Nicolielo. 1977. Variação genética entre procedencias de *Pinus oocarpa* Schiede na região de Agudos – SP. *IPEF* **14**: 77-120
- Keeley J. E. y Fotheringham C. J. 2000. Role of fire in regeneration from seed. En: Fenner M. (Ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Cab Internacional, Wallingford, pp. 311-330.
- Keeley J. E. y Zedler P. H. 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. En: Richardson D.M. (Ed.). *Ecology and Biogeography of Pinus*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 219-251.
- Kruger F. J. y Bigalke R. C., 1984. Fire in Fynbos. En: Booysen P. V. y Tainton N. M. (Eds.). *Ecological Effects of fire in South African Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 67-114.
- Lamont B. B., Le Maitre D.C., Cowling R. M. y Enright N. J. 1991. Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Review* **57**: 277–317
- Lamont B. B. 1991. Canopy seed storage and release – what's in a name? *Oikos* **60**: 266–268
- Lanner R. M. 1998. Seed dispersal in *Pinus*. En: Richardson D. M. (Ed.). *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 281–295.
- Ledig T. F. y Fryer J. H. 1972. A pocket of variability in *Pinus rigida*. *Evolution* **26**: 259–266
- Ledig F. T. 1998. Genetic variation in *Pinus*. En: *Ecology and biogeography of Pinus*. Richardson D. M. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 251-280.

- Linhart Y.B. 1978. Maintenance of variation in cone morphology in California closed-cone pines: the roles of fire, squirrels and seed output (*Pinus attenuata*, *Pinus muricata*, *Pinus radiata*). *Southwestern Naturalist* **23**: 29-40
- Martínez M. 1948. *Coníferas de México*. Ed. Botas. México, D. F.
- Matheson A. C., Bell J. C., y Barnes R. D. 1989. Breeding systems and genetic structure in some Central American pine populations. *Silvae Genetica* **38**: 107-113
- Midgley J. 2000. What are the relative costs, limits and correlates of increased degree of serotiny? *Austral Ecology* **25**: 65-68
- Millar C. I., Strauss S. H., Conkle M. T. y Westfall R. D. 1988. Allozyme differentiation and biosystematics of the California closed-cone pines (*Pinus* subsection *Oocarpae*). *Systematic Botany* **13**: 351-370
- Muir P. S. y Lotan J. E. 1985. Disturbance history and serotiny in *Pinus contorta* in Western Montana. *Ecology* **66**: 1658-1668
- Nathan R., Safriel U. N., Noy-Meir I. y Schiller G. 1999. Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous, wind-dispersed tree. *Journal of Ecology* **87**: 659-669
- Ne'eman G., Fotheringham C. J. y Keeley J. E. 1999. Patch to landscape patterns in post fire recruitment of a serotinous conifer. *Plant Ecology* **145**: 235-242
- Ne'eman G., Goubitz S. y Nathan R. 2004. Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire - a critical review. *Plan Ecology* **171**: 69-79
- Nepamuceno M. y Sánchez A. 1987. Variación morfológica de 10 poblaciones de *Pinus oocarpa* Schiede. *Ciencia Forestal* **12**: 3-17
- Niembro A. 1986. *Mecanismos de reproducción sexual en pinos*. Limusa, México. 130 pp.
- Nuñez M. R., Bravo F. y Calvo L. 2003. Predicting the probability of seed germination in *Pinus sylvestris* L. and four competitor shrub species after fire. *Annals of Forest Science* **60**: 75-81
- Nuñez M. R. y Calvo L. 2000. Effect of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management* **131**: 183-190
- Pate J. S. y Beard J. S. 1984. *Kwongan: plant life of the sandplain*. University of Western Australia Press, Perth.
- Pérez de la Rosa. 2001. Variación morfológica y taxonomía de *Pinus* grupo *Oocarpa* (Martínez, 1948), Pinaceae. Tesis de Doctorado. UNAM. México.
- Perry D. A. y Lotan J. E. 1979. A model of fire selection for serotiny in Ledgepole pine. *Evolution* **33**: 958-968
- Perry J. P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Price R. A., Liston A. y Strauss S. 1998. Phylogeny and systematics of *Pinus*. En: Richardson D.M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 47-68.
- Radeloff V. C., Mladenoff D. J., Guries R. y Boyce M. 2004. Spatial patterns of cone serotiny in *Pinus banksiana* in relation to fire disturbance. *Forest Ecology and Management* **189**: 133-141

- Reyes O. y Casal M. 2001. The influence of seed age on germinative response to the effects of fire in *Pinus pinaster*, *Pinus radiata* and *Ecuaptyptus globulus*. *Annals of Forest Science* **58**: 439-447
- Reyes O. y Casal M. 2002. Effect of high temperatures on cone opening and the release and viability of *Pinus pinaster* and *Pinus radiata* seeds in NW Spain. *Annals of Forest Science* **59**: 327-334
- Richardson D. M. y Rundel P. W. 1998. Ecology and Biogeography of *Pinus*: an introduction. En: Richardson D.M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-40.
- Rodriguez-Trejo D. A. y Fulé P. Z. 2003. Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire* **12**: 1-15
- Rzedowski J. 1988. *Vegetación de México*. Segunda edición, Ed. Limusa. México, D. F.
- Sáenz-Romero C. y Tapia-Olivares B.L. 2003. *Pinus oocarpa* isoenzymatic variation along an altitudinal gradient in Michoacán, México. *Silvae Genetica* **52**: 5-6
- Sáenz-Romero C., Guzmán-Reyna R. R. y Rehfeldt G. E. 2006. Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, México: Implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management* **229**: 340-350
- Salvatore R., Moya D., Lovreglio R., de las Heras J., López-Serrano F. R. y Leone V. 2007. ¿Cómo afectan las altas temperaturas a las piñas del pino carrasco? Consideraciones para una adecuada gestión pos-incendio. 4th International Wildland Fire Conference, Sevilla, España.
- Schwilk D.W. y Ackerly D.D. 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos* **94**: 326-336.
- Shaw G. R. 1914. The Genus *Pinus*. *Arnold Arboretum. Publ.* **5**: 1-96
- Thanos C.A., Daskalidou E.N. 2000. Reproduction in *Pinus halepensis* and *Pinus brutia*. En: Ne'eman, G., Trabaud, L. Eds. *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 79-90.
- Turner M. G., Romme W. H. y Tinker D. 2003. Surprises and lessons from the 1988 Yellowstone fires. *Frontiers in Ecology and Environment* **1**: 351-358
- Venator C.R. 1977. Formation of root storage organs and sprouts in *Pinus oocarpa* seedlings. *Turrialba* **27**: 41-5
- Verkaik I., Espelta J.M. 2006. Post-fire regeneration thinning, cone production, serotiny and regeneration age in *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management* **231**:155-163
- Whelan R. J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Zedler P. H. 1995. Fire frequency in southern California shrublands: biological effect and management options. En: Scott T. A. Ed. *Brushfires in California wildlands: ecology and resource management*. International Association of Wildland Fire, pp. 101-12.
- Zendejas J. A. 1971. Efectos de las altas temperaturas originadas por el fuego en los conos y semillas de *Pinus montezumae* y *Pinus oocarpa*. Tesis de Licenciatura. UACH. México.

CAPÍTULO 2

Caracteres asociados

al fuego en *Pinus oocarpa*:

patrones poblacionales

INTRODUCCIÓN

El fuego y sus efectos están ligados estrechamente en el espacio y el tiempo con los pinos; en conjunto han determinado en gran medida la distribución y probablemente la selección de varios caracteres adaptativos de éstos (Agee, 1998; Keeley y Zedler, 1998). La diversidad de historias de vida del género *Pinus* ha sido considerada como un reflejo de las adaptaciones de las distintas especies a diferentes regímenes de incendios. Entre las características morfológicas y funcionales que favorecen su persistencia ante el fuego destacan la serotinia, la corteza gruesa, la capacidad de rebrotar, el estadio cespitoso y la capacidad de autoaclareo. Aunque no todas estas características han sido directamente seleccionadas por el fuego, su papel en la regeneración y permanencia de los pinos después de un incendio es muy importante (Bond y Midgley, 1995; Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003).

La serotinia se define como una característica morfológica de los conos, que les permite permanecer cerrados en el árbol por uno o más años después de que las semillas han madurado. Los conos abren entonces al ser expuestos a altas temperaturas (incendios) que derriten las resinas que sellan a las escamas (piriscentes) o después de una exposición prolongada a condiciones de baja humedad y calor ambiental (xeriscentes), para liberar a las semillas (Agee, 1998; Keeley y Zedler, 1998). Las semillas retenidas en los conos de la copa integran lo que también se ha llamado el “banco de semillas aéreo” (Kimmins, 1997; Baskin y Baskin, 1998). El éxito de la recolonización después de un incendio dependerá de dos componentes: la resistencia de las semillas al calor y de su capacidad de establecerse en las condiciones post-incendio (Whelan, 1995; Despain *et al.*, 1996; Keeley y Fotheringham, 2000). La evolución de conos seróticos ha sido tema de discusión, debido a que es difícil distinguir si es el resultado de presiones de selección por la sequía (Borchert, 1985; Gil *et al.*, 2002), los depredadores o el fuego. Si bien se ha reconocido que los mamíferos son una importante presión de selección (Lamont *et al.*, 1991; Benkman y Siepielski, 2004), estas estructuras evolucionaron antes de la radiación de los mamíferos. Por ello, se atribuye mayor importancia al fuego y la sequía, ya que han estado presentes de forma más constante en la historia evolutiva de los pinos que los mamíferos (actuales y extintos, Keeley y Zedler, 1998).

La presencia de una corteza gruesa aislante permite a muchas especies de pinos sobrevivir a fuegos de baja intensidad, ya que protege al cambium de las altas temperaturas, mientras que el autoaclareo, o caída de las ramas inferiores, reduce las posibilidades de que un fuego superficial escale a la copa. Algunas especies pueden rebrotar a partir del cuello de la raíz, aunque esta capacidad generalmente se restringe a los juveniles. En especies cuyas plántulas tienen un estadio cespitoso, el meristemo principal se protege con varias capas densas de acículas, lo que les permite reanudar su crecimiento de forma acelerada después de un incendio (Spurr y Barnes, 1980; Rodríguez-Trejo, 1996; Crawley, 1997; Rantis y Johnson, 2002).

Mientras que ciertos caracteres, como la corteza gruesa y el rebrotamiento, favorecen la supervivencia de la planta en el suelo mediante la prevención del daño y la recuperación después del fuego, la serotinia propicia la recolonización a través del establecimiento de plántulas en los ambientes que resultan de los incendios (Rodríguez-Trejo, 1996; Schwilk y Ackerly, 2001). Adicionalmente, se ha sugerido que la alta inflamabilidad de ciertas especies puede favorecer los incendios y prevenir la invasión de otras especies, más sensibles al fuego (Mutch, 1970), por lo que se ha postulado que existen interacciones entre la inflamabilidad y los caracteres asociados con el fuego (Schwilk y Ackerly, 2001).

Los caracteres asociados con el fuego se han usado para clasificar a las especies en las siguientes categorías o estrategias: a) evasora (banco de semillas en el suelo y banco de semillas aéreo por serotinia), b) resistente (corteza gruesa), c) persistente (con capacidad de rebrotar) y d) fugitiva (sin adaptaciones al fuego) (Rowe, 1983); sin embargo varias de estas características pueden presentarse simultáneamente en una especie e incluso generar disyuntivas de historias de vida.

Debido a que las estrategias de historia de vida de los pinos están íntimamente relacionadas con el régimen de fuego, Agee (1998) clasifica a las categorías anteriores en tres regímenes de fuego: 1) de severidad baja (fuegos con frecuencia alta, intensidad baja, con especies resistentes), 2) de severidad moderada (frecuencia e intensidad variable,

incluye especies resistentes, persistentes, evasoras e invasoras) y 3) de severidad alta (frecuencia baja, intensidad alta, incluye especies persistentes, evasoras e invasoras).

Schwilk y Ackerly (2001) proponen dos conjuntos de caracteres de los pinos, que consideran estrategias opuestas para enfrentar al fuego: a) “fire-embracing suit”, el cual incluye serotinia, corteza delgada, talla pequeña, sin capacidad de autoaclareo, pronta madurez reproductiva y follaje muy inflamable, y b) “fire-surviving strategy” que incluye ausencia de serotinia, corteza gruesa, autoaclareo, tallas grandes, madurez reproductiva tardía, follaje menos inflamable y probablemente rebrotamiento y gran capacidad dispersiva.

Otros autores como Keeley y Zedler (1998) clasifican a las estrategias de historias de vida de los pinos con respecto a la productividad del sitio (alta, baja o intermedia) y el régimen de fuego al que han estado sometidos (frecuencia alta o baja). La productividad del sitio determina principalmente la acumulación de combustible; la frecuencia, en cambio, la predictibilidad del incendio (a mayor frecuencia mayor predictibilidad y viceversa). Combinaciones particulares de productividad y régimen de fuego, en general, resultan en severidades diferentes de fuegos: i) de copa y reemplazamiento de rodales (sitio de productividad intermedia, fuegos intensos y predecibles), ii) de consumo de vegetación subarbórea (incendios superficiales predecibles o impredecibles) y, iii) de aclareo de rodales (sitios de alta productividad, incendios por parches, superficiales o de copa, predecibles). Lo anterior tiene un efecto considerable en la evolución de historias de vida de las especies, por lo que se han generado conjuntos de caracteres para cada caso.

Aparentemente la serotinia genera costos que se “pagan” con una inversión menor en otros caracteres, pero se correlaciona fuertemente con otros que favorecen su persistencia (Midgley, 2000). Tal aseveración tiene base en el “principio de asignación” (Levins y MacArthur en Cody, 1966) que asume un límite en los recursos disponibles para un organismo en términos de tiempo o energía. En consecuencia, la asignación de recursos hacia una función (*i. e.* reproducción) implica un efecto negativo en otra (frecuentemente crecimiento vegetativo), lo cual genera disyuntivas de historias de vida (trade-offs). Los

patrones resultantes de tales disyuntivas se consideran adaptativos y modelados por la selección natural (Stearns, 1989; Bazzaz *et al.*, 2000; Stearns, 2000; Staffan y Méndez, 2005).

Entre los caracteres que se consideran asociados a la serotinia se encuentran la inflamabilidad del follaje, que podría favorecer la apertura de los conos, y la alta capacidad de dispersión de las semillas (semillas pequeñas y/o presencia de estructuras que favorecen la dispersión), que incrementa la probabilidad de que arriben a un micrositio favorable. De forma contraria se espera que la serotinia genere costos en detrimento de caracteres como el grosor de la corteza y la talla del árbol (Lamont *et al.*, 1991; Schwilk y Ackerly, 2001).

En México la mayoría de las especies de pino parecen estar adaptadas a un régimen de fuego de aclareo de rodales, pero en muchos casos los regímenes actuales no coinciden con los patrones históricos, debido en gran medida a la influencia humana. Los principales cambios detectados consisten en el incremento en la frecuencia de los incendios o en su exclusión. Esto puede ocasionar que los caracteres de los pinos que promueven la regeneración de sus poblaciones resulten poco eficaces en las condiciones actuales. Por ello, resulta relevante analizar qué conjunto de caracteres favorecen la persistencia de las distintas especies de pinos frente a diferentes regímenes de incendios, y que tanto varían entre las poblaciones.

Pinus oocarpa es una especie serótina de amplia distribución en México y Centroamérica. Se encuentra en bosques abiertos de pino y de pino-encino, en un intervalo altitudinal amplio (500 a 2300 m snm), en zonas cuya precipitación varía entre 1000 y 1500 mm anuales, y en las cuales se registran incendios frecuentes (Perry, 1991; Farjon y Styles, 1997). Se han reportado hasta siete características asociadas al fuego en esta especie: conos seróticos, regeneración sobre el sustrato formado por incendios, corteza gruesa, autoaclareo, rebrotamiento de juveniles (Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003), ensanchamiento de raíz (Venator, 1977) y ramificación masiva de la plántula (Campos-Ruiz *obs pers*, 2008; Pérez de la Rosa *com pers*, 2009). Debido a que es altamente variable tanto morfológica como genéticamente (Perry, 1991; Pérez de la Rosa, 2001; Díaz y Ferrer,

2003), es un buen sistema para analizar las posibles variaciones en el grado de serotinia que presentan las poblaciones y en la importancia relativa de este carácter con respecto a otros relacionados con la persistencia ante el fuego y la regeneración, como el grosor de la corteza y la inflamabilidad.

Si se parte de la suposición de que cada carácter representa una adaptación asociada al fuego, sus correlaciones y asociaciones permitirían detectar o inferir si existen variaciones en la estrategia predominante entre poblaciones (evasión, resistencia, persistencia o fugitiva, según Rowe, 1983) y/o estrategias de afinidad por el fuego o de supervivencia al mismo (fire embracing suit or fire surviving strategy, Schwilk y Ackerly, 2001).

Por ello, en este trabajo planteamos los siguientes objetivos:

- a) Determinar cómo se asocian los caracteres relativos al fuego en ocho poblaciones de *Pinus oocarpa*, con el fin de evidenciar posibles estrategias adaptativas.
- b) Establecer cuáles de estos caracteres presentan mayor asociación y/o variabilidad.
- c) Analizar si las variaciones detectadas en los caracteres asociados al fuego permiten identificar grupos consistentes de poblaciones.

MÉTODOS

Asociación entre caracteres relativos al fuego

Se muestrearon ocho poblaciones de *P. oocarpa* (ver capítulo uno: SLP, ELP, URU, ZIR, TEM, TIA, SFE y OCO) del centro de México, y de cada una se obtuvieron los siguientes datos 1) altura del árbol, diámetro a la altura del pecho (DAP), y grosor de la corteza de 10 árboles, 2) tamaño del cono (volumen; cuatro conos por árbol: 40 por población), 3) nivel de serotinia [con los datos presentados en el capítulo 1], 4) volumen y peso de las semillas [30 semillas por árbol; 300 por población], y largo del ala [40 semillas por árbol; 400 por población], 5) ancho, largo y área de las hojas (40 por población).

Las primeras tres variables se obtuvieron directamente en campo: *i*) la altura mediante el uso de un flexómetro y un transportador [para obtener un cateto y el ángulo de la hipotenusa y calcularla con la fórmula $altura = (D/100)(\alpha_1 + \alpha_2)$, donde D es la distancia entre el observador y el árbol, α el ángulo expresado en porcentaje del observador a la base (α_1) y a la punta del árbol (α_2)]; *ii*) el DAP con una cinta métrica para obtener el perímetro a nivel del pecho y a partir de ella calcular el diámetro y, *iii*) el grosor de la corteza medido directamente con vernier sobre las grietas de la misma (un valor promedio por árbol de cuatro caras del tronco).

El tamaño del cono se obtuvo midiendo con un vernier la altura y el diámetro del mismo, y usando la fórmula de una hemielipsoide para calcular su volumen; en el caso de las semillas se midió con una regla la altura y el diámetro de cada semilla (con un nivel de precisión de milímetro, 30 semillas por árbol), calculando su volumen con la fórmula de una elipsoide (Cuadro 2.1).

El peso de las semillas se obtuvo de la misma muestra usando una balanza analítica (Sartorius) en la que se pesó cada semilla individualmente, mientras que el largo del ala ($N = 40/\text{población}$) y las hojas ($N = 40/\text{población}$) se midieron con una regla, y el área de estas últimas con un medidor de área foliar (Area Meter ADC, Bioscientific Ltd).

A partir de estos datos se obtuvo un valor promedio de cada variable por población y se calcularon los valores de algunas variables derivadas, las cuales se muestran en el cuadro 2.1. La capacidad de dispersión involucra el peso de la semilla y el tamaño de la estructura de dispersión (ala), por lo que se espera que las semillas más ligeras y con alas más grandes tengan un potencial de dispersión mayor que las semillas más pesadas con alas más pequeñas. La inflamabilidad de las hojas depende en gran medida de su forma, por lo que hojas más delgadas y largas serán más propensas a quemarse que las más gruesas y cortas (que a su vez forman brotes terminales más densos y difíciles de quemar; Schwilk y Ackerly, 2001).

Cuadro 2.1. Caracteres relativos al fuego obtenidos a partir de los datos registrados en campo en ocho poblaciones de *Pinus oocarpa* (Modificado de Schwilk y Ackerly, 2001).

| Carácter | Fórmula |
|------------------------------------|---|
| Tamaño del árbol | $A = \text{Altura}$ |
| Grosor de la corteza | $Igc = \text{Grosor de corteza/DAP}$ |
| Volumen del cono (hemielipsoide) | $Vc = (\pi)(\text{largo de cono})(\text{diámetro de cono})^2/2$ |
| Serotinia | $S = \text{Conos seróticos/total de conos}$ |
| Capacidad dispersiva de la semilla | $Cd = (\text{Largo del ala})^2 / \text{peso de la semilla}$ |
| Inflamabilidad de las hojas | $In = \text{Área/longitud}$ |
| Rebrotamiento | $Rb = \ln (\text{No. de árboles con rebrotamiento})$ |

Con la finalidad de analizar las correlaciones entre las diversas variables y explicarlas en términos de sus dimensiones o factores subyacentes (underlying dimention; Dillon y Goldstein, 1984; Hair *et al.*, 1995; Johnson, 1998) se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), que permite explorar y extraer asociaciones entre los factores contenidos en una matriz de datos (Dillon y Goldstein, 1984; Hair *et al.*, 1995). En este caso la matriz fue de 7×8 (variables \times poblaciones), y los criterios para seleccionar los caracteres fueron tanto biológicos (que fueran representativos de las adaptaciones) como estadísticos (i. e., que presentaran baja correlación previamente).

Se usó un análisis de agrupación (Cluster analysis) no jerárquico para determinar la semejanza (distancia) entre poblaciones según la magnitud de los caracteres considerados usando dos tipos de distancias: la euclidiana o métrica y la Manhattan; en ambas se usaron ligas sencilla, promedio y completa. La distancia euclidiana es la raíz de la suma de cuadrados de las diferencias (distancia de una línea recta), mientras que la Manhattan es la suma de las diferencias absolutas. Cuando se usa la liga promedio, la distancia entre dos agrupaciones (clusters) es el promedio de las disimilitudes entre los puntos en un grupo y los puntos en otro grupo; la sencilla usa las disimilitudes más pequeñas entre un punto en el

primer grupo y un punto en el segundo grupo (método del vecino más cercano); la liga completa usa la disimilitud más grande entre un punto en el primer grupo y un punto en el segundo (método del vecino más lejano) (Kaufman y Rosseeuw, 1990). Se usaron los paquetes de software SPlus y SPSS.

RESULTADOS

Asociación entre caracteres relativos al fuego

Análisis de Componentes Principales (ACP)

Los primeros tres componentes explicaron el 45, 30 y 14% de la variación (respectivamente) entre los caracteres de las poblaciones de *P. oocarpa*. Los valores de comunalidad indican que los tres componentes son buenos indicadores de predicción para las variables originales y que se pierde poca información, ya que casi todos son cercanos a uno (Cuadro 2.1).

El arreglo resultante de los dos primeros componentes, los cuales explican en conjunto el 75% de la varianza (Cuadro 2.1), indica que la serotinia y el rebrotamiento están asociados entre si, y se asocian positivamente con el componente 2. Hay otras dos asociaciones importantes de variables: a) el grosor de la corteza, la capacidad de dispersión de la semilla y el volumen del cono, que se asocian con valores positivos del primer componente y, b) la altura e inflamabilidad de las hojas, que se asocian positivamente con el segundo componente pero negativamente con el primero (Cuadro 2.2, Figura 2.2).

Cuadro 2.2. Matriz de valores de los componentes principales de siete caracteres relativos al fuego en ocho poblaciones de *P. oocarpa*.

| | Componente | | |
|------------------------------------|-------------|-------------|-------------|
| | 1 | 2 | Comunalidad |
| Altura | -0.44 | 0.75 | 0.76 |
| Corteza | 0.86 | 0.18 | 0.77 |
| Serotinia | 0.23 | 0.76 | 0.64 |
| Capacidad dispersiva | 0.95 | 0.13 | 0.93 |
| Volumen del cono | 0.90 | 0.05 | 0.81 |
| Inflamabilidad de las hojas | -0.59 | 0.64 | 0.76 |
| Rebrotamiento | 0.29 | 0.69 | 0.56 |
| % de varianza explicada | 45 | 30.21 | - |
| % acumulado | 45 | 75.22 | - |

La distribución de las poblaciones en el espacio formado por estos dos ejes no forma grupos claros, con excepción de las poblaciones TIA y SFE, las cuales tienen valores altos de serotinia y se localizan en valores positivos relativamente altos del eje 2. TIA muestra además una asociación con valores altos de rebrotamiento, en tanto SF la tiene con altura e inflamabilidad. En cambio, la población URU presenta un reparto bastante equitativo entre sus caracteres, al situarse cercana al centro (Figura 2.2).

El componente 1 separa a la población TEM de las otras, lo que se debe a que el grosor de la corteza, la capacidad dispersiva de las semillas (dispersión) y el volumen de sus conos son mayores que en las demás poblaciones. La población OCO, por el contrario,

posee valores relativamente bajos en estos caracteres, pero presenta valores mayores en altura e inflamabilidad. Por su ubicación, la población de SLP presenta valores bajos de casi todos los caracteres, seguida de ELP y ZIR con valores más o menos intermedios.

La matriz de correlación resultante del ACP (Cuadro 2.3) indica que las correlaciones más fuertes, además de ser positivas, se presentan entre los siguientes pares de caracteres: inflamabilidad-altura, volumen de cono-grosor de corteza, capacidad dispersiva-grosor de corteza y volumen de cono-capacidad dispersiva. Hay además tres correlaciones positivas relativamente débiles: rebrotamiento-altura, rebrotamiento-corteza, serotinia-inflamabilidad, y dos negativas: capacidad dispersiva-inflamabilidad y volumen de cono-inflamabilidad (Figura 2.1).

Cuadro 2.3. Matriz de correlación entre caracteres de *P. oocarpa* asociados al fuego: altura (A), grosor de la corteza (Igc), volumen del cono (Vc), serotinia (S), capacidad de dispersión de la semilla (Cd), inflamabilidad de las hojas (In) y capacidad de rebrotamiento (Rb). En negritas se muestran las correlaciones con $p \leq 0.05$

| | A | Igc | S | Cd | Vc | In | Rb |
|-----|--------------|--------------|-------|--------------|--------|-------|-------|
| A | 1.000 | | | | | | |
| Igc | -0.336 | 1.000 | | | | | |
| S | 0.249 | 0.311 | 1.000 | | | | |
| Cd | -0.299 | 0.726 | 0.358 | 1.000 | | | |
| Vc | -0.278 | 0.702 | 0.249 | 0.908 | 1.000 | | |
| In | 0.603 | -0.312 | 0.528 | -0.506 | -0.415 | 1.000 | |
| Rb | 0.538 | 0.411 | 0.299 | 0.348 | 0.141 | 0.009 | 1.000 |

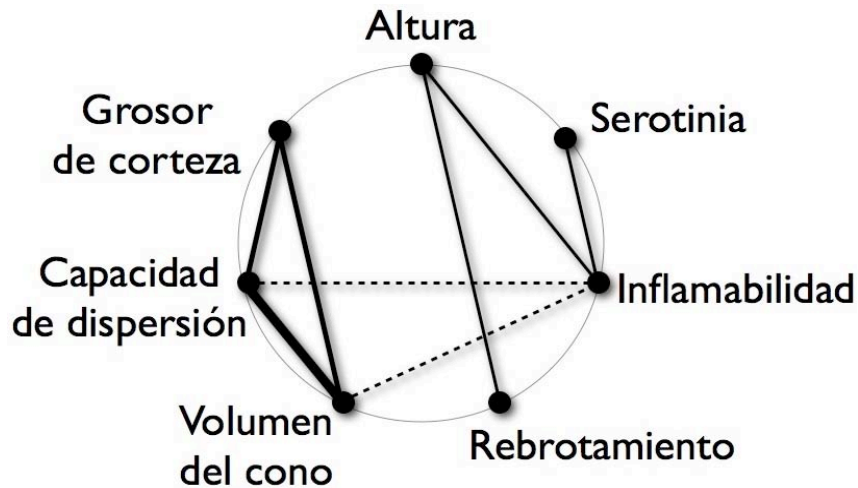


Figura 2.1. Resumen de las correlaciones entre caracteres. Las correlaciones positivas se indican en líneas continuas y las negativas en líneas seccionadas. A mayor grosor de las líneas, mayor correlación entre los caracteres ($p \leq 0.5$).

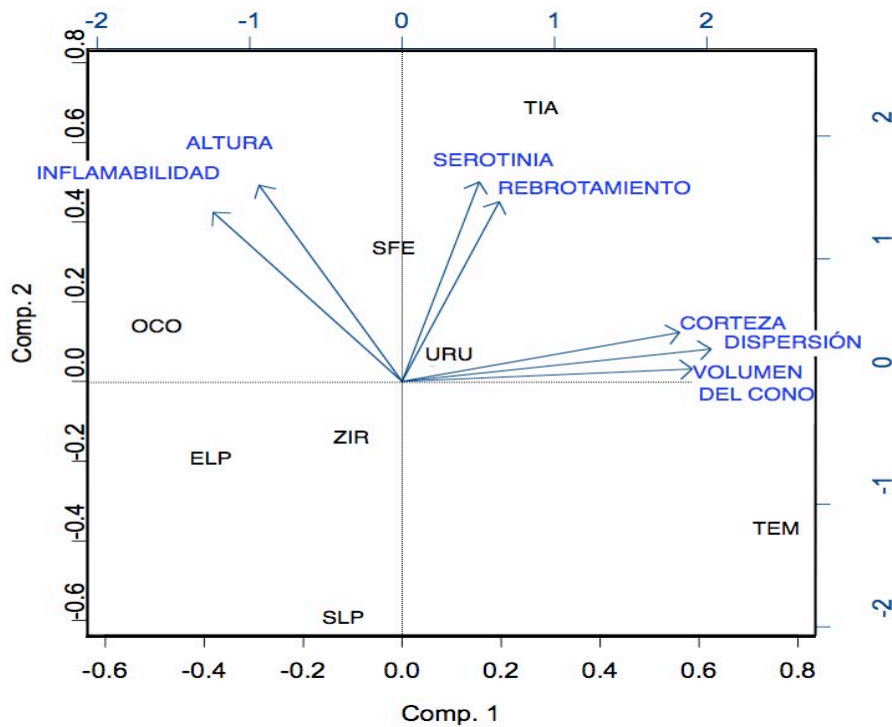


Figura 2.2. Covariación entre caracteres asociados al fuego de ocho poblaciones de *P. oocarpa* resultante del ACP. Los vectores indican los componentes de cada carácter. Poblaciones: Ejido la Provincia (ELP), Ocotál chico (OCO), San Fernando (SFE), Sierra La Primavera (SLP), Temascaltepec (TEM), Tianguistongo (TIA), Uruapan (URU) y Zirimícuaro (ZIR).

Análisis de Agrupación

La agrupación usando distancias euclidianas (promedio, completa y sencilla), mostró que hay poblaciones que se agrupan con una alta frecuencia, con las tres formas de calcular esta distancia (Figura 2.3). El primer grupo corresponde URU, OCO, TIA y SFE, poblaciones que tienen un nivel de serotinia alto (SFE y TIA) o intermedio (URU y OCO), además de una alta inflamabilidad del follaje, que tiene valores similares en URU, OCO y SF, lo que explica su agrupamiento en la figura 2.3c. Es de notarse que estas cuatro poblaciones se encuentran sólo en valores positivos del segundo componente en el diagrama del ACP (Figura 2.2), y que URU y OCO tienen los valores positivos más bajos de este componente.

En otro grupo se encuentra TEM, población que en la mayoría de los agrupamientos (4 de 6, Figuras 2.3 y 2.4) se presenta aislada, debido a que posee árboles de menor altura, mayor capacidad dispersiva, conos más grandes y una inflamabilidad de las hojas relativamente menor que las otras poblaciones (Figura 2.5 a, d, e y f). Su relativa cercanía al primer grupo, antes descrito, en algunos diagramas (Figura 2.3 a y c, Figura 2.4 a y c), se debe probablemente a que tienen niveles similares de serotinia (figura 2.4c).

Las poblaciones ELP y ZIR se agruparon en cinco de los seis dendrogramas, debido a que ambas tienen un nivel de serotinia bajo, altura intermedia de los árboles, baja capacidad de dispersión de las semillas e inflamabilidad intermedia. En cuatro de los seis dendrogramas (Figuras 2.3 y 2.4) SLP forma un grupo independiente pero cercano al grupo anterior, lo que se explica porque en general presenta bajos valores en variables como serotinia, altura, volumen de cono y dispersión de semillas; y de intermedio a bajo en la inflamabilidad de las hojas (Figura 2.5 a, c, d y e). Su vecindad con ELP y ZIR posiblemente se deba a la similitud en el grosor de corteza (valores intermedios). Estas tres poblaciones se localizan en el espacio definido por valores negativos de los componentes 1 y 2 en la figura 2.3.

Los resultados de la agrupación que resulta de usar distancias Manhattan son similares a los obtenidos por medio de distancias euclidianas, excepto por la posición de la población TIA, que en vez de agruparse con OCO y URU se coloca de forma casi independiente entre este grupo y el formado por ELP y ZIR. Esto se relaciona con los valores intermedios de inflamabilidad de hojas de dichos grupos. Únicamente con la distancia Manhattan completa se agruparon las dos poblaciones más externas en los dendrogramas de medidas euclidianas, SLP y TEM, debido probablemente a su similitud en altura (figura 2.5a). Aún así son suficientemente diferentes de las demás poblaciones para no agruparse en la mayoría de los casos (Figuras 2.3 y 2.4).

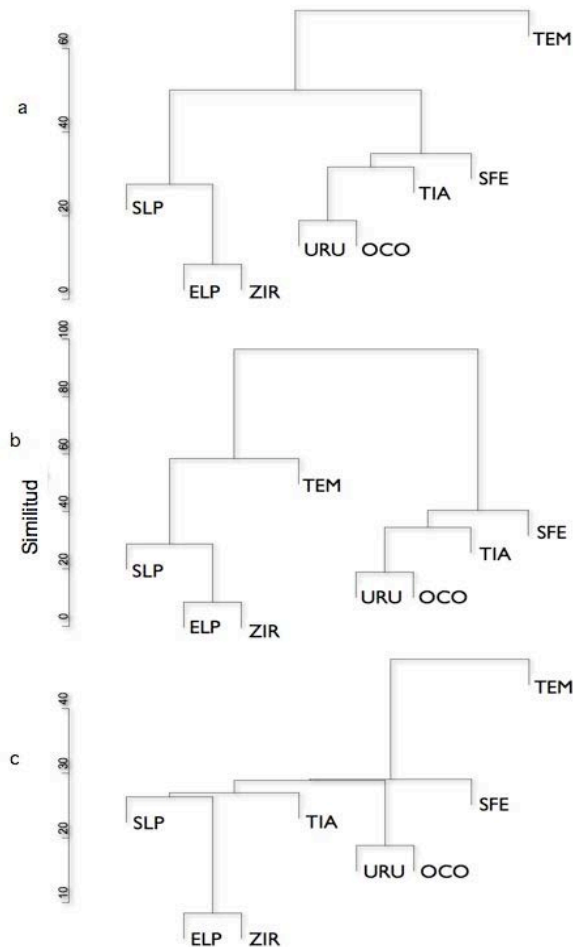


Figura 2.3. Resultado del análisis de agrupación de ocho poblaciones de *P. oocarpa* de acuerdo a sus caracteres relativos al fuego. Las figuras corresponden las distancias euclidianas promedio (a), completa (b) y sencilla (c).

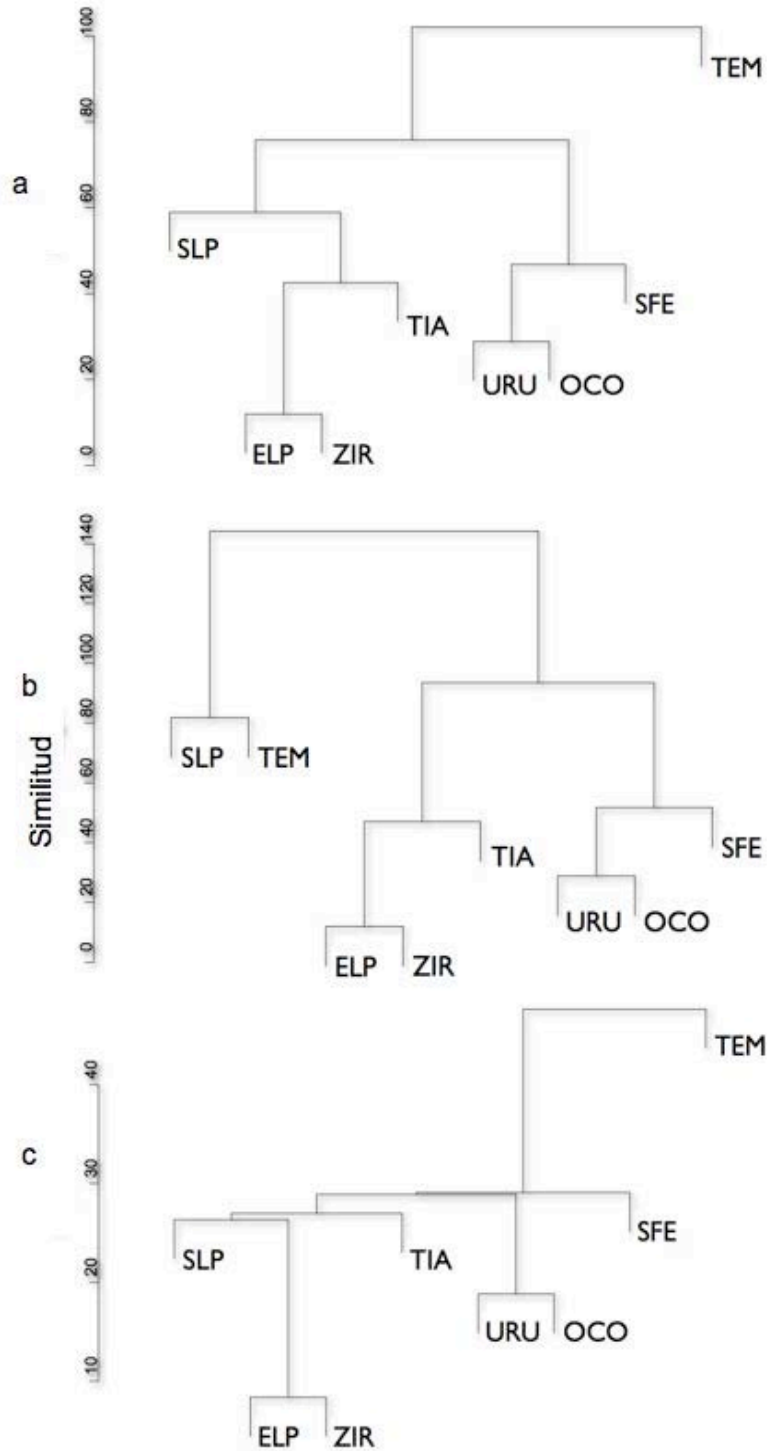


Figura 2.4. Resultado del análisis de agrupación de ocho poblaciones de *P. oocarpa* de acuerdo a sus caracteres relativos al fuego. Las figuras corresponden las distancias Manhattan promedio (a), completa (b) y sencilla (c).

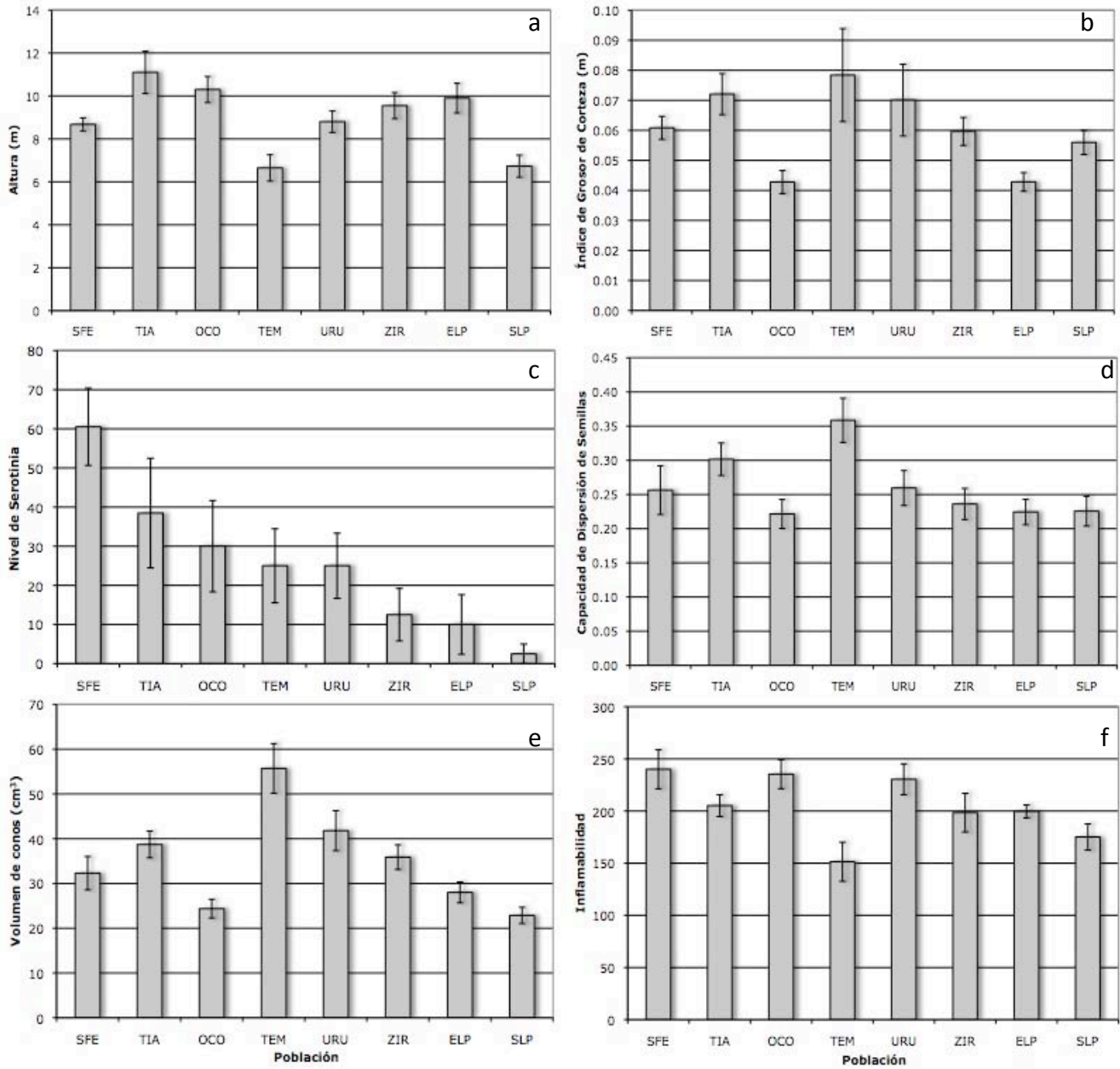


Figura 2.5. Valores promedio (\pm e. e.) de cada población de las siguientes variables: a) altura (A), b) índice de grosor de corteza (Icg), c) nivel de serotinia (S), d) capacidad de dispersión de las semillas (Cd), e) volumen de conos (Vc) e f) inflamabilidad de las hojas (In).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los caracteres relativos al fuego mostraron variaciones importantes entre las poblaciones estudiadas. La asociación entre caracteres resultante del ACP mostró que algunos de ellos tienden a aparecer juntos: 1) altura con inflamabilidad, 2) serotinia con rebrotamiento, y 3) dispersión de semillas con volumen de cono y grosor de la corteza. Los caracteres asociados a la serotinia presentan también algunas otras correlaciones importantes, por lo que ésta se ubica en una posición intermedia en el ACP con respecto al segundo componente (Cuadro 2.3 y Figura 2.2). Tales asociaciones son semejantes a las observadas por Schwilk y Ackerly (2001) al analizar diferentes especies de *Pinus*, por lo que permiten identificar algunas coincidencias.

Asociación entre caracteres - La agrupación de caracteres y las correlaciones correspondientes con mayor valor en la matriz (cuadro 2.3) se discuten a continuación:

1) *Volumen del cono/capacidad dispersiva de semillas* - Esta correlación tiene una explicación morfológica: la alta capacidad dispersiva requiere de una longitud considerable del ala con respecto a la semilla, y los conos grandes, con escamas más grandes, permiten alojar en su cara adaxial, alas (no necesariamente semillas) más grandes. En otros estudios tal relación es poco evidente porque el tamaño del cono usualmente se registra por su altura (*i. e.* Climent *et al.*, 2004) y no por su volumen.

2) *Grosor de corteza/ capacidad dispersiva y tamaño del cono* - Hay evidencia en otros estudios de que la corteza gruesa es más común en árboles y especies sujetas a incendios frecuentes y superficiales (Jackson *et al.*, 1999; Schwilk y Ackerly, 2001); la correlación podría explicarse porque, al favorecerse la supervivencia del árbol progenitor, el espacio disponible para la colonización cerca de él es menor, y la dispersión ayudaría a la “exploración” de sitios más lejanos. El tamaño del cono (que como se explicó antes es un carácter íntimamente asociado con la dispersión) también muestra una correlación fuerte con el grosor de la corteza; aunque esta correlación puede ser indirecta, ambos son estructuras leñosas que se complementan en la protección de las semillas y el árbol,

respectivamente, contra el calor de los incendios. La alta correlación entre dichos caracteres define el componente 1 del ACP.

3) *Inflamabilidad/altura* - La alta correlación positiva entre la inflamabilidad y la altura sugiere que son caracteres favorecidos simultáneamente. En principio, en los árboles altos habría menor probabilidad de que el fuego ascendiera a la copa y alcanzara a los conos. Por otro lado, la inflamabilidad del follaje también está asociada positivamente con la serotinia (Cuadro 2.3) e incrementa la probabilidad de incendio de copa; en ese caso los conos serótinicos reducirían el efecto negativo del calor en las semillas. La altura y la inflamabilidad podrían ser complementarias si la inflamabilidad fuera más relevante en la capa de hojarasca en el suelo, con lo que la altura incrementaría la distancia entre las semillas y los incendios superficiales. En este caso es también importante la altura de las ramas más bajas con follaje, aunque en *P. oocarpa* generalmente no hay ramas bajas en árboles adultos (Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003; obs. pers., 2006). Al evaluar la inflamabilidad de las hojas comúnmente se usan parámetros morfológicos (relación entre la superficie/longitud, agrupamiento de brotes, etc.; Rothermel, 1972; Schwilk y Ackerly, 2001) como indicadores indirectos, pero otras formas de evaluarla (midiendo ignitabilidad, sustentabilidad, combustibilidad y consumibilidad; Martin *et al.*, 1994, en Fonda, 2001; Behm, 2003) tienen mayores alcances en los estudios ecológicos, ya que permiten determinar con mayor exactitud la intensidad y la duración de un incendio, al incluir el efecto de compuestos altamente inflamables, como la resina, y comparar las propiedades de las hojas obtenidas tanto directamente del árbol como de la hojarasca. De esta forma Fonda (2001) pudo relacionar las estrategias de los pinos relativas al fuego (“resistentes” vs. “evasores”) con sus características de quemado: las hojas de especies “resistentes” muestran un consumo rápido y llamas más altas (ambientes con incendios superficiales y frecuentes), en tanto las de “evasoras” tardan más tiempo en consumirse (incendios menos frecuentes pero más severos).

4) *Altura/rebrotamiento* - El rebrotamiento registrado en los árboles adultos puede considerarse una característica rara, ya que en los pinos es más común en estadios juveniles. Es difícil elaborar una hipótesis de su función, aunque se ha tratado de explicar como un mecanismo que facilita el “trepada” de fuego a la copa (Schwilk y Ackerly, 2001).

Tal asociación sólo sería ventajosa en poblaciones con alto nivel de serotinia. En este análisis la correlación entre serotinia y rebrotamiento fue menor ($r = 0.29$, cuadro 2.3). Usualmente este par de caracteres no aparecen en la misma especie, ya que se favorece la recuperación por rebrotes o la recolonización, que se consideran estrategias alternativas (“obligate seeders” y “obligate resprouters”; Whelan, 1995; Schwilk y Ackerly, 2001). Esto coloca a *P. oocarpa* en una situación “intermedia” y, dado que no se observó en todas las poblaciones estudiadas, es necesario determinar en futuros estudios los mecanismos y condiciones específicas que favorecen el rebrotamiento.

5) *Serotinia/inflamabilidad* - La inflamabilidad de las hojas de los pinos se ha descrito como una adaptación (Mutch, 1970) que permitiría aumentar la adecuación, al mejorar las condiciones para la germinación de semillas y el reclutamiento de plántulas (como en *P. palustris*; Robertus *et al.*, 1989) e incluso se considera que ha evolucionado a la par con los conos seróticos, pues favorece su apertura (Schwilk y Ackerly, 2001). Generalmente la planta pirógena muere por su propia inflamabilidad y deja a su descendencia parches libres (generación de nicho). Bond y Midgley (1995) argumentan que la inflamabilidad también se incrementa si aumenta la mortalidad de las plantas vecinas. Por otra parte, Schwilk y Kerr (2002) proponen que la persistencia de la inflamabilidad no se debe sólo al aumento en la adecuación, sino a la probable unión de ese alelo con algún otro que corresponda a un carácter beneficioso (“niche-hiking” a partir del término “freeriding”, “hitchhiking” o “aventón genético” en español). En general, cuando han evolucionado caracteres que inducen/promueven la inflamabilidad, las plantas presentan caracteres en respuesta a la mayor probabilidad o intensidad del fuego para disminuir el efecto perjudicial del mismo (Schwilk y Ackerly, 2001). De forma alternativa, también se considera que la inflamabilidad puede ser un resultado secundario de la selección de otros caracteres; por ejemplo en la selección de compuestos volátiles que funcionan como defensa ante la herbivoría, la inflamabilidad se favorece de forma incidental (Snyder, 1984).

Probablemente debido a que la serotinia es débil en *P. oocarpa*, dicha correlación no es tan marcada como en otras especies, ya que ni la apertura de conos ni la regeneración dependen completamente del fuego. Sin embargo la inflamabilidad es el carácter con el que la serotinia presenta una correlación más fuerte ($r = 0.52$, Cuadro 2.3). Es posible que los

valores de estos caracteres se incrementen en conjunto por la asignación general de la resina a todos los tejidos, pero no contamos con tal medición. Además, la inflamabilidad de las hojas es importante en dos escenarios posibles: 1) al favorecer los incendios de copa (temperaturas altas y tiempos cortos), que usualmente lleva a la muerte del árbol y, 2) al quemarse la capa de hojarasca en el suelo se genera un sustrato favorable para la germinación y establecimiento, sin que sea necesaria la autoinmolación, el caso más común en México (Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003). Las poblaciones de *P. oocarpa* que presentaron mayores valores de serotinia e inflamabilidad fueron SFE, OCO y TIA y se encuentran también entre las que tienen árboles más altos, mientras que en SLP los dos caracteres tuvieron valores bajos.

6) *Inflamabilidad vs capacidad dispersiva y tamaño de cono* - Estas fueron las dos correlaciones negativas importantes encontradas, por lo que podrían considerarse evidencia de posibles disyuntivas de historia de vida en *P. oocarpa*; la alta inflamabilidad frecuentemente se acompaña de conos pequeños y baja capacidad dispersiva y viceversa (Cuadro 2.3). La correlación tan fuerte entre el volumen del cono y la capacidad dispersiva se ha explicado antes, pero es difícil establecer una relación directa entre ellas y la inflamabilidad. Podría suponerse que la regeneración postincendio sería favorable en la vecindad inmediata de la planta inflamable, lo cual no requeriría de semillas con alta capacidad de dispersión, y los conos no tendrían que ser tan grandes. En este punto la serotinia es clave, ya que en esta especie no está fuertemente relacionada con el volumen de cono.

Schwilk y Ackerly (2001) proponen considerar a los caracteres de forma grupal y no aislada, ya que pueden interactuar entre ellos y con el ambiente. Es por ello que, por ser un carácter clave, a continuación discutimos algunas correlaciones en las que interviene la serotinia (además de la descrita anteriormente entre serotinia e inflamabilidad) para entender como podrían interactuar los caracteres. Se espera que altos niveles de serotinia generen “costos” debido a que la planta provee de soporte mecánico y suministro vascular a los conos seróticos para que sigan vivos y evitar su apertura (Midgley, 2000). Los costos serían “pagados”, ya sea una vez o de forma acumulativa, en detrimento de otros caracteres.

En *P. oocarpa* no es aparente que la serotinia genere costos tales que disminuyan la asignación a otros caracteres asociados al fuego (figura 2.2 y cuadro 2.3), o en todo caso el detrimento se reflejaría en otras funciones, tiempos y/o caracteres no considerados aquí. Esto puede deberse a que en general, la serotinia no es pronunciada comparada con la que presentan otras especies (Keeley y Zedler, 1998), aunque este carácter varíe entre poblaciones.

Sólo se encontraron correlaciones positivas entre la serotinia y otros caracteres (Figura 2.4, Cuadro 2.3): una fuerte con la inflamabilidad, y menores con la capacidad de dispersión, el grosor de corteza y el rebrotamiento. Sin embargo el ACP solo asoció claramente a la serotinia con el rebrotamiento. En conjunto, estos datos parecen indicar que en las poblaciones de *P. oocarpa* los niveles altos de serotinia se asocian con alta inflamabilidad de follaje, característica que promovería la apertura de conos y formación de claros para la recolonización.

Moya *et al.* (2008), reportaron que los conos seróticos (y las escamas) de *P. halepensis* son más grandes, compactos y gruesos, con ductos resiníferos más amplios y mayor espacio entre escamas que los no seróticos, lo que provoca que sean mucho más aislantes y que el efecto del calor en las semillas sea mucho menor. Lo anterior también significa que los conos seróticos pueden ser más pesados o más grandes (Groom y Lamont, 1997), lo cual sólo se observó parcialmente en este estudio, pues la población con mayor nivel de serotinia (SFE) no tuvo, en promedio, los conos más grandes (Figura 2.5e). En general, en los conos grandes las semillas están más aisladas del ambiente exterior. La correlación negativa entre la serotinia y la altura de los árboles en *P. halepensis* (Goubitz *et al.*, 2004), no se presentó en *P. oocarpa*, ya que fue débil y positiva.

Los caracteres evaluados en este estudio no son los únicos que pueden estar involucrados ni en la dinámica del fuego ni en los diferentes aspectos del ciclo de vida

completo de los árboles, que comprende otras interacciones con organismos y el ambiente. Incluso algunos autores consideran que la serotinia no representa un gasto de energía tan alto en términos de carbono, comparado con una corteza gruesa (Climent *et al.*, 2004).

En general *P. oocarpa* tiene una asignación preferencial hacia la corteza y la dispersión de las semillas, caracteres que según Schwilk y Ackerly (2001) integran la estrategia de “supervivencia”, mientras que en menor grado hacia la inflamabilidad y la serotinia, que conforman la de “afinidad”. Según la clasificación de Rowe (1983), la especie sería parcialmente “evasora” por su serotinia y dispersión de semillas, y resistente (por su corteza de hasta 3 cm). En este caso los caracteres no entran en conflicto sino que conforman estrategias complementarias ante incendios de severidad moderada. La situación compleja e intermedia de *P. oocarpa* en las clasificaciones se suma la alta variación entre sus poblaciones, de forma similar a la de *P. canariensis*, que presenta simultáneamente serotinia, corteza gruesa (hasta 3.5 cm) y rebrotamiento (Climent *et al.*, 2004) por lo que no se considera ni completamente evasora (como *P. halepensis* y *P. pinaster*), ni resistente (*P. nigra*, *P. sylvestris* y *P. uncinata*), ya que dichas especies presentan una disyuntiva evidente entre la serotinia y la corteza. Esta disyuntiva no solo se genera a nivel de especie, ya que en *P. pinaster* también se presenta entre poblaciones (Tapias *et al.*, 2004), mientras que no se registró en *P. oocarpa*.

Análisis de agrupación

A pesar de la variación interpoblacional detectada, los valores de los caracteres de *P. oocarpa* se encuentran dentro de los límites establecidos en la descripción de la especie (Farjon y Styles, 1997; Perry, 1991; Pérez de la Rosa, 2001). A través del análisis de agrupación y el de componentes principales fue posible distinguir cuatro grupos de poblaciones, por su similitud:

Las poblaciones SLP, ELP y ZIR forman un grupo que se mantuvo en todas las medidas de distancia euclidiana y en una que usó la Manhattan (Figuras 2.3 y 2.4). Se caracteriza por valores bajos, en particular de serotinia, altura e inflamabilidad, e intermedios en el resto de los caracteres. ELP y ZIR se diferencian de SLP (con menor productividad de sitio, tomando como indicador la baja precipitación; Cuadro 1), por su serotinia, volumen de cono, inflamabilidad y altura ligeramente mayores; ZIR tiende al reparto equitativo entre estos caracteres, lo que se confirma por su ubicación al centro del ACP (Figura 2.2). Es probable que en estas poblaciones los incendios sean impredecibles, frecuentes y superficiales, por lo que una corteza medianamente gruesa sería suficiente para proteger a los árboles y eliminar a las especies menos resistentes (las poblaciones conforman bosques semi y monoespecíficos). Es posible que en ZIR los valores de inflamabilidad y protección de semillas (no necesariamente serotinia) estén subestimados, ya que se observó, tanto en campo como en laboratorio, una alta concentración de resina en sus estructuras vegetativas y reproductivas, lo cual incrementaría considerablemente la inflamabilidad y la resistencia de conos a la apertura por incendios (ver capítulo 1). En ésta región la explotación de la resina es muy extendida, lo que aumenta las probabilidades de “trepado” del fuego a la copa.

En contraste, el grupo formado por las poblaciones URU, OCO y SFE se caracteriza por su mayor inflamabilidad, altura y serotinia, mientras que los valores de grosor de la corteza son intermedios y el tamaño de cono (y por ende, a la capacidad dispersiva de semillas) bajos. Este grupo se formó en todos los análisis de agrupación, aunque en dos de ellos la población TIA también quedó incluida. Es probable que los incendios en este grupo sean predecibles de aclareo con tendencia al reemplazo de rodales (en especial SFE); debido que presentan alta productividad (alta precipitación; Cuadro 1) podrían ser menos frecuentes y más intensos que en las poblaciones restantes. Los datos dendrológicos obtenidos en OCO y SFE no fueron concluyentes (Gutierrez-Garcia y Ricker, 2007; com. pers. 2007) ya que no se localizaron marcas de incendios intensos (suficientes para ser detectados) en los últimos 20 años.

En general en TIA se registraron los valores más altos de casi todas las variables evaluadas. Su ubicación en las agrupaciones es frecuentemente cercana o intermedia entre el primer y segundo grupo. Con el primero tiene en común una inflamabilidad intermedia, y con el segundo el resto de los caracteres. Sólo en esta población se registró rebrotamiento en adultos desde la base del tronco, mientras que en otras especies (*P. canariensis*, *P. leiophylla*, *P. clausa*, *P. echinata* y *P. resinosa*; Houkal y Ponce, 1985; Keeley y Zedler 1998) los rebrotes pueden surgir de otras zonas del tronco. El registro del rebrotamiento no es siempre claro, ya que no establece en qué fase de crecimiento se observa, lo que podría ocasionar variaciones en su estimación.

Finalmente, TEM se ubica generalmente en un extremo de los dendrogramas. Su alta asignación a la capacidad de dispersión de semillas, los conos y la corteza, e intermedia a la serotinia, sugiere que el régimen de incendios en esa población es predecible de aclareo, tolerante al reemplazo. En contraste, los árboles son más bajos y la inflamabilidad es menor. Las poblaciones TIA y TEM en general se ubican distantes de las otras, tanto en el ACP como en los dendrogramas. Además no aparecen juntas y sólo comparten la corteza gruesa.

El patrón de agrupación parece dividir efectivamente a las poblaciones más serótinas e inflamables (SFE, OCO, URU) de las menos serótinas y de inflamabilidad intermedia (SLP, ELP, ZIR). TIA, que frecuentemente se ubica entre estos dos grupos, comparte la altura y volumen de cono con el grupo 1 y la alta serotinia e inflamabilidad con el grupo 2, pero probablemente el rebrotamiento es el carácter que lo mantiene fuera de estos grupos. TEM aparece muy apartada en la mayoría de las agrupaciones porque el grosor de la corteza, el tamaño del cono y la capacidad dispersión son mucho mayores, mientras que su inflamabilidad es notablemente menor que en las otras poblaciones.

El patrón de agrupación encontrado coincide parcialmente con uno latitudinal y longitudinal, por lo que las poblaciones más serótinas e inflamables son aquellas más sureñas (SFE) y tal vez orientales (TIA). La variación de caracteres con este patrón ha sido reconocido anteriormente con fines taxonómicos (Ledig, 1998; Pérez de la Rosa, 2001) de forma clinal (una sola característica que muestra variación continua que puede no estar fijada genéticamente) y ecotípica, resultado de adaptaciones a presiones de selección que producen un cambio distintivo de un rasgo o carácter en particular (Hocker, 1984; Zobel y Talbert, 1992). De forma similar a lo que se registró, sus resultados apuntan a que la variación morfológica es menor entre poblaciones cercanas que entre lejanas, por lo cual generalmente encontramos a las poblaciones más cercanas geográficamente juntas o muy cercanas tanto en el análisis de componentes como en el de agrupación (SLP-ELP, URU-ZIR y SFE-OCO), lo que coincide con las observaciones de Pérez de la Rosa (2001). Además el patrón de cambio sigue una dirección de norte a sur (al norte poblaciones menos serótinas, con menor capacidad de dispersión y poca inflamabilidad con respecto a las del sur), lo que puede atribuirse a las diferencias climáticas, incluidas las que involucran al régimen de fuego y la sequía.

La migración también podría explicar estos patrones, ya que a finales del Cretácico o principios del Terciario, durante las glaciaciones, el género *Pinus* ingresó al territorio mexicano a través de la Sierra Madre Occidental y en el Terciario por la Sierra Madre Oriental. La franja volcánica transmexicana (o macizo central de México, en donde se localizan seis de las ocho poblaciones estudiadas) fungió como sitio de contacto entre ambas rutas de migración, generando eventualmente un importante centro de diversidad de pinos que se adaptaron a las diferentes condiciones de México y Centroamérica (Shaw, 1914; Martínez, 1948; Loock, 1950; Mirov, 1967; Eguiluz-Piedra, 1985; Perry, 1991; Rzedowski 1988; Perry *et al.*, 1998). Se considera que la población *P. oocarpa* ancestral se localiza(ó) al norte de Querétaro (en la Sierra Madre Oriental), y que irradió y se diversificó hacia el occidente durante el Mioceno. De esta forma las poblaciones del norte y oriente del país podrían ser más antiguas y/o con rasgos o caracteres ancestrales (probablemente la corteza gruesa) respecto a las otras.

En general se acepta que la serotinia aumenta en bosques que presentan fuegos de reemplazo, mientras que es menor en sitios con mayor frecuencia y menor intensidad de incendios (Agee, 1998; Keeley y Zedler, 1998; Radeloff *et al.*, 2004), aunque también se ha documentado que los niveles de serotinia son más altos donde los incendios son más frecuentes (Givinish, 1981, Muir y Lotan, 1985) o intensos (Climent *et al.*, 2004). Aunque el primer escenario es el más plausible en *P. oocarpa*, no es posible establecerlo con precisión, en especial porque no se dispone de información confiable sobre los regímenes de incendios en las diferentes localidades, lo cual limita los alcances de este tipo de estudios. En especies con distribución muy extendida como *P. oocarpa*, se espera que cada población o grupo de poblaciones esté sometida a regímenes de fuego distintos, que además son cambiantes, por lo que las adaptaciones no son necesariamente resultado de las condiciones ambientales actuales. Es probable que las poblaciones de la región central de México, debido su compleja topografía y prolongada presencia humana, estén sujetas a condiciones muy diferentes y variables en el tiempo. En consecuencia, la variación observada puede ser producto de respuestas plásticas a la variación ambiental y/o a la selección de caracteres por mecanismos de selección natural e incluso artificial.

La información obtenida en el presente estudio puede ser una guía para realizar estudios más específicos, tomando en cuenta también otros caracteres, como el rebrotamiento en estadios juveniles, el autoaclareo de ramas bajas, la densidad de las acículas, la evaluación de la inflamabilidad por métodos fisicoquímicos, la anatomía del cono, el contenido de resinas en estructuras vegetativas y reproductivas, la producción de combustible (hojarasca y ramas) y la edad e historia de las poblaciones (métodos dendrológicos). Además, es posible generar información de las poblaciones con respecto al clima de forma más precisa y establecer si existe alguna relación fuerte entre algunos caracteres con algunas variables del clima. La variación genética y fenotípica intrapoblacional se considera muy alta en esta especie (Perry, 1991; Pérez de la Rosa, 2001; Díaz y Ferrer, 2003) y los resultados de este estudio pueden contribuir a establecer las estrategias de conservación, manejo y restauración más adecuadas (i.e., que atiendan a las características específicas) para cada población. En conclusión, *P. oocarpa* es una especie

con alta variabilidad interpoblacional con respecto a los caracteres relacionados con el fuego y en consecuencia en su respuesta a éste. En otras especies tal variabilidad permite a las poblaciones establecerse en climas distintos y condiciones desfavorables para otras especies, particularmente latifoliadas (Climent *et al.*, 2004; Ne'eman *et al.*, 2004).

REFERENCIAS

- Agee J. 1998. Fire and Pine Ecosystems. En: Richardson D.M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 193-218.
- Baskin C. y Baskin J. 1998. *Seed Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. San Diego, California.
- Behm A. L. 2003. Flammability of native understory species in pine flatwood and hardwood hammock ecosystems. Tesis de Maestría. University of Florida, Florida.
- Benkman C. y Siepielski A. 2004. A keystone selective agent? Pine squirrels and the frequency of serotiny in lodgepole pine. *Ecology* **85**: 2082-2087
- Bond W. J. y Midgley J. 1995. Kill thy neighbour: an individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos* **73**: 79-85.
- Borchert M. 1985. Serotiny and cone-habit variation in populations of *Pinus coulteri* (Pinaceae) in the southern coast ranges of California. *Madroño* **32**: 29-48
- Climent J., Tapias R., Pardo J.A. y Gil L. 2004. Fire adaptations in the Canary Islands pine (*Pinus canarensis*). *Plant Ecology* **171**: 185-196.
- Crawley M. 1997. *Plant Ecology*. Blackwell Science. Oxford.
- Despain D.G., Clark D.L. y Reardon J.J. 1996. Simulation of crown fire effects on canopy seed bank in Lodgepole pine. *International Journal of Wildland Fire* **6**: 45-49.
- Díaz V. y Ferrer E. 2003. Genetic variation of populations of *Pinus oocarpa* revealed by resistance gene analog polymorphism (RGAP). *Genome* **46**: 404-410
- Dillon W. R., Goldstein M., 1984. *Multivariate Analysis. Methods and Applications*. Wiley, Nueva York.
- Eguiluz-Piedra T. 1985. Origen y evolución del género *Pinus* (con referencia especial a los pinos mexicanos). *Dasonomía Mexicana* **6**: 5-31
- Farjon A. y Styles B.T. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica Monograph* **75**. Nueva York.
- Fonda R. W. 2001. Burning characteristics of needles from eight pine species. *Forest Science* **47**: 390-396.

- Gil L., Climent J., Nanos N., Mutke S., Ortiz I. y Schiller G. 2002. Cone morphology variation in *Pinus canariensis* Sm. *Plant Systematics and Evolution* **235**: 35-51.
- Givinish T. J. 1981. Serotiny, geography, and fire in the pine barrens of New Jersey. *Evolution* **35**: 101-123
- Goubitz S., Nathan R., Roittemberg R., Schmida A. y Ne'eman G. 2004. Canopy seed bank structure in relation to: fire, tree size and density. *Plant Ecology* **173**: 191-201
- Groom P. K. y Lamont B. B. 1997. Fruit-seed relations in *Hakea*: serotinous species invest more dry matter in predispersal seed predation. *Australian Journal of Ecology* **22**: 352-5.
- Gutierrez-García G. y Ricker M. 2007. Dendrocronología de *Pinus oocarpa* en la reserva de la biosfera "Los Tuxtlas", Veracruz (México). XVII Congreso Mexicano de Botánica, Zacatecas, México.
- Hair J., Tatham R. L., Anderson R. E. y Black W. 1995. *Multivariate data analysis*. Prentice Hall, Nueva Jersey.
- Hocker H. W. 1984. *Introducción a la Biología Forestal*. Editorial AGT, México.
- Houkal D. y Ponce E. 1985. Basal sprouting in *Pinus oocarpa*. *Turrialba* **35**: 96-101
- Jackson J. F., Adams D. C. y Jackson U. B. 1999. Allometry of constitutive defense: a model and a comparative test with tree bark and fire regime. *American Naturalist* **153**: 614-632
- Johnson D. E. 1998. *Applied multivariate methods for data analysis*. Duxbury, Belmont, California.
- Kaufman L., Rousseeuw P. J. 1990. *Finding groups in data*. Wiley, Nueva York .
- Keeley J. E. y Fotheringham C. J. 2000. Role of fire in regeneration from seed. En: Fenner M. (Ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Cab Internacional, Wallingford, pp. 311-330
- Keeley J. E. y Zedler P. H. 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. En: Richardson D.M. (Ed.). *Ecology and Biogeography of Pinus*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 219-251.
- Kimmins J. P. 1997. *Forest Ecology*. McMillan, Nueva York.
- Lamont B. B., Le Maitre D.C., Cowling R. M. y Enright N. J. 1991. Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Review* **57**: 277- 317
- Ledig F. T. 1998. Genetic variation in *Pinus*. En: *Ecology and biogeography of Pinus*. Richardson D. M. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 251-280.
- Looock E. E. M. 1950. *The Pines of Mexico and British Honduras*. Government Publication, Department of Forestry. Pretoria, Unión de Sudáfrica.
- Martin R. E., Gordon D. A. y Gutierrez M. A. 1994. Assessing the flammability of domestic and wildland vegetation. 12th Conference on Fire and Forest Meteorology. Society of American Foresters, Bethesda, E. U.
- Martínez M. 1948. *Coníferas de México*. Editorial Botas, México, D. F.
- Midgley J. 2000. What are the relative costs, limits and correlates of increased degree of serotiny? *Austral Ecology* **25**: 65-68
- Mirov N. T. 1967. The genus *Pinus*. Ronald Press, Nueva York, E. U. A.

- Moya D., Sarracino A., Salvatore R., Lovregio R. y de Las Heras J. 2008. Anatomic basis and insulation of serotinous cones in *Pinus halepensis* Mill. *Trees* **22**: 511-519
- Muir P. S. y Lotan J. E. 1985. Disturbance history and serotiny in *Pinus contorta* in Western Montana. *Ecology* **66**: 1658–1668
- Mutch R. W. 1970. Wildland fires and ecosystems - a hypothesis. *Ecology* **51**: 1046-1051
- Pérez de la Rosa. 2001. Variación morfológica y taxonomía de *Pinus* grupo *Oocarpa* (Martínez, 1948), Pinaceae. Tesis de Doctorado. UNAM. México.
- Perry J., Graham A. y Richardson D. M. 1998. The history of pines in México and Central America. En: Richardson D.M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 137-152.
- Perry J. P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Radeloff V. C., Mladenoff D. J., Guries R. y Boyce M. 2004. Spatial patterns of cone serotiny in *Pinus banksiana* in relation to fire disturbance. *Forest Ecology and Management* **189**: 133-141
- Rantis P. y Johnson J. E. 2002. Understory development in canopy gaps of pine and pine-hardwood forests of the upper coastal plain of Virginia. *Plant Ecology* **159**: 103-115
- Robertus A. J., Williamson G. B. y Moser E. B. 1989. Longleaf pine pyrogenicity and turkey oak mortality in Florida xeric sandhills. *Ecology* **70**: 60 – 70
- Rodríguez-Trejo D. A. 1996. *Incendios Forestales*. UACH - Mundi-Prensa México, México.
- Rodríguez-Trejo D. A. y Fulé P. Z. 2003. Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire* **12**: 1-15
- Rothermel R. C. 1972. *A mathematical model for predicting fire spread in wildland fuels*. USDA Forest Service, Research Paper INT-115.
- Rowe J.S. 1983. Concepts of fire effects on plant individuals and species. En: R. W. Wein and D. A. MacLean. Eds. *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems I*. John Wiley and Sons, New York. pp. 135-154.
- Rzedowski J. 1988. *Vegetación de México*. Segunda edición, Ed. Limusa. México, D. F.
- Schwilk D.W. y Ackerly D.D. 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos* **94**: 326-336.
- Schwilk D. y Kerr B. 2002. Genetic Niche-hiking: an alternative explanation for the evolution of flammability. *Oikos* **99**: 431-432
- Shaw G. R. 1914. The Genus *Pinus*. *Arnold Arboretum. Publ.* **5**: 1-96
- Snyder J. R. 1984. The role of fire: Mutch ado about nothing? *Oikos* **43**: 404-405
- Spurr. E. y Barnes B. 1980. *Ecología Forestal*. AGT editor, D. F., México.
- Staffan K. y Méndez M. 2005. The resource economy of plant reproduction. En: Reekie E. G. y Bazzaz F. A. Eds. *Reproductive allocation in plants*. Elsevier Academic Press. Nueva York, pp.1-47.
- Stearns S. C. 1989. Tradeoffs in life-history evolution. *Functional Ecology* **3**: 259-268

- Stearns S. C. 2000. Life-history evolution: suceses. imitations and prospects. *Naturwissenschaften* **87**: 476-486
- Tapias R., Climent J., Pardos J. A. y Gil L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology* **171**: 53-68
- Turner M. G., Romme W. H. y Tinker D. 2003. Surprises and lessons from the 1988 Yellowstone fires. *Frontiers in Ecology and Environment* **1**: 351-358
- Venator C.R. 1977. Formation of root storage organs and sprouts in *Pinus oocarpa* seedlings. *Turrialba* **27**: 41-5
- Whelan R. J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Zobel B. y Talbert J. 1992. *Técnicas de Mejoramiento genético de árboles forestales*. Editorial Limusa, México.

VI. CONCLUSIONES GENERALES

Aunque la investigación sobre ecología del fuego en México se ha contemplado como prioritaria para la conservación de los bosques desde 1977 (Rzedowski *et al.*, 1977; Perry, 1991), hasta la fecha no se ha generado la suficiente información básica sobre este tema a diferentes escalas (ecofisiología, ecología de poblaciones, comunidades y ecosistemas). Los fuertes incendios forestales asociados con el fenómeno de “El Niño” en 1998, provocaron que, tanto a nivel mundial como nacional, el interés en el tema se incrementara y se iniciaran diversas investigaciones importantes. Sin embargo, dicho interés fue temporal, y diez años después de estos sucesos, esta área de estudio no se encuentra formalizada por completo en el medio académico e institucional y sigue siendo colateral en los estudios ecológicos más relevantes realizados en México.

El objetivo de este trabajo fue precisamente profundizar en esta línea de investigación, al analizar la relación entre el fuego y una especie de amplia distribución en México: *Pinus oocarpa*. Para ello, se estudiaron las variaciones presentes en ocho poblaciones del centro de México, tanto en la respuesta germinativa de sus semillas en respuesta al calor, como en un conjunto de caracteres morfológicos asociados al fuego. En el primer capítulo se exploraron las variaciones en el nivel de serotinia entre ocho poblaciones, así como el efecto de las temperaturas altas (similares a las que se presentan en diversos tipos de incendios) en la liberación y viabilidad de las semillas. Los resultados generales apuntan a que, comparada con otras especies consideradas serótinas, *P. oocarpa* presenta una serotinia débil, aunque existe una alta variación interpoblacional, pues la proporción de conos seróticos varió entre 2.5% y 60.5%.

Al calentarse, los conos inician su apertura a partir de 5 min y están totalmente abiertos después de 20 min de exposición al calor. Los conos protegen a las semillas ante las altas temperaturas, y permiten que algunas permanezcan viables incluso cuando han sido sometidas por tiempos breves a 250°C, mientras que las semillas libres pierden su viabilidad a 200°C en periodos de exposición breves. La correlación positiva entre la germinabilidad promedio de las poblaciones y su nivel de serotinia, permite concluir que en

las poblaciones con una alta proporción de conos serótinicos existe un banco de semillas aéreo disponible para recolonizar después de un incendio, y que los conos serótinicos protegen efectivamente a las semillas de las altas temperaturas que prevalecen en dichos eventos, especialmente si los periodos de exposición son cortos. En general, la germinación decrece en función del aumento del tiempo y la temperatura a las cuales se exponen las semillas. Sin embargo, ésta se estimula (i. e., supera la del control no calentado), tanto en las semillas libres como en aquéllas en conos, a temperaturas intermedias y tiempos de exposición cortos, lo que probablemente representa una adaptación a los incendios superficiales de corta duración, que son los más comunes en los bosques templados de México.

Como esta especie presenta, además de la serotinia, un conjunto de rasgos o caracteres morfológicos que permiten su regeneración después del fuego, se analizaron las correlaciones entre ocho rasgos (altura, serotinia, inflamabilidad del follaje, volumen del cono, capacidad dispersiva de las semillas, grosor de la corteza y rebrotamiento) y su presencia y magnitud en las poblaciones de estudio. Los caracteres con mayor variabilidad entre poblaciones fueron la serotinia, el volumen del cono y el grosor de la corteza. Por otro lado, la inflamabilidad y la altura generalmente se encontraron bien representados en poblaciones con valores bajos de grosor de la corteza, el tamaño del cono y la capacidad de dispersión de semillas, y viceversa.

Estos resultados apuntan a que las poblaciones con árboles más altos e inflamables tienen también una corteza delgada y un cono relativamente pequeño, con semillas con capacidad de dispersión limitada, lo cual favorecería la recolonización en el mismo sitio en caso de la muerte de los árboles. En poblaciones con corteza más gruesa, los conos suelen ser más grandes y las semillas tienen mayor capacidad de dispersión, lo que podría representar una estrategia adecuada en caso de que los árboles permanecieran vivos y las semillas se liberaran para colonizar los espacios libres que resultan de la muerte de especies más susceptibles al fuego. Los niveles altos de serotinia no se asociaron estrechamente con estos patrones, pero las poblaciones con mayores niveles de serotinia también registraron una alta inflamabilidad de las hojas, lo que podría favorecer la recolonización postincendio.

En general, se detectó una tendencia a que el nivel de serotinia fuera mayor en poblaciones del sur del área muestreada que en las del norte.

La información generada en este trabajo permite profundizar en el conocimiento sobre el nivel de serotinia y otras adaptaciones al fuego presentes en *P. oocarpa*, así como sobre las asociaciones entre caracteres y la forma en que varían en distintas poblaciones. En conjunto, los resultados apuntan a que la amplia distribución de la especie en el territorio nacional puede deberse, al menos parcialmente, a su capacidad de enfrentar con éxito las condiciones prevalecientes en el régimen de incendios prevaleciente en México (superficiales de alta frecuencia; aclareo de rodales), ya sea por su capacidad de sobrevivir al fuego, o por la capacidad de regenerarse después del mismo. Es decir, las respuestas al fuego presentan variaciones significativas entre poblaciones: algunas presentan un mayor nivel de serotinia que en otras, pero todas ellas probablemente pueden regenerarse también en ausencia de incendios.

Otros caracteres, no evaluados en el presente trabajo, pueden resultar relevantes, en especial el autoaclareo (medido como la altura relativa de la primera rama en el tronco de los árboles), la capacidad de recuperación después del chamuscado y después de un incendio. Además, en futuros estudios podría explorarse si el calor al cual se exponen las semillas durante un incendio afecta el desempeño inicial de las plántulas, pues podría desnaturalizar ciertos compuestos o afectar de otro modo su crecimiento posterior. Tampoco se conoce la edad mínima en que las plántulas o brinzales de *P. oocarpa* pueden resistir un incendio superficial, ni el papel de las estructuras de almacenamiento radicular en la capacidad de recuperación, ni las condiciones microambientales que favorecen o limitan el reclutamiento.

Las conclusiones que pueden alcanzarse en este trabajo, sin embargo, se ven restringidas por la falta de datos sistemáticos y confiables sobre incendios en México. Esta carencia limita seriamente los alcances de los estudios de ecología del fuego nuestro país, y desafortunadamente hasta la fecha no existe una política clara y seria de registro de los mismos a lo largo del territorio nacional. Sería necesario, por tanto, impulsar la formación

de una base de datos sería sobre incendios a nivel regional o estatal, susceptible de ser consultada. Junto con esta información, es también necesario conocer con mayor detalle la historia de manejo de los rodales, pues hay variables, como la densidad o altura del arbolado, que dependen no sólo de los disturbios naturales o del fuego, sino de las actividades productivas. Por otro lado, la duración que se impone a los estudios, a través del financiamiento, limita el conocimiento de procesos que ocurren a escalas de tiempo mayor. En el caso de trabajos como el presente, sólo los estudios a mediano plazo permitirían establecer cómo y qué tanto cambia la producción de conos serótinicos a lo largo del tiempo en distintas poblaciones y escenarios, es decir, aún se desconoce la dinámica del banco de semillas aéreo, y la respuesta a un conjunto de preguntas, entre las que destacan: ¿cuál es la duración promedio del banco de semillas aéreo?, ¿cuál es el periodo en que se mantiene la viabilidad de semillas dentro de los conos en dicho banco?, ¿cómo cambia el riesgo de que el banco se pierda a causa de depredadores y enfermedades a lo largo del tiempo y en diferentes escenarios? ¿cómo resultarían afectadas las poblaciones de la especie ante los distintos escenarios de cambio climático?

En el presente estudio no es posible establecer la relación entre la variación morfológica y la variación genética; es decir, determinar si la variación observada está fijada genéticamente o es predominantemente producto de las condiciones ambientales a las que está sujeta cada población, y sólo este tipo de información permitiría establecer, sobre bases sólidas, hipótesis sobre la evolución de los caracteres asociados al fuego, especialmente la serotinia, en *P. oocarpa*. Sin embargo, la información recabada permite conocer con detalle el grado de variación de las características asociadas al fuego en esta especie y los patrones en que se presentan dichas variaciones, lo que complementa la descripción de las variaciones morfológicas entre poblaciones reportado en estudios anteriores, y contribuye al conocimiento de su autoecología. Se espera además, que los resultados obtenidos coadyuven al establecimiento de programas de manejo del fuego específicos para las diferentes poblaciones, así como de lineamientos para su conservación y restauración; es preciso considerar, en cada caso, si la frecuencia de incendios actual permite que los caracteres de árboles y semillas de *P. oocarpa* sean eficientes para la regeneración. Aunque la evidencia sugiere que existe una gran plasticidad en la especie, aun quedan pendientes

muchas preguntas relevantes sobre la ecología del fuego de los bosques de *P. oocarpa* en México.

Referencias

Rzedowski J., Vela L. y Madrigal X. 1977. Algunas consideraciones acerca de la dinámica de los bosques de coníferas en México. *Ciencia Forestal en México* **2**: 15-35

Perry J. P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, Oregon.