



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO**



Facultad de Biología

Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

Atributos reproductivos y germinación de *Pinus pseudostrobus* Lindl bajo escenarios de cambio climático

Tesis que presenta

MA. GUADALUPE JOAQUÍN JUAN

Como requisito parcial para obtener el grado de
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Director de Tesis

Dr. Leonel López Toledo

Co-Director

Dr. Cuauhtémoc Saéñz Romero



Morelia Michoacán Mayo del 2019.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS	I
ÍNDICE DE TABLAS	II
RESUMEN	III
ABSTRACT	V
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	4
2.1 Relación entre el cambio climático y la vegetación	4
2.2 Estrés en plantas y declinación forestal	5
2.3 Sequía y estrés en pinos	7
2.4 Evaluación de atributos reproductivos.....	8
2.5 Efecto del estrés hídrico y temperatura en ambientes simulados	10
III. OBJETIVOS	13
3.1 Objetivo general	13
3.2 Objetivos particulares.....	13
IV. HIPÓTESIS	13
V. MATERIALES Y MÉTODOS	14
5.1 Área de estudio.....	14
5.2 Especie de estudio	15
5.3 Diseño experimental.....	16
5.3.1 Evaluación de estrés	16
5.3.2 Colecta del material biológico	18
5.3.3 Evaluación de indicadores reproductivos	19
5.3.4 Experimentos de germinación.....	20
5.3.5 Análisis estadístico.....	21
VI. RESULTADOS	23
6.1 Índice de estrés hídrico (IEH).....	23
6.2 Atributos reproductivos	24

6.2.1	Peso y longitud de conos.....	24
6.2.2	Peso de semillas.....	25
6.2.3	Semillas llenas.....	26
6.2.4	Semillas vanas.....	26
6.2.5	Producción potencial de semillas	27
6.2.6	Eficiencia de semillas.....	28
6.3	Germinación control a través del tiempo.....	29
6.4	Germinación bajo escenarios de cambio climático.....	31
VII.	DISCUSIÓN	38
7.1	Estrés y atributos reproductivos	38
7.2	Evaluación de germinación.....	43
7.3	Germinación bajo escenarios de cambio climático.....	46
VIII.	CONCLUSIONES	50
IX.	IMPLICACIONES PARA EL MANEJO Y LA CONSERVACIÓN	51
X.	REFERENCIAS	53

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio localizados en dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP), Michoacán, México..	15
Figura 2. Evaluación del índice de estrés en 14 poblaciones de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl ubicadas en dos montañas a lo largo de un gradiente altitudinal en Nuevo San Juan Parangaricutiro..	23
Figura 3. Longitud de conos de las distintas poblaciones de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl ubicadas en dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán..	25
Figura 4. Promedio de semillas vanas por cono de poblaciones de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl ubicadas en dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán..	27
Figura 5. Promedio de producción potencial de semillas (PPS) de las distintas poblaciones de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl ubicadas en dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán..	28
Figura 6. Proporción de la eficiencia de semillas de las distintas poblaciones de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl ubicadas en dos montañas de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán..	29
Figura 7. Germinación a lo largo del tiempo de semillas de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl en condiciones control (15 °C y sin estrés hídrico)..	30
Figura 8. Germinación final de semillas de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl en condiciones control (15 °C y sin estrés hídrico)..	31
Figura 9. Proporción de germinación de semillas de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl sometidas a diferentes escenarios de cambio climático..	33
Figura 10. Proporción de germinación de semillas de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl sometidas al tratamiento sin PEG (sin estrés hídrico)..	35
Figura 11. Proporción de germinación de semillas de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl sometidas al tratamiento de estrés medio (-0.3 MPa)..	36
Figura 12. Proporción de germinación de semillas de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl sometidas al tratamiento de estrés alto (-0.6 MPa)..	37

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Sitios de las poblaciones de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl ubicadas en dos montañas muestreadas para la evaluación de estrés hídrico en la región de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.	17
Tabla 2. Sitios de colecta de los conos de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl ubicados en dos montañas de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.....	18
Tabla 3. Resultados de los análisis estadísticos aplicados al peso y longitud de los conos de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl colectados en dos montañas de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán..	24
Tabla 4. Resultados de los análisis estadísticos aplicados a las semillas de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl colectadas en dos montañas de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.....	26
Tabla 5. Resultados de los análisis estadísticos aplicados a la germinación control de semillas de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl procedentes de dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.....	30
Tabla 6. Resultados de los análisis estadísticos aplicados a la germinación final de semillas de poblaciones de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl bajo condiciones de cambio climático procedentes de dos montañas de la Comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.	32
Tabla 7. Resultados de los análisis estadísticos aplicados a la germinación de semillas de <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl procedentes de dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.....	34
Tabla 8. Caracterización ambiental de los sitios de las diferentes procedencias altitudinales de <i>Pinus pseudostrobus</i> en la región de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.....	49

RESUMEN

Pinus pseudostrobus Lindl es una especie que se desarrolla en los bosques templados y tiene una amplia distribución en México. Se ha predicho que la distribución de la especie se verá afectada debido al aumento de la temperatura y la disminución de la precipitación como consecuencia del cambio climático. En este estudio se evaluó el desempeño de poblaciones de *P. pseudostrobus* distribuidas en un gradiente altitudinal (rango de 2100-2900 m) ubicadas en dos montañas ("Cerro de Pario" y "Cerro Prieto") de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP), Michoacán. Los estudios a lo largo de gradientes altitudinales pueden ayudar a comprender el efecto de los gradientes ambientales asociados a la altitud y las repuestas de las poblaciones vegetales. Estudios previos, han encontrado que las poblaciones de los extremos altitudinales de la distribución de una especie presentan un menor desempeño (producción de semillas, tasa de germinación y crecimiento), esto por encontrarse expuestas periódicamente a eventos climáticos extremos (sequías o heladas). Por el contrario, las poblaciones centrales alcanzan sus mayores densidades y los individuos pueden tener mejor desempeño, debido a que en altitudes intermedias encuentran las condiciones óptimas para su desarrollo. Los objetivos de este estudio fueron: 1) evaluar el grado de estrés ambiental en poblaciones de *P. pseudostrobus* mediante un índice elaborado en este estudio, el cual puede dar valores entre 0 y 1, valores cercanos a 0 indican poco estrés, mientras que valores cercanos a 1 indican un estrés alto, 2) explorar diferencias en indicadores reproductivos de conos y semillas colectadas en poblaciones a lo largo de un gradiente altitudinal y 3) evaluar la germinación de semillas de distintas procedencias de *P. pseudostrobus* bajo escenarios de cambio climático (estrés hídrico inducido y temperaturas extremas). Las semillas se sometieron a estrés hídrico por medio de diferentes concentraciones de Polietilenglicol (PEG) con tres niveles de estrés (sin, medio y alto) y seis temperaturas (10, 15, 20, 25, 30 y 35°C).

Los resultados indican que las poblaciones naturales de *P. pseudostrobus* evaluadas se encuentran sometidas a un bajo estrés hídrico. En general, se observa

una tendencia que indica que las poblaciones centrales son las que presentan el menor estrés de todas las altitudes evaluadas en campo. Sin embargo, no se encontró que esta variación esté explicada por la altitud. En cuanto a los atributos reproductivos, el tamaño de los conos, número de semillas vanas/cono y la producción potencial de semillas/cono mostró una tendencia negativa. Es decir, los valores más altos para estas variables se registraron en altitudes bajas mostrando diferencias significativas. Las poblaciones pertenecientes a la parte intermedia del gradiente altitudinal registraron los valores más altos para la eficiencia y número de semillas llenas/cono. De manera general, la menor germinación se obtuvo en las semillas de la procedencia 2100 de Cerro de Pario, mientras que la mayor se obtuvo a esa misma altitud (2100) en Cerro Prieto. Como patrón general, se encontró que la mayor germinación ocurrió en la semilla originada de poblaciones a altitudes intermedias. Los valores más altos de germinación se registraron a temperaturas intermedias (15, 20 y 25 °C). Mientras que, los tratamientos de estrés hídrico más severos (estrés alto) en combinación con temperaturas extremas (10 y 35°C) mostraron la tasa de germinación más baja para las procedencias de ambas montañas. Los resultados indican que al menos en la etapa de germinación las semillas de *P. pseudostrobus* poseen cierta capacidad de resistir un estrés hídrico moderado. Sin embargo, la germinación es solo una etapa del ciclo de vida de la especie, además el experimento se realizó en laboratorio, por lo que son necesarios ensayos de germinación en campo. Para esto, es necesario realizar una serie de estudios de larga duración en los que se pueda dar seguimiento al desarrollo de la especie en su hábitat natural y se contemplen otras fases como el establecimiento y desarrollo de plántulas, su crecimiento y reproducción y, de esta manera, conocer si las poblaciones serán capaces de sobrevivir a los cambios climáticos a largo plazo. Los resultados obtenidos en este trabajo aportan información que puede apoyar los esfuerzos para establecer estrategias efectivas que contribuyan a la conservación y trabajos de reforestación de *P. pseudostrobus* ante los efectos del cambio climático.

Palabras clave: Estrés hídrico, gradiente altitudinal, éxito reproductivo, declive forestal, polietilinglícola

ABSTRACT

Pinus pseudostrobus Lindl is a species that grows in temperate forests and has a wide distribution in Mexico. It has been predicted that the distribution of the species will be affected due to the increase in temperature and the decrease in precipitation as a consequence of climate change. This study evaluated the performance of populations of *P. pseudostrobus* distributed in an altitudinal gradient (range of 2100-2900 m) located on two mountains "Cerro de Pario" and "Cerro Prieto" of the Community of Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP), Michoacán. Studies along altitudinal gradients can help understand the effect of environmental gradients associated with altitude and plant population responses. Previous studies have found that populations of the altitudinal extremes of the distribution of a species have a lower performance (seed production, germination rate and growth), this because they are exposed periodically to extreme climatic events (drought or frost). On the contrary, the central populations reach their highest densities and individuals can have better performance, because at intermediate altitudes they find the optimal conditions for their development. The objectives of this study were: 1) assess the degree of environmental stress in populations of *P. pseudostrobus* using an index developed in this study, which can give values between 0 and 1, values close to 0 indicate little stress, while values close to 1 indicate high stress 2) explore differences in reproductive indicators of cones and seeds collected in an altitudinal gradient, and 3) evaluate the germination of seeds of different *P. pseudostrobus* provenances under climate change scenarios (water stress and extreme temperatures). The seeds were subjected to water stress through different concentrations of polyethylene glycol (PEG) with three stress levels (without, medium and high) and six temperatures (10, 15, 20, 25, 30 and 35 ° C).

The results indicate that the natural populations of *P. pseudostrobus* evaluated are subjected to low water stress. In general, a tendency is observed that indicates that the central populations are those that present the lowest stress of all the altitudes evaluated in the field, however it was not found that this variation is explained by the altitude. Regarding the reproductive attributes, the size of the

cones, number of empty seeds/cone and the potential production of seeds/cone showed a negative tendency. That is, the highest values for these variables were recorded at low altitudes showing significant differences. The populations belonging to the intermediate part of the altitudinal gradient recorded the highest values for the efficiency and number of filled seeds/cone. In general, the lowest germination was obtained in the seeds of provenance 2100 of Cerro de Pario, while the highest was obtained at that same altitude (2100) of Cerro Prieto. As a general pattern, it was found that the highest germination occurred in the seed originated from populations at intermediate altitudes. The highest germination values were recorded at intermediate temperatures (15, 20 and 25 ° C). Whereas, the most severe water stress treatments (high stress) in combination with extreme temperatures (10 and 35 ° C) showed the lowest germination rate for the provenances of both mountains.

The results indicate that, at least in the germination stage, *P. pseudostrobus* seeds have a certain capacity to resist a moderate water stress. However, germination is only one stage of the life cycle of the species, in addition the experiment was performed in the laboratory, so germination tests in the field are necessary. For this, it is necessary to carry out a series of long-term studies in which the development of the species in its natural habitat can be monitored and other phases are contemplated, such as the establishment and development of seedlings, their growth and reproduction and, of this way, to know if the populations will be able to survive long-term climate changes. The results obtained in this work provide information that can support the efforts to establish effective strategies that contribute to the conservation and reforestation work of *P. pseudostrobus* in the face of the effects of climate change.

Key words: Hydric stress, altitudinal gradient, reproductive success.

I. INTRODUCCIÓN

El cambio climático global, es uno de los problemas ecológicos más severos que afecta el equilibrio ambiental y que es generado por el incremento de las emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) (Tapia *et al.*, 2011). Este fenómeno representa serias consecuencias para los ecosistemas naturales, contribuyendo a la pérdida y degradación de la riqueza biótica mundial, la erosión del suelo, cambios en los patrones de evapotranspiración, contaminación de mantos acuíferos entre otras alteraciones (Ordoñez *et al.*, 2001). Los efectos del cambio climático sobre la vida se pueden observar a distintos niveles, que incluyen respuestas de los organismos a nivel individual, en las interacciones con otras especies, en la amplitud de su distribución geográfica e, incluso, en la de los propios ecosistemas (SEMARNAT, 2009).

El cambio climático significará para México un incremento de la temperatura media anual de 1.5° C y una disminución en la precipitación promedio de 6.7% para 2030, en comparación con el promedio del período 1961-1990 (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). La combinación del incremento de temperatura y decremento de la precipitación provocará un aumento significativo de la aridez en el país, con severas consecuencias en el deterioro de la vegetación natural (Sáenz-Romero, 2014). Además, el cambio climático creará un desacoplamiento (desfasamiento) entre las poblaciones de especies forestales y el clima al cual se adaptaron a través de un largo proceso evolutivo (Rehfeldt *et al.*, 2012). Este desacoplamiento creará un estrés fisiológico, debido al incremento gradual de la temperatura y la disminución de la precipitación. Esto es de gran relevancia ya que los árboles estresados son más susceptibles al ataque de insectos y patógenos naturales, por lo que esos insectos o patógenos pueden tener mucho más éxito en sus ataques a los árboles debilitados, ocasionando su muerte, lo que genera brotes de plagas y enfermedades inusualmente numerosas y extensas (Sáenz-Romero, 2014).

Las plantas cuentan con mecanismos fisiológicos de plasticidad fenotípica para resistir períodos de estrés ambiental. Sin embargo, esta plasticidad fenotípica

tiene un límite y puede no ser suficiente para adaptarse a un estrés muy prolongado (Mátyás *et al.*, 2010). Los genotipos pueden cambiar sus expresiones como respuesta a señales ambientales, como por ejemplo a lo largo de gradientes ambientales (Martíns *et al.*, 2008; Viveros-Viveros *et al.*, 2013; Ortiz-Bibian, 2014; López-Toledo *et al.*, 2017). Para el estudio de estos cambios, y su relación con los factores ambientales a nivel regional se utilizan los gradientes ambientales, partiendo de que las especies de plantas se encuentran adaptadas a ciertas condiciones climáticas, edáficas y ecológicas, de acuerdo a sus requerimientos ecofisiológicos (Pottier *et al.*, 2013; Castellanos-Acuña *et al.*, 2013). Dentro de los gradientes empleados se encuentran los altitudinales, considerados como una variable geográfica que relaciona la variación gradual de precipitación y temperatura. Las comunidades vegetales responden a estos cambios ambientales, presentando una variación en la estructura, diversidad y riqueza de especies (Zacarías-Eslava y Castillo, 2007; López-Toledo *et al.*, 2017).

Existen diversos estudios de coníferas que evidencian esta diferenciación de las poblaciones en gradientes, estos coinciden en que las poblaciones que se encuentran en los márgenes de la distribución (extremos superior e inferior) poseen valores más bajos en los indicadores reproductivos, a diferencia de las poblaciones centrales (Quiroga y Premoli, 2013; Ortiz-Bibian, 2014 López-Toledo *et al.*, 2017). Los bosques de pino cambian su composición y estructura conforme aumenta la altitud, incluso en distancias muy cortas, de ahí deriva la importancia del desarrollo de estudios que evalúen la distribución de las especies respecto a su altitud. Además, el estudio de la eficiencia reproductiva de las poblaciones de pinos a lo largo de un gradiente altitudinal, nos permite conocer la condición actual en la que se encuentran las poblaciones naturales y predecir su respuesta frente al cambio climático (López-Toledo *et al.*, 2017). Una especie con potencial para ser utilizada en este tipo de estudios es *Pinus pseudostrobus*, ya que ocupa un rango amplio de altitudes. En México, *P. pseudostrobus* es una especie de importancia económica debido a que está clasificada como una de las mejores especies del género por presentar rápido crecimiento, buena forma del tronco y excelente calidad de madera, por lo que es muy apropiada para el establecimiento de plantaciones

comerciales (López-Upton, 2002). Además, es una de las especies con mayor distribución en el Eje Neovolcánico y en el estado de Michoacán (Perry, 1991; Solís-Sánchez, 2017). Esta especie se distribuye en una gran variedad de condiciones geográficas y ambientales, por lo cual, es de suponerse que la variación climática que existe en la actualidad en sus gradientes de distribución se vea reflejado en un posible estrés de las poblaciones naturales (estado del follaje), así como en sus atributos reproductivos y su tasa de germinación.

II. ANTECEDENTES

La evaluación del estado de salud de los árboles es importante, ya que nos permite conocer la calidad de los servicios ambientales que aportan y la cantidad de recursos maderables y no maderables que se pueden extraer (Kolb *et al.*, 1994). Por ejemplo, en prácticas forestales se seleccionan individuos que poseen una buena condición de salud y características fenotípicas deseables para producir plantas de mayor calidad, asegurando la supervivencia de las plántulas y atribuirles una mejor resistencia a las condiciones de estrés (Castellanos-Acuña, 2010; López-Toledo *et al.*, 2017).

2.1 Relación entre el cambio climático y la vegetación

El clima es el principal factor que controla las pautas mundiales de la vegetación, su estructura, la productividad, y la composición de especies animales y vegetales. Muchas plantas se pueden reproducir y crecer con éxito únicamente dentro de un rango específico de temperaturas, y responder a determinadas cantidades y patrones estacionales de precipitación; pueden verse desplazadas debido a la competencia con otras plantas, o incluso no pueden sobrevivir si cambia el clima (IPCC, 2002). Los bosques de coníferas se asocian a climas semifríos o templados con distinto régimen de humedad. Actualmente existe gran certeza de que las condiciones climáticas cambiarán en los próximos años por lo que es importante estudiar y precisar qué comunidades vegetales resultarán más afectadas y la magnitud del impacto, ya que son parte de nuestra economía y sustento (Villers, 2010).

De acuerdo al Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC), el cambio climático ocasionará aumentos paulatinos en la temperatura promedio de la superficie de la tierra y de los océanos, modificaciones de los patrones de precipitación, cambios de intensidad y frecuencia de los eventos climáticos extremos y un alza en el nivel medio del mar (IPCC, 2007). Para el estado de Michoacán se predice un aumento de la temperatura media anual de 1.6 °C y una disminución del 8.8% en la precipitación promedio para el año 2030 en caso de

continuar las elevadas emisiones de CO₂ a la atmósfera (Sáenz-Romero *et al.*, 2009). Es posible que las especies adaptadas a climas cálidos se vean favorecidas incrementando su área de distribución. Por el contrario, poblaciones de especies adaptadas a climas fríos serán afectadas, con una reducción en su hábitat (Quiroga y Premoli, 2013).

Los rápidos cambios ambientales harán que las especies vegetales migren a altitudes más altas en busca de temperaturas más óptimas. La rapidez de migración estará en función de la capacidad de las especies en producir semillas, de su dispersión, de altas tasas de germinación y de la variación genética (Mapula-Larreta *et al.*, 2008). Sin embargo, el ciclo de vida de las especies forestales es largo, por lo que su migración natural sería muy lenta, por lo cual se ha propuesto una estrategia de migración asistida como un método para preservar los bosques a futuro (Sáenz *et al.*, 2009; Castellanos-Acuña *et al.*, 2013; Ortiz-Bibian, 2014). Evaluar el patrón de reclutamiento de las plántulas en poblaciones marginales permite conocer el efecto climático sobre la dinámica poblacional de las especies forestales (Benavides *et al.*, 2013).

En términos generales, la literatura señala que el cambio climático tenderá a aumentar la tasa de pérdida de recursos biológicos; y que sus efectos serán particularmente severos en aquellos ecosistemas que ya se encuentran significativamente alterados por efecto de las actividades humanas. El cambio climático podría entonces inducir cambios en los ecosistemas y acelerar la pérdida de especies a nivel regional. Esto conduciría a una disminución de la oferta de los bienes y servicios que los ecosistemas proporcionan a la sociedad (Uribe-Botero, 2015).

2.2 Estrés en plantas y declinación forestal

El estrés ambiental representa una fuerte restricción para el aumento de la productividad de los cultivos y el aprovechamiento de los recursos naturales (Benavides-Mendoza, 2002). Desde un punto de vista biológico, el estrés tiene una connotación más amplia, refiriéndose a los cambios ambientales que alteran al

estado fisiológico de las plantas (Larcher, 1995). El estrés es el conjunto de respuestas bioquímicas o fisiológicas que definen un estado particular del organismo diferente al observado bajo un rango de condiciones óptimas (Basurto-Sotelo, 2008). En condiciones naturales, el déficit hídrico generalmente se encuentra asociado al estrés térmico (temperaturas muy frías o muy cálidas) (Ortiz-Ortega, 2006). Algunas manifestaciones fenotípicas de estrés son las deformaciones como el amarillamiento, manchas y necrosis, otras menos obvias requieren técnicas especiales para su detección, como la baja asimilación enzimática, inducción a transmisión de genes, cambios en la composición química, entre otras (Basurto- Sotelo, 2008).

Recientemente se han estado documentando casos de declinamiento forestal atribuible al estrés producido por el cambio climático. Esos casos frecuentemente ocurren en el límite altitudinal inferior del rango natural de distribución altitudinal de una especie o bien, en el caso del hemisferio norte, en el límite sur de su distribución latitudinal (Sáenz-Romero, 2014). Por ejemplo, en Arizona, Nuevo México, Utah y Colorado (E.U.) ha ocurrido una muerte masiva de más del 90% del pino piñonero (*Pinus edulis*) en un área de 12, 000 km² (Breshears *et al.*, 2005).

Técnicos forestales de la Meseta Purépecha, Michoacán, han referido que durante el período de sequía, árboles de *P. pseudostrobus* de poblaciones ubicadas en el límite altitudinal inferior, presentan desecación del follaje, expresado en el cambio de color de verde a café de las acículas, seguido por su caída; al llegar la temporada de lluvias, los árboles se recuperan parcialmente, reverdeciendo, pero algunas ramas no. De manera que se da una muerte “modular”: esto significa que algunas ramas mueren cada año y las ramas muertas se van acumulando, hasta que esto induce la muerte del individuo (Sáenz-Romero, 2014). En Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, se ha predicho un posible decaimiento de las poblaciones de *P. pseudostrobus* Lindl en el límite inferior de su distribución (2200 y 2400 msnm) (Castellanos-Acuña *et al.*, 2013).

2.3 Sequía y estrés en pinos

Con la finalidad de describir las respuestas fisiológicas y bioquímicas de dos especies de pinos Ortiz-Ortega (2006) identificó y contrastó las respuestas de *P. greggii* y *P. patula*, en condiciones de sequía simulada en invernadero. Para tal fin se utilizó el método de suspensión de riego. Los resultados mostraron una diferencia significativa respecto a la capacidad de recuperación de las especies estudiadas en la sequía. *P. greggii* parece ser más resistente a la sequía después del riego de recuperación, en tanto que *P. patula* pierde dicha habilidad. Esta diferencia entre las especies estaría dada por la capacidad de apertura y cierre de sus estomas con un efecto directo en la capacidad de realizar fotosíntesis neta.

Sánchez-Salguero y colaboradores (2012) analizaron el impacto de diversas sequías recientes sobre el crecimiento radial y el vigor de dos especies de pino (*P. sylvestris*, *P. nigra*) en zonas semiáridas de la Península Ibérica. Para cuantificar, las respuestas del crecimiento y vigor de los árboles, respecto a las condiciones del sitio y la sequía se utilizaron datos dendrocronológicos y de defoliación. Los niveles de defoliación y las reducciones en el crecimiento fueron mayores en *P. sylvestris*. El clima y la competencia fueron los dos factores que más afectaron el crecimiento. La fuerte reducción del crecimiento radial junto con la defoliación generalizada fueron los principales componentes de los episodios de decaimiento descritos en las repoblaciones de pino estudiadas.

Con el objetivo de evaluar el estrés ocasionado por el desacoplamiento entre el hábitat y las poblaciones de *P. pseudostrobus*, a lo largo de su distribución altitudinal, Solís-Sánchez (2017) realizó un estudio en el que cuantificó la incidencia e intensidad de factores de estrés limitantes de la distribución. Se encontró que las poblaciones localizadas en los márgenes inferiores de la distribución se encuentran afectadas particularmente por estrés hídrico, por tizón y otra categoría denominada estrés indefinido. Aunque los niveles de estrés fueron relativamente bajos, muchos de los factores de estrés evaluados no mostraron valores significativos, esto podría atribuirse a los diversos eventos de precipitación ocurridos en el año previo de

muestreo, los cuales, evitaron que las poblaciones se encontraran sometidas a un estrés hídrico severo.

Un árbol muerto, o con un nivel alto de plagas y enfermedades en los bosques, es sinónimo de mala salud (Kolb *et al.*, 1994; López-Toledo *et al.*, 2017). Conocer las posibles causas de los factores de estrés en las plantas nos permite manejar de forma eficiente los cultivos para lograr el incremento de su producción y por otra parte el buen uso de los recursos naturales para su conservación, así como la comprensión de las limitaciones de las plantas para su crecimiento y desarrollo óptimo, como una respuesta a las condiciones ambientales, favorables y/o adversas a las cuales son sometidas (Basurto- Sotelo, 2008).

2.4 Evaluación de atributos reproductivos

La variación que existe en los atributos reproductivos entre poblaciones de una misma especie se debe a factores genéticos y ambientales (Castellanos-Acuña, 2010). La influencia de la variación ambiental sobre la adaptación de las poblaciones vegetales ha sido estudiada a lo largo de gradientes altitudinales y ha sido importante para conocer la dinámica de las poblaciones (Benavides *et al.*, 2013).

Uno de los métodos para evaluar la producción de semillas y la pérdida de estas ha sido el análisis de conos y semillas. Este tipo de análisis da la información requerida para evaluar la productividad de semillas, la cual puede expresarse en términos de potencial y eficiencia de semilla. El potencial de semilla es definido como dos veces el número de escamas fértiles de un cono; por lo tanto, éste es el número máximo de semillas que estos frutos pueden producir. La eficiencia de semilla es la cantidad de semillas llenas en relación al potencial de semillas (Bramlett, 1974). También del análisis de semillas se evalúan características denominadas indicadores reproductivos como: largo del cono, peso seco del cono, escamas fértiles, proporción de óvulos abortados, proporción de óvulos rudimentarios, proporción de semillas vanas, proporción de semillas llenas y el coeficiente de endogamia (Bramlett *et al.*, 1977; Mosseler *et al.*, 2000; Flores, 2004 y López, 2007).

En un estudio realizado por López-Toledo y colaboradores (2017) se evaluó el potencial de semillas de *P. pseudostrobus* pertenecientes a cuatro altitudes (2300, 2400, 2700 y 2900), aunque la producción potencial de semillas tuvo una baja variación, estas fueron estadísticamente diferentes entre poblaciones. Las poblaciones de 2300, 2700 y 2900 tuvieron una producción similar, mientras que la población de 2400 m tuvo un valor menor promedio de 160 semillas. También se encontraron diferencias significativas entre poblaciones cuando se evaluó la eficiencia de la semilla. La mejor eficiencia se encontró para la población de 2700 con 34.2%, mientras que la menor la eficiencia perteneció a la altitud inferior con 18.4%.

Por su parte, Flores y Lemus (1999) encontraron un potencial de 11 semillas por cono para *Pinus catarinae* en Santa Catarina Nuevo León la baja producción de semillas indica que existen serios problemas reproductivos en las poblaciones estudiadas debido a que presentan una distribución fragmentada. Vázquez y colaboradores (2004) encontraron que el potencial de semilla en una población de *Pinus oaxacana* ubicada en el municipio de Lázaro Cárdenas, Tlaxcala fue de 186 semillas por cono. Alba-Landa y colaboradores (2003) determinaron el potencial de semillas para *Pinus hartwegii* de dos poblaciones naturales, una perteneciente a la Malinche en Tlaxcala y la otra, del Cofre de Perote Veracruz, estos autores determinaron que el potencial de semilla fue de 187 y 200, respectivamente.

Tejera-Landero (2018) realizó un estudio para evaluar los indicadores reproductivos de *Pinus hartwegii* Lindl., a lo largo de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz. Los conos pertenecían a cuatro sitios altitudinales (3400, 3600, 3800 y 4000 m). Se evaluó el potencial y la eficiencia de producción de semillas, semillas vanas y llenas, entre otras variables. El sitio de mayor altitud presentó en promedio el mayor potencial y eficiencia de semillas (media \pm EE) (179 ± 5.44 y 36 ± 0.02 semillas/cono, respectivamente), mayor cantidad de semillas llenas (66 ± 0.27 semillas/cono) y el valor más alto en la mayoría de los parámetros germinativos. En contraste, el sitio de menor altitud, presentó el desempeño más deficiente en la mayoría de los atributos evaluados.

VARIABLES como la producción, llenado de semillas, eficiencia y germinación de semillas son importantes de evaluar para conocer el rendimiento de los árboles y detectar las posibles causas que interfieren con la productividad de los individuos. Se espera que poblaciones de coníferas sanas o huertos semilleros que tengan un buen manejo, alcancen un porcentaje de llenado de semillas por encima del 85%, una eficiencia de semillas mayor al 55% y una tasa de germinación superior al 90% (Bramlett *et al.*, 1977).

En general, se ha encontrado que las poblaciones marginales (extremo inferior y superior del gradiente altitudinal) se ven más afectadas en la producción de semillas, tasa de germinación y crecimiento, teniendo bajos valores por encontrarse expuestas periódicamente a eventos climáticos extremos, como sequías y heladas, a diferencia de las poblaciones centrales, que tienen más y mejores individuos, debido a que el óptimo de temperatura para las especies se encuentra en ese rango (Gonzalo-Turpin y Hazard, 2009; Castellanos-Acuña *et al.*, 2013; Quiroga y Premoli, 2013; López-Toledo *et al.*, 2017).

2.5 Efecto del estrés hídrico y temperatura en ambientes simulados

Las plantas muestran ante el estrés hídrico dos tipos de respuestas, o bien tienden a evitarlo o bien han desarrollado mecanismos que les permiten resistirlo. El conocimiento de estos mecanismos adaptativos permite por un lado comprender los procesos evolutivos implicados en la adaptación de las plantas y por otro predecir la respuesta de determinadas poblaciones o especies ante la modificación de las condiciones ambientales (López-Rodríguez *et al.*, 2008). Encontrar genotipos resistentes a la sequía constituiría un material forestal de gran ayuda en las repoblaciones en lugares áridos o afectados por los cambios en variables climáticas que ya están ocurriendo en las distribuciones naturales de las especies de bosques ocasionados por el cambio climático.

Se han realizado estudios en los que se induce a diferentes especies en distintas etapas de su ciclo vital a estrés hídrico, esto se realiza adicionando Polietilenglicol (PEG), un polímero de peso molecular elevado capaz de cambiar el

potencial osmótico de las plantas. La ventaja de esta técnica respecto a la de controlar el agua suministrada a la planta en riegos sucesivos es la posibilidad de variar con mayor rapidez el estatus hídrico del ambiente en el que se desarrollan las raíces de tal manera que la sequía inducida es más rápida y homogénea con la consiguiente obtención precoz de resultados (López-Rodríguez *et al.*, 2008).

Para analizar el efecto del estrés hídrico sobre la velocidad y porcentaje de germinación de semillas de *Stenocereus stellatus* (cactácea columnar del Valle de Tehuacán) de poblaciones cultivadas y silvestres, Rodríguez-Morales y colaboradores (2013), establecieron diferentes tratamientos de potencial hídrico, generados mediante soluciones de Polietilenglicol (PEG 8000) a diferentes concentraciones en Megapascales (MPa): (1) 0.0 (control), (2) -0.2 MPa, (3) -0.4 MPa, (4) -0.6 MPa, (5) -0.8 MPa y -1.0 MPa. A lo largo de 40 días se registró la germinación de semillas de poblaciones silvestres en el gradiente de potencial hídrico de 0.0 a -0.8 MPa, mientras que las semillas de poblaciones cultivadas sólo germinaron en el gradiente de 0.0 a -0.4 MPa. En el tratamiento de menor disponibilidad de humedad (-1.0) no germinaron ni las semillas de plantas silvestres ni las de plantas cultivadas. En el tratamiento control se registraron los mayores porcentajes de germinación (68.9 y 41.2% silvestres y cultivadas, respectivamente). En comparación con otras especies de cactáceas columnares estudiadas, se concluyó que en *S. stellatus* la germinación de semillas es susceptible a la falta de humedad.

Otro estudio realizado por López-Rodríguez y colaboradores (2008), se evaluó la respuesta de dos procedencias de *Pinus canariensis* y una de *Pinus pinaster* a tres tratamientos: control, estrés moderado (-1.0 MPa) y estrés fuerte (-2.0 Mpa), todo esto en un cultivo hidropónico. La duración total del ensayo fue de 14 días. Se encontraron diferencias significativas en el reparto de biomasa entre las plantas no sometidas a estrés y las plantas estresadas, destinando estas últimas mayor porcentaje de biomasa a las raíces que al sistema aéreo. El potencial osmótico de *Pinus pinaster* se mantuvo más elevado durante todo el tratamiento que en las dos procedencias de *Pinus canariensis*, indicando mayor capacidad de

ajuste osmótico de las procedencias canarias en condiciones prolongadas de estrés hídrico.

Núñez-Paniagua y colaboradores (2013), realizaron un ensayo con semillas de cuatro procedencias españolas de *Pinus pinaster* Ait. representativas de diferentes condiciones ecológicas teniendo como objetivo determinar la respuesta de la germinación a diferentes condiciones de sequía bajo tres diferentes condiciones de temperatura. Las semillas fueron sometidas a diferentes concentraciones de PEG para obtener diferentes condiciones de estrés hídrico. El diseño del ensayo conto con cuatro niveles de potencial hídrico (0, -4, -6 y -8 bares) y tres regímenes de temperaturas: F1 (20°C durante una semana, 4°C durante un día y 20°C durante el resto del experimento), F2 (20°C durante una semana, 4°C durante un día, 0°C durante un día, de nuevo 4°C durante un día y 20°C durante el resto del experimento), y F3 (20°C durante todo el experimento). El experimento duró 48 días en cámara de germinación. Sólo el estrés hídrico y la procedencia (ambos con $p < 0.0001$) y la interacción triple entre estrés hídrico, régimen de temperatura y procedencia ($p < 0.05$) mostraron diferencias estadísticamente significativas. Los tratamientos de temperatura no influyeron en la tasa de germinación a pesar de que la interacción triple fue significativa. Los resultados indican que el estrés hídrico condiciona claramente la germinación de *P. pinaster*. Dada la diferente respuesta de las regiones de procedencias ensayadas, la selección del origen de la semilla en los planes de repoblación forestal es clave para mantener las masas forestales.

III. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Evaluar la condición de estrés, el éxito reproductivo y la capacidad de germinación de poblaciones de *Pinus pseudostrobus* Lindl bajo escenarios de cambio climático y con esto contribuir con información ecológica para la conservación y manejo de la especie en la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.

3.2 Objetivos particulares

- Evaluar la condición de estrés hídrico en la que se encuentran poblaciones de *P. pseudostrobus* distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal.
- Explorar diferencias en indicadores reproductivos de conos y semillas de *P. pseudostrobus* colectadas en un gradiente altitudinal.
- Explorar los posibles efectos del cambio climático simulando cambios en la temperatura y humedad en condiciones controladas sobre la germinación de semillas de distintas procedencias altitudinales.

IV. HIPÓTESIS

El estrés hídrico y el daño por heladas, impuesto por temperaturas extremas, en los límites inferior y superior de su distribución altitudinal, respectivamente, limita el desempeño de las poblaciones de *Pinus pseudostrobus*. Así, las poblaciones ubicadas en los márgenes del gradiente altitudinal están expuestas a climas extremos, lo que afecta los atributos reproductivos de las poblaciones, incluida la germinación de las semillas. Además, la germinación bajo escenarios de cambio climático, tales como temperatura y estrés hídrico alto, afectará la tasa de germinación de las poblaciones, encontrando mayores tasas de germinación en altitudes y temperaturas intermedias en ausencia de estrés hídrico.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio

El estudio se realizó en el Municipio de Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP), Michoacán, México (19°17'-19°30' N; 102°06'- 102°17' W; (Fig. 1). Ubicado en la meseta Purépecha entre altitudes de 1300 y 3300 m, sus habitantes cuentan con una notable organización ya que realizan manejo sustentable de una parte de sus bosques bajo un régimen de propiedad comunitaria (Castellanos-Acuña *et al.*, 2013). La temperatura media anual es de 18 °C (rango: 10-22 °C), mientras la precipitación anual promedio durante el periodo 2010-2017 fue de 1100 mm (rango los 800-2000 mm). Los climas presentes son templado-húmedo con abundantes lluvias en verano (70.71%), semicálido-subhúmedo con lluvias en verano, de mayor humedad (12.03%), semicálido-húmedo con abundantes lluvias en verano (8.21%), semicálido-subhúmedo con lluvias en verano, de humedad media (6.75%), semifrío-húmedo con abundantes lluvias en verano (1.79%), templado-subhúmedo con lluvias en verano, de mayor humedad (0.50%) y cálido-subhúmedo con lluvias en verano de menor humedad (0.01%) (INEGI, 2009).

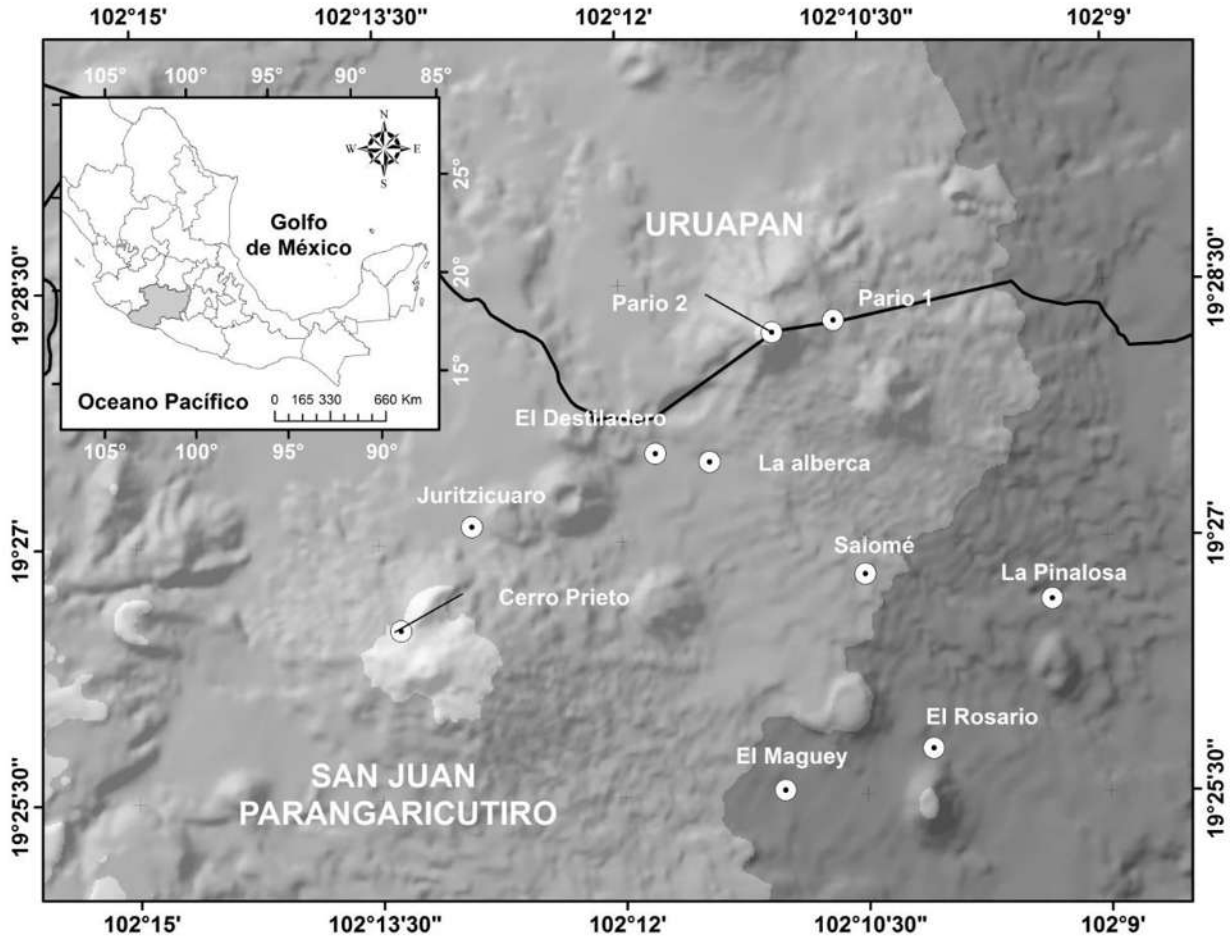


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio localizados en dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP), Michoacán, México. Cerro de Parío (La Pinalosa, Salomé, La Alberca, Parío 1, Parío 2), Cerro Prieto (El Rosario, El Maguey, El destiladero, Juritzicuaro, Cerro Prieto).

5.2 Especie de estudio

Pinus pseudostrobus Lindl., es un árbol perennifolio de 25 a 40 m de altura, de 40 a 80 cm de diámetro, fuste recto, presenta buena poda natural con el 30 a 50% de su altura total libre de ramas (Perry, 1991; CATIE, 2000). Las hojas están en grupos de 5, de 17 a 24 cm de longitud, muy delgadas, triangulares y flexibles, de color verde intenso, las vainas son persistentes de color castaño oscuro (Sáenz-Reyes *et al.*, 2011). Los conos son ovoides o largamente ovoides de 8 a 10 cm, a veces más, de color café claro, amarillento o moreno, extendidos, muy levemente encorvados, generalmente en pares; sobre pedúnculo de 10-15 mm de longitud. La

semilla es vagamente triangular, de color oscuro, de unos 6 mm (Sáenz-Reyes *et al.*, 2011), no necesita tratamiento pregerminativo ya que, dependiendo del vigor de la semilla, su germinación (6-12 días) es bastante aceptable, (Patiño *et al.*, 1983).

La floración ocurre desde febrero a marzo, la maduración de los conos se presenta de noviembre a diciembre, aunque en algunas localidades aún es posible en enero, y a partir de esas fechas se presenta la dispersión de la semilla (Patiño *et al.*, 1983). Esta especie se reporta como originaria de México, Guatemala y Honduras. En México se ha encontrado en laderas de montaña con elevaciones de 1,600 a 3,200 m. (Perry, 1991; CATIE, 2000). En Michoacán se localiza en los macizos forestales de las regiones Oriente, Suroccidente y Centro, en la que se encuentra ubicada la Meseta Purhépecha. Particularmente, en el área de estudio se le encuentra desde los 2100 a 2900 m (Castellanos- Acuña *et al.*, (2013). Se distribuye en el bosque de coníferas y bosque de pino-encino (CATIE, 2000). En Michoacán se le encuentra formando bosques puros, aunque con frecuencia también constituye asociaciones con *P. montezumae*, *P. ayacahuite* var. *veitchii*, *P. maximinoi*, *P. douglasiana*, *P. leiophylla*, *P. lawsonii*, *P. pringlei*, *P. michoacana*, *Abies religiosa*, *Arbutus* sp., *Buddleia* sp., *Alnus* sp., *Cupressus lindleyi*, *Quercus rugosa*, *Q. laurina* y *Q. candicans* (Eguiluz, 1982; Madrigal, 1982).

5.3 Diseño experimental

5.3.1 Evaluación de estrés

Para explorar si las poblaciones de *P. pseudostrobus* ubicadas en dos montañas a lo largo de un gradiente altitudinal (2100 a 2900 m aproximadamente), se encuentran bajo estrés hídrico, se evaluó la condición de estrés de árboles determinando la calidad del follaje y ramas de los individuos muestreados. En cada sitio de muestreo (Tabla 1) se realizaron 5 cuadrantes de 50 m de largo por 4 de ancho (200 m²), a cada uno de los individuos contenidos en los cuadrantes, se le midieron los siguientes atributos: altura (m), profundidad de la copa (m), diámetro a la altura del pecho (cm), porcentaje de la copa viva, porcentaje de ramas muertas, y porcentaje de la copa con estrés

Tabla 1. Sitios de las poblaciones de *Pinus pseudostrobus* Lindl ubicadas en dos montañas muestreadas para la evaluación de estrés hídrico en la región de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.

Sitio	Altitud (msnm)	Montaña	Localidad
1	2130	Pario	La Pinalosa
2	2158	Prieto	El Rosario
3	2230	Pario	La Pascuala
4	2330	Pario	Salomé
5	2410	Prieto	Copicuaro
6	2430	Pario	Cuch Aporo
7	2470	Prieto	El Destiladero
8	2530	Pario	La Alberca
9	2605	Prieto	La Cruz
10	2706	Prieto	Juritzicuaro
11	2761	Pario	Pario1
12	2850	Prieto	C. Prieto1
13	2907	Pario	Pario2
14	2913	Prieto	C. Prieto2

Con algunos de los datos obtenidos se realizó el índice de estrés hídrico (IEH):

$$\mathbf{IEH = PCM + PRM + PFM}$$

Donde:

PCM= Proporción de copa muerta

PRM= Proporción de ramas muertas

PFM= Proporción de follaje muerto

Con este índice se pueden obtener valores entre 0 y 1. Valores cercanos a 0 indican poco estrés, valores cercanos a 1 indican que las poblaciones se encuentran sometidas a un alto nivel de estrés.

5.3.2 Colecta del material biológico

La colecta se realizó de diciembre 2017 a enero del 2018. Considerando que el rango altitudinal de *Pinus pseudostrobus* en el área de estudio va desde los 2100 hasta los 2900 m., se seleccionaron cinco sitios separados por aproximadamente 200 m de diferencia altitudinal. Esto se repitió en dos montañas “Cerro de Pario” y “Cerro Prieto”, teniendo un total de diez sitios (Tabla 2). Los árboles fueron elegidos al azar buscando una separación mínima de 30 m para reducir la posibilidad de consanguinidad. Se colectaron 10 conos de 8-10 individuos por sitio, excepto en uno (2913 m.), ya que debido a la baja disponibilidad de árboles en estado reproductivo solamente se colectaron conos de dos individuos. Los conos una vez colectados, se guardaron en bolsas de papel, se etiquetaron y se transportaron al laboratorio. Para facilitar el entendimiento, más adelante nos referiremos a la altitud únicamente como 2100, 2300, 2500, 2700 y 2900 m tal como se describe en la siguiente tabla.

Tabla 2. Sitios de colecta de los conos de *Pinus pseudostrobus* Lindl ubicados en dos montañas de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.

Altitud (m.s.n.m.)	Etiqueta	No. ind	Montaña	Localidad
2120	2100	8	Prieto	El Rosario
2180	2100	10	Pario	La Pinalosa
2253	2300	8	Prieto	El Maguey
2353	2300	8	Pario	Salomé
2460	2500	8	Prieto	El Destiladero
2533	2500	10	Pario	La Alberca
2690	2700	10	Prieto	Juritzicuario
2740	2700	10	Pario	Pario 1
2901	2900	8	Pario	Pario 2
2913	2900	2	Prieto	C. Prieto

Los conos fueron separados de manera individual, por localidad y árbol materno con el propósito de obtener el número total de semillas producidas por cono y de realizar las pruebas de germinación, asegurando que las semillas no se

mezclaran entre conos ni entre sitios. Posteriormente, se expusieron al sol con el fin de disminuir el contenido de agua y facilitar la apertura de los conos.

Una vez que se extrajeron las semillas de todos los conos, estas se desalaron y se llevaron al banco de germoplasma de la Comisión Forestal del Estado de Michoacán (COFOM), ahí las semillas de cada uno de los conos se colocaron en una columna de aire donde las semillas vanas flotaron y las llenas (con megagametofito y embrión) permanecieron en la base de la columna. Tanto las semillas vanas como las llenas se contabilizaron para determinar el potencial y la eficiencia de semillas de las distintas poblaciones.

5.3.3 Evaluación de indicadores reproductivos

Para evaluar los atributos de los conos, se consideraron cinco estróbilos tomados al azar de cada uno de los árboles de las distintas poblaciones. La longitud se tomó con un vernier electrónico, mientras que para el peso se utilizó una balanza digital.

Para evaluar el potencial de producción de semillas (PPS) se siguió la metodología propuesta por Bramlett y colaboradores (1977), se descartaron las escamas infértiles ubicadas en la base y el ápice del cono, posteriormente, se contabilizó el número de escamas fértiles y se multiplicaron por dos, que es el número de semillas que biológicamente puede producir cada escama, de esta forma se obtuvo el número potencial de producción de semillas por cono (PPS), con la fórmula:

$$\text{PPS} = \text{Número de escamas fértiles} * 2$$

La productividad por población se calculó mediante la eficiencia de semillas (ES). La eficiencia de semillas se expresa como la proporción entre semillas llenas y semillas potenciales mediante la siguiente fórmula:

$$ES = (\text{total de semillas llenas} / \text{PPS}) * 100$$

El peso de una semilla por cono (PUS) se tomó seleccionando una semilla al azar de cinco conos elegidos de la misma forma por cada árbol de los distintos sitios de colecta. El peso total de semillas por cono se determinó de la misma forma.

5.3.4 Experimentos de germinación

Para evaluar si la capacidad de germinación difiere entre altitudes y entre montañas, se realizó un primer experimento que consistió en poner a germinar las semillas en condiciones control, es decir a una temperatura de 15 °C y sin estrés hídrico, adicionando únicamente agua destilada. El segundo experimento fue con el objetivo de simular los efectos de escenarios de cambio climático sobre la germinación. Este experimento se basó en diferencias en temperatura y estrés hídrico. Para la temperatura se utilizaron seis tratamientos que van desde los 10 hasta los 35°C, el estrés hídrico contó con tres niveles generados mediante diferentes soluciones de Polietilenglicol 8000 (PEG 8000, Sigma) a diferentes concentraciones. Considerando los seis tratamientos de temperatura (T: 10, 15, 20, 25, 30 y 35 °C) y los tres niveles de estrés hídrico (EH: Sin, Medio Alto), en total se tuvieron 18 tratamientos. Los cálculos para determinar el potencial hídrico y las concentraciones de PEG se realizaron utilizando el programa Solute Potential and Molar-Molal-Solute/g Water Interconversion (SPMM por sus siglas en inglés, Michel y Radcliffe, 1985). Los tratamientos de estrés hídrico corresponden a un potencial hídrico en Megapascales (MPa): [1] 0.0 (agua destilada), [2] -0.3 MPa y [3] -0.6 MPa. Las soluciones de PEG (20 ml) se depositaron en cajas de Petri (100 x 15 mm) donde se colocaron 20 semillas, utilizando gasa estéril para evitar que las semillas se hundieran en la solución. La germinación se llevó a cabo en cámaras de germinación con dos periodos de luz (presencia / ausencia) con una duración de 12 horas por periodo. Previo al inicio del experimento, las semillas se sometieron a un proceso de estratificación a una temperatura de 5°C durante 15 días.

Para conformar cada tratamiento de ambos experimentos, se seleccionaron cinco individuos de cada sitio. De estos se eligieron cuatro conos y de cada uno se tomaron cinco semillas, obteniendo un total de 20 semillas por individuo, las cuales se colocaron en una caja de Petri, teniendo un total de 100 semillas por altitud. Los individuos, conos y semillas se seleccionaron al azar. Por lo tanto, cada caja de Petri representa a un individuo diferente, teniendo un total de cinco réplicas y 100 semillas por altitud para cada tratamiento. La germinación se revisó cada tercer día y se consideró una semilla como germinada cuando la radícula era evidente. Ambos experimentos de germinación tuvieron una duración de 40 días. Para la altitud 2900 de Cerro Prieto se tuvo una baja disponibilidad de individuos reproductivos y únicamente se utilizaron dos individuos que corresponden a dos cajas de Petri.

5.3.5 Análisis estadístico

Con el objetivo de determinar diferencias en el índice de estrés hídrico, los indicadores reproductivos y la germinación de las distintas altitudes, se aplicaron distintos tipos de análisis dependiendo de la naturaleza de la variable de respuesta. Para las variables continuas se utilizaron modelos basados en la distribución normal, mientras que para recuentos y proporciones que son variables no normales, se usaron modelos lineares generalizados (GLM) utilizando el error de distribución de Poisson para el primero y binomial para el segundo.

- El primer análisis, utilizado para variables continuas: peso del cono, longitud del cono y el peso de semillas fueron analizados mediante un análisis de covarianza (ANCOVA), previa exploración de los datos. La altitud de cada población se utilizó como una variable explicativa categórica.
- El segundo tipo de análisis fue para las variables de conteo, que dada su naturaleza no presentan una distribución normal. Estas son: número de semillas vanas, número de semillas llenas y potencial de producción de semillas. Para este tipo de variables se emplearon modelos lineares generalizados (GLM) utilizando el error de distribución de Poisson.

- Para las variables que representan proporciones como la eficiencia de semillas, se analizaron como una variable binaria utilizando un modelo lineal generalizado (GLM) empleando un error de distribución quasibinomial.
- Para evaluar la germinación control, se utilizó un diseño de análisis de covarianza donde la variable de respuesta fue la proporción de germinación y las variables explicativas fueron el tiempo, la altitud (Alt: 2100, 2300, 2500, 2700 y 2900), y las dos montañas (Cerro de Pario y Cerro Prieto). Para este análisis se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) con error binomial.
- Para el segundo experimento de germinación también se utilizó un diseño de análisis de covarianza para comparar la proporción final de germinación como variable de respuesta y las variables explicativas fueron: altitud, temperatura (Temp: 10, 15, 20, 25, 30 y 35) y Estrés Hídrico (EH: Sin, Medio y Alto). Se realizó un análisis por separado para cada montaña. Para este análisis se utilizó un modelo lineal generalizado con error binomial. La Altitud que se consideró como variable continua se incluyó en un modelo cuadrático de la forma $y = mx + mx^2 + b$, donde m es la pendiente, b la ordenada al origen y x representa la altitud.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa estadístico R versión 3.3.3 (R Development Core Team, 2017)

VI. RESULTADOS

6.1 Índice de estrés hídrico (IEH)

De acuerdo con el índice de estrés hídrico, las poblaciones de *P. pseudostrobus* de las dos montañas presentaron estrés, aunque existe una variación importante entre poblaciones, con un promedio general (\pm EE) de $0.09 (\pm 0.004)$. La población que presentó el mayor grado de estrés es la que se ubica en el extremo altitudinal inferior a los 2130 m en Cerro de Pario con $0.13 (\pm 0.03)$, mientras que la población con el menor nivel de estrés (0.073 ± 0.006) está ubicada a los 2706 m también de Cerro de Pario (Fig. 2). Aunque gráficamente se observa una tendencia de que el estrés disminuye con la altitud, ésta no fue significativa (Alt: $F_{(1,10)} = 4.48$, $p = 0.06$) y tampoco se encontraron diferencias entre las dos montañas (Mont: $F_{(1,10)} = 1.09$, $p = 0.31$) o la interacción (Alt:Mont, $F_{(1,10)} = 3.31$, $p = 0.09$; Fig. 2).

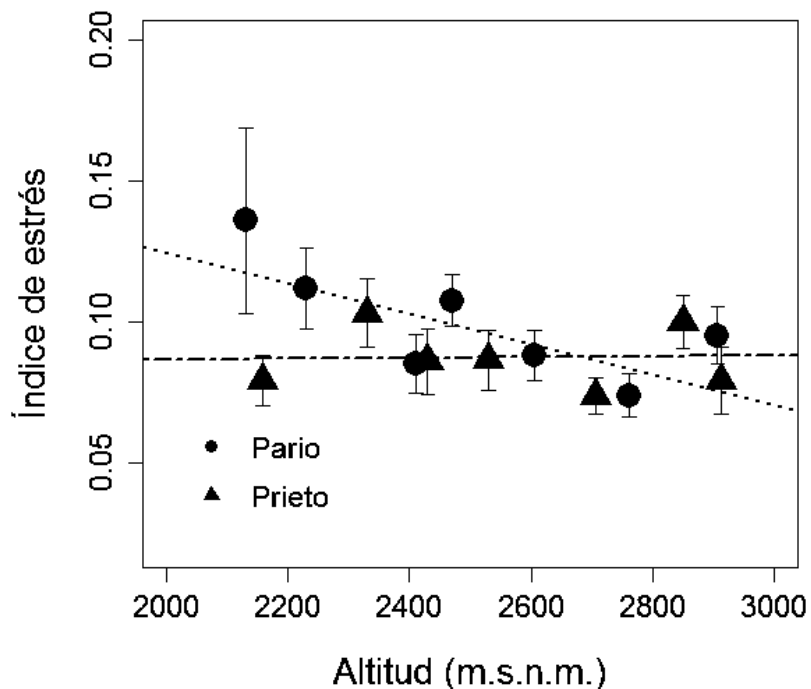


Figura 2. Evaluación del índice de estrés en 14 poblaciones de *Pinus pseudostrobus* Lindl ubicadas en dos montañas a lo largo de un gradiente altitudinal en Nuevo San Juan Parangaricutiro. El nivel de estrés está basado en el Índice de Estrés Hídrico (IEH) que puede tomar valores desde 0 hasta 1, donde 0 significa que no existe estrés y 1 significa

que las poblaciones se encuentran sometidas a un alto nivel de estrés, cuantificado por el estado de la copa y el follaje.

6.2 Atributos reproductivos

6.2.1 Peso y longitud de conos

Para el caso de los conos, se encontró que estos tuvieron una baja variación en peso, con un promedio (media \pm EE) de 40.7 g \pm 1.4 g, encontrándose el de menor (36.1 g \pm 5.5 g) y mayor peso (49.8 g \pm 5.9 g) a una altitud de 2180 y 2253 m, respectivamente. El análisis de co-varianza no encontró una variación significativa del peso con la altitud y tampoco diferente entre las montañas o entre la interacción (Alt:Mont) (Tabla 3). Sin embargo, la longitud del cono si mostró una gran variación entre las poblaciones (Fig. 3), con un promedio (media \pm EE) de 9.3 cm \pm 0.22 cm. La población que presentó la mayor longitud del cono (10.5 cm \pm 0.5 cm) fue la que se ubica a los 2180 m de altitud que pertenece al extremo inferior de la montaña de Pario, mientras que la menor longitud (8.1 cm \pm 0.5 cm) corresponde a los individuos de la población de los 2901 m de la misma montaña. La relación longitud del cono con la altitud fue significativa únicamente para el Cerro de Pario con una relación negativa, mientras que para Cerro Prieto la longitud varió independientemente de la altitud, lo que hizo que la interacción (Alt:Mont) fuera significativa (Tabla 3; Fig. 3).

Tabla 3. Resultados de los análisis estadísticos aplicados al peso y longitud de los conos de *Pinus pseudostrobus* Lindl colectados en dos montañas de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. F = valor de F, gl= grados de libertad, p= probabilidad, * diferencias significativas, ns indica que el factor no fue significativo y removido del modelo final.

	Altitud			Montaña			Alt:Mont		
	F	gl	p	F	gl	p	F	gl	p
Peso	3.51	1,6	0.11	0.14	1,6	0.72	4.13	1,6	0.09
Longitud	5.24	1,6	0.06	0.17	1,6	0.69	8.81	1,6	<0.05*

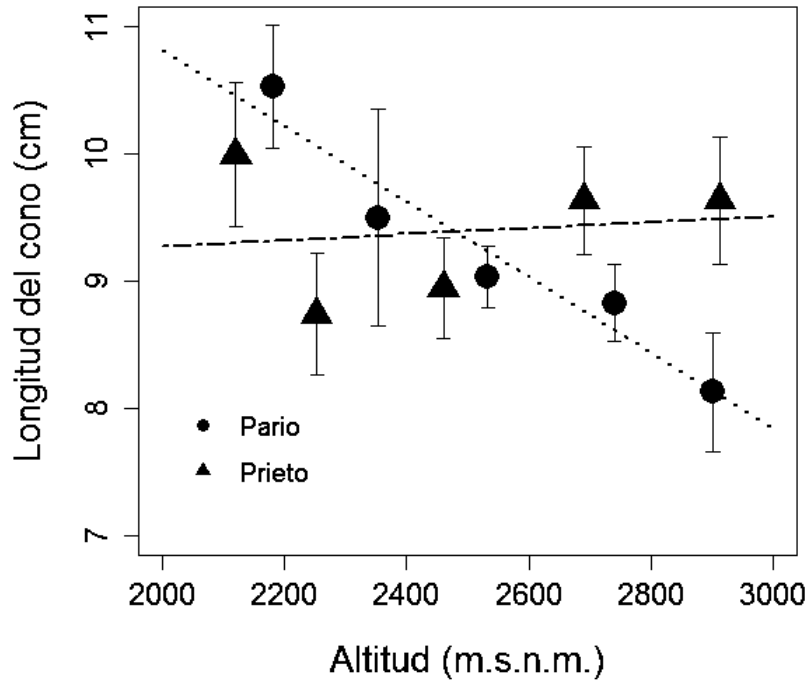


Figura 3. Longitud de conos de las distintas poblaciones de *Pinus pseudostrobus* Lindl ubicadas en dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Las barras representan el error estándar.

6.2.2 Peso de semillas

La variación entre poblaciones del peso de una semillas (PUS) fue baja con una media (\pm EE) de 0.015 g (\pm 0.0003 g). El menor peso promedio fue de 0.013 g (\pm 0.0008 g) registrado para las semillas de la altitud 2740 m, mientras que el mayor fue de 0.016 g (\pm 0.001 g) perteneciente a la población de 2900, ambas de Cerro de Pario. Para el peso total de semillas por cono (PTS) se encontró una media de 1.01 g (\pm 0.07 g), encontrándose el de menor 0.52 g (\pm 0.06 g) y mayor peso 1.29 g (\pm 0.14 g) a una altitud de 2901 y 2460 m, respectivamente. El análisis estadístico aplicado al peso de las semillas (PUS y PTS) no encontró una relación significativa con la altitud y tampoco encontró diferencias significativas entre las montañas o la interacción (Alt:Mont).

Tabla 4. Resultados de los análisis estadísticos aplicados a las semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl colectadas en dos montañas de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Se presentan los estadísticos del modelo χ^2/F , para los modelos lineales generalizados y de varianza, respectivamente, así como los grados de libertad y la probabilidad. * = diferencias significativas, ns Indica que el factor no fue significativo y removido del modelo final.

	Altitud			Altitud^2			Montaña			Alt:Mont		
	χ^2/F	gl	p	χ^2/F	gl	p	χ^2/F	gl	p	χ^2/F	gl	p
Peso de una semilla	0.03	1,6	0.86	-	-	-	0.005	1,6	0.95	0.04	1,6	0.85
Peso total de semillas	0.59	1,6	0.47	-	-	-	0.009	1,6	0.93	0.40	1,6	0.55
Semillas llenas	2.12	1,9	0.53	-	-	-	0.77	1,9	0.71	0.25	1,9	0.83
Semillas vanas	5.69	8,9	<0.01**	-	-	-	-	-	ns	-	-	ns
Potencial de semillas	3.28	1,9	0.07	-	-	-	8.07	1,9	<0.01**	-	-	ns
Eficiencia de semillas	0.07	1,7	0.79	9.73	1,7	<0.05*	-	-	ns	-	-	ns

6.2.3 Semillas llenas

Según los resultados existe variación entre el número de semillas llenas por cono, con un promedio (\pm EE) de 55 semillas (\pm 5). El valor más bajo y el más alto (29 ± 3 ; 76 ± 7) se encontraron en Cerro de Pario a altitudes de 2901 y 2740 m respectivamente. A pesar de que existe variación entre los sitios, los resultados de los análisis no indicaron una relación significativa con la altitud y tampoco diferente entre las montañas o la interacción (Tabla 4).

6.2.4 Semillas vanas

Se encontró un promedio (\pm EE) de 10 semillas vanas por cono (\pm 1). Los valores más altos se encontraron en los límites inferiores de la distribución altitudinal de cada montaña, mientras que la menor cantidad de semillas vanas fueron 4 (\pm 1) perteneciente a la población de los 2901 m de Cerro de Pario. Los análisis indicaron una relación negativa con la altitud y esta relación fue similar entre montañas (Tabla 4; Fig. 4).

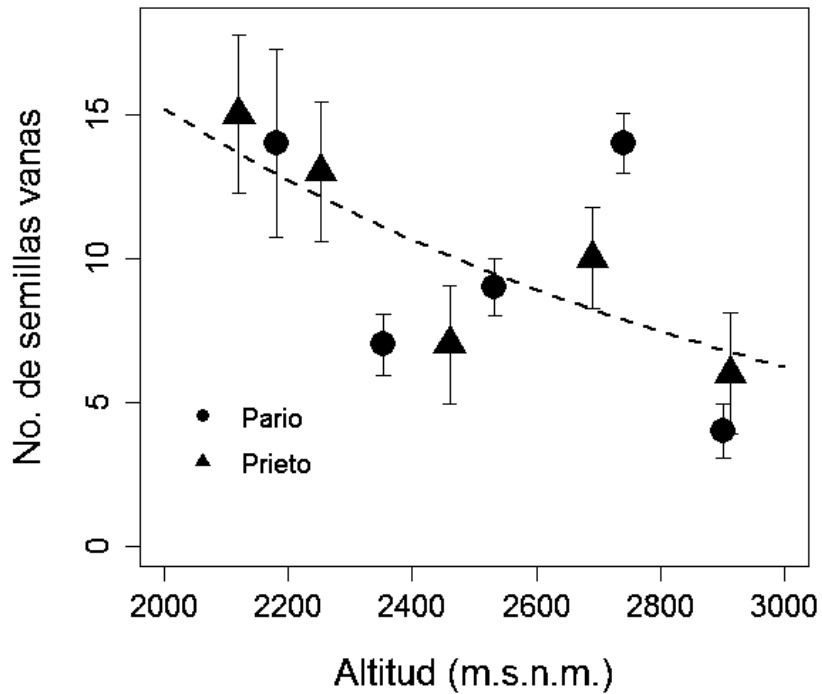


Figura 4. Promedio de semillas vanas por cono de poblaciones de *Pinus pseudostrobus* Lindl ubicadas en dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Las barras representan el error estándar.

6.2.5 Producción potencial de semillas

El modelo lineal generalizado (GLM) indicó una relación negativa entre la producción potencial de semillas con la altitud y con diferencias entre montañas, pero la interacción no fue significativa (Tabla 4). La PPS promedio (\pm EE) fue de 189 semillas/cono (\pm 5). La menor y mayor producción de semillas (131 ± 8 ; 189 ± 9) se encontraron a 2690 y 2180 m, respectivamente siendo la primera de Cerro de Prieto y la segunda de Cerro Pario (Fig. 5).

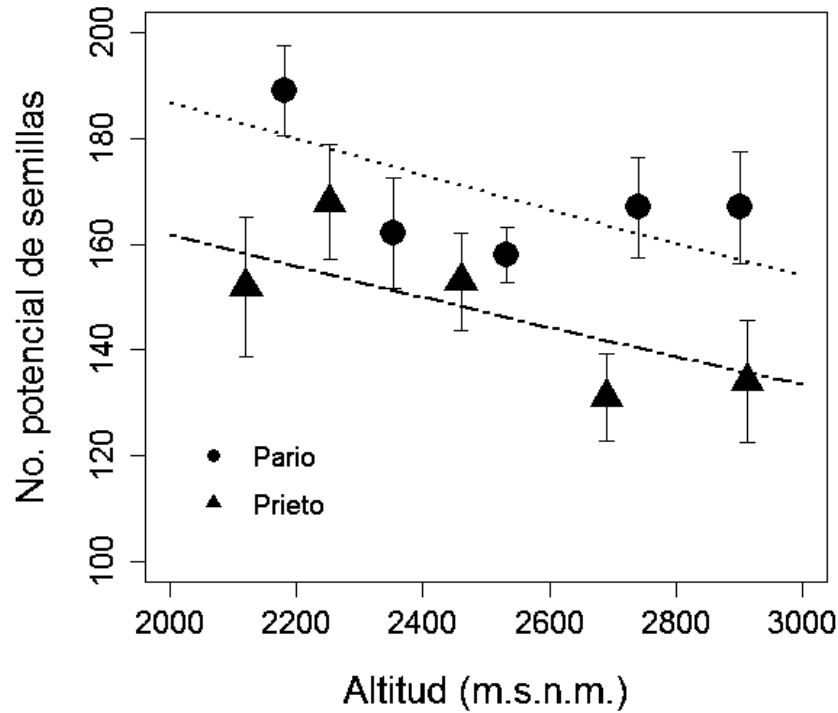


Figura 5. Promedio de producción potencial de semillas (PPS) de las distintas poblaciones de *Pinus pseudostrobus* Lindl ubicadas en dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Las barras representan el error estándar.

6.2.6 Eficiencia de semillas

La eficiencia general promedio (\pm EE) fue de $0.34 (\pm 0.03)$ y presentó una variación muy amplia entre las diferentes altitudes, los valores más bajos pertenecen a los extremos altitudinales superior e inferior de ambas montañas. Particularmente, el valor más bajo (0.17 ± 0.01) pertenece a la altitud de 2901 m de Cerro de Pario (Fig. 6). Los promedios de eficiencia más altos se presentaron en las altitudes que se ubican en la parte central del gradiente (2690 a 2740 m). La mayor eficiencia promedio (0.46 ± 0.03) pertenece a la altitud de 2690 m de Cerro Prieto (Fig. 6). Interesantemente y contrario al resto de las variables analizadas, esto resultó en una relación cuadrática significativa con la altitud y que además fue similar entre montañas (Tabla 4).

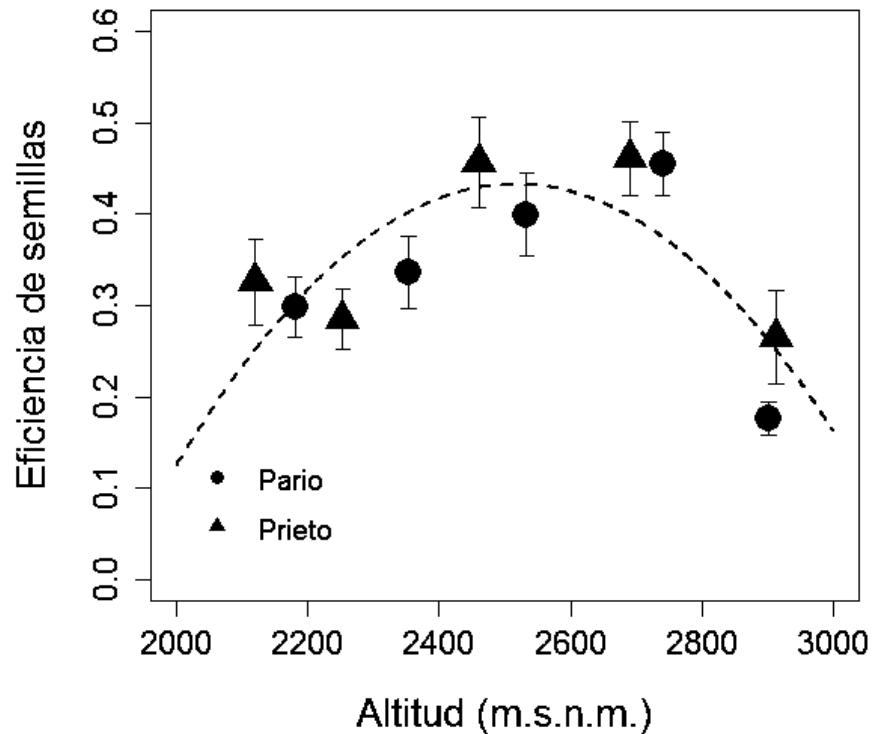


Figura 6. Proporción de la eficiencia de semillas de las distintas poblaciones de *Pinus pseudostrobus* Lindl ubicadas en dos montañas de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Las barras representan ± 1 EE.

6.3 Germinación control a través del tiempo

Después de 40 días de monitoreo del primer experimento de germinación, los resultados indican que *Pinus pseudostrobus* tiene una alta capacidad germinativa ya que en general considerando las diferentes poblaciones de las dos montañas se obtuvo una probabilidad de germinación promedio (\pm EE) de 0.4 (\pm 0.07) (Fig. 7). Sin embargo, existen diferencias significativas importantes entre altitudes y entre montañas, (Tabla 5), ya que para Cerro de Pario, la menor y mayor germinación 0.01 y 0.63 (\pm 0.01; \pm 0.13) fue a los 2100 y 2700 m, respectivamente. Por el contrario, para Cerro Prieto la mayor germinación fue de 0.71 (\pm 0.10) a 2100 m (Fig. 7). El análisis estadístico indicó que todos los factores considerados en el modelo son significativos (Tabla 5). De manera general, las semillas procedentes de la montaña de Pario presentaron una proporción de germinación menor (0.36 ± 0.09) en comparación con la germinación de la montaña Cerro Prieto (0.44 ± 0.10)

(Fig. 8). Es interesante resaltar que para Cerro de Pario la germinación fue mayor a altitudes intermedias (2700 m) y las mas bajas se registraron en los límites altitudinales inferior y superior. En contraste, para Cerro Prieto, la relación fue negativa con la mayor germinacion a 2100 m (Fig. 8).

Tabla 5. Resultados de los análisis estadísticos aplicados a la germinación control de semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl procedentes de dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. χ^2 = devianza, gl= grados de libertad, p=probabilidad, * indica diferencias significativas.

Factor	χ^2	gl	p
Tiempo	926.37	1	<0.001*
Altitud	141.56	4	<0.001*
Montaña	118.32	1	<0.001*
Tiempo:Altitud	45.01	4	<0.001*
Tiempo:Mont	9.46	1	<0.01*
Altitud:Mont	588.93	4	<0.001*
Tiempo:Alt:Mon	12.58	4	<0.05*

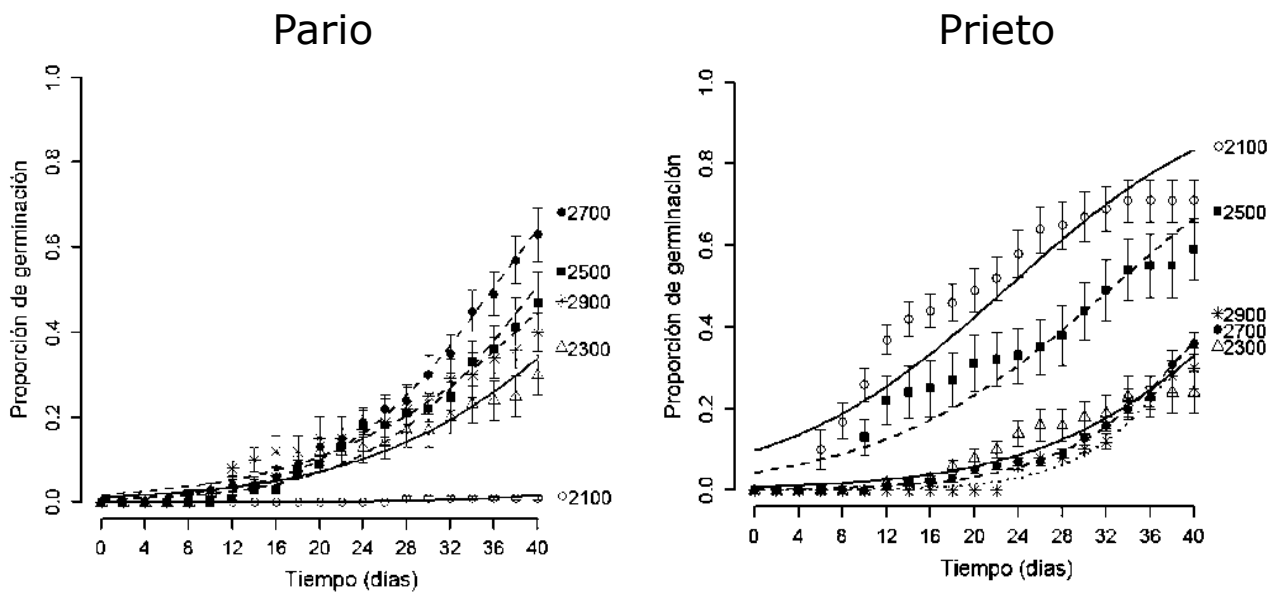


Figura 7. Germinación a lo largo del tiempo de semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl en condiciones control (15 °C y sin estrés hídrico). Las semillas provienen de diferentes procedencias altitudinales ubicadas en dos montañas de la comunidad de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Los diferentes símbolos representan el promedio de

germinación por cada altitud y las barras representan ± 1 EE. Las líneas de predicción se obtuvieron a partir de un modelo lineal generalizado binomial (ver métodos).

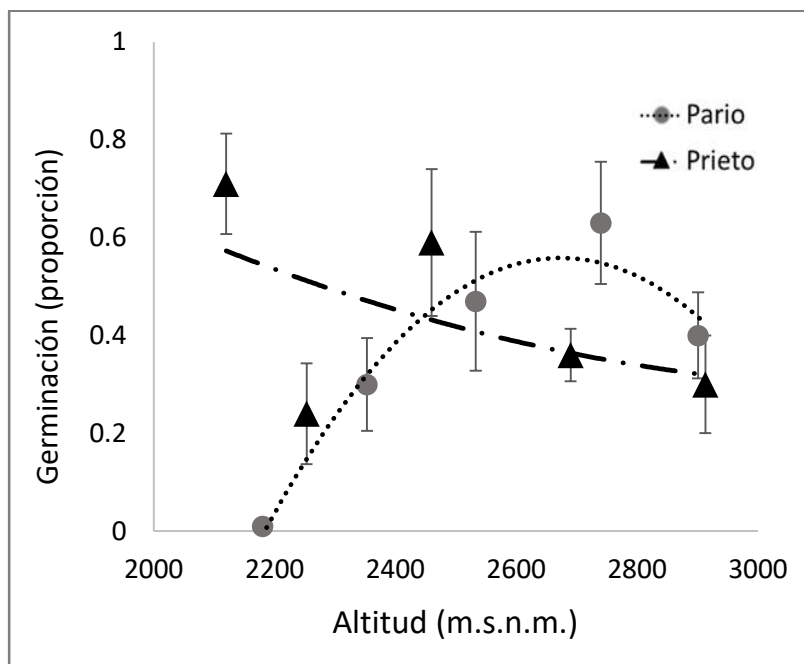


Figura 8. Germinación final de semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl en condiciones control (15 °C y sin estrés hídrico). Las semillas provienen de diferentes procedencias altitudinales ubicadas en dos montañas de la comunidad de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Los diferentes símbolos representan el promedio de germinación por cada altitud y las barras representan ± 1 EE.

6.4 Germinación bajo escenarios de cambio climático

Con base en los resultados obtenidos en los experimentos de germinación bajo escenarios de cambio climático se pueden ver tres patrones importantes: 1) la germinación a cualquier temperatura sigue el mismo patrón del experimento control de ambas montañas (Fig. 7 y 8). Es decir, para Cerro de Pario, la mayor germinación se da en altitudes intermedias (2500 y 2700 m) y la menor en los límites altitudinales (2100 y 2900 m), mientras que para Cerro Prieto, la germinación a cualquier temperatura, siguió una relación negativa con la altitud; 2) aunque existe una variación importante entre las temperaturas, en ambas montañas a temperaturas intermedias (15, 20 y 25 °C) se alcanzan mayores porcentajes de germinación. Por

el contrario, las extremas (10, 30 y 35 °C) son las que menor germinación presentaron (Fig. 9); 3) al parecer, las semillas de *Pinus pseudostrobus* tendrían capacidad de germinar en condiciones de estrés hídrico moderado, al menos en temperaturas intermedias (15 y 20°C). Incluso bajo un estrés hídrico aún mayor, a temperaturas intermedias, la germinación disminuye sólo ligeramente. Sin embargo, a cualquier nivel de estrés hídrico, si las temperaturas son extremas (10 y 35°C) la germinación decae súbitamente (Fig. 9).

Tabla 6. Resultados de los análisis estadísticos aplicados a la germinación final de semillas de poblaciones de *Pinus pseudostrobus* Lindl bajo condiciones de cambio climático procedentes de dos montañas de la Comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. χ^2 = devianza, gl= grados de libertad, p=probabilidad, * indica diferencias significativas.

Factor	Cerro de Pario			Cerro Prieto		
	χ^2	gl	p	χ^2	gl	p
Temp.	15.9	1,449	0.06	0.67	1,395	0.75
I (Temp^2)	839.7	1,449	<0.001**	934.5	1,395	<0.001**
EH	52.1	2,449	<0.01*	140.5	2,395	<0.001**

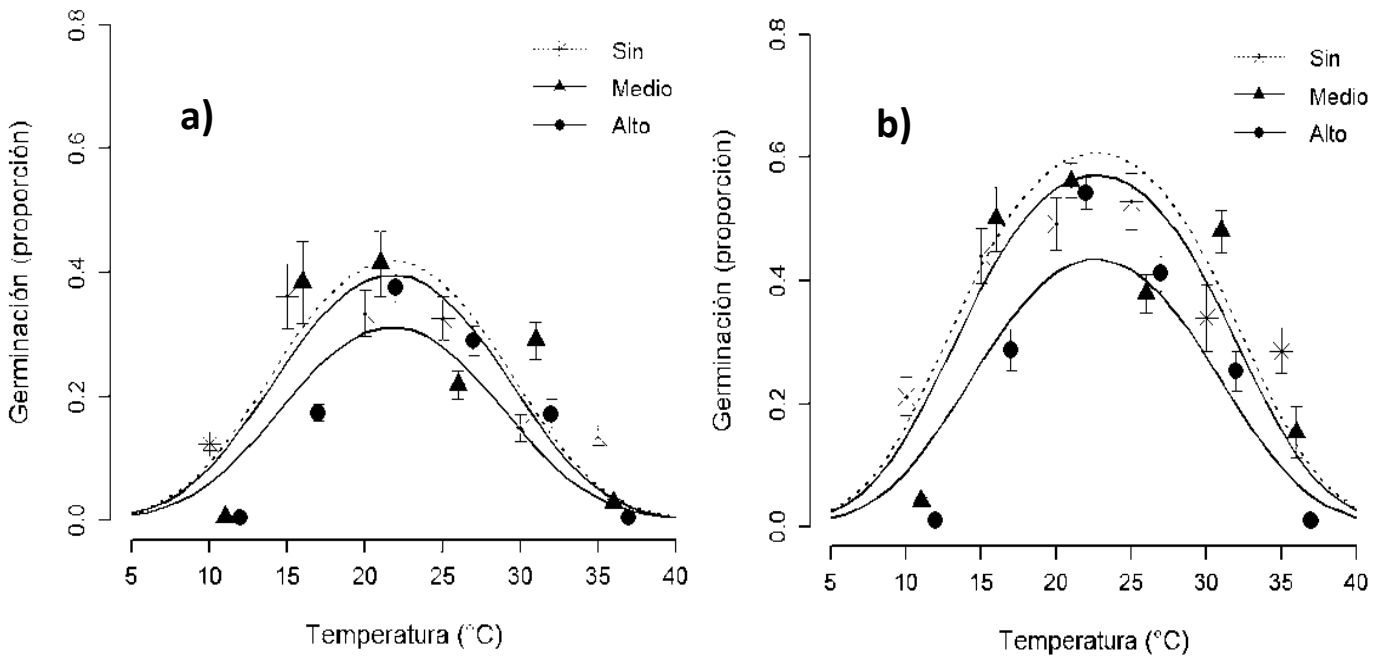


Figura 9. Proporción de germinación de semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl sometidas a diferentes escenarios de cambio climático. a) Cerro de Pario, b) Cerro Prieto. Los diferentes símbolos representan el promedio de germinación de las cinco altitudes por temperatura para cada nivel de estrés. Las barras representan ± 1 EE. Las líneas de predicción para cada nivel de estrés (sin, medio y alto) se obtuvieron a partir de un modelo lineal generalizado cuadrático (ver métodos).

El ANCOVA realizado para evaluar el promedio de germinación de las altitudes de cada montaña, y en el cual se incluye la temperatura como un término cuadrático, indica que existen diferencias altamente significativas (Tabla 6). Según los resultados, el promedio de germinación de ambos cerros es mayor en las temperaturas centrales del gradiente, es decir, 15, 20 y 25 °C (Fig. 9). Además, Cerro Prieto presenta promedios de germinación más altos en comparación a los registrados para Cerro de Pario (Fig. 9). Para las procedencias de Cerro de Pario, el mayor promedio de germinación (\pm EE) fue de 0.41 (\pm 0.10) registrado a la temperatura de 20 °C en combinación con un nivel de estrés medio. Bajo estas mismas condiciones, Cerro Prieto también obtuvo la germinación más alta, teniendo un promedio de 0.56 (\pm 0.5). Bajo temperaturas extremas (10 y 35 °C) combinadas

con un nivel de estrés alto se obtuvieron los promedios de germinación más bajos para las dos montañas con 0.004 (\pm 0.002) para Cerro de Pario y 0.01 (\pm 0.007) para Cerro Prieto (Fig. 9).

Considerando el nivel de estrés, el promedio general de germinación por montaña (\pm EE) fue superior en los tratamientos en los que no se adiciono PEG (sin estrés hídrico), con un promedio de germinación de 0.24 (\pm 0.04) para Cerro de Pario y 0.38 (\pm 0.05) para Cerro Prieto (Fig. 9). El promedio de la germinación con estrés medio (-0.3 MPa) tuvo poca variación respecto al tratamiento sin estrés, no así en los tratamientos con estrés alto (-0.6 MPa), ya que en estos tratamientos el promedio general fue el más bajo con 0.17 (\pm 0.05) y 0.25 (\pm 0.08) para Cerro de Pario y Cerro Prieto, respectivamente (Fig. 9).

El modelo lineal generalizado (GLM) aplicado a la germinación de las diferentes altitudes, y en el que se incluyó un término cuadrático, indica que existen diferencias significativas para todos los términos dentro del modelo, incluida la interacción Temperatura: Estrés hídrico (Tabla 7).

Tabla 7. Resultados de los análisis estadísticos aplicados a la germinación de semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl procedentes de dos montañas de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. χ^2 = devianza, gl= grados de libertad, p=probabilidad, * indica diferencias significativas.

Factor	Cerro de Pario			Cerro Prieto		
	χ^2	gl	p	χ^2	gl	p
Altitud (Alt)	127.3	1,449	<0.001**	321.8	1,395	<0.001**
I (Alt^2)	73.1	1,449	<0.001**	29.7	1,395	<0.05*
Temperatura	969.6	5,449	<0.001**	1058.2	5,395	<0.001**
Estrés Hídrico	53.9	2,499	<0.01*	149.4	2,395	<0.001**
Temp:EH	277.5	10,449	<0.001**	327.3	10,395	<0.001**

La germinación de las semillas sin estrés hídrico (sin adicionar PEG) fue distinta entre las procedencias altitudinales de las montañas. De manera general, las semillas de las procedencias de Pario lograron germinar en mayor proporción a

una temperatura de 15°C con un promedio (\pm EE) de 0.36 (\pm 0.09), mientras que la germinación promedio más baja fue de 0.12 (\pm 0.05) perteneciente al tratamiento de 10°C (Fig. 10 a). La germinación de las procedencias de la montaña de Prieto también fue diferente entre las distintas altitudes. La mayor germinación se presentó a la temperatura de 25° con un promedio (\pm EE) de 0.53 (\pm 0.09), mientras que la más baja se registró a los 10°C con un promedio de 0.21 (\pm 0.06; Fig. 10 b).

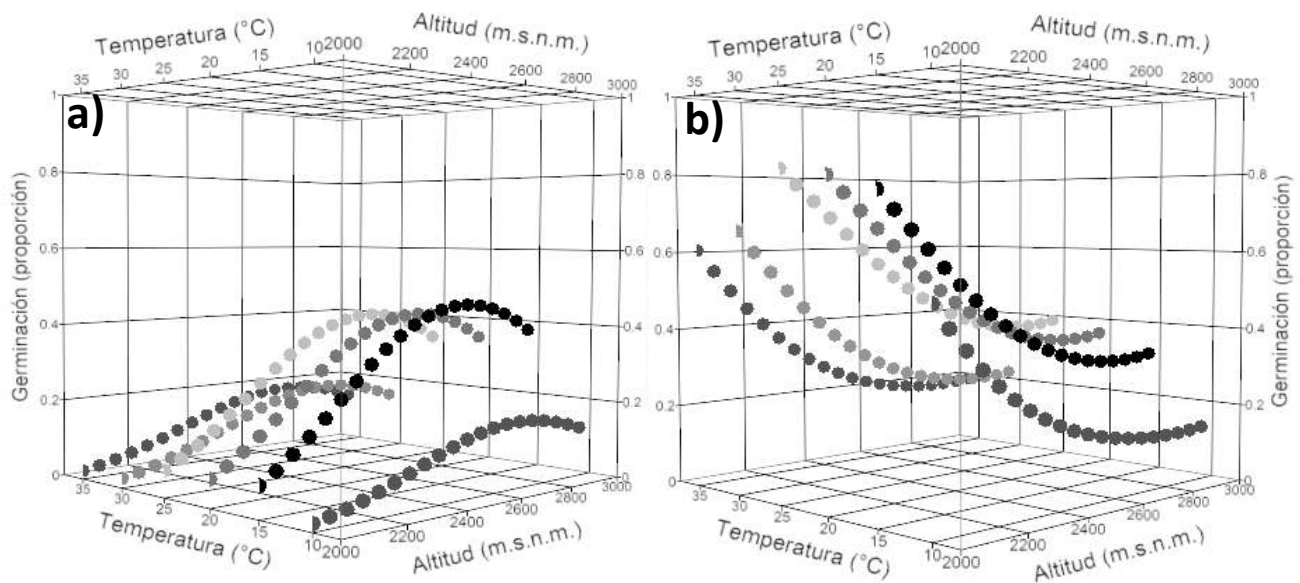


Figura 10. Proporción de germinación de semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl sometidas al tratamiento sin PEG (sin estrés hídrico). a) Cerro de Parí, b) Cerro Prieto. Los símbolos representan la proporción de germinación predicha con base en el modelo estadístico a partir de un modelo lineal generalizado cuadrático (ver métodos). Los colores representan diferentes temperaturas. Las barras representan \pm 1 EE.

La germinación de las semillas sometidas a estrés hídrico medio (-0.3 MPa PEG) también fue distinta entre ambas montañas. Las semillas de las procedencias de Parí lograron germinar en mayor proporción a una temperatura de 20°C, con un promedio (\pm EE) de 0.41 (\pm 0.08), mientras que la germinación promedio más baja fue de 0.006 (\pm 0.004) perteneciente al tratamiento de 10°C (Fig. 11 a). La germinación para las procedencias de Prieto también fue diferente entre las distintas

altitudes, la mayor germinación se presentó a la temperatura de 20° con un promedio de 0.56 (± 0.09), la germinación promedio más baja la tuvieron las semillas sometidas a 10°C con un promedio de 0.04 (± 0.03) (Fig. 11 b).

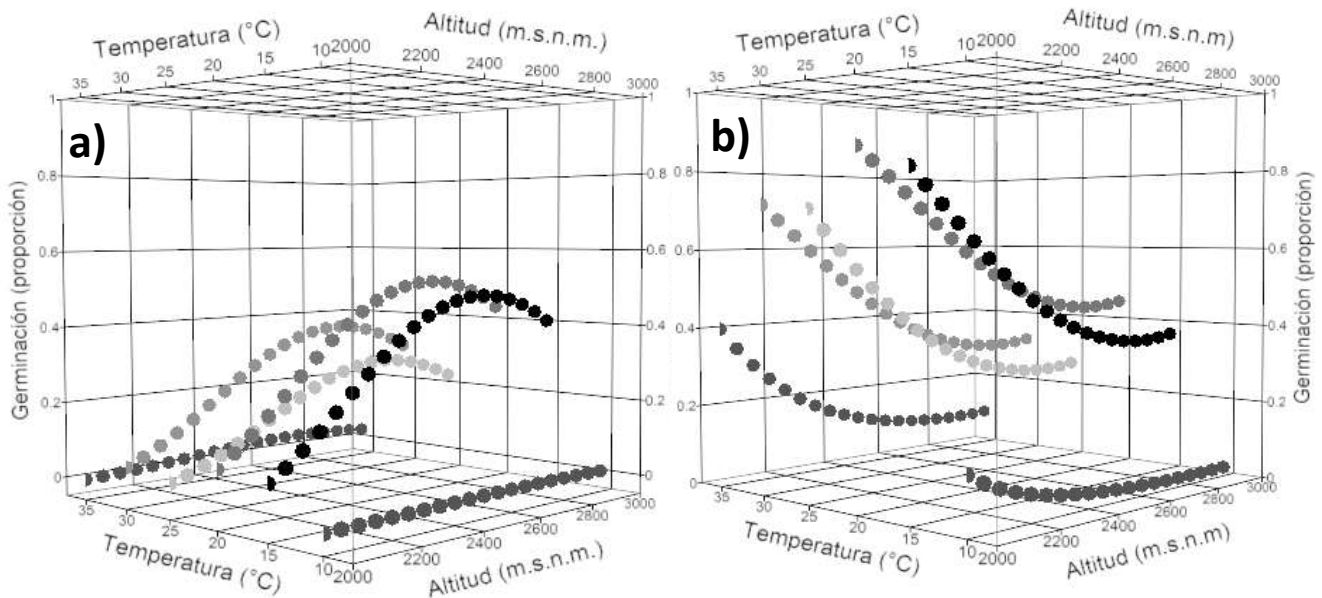


Figura 11. Proporción de germinación de semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl sometidas al tratamiento de estrés medio (-0.3 MPa). a) Cerro de Pario, b) Cerro Prieto. Los símbolos representan la proporción de germinación predicha con base en el modelo estadístico a partir de un modelo lineal generalizado cuadrático (ver métodos). Los colores representan diferentes temperaturas. Las barras representan ± 1 EE.

Las semillas que fueron sometidas al tratamiento de estrés hídrico alto (-0.6 MPa PEG) presentaron la germinación promedio más baja en las dos montañas. Las procedencias de Pario germinaron en mayor proporción a una temperatura de 20°C con un promedio (\pm EE) de 0.38 (± 0.09), mientras que la germinación promedio más baja fue de 0.004 (± 0.04) coincidiendo para las temperaturas de 10 y 35 °C (Fig. 12 a). Para las procedencias de Prieto la mayor germinación se presentó a la temperatura de 20° con un promedio de 0.54 (± 0.11), la germinación promedio más baja se registró en las los extremos de las temperaturas (10 y 35 °C) con un promedio de 0.01 (± 0.01 ; Fig. 12 b).

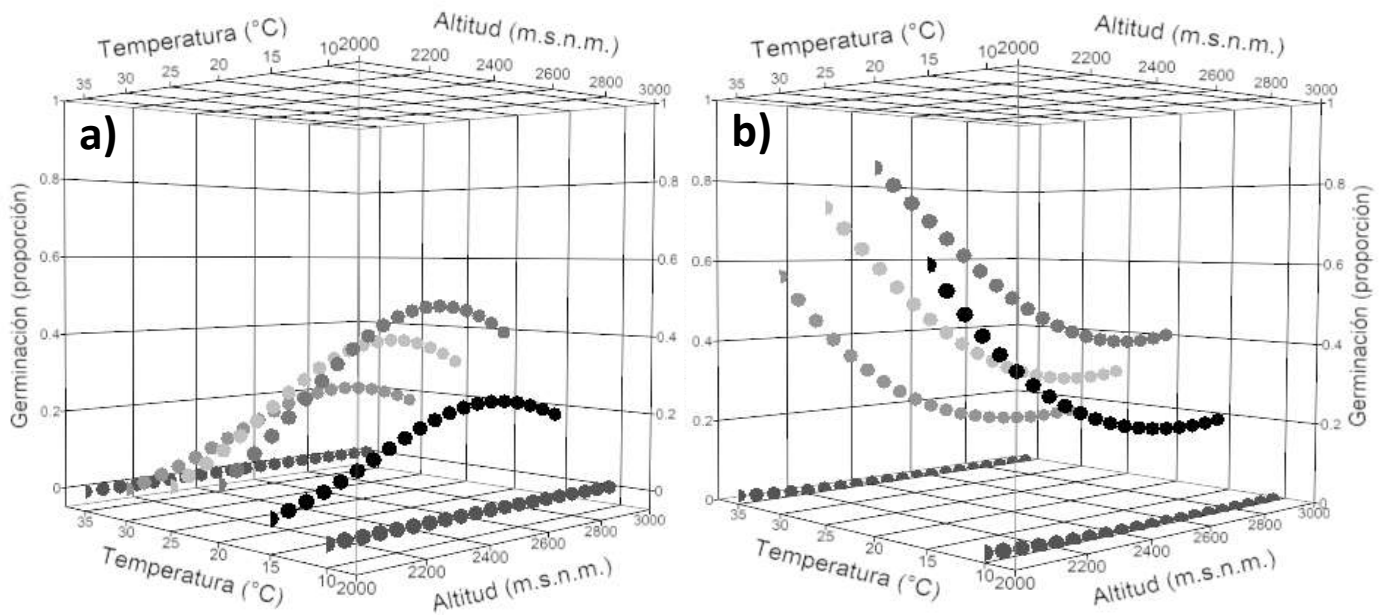


Figura 12. Proporción de germinación de semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl sometidas al tratamiento de estrés alto (-0.6 MPa). a) Cerro de Pario, b) Cerro Prieto. Los símbolos representan la proporción de germinación predicha con base en el modelo estadístico a partir de un modelo lineal generalizado cuadrático (ver métodos). Los colores representan diferentes temperaturas. Las barras representan ± 1 EE.

VII. DISCUSIÓN

Varios estudios indican que el aumento de la temperatura media global combinada con una disminución en la precipitación representa graves problemas para las poblaciones forestales, uno de ellos es el estrés al que estarán sometidas (Allen *et al.*, 2010; Hamrick, 2004; Gómez-Mendoza y Arriaga 2007; Castellanos-Acuña *et al.*, 2015). Los resultados obtenidos en la presente tesis, así como estudios previos (López-Toledo *et al.* 2017), indican que las poblaciones de *Pinus pseudostrobus* presentan estrés probablemente relacionado con las condiciones hídricas y que además estas están relacionadas con el desempeño ecológico de la especie, tales como algunos atributos reproductivos incluyendo la germinación.

7.1 Estrés y atributos reproductivos

El estrés en las plantas puede verse reflejado en diversos atributos entre los que se pueden mencionar atributos fisiológicos, del follaje y la copa, la supervivencia y reducción en el crecimiento, así, como en una mayor incidencia de plagas y enfermedades (Rigling *et al.*, 2013). En el caso de *Pinus pseudostrobus*, se observó un estrés en general bajo en los individuos, siendo diferentes entre las dos montañas evaluadas. Sin embargo, Cerro de Pario presentó en general mayor estrés que Cerro Prieto. Para el caso de Cerro de Pario se observó una relación negativa del estrés con la altitud, mientras que para Cerro Prieto el estrés en general fue similar en las distintas altitudes evaluadas. Trabajos previos en el área han demostrado que las poblaciones de *P. pseudostrobus* se encuentran sometidas a factores de estrés, especialmente aquellas de menor altitud. Así López-Toledo *et al.* (2017) en una evaluación en 2014 encontraron un mayor estrés que el reportado en este estudio, especialmente en las poblaciones de menor altitud (López-Toledo *et al.*, 2017; Solís-Sánchez, 2017). Esto puede deberse probablemente a la variación temporal en la precipitación y la temperatura, ya que el 2014 fue en general un año con sequía moderada contrario al año en que se realizó la evaluación de este estudio, el cual fue reportado sin sequía (Sistema Meteorológico Nacional, 2019). Aunque nos proporciona una idea general de la vulnerabilidad de los individuos ante factores climáticos, el índice de estrés hídrico utilizado en este estudio puede

parecer muy básico, por lo que se podría pensar que sería necesario desarrollar nuevas técnicas que cuantifiquen de manera más precisa el efecto de procesos de sequía sobre los individuos.

Los resultados de Villers y Trejo (1997) muestran que más de la mitad del país cambiaría sus condiciones de temperatura y precipitación, con tal intensidad que el tipo de clima que existe hoy podría ser clasificado como otro subtipo, de acuerdo con la clasificación de Koppen, modificada por García (García, 1998). Este cambio implicaría que las comunidades que actualmente habitan en esas áreas, se verían afectadas, y por lo tanto, tendrían que cambiar conforme al nuevo subtipo climático (Villers y Trejo, 2007). Se ha predicho que el impacto más significativo ocurrirá en zonas templadas o frías, lo que representa un serio problema para las especies que ahí habitan, ya que no poseen las adaptaciones necesarias para soportar esas nuevas temperaturas, por lo que su distribución se verá dramáticamente reducida, o incluso en algunos casos las especies podrían desaparecer (Quiroga y Premoli, 2013; Villers y Trejo, 2007; Rehfeldt *et al.*, 2012). Al habitar en un bosque templado, las poblaciones de *P. pseudostrobus* se verán afectadas, especialmente las poblaciones del límite inferior del gradiente altitudinal (2100-2400 m), las cuales se sugiere serán desplazadas por poblaciones de *P. michoacana* (Castellanos-Acuña *et al.*, 2013). Esta última especie, contrario a *P. pseudostrobus*, es posible que sea beneficiada en la parte más alta de su distribución ya que un aumento de temperatura liberaría la presión del frío en esta área y la distribución de las poblaciones *P. michoacana* ascendería en altitud (Gómez-Pineda *et al.* 2019).

En general, las zonas de baja altitud están asociadas a mayores temperaturas y en general menor precipitación, lo que conlleva a cambios fenotípicos a nivel de individuos y a cambios demográficos a nivel poblacional (Aitken *et al.*, 2008). Estimar la variación de los atributos de conos y semillas a lo largo de gradientes altitudinales, nos permite entender el efecto de dichos factores climáticos sobre el éxito reproductivo de las poblaciones (Jiménez, 2015). De acuerdo a los resultados, los atributos del cono, tales como peso y longitud,

presentaron una variación moderada. Específicamente, el peso no varió en función de la altitud lo que contrasta con lo encontrado por López-Toledo *et al.*, 2017 en donde se reportan mayores valores a altitudes intermedias y altas. En otras especies se ha encontrado que el aumento en la sequía tiene como consecuencia la reducción en la probabilidad de reproducción, el número de flores y tamaño y número de frutos producidos (Sánchez-Humanes y Espelta, 2011). Por esto, sería necesario conocer con mayor detalle la precipitación y temperatura de los años en los que se realizaron los estudios para explorar si los factores climáticos pueden afectar también dichos atributos.

Por otro lado, la longitud de los conos encontrada en este estudio (promedio $9.3 \pm EE 0.47$) representa una longitud intermedia respecto a otras poblaciones de Veracruz y Chiapas en donde se han registrado valores desde 7.6 hasta 12.1 cm de longitud, respectivamente (Márquez-García, 2007). Además, en este estudio se encontró una relación negativa con la altitud. En diversos trabajos se ha encontrado que varios atributos tanto morfológicos como reproductivos, entre los que se incluyen los de los conos, muestran una correlación con la altitud o la variación climática asociada a la altitud con atributos reproductivos (Bermejo, 1980). Este es el caso de *P. pseudostrobus*, ya que los conos con mayor longitud y mayor peso pertenecen a las poblaciones ubicadas en la parte inferior del gradiente altitudinal en ambas montañas. Lo anterior corrobora que la variación fisiológica y morfológica de una especie vegetal se encuentra íntimamente ligada a las condiciones medioambientales que prevalecen en el ciclo de vida de la misma, de modo que la estrecha relación planta-medio, marca la importante propiedad para la especie vegetal de poseer la suficiente flexibilidad de desarrollo o normas de reacción amplias para existir en las condiciones donde se ubica (Lambers *et al.*, 2008; Gurevitch *et al.*, 2006).

Evaluar la producción, llenado de semillas, eficiencia y germinación de semillas es de importancia para conocer el rendimiento de los árboles y detectar las posibles causas que intervienen en la productividad de los individuos. Se sabe que el número de escamas y de semillas (sean llenas o vanas), están afectadas por el

tamaño del cono, lo importante es la relación entre ellas. Es por eso que la eficiencia de semillas ya sea por árbol o de una población es la medida más importante por evaluar ya que nos da una medida directa de la productividad de las semillas (Bramlett *et al.*, 1977; Mendizábal-Hernández, 2015). Según Bramlett (1977), se espera que poblaciones de coníferas sanas, alcancen un porcentaje de semillas llenas por encima del 85%, una eficiencia de semillas mayor al 55% y una tasa de germinación superior al 90%. Si comparamos estos valores con los resultados obtenidos en este estudio, nos encontramos con porcentajes por debajo de lo señalado. Esto ocurre para todas las procedencias evaluadas, por ejemplo, la eficiencia de semilla va desde 17 a 46%, mientras que el promedio de todos los sitios evaluados es de 34.6%, que aunque es menor de lo establecido por Bramlett, es mayor a lo encontrado en otros trabajos para la misma especie, en donde se reporta una eficiencia de 24.4% y de 26.6% (Bello-González, 1988 y López-Toledo *et al.*, 2017). Particularmente, López-Toledo reporta que la mejor eficiencia se encontró en la altitud de 2700 con 34.2% en promedio, lo que coincide con este trabajo, ya que la mejor eficiencia para Cerro Prieto y Cerro Pario se encontró a esa misma altitud con un porcentaje de 46.1 y 45.4%, respectivamente. La mayor eficiencia de semillas se registró en las poblaciones situadas en la parte intermedia del gradiente altitudinal, mientras que las que pertenecen a los márgenes (inferior y superior) presentan los menores porcentajes. Esto se puede explicar considerando que el clima de estas altitudes representan condiciones extremas (sequías y heladas, respectivamente) para la especies lo que afecta el desempeño de los individuos incluyendo los atributos reproductivos (Sáenz-Romero *et al.*, 2006; Gonzalo-Turpin y Hazard, 2009; Castellanos-Acuña *et al.*, 2013; Quiroga y Premoli, 2013; Ortiz-Bibian, 2014; López-Toledo *et al.*, 2017).

La mayoría de las especies arbóreas tienen una variación interanual importante en la producción de semillas e incluso llegan a producir grandes cantidades en intervalos de varios años (año semilleros) (Alba-Landa *et al.*, 2001; Sala *et al.*, 2012). Esta característica puede estar correlacionada con algunos factores del clima y la madurez del árbol (Boyer, 1987; Cain y Shelton, 2000; Mendizábal-Hernández, 2015). Para el caso de *P. pseudostrobus* también es

posible que la producción de semillas tenga una variación interanual importante pues en 2015 y 2017 se colectaron cantidades importantes de semillas (López-Toledo *et al.*, 2017), pero no en la temporada reproductiva de 2016 en donde hubo una reproducción nula o casi nula. Esta variación es típica en las especies, por ejemplo, en *P. oaxacana* utilizando los mismos sitios y los mismos árboles, se encontró una variación muy importante en la producción potencial de semillas entre dos años de estudio (Alba-Landa *et al.*, 2001)

Por las diferencias encontradas se puede decir que el potencial y la eficiencia de semillas de pinos varía significativamente en condiciones naturales tanto en el tiempo como en el espacio (ver Alba-Landa *et al.*, 2001, 2005; Hernández-Sánchez, 2006; Mendizábal-Hernández *et al.*, 2010; López-Toledo *et al.*, 2017). Lo anterior debido a que de un año a otro pueden variar distintos factores tales como la polinización y la calidad del polen (Bramlett, 1993). Además de la calidad de cada sitio, edad de los árboles, temperatura, precipitación y manejos silvícolas (Bustamante-García *et al.*, 2012) y a los llamados años semilleros, los cuales pueden llegar a presentarse cada siete o más años, dependiendo de algunos factores tales como el clima y la madurez del árbol (Caín y Shelton, 2000). Para determinar la calidad y cantidad de semilla disponible para los programas de reforestación, es importante conocer el potencial productivo y los niveles de eficiencia de producción de semilla en las áreas destinadas para este propósito; por lo tanto, es necesario evaluar en campo estas características (Bustamante-García, 2012).

En este estudio se encontró que la cantidad de semillas vanas por población tiene una relación negativa respecto a la altitud, es decir, una mayor cantidad de semillas vanas en altitudes bajas. Los resultados de este estudio, se asemejan a los reportados por Tejera-Landero (2018), que teniendo cuatro poblaciones de *P. hartwegii* a distintas altitudes (rango 3400-4000) encontró que el mayor porcentaje de semillas vanas (71.8 %) se dio en la altitud de los 3600 m, y el menor (46.8%) a los 4000 m; mientras que el mayor porcentaje de semillas llenas (53.2%) se obtuvo en la altitud de los 4000 m y el menor (28.2%) a los 3600 m. En este trabajo,

encontramos que el mayor número de semillas llenas (76) pertenece una población de Pario ubicada en la parte media del gradiente (2700). Los sitios ubicados en el margen superior de la distribución altitudinal fueron los que presentaron el menor número de semillas llenas en ambas montañas, el promedio de semillas llenas fue de 55 por cono, ligeramente superior a lo reportado por López-Toledo y colaboradores (2017), donde se reporta un promedio de 48 semillas llenas por cono para la misma especie.

Tanto para el peso de una sola semilla llena, como para el total de semillas llenas por cono no se encontraron diferencias entre poblaciones a pesar de haber encontrado una variación importante. Estudios de variación y pruebas de procedencias de diversas especies en diferentes sitios, han demostrado que los patrones de variación no son los mismos para todos los caracteres morfológicos, ya que responden de manera diferente a sitios específicos generando un comportamiento único para cada uno, (interacción individual con sitio) (Alba, 1996; Hernández- Carmona, 2003).

7.2 Evaluación de germinación

Las poblaciones de árboles en los márgenes de su distribución de algún gradiente, viven en condiciones extremas debido a muchos factores de estrés, como las deficiencias de nutrientes y la sequía (Makineci y Sevgi, 2006). Recientemente, la falta de agua y el aumento de la aridez han comenzado a convertirse en una gran amenaza para las plantas debido al cambio climático. Una de las soluciones a estos problemas podría ser utilizar especies que toleren condiciones de baja disponibilidad de agua (Pulatkan y Var, 2010), pero también identificar los gradientes ambientales en los que se distribuyen las especies, las condiciones óptimas en las pueden sobrevivir y promover el establecimiento de esas especies en sitios que en futuro contengan las condiciones óptimas (Sáenz-Romero *et al.* 2012, 2014, 2016).

En este trabajo la proporción de semillas germinadas fue distinta entre procedencias, incluso en aquellas de altitudes similares de las diferentes montañas.

Los resultados son muy contrastantes, ya que mientras la altitud 2100 de Pario fue la que presentó el porcentaje de germinación más bajo (1%), esa misma altitud en Cerro Prieto fue la que alcanzó el porcentaje más elevado (71%). El promedio de germinación final, después de 40 días, fue del 40%, muy por debajo de lo que se espera de una población forestal en buen estado de salud (superior al 90%). Sin embargo, los resultados en estudios previos de la especie en la misma localidad han sido similares (López-Toledo *et al.*, 2017). Se ha sugerido que la alta variabilidad intrapoblacional en los árboles forestales puede constituir una respuesta adaptativa a la heterogeneidad espacial y temporal encontrada en las poblaciones (Iglesias *et al.*, 2005).

Sorpresivamente y contrario a lo esperado, la mayor proporción de germinación (0.71) correspondió a la población de menor altitud de Cerro Prieto (2100 m) que presenta en general las condiciones de mayor aridez, debido a que tiene una orientación Sureste, mientras que esa misma altitud de Pario tiene una orientación Norte, lo que significa que es un sitio más húmedo. Asimismo, la radiación solar es mayor en Prieto (7368 Mj/ m²) que en Pario (6085 Mj/m²) y altas tasas de radiación se traducen en una elevada evapotranspiración, lo que propicia un clima más seco. Además, se sabe que en comunidades vegetales, los cambios espaciales relacionados con la topografía en la disponibilidad de agua y la radiación solar determinan importantes propiedades vegetales (Méndez-Toribio *et al.*, 2017). Por otro lado, en el área de NSJP se encuentran hasta 5 especies de *Pinus* que van alternándose en altitud (Castellanos-Acuña *et al.*, 2013). Especialmente se encuentran *P. montezumae*, *P. devoniana* y *P. pseudostrobus* que pertenecen a la Subsección *Ponderosae* (Farjon y Styles 1997; Price *et al.*, 1998; Gernandt *et al.*, 2005). Con base en un muestreo de la vegetación en el área de estudio, se encontró que la distribución altitudinal de *P. pseudostrobus* se traslapa en el límite inferior con *P. devoniana* y es en Cerro Prieto a bajas altitudes (2100 m) en donde *P. devoniana* alcanza las mayores densidades de individuos, presentando casi el doble de árboles que los encontrados en Cerro de Pario a esa misma altitud, los cuales se encuentran "conviviendo" con *P. pseudostrobus* (Tabla 8). Por esto, se plantea la hipótesis de que es probable que exista introgresión de *P. devoniana* hacia *P.*

pseudostrobus, debido a que son especies cercanamente emparentadas y por lo tanto con capacidad de hibridación (Delgado y Piñero, 2002; Delgado *et al.*, 2007). Lo anterior proveería de resistencia a la sequía a las poblaciones ubicadas en la parte baja de Cerro Prieto ya que *P. devoniana* es más resistente que *P. pseudostrobus* y esta sería la razón de que esta población (Prieto 2100) tenga la proporción de germinación más alta.

La introgresión o "hibridación introgresiva" se define como "la infiltración de germoplasma de una especie a otra a través de repetidos retrocruzamientos de los híbridos a la especie parental (Anderson 1949; Rieseberg, 1998, Dzul-Tejero, 2011; Zhou *et al.* 2016). La hibridación introgresiva parece haber sido importante en la evolución de las especies de *Pinus* (Delgado *et al.*, 2007). En México, el género *Pinus* se encuentra representado por 54 especies que crecen en diferentes condiciones naturales (Perry, 1991). Sin embargo, es frecuente encontrar formas intermedias entre dos o más de ellas (Lanner, 1974). En la mayoría de los casos, los híbridos pasan desapercibidos al ser considerados solo como variantes de las especies progenitoras (López-Upton *et al.*, 2001). Zobel y Talbert (1984) señalan que es posible identificar una especie en la base de una montaña, que gradualmente se convierte en una especie intermedia pendiente arriba, hasta que en la cima la población se clasifica como otra especie. En México y Centro América la hibridación interespecifica en el género *Pinus* no es rara en los rodales naturales (López-Upton *et al.*, 2001). Matos y Schaal (2000) informaron eventos de introgresión entre poblaciones naturales de *P. montezumae* y *P. hartwegii*, mientras que Delgado y Piñero (2001) reportaron evidencia molecular de ADN citoplasmático de *P. montezumae* hacia las poblaciones de *P. pseudostrobus* en sitios de simpatria en el estado de Oaxaca. Perry (1991) indica que de forma natural se han observado híbridos de *P. montezumae* x *P. michoacana* Mart y *P. montezumae* x *P. pseudostrobus* Lindley.

Para los sitios de la parte baja de ambas montañas se expresa el estrés con baja eficiencia de semillas, pero no se expresa en la germinación para Prieto. Esto nos hace suponer que el árbol madre pertenece a *P. pseudostrobus*, pero los

embriones pueden ser una mezcla de *P. pseudostrobus* con *P. devoniana*, como se ha descrito en otros complejos de especies como *Pinus pumila* y *P. parviflora*. Por esto, si la población de *P. pseudostrobus* se encuentra estresada produce menos polen y por lo tanto sería posible que haya mayor proporción de polen de *P. devoniana* y mayor proporción de embriones híbridos, lo que les confiere una mayor capacidad para germinar, aun en los tratamientos con estrés alto. Lo anterior es de importancia ya que cuando se originan híbridos capaces de reproducirse, su descendencia puede estabilizarse mediante el arraigo de características intermedias, y por selección natural aumentar de forma notable la frecuencia de genes que generen mayor adaptabilidad de los arboles al medio (Wright 1964; Hamrick, 2004). Por último, no hay que dejar de lado que el área de estudio se localiza en el Cinturón Volcánico Transmexicano, donde se encuentra más del 25% de las especies, subespecies y variedades de pinos mexicanos (Perry 1991), la cual se ha descrito como una región clave para el origen de híbridos de algunas especies y variedades de pinos debido a su topografía desigual de origen volcánico y al hecho de que contiene microhábitats que probablemente favorecen los procesos de hibridación, la radiación adaptativa y la especiación (Styles, 1993; Delgado *et al.*, 2007).

7.3 Germinación bajo escenarios de cambio climático

Además de evaluar la germinación de las poblaciones bajo condiciones óptimas, también se evaluó la germinación de semillas sometidas a estrés por medio de PEG, esto es relevante ya que evaluar la respuesta de la germinación ante este tipo de dificultades nos permite anticipar el desempeño de las poblaciones ante los cambios que ocurrirán en la distribución de la especie como consecuencia del cambio climático. En los sistemas naturales, un déficit de agua puede ser el resultado de bajas precipitaciones, baja capacidad de retención de agua del suelo, excesiva salinidad, temperaturas extremas (muy bajas o muy altas), baja presión de vapor atmosférica o una combinación de todos estos factores (Nilsen y Orcutt, 1996).

La evaluación de la tolerancia a la sequía relacionado con el estrés hídrico inducido con Polietilenglicol (PEG) se ha realizado principalmente en especies de importancia agrícola (Hamayun *et al.*, 2010; George *et al.*, 2015; Errabii *et al.*, 2006, 2001; Ahmad *et al.*, 2007; Safarnejad, 2008; Yupsanis *et al.*, 2001; Ashraf *et al.*, 2007). Mientras que por el contrario, los efectos del estrés hídrico sobre la germinación de especies de importancia forestal se ha evaluado en muy pocas especies, por ejemplo, *Pinus nigra* (Topacoglu *et al.*, 2016), *Pinus silvestris* (Jiaojun-Zhu *et al.*, 2006) y *Pinus pinaster* (Nuñez- Paniagua *et al.*, 2013). En el presente trabajo, se estudió la influencia del estrés hídrico combinado con un gradiente de temperaturas sobre la germinación de cinco procedencias altitudinales de *P. pseudostrobus*. Así, se observó que mayor estrés hídrico sobre las semillas, la velocidad de germinación era más lenta y en menor cantidad en comparación con el resto de tratamientos de estrés. Esta tendencia también se ha observado en algunas otras especies de coníferas; por ejemplo, el estrés hídrico a -0.8 MPa redujo la germinación de *P. nigra* (Buyurukcu, 2011), *P. pinaster* (Falleri, 1994), *P. contorta* y *Picea engelmannii* en aproximadamente el 50% (Kaufmann y Eckard 1977). Los resultados de este estudio indican que cada altitud de origen de las semillas tiene un micro clima muy característico lo que condiciona que las semillas de cada procedencia respondan de manera diferente ante los efectos de estrés, incluso en altitudes muy similares.

Tanto el estrés hídrico como la temperatura son factores importantes que influyen en el éxito de la germinación (López-Rodríguez *et al.*, 2009; Núñez-Paniagua *et al.*, 2013; Rodríguez-Morales *et al.*, 2013). Especialmente se pudo observar que la combinación de estrés hídrico alto (-0.6 MPa) y temperaturas extremas (10 y 35 °C) tuvieron un efecto muy negativo en la germinación, ya que bajo estas condiciones la proporción de germinación decae de manera considerable en las semillas de cualquier procedencia altitudinal. Por el contrario, bajo un nivel de estrés hídrico moderado (-0.3 MPa) y manteniendo temperaturas intermedias (20-25 °C), los resultados indican que *P. pseudostrobus* aún tendría una buena capacidad de germinar. Esto nos indicaría que *P. pseudostrobus* tendría la capacidad de resistir cambios moderados en la temperatura y precipitación. Sin

embargo, la germinación es solo la etapa inicial del ciclo de vida de una planta y por lo tanto, no es posible concluir con base solo en este experimento, ya que para sobrevivir, las poblaciones forestales deben tener la capacidad de germinar, crecer, competir y reproducirse de manera efectiva bajo el nuevo régimen ambiental (Hamrick et al., 2004). Por lo tanto, es necesario realizar otro tipo de experimentos tales como germinación en campo a distintas altitudes y condiciones ambientales, seguir la sobrevivencia y establecimiento de plántulas, así como seguir el destino de individuos de distintas categorías de tamaño para que esta información se pueda integrar en modelos de dinámica poblacional. Finalmente también los experimentos de exclusión de lluvia serían muy necesarios para entender los efectos de los patrones ambientales sobre las especies y conocer si las poblaciones podrán sobrevivir a cambios climáticos a largo plazo. Sin embargo, esto es una pregunta que quedará abierta para futuros experimentos.

Tabla 8. Caracterización ambiental de los sitios de las diferentes procedencias altitudinales de *Pinus pseudostrobus* en la región de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Se muestra la Localidad y la Montaña en la que se ubica cada sitio, Tipo de Suelo, Orientación de la Ladera (OL), Pendiente, Radiación Solar (RS), Índice de Aridez Anual (IAA) y el número de individuos de *Pinus devoniana* ubicados en un muestreo en cuadrantes de 100 x 100 m por altitud.

Localidad	Mont	Altitud	Latitud	Longitud	Tipo de Suelo	OL (°)	Orientación	Pend (°)	RS (Mj/m ²)	IAA	No. Ind. de <i>P.devoniana</i>
El Rosario	Prieto	2120	19.429	-102.168	Andosol Ocrico	119.42	Sureste	5.9	7368	0.0523	11
La Pinalosa	Pario	2180	19.444	-102.156	Andosol Ocrico	1.35	Norte	23.25	6085	0.0516	6
El Maguey	Prieto	2253	19.426	-102.184	Andosol Húmico	100.93	Este	1.52	7402	0.0525	2
Salomé	Pario	2353	19.447	-102.175	Andosol Ocrico	140.98	Sureste	6.32	7591	0.0528	1
El Destiladero	Prieto	2460	19.459	-102.196	Regosol Distrito	113.06	Sureste	11.58	7591	0.0523	0
La Alberca	Pario	2533	19.458	-102.191	Regosol Distrito	179.02	Sur	2.46	7635	0.0525	0
Juritzicuaro	Prieto	2690	19.452	-102.215	Regosol Distrito	256.44	Oeste	4.32	7669	0.0513	0
Pario1	Pario	2740	19.471	-102.178	Andosol Húmico	108.75	Sureste	16.89	7588	0.0508	0
Pario2	Pario	2901	19.47	-102.184	Regosol Distrito	254.79	Suroeste	1.83	7900	0.0528	0
Cerro Prieto	Prieto	2913	19.442	-102.223	Andosol Ocrico	332.4	Noroeste	11.32	7397	0.048	0

VIII. CONCLUSIONES

Los resultados demuestran que las poblaciones de *Pinus pseudostrobus* ubicadas en Nuevo San Juan Parangaricutiro se encuentran sometidas a estrés hídrico, aunque según el índice empleado en este trabajo, estos niveles son bajos, sobre todo en las poblaciones ubicadas en la parte central del gradiente altitudinal.

El mejor desempeño para atributos reproductivos como la eficiencia, número de semillas y peso de semillas llenas lo obtuvieron altitudes intermedias (2500 a 2700 m), lo que se repitió en ambas montañas. De manera general, el tamaño de los conos, número de semillas vanas y la producción potencial de semillas por cono mostro una tendencia negativa respecto a la altitud, presentando los promedios más bajos en altitudes superiores.

La germinación bajo condiciones control, mostró una tendencia muy marcada para las altitudes de cada cerro. La mayor proporción de germinación para Cerro de Pario se alcanzó en las procedencias de altitudes intermedias, mientras que Cerro Prieto presentó una tendencia negativa respecto a la altitud. Esta tendencia se repitió bajo los tratamientos de cambio climático.

Según los resultados, el rango de temperatura óptima para la germinación de *Pinus pseudostrobus* se encuentra entre 15 y 25 °C, ya que bajo estas temperaturas se obtuvieron los promedios más altos. Por el contrario a temperaturas como 10, 30 y 35 °C, la germinación disminuye. Respecto a los tratamientos de estrés hídrico, la mayor germinación promedio se registró en los que no se adiciono PEG (sin estrés), seguido por estrés medio y finalmente los tratamientos bajo estrés hídrico alto. El peor escenario para la germinación de las semillas resulto ser la combinación de temperaturas extremas (10 y 35 °C) con un estrés hídrico alto, ya que bajo estas condiciones la germinación fue muy baja, incluso en algunas procedencias fue nula. Esto nos da la certeza de que las semillas de *Pinus pseudostrobus* no tendrían éxito de germinar bajo un escenario de temperaturas elevadas y una disminución drástica de la precipitación en condiciones naturales.

IX. IMPLICACIONES PARA EL MANEJO Y LA CONSERVACIÓN

Los modelos de vegetación apuntan que para finales de este siglo, los climas adecuados para los bosques de coníferas que se distribuyen en el Cinturón Volcánico Transmexicano podrían reducirse en un 92% debido al cambio climático (Rehfeldt *et al.*, 2012; Sáenz-Romero *et al.*, 2012). Bajo la presión de las nuevas condiciones ambientales, es posible que las poblaciones de *Pinus pseudostrobus*: 1) se extingan localmente en las altitudes más bajas debido al incremento de la temperatura y en general de la aridez, 2) encontrarán las condiciones óptimas para su desarrollo en altitudes más elevadas y 3) colonizarán nuevas áreas a mayores altitudes si mantienen una buena capacidad de dispersión, eficiencia y germinación de semillas. Por tal motivo, es necesario desarrollar estrategias que permitan enfrentar las nuevas condiciones ambientales.

De manera general, dentro de los atributos reproductivos uno de los más importantes es la eficiencia de las semillas, la cual en el bosque de Nuevo San Juan presenta su mejor desempeño junto con una buena capacidad germinativa en las procedencias altitudinales ubicadas en la parte central de su gradiente de distribución. Lo anterior se puede atribuir a que en los extremos altitudinales existe mayor estrés entre los individuos, el cual provoca que tanto la eficiencia como la germinación sean menores, en comparación a las poblaciones localizadas en la parte media. Esto significa que en un futuro cercano la colecta de semillas de estas altitudes (superior e inferior) se dificultará debido a que será requerida una mayor cantidad de semillas para la producción de una misma cantidad de plántulas. En cambio, si las semillas se colectan de poblaciones ubicadas en la parte central, la cantidad requerida será menor. Además, los resultados de este estudio, indican que las semillas de las diferentes procedencias altitudinales evaluadas poseen cierta capacidad de soportar niveles moderados de estrés en la etapa de germinación. Particularmente las semillas originarias de altitudes intermedias resisten en mayor medida las condiciones de sequía moderada y temperaturas de hasta 30 °C (siempre y cuando el estrés hídrico sea bajo). Por lo anterior, las semillas procedentes de altitudes intermedias (2500 a 2700 m) serían óptimas para utilizarse en la producción de plántulas en el vivero de la

Comunidad y que estas plántulas sean las utilizadas en los programas de reforestación o el establecimiento de las plantaciones que actualmente se realizan en Nuevo San Juan, incluso se podrían utilizar en las altitudes más bajas, ya que es probable que esto les brindé un porcentaje de éxito mayor.

Por último, es necesario llevar a cabo estudios de largo plazo que nos permitan evaluar otras etapas del ciclo de vida de *P. pseudostrobus* frente a condiciones de estrés *in situ* e integrarlos en modelos de dinámica poblacional y de esta manera crear estrategias que nos permitan la conservación y el aprovechamiento de la especie.

X. REFERENCIAS

- Ahmad, M.S.A., F. Javed and M. Ashraf. (2007). Iso-osmotic effect of NaCl and PEG on growth, cations and free proline accumulation in callus tissues of two indica rice (*Oryza sativa* L.) genotypes. *Plant Growth Regul*, 53: 53-663.
- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA et al (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations: climate change outcomes for tree populations. *Evol Appl* 1:95–111. doi:10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x
- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kizberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J. H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, and N. Cobb. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*. 259:660–684.
- Alba, L.J. (1996). Mejoramiento genético forestal en el estado de Veracruz. Tesis de maestría en ciencias. Instituto de Genética Forestal. 80 p
- Alba-Landa, J.; Mendizábal-Hernández, L.C. y Márquez, R.J. (2001). Comparación del potencial de producción de semillas de *Pinus oaxacana* Mirov de dos cosechas en Los Molinos, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 3(1)35-38.
- Alba-Landa J., Aparicio-Rentería y J. Márquez Ramírez. (2003). Potencial y eficiencia de producción de semillas de *Pinus Hartwegii* Lind. De dos poblaciones de México. *Forestal Veracruzana* 5(1): 23-26.
- Alba-López M.P., González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Castillo-Santiago M.A. (2003). Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la Altiplanicie Central de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 73: 7-15. Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57707301>
- Alba-Landa, J.; Mendizábal-Hernández, L.C. y Morante, C.J. (2005). Estudio de conos, semillas y plántulas de *Pinus greggii* Engelm. De una población del Estado de Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 7(2): 23-31
- Alía-Miranda R., Alba M. N., Agúndez L.D. e Iglesias Sauce S. (2005). Manual para la comercialización y producción de semillas y plantas forestales. Materiales de base y de reproducción. Serie Forestal. DGB. Madrid. 384 pp.

- Anderson, E (1949). Introgresive Hybridization. Wiley, New York.
- Anderson, E and L. Hubricht (1938). The evidence for introgresive hybridization. American Journal of Botany. 25, 396-402.
- Ashraf, M., S. Nawazish and H. Athar. (2007). Are chlorophyll fluorescence and photosynthetic capacity potential physiological determinants of drought tolerant in maize (*Zea mays* L.). Pak. J. Bot., 39: 1123-1131
- Basurto-Sotelo M., Núñez Barrios A., Pérez Leal R. y Hernández Rodríguez A. (2008). Fisiología del estrés ambiental en plantas. Facultad de ciencias agrotecnológicas, Universidad Autónoma de Chihuahua. Synthesis, 48: 1-5.
- Bello G., M.A. (1988). Potencial, producción y eficiencia de semillas en conos de *Pinus pseudostrobus* Lindl., en Quinceo, Municipio de Paracho, Michoacán. Ciencia Forestal 13 (64): 3-29.
- Benavides-Mendoza A. (2002). Ecofisiología y bioquímica del estrés en plantas. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, departamento de horticultura, Buenavista, Saltillo, Coah. México. 287 pp.
- Benavides R., Rabasa S. G., Granda E., Escudero A., Hódar J. A., Martínez-Vilalta J., Rincón A.M., Zamora R. y F. Valladares. (2013). Direct and Indirect Effects of Climate on Demography and Early Growth of *Pinus sylvestris* at the Rear Edge: Changing Roles of Biotic and Abiotic Factors. PLoS ONE 8(3): e59824. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059824>
- Bermejo, V.B. (1980). Estudio de variación de características morfológicas de *Pinus pseudostrobus* Lindl. y *Pinus pseudostrobus* var. *oaxacana* Mtz. en Chiapas. Tesis profesional U.A.CH. Chapingo, Mexico. 52 pp.
- Bermejo, B. y Patiño, F. (1982). Variación morfológica en características de hojas y conos de *Pinus pseudostrobus* var. *oaxacana* Mtz. En poblaciones naturales de Los Altos de Chiapas. UACH-INIF. 43 p.
- Boyer, W.D. (1987). Annual and geographic variations in cone production by longleaf pine. In: Proceedings fourth biennial southern silvicultural research conference. 1986. November 4-6. Asheville NC. Gen. Technical Report SE-42 Atlanta, Georgia: US Department of Agriculture. Forest Service: 73-76.

- Bramlett, D. L. (1974). Seed potential and seed efficiency. *In*: John Kraus (ed.). Seed yield from southern pine seed orchards colloquium proceedings. Ga. For. Res. Counc., Macon, Ga. U. S. A. pp. 1-7.
- Bramlett, David L. (1977). Efficiency of seed production in southern pine seed orchards. *In*: Proceedings of the Thirteenth Lake States Forest Tree Improvement Conference; Gen. Tech. Rep. NC-50. St. Paul, MN: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. 17-25.
- Bramlett, D. L., E. W. Belcher Jr., G. L. DeBarr, J. L. Hertel, R. P. Karrfalt, C. W. Lantz, T. Miller, K. D. Ware y H. O. III Yates. (1977). Cone analysis of Southern pines: a guidebook. Gen. Tech. Rep. SE-13. Asheville, N.C. USDA, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station, Asheville, N.C. U. S. A. 28 p.
- Bramlett, D.L. (1993). Diagnosing low seed and cone yields from controlled pollinations of southern pines. *In*: Proceeding of the 22nd Southern Forest Tree Improvement Conference. Atlanta, Georgia, USA. pp: 35-42
- Breshears DD, Cobb NS, Rich PM, Price KP, Allen CD, Balice RG, Romme WH, Kastens JH, Floyd ML, Belnap J, Anderson JJ, Myers OB, Meyer CW. 2005. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of National Academy of Sciences* 102:15144-15148.
- Bustamante-García V., Prieto-Ruíz J. A., Merlín-Bermudes E., Álvarez-Zagoya R., Carrillo-Parra A. Hernández-Díaz J. C. (2012). Potencial y eficiencia de producción de semilla de *Pinus engelmannii* Carr. en tres rodales semilleros del estado de Durango, México. *Madera y bosques* 18(3), 2012:7-21.
- Buyurukcu, S. (2011). Clonal Variation as to The Reaction Against to Drought in The Hanonu-Gunluburun Black Pine (*Pinus nigra* Arnold ssp. *pallasiana* Lamb. Holmboe) Seed Orchard. M.Sc.Thesis, Kastamonu University, Graduate School of Natural and Applied Sciences, Kastamonu, Turkey.
- Cain, M.D. and Shelton, M.G. (2000). Revisiting the relationship between common weather variables and loblolly-shortleaf pine seed crops in natural stands. *New Forests* 19:187-204.
- Castellanos-Acuña D., Sáenz-Romero C., Lindig-Cisneros R., Sánchez-Vargas N. M., Phillipe Lobbit, Montero-Castro J. C. (2013). Variación altitudinal entre especies y procedencias de *Pinus pseudostrobus*, *P. devoniana* y *P. leiophylla*. *Ensayo de*

vivero. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente. 399-411. doi: 10.5154/r.rchscfa.2013.01.002

Castellanos-Acuña D., Linding-Cisneros R. and Sáenz-Romero C. (2015). Altitudinal Assisted Migration of Mexican Pines as an Adaptation to Climate Change. *Ecosphere*. Vol 6(1) 16 pp.

CATIE. (2000). Nota técnica sobre manejo de semillas forestales. *Pinus pseudostrobus* Lindl. No. 13. Centro agronómico tropical de investigación y enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica. 25 y 26 pp.

Céspedes- Flores S.E. Y E. Moreno- Sánchez. (2010). Estimación del valor de la pérdida del recurso forestal y su relación con la reforestación en la entidades federativas de México. *Investigación ambiental Ciencia y política pública*, 2 (2): 5-13.

Challenger, A., y J. Soberón. (2008). Los ecosistemas terrestres, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 87-108. DOI: 10.7550/rmb.32195

CONABIO. (2006). *Capital natural y bienestar social*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 71 pp.

Delgado, P. y Piñero D. (2002). Sistemática Filogeográfica y sus Aplicaciones a la Evolución y Conservación de los Bosques de Coníferas en México: El Caso de *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus*. *Acta Universitaria*, vol. 12 (2): 3-19 Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México.

Delgado, P. & Salas-Lizana, R. & Vázquez-Lobo, A. & Wegier, A. & Anzidei, M. & Alvarez-Buylla, E. & Giovanni Giuseppe, V. & Piñero, D. (2007). Introgressive Hybridization in *Pinus montezumae* Lamb and *Pinus pseudostrobus* Lindl. (*Pinaceae*): Morphological and Molecular (cpSSR) Evidence. *International Journal of Plant Sciences*. 168. 861-875. DOI:10.1086/518260.

Delgado-Valerio, P. y D. Piñero-Dalamau. (2001). Introgresión interespecífica de dos especies de pino de amplia distribución: *Pinus montezumae* Lamb. y *P. pseudostrobus*, México. *Memorias del XV Congreso Mexicano de Botánica*, Querétaro.

Dzul-Tejero F. (2011). Introgresión genética silvestre-domesticado del lb (*Phaseolus lunatus* L.) en la agricultura Maya de la Península de Yucatán México. Tesis de

Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México. 105 p.

- Errabii, T., C.B. Gandonou, H. Essalmani, J. Abrini, M. Idomar and N.S. Senhaji. (2006). Growth, proline and ion accumulation in sugarcane callus cultures under drought induced osmotic stress and its subsequent relief. *Afri. J. Biotechnol.*, 5: 1148-1493
- Eguiluz Piedra T. (1982). Clima y distribución del genero *Pinus* en México. *Rev. Ciencia Forestal*. 38 (7): 29-44.
- Espinoza-Hernández, M., Márquez-Ramírez, J., Alejandro-Rosas, J., Cruz-Jiménez, H. (2009) Estudio de conos de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en un relicto de la localidad el paso, municipio de la Perla, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* [en línea] [Fecha de consulta: 3 de agosto de 2018] Disponible en:<<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49711999006>> ISSN 1405-7247
- Falleri, E. (1994). Effect of water stress on germination in six provenances of *Pinus pinaster* Ait. *Seed Sci. Technol.*, 22: 591-599.
- Farjon, A. & Styles, B. T. (1997). *Pinus (Pinaceae)*. Flora Neotropica Monograph 75. New York Botanical Garden, New York.
- Flores L., C. (2004). Indicadores reproductivos en tres poblaciones de *Picea mexicana* Martínez de México. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado. de México. 46 p.
- García E. (1998). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Cuarta edición. México: Offset Larios
- George, S., N.M. Minhas, S.A. Jatoi, S.U. Siddiqui and A. Ghafoor. (2015). Impact of polyethylene glycol on proline and membrane stability index for water stress regime in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Pak. J. Bot.*, 47(3): 835-844.
- Gernandt, D.S.; Geada-López, G.; Ortiz Garcia, S.; Liston, A. (2005). Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon* 54(1): 29-42. doi:10.2307/25065300 <https://eurekamag.com/research/004/269/004269142.php>
- Gernandt D.S. y J.A. Pérez-de la Rosa. (2014). Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 126-133.

- Gonzalo-Turpin, H. y Hazard, L. (2009), Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *Journal of Ecology*, 97: 742–751. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01509.x
- Gómez-Mendoza L. and L. Arriaga. (2007). Modeling the Effect of Climate Change on the Distribution of Oak and Pine Species of Mexico. *Conservation Biology*, 21: 1545-1555. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00814.x
- Gómez-Pineda, E., Sáenz-Romero, C., Ortega-Rodríguez, J. M., Blanco-García, A., Madrigal-Sánchez, X., Lindig-Cisneros, R. A., López-Toledo, L., Pedraza-Santo, M. E. and Rehfeldt, G. E. (2019). Suitable climatic habitat changes for Mexican conifers along altitudinal gradients under climatic change. Subjected to “Ecological application”.
- Gurevitch J., Gordon A. Fox, Samuel M. Scheiner, Scheneir Gurevitch. (2006). *The ecology of plants*, Second Edition. Hardcover, 518 p.
- Hamayun, M., S.A. Khan, Z.K. Shinwari, A. Khan, N. Ahmad and I.J. Lee. (2010). Effect of polyethylene glycol induced Drought stress on physio-hormonal attributes of soybean. *Pak. J. Bot.*, 42(2): 977-986.
- Hamrick J L. (2004). Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management*. 197: 323-335.
- Hawley, R.C. y Smith, D.M. (1972). *Silvicultura práctica*. En: Omega (ed). Barcelona, España. pp. 544.
- Heredia-Hernández M. (2016). Éxito reproductivo de poblaciones de *Pinus pseudostrobus* lindl. en Nuevo San Juan, Michoacán: implicaciones del cambio climático. Tesis de licenciatura, Universidad Michoacana de san Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología. Morelia Michoacán México. 62pp.
- Hernández Carmona O., Ramírez García E. O. y Mendizábal Hernández, L. (2003). Variación en semillas de cinco procedencias de *Pinus pseudostrobus* Lindl. *Foresta Veracruzana*, 5 (2): 23-28. Disponible en :www.redalyc.org/articulo.oa?id=49750204
- Hernández-Ortiz N. (sin fecha). Estrés en plantas. 16 pp. Disponible en http://pendientedemigracion.ucm.es/info/cvicente/seminarios/estres_hidrico.pdf
- Hernández-Sánchez P. (2006). Producción e indicadores reproductivos de semillas en ocho poblaciones naturales de *Pinus pinceana* Gordon. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, División de Agronomía, Saltillo, Coahuila, México. 49 pp.

- Iglesias L.; Mora I. y Casas J.L. (2005). Morfometría, viabilidad y variabilidad de las semillas de la población de *Pinus hartwegii* del Cofre de Perote, Veracruz, México. Cuadernos de biodiversidad. No 19: 14-18. CIBIO, Universidad de Alicante, España.
- INEGI. (2009). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. 9pp.
- IPCC. (2002). Cambio climático y biodiversidad. Documento técnico V del IPCC, Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. 85 pp.
- IPCC. (2007). *Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático* [Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 104 pp.
- Jio-Jun, Zhu & Kang, Hongzhang & Tan, Hui & Xu, Meiling. (2006). Effects of drought stresses induced by polyethylene glycol on germination of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seeds from natural and plantation forests on sandy land. *Journal of Forest Research*. 11. 319-328. 10.1007/s10310-006-0214-y.
- Jiménez-Hernández L. (2015). Indicadores reproductivos de conos y plántulas para dos años de colecta de *Pinus maximartinezii* Rzedowski en Juchipila, Zacatecas. Tesis de Licenciatura. Departamento Forestal, División de Agronomía, Universidad Autónoma Antonio Narro. Saltillo Coahuila, México. 47 pp.
- Kaufmann, M.R. and A.N. Eckard. (1977). Water potential and temperature effects on germination of Engelmann spruce and Lodgepole pine seeds. *Forest Sci.*, 23: 27-33.
- Kolb T.E., Wagner M.R., y Covington W.W. (1994). Utilitarian and Ecosystem Perspectives. Concepts of forest health. *Journal of Forestry* 92 (7): 10-15.
- Lambers H., Stuart Chapin III F and Thijs L. Pons. (2008). *Plant Physiological Ecology*, Second Edition. 605 pp. ISBN 978-0-387-78340-6
- Lanner R. M. (1974). A new Pine from Baja California and the hybrid origin of *Pinus quadrifolia*, *The Southw. Naturalist* 13(1): 75-95.
- Larcher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology*, Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag. 506 pp.

- López-Rodríguez, R.; Venturas, M. D.; Aranda-García, I. y Gil-Sánchez, L. (2008). Evaluación precoz de la resistencia a la sequía inducida con polietilén glicol en cultivos hidropónicos de especies forestales. Actas de la IV Reunión sobre Genética Forestal. Sociedad Española de Ciencias Forestales. 24: 51-56. ISSN 1575-2410.
- López Rodríguez, R., Rodríguez-Calcerrada, J. y Gil-Sánchez L. (2009). Del laboratorio al campo: técnicas de evaluación precoz de caracteres relacionados con la resistencia a la sequía en pino canario. V Congreso Forestal Español, Montes y Sociedad: Saber qué hacer. Sociedad Española de Ciencias Forestales. 17 pp.
- Lopez-Toledo L., Heredia-Hernández M., Castellanos-Acuña D., Blanco García A. y Sáenz-Romero C. (2017). Reproductive investment of *Pinus pseudostrobus* along an altitudinal gradient in Western Mexico: implications of climate changes. New Forests. 15pp. DOI: 10.1007/s11056-017-9602-8
- López-Upton J., Velazco Fiscal V., Jasso Mata J., Ramírez Herrera y Vargas Hernández J. (2001). Hibridación natural entre *Pinus oocarpa* y *P. pringlei*. Acta Botánica Mexicana. 57: 51-66.
- López-Upton, J. (2002). *Pinus pseudostrobus* Lindl. In: Vozzo, J. A. (ed). Tropical Tree. Seed Manual. United States Department of Agriculture. Forest Service. USA. pp: 636-637.
- Madrigal S. X. (1982). Claves para la identificación de las coníferas silvestres del Estado de Michoacán. Boletín Divulgativo. No. 58. INIF-SARH. México, D. F. 100 pp.
- Makineci, E. and O. Sevgi. (2006). Investigation of some needle characteristics between dead and healthy Austrian pine (*Pinus nigra* Arnold.) trees in forest decline sites around the air-polluted Kutahya province. Fresen. Environ. Bull., 15(6): 470-476.
- Mápula-Larreta M., López-Upton J., Vargas-Hernández J. J. y Hernández-Livera A. (2008). Germinación y vigor de semillas en *Pseudotsuga menziesii* de México. Revista Ra Ximhai. 4 (1): 119-134.
- Martins Garbín P., Zas Arregui R., y Sampedro Pérez L. (2008). Plasticidad fenotípica de *Pinus pinaster* frente a la disponibilidad de nutrientes. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales. 24: 67-73. Disponible en línea <http://hdl.handle.net/10261/45919>

- Martínez M. (1979). Catálogo de Nombres Vulgares y Científicos de Plantas Mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 1220 pp.
- Márquez-García A. V. (2007). Variación de conos y semillas de *Pinus pseudotrobus* Lindl. del Esquilón, Coacoatzintla, Veracruz, México. Tesis de Maestría. Instituto de Genética Forestal, Universidad Veracruzana. 48p.
- Matos J. A. and B. A. Schaal. (2000). Chloroplast evolution in the *Pinus montezumae* complex: A coalescent approach to hybridization. *Evolution* 54:1218–1233.
- Mátyás C, Berki I, Czúcz, Gálos B, Móricz N, Rasztoivits E. 2010. Future of beech in Southern Europe from the perspective of evolutionary ecology. *Acta Silv. Lign. Hung.* 6:91-110.
- Medina-Lemus J.G. y Tejero-Díez J.D. (2006). Flora y vegetación del parque estatal Atizapán- valle escondido, estado de México, México. *Polibotánica*, 21: 1-43.
- Menchaca, G.R. (2000). Variación de conos y semillas de *Pinus oaxacana* Mirov en tres sitios de la zona del Cofre de Perote. Tesis de Maestría en Ecología forestal. Instituto de Genética Forestal U. V. Xalapa, Ver. 65 p.
- Méndez-Toribio, M. & Ibarra-Manríquez, G. & Navarrete-Segueda, A. & Paz, H. (2017). Topographic position, but not slope aspect, drives the dominance of functional strategies of tropical dry forest trees. *Environmental Research Letters*. 12. 085002. doi: 10.1088/1748-9326/aa717b.
- Mendizábal-Hernández, L. C., Alba-Landa, J., Cruz-Jiménez, H., Tejeda Landero, V. M. (2010). Potencial de producción de semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en El Paso, municipio de La Perla, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* [en línea] 2010, 12 (Marzo-Agosto): [Fecha de consulta: 3 de agosto de 2018] Disponible en:<<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49720264005>> ISSN 1405-7247.
- Mendizábal-Hernández L.; Alba-Landa J.; Hernández-Jiménez L.; Ramírez-García E. O.; Rodríguez-Juárez, M. C. (2015). Potencial de producción de semillas de *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen *Foresta Veracruzana*, vol. 17 (2): 47-52.
- Mittermeier, R.A. y C.G, Mittermeier (1992). La importancia de la diversidad biológica en México, en Sarukhán, J. y R. Dirzo. México ante los retos de la diversidad, CONABIO, México, 343 p.
- Moreno F., L. P. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. *Agronomía Colombiana*. Vol 27(2): 179-191. ISSN 2357-3732.

<https://revistas.unal.edu.co/index.php/agrocol/article/view/11131/37762>>. Fecha de acceso: 02 ago. 2018.

- Mosseler, A., J. E. Major, J. D. Simpson, B. Daigle, K. Lange, Y.-S. Park, K.H. Johnsen, y O.P. Rajora. (2000). Indicators of populations viability in red 27 spruce, *Picea rubens*. I. Reproductive traits and fecundity. *Canadian Journal of Botany* 78:928-940.
- Nilsen, E.T. y D.M. Orcutt. (1996). *Physiology of plants under stress. Abiotic factors.* John Wiley and Sons, New York, NY.
- Núñez-Paniagua M.R; Sierra de Grado; Alía R. y Bravo F. (2013). Efecto del estrés hídrico y la oscilación de las temperaturas sobre la germinación de semillas de diversas procedencias de *Pinus pinaster* Ait. Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales, 6º Congreso Forestal Español. 12pp.
- Ordóñez J.A., de Jong H.J. Bernardus., Masera O. (2001). Almacenamiento de carbono en un bosque de *Pinus pseudostrabus* en Nuevo San Juan, Michoacán. *Madera y Bosques*. 7(2):27-47. [Fecha de consulta: 23 de enero de 2017] Disponible en:<<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61770204>> ISSN 1405-0471
- Ortiz- Ortega M. (2006). Respuestas fisiológicas y bioquímicas de dos especies de pinos en condiciones limitantes de humedad. Tesis de licenciatura, Instituto de ciencias agropecuarias, área académica de ingeniería forestal, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 52 pp.
- Patiño V. F., De la Garza L. P., Villagómez A. Y., Talavera A. I. y Camacho M. F. (1983). Guía para la recolección y manejo de semillas de especies forestales. Boletín Divulgativo. No. 63. INIF-SFF-SARH. México. D. F. 181 p.
- Peñuelas J, Oyaga R, Boada M, Jump AS. (2007). Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* 30:830-838.
- Perry J. P. (1991). *The Pines of México and Central América.* Timber Press. Portland, Oregon. USA. 231 p.
- Pompa García M., Cerano Paredes J., and Fulé P.Z. (2013). Variation in radial growth of *Pinus cooperi* in response to climatic signals across an elevational gradient. *Dendrochronologia* 31: 198-204.

- Pottier J., Dubuis A., Pellissier L., Maiorano L., Rossier L., Randin C.F., Vittoz P., y Guisan A. (2013). The accuracy of plant assemblage prediction from species distribution models varies along environmental gradients. *Global Ecology and Biogeography* 22: 52-63. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2012.00790.x
- Price, R. A., Liston, A. & Strauss, S. H. (1998). Phylogeny and systematics of *Pinus*. Pp. 49–68 in: Richardson, D. M. (ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Prieto R., J.A. y J. López U. (2006). Colecta de semillas forestales en el género *Pinus*. Folleto técnico núm. 28. Campo Experimental Valle del Guadiana INIFAP. Durango, Dgo. p 13-20.
- Pulatkan, M. and M. Var. (2010). The advantages and usage of mycorrhizal plants in forestry and landscape architecture. Proceedings of the 3rd National Blacksea Forestry Congress, 20-22 May, Artvin, Turkey.
- Quiroga M.P. y A.C. Premoli. (2013). El rol de las poblaciones marginales en la conservación del acervo genético de la única conífera del sur de Yungas en Argentina y Bolivia, *Podocarpus parlatorei* (Podocarpaceae). *Ecología en Bolivia* 48 (1): 4-16.
- Randolph KC (2005). A comparison of tree crown condition in areas with and without gypsy moth activity, in: Proceedings of the Seventh Annual Forestry Inventory and Analysis Symposium
- Rehfeldt GE, Ferguson DE, Crookston NL. (2009). Aspen, climate and sudden decline in western USA. *Forest Ecology and Management* 258:2353-2364. <http://www.treesearch.fs.fed.us/pubs/33823>
- Rehfeldt, GE, Crookston NL, Sáenz-Romero C, Campbell E. (2012). North American vegetation model for land use planning in a changing climate: A statistical solution to large classification problems. *Ecological Applications* 22(1):119-141. <http://treesearch.fs.fed.us/pubs/40382>
- Rieseberg, L. H., Baird, S and Desrochers, A. (1998). Patterns of mating in wild sunflower hybrid zones. *Evolution*, 52, 713-726.
- Rigling A, Bigler C, Eilmann B, Feldmeyer-Christe E, Gimmi U, Ginzler C, Graf U, Mayer P, Vacchiano G, Weber (2013). Driving factors of a vegetation shift from scots pine to pubescent oak in dry Alpine forest. *Global Change Biology* 19:229-240

- Rodríguez-Morale, J.; Guillén-Rodríguez S., y Casas, A. (2013). Consecuencias de la domesticación de *Stenocereus stellatus* en el tamaño de las semillas y en la germinación en un gradiente de estrés hídrico. *Botanical Sciences*. 91(4): 485-492. Recuperado en 23 de enero de 2018, de http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S200742982013000400007&lng=es&tlng=es.
- Rzedowski, J. (1991). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*. 14: 3-21.
- Rzedowski J. (2006). Vegetación de México. Primera edición digital. Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504 pp.
- Saézn-Romero C, Guzmán-Reyna RR, Rehfeldt GE. (2006). Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, México. *Forest Ecology and Management* 229:340–350. doi:10.1016/j.foreco.2006.
- Sáenz-Romero C., Rehfeldt G.E., Crookston N.L., Duval P., y Beaulieu J. (2009). Estimaciones de cambio climático en Michoacán. Implicaciones para el sector agropecuario y forestal y para la conservación de la Mariposa Monarca. Cuadernos de Divulgación Científica y Tecnológica del Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología de Michoacán C+Tec. *Innovación es solución a mi alcance* Serie 3, cuaderno número 28. Editado por el Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología de Michoacán, Morelia, Michoacán. 22 pp.
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G.E., Crookston, N.L. *et al.* *Climatic Change* (2010) 102: 595. <https://doi.org/10.1007/s10584-009-9753-5>
- Saenz-Romero, Cuauhtémoc & E. Rehfeldt, Gerald & L. Crookston, Nicholas & Duval, Pierre & Beaulieu, Jean. (2012). Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Michoacán State, México: Impacts on the vegetation. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 35. 333-345.
- Sáenz- Romero C. (2014). Guía técnica para la planificación de la reforestación adaptada al cambio climático. Guía de CONAFOR. 72 pp.
- Sáenz-Romero, Cuauhtémoc; Lindig-Cisneros, Roberto A.; Joyce, Dennis G.; Beaulieu, Jean; St. Clair, J. Bradley; Jaquish, Barry C. (2016). Assisted migration of forest populations for adapting trees to climate change. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 22(3): 303-323. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2014.10.052>.

- Sáenz Reyes J. T., Muñoz Flores H. J. y Rueda Sánchez A. (2011). Especies promisorias de clima templado para plantaciones forestales comerciales en Michoacán. Libro Técnico Núm. 10, 213 pp.
- Safarnejad, A. (2008). Morphological and biochemical responses to osmotic stress in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Pak. J. Bot.*, 40: 735-746.
- Sala, A. & Hopping, K. & Mcintire, E. & Delzon, S. & E Crone. (2012). Masting in whitebark pine (*Pinus albicaulis*) depletes stored nutrients. *The New phytologist*. 196: 189-99. 10.1111/j.1469-8137.2012.04257.x.
- Sánchez-Humanes B. and Espelta J. M. (2011). Increased drought reduces acorn production in *Quercus ilex* coppices: thinning mitigates this effect but only in the short term. *Forestry*. Vol. 84: 73-82. doi:10.1093/forestry/cpq045
- Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R.M., Camarero, J.J., Fernández-Cancio A., Swetnam, T.W. y Zavala, M.A. (2012). Vulnerabilidad frente a la sequía de repoblaciones de dos especies de pinos en su límite meridional en Europa. *Ecosistemas* 21(3):31-40. Doi.: 10.7818/ECOS.2012.21-3.05
- SEMARNAT. (2009). *Cambio climático. Ciencia, Evidencia y acciones*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) México. 84 pp.
- Sevillal, G.H. y Fernández, O.N. (1991). Leguminosas forrajeras herbáceas; emergencia y establecimiento de plántulas. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 11(4): 419-429.
- Sistema Meteorológico Nacional (SMN). (2019). Consulta en línea, disponible en: <https://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/monitor-de-sequia/monitor-de-sequia-en-mexico>
- Solís Sánchez J. (2017). Estrés en *Pinus pseudostrobus* Lindl., a lo largo de un gradiente altitudinal, en un bosque templado de Michoacán. Tesis de licenciatura, Universidad Michoacana de san Nicolás de Hidalgo, facultad de Biología. Morelia Michoacán México. 85pp.
- Styles B T. (1993). Genus *Pinus*: a Mexican purview. Pages 397–420 in TP Rammamoorthy, RA Bye, J Fa, eds. *Biological diversity of Mexico: Origin and distribution*. Oxford University Press, New York.
- Tapia Vargas L. M., Larios Guzmán A., Vidales Fernández I., Pedraza Santos M. E., y Barradas V. L. (2011). Cambio climático en la zona aguacatera de Michoacán:

análisis de precipitación y temperatura a largo plazo. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas Pub. Esp.* 2: 325-335.

- Topacoglu, O., Sevik, H., & Akkuzu, E. (2016). Effects of water stress on germination of *Pinus nigra* Arnold seeds. *Pakistan Journal of Botany*, 48(2): 447-453.
- Uribe- Botero E. (2015). El cambio climático y sus efectos en la Biodiversidad en América Latina. Comisión económica para América Latina y el Caribe (CEPAL). 84 pp.
- Vargas Ríos, O. (2011). Restauración ecológica: biodiversidad y conservación. *Acta Biológica Colombiana*, vol. 16 (2): 221-246 [Fecha de consulta: 27 de octubre de 2016] Disponible en:<<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=319028008017>> ISSN 0120-548X
- Vázquez Yanes C. y A. Orozco Segovia. (1989). *La destrucción de la naturaleza*. Fondo de Cultura Económica, México, 102pp.
- Villers R. L. and Trejo-Vázquez. (1997). Assesment of the vulnerability of forest ecosystems to climate change in Mexico. *Climate Research* Vol. 9: 87-93.
- Villers L., Trejo I. y Hernández J. (2010). Los ecosistemas vegetales de México y el cambio climático en *México ante el cambio climático: evidencias impactos, vulnerabilidad y adaptación*. Greenpeace. 42-45.
- Viveros-Viveros H., Sáenz-Romero C., López-Upton J., y Vargas-Hernández J.J. (2005). Variación genética altitudinal en el crecimiento de plantas de *Pinus pseudostrobus* lindl. En campo. *Revista Agrociencia* 39: 575-587.
- Viveros-Viveros H., Sáenz-Romero C., Vargas-Hernández J.J. y López-Upton J. (2006). Variación entre procedencias de *Pinus pseudostrobus* establecidas en dos sitios en Michoacán, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 2:121-126.
- Viveros-Viveros H., Sáenz-Romero C., Vargas-Hernández J.J., López-Upton J., Ramírez- Valverde G., y Santacruz-Varela A. (2009). Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: Height grown, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology and Management*. 257: 836-842.
- Viveros-Viveros H., Camarillo-Luna A. R., Sáenz-Romero C. y Aparicio-Rentería A. (2013). Variación altitudinal en caracteres morfológicos de *Pinus patula* en el estado de Oaxaca (México) y su uso en la zonificación. *Bosque (Valdivia)*, 34(2): 173-179. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002013000200006>

- Willan R.L. (1991). Guía de Manipulación de Semillas Forestales con especial referencia a los Trópicos. Centro de Semillas Forestales DANIDA. Estudio. FAO MONTES 20/2. 510 pp.
- Woodall C.W., Amacher M. C., Bechtold W. A., Coulston J. W., Jovan S., Perry C. H., Randolph K. C., Schulz B.K., Smith G.C., Tkacz B. and Will-Wolf S. (2010). Status and future of the forest health indicators program of the USA. *Environmental Monitoring Assessment* 177:419-436.
- Yupsanis, T., P.S. Kefalas, P. Eleftheriou and K. Kotinis. (2001). RNase and DNase activities in the alfalfa and lentil grown in iso-osmotic solutions of NaCl and mannitol. *J. Plant Physiol.*, 158: 921-927.
- Zacarías-Eslava Y. y del Castillo R.F. (2010). Comunidades vegetales templadas de la sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 87: 13-28. DOI: 10.17129/botsoci
- Zhou, Y., Duvaux, L., Ren, G., Zhang, L., Savolainen, O., & Liu, J. (2016). Importance of incomplete lineage sorting and introgression in the origin of shared genetic variation between two closely related pines with overlapping distributions. *Heredity*, 118(3), 211–220. doi:10.1038/hdy.2016.72
- Zobel B. J. and J. T. Talbert. (1984). Applied forest tree improvement. Jhon Wiley & Sons. Nueva York. 357 pp.