



UNIVERSIDAD VERACRUZANA

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES

FORESTALES

Dinámica de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl. en un gradiente altitudinal del Cofre de Perote, Veracruz, México

TESIS

Para obtener el grado académico de:

MAESTRO EN ECOLOGÍA FORESTAL

Presenta:

VICTOR MANUEL TEJEDA LANDERO

Director: DR. HECTOR VIVEROS VIVEROS

Xalapa, Veracruz, México.



UNIVERSIDAD VERACRUZANA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES FORESTALES
MAESTRIA EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA FORESTAL

Aprobación del documento final de tesis de grado: **Dinámica de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl. en un gradiente altitudinal del Cofre de Perote, Veracruz, México**

Realizada por el alumno **Victor Manuel Tejeda Landero**, bajo la dirección del Comité particular de tesis y aprobada por el Comité Revisor. Ha sido aceptada como requisito parcial para obtener el grado de: **Maestro en Ciencias en Ecología Forestal**.

	Nombre	Firma
Director(a) de tesis	Dr. Hector Viveros Viveros	
Asesores	Dr. Lázaro Rafael Sánchez Velásquez	
	Dr. Rafael Flores Peredo	
	Dr. Armando Aparicio Rentería	
Comisión Revisora	Dra. Claudia Alvarez Aquino	
	Dra. María del Rosario Pineda López	
	Dr. Ernesto Ruelas Inzunza	

Xalapa, Ver. Junio del 2018.

DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por **Victor Manuel Tejeda Landero** como estudiante de la carrera de Maestra en Ciencias entre Agosto de 2014 y Julio de 2016, bajo la supervisión del **Dr. Hector Viveros Viveros** y **Dr. Lázaro Rafael Sánchez Velásquez**.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato: **Victor Manuel Tejeda Landero**

Director y Co-Director de tesis: **Dr. Hector Viveros Viveros**

Dr. Lázaro Rafael Sánchez Velásquez

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Veracruzana y al Instituto de Investigaciones Forestales por haber aceptado que fuera parte de ellos y haber abierto las puertas del conocimiento científico para poder estudiar mi posgrado, así como también a los diferentes docentes que brindaron sus conocimientos y su apoyo para seguir adelante día a día.

Al Dr. Héctor Viveros Viveros por haber aceptado, dirigir, contribuir con sus conocimientos y llevar hasta el final este trabajo.

A los miembros de mi comité tutorial: Dr. Lázaro Rafael Sánchez Velásquez, Dr. Rafael Flores Peredo y Dr. Armando Aparicio Rentería por su tiempo, comentarios, sugerencias y asesorías.

A los miembros de mi comité revisor: Dra. Claudia Álvarez Aquino, Dra. María del Rosario Pineda López y al Dr. Ernesto Ruelas Inzunza.

Al Conacyt por el apoyo recibido durante la realización de mis estudios.

A la Conafor y al Ing. Eliud Arturo Mora Guevara por haber permitido que realizara mis prácticas de laboratorio en sus instalaciones.

A la Conanp por haberme permitido extraer el material necesario para la investigación.

Y sobre todo a la próxima Dra. en Inteligencia Artificial Nancy Pérez Castro por tu gran apoyo y amor.

ÍNDICE

RESUMEN GENERAL	12
GENERAL SUMMARY	14

CAPÍTULO I

1. Introducción general	17
2. Antecedentes	20
2.1 Indicadores reproductivos	20
2.2 Parámetros germinativos	21
2.3 Estudios de indicadores reproductivos y parámetros germinativos en	21
pinos.....	21
2.4 Bancos de semillas	24
2.5 Remoción de semillas	26
3. Justificación	27
4. Objetivo general	28
5. Métodos	28
5.1 Descripción del sitio de estudio	28
5.1.1 Localización geográfica.....	28
5.1.2 Características físicas	31
5.1.2.1 Clima.....	31
5.1.2.2 Suelos.....	32
5.1.2.3 Vegetación.....	33
5.1.2.4 Fauna.....	37
5.2 Descripción de <i>Pinus hartwegii</i> Lindl.....	38
5.2.1 Género <i>Pinus</i>	38
5.2.2 <i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	38
5.2.2.1 Taxonomía.....	39
5.2.2.2 Clima.....	40
5.2.2.3 Suelos.....	40
5.2.2.4 Descripción botánica.....	40
5.2.2.5 Fenología.....	42

5.2.2.6 Importancia	43
6. Literatura citada.....	44

CAPÍTULO II

Indicadores de producción, viabilidad y banco de semillas de *Pinus hartwegii* del Cofre de Perote, Veracruz, México

Resumen	55
Summary	56
1. Introducción.....	57
2. Antecedentes	59
2.1 Potencial y eficiencia de producción de semillas.....	59
2.2 Viabilidad de las semillas	60
2.3 Reconocimiento de óvulos y semillas abortados.....	61
2.4 Tratamiento de semillas	64
2.5 Variación de indicadores reproductivos en gradientes altitudinales	64
2.6 Banco de semillas	65
3. Hipótesis	66
4. Objetivo general	67
4.1 Objetivos específicos	67
5. Materiales y métodos	67
5.1 Recolección de conos	67
5.2 Variables evaluadas	69
5.2.1 Indicadores reproductivos	69
5.2.2 Viabilidad de la semilla y parámetros germinativos.....	70
5.2.3 Factibilidad de formación de bancos de semilla.....	72
6. Análisis estadísticos	74
7. Resultados	74
7.1 Potencial y eficiencia de producción de semilla	74
7.2 Producción de semillas vacías y llenas	76
7.3 Parámetros germinativos	78
7.4 Viabilidad de semillas mediante la prueba de cloruro de tetrazolio.....	83
7.5 Factibilidad de formación de bancos de semillas	84

8. Discusión	86
8.1 Potencial y eficiencia de producción de semilla	86
8.2 Producción de semillas vacías y llenas	87
8.3 Parámetros germinativos y viabilidad de semillas	89
8.4 Factibilidad de formación de bancos de semillas	92
9. Conclusiones	93
10. Literatura citada	93

CAPÍTULO III

Remoción de semillas de *Pinus hartwegii* a lo largo de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Cofre de Perote, México

Resumen	103
Summary	105
1. Introducción	107
2. Objetivos	109
2.1 Objetivo general	109
2.2 Objetivos específicos	110
3. Hipótesis	110
4. Materiales y métodos	110
4.1 Sitio de estudio.....	110
4.2 Datos climatológicos	111
4.3 Remoción de semillas	112
4.2 Análisis estadístico.....	113
5. Resultados	115
5.1 Remoción de semillas	115
6. Discusión	117
7. Conclusiones	120
8. Literatura citada	120

CAPÍTULO IV

Discusión y conclusiones generales	126
---	-----

1. Discusión general	127
2. Conclusiones generales	128
3. Literatura citada	129

Índice de figuras

Capítulo I

Figura 1.1. Ubicación y localización del Parque Nacional Cofre de Perote	30
Figura 1.2 Zonificación de uso de suelo y vegetación del Parque Nacional Cofre de Perote.....	36
Figura 1.3 Estróbilo femenino maduro y acículas de <i>Pinus hartwegii</i> del Parque Nacional Cofre de Perote.	42
Figura 1.4 Estróbilos masculinos de <i>Pinus hartwegii</i> del Parque Nacional Cofre de Perote.....	43

Capítulo II

Figura 2.1. (A y B) Escamas infértiles de pinos con bases angostas y sin óvulos funcionales, (C y D) escamas fértiles con dos semillas desarrolladas y testa madura..	62
Figura 2.2. Clasificación de óvulos abortados y semillas desarrolladas.	62
Figura 2.3. Clasificación de óvulos y semillas en conos de pinos	63
Figura 2.4. Recolección y secado de conos de <i>Pinus hartwegii</i> del Parque Nacional Cofre de Perote o Nauhcampatépetl.	68
Figura 2.5. Localización del área de estudio en el Parque Nacional Cofre de Perote o Nauhcampatépetl.	69
Figura 2.6. Prueba realizada a las semillas con rayos x (faxitron x/ray).....	70
Figura 2.7. A) Semillas de <i>Pinus hartwegii</i> remojándose durante 24 h. en agua destilada; B) semillas escarificadas y partidas longitudinalmente exponiendo el embrión;	

C) semillas colocadas en una cámara oscura ya con la solución de cloruro de tetrazolio; D) semillas teñidas por acción del cloruro de tetrazolio después de 24 h..... 71

Figura 2.8. A) Preparación del sustrato y siembra de la semilla con y sin tratamiento de estratificación; B) primeras semillas germinadas a los 15 días de siembra; C) seguimiento a la semilla germinada a los 20 días; D) semilla germinada a los 30 días de siembra..... 72

Figura 2.9. A) Preparación de los tratamientos para enterrar la semilla en bolsas de malla de plástico; B) tratamientos de enterramiento de semillas (1) sobre la superficie, (2) a 5 cm. y (3) a los 10 cm de profundidad; C) semillas desenterradas después de un año enterradas; D) semillas colocadas en una cámara oscura con la solución de cloruro de tetrazolio separadas por cada tratamiento y sitio..... 73

Figura 2.10. Potencial de producción de semillas de *Pinus hartwegii* en cuatro sitios ubicados en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México 75

Figura 2.11. Eficiencia de producción de semilla de *Pinus hartwegii* en cuatro sitios ubicados en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México 76

Figura 2.12. Número promedio de semillas vacías de *Pinus hartwegii* en cuatro sitios ubicados en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote 77

Figura 2.13. Número promedio de semillas llenas de *Pinus hartwegii* en cuatro sitios ubicados en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote 78

Figura 2.14. Curva de germinación acumulada de semillas con y sin estratificación de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México..... 79

Figura 2.15. Germinación media diaria de semillas con y sin estratificación de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. 80

Figura 2.16. Valores pico de semillas con y sin estratificación de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México..... 81

Figura 2.17. Vigor germinativo de semillas con y sin estratificación de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México..... 82

Figura 2.18. Germinación promedio de semillas con y sin estratificación de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Cofre de Perote, Veracruz, México..... 83

Figura 2.19. Viabilidad de semillas con prueba de cloruro de tetrazolio de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México..... 84

Figura 2.20. Número de semillas viables de *Pinus hartwegii* enterradas a diferentes profundidades en un gradiente altitudinal que va de los 3400-4000 msnm de un fragmento del Cofre de Perote, Veracruz, México..... 85

Figura 2.21. Número promedio de semillas viables de *Pinus hartwegii* enterradas a diferentes profundidades en el suelo en un gradiente altitudinal que va de los 3400-4000 msnm de un fragmento del Cofre de Perote, Veracruz, México. 86

Capítulo III

Figura 3.1. Precipitación promedio mensual por década de 1970 a 2010..... 111

Figura 3.2. Temperaturas máximas promedio mensual por década de 1970 a 2010... 112

Figura 3.3. Exclusiones utilizadas en la evaluación de la remoción de semillas de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Cofre de Perote, Ver..... 113

Figura 3.4. Número promedio de semillas removidas de *Pinus hartwegii* por temporada en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México... 116

Figura 3.5. Número promedio de semillas removidas de *Pinus hartwegii* por tipo de exclusión en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México 117

Índice de cuadros

Capítulo II

Cuadro 2.1. Análisis de varianza a partir de la regresión logística para la germinación media diaria de semillas de *Pinus hartwegii* procedente de cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México..... 79

Cuadro 2.2. Análisis de varianza a partir de la regresión logística para valores pico de germinación de semillas de *Pinus hartwegii* procedente de cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México..... 81

Cuadro 2.3. Análisis de varianza a partir de la regresión logística para el vigor germinativo de semillas de *Pinus hartwegii* procedente de cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México..... 82

Cuadro 2.4. Análisis de varianza a partir de la regresión logística para la germinación de semillas de *Pinus hartwegii* procedente de cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México..... 83

Cuadro 2.5. Análisis de varianza a partir de la regresión logística para formación de bancos de semillas de *Pinus hartwegii* procedente de cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México. 84

Capítulo III

Cuadro 3.1. Análisis de varianza para la remoción de semillas de *Pinus hartwegii* en cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México.....115

RESUMEN GENERAL

La producción, viabilidad y remoción de semillas son procesos determinantes en la regeneración natural, composición y estructura de los bosques. En el **Capítulo II** se presenta una evaluación de los indicadores reproductivos, viabilidad y factibilidad de formación de bancos de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl., a lo largo de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. Para lo cual se recolectaron conos de cuatro sitios altitudinales (3400, 3600, 3800 y 4000 m.s.n.m.), posteriormente se secaron para obtener las semillas mediante la disección de conos de forma manual. Se evaluó el potencial y la eficiencia de producción de semillas, producción de semillas vanas y llenas, viabilidad de semillas mediante la prueba con cloruro de tetrazolio al 1%, parámetros germinativos en semillas sin y con estratificación en frío y probabilidad de formar banco de semillas. El sitio de mayor altitud presentó el mayor potencial y eficiencia de producción de semillas (179 ± 5.44 y 36 ± 0.02 semillas/cono, respectivamente), mayor cantidad de semillas llenas (66 ± 0.27 semillas/cono), valor más alto en la mayoría de los parámetros germinativos y mayor capacidad de formar bancos de semillas. En contraste el sitio de menor altitud presentó el menor potencial y eficiencia de producción de semillas (108 ± 5.44 y 20 ± 0.02 semillas/cono, respectivamente), menor cantidad de semillas llenas (23 ± 0.27 semillas/cono) y menor valor en la mayoría de los parámetros germinativos. Los mayores porcentajes de germinación se registraron en semillas sin estratificación proveniente de las mayores altitudes (3800 y 4000 m.s.n.m.) y con estratificación de altitudes menores (3400 y 3600 m.s.n.m.). *P. hartwegii* formó banco de semillas persistentes; estas se establecen en la superficie o hasta los 5 cm profundidad, aunque en la mayor altitud se extendió hasta los 10 cm profundidad. En el **Capítulo III** se cuantificó la remoción de semillas de *P. hartwegii* por diferentes tipos de granívoros (roedores, aves e insectos) evaluándose en dos temporadas (lluvias y secas) y en los cuatro sitios altitudinales (3400, 3600, 3800 y 4000 m.s.n.m.) del Parque Nacional Cofre de Perote. Para ello se utilizaron cuatro tratamientos de exclusión con cinco repeticiones (total 20 tratamientos por sitio): (1) exclusión de roedores y aves (ingreso solo de insectos); (2) exclusión de aves e insectos (ingreso solo de roedores); (3) exclusión de roedores e insectos (ingreso solo de aves); y (4) control con acceso libre

(sin exclusión). La mayor remoción de semillas de *P. hartwegii* se dio en el sitio de mayor elevación (4000 m.s.n.m.) en el periodo de secas. Los roedores y aves fueron los principales removedores de semillas de *P. hartwegii*.

Palabras clave: *Pinus hartwegii*, indicadores reproductivos, parámetro germinativos, remoción de semillas, gradiente altitudinal, banco de semillas.

GENERAL SUMMARY

Production, viability, and seed removal are key processes in the natural regeneration, composition, and structure of forests. Chapter II presents an evaluation of reproductive indicators, viability, and feasibility seed banks formation of *Pinus hartwegii* Lindl., along an altitudinal gradient at the Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, Mexico. We collected cones at four sites at different elevations (3400, 3600, 3800 and 4000 m.a.s.l.). These were dried in order to obtain its seeds through manual dissection. We evaluated the potential and efficiency of seed production, the production of empty and filled seeds, seed viability (through a tetrazolium chloride test to 1%), germination parameters in seeds with and without cold stratification, and the probability of forming seed banks. The site at 4000 m.a.s.l. presented the highest seed production potential and efficiency (179 ± 5.44 and 36 ± 0.02 seeds/cone, respectively), the highest number of filled seeds (66 ± 0.27 seeds/cone), the highest value for most of the germinative parameters, and a greater capacity to form seed banks. In contrast, the lower elevation site (3600 m.a.s.l.) presented the lowest seed production potential and efficiency (108 ± 5.44 and 20 ± 0.02 seeds/cone, respectively), the lowest amount of filled seeds (23 ± 0.02 seeds/cone), and the lowest value in most of the germinative parameters. We recorded the highest germination percentages in seeds without stratification from higher altitudes (3800 and 4000 m.a.s.l.) and with stratification at lower altitudes (3400 and 3600 m.a.s.l.). *P. hartwegii* formed a persistent seed bank, which was established right on the surface or down to a 5 cm depth, although at the highest altitude it was extended to a 10 cm depth. In Chapter III, we evaluate the removal of *P. hartwegii* seeds through exclusion treatments to identify different types of granivores (rodents, birds and insects), over two seasons (rainy and dry) at four altitudinal sites (3400, 3600, 3800 and 4000 m.a.s.l.) of the Parque Nacional Cofre de Perote. Our exclusion treatments had five replicates (a total 20 treatments per site): (1) exclusion of rodents and birds (allowing only insects entry); (2) exclusion of birds and insects (rodent entry only); (3) exclusion of rodents and insects (bird entry only); and (4) a control with free access to all animals (without exclusion). The counts were carried out twice a month at each site and season. The highest seed removal of *P. hartwegii* occurred

at the highest elevation site (4000 m.a.s.l.) in the dry season. Rodents and birds were the main seed removers of *P. hartwegii*.

Key words: *Pinus hartwegii*, reproduction indicators, germinative parameters, seed removal, altitudinal gradient, seed bank.

CAPÍTULO I



1. Introducción general

La capacidad de adaptación de las especies para prosperar y competir con éxito depende tanto de factores internos (genotipo y fisiología del árbol) como de factores externos (ambiental) (Pritchett, 1986). Estos factores pueden influir en la fase de desarrollo o ciclo de vida de los individuos de una especie. Así durante la formación de renuevos, influye la forma en que se reproduce la especie (a partir de semillas o de partes vegetativas) (Wagner y Lundqvist, 2005). En el caso de especies que se reproducen a partir de semillas influye el sistema de reproducción de la especie y el mecanismo de la polinización (Williams y Winfree, 2013) para producir semilla viable (Sork, 1993).

La baja viabilidad de las semillas puede ser consecuencia de la polinización entre individuos emparentados, ya que en el caso de los pinos la polinización se da por medio del viento, por lo que ésta puede verse afectada por factores abióticos como la intensidad y dirección del viento, así como por la temperatura y humedad ambiental (Culley *et al.*, 2002), lo que puede ocasionar la presencia de alelos letales, subletales o deletéreos que se encuentran enmascarados en condición heterocigótica en poblaciones pequeñas y fragmentadas (Ledig, 1998).

Una vez formada la semilla, tanto la interacción de la planta con los agentes dispersores (Herrera, 1995) como la incidencia de los depredadores de semillas (Hulme, 1997) son de vital importancia en el proceso de regeneración. Aunque la dispersión de semillas depende también de una variedad de factores como la altura del arbolado, distancia y distribución desde la planta madre, agentes climáticos y morfología de las semillas (Harper, 1977).

En cuanto a la germinación de la semilla, ésta depende de factores ambientales principalmente, entre éstos se destacan la variación de los regímenes lumínicos e

hídricos (Emborg, 1998); características físicas y químicas del suelo (Herrera, 2002) y la capacidad de formar bancos de semillas en el suelo (BSS) (De Souza Maia *et al.*, 2006).

Entre los factores antes mencionados, destaca la capacidad de las especies arbóreas de formar bancos de semillas, entendiendo como banco de semillas a las que caen mediante la dispersión natural en el suelo de un hábitat en un momento determinado, permaneciendo en él durante un periodo de tiempo hasta encontrar condiciones favorables para germinar, ya sea que estén enterradas o bien mezcladas con los residuos vegetales (la hojarasca, mantillo y la broza) en la superficie (Roberts, 1981).

La supervivencia de las semillas, depende de las condiciones del hábitat, edad de la semilla, densidad, tamaño de la semilla y presencia de depredadores y removedores que afectan el flujo de semillas en el suelo (Alexander y Schrag, 2003). Por ejemplo las semillas grandes tienden a sucumbir en grandes cantidades a la depredación por aves, roedores, insectos y grandes herbívoros. Entre éstos los roedores pueden ser capaces de detectar semillas que se encuentran en la superficie mediante el olfato, pero son incapaces de detectar a las semillas secas enterradas (Vander Wall, 1998).

Otros granívoros como aves e insectos también desempeñan un rol importante en la remoción de semillas (Flores-Peredo *et al.*, 2011) al tener las primeras una gran capacidad de distribución por el vuelo y en el segundo caso un mayor impacto por su movimiento en colonia. Por lo anterior, los roedores, aves e insectos son considerados como organismos modelo para medir el efecto de la depredación y remoción de semillas sobre la dinámica y distribución de las comunidades vegetales y la evolución de sus estrategias regenerativas (Hulme y Benkman, 2002).

Se ha descrito que el consumo selectivo de semillas por granívoros repercute directamente en la variación temporal de la presencia de determinadas especies vegetales (Henderson *et al.*, 1988; Flores-Peredo *et al.*, 2011) regulando así la estructura del paisaje. Entre los factores que operan en el consumo de semillas, destacan el requerimiento energético de cada depredador (Parmenter *et al.*, 1984), localización de las semillas a nivel macro y microhábitat (Myster y Pickett, 1993), variabilidad y cantidad de semillas disponibles, así como la competencia entre las especies depredadoras o dispersoras (Willson y Whelan, 1990).

Las semillas que pasan estos “filtros ambientales”, germinan y emergen en forma de plántulas; las cuales crecerán, algunas (o muchas) morirán, mientras que otras sobrevivirán y producirán nuevas semillas, completando así el ciclo de vida. De ésta manera, las semillas producidas y dispersadas en un determinado año no necesariamente germinarán al año siguiente. Muchas de esas semillas pueden permanecer en estado de dormancia o presentar inhibición de la germinación, después de caer en el suelo (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1982).

En el estado de Veracruz las poblaciones de *Pinus hartwegii* Lindl. se ubican en el límite de la vegetación arbórea entre los 3400 a 4000 msnm (Narave y Taylor, 1997), particularmente en las localidades del Cofre de Perote y Pico de Orizaba. Debido a que las poblaciones de esta especie se localizan en las mayores elevaciones sobre el nivel del mar, éstas cumplen funciones de protección a otros recursos y amortiguan los efectos de la contaminación ambiental además de contribuir como reguladoras del ciclo hidrológico (Musálem-Santiago y Solís-Pérez, 2000). Su distribución única y extrema altitudinal, hace que esta especie sea altamente vulnerable ante el calentamiento global, se espera que su hábitat exclusivo se vea reducido o incluso desaparezca de algunas zonas (Arriaga-Cabrera, 2001).

Para conocer el estado que guarda la población de *P. hartwegii* en el Cofre de Perote, Veracruz, es importante conocer y comprender la dinámica de las semillas, entendiendo que ésta inicia con la dispersión y finaliza con la germinación o muerte de las semillas (Marañón, 2001).

Para esto, es necesario estudiar algunos parámetros reproductivos relacionados con la producción de semillas como el potencial y eficiencia de producción de semillas, su viabilidad y la capacidad de la especie de formar bancos de semillas temporales o persistentes (Capítulo II); así mismo, la remoción de semillas por granívoros (Capítulo III).

2. Antecedentes

2.1 Indicadores reproductivos

Las poblaciones que se encuentran en riesgo debido principalmente a la baja densidad del arbolado y aislamiento son el resultado de la fragmentación del bosque; la evaluación de las características reproductivas pueden servir como indicadores del estado reproductivo de estas poblaciones y su supervivencia (Jiménez-Hernández, 2015).

Mediante el análisis de conos y semillas se pueden estimar indicadores reproductivos (Bramlett *et al.*, 1977), estos indicadores permiten determinar el estado reproductivo de una especie en una población (Mosseler *et al.*, 2000). Entre éstos destacan la eficiencia de producción de semillas, potencial de producción de semillas, producción de semillas fértiles y producción de semillas vanas y llenas (Mosseler *et al.*, 2000); Gómez-Jiménez *et al.*, 2010; Morales-Velázquez *et al.*, 2010; Flores-López *et al.*, 2012).

El parámetro más sencillo que indica la existencia de problemas reproductivos en las poblaciones, es la eficiencia en la producción de semillas que se obtiene con el porcentaje de semillas llenas y el potencial de producción de semillas (Bramlett *et al.*, 1977).

2.2 Parámetros germinativos

La germinación es la reactivación del proceso fisiológico que ocurre en las semillas, la cual se traduce en el desarrollo del embrión que potencialmente puede formar una planta que sea independiente y capaz de sintetizar su propio alimento (Kolotelo., 2001). El conocimiento e interpretación de los parámetros germinativos y viabilidad es indispensable para la conservación, manejo, uso sustentable y desarrollo de prácticas para el manejo silvicultural de las especies (Espitia *et al.*, 2016). Los parámetros que se utilizan en ensayos de germinación para conocer el estado de viabilidad que guardan las semillas son: 1) porcentaje de germinación acumulado (PG, se considera como el porcentaje acumulado de semillas germinadas al final del ensayo); 2) germinación media diaria (GMD, se considera como la relación entre el porcentaje acumulado de semillas germinadas al final del ensayo y el número de días desde la siembra al término del ensayo); 3) valor pico (VP, se considera como la GDM máxima alcanzada en el ensayo); y 4) valor de germinación (VG, correspondió al producto de la GDM por el VP, Czabator, 1962).

El conocimiento e interpretación de los parámetros germinativos y viabilidad es indispensable para la conservación, manejo, uso sustentable y desarrollo de prácticas para el manejo silvicultural de las especies (Espitia *et al.*, 2016).

2.3 Estudios de indicadores reproductivos y parámetros germinativos en pinos

Las poblaciones de *P. hartwegii* en el estado de Veracruz (Pico de Orizaba y Parque Nacional Cofre de Perote) se encuentran aisladas y fragmentadas (Arriaga-Cabrera, 2001). Además, como se considera que *P. hartwegii* es una especie altamente vulnerable al calentamiento global por su distribución altitudinal única y extrema (Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007; Viveros-Viveros *et al.*, 2009), se espera que su área de distribución actual disminuya entre un 41 y 49% (Arriaga-Cabrera y Gómez, 2004); Esto podría provocar un efecto severo de depresión endogámica manifestándose con un aumento notable en la producción de semillas vanas (Mosseler *et al.*, 2000) y reducción de la capacidad germinativa (Sorensen y Campbell, 1993), fenómeno común en muchas especies forestales y en particular en coníferas (Williams y Savolainen, 1996).

La población del Cofre de Perote se caracteriza por tener un bajo porcentaje de viabilidad en sus semillas y un alto porcentaje de semillas vacías (Iglesias y Tivo, 2005), lo que probablemente ha ocasionado una reducción en la regeneración natural de la especie (Iglesias-Andreu *et al.*, 1999).

A través del estudio de los indicadores reproductivos en poblaciones de árboles forestales, se puede inferir el estado que guarda una población (Ledig *et al.*, 2000). Algunas investigaciones en las que se han evaluado aspectos relacionados con la capacidad reproductiva de *P. hartwegii*, de las poblaciones de La Malinche en el estado de Tlaxcala y del Cofre de Perote en Veracruz, encontraron que el potencial de producción de semillas de la especie en La Malinche fue de 187.25 semillas por cono y en el Cofre de Perote de 199.72 semillas por cono; sin embargo, el porcentaje de semillas desarrolladas fue mayor en La Malinche (75.93%) que en el Cofre de Perote (68.89%) Alba-Landa *et al.* (2003).

Ortega-Mata *et al.* (2003) estudiaron parámetros germinativos en semillas de *P. hartwegii* procedentes de siete poblaciones del Popocatepetl, en el Estado de México, obteniendo un rango de germinación que varió del 36 al 98%. Iglesias y Tivo (2005) estudiaron la viabilidad de semillas de *P. hartwegii* procedentes del Cofre de Perote,

Veracruz, a través de la técnica de rayos X y la germinación, encontrando que el 48% de la semilla estuvo vacía (técnica de rayos X) y una germinación del 43%. Aguilar-Moctezuma (2012) evaluó la germinación de semillas de *P. hartwegii* procedentes de Perote, Veracruz y del Estado de México, la germinación la evaluó en dos condiciones, en almacigo y laboratorio, encontrando que las semillas provenientes de Perote y colocadas en almacigo presentaron el mayor porcentaje de germinación (81.25%), mientras que el menor porcentaje se obtuvo de las semillas germinadas en condiciones de laboratorio de la población del Estado de México (25%).

Hernández-López (1994) evaluó parámetros germinativos e indicadores reproductivos de *P. hartwegii* de dos localidades del municipio de Huitzilac, Morelos; *Pinus michoacana* var. *cornuta* Martínez de una localidad del municipio de Cuernavaca y otra de Huitzilac, Morelos; y *Pinus montezumae* Lamb. de una localidad de Huitzilac, Morelos y otra de Tlalpan, D.F., encontrando que para *P. hartwegii* el porcentaje de germinación varió de 40-45%, la producción de semillas viables variaron de 48.2 a 52.7% y la de semillas vanas de 51.8 a 47.3%; para *P. michoacana* var. *cornuta* el porcentaje de germinación varió de 40 a 49%, la producción de semillas viables de 41.7 a 49.2% y la de semillas vanas de 50.8 a 58.4; y para *P. montezumae* el porcentaje de germinación varió de 62 a 65%, la producción de semillas viables de 67.5 a 68.7% y la de semillas vanas de 32.5 a 33.3%.

Similarmente Ramírez-García *et al.* (2009) evaluaron el porcentaje de germinación de semillas de dos cosechas de una población de *Pinus oaxacana* Mirov. de Los Molinos, Veracruz, encontrando que el porcentaje de germinación entre la cosecha de un año y la cosecha siguiente varió considerablemente (33.7% para el 2005 y 48.5% para el 2007). Mendizábal-Hernández *et al.* (2010) estudiaron el potencial y eficiencia de producción de semillas de dos cosechas de *Pinus teocote* Schl. et Cham. de la población de Los Molinos, municipio de Perote, Veracruz; encontraron diferencias significativas entre cosechas, siendo la de 2006 la que presentó mayor potencial de producción (81.02%) y mayor eficiencia de producción de semilla (44.49%). Bello-González (1988) estudió el

potencial y eficiencia de producción de semillas en *Pinus pseudostrobus* Lindl. procedente de Paracho, Michoacán, encontrando que el 60% de semilla fue vana, el 18% de la semillas fue llena, el potencial de producción de semilla fue del 68 % y la eficiencia de producción de semillas fue del 26.4%. Vázquez-Cuecuecha *et al.* (2004) realizaron un estudio sobre potencial de producción de semillas de *P. oaxacana* de una población del municipio de Lázaro Cárdenas, Tlaxcala, México, en donde encontraron que el potencial de producción en el sitio fue de 186 semillas por cono.

2.4 Bancos de semillas

Uno de los procesos que influyen en la regeneración natural es la formación de bancos de semillas. Thompson y Grime (1979) clasifican a los Bancos de Semillas en el Suelo (BSS) de acuerdo a la viabilidad de las semillas en dos categorías: 1) transitorio, aquél en el que las semillas persisten viables por menos de un año y 2) persistente, aquél que contiene semillas viables por un año o más.

Se considera que un aspecto crucial en la formación de los bancos de semillas persistentes es el hecho de que la semilla quede enterrada, ya que si permanece en la superficie probablemente germine o sea objeto de depredación. Una vez enterradas, ambas situaciones se vuelven menos probables, dado que la mayoría de las especies germinan en presencia de luz o aparece ésta como un requerimiento inducido al estar bajo el suelo (Wesson y Wareing, 1969), tal como sucede con las semillas de algunas especies del género *Pinus* (Teste *et al.*, 2011).

Respecto a la formación de bancos de semillas en pinos, Turner *et al.* (2007) y Teste *et al.* (2011) sugieren que las especies de pinos serótinos, como *Pinus contorta* var. *latifolia*, generan bancos de semillas viables en la copa (aún se encuentran en los conos) o enterrados en el suelo y que estos bancos son persistentes.

Por su parte Castillo-Aguilar (2013), estimó el número de semillas viables almacenadas en el reservorio del suelo en dos sitios contrastantes, uno bajo manejo con el método de árboles padres (SCM) y otro sin manejo (SSM) en *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. en el estado de Hidalgo, encontrando en el SSM un total de 92,500 semillas/ha, el 50.8% fue semilla llena, 3.8% dañada y 45% vana. En cambio para el SCM de un total de 39,000 semillas/ha, el 44.9% fue llena, 10.2% dañada y 44.9% vana.

Por otro lado, el estado que guardan los bancos de semillas puede variar con la temporada en que se realiza la evaluación, Martínez-Orea *et al.* (2013) analizaron los bancos de semillas en bosques mezclados de *Quercus* spp., *Abies religiosa* y *P. hartwegii* de la cuenca del río Magdalena en el Estado de México, durante dos temporadas del año (lluvia y sequía); encontrando que la riqueza de semillas fue mayor en la temporada de lluvias y se registró un aporte importante de especies herbáceas, arbustivas y arbóreas características de este bosque. Aunque se destacó la ausencia de semillas de *A. religiosa* y *P. hartwegii* en la zona y abundaron las especies herbáceas de estadios sucesionales tempranos.

Existen estudios de bancos de semillas realizados a lo largo de gradientes altitudinales, por ejemplo Funes *et al.* (2003) estudiaron la formación de banco de semillas y su composición en las montañas del centro de Argentina, encontrando que tanto en la temporada de primavera como en la de otoño la densidad del banco de semillas aumentó con la altitud y la mayoría de las especies formaron un banco de semillas persistente en todos los pisos altitudinales, lo que se podría deber a dos razones. En primer lugar, las condiciones climáticas frías en el extremo más alto del gradiente pueden promover bajas tasas metabólicas embrionarias y el consumo lento de reservas de las semillas, favoreciendo la longevidad de la semilla (Murdoch y Ellis, 2000) y haciendo más lenta la germinación (Milberg, 1995). En segundo lugar, la diversidad de los depredadores de semillas y hongos tiende a ser baja en hábitats de alta montaña (McGraw y Varvek, 1989). Por su parte, Cavieres y Arroyo (2001) señalan que en climas fríos (por ejemplo, los presentes en altas montañas o a mayores latitudes) factores como temperatura, suelo,

precipitación entre otros, podrían contribuir al mantenimiento de muchas semillas en el suelo.

2.5 Remoción de semillas

Una vez dispersadas las semillas en el piso del bosque por factores como el agua o el viento, éstas también pueden ser transportadas o removidas por animales como los roedores, aves o insectos (Vander Wall *et al.*, 2005). A este proceso se le conoce como dispersión secundaria. La mayoría de los removedores de semillas son granívoros que acopian semillas ubicadas en la superficie (Price y Joyner, 1997). Entre las investigaciones que han estudiado este proceso en especies de coníferas se pueden mencionar a las siguientes: Pérez-Ríos (2006) que estudió en la Sierra Norte de Oaxaca la remoción de semillas de tres especies típicas de diferentes etapas sucesionales de la regeneración del bosque de niebla, *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen en etapas iniciales, *Magnolia dealbata* Zucc. en etapas intermedias y *Chamaedorea* sp. en etapas avanzadas, durante dos épocas del año: verano e invierno. La semilla de *Magnolia* fue la más removida (43.79%), la semilla de *P. chiapensis* fue la segunda más removida (19.15%) y la semilla de *Chamaedorea* sp. fue la menos removida (3.88%). La mayor remoción se presentó en invierno principalmente por insectos pequeños, como hormigas.

Flores-Peredo *et al.* (2011) estudiaron la remoción de semillas en *P. teocote*, *P. patula*, *P. pseudostrobus* y *P. montezumae* en la Reserva Ecológica de San Juan del Monte, Veracruz, por aves, insectos y mamíferos pequeños. Encontraron diferencias significativas en la remoción de semillas, siendo *P. patula* la especie más removida y *P. montezumae* la que se removió menos (33.0 y 17.9%, respectivamente), los roedores fueron los principales removedores de semillas durante la noche, ya que la vegetación les proporcionaba protección contra depredadores y las aves fueron los principales removedores de semillas durante el día.

Nieto de Pascual Pola (2013) estudió la depredación de semillas de *Abies religiosa* (Kunth) Schlttdl. & Cham. por aves, roedores y la interacción aves-roedores, en la Estación Experimental Forestal Zoquiapan, en el Estado de México, bajo dos condiciones: bosque cerrado y abierto con tratamientos de exclusión. Encontró que la mayor remoción de semillas se registró en el bosque abierto y se debió a la interacción entre aves-roedores, y la remoción más baja fue la realizada de manera individual y en el mismo porcentaje por los roedores y aves.

Se ha descrito que la distribución de especies vegetales y animales puede variar con respecto a un gradiente altitudinal e inferir así en las tasas de remoción de semillas, de hecho se han documentado dos tendencias generales al respecto, por un lado Stevens (1992) señala que la riqueza de flora y fauna en lo alto de las montañas generalmente es menor que en las partes bajas; por otro lado Rickart (2001) establece que la distribución altitudinal de especies de plantas y animales muestra una tendencia de mayor concurrencia de especies en altitudes intermedias que en los extremos altitudinales. De acuerdo a Pardini *et al.* (2005) zonas de mayor heterogeneidad vegetal suelen presentar niveles más altos de remoción de semillas al contar con una mayor diversidad de recursos alimenticios. Así mismo si existe mayor diversidad de especies faunísticas existe la posibilidad de encontrar mayor diversidad de especies removedoras de semillas y en consecuencia mayor actividad de remoción de semillas (Martínez-Orea *et al.*, 2009). El estudio sobre cómo entre gradientes altitudinales varía la remoción de semillas, es de gran relevancia para el entendimiento de la dinámica de regeneración de las poblaciones vegetales así como del impacto integral de la fragmentación sobre las poblaciones vegetales y animales.

3. Justificación

La biología reproductiva de los árboles forestales distingue con claridad los eventos relativos a la producción de semillas y dentro de estos la importancia que representan procesos tales como la floración, polinización, fertilización, fructificación, dispersión y

germinación como estrategia natural para la permanencia de especies y sus poblaciones, tanto en el tiempo como en el espacio.

Este principio básico en la sucesión progresiva de las comunidades vegetales no se ha precisado del todo en las gimnospermas de México, incluyendo a *P. hartwegii*, por lo que esta falta de conocimientos puede afectar el manejo y/o conservación de la especie, que ha sido afectada tanto por actividades antropogénicas como por el calentamiento global (Musálem-Santiago y Solís-Pérez, 2000). La realización de investigaciones en torno a aspectos relacionados con la dinámica de semillas en las poblaciones de *P. hartwegii* dará como resultado el conocimiento que puede ayudar a crear acciones dirigidas a mitigar el daño ocasionado a las poblaciones de esta especie e implementar un mejor manejo de las mismas.

4. Objetivo general

Evaluar la dinámica de semillas de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal en el Cofre de Perote, Veracruz, México.

5. Métodos

5.1 Descripción del sitio de estudio

5.1.1 Localización geográfica

La presente investigación se realizó en el Parque Nacional Cofre de Perote o Nauhcampatépetl (en náhuatl, “Cerro de cuatro lados”), el cual se ubica en la parte sur de la Sierra Madre Oriental, en la confluencia con el extremo oriente del Eje Neovolcánico Transversal en el centro-oeste del estado de Veracruz (Figura 1.1), la parte más elevada de la montaña del mismo nombre alcanza una altitud de 4,225 m. Por su altitud ocupa el

séptimo lugar entre las montañas más elevadas del país. Se localiza entre los paralelos 19°24'08" y 19°32'04" de latitud norte y los meridianos 97°05'07" y 97°12'05" de longitud oeste (INEGI-ORSTOM, 1991). Fue decretado Parque Nacional el 4 de mayo de 1937 por el ejecutivo federal (CONANP, 2013). Ocupa parte de los municipios de Ayahualulco, Ixhuatlán de los Reyes, Perote y Xico (CONANP, 2013).



Figura 1.1. Ubicación y localización del Parque Nacional Cofre de Perote. Tomado de CONANP (2013).

5.1.2 Características físicas

5.1.2.1 Clima

La posición geográfica, el relieve, la altitud y la cercanía del Parque Nacional Cofre de Perote con el Golfo de México determinan condiciones climáticas muy variadas. La Montaña denominada Cofre de Perote, parte de la cual comprende al Parque Nacional, presenta un gradiente altitudinal de 1200 a 4250 m. La montaña es una barrera geográfica para los vientos cálidos provenientes del Golfo de México, que al chocar con ella suben rápidamente, se enfrían y se precipitan en forma de neblina o lluvia en la ladera oriental, mientras que en la ladera occidental, hacia el valle de Perote, se crea un efecto de sombra orográfica o sombra de montaña, con precipitación escasa, (INEGI-OSTROM, 1991; CONANP, 2015).

En el Parque Nacional Cofre de Perote se presentan los siguientes tipos de clima de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (2004):

Cb'(m)(f): semifrío, húmedo con verano fresco largo; temperatura media anual de 5 a 12°C; temperatura del mes más frío entre -3 y 18 °C; y temperatura del mes más caliente es menor a 22 °C. El rango de precipitación total va de 1500 a 1800 mm; la precipitación en el mes más seco es inferior a 40 mm; las lluvias de verano y el porcentaje de lluvia invernal es mayor de 10.2% del total anual. Este tipo de clima se distribuye en la porción centro-noreste y en la parte centro-sureste del Área Natural Protegida.

Cb'(w2): semifrío, subhúmedo con verano fresco largo, temperatura media anual entre 5 y 12 °C; temperatura del mes más frío entre -3 y 18 °C; y temperatura del mes más caliente es menor a 22 °C. El rango de precipitación total varía de 1000 a 1200 mm; la precipitación en el mes más seco es menor de 40 mm; las lluvias de verano y el porcentaje de lluvia invernal va de 5 a 10.2 % del total anual. Este clima se distribuye en la porción centro-noroeste y centro-suroeste del Área Natural Protegida.

C(m)(f): templado, húmedo, con temperatura media anual entre 12 y 18 °C; temperatura del mes más frío entre -3 y 18 °C; y temperatura del mes más caliente menor de 22 °C. El intervalo de la precipitación total es de 1500 a 1800 mm; la precipitación en el mes más seco es inferior a 40 mm; las lluvias de verano y el porcentaje de lluvia invernal es mayor de 10.2 % del total anual. Este tipo de clima es muy restringido dentro del Área Natural Protegida y se distribuye en la porción suroeste y centro-oeste.

C(w2): templado, subhúmedo, temperatura media anual entre 12 y 18 °C; temperatura del mes más frío entre -3 y 18 °C; y temperatura del mes más caliente menor de 22 °C. El intervalo de la precipitación total va de 1500 a 1800 mm; la precipitación en el mes más seco inferior a 40 mm; las lluvias de verano con índice P/T mayor de 55 y el porcentaje de lluvia invernal va de 5 a 10.2 % del total anual.

ETH: frío subhúmedo, con temperatura media anual entre -2 y 5 °C; precipitación media anual de 1200 mm; con más de 250 días al año de ciclos hielo/ deshielo. Se distribuye en la parte más alta del Parque Nacional, arriba de los 3700 msnm.

5.1.2.2 Suelos

Los suelos del Parque Nacional Cofre de Perote en su mayoría son de origen volcánico prevaleciendo los suelos de tipo andosol y regosol (CONANP, 2015):

Andosol: son suelos jóvenes formados a partir de cenizas volcánicas, presentan un horizonte superficial de color negro con abundante materia orgánica, con una gran capacidad de retención de agua. Estos suelos son los más distribuidos en el parque, siendo los húmicos y ócricos los más comunes.

Andosol húmico: se encuentra en menor proporción en el Parque Nacional Cofre de Perote, presenta una capa superficial de color oscuro, en su mayoría materia orgánica, pero en general pobre en nutrientes y ácida.

Andosol ócrico: es el suelo más abundante y representativo del Parque Nacional Cofre de Perote, son muy susceptibles a la erosión, presentan una capa superficial de color claro; son suelos fáciles de labrar con considerables reservas de fertilidad y pobres en fosfatos asimilables por las plantas (Meza, 1996).

Regosol: estos suelos se desarrollan a partir de materiales no consolidados. Presentan horizontes claros y poco diferenciados, derivados de cenizas volcánicas recientemente depositadas además de escorias y arenas gruesas. Su textura es gruesa y muy susceptible a la erosión eólica y acumulación de sales.

5.1.2.3 Vegetación

Según Pedraza *et al.* (1997) desde el punto de vista florístico, el Cofre de Perote es reconocido como una zona de alta biodiversidad y endemismo. Con base en la clasificación de tipos de vegetación de Rzedowski (1983), Narave (1985) clasifica los tipos de vegetación del Parque Nacional Cofre de Perote en pinares, bosque de oyamel, páramo de altura y zacatonales. En menor medida también se presenta el bosque de pino-encino (CONANP, 2015) (Figura 1.2):

Bosque de pino (*Pinus*): los pinares es el tipo de vegetación con más presencia en el Parque Nacional Cofre de Perote. Entre las especies de pino presentes destacan: *Pinus montezumae* Lamb., *Pinus pseudostrobus* Lindl. y *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. que se encuentran en las zonas con mayor humedad. En la zona este del parque se encuentran en mayor cantidad las especies de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham, *Pinus ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl. y *P. pseudostrobus* Lindl. También se encuentra el Oyamel de Juárez (*Abies hickelii* var. *hickelii*) enlistado en la Norma Oficial Mexicana

NOM-059-SEMARNAT-2010 como especie en peligro de extinción. En las partes más altas se encuentra de forma monoespecífica *P. hartwegii*, esta zona constituye el límite altitudinal superior de la vegetación arbórea del Parque Nacional, ubicándose en los límites con el páramo de altura. Debido a las actividades antropogénicas se observan distintos grados de conservación y cobertura arbórea en los bosques de pinos.

Bosque de pino-encino (*Quercus-Pinus*): en los límites del Parque Nacional Cofre de Perote a los 3000 msnm se observan bosques de pino-encino, donde se encuentra principalmente *P. montezumae* y el encino laurencillo (*Quercus laurina* Humb. et Bonpl.), en las zonas de menos humedad tenemos presencia de *Quercus crassifolia* Humb. & Bonpl.

Bosque de oyamel (*Abies religiosa* Kunth Schldl. et Cham.): este bosque se caracteriza por la dominancia del oyamel o abeto siendo esta la que se encuentra en mayor superficie dentro del Parque Nacional Cofre de Perote. Originalmente se podía encontrar a lo largo de una franja en todo el Parque Nacional entre los 3000 y 3500 msnm, en la actualidad la superficie ocupada por esta especie se ha visto reducida drásticamente o sustituida por el cultivo de papa (*Solanum tuberosum* L.), además de zonas de pastoreo, solo se conserva en lugares de difícil acceso como los son las barrancas (Narave, 1985).

Bosque de galería: este tipo de bosque está representado por el pino colorado (*P. patula*), chamaite (*P. pseudostrobus*) y encino laurelillo (*Q. laurina*) los cuales se encuentran principalmente en las cabeceras de las cuencas o nacimientos de los ríos, principalmente en las barrancas de La Funda y El Caracol del parque. Sirven de corredores ocasionales para la fauna silvestre.

Páramo de altura: este tipo de vegetación se distribuye en manchones, localizados desde los 4000 a los 4200 msnm en el parque. Este tipo de vegetación a diferencia de otros es el que mejor resiste las bajas temperaturas. Los suelos donde se encuentran generalmente son muy superficiales y arenosos, pobres en materia orgánica y rocosos. En este tipo de vegetación se registran 49 especies permanentes a 19 familias de

plantas vasculares, con gran abundancia de especies de las familias Poaceae y Brassicaceae, entre las que se encuentran *Calamagrostis toluensis* Trin. ex Steud., *Festuca toluensis* L., *Trisetum spicatum* (L.) K. Richter., *Arenaria bryoides* Willd., *Draba nivicola* Rose. y *Draba jorullensis* H.B.K.

Pastizales o zacatonales: son comunidades donde destacan la presencia de pastos amacollados, ásperos y densos, llamados zacatonales. Los podemos encontrar desde los 2200 a los 3800 msnm sobre los bosques mixtos de pinos, abetos, pino-encino y pino prieto. Las especies sobresalientes son las gramíneas duras, destacando *Muhlenbergia macroura* Schreb., *Calamagrostis toluensis* (H.B.K.) Trin. ex Steud., *Festuca willdenowiana* Schult. & Schult. F., *Festuca rosei* Piper., *Festuca toluensis* H.B.K., *Poa fernaldiana* Nannf., *Poa conglomerata* Rupr. ex Peyr., *Jarava ichu* Ruiz & Pav. y *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. En menor cantidad o intercaladas se encuentra también la hierba del carbonero (*Baccharis conferta* Kunth.) y la jarilla (*Senecio salignus* D.C.). El principal uso del zacatón se reduce al pastoreo, aunque es importante señalar el empleo de las raíces viejas de *Muhlenbergia macroura* Schred., como materia prima para la elaboración de escobas de raíz, cepillos, escobetas y otros artículos. Esta práctica provoca la erosión del suelo, ya que los suelos presentes en la zona son altamente erosionables.

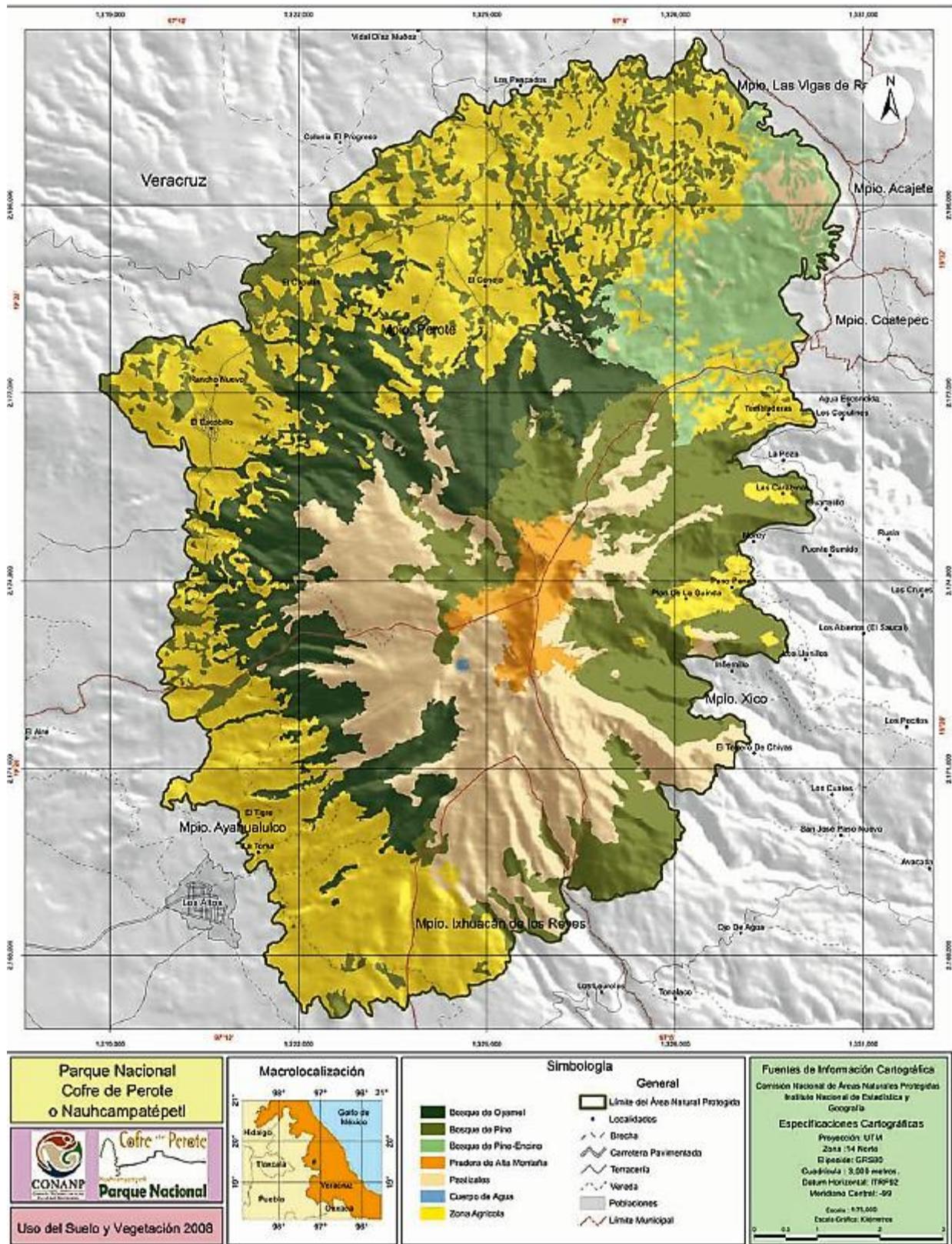


Figura 1.2 Zonificación de uso de suelo y vegetación del Parque Nacional Cofre de Perote. Tomada de CONANP (2015).

5.1.2.4 Fauna

Según Morales-Mávila *et al.* (2007) se tiene registro de un total de 179 especies de fauna silvestre agrupadas en 65 familias, de las cuales al menos 50 se encuentran dentro de alguna categoría de riesgo de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010. Entre las especies faunísticas registradas por Morales-Mávila *et al.* (2007) y por la CONANP (2015) se encuentran:

Los anfibios están representados por 14 especies, entre ellas destaca la rana de árbol de bromelia menor, también llamada rana arborea (*Plectrohyla arborescandens* Taylor.), rana leopardo (*Lithobates berlandieri* Baird.) y tlaconete leproso (*Pseudoeurycea leprosa* Cope.), especies amenazadas de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010.

En cuanto a los reptiles se han registrado 25 especies, de las cuales 12 son endémicas y 16 se encuentran amenazadas de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010, entre ellas destacan el lagarto alicante terrestre (*Abronia graminea* Cope.), lagartija ciega mexicana (*Anelytropsis papillosus* Cope.), lombriz serpiente (*Blanus cinereus* Vandelli.) y lagartija cornuda de montaña (*Phrynosoma orbiculare* Linnaeus.), todas ellas amenazadas; el lagarto alicante del Popocatepetl (*Barisia imbricata* Wiegmann.), la culebra parchada de Baird (*Salvadora bairdi* Jan.), la culebra ojo de gato bandada (*Leptodeira annulata* Linnaeus.), la cascabel cola negra (*Crotalus molossus* Baird y Girard.), cascabel serrana (*Crotalus atrox* Baird y Girard.) y chilladora (*Crotalus triseriatus* Wagler.), sujetas a protección especial.

La avifauna en el Parque Nacional Cofre de Perote consta de 89 especies entre las cuales destacan algunas que se encuentran en la lista de riesgo en la NOM-059-SEMARNAT-2010. Por ejemplo: eufonia olivácea (*Euphonia gouldi* Sclater.), tangarilla selvática (*Corytophanes cristatus* Boie in Schlegel.), monjita de Gould (*Xolmis irupero* Vieillot.), cuadrillero o calandria (*Euphonia gouldi* Sclater.), mirlo pinto (*Ridgwayia pinicola* PL Sclater.), colibrí pico corto o colibrí de Abeille (*Abeillia abeillei* Lesson & Dalatre.),

gavilán de Cooper (*Accipiter cooperii* Bonaparte.) y codorniz silbadora (*Dactylortyx thoracicus* Gambel.), todas ellas sujetas a protección especial; así como paloma perdiz cuelliescamada o paloma perdiz cara blanca (*Geotrygon albifacies* Sclater.), especie amenazada; y codorniz coluda veracruzana (*Dendrortyx barbatus* Gould.), en peligro de extinción.

Para el caso de mamíferos se han registrado 51 especies distribuidas en 22 familias, de las cuales ocho se encuentran bajo alguna categoría de protección ecológica de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010. Entre ellas destacan la musaraña orejillas mexicana (*Cryptotis nelsoni* Merriam.), sujeta a protección especial, el vampiro falso lanudo (*Chrotopterus auritus* Peters.) y el ardillón de Perote (*Xerospermophilus perotensis* Linnaeus.), especies amenazadas. Asimismo, en el Parque Nacional Cofre de Perote habitan diversas especies de mamíferos, como tlacuache (*Didelphis marsupialis* Linnaeus.), tuza (*Orthogeomys hispidus* Le Conte.), zorrillo (*Conepatus leuconotus* Lichtenstein.), gato montés (*Lynx rufus* Schreber.), entre otros.

5.2 Descripción de *Pinus hartwegii* Lindl.

5.2.1 Género *Pinus*

El género *Pinus* se encuentra representado por cerca de 100 especies, la mayoría se ubican en el hemisferio Norte, cerca del 50% de las especies se localizan en los bosques naturales de México, únicamente en los estados tropicales de Tabasco, Campeche y Yucatán no se encuentran en forma natural (Eguiluz-Piedra, 1977).

5.2.2 *Pinus hartwegii* Lindl.

Este pino es originario de las regiones subtropicales y tropicales de América, su distribución geográfica comprende desde México hasta Honduras. En la República

Mexicana habita en las áreas montañosas que se encuentran en los Estados de Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Colima, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo de México, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala, Veracruz y Ciudad de México, en donde se encuentra como un componente de los bosques de coníferas. Forma masas puras o se encuentra asociado con otras especies de pinos. Según Rzedowski (1983) *P. hartwegii* forma comunidades clímax. Prospera desde los 2500 hasta los 4300 msnm. En Veracruz se encuentra en los parques nacionales Cofre de Perote y Pico de Orizaba por arriba de los bosques de Oyamel (Eguiluz-Piedra, 1978).

5.2.2.1 Taxonomía

Según Farjon (2005), *P. hartwegii* pertenece a:

Reino	Plantae
División	Spermatophyta
Clase	Conifer
Orden	Pinales
Familia	Pinaceas
Género	<i>Pinus</i> L.
Subgénero	<i>Pinus</i>
Sección	<i>Trifolius</i>
Subsección	<i>Ponderosae</i>
Especie	<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.

El nombre fue asignado en honor al eminente botánico de origen alemán Karl Theodor Hartweg (1812-1871), quien en 1836 fue enviado por Inglaterra a tomar muestras (Eguiluz-Piedra, 1978).

5.2.2.2 Clima

P. hartwegii se desarrolla en climas templados subhúmedos, con pocas o nulas lluvias en invierno, del tipo Cwc (semifríos húmedos con veranos cortos) (García, 1967). Los lugares donde se ubica tienen una precipitación media anual entre 700 y 1800 mm durante los meses de junio a septiembre, siendo los meses de junio y julio los más lluviosos y en contraste el mes de marzo el más seco; la temperatura máxima llega a los 38°C en los meses de marzo a mayo y un mínimo de -20°C en invierno en las partes más altas con una media de 12°C (Musálem-Santiago y Solís-Pérez, 2000).

5.2.2.3 Suelos

Generalmente *P. hartwegii* crece sobre suelos ricos en materia orgánica, con buen drenaje, profundos, textura franca y migajón arenosa (Musálem-Santiago y Solís-Pérez, 2000). En los volcanes de Colima y Jalisco, la especie se desarrolla sobre suelos arenoso migajosos y migajones arenosos, pobres en Ca, K y P, pero ricos en Mg, con un pH de 5.2 a 6.9. En Zoquiapan, Edo. de México en donde se encuentra en mayor abundancia la especie, los suelos presentan bajo contenido de P pero altos en Ca, Mg, Na, K y Al (Santillán, 1991).

5.2.2.4 Descripción botánica

Fuste: es un árbol de entre 15 y 30 m de altura, es de corteza agrietada de color un poco grisáceo-rojizo, tiene ramas extendidas ordenadas de forma irregular, ramillas ásperas de color rojizo-grisáceo, la base de las brácteas son largas y fuertes, en ocasiones agudas, salientes que a menudo se descaman (Solórzano, 1987; Musálem-Santiago y Solís-Pérez, 2000).

Hojas: el número de acículas es cambiante, ya que se puede encontrar grupos de tres, de tres a cuatro en otros casos, regularmente se le encuentra en grupos de cinco como cifra constante. Llegan a medir de 8 a 16.5 cm de largo, de color verde claro, gruesas, duras, la cara dorsal ancha y costilla media levantada (carinadas), tiene bordes acerrados, siendo los dientecillos muy pequeños y cercanos entre ellos. Presentan dos haces vasculares casi contiguos, tiene estomas en las tres caras, se rodean de células de refuerzo, las paredes exteriores de las células endodérmicas son delgadas o en algunos casos levemente engrosadas, con el hipodermo grueso, dos hileras de células irregulares, con muy poco espaciamiento o nulo en la cara dorsal y canales resiníferos medianos (Solórzano, 1987).

Yemas: tienen la forma ovoidal, de color obscuro-rojizo y son muy agudas (Martínez, 1948).

Conillos: son de forma oblongos, forman grupos terminales, de un color azul-violeta, son protegidos por brácteas lancinadas (Solórzano, 1987).

Conos: son de forma ovoide, acuminados; es decir que acaban en punta disminuyendo lentamente, en ocasiones están levemente curvados, por lo regular miden de 8 a 10 cm de largo, pero puede variar de 7 a 14 cm. Su diámetro promedio es de 3.73 cm, con peso fresco de 54.19 g; su color es rojizo obscuro con pedúnculo de 10 mm de largo en algunos casos, por lo regular se presentan en pares pero también se pueden encontrar en 3, 4 y 5 (Solórzano, 1987) (Figura 1.3).



Figura 1.3 Estróbilo femenino maduro y acículas de *Pinus hartwegii* del Parque Nacional Cofre de Perote.

Escamas: son muy numerosas, delgadas y muy frágiles, son angostas en el ápice, con un ángulo casi recto. Miden de 24 a 28 mm, en ocasiones hasta 35 mm, de 10 a 13 mm de ancho en la parte media. La apófisis es aplastada; muy oscuro, la quilla es transversal y la costilla bien marcada de forma perpendicular apenas perceptible (Solórzano, 1987).

5.2.2.5 Fenología

Los estróbilos masculinos y femeninos se forman en los meses de marzo a abril, son polinizados y después de dos años se abren en diciembre y enero (Santillán, 1991) (Figura 1.4).



Figura 1.4 Estróbilos masculinos de *Pinus hartwegii* del Parque Nacional Cofre de Perote.

5.2.2.6 Importancia

Es la especie arbórea que se desarrolla en las mayores elevaciones en zonas montañosas, donde existen temperaturas muy bajas y cumple funciones de protección a otros recursos asociados y amortiguan los efectos de la contaminación ambiental (Musálem-Santiago y Solís-Pérez, 2000).

6. Literatura citada

- Aguilar-Moctezuma, A.F. (2012). Evaluación de germinación en laboratorio y semillero de la especie *Pinus hartwegii* de diferentes años de colecta. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Agrícolas. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz.
- Alba-Landa, J., A. Aparicio-Rentería & J. Márquez-Ramírez. (2003). Potencial y eficiencia de producción de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl. de dos poblaciones de México. *Foresta Veracruzana* 5(1): 23-26.
- Alexander, H. M., & A.M. Schrag. (2003). Role of soil seed banks and newly dispersed seeds in population dynamics of the annual sunflower, *Helianthus annuus*. *Journal of Ecology* 91(6): 987-998.
- Arriaga-Cabrera, L. (2001). Análisis de riesgo para la detección temprana y prevención a la introducción de especies exóticas y plagas potenciales. En Memoria del 27 Simposio Nacional de Parasitología Agrícola. Ingenieros Agrónomos Parasitólogos, AC-Facultad de Agrobiología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, Mexico. pp: 227-30.
- Arriaga-Cabrera, L. y L. Gómez. (2004). Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México. En: Martínez, J. y Fernández-Bremauntz (Comps.). Cambio Climático: una Visión desde México. Instituto Nacional de Ecología. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. pp: 255-265.
- Bello-González, M.A. (1988). Potencial, eficiencia y producción de semillas en conos de *Pinus pseudostrobus* Lindl., en Quinceo, municipio de Paracho, Michoacán. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 13(64): 3-29.
- Bramlett, D.L., E.W. Belcher, G.L. DeBarr, G.D. Hertel. R.P. Karrfalt. C.W. Lantz, T. Miller, K.D. Ware. & H.O. Yates III. (1977). Cone Analysis of Southern Pines. A Guidebook. General Technical Report SE-13. USDA-Forest Service. Southeastern Forest Experiment Station. Southeastern Area, State and Private Forest, Atlanta, Georgia, USA. 28 p.

- Castillo-Aguilar, O. (2013). Lluvia de semillas y emergencia de plántulas de *Pinus patula* Schl. et Cham. en Zacualtipán, Hidalgo. Postgrado Forestal. Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 56 p.
- Cavieres, L.A., & M.T. Arroyo. (2001). Persistent soil seed banks in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae): experimental detection of variation along an altitudinal gradient in the Andes of central Chile (33 S). *Journal of Ecology* 89(1): 31-39.
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. (2013). Programa de Manejo del Parque Nacional Cofre de Perote. Documento entregado para su consulta pública. México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 139 p.
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. (2015). Programa de Manejo del Parque Nacional Cofre de Perote o Nauhcampatépetl. Lomas Estrella, Iztapalapa, D.F.
- Culley, T.M., S.G. Weller, & A.K. Sakai. (2002). The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* 17(8): 361-369.
- Czabator, F.J. (1962). Germination value: An index combining speed and completeness of pine seed germination. *Forest Science* 8: 386-396.
- De Souza Maia M., F.C. Maia & M.A. Pérez. (2006). Bancos de semillas en el suelo. *Agriscientia* 23(1): 33-44.
- Eguiluz-Piedra, T. (1977). Los Pinos del Mundo. Publicación Especial No. 1. Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Bosques. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, México. 75 p.
- Eguiluz-Piedra, T. (1978). Ensayo de integración de los conocimientos sobre el género *Pinus* en México. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 623 p.
- Emborg, J. (1998). Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 106(2): 83-95.

- Espitia, M., C. Cardona, & H. Araméndiz. (2016). Pruebas de germinación de semillas de forestales nativos de Cordoba, Colombia, en laboratorio y casa-malla. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica* 19(2): 307-315.
- Farjon, A. (2005). Pines. Drawings and Description of the Genus *Pinus*. Brill. Boston, USA. 235 p.
- Flores-López, C., G. Geada-López, J. López-Upton & E. López-Ramírez. (2012). Producción de semillas e indicadores reproductivos en poblaciones naturales de *Picea martinezii* T. F. Patterson. *Revista Forestal Baracoa* 31(2): 49-58.
- Flores-Peredo, R., L.R. Sánchez-Velásquez, J. Galindo-González & J.E. Morales-Mávil. (2011). Post-dispersed pine seed removal and its effect on seedling establishment in a Mexican Temperate Forest. *Plant Ecology* 212(6): 1037-1046.
- Funes, G., S. Basconcelo, S. Díaz, & M. Cabido. (2003). Seed bank dynamics in tall-tussock grasslands along an altitudinal gradient. *Journal of Vegetation Science* 14(2): 253-258.
- García, E. (1967). Apuntes de Climatología. Instituto de Geografía. U.N.A.M. México, D.F. 116 p.
- García, E. (2004). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Serie Libros No. 6. Instituto de Geografía. U.N.A.M. México, D.F.
- Gómez-Mendoza, L. & L. Arriaga. (2007). Modeling the effect of climate change on the distribution of oak pine species of México. *Conservation Biology* 21: 1545-1555.
- Gómez-Jiménez, D.M., C. Ramírez-Herrera, J. Jasso-Mata & J. López-Upton. (2010). Variación en características reproductivas y germinación de *Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33(4): 297-304.
- Harper, J.L. (1977). Population Biology of Plants. Academic Press. London, England. 892 p.

- Henderson, C.B., K.E. Petersen & R.A. Redak. (1988). Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *The Journal of Ecology* 76(3): 717-728.
- Hernández-López, M. (1994). Evaluación de áreas semilleras del género *Pinus* en Huitzilac y Cuernavaca, Morelos y Tlalpan, D.F. *Revista de Geografía Agrícola* 20: 63-67.
- Herrera, C.M. (1995). Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 705-727.
- Herrera, C.M. (2002). Topsoil properties and seedling recruitment in *Lavandula latifolia*: stage-dependence and spatial decoupling of influential parameters. *Oikos* 97(2): 260-270.
- Hulme, P.E. (1997). Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111(1): 91-98.
- Hulme, P.E., & C.W. Benkman. (2002). Granivory. In Herrera, C.M. & O. Pellmyr (eds.). *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell. Oxford. UK. pp: 132-154.
- Iglesias-Andreu, L. G., J. Alba-Landa & J.L. Enriquez. (1999). Estrategias para la conservación de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. en la Región del Cofre de Perote, Veracruz. *Monte Bravo* 4-5: 20-22.
- Iglesias, L. & F.Y. Tivo. (2005). Contribución al manejo de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote. *Agroentorno* 61(8): 16-17.
- INEGI-ORSTOM. [Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática-Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-mer]. (1991). Cuaderno de Información Básica. Región Cofre de Perote. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Instituto Francés de Investigación Científica para el Desarrollo en Cooperación. Aguascalientes, Ags. México. Anexo cartográfico 30 mapas. 58 p.

- Jiménez-Hernández, L. (2015). Indicadores Reproductivos de Conos, Semillas y Plántulas para Dos Años de Colecta de *Pinus maximartinezii* Rzedowski en Juchipila, Zacatecas. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. División de Agronomía. Departamento Forestal. Saltillo, Coahuila, México. 11 p.
- Kolotelo, D., E. Van Steenis, M. Peterson, R. Bennett, D. Trotter & J. Dennis. (2001). Seed Handling Guidebook. British Columbia Ministry of Forests. British Columbia, Canada. 106 p.
- Ledig, F.T. (1998). Genetic variation in *Pinus*. In: Richardson, D.M. (Ed.). Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp: 251-280.
- Ledig, T.T., B. Bermejo V., P.D. Hodgskiss, D.R. Johnson, C. Flores L., & V. Jacob C. (2000). The mating system and genetic diversity in Martinez spruce, an extremely rare endemic of México's Sierra Madre Oriental: an example of facultative selfing and survival in interglacial refugia. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1-9.
- Marañón, T. (2001). Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. En: Zamora-Rodríguez, R. & Pugnaire de Iraola, F.I. (Eds.). Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional. CSIC. AEET. Madrid, España. pp. 153-181.
- Martínez, M. (1948). Los Pinos Mexicanos. Editorial Botas. México, D.F. 361 p.
- Martínez-Orea, Y., S. Castillo-Argüero & P. Guadarrama-Chávez. (2009). La dispersión de frutos y semillas y la dinámica de comunidades. *Ciencias* 96: 38-41.
- Martínez-Orea, Y., S. Castillo-Argüero, J. Álvarez-Sánchez, M. Collazo-Ortega & A. Zavala-Hurtado. (2013). Lluvia y banco de semillas como facilitadores de la regeneración natural en un bosque templado de la ciudad de México. *Interciencia* 38(6): 400-409.
- Mayer, A.M., & A. Poljakoff-Mayber. (1982). The Germination of Seeds: *Pergamon International Library of Science, Technology, Engineering and Social Studies*. Elsevier. pp 172.

- McGraw, J.B. & M.C. Vavreck. (1989). The role of buried viable seeds in arctic and alpine plant communities. In: M. A. Leck, M.A., V.T. Parker & R.L. Simpson (Eds.). Ecology of Soil Seed Banks. Academic Press. San Diego, California, U.S.A.. pp. 91–105.
- Mendizábal-Hernández, L. del C., J. Alba-Landa, J. Márquez-Ramírez, E.O. Ramírez-García & H. Cruz-Jiménez. (2010). Potencial de producción y eficiencia de semillas de dos cosechas de *Pinus teocote* Schl. et Cham. *Foresta Veracruzana* 12(2): 21-26.
- Meza, E. (1996). Estudio comparativo de las propiedades físicas e hídricas entre los andosoles de cultivo y de bosque del Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F. 191 p.
- Milberg, P. (1995). Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos*72: 3-13.
- Morales-Mávila, J.E., E.A. Suárez-Domínguez, L.R. Mestizo-Rivera, J.T. Villa-Cañedo, J. Enríquez-Roa, C. Corona-López, J. Bello-Gutiérrez & A., González-Christen. (2007). Riqueza, diversidad y distribución de anfibios, reptiles y mamíferos en las Áreas Naturales Protegidas del estado de Veracruz. Segundo Informe Técnico. Universidad Veracruzana/CONACYT. Xalapa, Veracruz.
- Morales-Vázquez, M.G., C.A. Ramírez-Mandujano, P. Delgado-Valerio & J. López-Upton. (2010). Indicadores reproductivos en *Pinus leiophylla* Schltld. et Cham. en la cuenca del Río Ángulo, Michoacán. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 1(2): 31-38.
- Mosseler, A., J.E. Major, J.D. Simpson, B. Daigle, K. Lange, Y.S. Park, K.H. Johnsen, & O.P. Rajora. (2000). Indicators of population viability in red spruce, *Picea rubens*. I. Reproductive traits and fecundity. *Canadian Journal of Botany* 78: 928-940.
- Murdoch, A.J. & R.H. Ellis. (2000). Dormancy, Viability and Longevity. In: Fenner, M. (Ed.). Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CABI Publishing. Wallingford, UK. pp. 183-214.

- Musálem-Santiago, M.A. & M.A. Solís-Pérez. (2000). Monografía de *Pinus hartwegii*. Instituto de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Centro de Investigación Regional del Centro. México, D.F. 74 p.
- Myster, R.W., & S.T.A. Pickett. (1993). Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66: 381-388.
- Narave, H. (1985). La Vegetación del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Biótica* 10(1):35-64.
- Narave, H. & K. Taylor. (1997). *Pinaceae*. En: *Flora de Veracruz*. Fascículo 98. Instituto de Ecología. Universidad de California. Xalapa, Veracruz, México. 50 p.
- Nieto de Pascual Pola, C. (2013). Depredación de las semillas de *Abies religiosa* (Kunth) Schldtl. et Cham. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 4(15): 87-102.
- Ortega-Mata, A., L. Mendizábal-Hernández, J. Alba-Landa & A. Aparicio- Rentería. (2003). Germinación y crecimiento inicial de *Pinus hartwegii* Lindl. de siete poblaciones del Estado de México. *Foresta Veracruzana* 5(2): 29-34.
- Pardini, R., S.M. de Souza, R. Braga-Neto & J.P. Metzger. (2005). The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124(2): 253-266.
- Parmenter, R.R., J.A. MacMahon & S.B. Van der Wall. (1984). The measurement of granivory by desert rodents, birds and ants: a comparison of an energetics approach and a seed-dish technique. *Journal of Arid Environments* 7(1): 75-92.
- Pedraza, R., R. Álvarez y A. Hoyos. (1997). Diagnóstico y propuesta para la gestión del manejo sustentable de los ecosistemas de la montaña Cofre de Perote (Nauhcampatépetl) caso: Extracción irregular de madera en la cuenca alta el Río la Antigua. Univeridad Veracruzana. Fondos CONACYT-CONAFOR. 110 p.
- Pérez-Ríos, M.A. (2006). Remoción y lluvia de semillas en etapas sucesionales de bosque de niebla en Sierra Norte, Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro

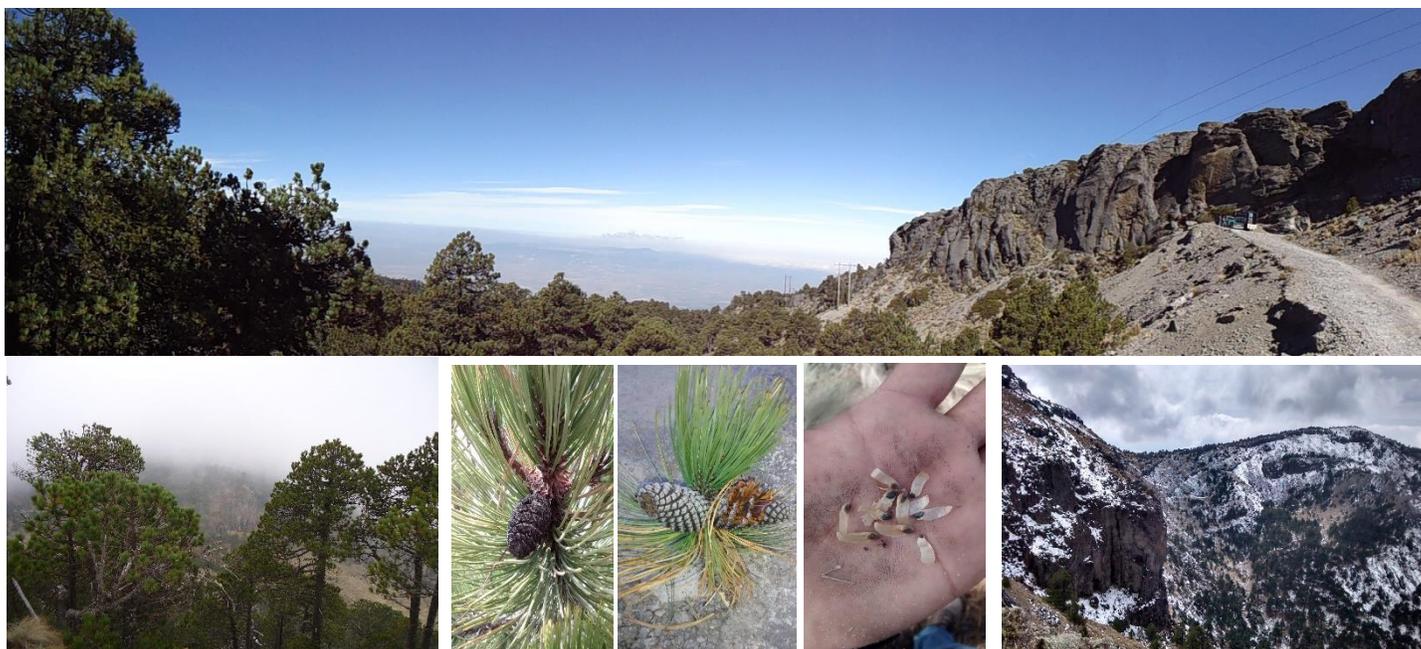
- Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional. Unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México. 93 p.
- Price, M.V. & J.W. Joyner. (1997). What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank?. *Ecology* 78(3):, 764-773.
- Pritchett, W.L. (1986). Suelos Forestales: Propiedades, Conservación y Mejoramiento. Limusa. México, D.F. 634 P.
- Ramírez-García, E.O., J. Márquez-Ramírez, H. Cruz-Jiménez & G. Arguelles-Sangabriel. (2009). Germinación de semillas de dos cosechas de *Pinus oaxacana* Mirov procedentes de Los Molinos, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 11(2): 33-36.
- Rickart, E.A. (2001). Elevational diversity gradients, biogeography and the structure of montane mammal communities in the intermountain region of North America. *Global Ecology and Biogeography* 10(1): 77-100.
- Roberts, H.A. (1981). Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology* 6: 1-55.
- Rzedowski, J. (1983). Vegetación de México. *Limusa*. México, D.F. 432 p.
- Santillán, P.J. (1991). Silvicultura de las coníferas de la región central. Tesis de Maestría en Ciencias. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 305 p.
- Solórzano, I.F. (1987). Efecto de algunos factores ambientales en la germinación de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl.; bajo condiciones controladas. Tesis de Licenciatura. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 81 p.
- Sorensen, F.C., & R.K. Campbell. (1993). Seed weight-seedling size correlation in coastal Douglas-fir: genetic and environmental components. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 275-285.
- Sork, V.L. (1993). Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Plant Ecology* 107(1): 133-147.

- Stevens, G.C. (1992). The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140(6): 893-911.
- Teste, F.P., V.J. Lieffers & S.M. Landhäusser. (2011). Viability of forest floor and canopy seed banks in *Pinus contorta* var. *latifolia* (Pinaceae) forests after a mountain pine beetle outbreak. *American Journal of Botany* 98(4): 630-637.
- Thompson, K. & J.P. Grime. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology* 67: 893-921.
- Turner, M.G., D.M. Turner, W.H. Romme & D.B. Tinker. (2007). Cone production in young post-fire *Pinus contorta* stands in Greater Yellowstone (USA). *Forest Ecology and Management* 242(2): 119-126.
- Vander Wall, S.B. (1998). Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction. *Ecology* 79(1), 233-241.
- Vander Wall, S.B., K.M. Kuhn & M.J. Beck. (2005). Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86(3): 801-806.
- Vázquez-Cuecuecha, O.G., E.O. Ramírez-García & J. Alba-Landa, J. (2004). Variación de conos y potencial de producción de semillas de *Pinus oaxacana* Mirov en una población del Estado de Tlaxcala, México. *Foresta Veracruzana* 6(2): 31-36.
- Viveros-Viveros, H., C. Saénz-Romero, J.J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, G. Ramírez-Valverde & A. Santacruz-Varela (2009). Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl.: I. Height growth, shoot phenology and cold damage in seedlings. *Forest Ecology and Management* 257: 836-842.
- Wagner, S. & L. Lundqvist. (2005). Regeneration techniques and the seedling environment from a European perspective. In: Stanturf, J.A. & P. Madsen (Eds.). *Restoration of Boreal and Temperate Forest*. CRC Press. Boca Raton, Florida, U.S.A. pp. 170-192.
- Wesson, G. & P.F. Wareing. (1969). The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. *Journal of Experimental Botany* 20(2): 402-413.

- Williams, C.G., & O. Savolainen. (1996). Inbreeding depression in conifers: implications for breeding strategy. *Forest Science* 42(1): 102-117.
- Williams, N.M. & R. Winfree. (2013). Local habitat characteristics but not landscape urbanization drive pollinator visitation and native plant pollination in forest remnants. *Biological conservation* 160: 10-18.
- Willson, M.F. & C.J. Whelan. (1990). Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57: 191-198.

CAPÍTULO II

Indicadores de producción, viabilidad y banco de semillas de *Pinus hartwegii* del Cofre de Perote, Veracruz, México



Resumen

La regeneración natural de las masas forestales depende en gran medida de la capacidad de producción y viabilidad de semillas. Existe un escaso conocimiento sobre los indicadores reproductivos y la viabilidad de semillas de especies a lo largo de gradientes altitudinales. El objetivo de este trabajo fue evaluar los indicadores reproductivos, parámetros germinativos y factibilidad de formar un banco de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl. en un gradiente altitudinal en el Cofre de Perote, Veracruz, México. Se recolectaron conos maduros de cuatro sitios ubicados a 3400, 3600, 3800 y 4000 m.s.n.m. Los conos se transportaron al laboratorio para su secado, en bolsas de papel identificados con el número de sitio, árbol y cono. La semilla se extrajo removiendo las escamas de los conos. Se evaluó el potencial y eficiencia de producción de semillas, número de semillas vacías y llenas, germinación media diaria, valor pico, valor germinativo, porcentaje de germinación, así como la viabilidad de las semillas mediante el método de cloruro de tetrazolio al 1%. Para evaluar los parámetros germinativos se germinaron semillas con y sin tratamiento de estratificación en frío. El mayor potencial de producción de semillas se obtuvo de los conos recolectados del sitio de mayor altitud (4000 m.s.n.m.) con 179 ± 5.44 semillas/cono aproximadamente. La mayor eficiencia de producción de semillas se obtuvo de las altitudes 3800 y 4000 m.s.n.m. con 33 y 36% respectivamente. Los mayores valores pico, germinación media diaria, vigor germinativo y porcentaje de germinación se registraron en las semillas sin tratamiento de estratificación procedentes de las mayores altitudes (3800 y 4000 m.s.n.m.) y los menores valores se obtuvieron en las semillas de menor altitud (3400 y 3600 m.s.n.m.). El menor porcentaje de viabilidad mediante la prueba con cloruro de tetrazolio se obtuvo en las semillas procedentes de los 3600 m.s.n.m. con 32%. La formación de bancos de semillas persistentes a corto plazo se dio principalmente de la superficie del suelo hasta los 5 cm de profundidad, excepto en la altitud de los 4000 m.s.n.m. en donde se extiende hasta los 10 cm de profundidad.

Palabras clave: *Pinus hartwegii*, indicadores reproductivos, parámetro germinativos, banco de semillas persistentes, gradiente altitudinal.

Summary

The natural regeneration of forests depends on the capacity of seed production and viability. We know very little about reproductive indicators and viability of seeds of pine species along altitudinal gradients. In order to evaluate reproductive indicators, germinative parameters, and the feasibility of forming a *Pinus hartwegii* Lindl. seed banks along an altitudinal gradient in the Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, Mexico, we collected mature cones at four sites located at 3400, 3600, 3800 and 4000 m.a.s.l. We transported cones to the laboratory in paper bags in order to for dry them. We extracted seed by removing cone scales. We evaluated potential and efficiency of seed production, number of empty and filled seeds, mean daily germination, peak value, germinative value, germination percentage, as well as the viability of the seeds through tetrazolium chloride. In order to evaluate germination parameters, we tested a set of seeds with and without cold stratification treatments. From this experiment, we obtained the highest seed production potential from cones collected at 4000 m.a.s.l., with a mean of 179 ± 5.44 seeds per cone approximately. The highest efficiency of seed production was obtained at altitudes 3800 and 4000 m.a.s.l. with 33% and 36% respectively. We recorded the highest peak values, average daily germination, germinative vigor and germination percentage in the seeds without treatment of stratification from the highest altitudes (3800 and 4000 m.a.s.l.) and obtained the lowest values from the seeds of lower altitude (3600 and 3400 m.a.s.l.). From our tetrazolium chloride test, we found a lower viability percentage related to what was obtained in seeds from the 3600 m.a.s.l. with 32%. The formation of seed banks occurred mainly from the ground surface down to a depth of 5 cm, except at the altitude of 4000 m.a.s.l., where it reaches a depth of 10 cm.

Key words: *Pinus hartwegii*, reproductive indicators, germinative parameter, bank of persistent seeds, altitudinal gradient.

1. Introducción

México cuenta con aproximadamente el 40% de las 110 especies de pinos del mundo (Dvorak *et al.*, 2000); estas especies abarcan rangos altitudinales que van desde un metro hasta los 4000 m.s.n.m. por lo que se encuentran, en diferentes tipos de climas, desde los bosques tropicales, pasando por los bosques de niebla hasta los bosques fríos de montaña (Perry, 1991). En particular *Pinus hartwegii* Lindl. es una especie de las zonas templadas-frías, confinada a los picos y montañas más altas de México y Centro América, y su distribución altitudinal va de los 3000 a los 4000 m.s.n.m. (Perry, 1991). En el estado de Veracruz *P. hartwegii* crece en el límite de la vegetación arbórea entre 3400 y 4000 m.s.n.m., particularmente en las localidades del Cofre de Perote y Pico de Orizaba (Narave, 1997). La importancia de esta especie no solo se centra con la producción de madera o productos de ésta, sino también con los servicios ambientales hidrológicos (como captura de agua), la protección a otros recursos asociados, el amortiguamiento de los efectos de la contaminación y de la captura de carbono (Musálem-Santiago y Solís-Pérez, 2000; Vázquez-Ramírez, 2010).

En las zonas montañosas de clima templado, las condiciones climáticas difieren a lo largo de gradientes altitudinales, así como la distribución de especies, las características morfológicas, fisiológicas e indicadores reproductivos de los individuos que conforman las distintas poblaciones de una misma especie (Quiroga y Premoli, 2013) y la química de la madera dentro de una misma población (Musule *et al.*, 2016). En general, las zonas de bajas elevaciones están asociadas con temperaturas más elevadas y estrés hídrico, en contraste las zonas de altas elevaciones se asocian con mayor frecuencia a bajas temperaturas (Rehfeldt, 1988; Sáenz-Romero *et al.*, 2006). En forma particular para los indicadores reproductivos, se ha encontrado que poblaciones marginales (de los extremos inferior y superior) se ven afectadas en términos de producción de semilla y tasas de germinación, al producir menor cantidad de semillas y tasas bajas de germinación, como resultado de la exposición periódica a eventos climáticos extremos tales como secas (en el límite altitudinal inferior) (Mátyás, 2010;

Mátyás *et al.*, 2010) y heladas (en el límite superior) comparado con las poblaciones centrales (Sáenz-Romero *et al.*, 2006; Gonzalo-Turpin y Hazard, 2009; Quiroga y Premoli, 2013). En cuanto a la variación en la eficiencia de producción de semillas y el número de semillas llenas en un gradiente altitudinal, no se han encontrado patrones bien definidos. Lopez-Toledo *et al.* (2017) encontraron que una de las poblaciones con altitud intermedia de *P. pseudostrobus* presentó la mayor eficiencia y el mayor número de semillas llenas, diferenciándose del sitio de menor altitud, el cual presentó la menor eficiencia y menor número de semillas llenas. Considerando que *P. hartwegii* tiene una amplia distribución altitudinal en el Cofre de Perote, Ver., se espera que presente variación en los indicadores reproductivos y que esté asociada con la altitud las poblaciones.

Por otra parte la semilla de algunos árboles forestales requieren de algún tratamiento para poder romper la latencia, la cual impide la germinación de la semilla por un periodo de tiempo después de la dispersión, aunque las condiciones de luz, temperatura, oxígeno y humedad sean las adecuadas para que ocurra (Bonner y Rudolf, 1974; Ludeña-Velásquez, 2012). En el caso de las coníferas de clima templado un tratamiento que ha dado buenos resultados es la estratificación en frío (Ludeña-Velásquez, 2012), y de acuerdo a la CONAFOR (2005) para *P. hartwegii* se recomienda la estratificación en frío a 2°C.

En cuanto a la formación de banco de semillas, se considera que los pinos no forman bancos de semillas persistentes, ya que una vez dispersadas en el suelo pierden su viabilidad rápidamente, debido tanto a factores bióticos como abióticos (Johnson y Fryer, 1996, Tomback *et al.*, 2001, Carrillo *et al.*, 2009, Tsitsoni, 2009). Sin embargo se han reportado la formación de bancos de semillas persistentes en *Pinus pinaster* Soland. (Ferrandis *et al.*, 1996) y *Pinus halepensis* Miller. (Trabaud *et al.*, 1997). En *P. hartwegii* se desconoce si forma bancos de semilla, por lo cual es de suma importancia realizar estudios que indiquen si esta especie forma bancos de semilla.

2. Antecedentes

La regeneración natural de las masas forestales dependen en gran medida del sistema de reproducción de las especies forestales, sexual (mediante semillas) y asexual (mediante propagación vegetativa) (Hocker, 1984).

La producción de semillas es el factor más importante para lograr una exitosa regeneración de las masas forestales (Valdez-Lazalde, 1992). La producción debe ocurrir en el tiempo adecuado y en cantidades suficientes, está directamente influenciada por la edad del árbol, vigor de la copa, desarrollo y hasta por la posición en que se encuentra en el dosel (Daniel *et al.*, 1982).

Entre los factores que intervienen en la regeneración a partir de semillas están los climáticos tales como humedad, precipitación y temperatura (radiación solar), ya que estos factores pueden formar condiciones ideales para la germinación de las semillas (Spurr y Barnes, 1982).

2.1 Potencial y eficiencia de producción de semillas

La mayoría de los arbustos y árboles forestales producen una gran cantidad de semillas a intervalos regulares en diferentes periodos, los cuales pueden llegar a espaciarse de tres a seis años, entre estos periodos la producción es escasa o totalmente nula (Bramlett *et al.*, 1977). No todos los óvulos que son polinizados llegan a ser fertilizados, ni todos aquellos que son fertilizados llegan a formar una semilla. Un gran número de ellos aborta durante las diferentes etapas de su formación y desarrollo, ocasionando grandes pérdidas en la tasa de producción de semillas (Niembro-Rocas, 1986).

El potencial de producción de semillas define el límite biológico del número de semillas producidas por cada cono, es decir, el potencial de cada especie forestal de producir semillas con respecto al número de escamas fértiles por cono. Estos datos dan las bases para conocer la eficiencia de producción de semillas ya que es la tasa resultante del número de semillas desarrolladas en un cono entre el potencial de producción de semillas (Bramlett, 1977). En muchas especies forestales la producción de semillas es muy irregular, ya que algunas especies pueden llegar a tener su máximo de producción cada seis años (Matthews, 1964).

Existen tanto factores externos como internos que afectan la producción de semillas. Los factores internos son aquellos asociados con las características biológicas de la planta, como la edad, tamaño, vigor, producción de polen, polinización, fertilización, maduración de la semilla y variabilidad genética. Los factores externos son los físicos y biológicos, los cuales forman y modifican los efectos de los factores internos, entre éstos se destacan el clima, suelo, insectos y enfermedades (Cuecuecha-Vázquez *et al.*, 2000).

2.2 Viabilidad de las semillas

García y Villamil (2001) definen a la viabilidad de las semillas como la capacidad de éstas de dar origen a plántulas a través de la germinación, en condiciones ambientales adecuadas. Para evaluar la viabilidad se pueden realizar diferentes tipos de pruebas, entre las que destacan: la germinación, prueba con cloruro de tetrazolio y radiografía con rayos X.

- Germinación: esta prueba consiste en poner a la semilla en condiciones adecuadas de luz, humedad y temperatura; si esta es viable y no presenta dormición podrá germinar.

- Cloruro de tetrazolio: este ensayo o prueba es indicado para conocer la viabilidad de semillas que presentan dormancia o que germinan muy lento, además de que no se requiere de equipo muy sofisticado y se obtienen los resultados en poco tiempo. Esta prueba consiste en que una vez que los tejidos de la semilla se han hidratado, en el embrión se activan rutas metabólicas, en las que muchas de las reacciones químicas empleadas son reacciones de oxidación, lo cual se va a manifestar en las semillas tiñéndolas de rojo-violeta. En estas reacciones se liberan electrones capaces de reducir a ciertas sustancias químicas. Esta prueba es destructiva, ya que una vez utilizada la semilla no se puede volver a utilizar. Este hecho puede ser utilizado para estimar el grado de actividad metabólica de los tejidos embrionarios y por tanto su viabilidad. Entre las sustancias más utilizadas para detectar la actividad metabólica de las semillas se encuentran las sales de tetrazolio (cloruro o bromo de 2,3,5-trifeniltetrazolio).
- Radiografía con rayos X: esta prueba es la más rápida y no destructiva para evaluar la viabilidad de semillas forestales, pero la utilización de equipo muy costoso es un inconveniente para realizarla. Esta prueba consiste en obtener radiografías de las semillas en las que se pueden diferenciar entre semillas sin embriones (semillas vanas), de las que tienen un embrión bien formado (semillas llenas); además se pueden identificar si existen malformaciones o algún tipo de daño, los cuales pueden ser mecánicos, por insectos, etc.

2.3 Reconocimiento de óvulos y semillas abortados

Para realizar un análisis de conos de forma adecuada se tiene que diferenciar a una semilla debidamente desarrollada de un óvulo abortado, que por lo general suele ocurrir en el primer año o segundo año de desarrollo (Bramlett *et al.*, 1977). Lo cual se puede lograr si en primera instancia se consideran las características del tipo de escama (fértil o infértil) (Figura 2.1), así también la clasificación de los óvulos y las semillas (Figura 2.2).

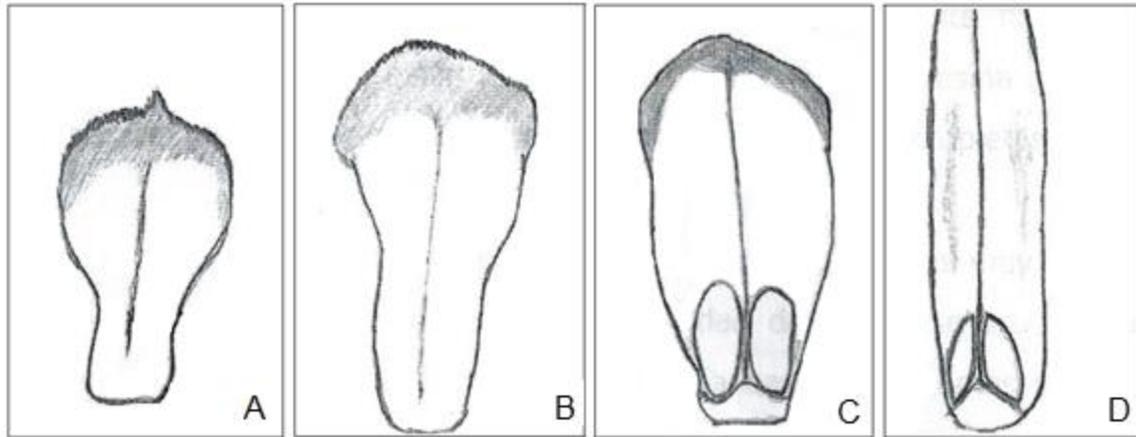


Figura 2.1. (A y B) Escamas infértiles de pinos con bases angostas y sin óvulos funcionales, (C y D) escamas fértiles con dos semillas desarrolladas y testa madura. Esquematisaciones basadas en Bramlett *et al.* (1977).

Los óvulos rudimentarios no funcionales, en ciertas ocasiones pueden presentar características de formación de alas en las escamas infértiles del cono, y por ello se les conoce como “alas sin semilla” (Figura 2.2).

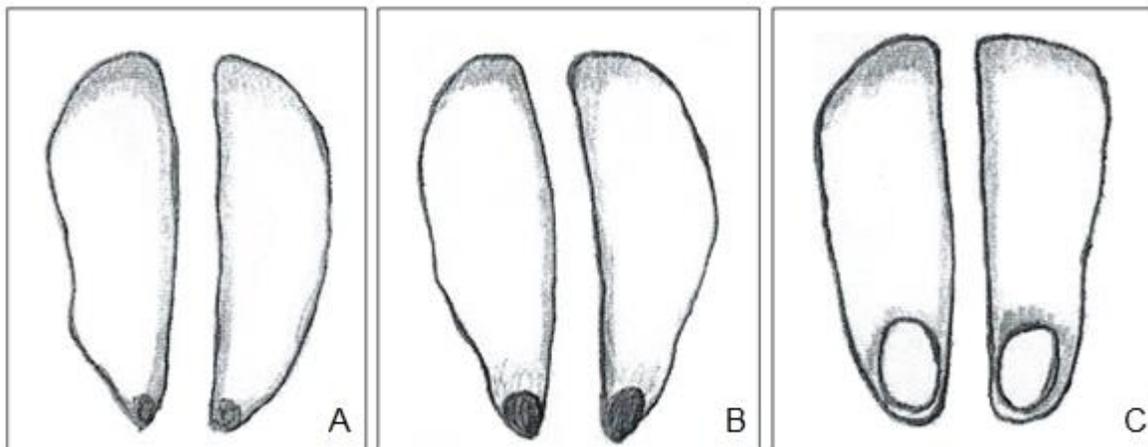


Figura 2.2. Clasificación de óvulos abortados y semillas desarrolladas. (A) Óvulos abortados durante el primer año; (B) óvulos abortados durante el segundo año y (C) semillas desarrolladas. Esquematisaciones basadas en Bramlett *et al.* (1977).

Los óvulos abortados durante el segundo año de desarrollo a menudo son de mayor tamaño que los del primer año, estos pueden tener una testa desarrollada parcialmente (Figura 2.3).

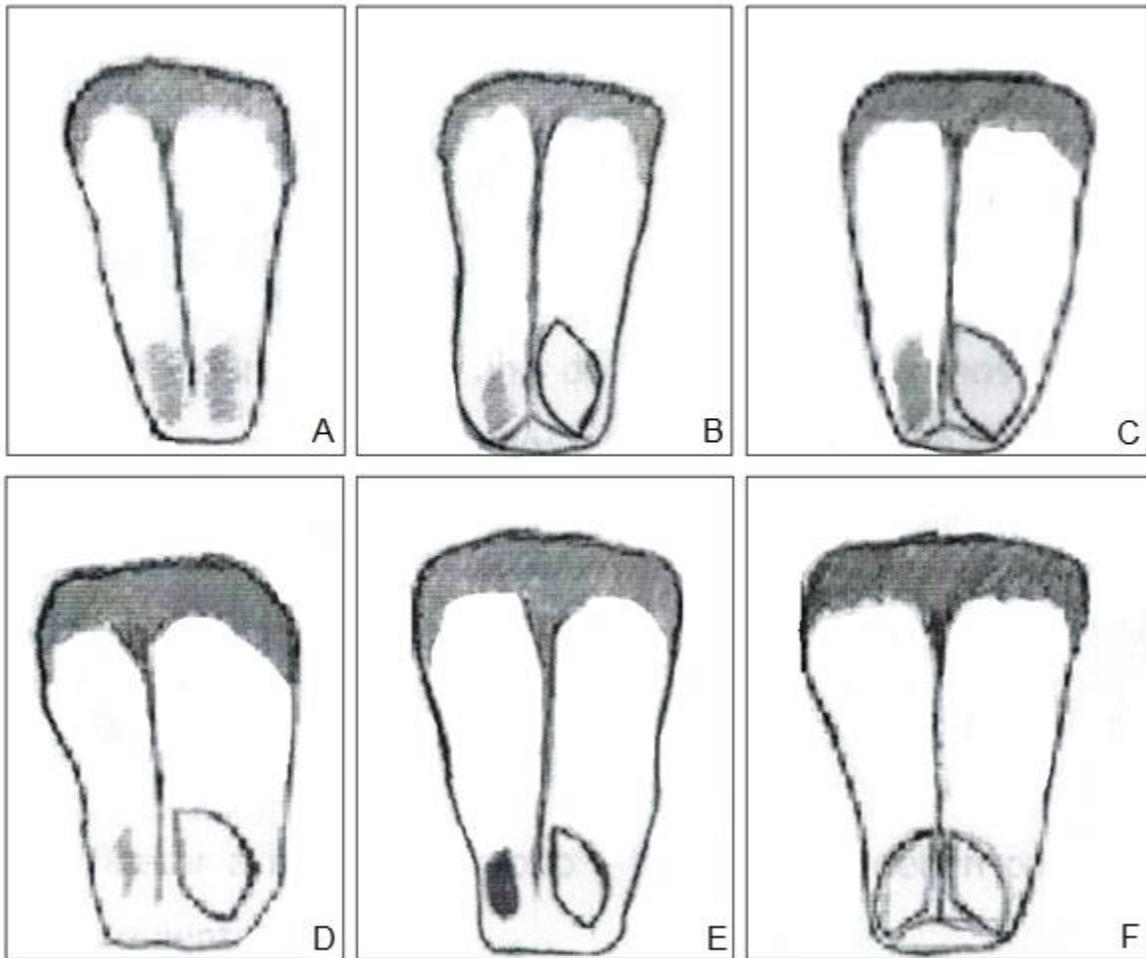


Figura 2.3. Clasificación de óvulos y semillas en conos de pinos. (A) Óvulos rudimentarios de escamas infértiles; (B) izquierda, óvulo abortado durante el primer año; derecha óvulo normal; (C) izquierda, óvulo abortado durante el inicio del segundo año de desarrollo; derecha, óvulo normal; (D) izquierda óvulo abortado por el ataque típico de chinche semillero; derecha óvulo normal; (E) corte de semillas: izquierda semilla vana, derecha semilla llena; (F) semillas completamente desarrolladas. Esquemáticas basadas en Bramlett *et al.* (1977).

2.4 Tratamiento de semillas

Algunas especies forestales presentan latencia en sus semillas la cual impide la germinación por un periodo de tiempo después de la dispersión aunque las condiciones de luz, temperatura, oxígeno y humedad sean las adecuadas para que ocurra. Algunas de las causas de este reposo son: impermeabilidad de la testa al agua y al oxígeno, testa dura, presencia de inhibidores e inmadurez del embrión, etc. (Ludeña-Velásquez, 2012). Con la aplicación de algunos tratamientos a la semilla se acelera el proceso de germinación en las semillas y se producen plántulas en menor tiempo. En la búsqueda de opciones para su producción, se ha recurrido a usar tratamientos de estratificación para estimular la germinación de semillas que están en latencia, que aumentan la velocidad de germinación (Ludeña-Velásquez, 2012).

La estratificación consiste en colocar las semillas en estratos húmedos, comúnmente arena, turba o vermiculita, en condiciones de frío o calor (Hartmann y Kester, 1988; Donoso, 1993). La estratificación en frío es aquella donde se mantienen las semillas a temperaturas bajas (2 a 4°C), asemejando a las condiciones de invierno, por un período que oscila entre 20 y 60 días, llegando inclusive hasta 120 días dependiendo de la especie (García, 1991). Este tratamiento no sólo supera la latencia, sino que incrementa la tasa de germinación y su uniformidad. (Bonner y Rudolf, 1974).

2.5 Variación de indicadores reproductivos en gradientes altitudinales

En las zonas de clima templado las condiciones ambientales difieren a lo largo de gradientes altitudinales (Quiroga y Premoli 2013), por lo general las zonas que se encuentran en baja altitud se asocian con estrés hídrico y con temperaturas más cálidas en comparación con las altitudes mayores en las cuales es común la presencia de bajas temperaturas he incluso de heladas (Sáenz-Romero *et al.*, 2006). Se ha observado que las plantas de poblaciones ubicadas en extremos altitudinales son directamente

afectadas en cuanto a la producción y germinación de semilla presentando niveles más bajos como resultado de la exposición periódica a eventos climáticos extremos (Sáenz-Romero *et al.*, 2006; Gonzalo-Turpin y Hazard 2009; Lopez-Toledo *et al.*, 2017). En cuanto a la variación en la eficiencia de producción de semillas y el número de semillas llenas en un gradiente altitudinal, no se han encontrado patrones bien definidos. Lopez-Toledo *et al.* (2017) encontraron que en la población de *P. pseudostrubus* Lindl. ubicado en Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán en la altitud de los 2700 m.s.n.m. presentó la mayor eficiencia y el mayor número de semillas llenas, diferenciándose del sitio de menor altitud (2300 m.s.n.m.), el cual presentó la menor eficiencia y menor número de semillas llenas.

2.6 Banco de semillas

El banco de semillas es la reserva de semillas maduras viables, ya sea en la planta o en el suelo (Roberts, 1981). Henderson *et al.* (1988) definen al banco de semillas en el suelo como el potencial de regeneración que tienen las comunidades vegetales, por lo cual se deduce que la formación de estos bancos es un componente importante de la dinámica vegetal y una estrategia de supervivencia de las especies a lo largo del tiempo. Thompson *et al.* (1997) clasifican a los bancos de semillas de acuerdo a la duración de la viabilidad de las mismas en tres tipos diferentes: banco de semillas transitorio formado por semillas que permanecen viables menos de un año, banco de semillas persistente a corto plazo formado por semillas que pueden permanecer viables más de un año pero menos de cinco años y banco persistente a largo plazo, formado por las semillas que pueden ser viables por más de cinco años. Son de gran importancia productiva ya que cumple una tarea fundamental en la recuperación de áreas que tuvieron algún disturbio tales como incendios o actividades antropogénicas (De Souza Maia *et al.*, 2006).

En cuanto a la formación de bancos de semillas siguiendo un gradiente altitudinal, se ha reportado que la densidad y composición de estos bancos suele ser distinto a medida que cambia el gradiente (Erfanzadeh *et al.*, 2013). Al respecto se han realizado

estudios en los cuales demuestran que la densidad y riqueza del banco de semillas en el suelo disminuyen al aumentar la elevación en pastizales Mediterráneos (Ortega *et al.*, 1997). El mismo resultado fue obtenido en el Área Protegida de Arasbaran la cual es una reserva natural del noroeste de Irán (Jalili *et al.*, 2003), esto se atribuye a que al aumentar el gradiente altitudinal las condiciones ambientales cambian drásticamente ya que las condiciones climáticas son más cálidas en las elevaciones más bajas que en la altas, sin embargo en las partes bajas también hay más pérdidas en el banco de semillas por la presencia de granívoros. Otros estudios señalan que en elevaciones mayores el clima frío puede favorecer la formación de bancos persistentes de semillas (Funes *et al.*, 2003).

En general, se considera que los pinos no forman bancos de semillas persistentes, ya que una vez dispersadas en el suelo pierden viabilidad rápidamente, debido tanto a factores bióticos como abióticos (Johnson y Fryer, 1996, Tomback *et al.*, 2001, Carrillo *et al.*, 2009, Tsitsoni, 2009). Sin embargo se han reportado bancos de semillas en *Pinus pinaster* Soland. (Ferrandis *et al.*, 1996) y *Pinus halepensis* Miller. (Trabaud *et al.*, 1997).

3. Hipótesis

Si las condiciones ambientales climáticas difieren a lo largo de un gradiente altitudinal, entonces se esperan respuestas diferenciales en los indicadores reproductivos, parámetros germinativos y la probable formación de bancos de semillas persistentes de *Pinus hartwegii* a lo largo del gradiente altitudinal. Por lo que se espera que en los sitios con altitud intermedia se encuentren los valores mayores de los indicadores reproductivos y los parámetros germinativos. En cuanto a la formación de bancos de semillas persistentes se espera que la mayor probabilidad de formar bancos de semillas persistentes se de en los sitios de mayor altitud.

4. Objetivo general

Evaluar indicadores reproductivos, parámetros germinativos y la probable formación de banco de semillas persistente de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal en el Cofre de Perote, Veracruz, México.

4.1 Objetivos específicos

- Evaluar los indicadores reproductivos (potencial y eficiencia de producción, semillas llenas y vacías) de *P. hartwegii* en un gradiente altitudinal.
- Evaluar la calidad de la semilla de *P. hartwegii* en un gradiente altitudinal.
- Evaluar los parámetros germinativos (porcentaje de germinación, germinación media diaria, valor germinativo y valor pico), en semillas de *P. hartwegii* en un gradiente altitudinal.
- Evaluar la viabilidad de semillas de *P. hartwegii* en un gradiente altitudinal utilizando la prueba de cloruro de tetrazolio al 1%, porcentaje de germinación, así como el efecto de un tratamiento pre-germinativo de la semilla.
- Evaluar la posibilidad de que *P. hartwegii* forme banco de semilla persistente en el suelo forestal.

5. Materiales y métodos

5.1 Recolección de conos

Se ubicaron cuatro sitios a lo largo de un gradiente altitudinal en el Cofre de Perote, Veracruz: a 3400, 3600, 3800 y 4000 msnm. La ubicación geográfica de los sitios fue la siguiente: sitio 1 (altitud: 3400 m; latitud: 19°31'13.33"; longitud: 97°09'49.65"), sitio 2 (altitud: 3600; latitud: 19°30'52.15"; longitud: 97°09'51.31"), sitio 3 (altitud: 3800; latitud: 19°30'19.42"; longitud: 97°09'31.37") y sitio 4 (altitud: 4000; latitud: 19°29'44.47"; longitud: 97°09'09.27") en la orientación Nor-Oeste del Parque Nacional Cofre de Perote

(Figura 2.5). Se eligieron en cada sitio 15 árboles de *P. hartwegii* con presencia de conos. Se recolectaron 200 conos maduros por sitio, durante el periodo de diciembre del 2014 a enero del 2015. Los conos recolectados se colocaron en sacos, identificados con la altitud y número de árbol. Posteriormente los conos se secaron al sol y las semillas se extrajeron mediante la disección de conos (Figura 2.4).



Figura 2.4. Recolección y secado de conos de *Pinus hartwegii* del Parque Nacional Cofre de Perote o Nahucampatépetl.

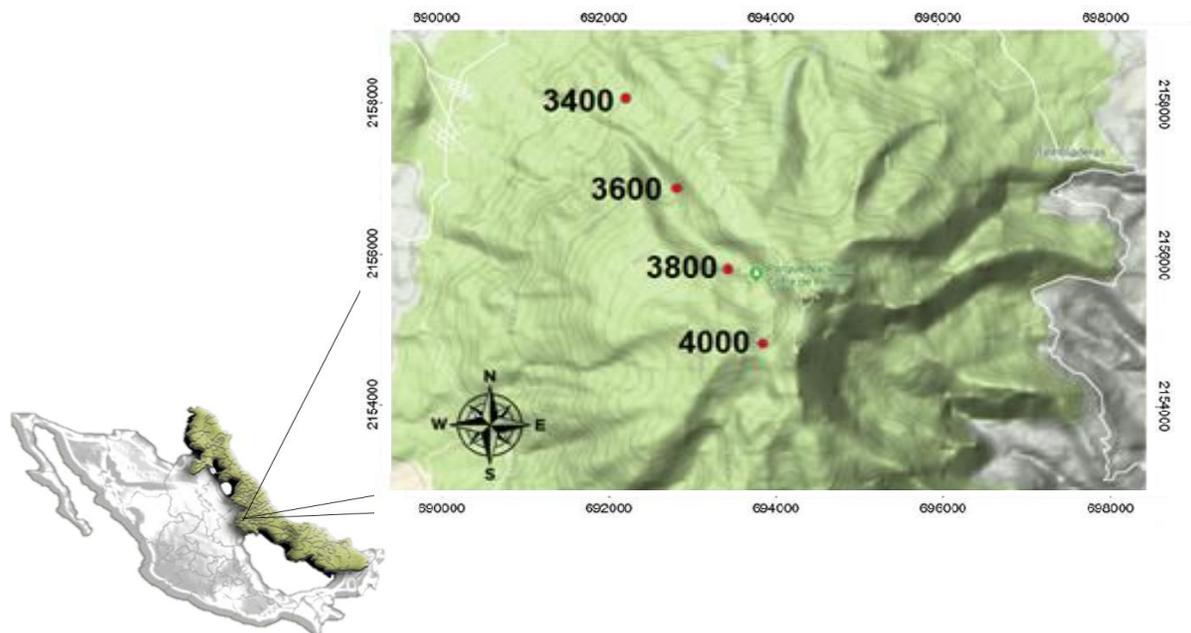


Figura 2.5. Localización del área de estudio en el Parque Nacional Cofre de Perote o Nauhcampatépétl.

Para mayor información de la localización se puede ver en: <https://earth.app.goo.gl/HmdzV>

5.2 Variables evaluadas

5.2.1 Indicadores reproductivos

La extracción de las semillas, para evaluar el potencial y la eficiencia de producción de semillas, así como semilla llena y vacía se realizó conforme a la metodología propuesta por Bramlett, *et al.* (1977). Se muestrearon 10 conos maduros y sanos de cada uno de los 15 árboles seleccionados de cada sitio, posteriormente los conos se colocaron en bolsas de papel de forma individual identificados con el número de cono, altitud y número de árbol. La disección del cono se inició removiendo las escamas de la base con un taladro. Una vez separadas las escamas, se clasificaron en dos grupos: 1) Escamas infértiles, siendo aquellas escamas que no tiene la capacidad de producir óvulos funcionales y que están presentes en la base y en el ápice del cono y 2) escamas fértiles, presentes en la parte media del cono y con semillas desarrolladas. A partir del número de escamas fértiles se calculó el potencial de producción de semilla (PPS) utilizando la siguiente fórmula (Bramlett *et al.*, 1977):

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

Para evaluar la eficiencia de producción de semilla (EPS) se tomaron las semillas extraídas de los conos disectados, a estas semillas se les realizó una prueba de rayos x (faxitron x/ray), en el laboratorio de análisis de semillas de la Gerencia de la Comisión Nacional Forestal, ubicado en Banderilla, Veracruz, para identificar y separar las semillas llenas de las vacías (Figura 2.6). Con las semillas llenas se estimó la eficiencia de producción de semilla (EPS) con la siguiente fórmula (Bramlett *et al.*, 1977):

$$\text{EPS} = (\text{Total de semillas llenas} / \text{Potencial de Producción de Semillas}) \times 100$$

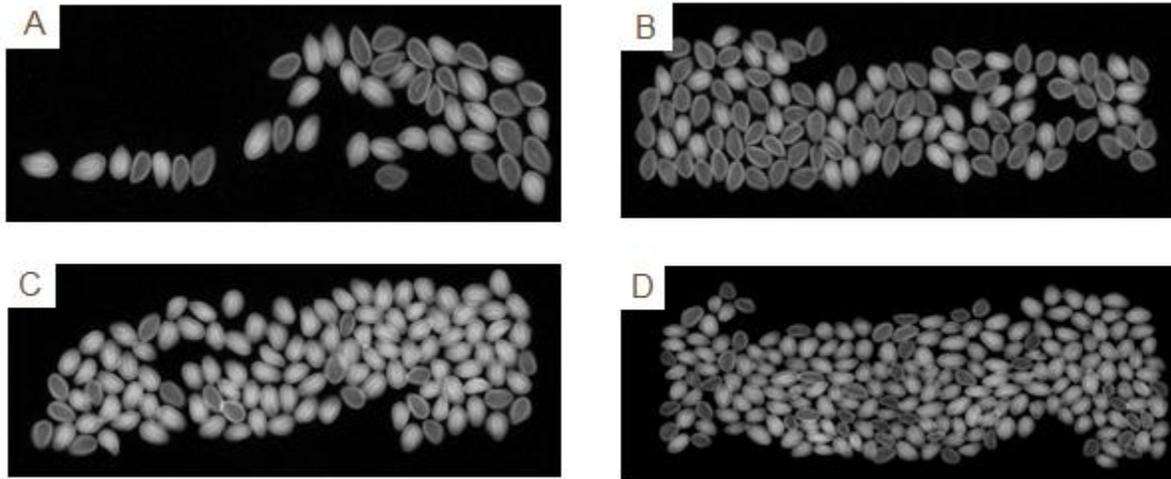


Figura 2.6. Prueba realizada a las semillas con rayos x (faxitron x/ray). (A) Imagen de semillas representativas de sitio ubicado a los 3400 msnm; (B) imagen de semillas representativas de sitio ubicado a los 3600 msnm; (C) imagen de semillas representativas de sitio ubicado a los 3800 msnm; (D) imagen de semillas representativas de sitio ubicado a los 4000 msnm. Las semillas color blanco son las llenas y las semillas de color oscuro son las vacías.

5.2.2 Viabilidad de la semilla y parámetros germinativos

Para determinar la viabilidad de las semillas se empleó la prueba de cloruro de tetrazolio al 1% y el porcentaje de germinación. En la prueba de cloruro de tetrazolio se utilizó 2, 3, 5 cloruro de trifetil tetrazolio al 1% en 1 L de agua destilada. Se tomaron al azar cuatro muestras de 100 semillas (400 semillas totales) por sitio, las cuales se remojaron por 24 h en agua destilada, después se les realizó un corte longitudinal. En seguida, se colocaron en la solución de cloruro de tetrazolio y se dejaron en reposo por 24 h a 25 °C en completa oscuridad (Figura 2.7). Las semillas que se tiñeron completamente o mayor al 75% y cuyo embrión se tiñó de color rojo-violeta fueron consideradas como viables (Ralphs y Cronin, 1987; Flores-Peredo *et al.*, 2011) y cuando la semilla o el embrión no se tiñeron o la tinción fue menor al 75% se consideraron como semilla no viable (Kolotelo *et al.*, 2001).

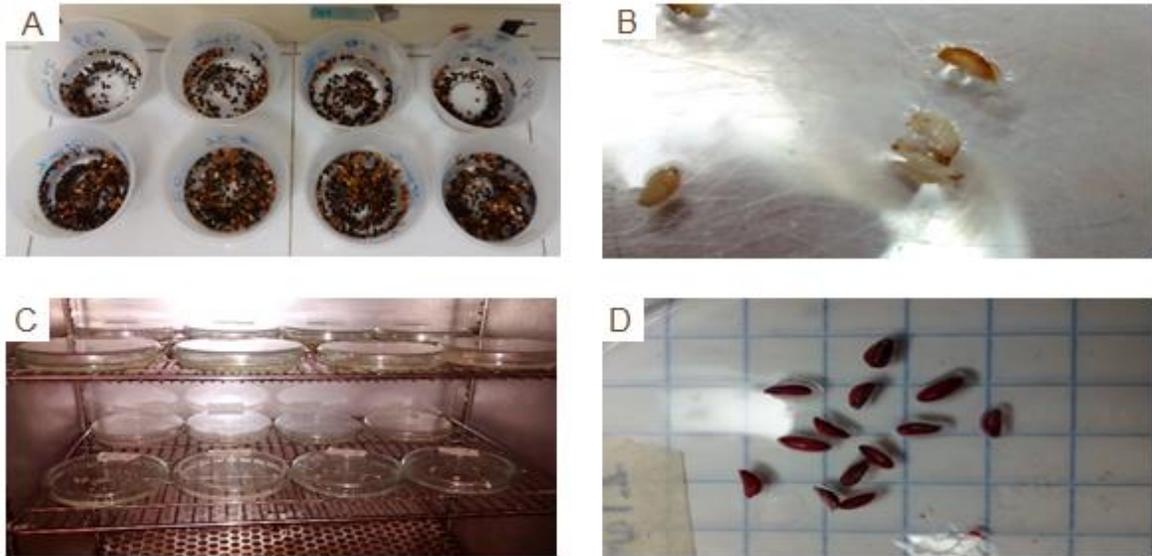


Figura 2.7. A) Semillas de *Pinus hartwegii* remoándose durante 24 h. en agua destilada; B) semillas escarificadas y partidas longitudinalmente exponiendo el embrión; C) semillas colocadas en una cámara oscura ya con la solución de cloruro de tetrazolio; D) semillas teñidas por acción del cloruro de tetrazolio después de 24 h.

La germinación de semillas de *P. hartwegii* se realizó en un lote de 400 semillas por cada altitud (cuatro réplicas de 100 semillas por altitud) (total 1600 semillas), al cual se le aplicó el tratamiento de estratificación en frío para simular las condiciones en las que germina naturalmente la semilla en el Cofre de Perote, para lo cual la semilla se colocó en arena de río húmeda y se refrigeró por una semana a temperatura de 4 °C. También se evaluó el porcentaje de germinación por altitud con semillas sin estratificación como testigo. Las semillas se colocaron en charolas germinación de unicel de 200 cavidades, con un diseño experimental completamente al azar en el invernadero del Instituto de Investigaciones Forestales (INIFOR) de la Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz (Figura 2.8).

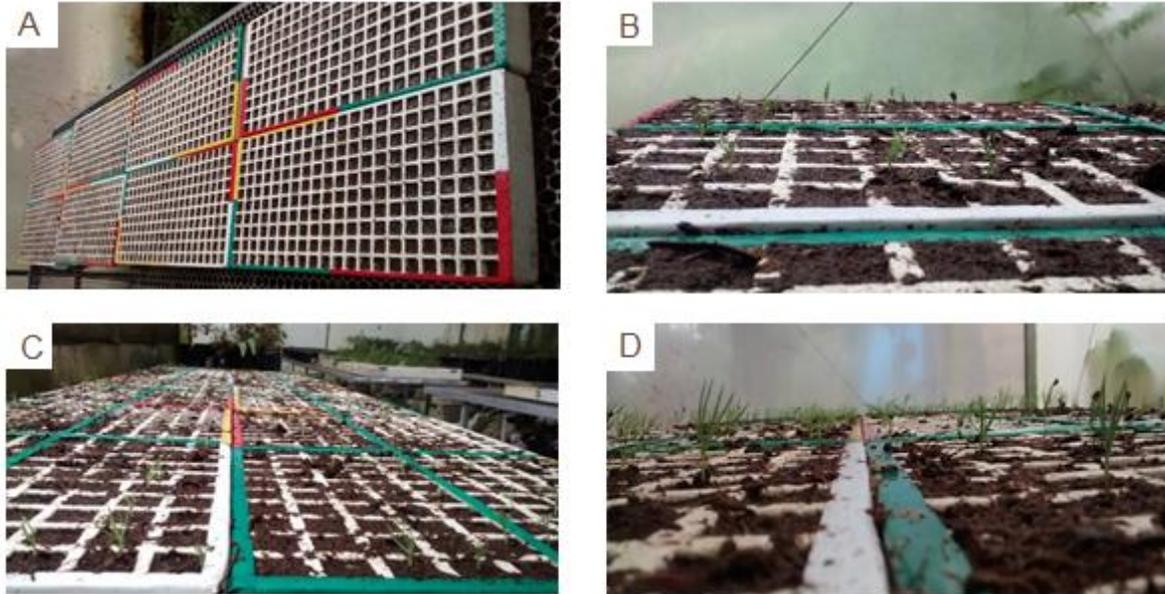


Figura 2.8. A) Preparación del sustrato y siembra de la semilla con y sin tratamiento de estratificación; B) primeras semillas germinadas a los 15 días de siembra; C) seguimiento a la semilla germinada a los 20 días; D) semilla germinada a los 30 días de siembra.

Los parámetros de la germinación evaluados en este trabajo fueron el porcentaje de germinación (PG), germinación media diaria (GMD), valor pico (VP) y vigor germinativo (VG).

El porcentaje de germinación (PG) es el total de semillas germinadas bajo condiciones definidas o tratamientos específicos, se expresa en porcentaje (%). La germinación media diaria (GMD), se consideró como la relación entre la germinación acumulada diaria y el número de días transcurridos en cada evaluación, el valor pico (VP) fue la máxima germinación acumulada dividida entre los días transcurridos para alcanzar ese punto. El vigor germinativo (VG), correspondió al producto de la GMD y el VP (Czabator, 1962).

5.2.3 Factibilidad de formación de bancos de semilla

Para evaluar la posibilidad de la formación de bancos de semilla por la especie, en los cuatro sitios altitudinales se establecieron tres tratamientos con tres repeticiones de 25 semillas cada una (900 semillas en total), los tratamientos fueron los siguientes: a) se

dejó semilla sobre la superficie del suelo, b) semilla enterrada a 5 cm de profundidad y c) semilla enterrada a 10 cm de profundidad. Las semillas se colocaron en bolsas de malla mosquitera plásticas (10 x 10 cm, con un diámetro de apertura de 2 mm), con el fin de evitar su pérdida o la mezcla con otras semillas de la misma especie. Los tratamientos permanecieron durante un año. Al año se desenterraron las semillas y se evaluó la viabilidad mediante la prueba con cloruro de tetrazolio al 1% para determinar la factibilidad de que esta especie forme bancos de semillas persistentes a corto plazo (Corral-Aguirre y Sánchez-Velásquez, 2006) (Figura 2.9). Se consideró como semilla viable a las semillas que se tiñeron completamente o mayor al 75% y cuyo embrión se tiñó de color rojo-violeta (Ralphs y Cronin, 1987; Flores-Peredo *et al.*, 2011) y cuando la semilla o el embrión no se tiñeron o la tinción fue menor al 75% se consideraron como semilla no viable (Kolotelo *et al.*, 2001).

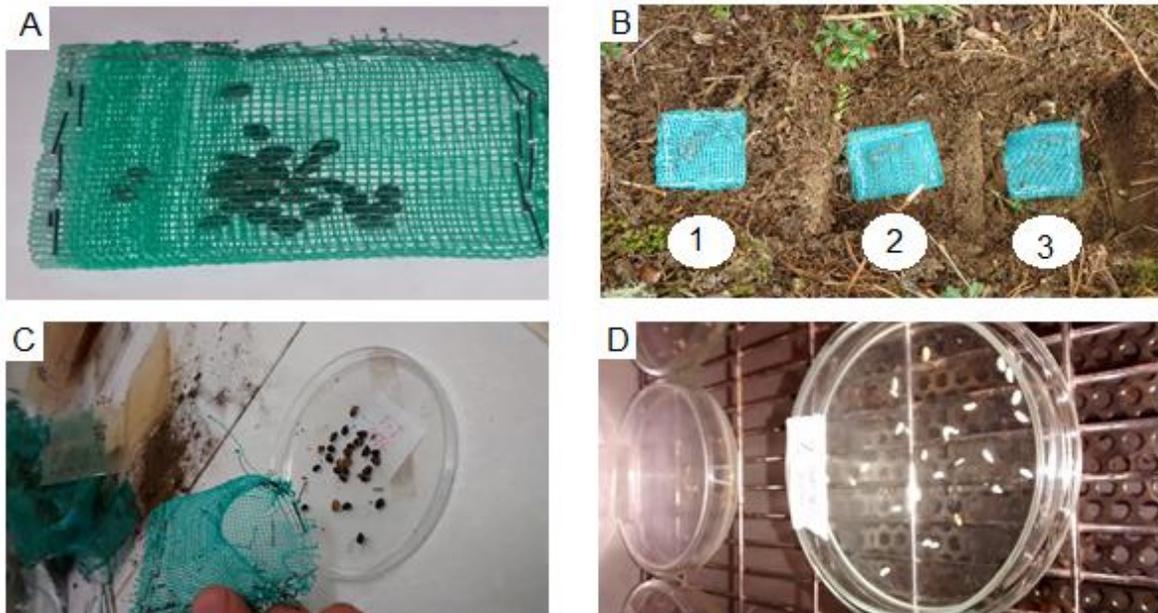


Figura 2.9. A) Preparación de los tratamientos para enterrar la semilla en bolsas de malla de plástico; B) tratamientos de enterramiento de semillas (1) sobre la superficie, (2) a 5 cm. y (3) a los 10 cm de profundidad; C) semillas desenterradas después de un año enterradas; D) semillas colocadas en una cámara oscura con la solución de cloruro de tetrazolio separadas por cada tratamiento y sitio.

6. Análisis estadísticos

Para el potencial y eficiencia de producción de semilla, número de semillas vacías y llenas, germinación media diaria, valor pico y vigor germinativo se realizó un análisis de varianza (ANOVA) mediante el paquete estadístico R 3.2.4. Sin embargo, en el caso de la semilla vacía y llena antes de realizar el ANOVA se realizó una transformación con el arcoseno de la raíz cuadrada de los datos originales divididos entre 100 (Steel y Torrie, 1980) para que cumpliera con los criterios de normalidad. Para comparar los promedios por sitio altitudinal del potencial y eficiencia de producción de semilla y número de semillas vacías y llenas se determinó las diferencias mínimas significativas de Fisher ($\alpha = 0.05$) con corrección de Bonferroni; mientras que, para la germinación media diaria, valor pico y vigor germinativo se utilizó la comparación múltiple de medias de Tukey ($\alpha = 0.05$); todos mediante el paquete estadístico R 3.2.4. En el caso de la germinación y la viabilidad de las semillas mediante la prueba de tetrazolio se consideraron como variables con distribución binomial y se realizó la regresión logística mediante el paquete estadístico R 3.2.4. Para el análisis del banco de semillas, después de un año en el bosque, se utilizó el proceso GLM (modelos lineales generalizados de SAS) (SAS, 2015) usando un análisis de parcelas divididas (Split Plot) con dos factores, altitud con cuatro niveles (3400, 3600, 3800 y 4000 m.s.n.m.) y la profundidad del suelo con tres niveles (0, 5 y 10 cm) y como variable respuesta la cantidad de semillas viables (transformada a logaritmo natural [ln]). Las comparaciones de la interacción profundidad (altitud) se hicieron usando los ajustes de Bonferroni (Zar, 1999).

7. Resultados

7.1 Potencial y eficiencia de producción de semilla

Existieron diferencias significativas entre los sitios ubicados a lo largo del gradiente altitudinal para el potencial de producción de semillas (GL = 3, $F = 59.74$, $P = 0.0001$). En el sitio de mayor altitud (4000 m.s.n.m.) se registró el mayor potencial de producción de

semilla (179 ± 5.44 semillas/cono), mientras que en el sitio de menor altitud (3400 m.s.n.m.) se registró el menor potencial de producción de semilla (108 ± 5.44 semillas/cono) (Figura 2.10).

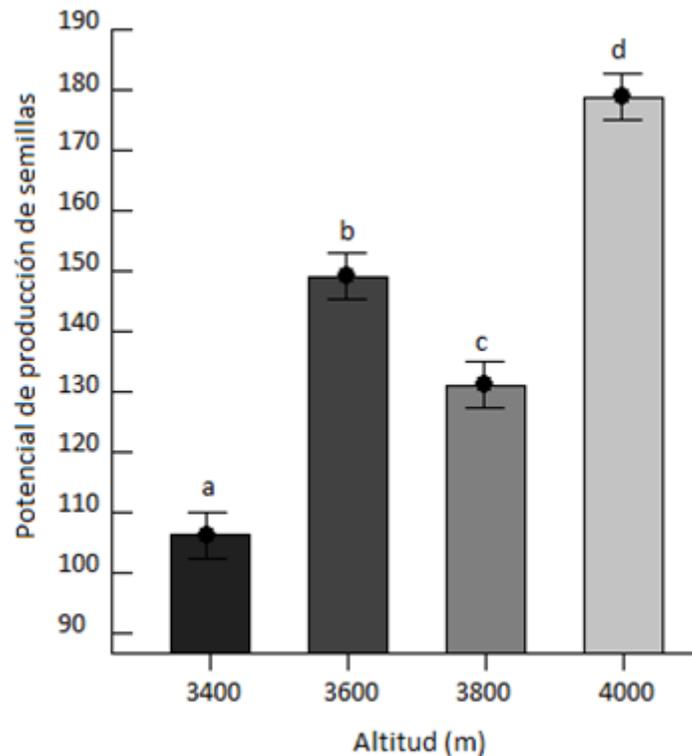


Figura 2.10. Potencial de producción de semillas por cono de *Pinus hartwegii* en cuatro sitios ubicados en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. La barra vertical representa el error estándar y letras desiguales indican diferencias significativas entre sitios de acuerdo a LSD de Fisher ($\alpha=0.05$).

Existieron diferencias significativas entre los sitios ubicados a lo largo del gradiente altitudinal para la eficiencia de producción de semillas (GL = 3, $F = 50.13$, $P = 0.0001$). En los sitio de mayor altitud (3800 y 4000 m.s.n.m.) se registraron las mayores eficiencias de producción de semilla (33 y 36%, respectivamente), mientras que en los sitios de menor altitud (3400 y 3600 m.s.n.m.) se registraron las menores eficiencias de producción de semilla (20%) para ambos sitios (Figura 2.11).

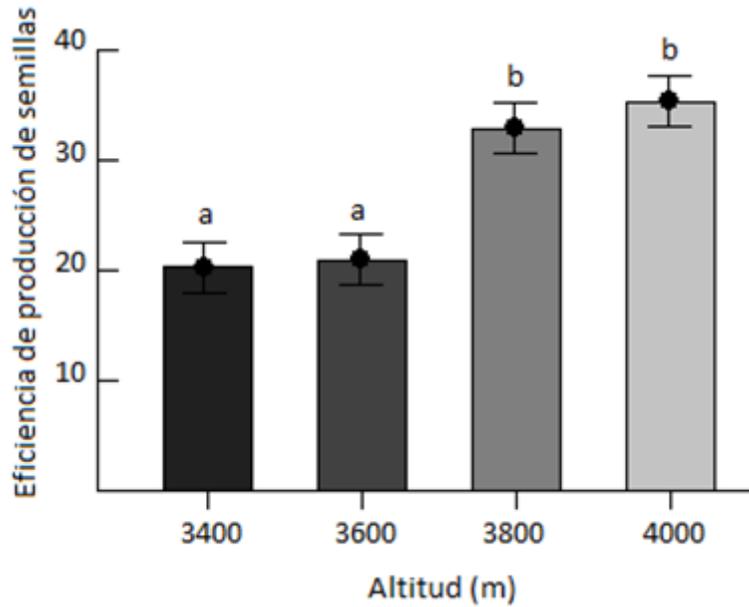


Figura 2.11. Eficiencia de producción de semilla por cono de *Pinus hartwegii* en cuatro sitios ubicados en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. La barra vertical representa el error estándar y letras desiguales indican diferencias significativas entre sitios de acuerdo a LSD de Fisher ($\alpha=0.05$).

7.2 Producción de semillas vacías y llenas

Existieron diferencias significativas entre los sitios ubicados a lo largo del gradiente altitudinal para la producción de semillas vacías (GL = 3, $F = 15.72$, $P = 0.0001$). El sitio de los 3800 m.s.n.m. presentó el menor promedio de semillas vacías (46 ± 0.27 semillas/cono), por el contrario, el sitio de los 3600 m.s.n.m. presentó en promedio la mayor cantidad de semillas vacías (71 ± 0.27 semillas/cono). No se distinguió un patrón bien definido del número de semillas vacías con la altitud (Figura 2.12).

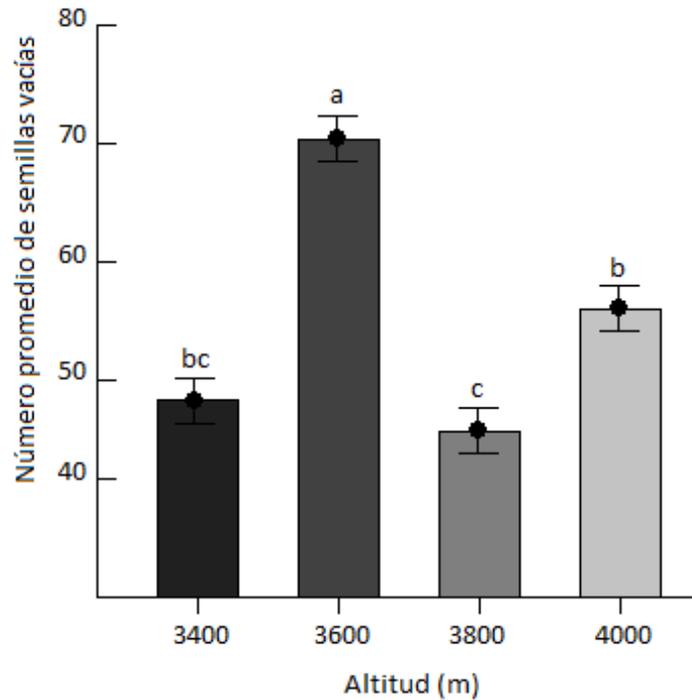


Figura 2.12. Número promedio de semillas vacías por cono de *Pinus hartwegii* en cuatro sitios ubicados en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote. La barra vertical representa el error estándar y letras desiguales indican diferencias significativas entre sitios de acuerdo a LSD de Fisher ($\alpha=0.05$).

Existieron diferencias significativas entre los sitios ubicados a lo largo del gradiente altitudinal para la producción de semillas llenas (GL = 3, F = 81.41, P = 0.0001). Al respecto se observó que el sitio de los 4000 m.s.n.m. tuvo el mayor número de semillas llenas (66 ± 0.27 semillas/cono), mientras que los sitios ubicados a los 3400 y 3600 m.s.n.m. tuvieron en promedio la menor cantidad de semillas llenas (23 ± 0.27 y 27 ± 0.27 semillas/cono, respectivamente) (Figura 2.13).

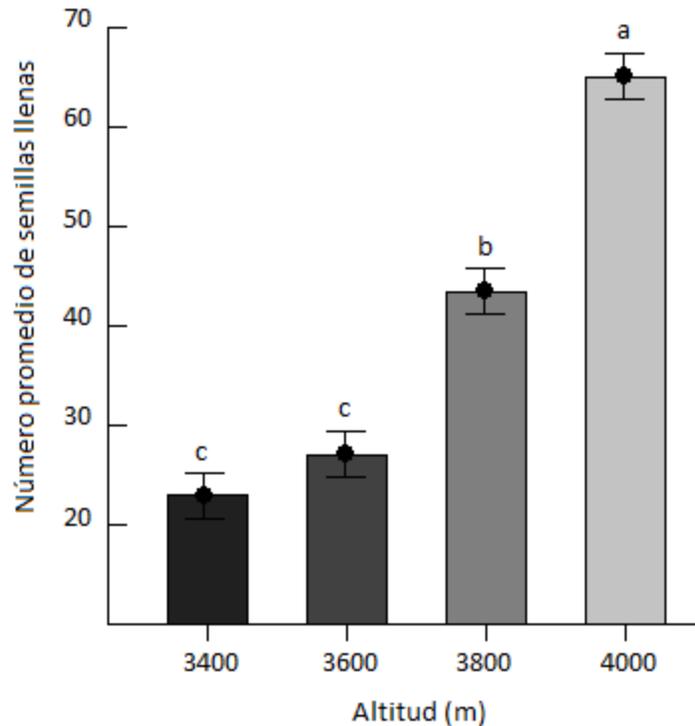


Figura 2.13. Número promedio de semillas llenas por cono de *Pinus hartwegii* en cuatro sitios ubicados en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote. La barra vertical representa el error estándar y letras desiguales indican diferencias significativas entre sitios de acuerdo a LSD de Fisher ($\alpha=0.05$).

7.3 Parámetros germinativos

Como se observa en la Figura 2.14, en general las semillas de *P. hartwegii* iniciaron su germinación a los 15 días después de la siembra. Las semillas sin estratificación mostraron una mayor velocidad de germinación y la mayor cantidad de ésta se dio entre los 27 y 30 días después de la siembra, posteriormente a partir del día 30 disminuyen en el ritmo de germinación; mientras que la germinación acumulada fue más lenta en la semilla con estratificación, estabilizándose hasta los 54 días.

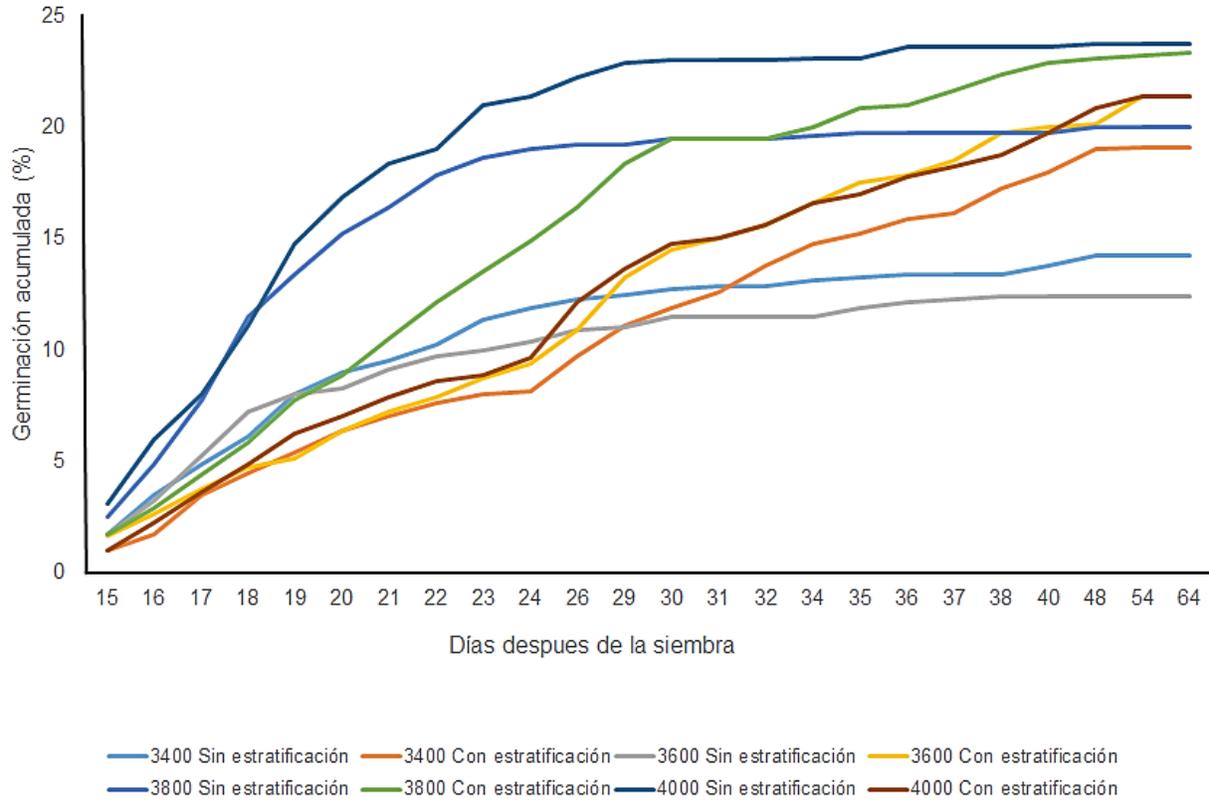


Figura 2.14. Curva de germinación acumulada de semillas con y sin estratificación de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México.

La interacción entre la altitud y el tratamiento de la semilla (estratificación) fue significativa ($P = 0.0049$) para la germinación media diaria (Cuadro 2.1). Los menores valores de germinación media diaria se obtuvieron de las semillas sin estratificar y proveniente de los sitios de menor altitud (3400 y 3600 m.s.n.m.) (Figura 2.15).

Cuadro 2.1. Análisis de varianza a partir de la regresión logística para la germinación media diaria de semillas de *Pinus hartwegii* procedente de cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México.

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	Valor P
Altitud	0.11	3	0.04	8.33	0.0001
Tratamiento	0.05	1	0.05	11.89	0.0001
Altitud * Tratamiento	0.06	3	0.02	4.77	0.0049

Error	0.25	56	0.0045	-----	-----
Total	0.49	63	-----	-----	-----

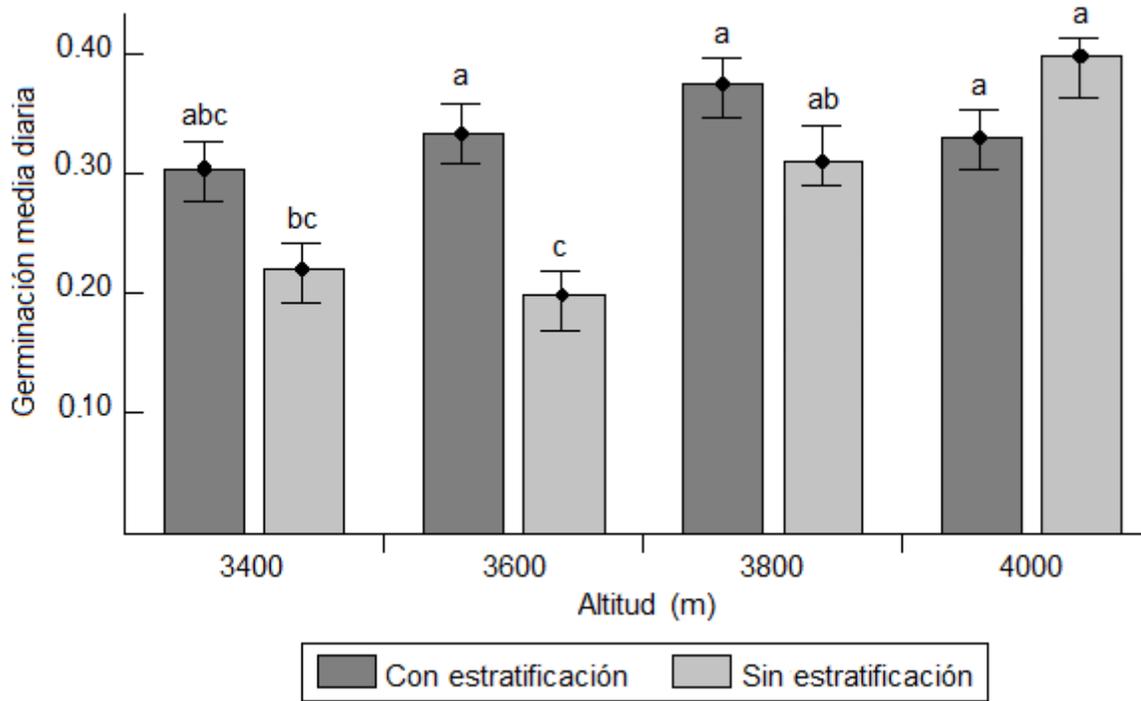


Figura 2.15. Germinación media diaria de semillas con y sin estratificación de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México.

La interacción entre la altitud y la estratificación fue significativa ($P = 0.0003$) para los valores pico de germinación (Cuadro 2.2). Los valores pico de germinación más altos se obtuvieron en semillas sin estratificación y provenientes de los sitios de mayor altitud (3800 y 4000 m.s.n.m.) (Figura 2.16).

Cuadro 2.2. Análisis de varianza a partir de la regresión logística para valores pico de germinación de semillas de *Pinus hartwegii* procedente de cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México.

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	Valor <i>P</i>
Altitud	0.98	3	0.33	13.66	<0.0001
Tratamiento	0.26	1	0.26	10.71	0.0018
Altitud * Tratamiento	0.53	3	0.18	7.45	0.0003
Error	1.34	56	0.02	-----	-----
Total	3.10	63	-----	-----	-----

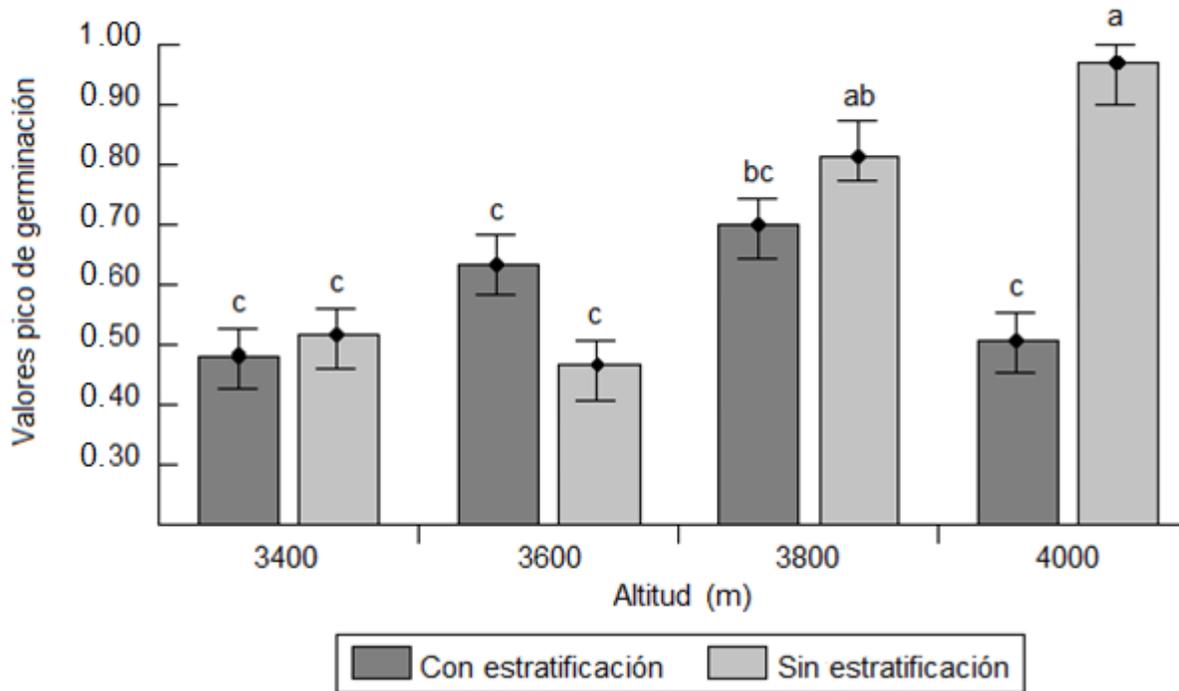


Figura 2.16. Valores pico de semillas con y sin estratificación de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México.

La interacción entre la altitud y la estratificación fue significativa ($P = 0.0009$) para el vigor germinativo (Cuadro 2.3). Los mayores valores de vigor germinativo se obtuvieron de las semillas provenientes de los sitios de mayor altitud [3800 (con y sin estratificación) y 4000 m.s.n.m. (sin estratificación)] (Figura 2.17).

Cuadro 2.3. Análisis de varianza a partir de la regresión logística para el vigor germinativo de semillas de *Pinus hartwegii* procedente de cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México.

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	Valor P
Altitud	0.26	3	0.09	10.05	<0.0001
Tratamiento	0.0027	1	0.0027	0.32	0.5763
Altitud * Tratamiento	0.16	3	0.05	6.33	0.0009
Error	0.48	56	0.01	-----	-----
Total	0.91	63	-----	-----	-----

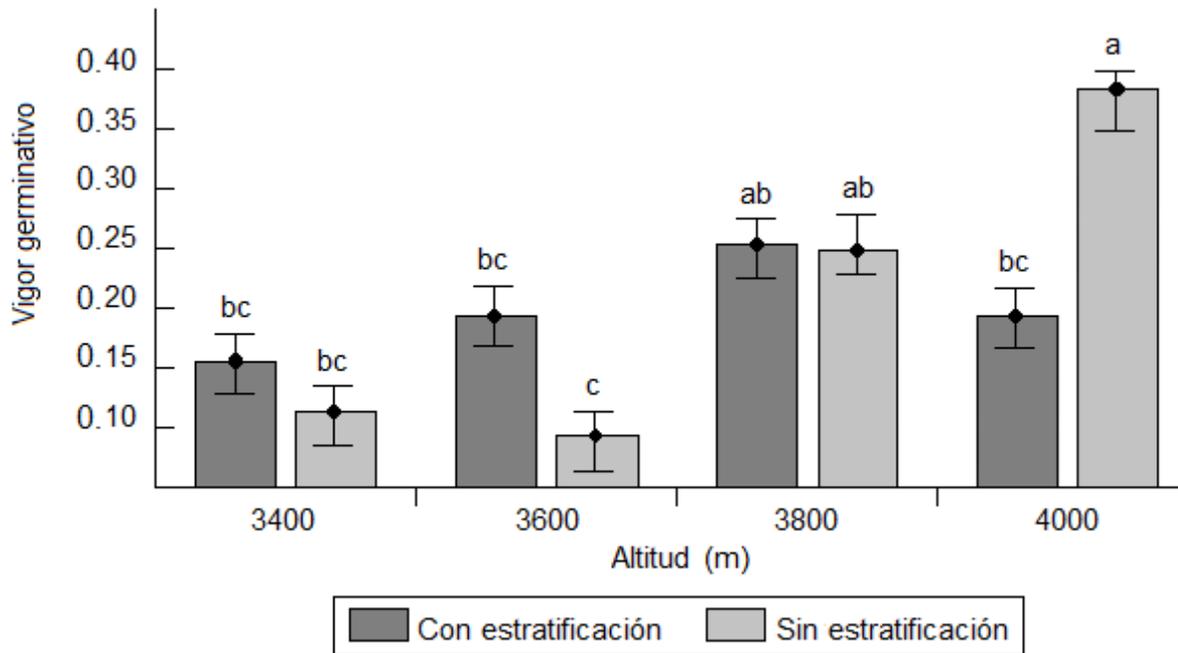


Figura 2.17. Vigor germinativo de semillas con y sin estratificación de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México.

La interacción entre la altitud y la estratificación fue significativa ($gl = 3$, $F = 22.29$, $P = 0.0001$) para la capacidad germinativa (Cuadro 2.4). Los menores porcentajes de germinación se obtuvieron de las semillas sin estratificación y proveniente de los sitios de menor altitud (3400 y 3600 m.s.n.m.) (Figura 2.18).

Cuadro 2.4. Análisis de varianza a partir de la regresión logística para la germinación de semillas de *Pinus hartwegii* procedente de cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México.

Fuente de variación	GL	Chi ²	Valor P
Altitud	3	41.40	<0.0001
Tratamiento	1	17.35	<0.0001
Altitud * Tratamiento	3	22.29	0.0001

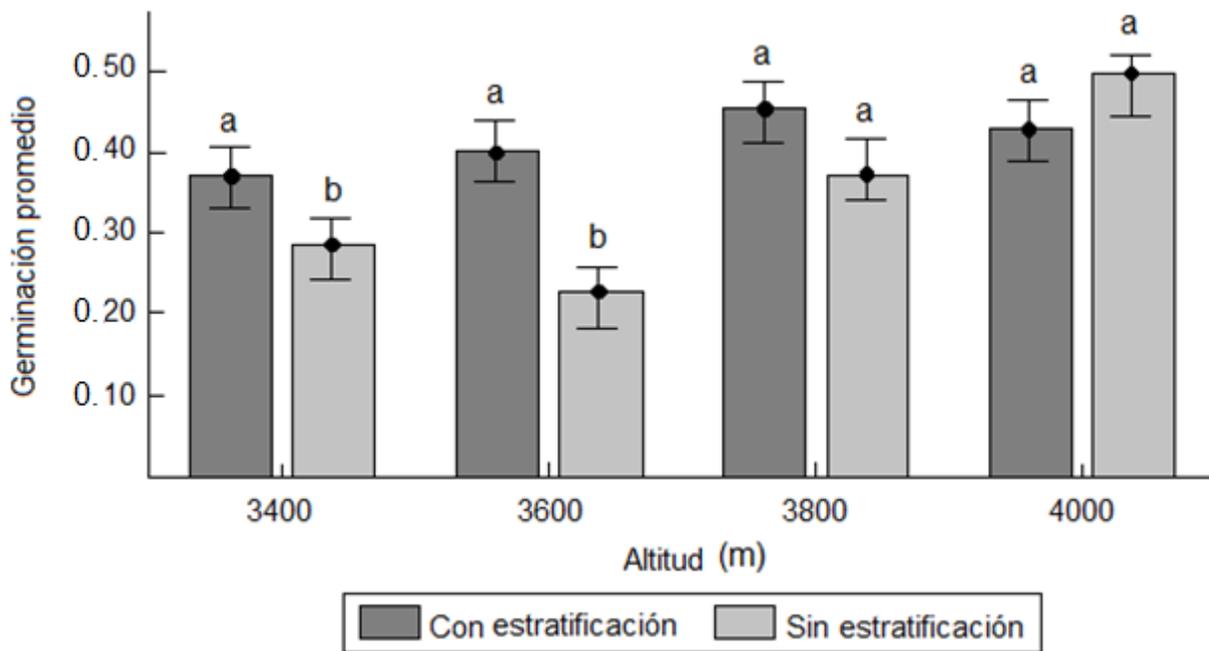


Figura 2.18. Germinación promedio de semillas con y sin estratificación de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Cofre de Perote, Veracruz, México.

7.4 Viabilidad de semillas mediante la prueba de cloruro de tetrazolio

No existieron diferencias significativas entre los sitios ubicados a lo largo del gradiente altitudinal para la viabilidad de semillas evaluada mediante la prueba de tetrazolio (aproximadamente 41 a 47%) (gl = 3, $X^2 = 24.39$, $P = <0.0001$), solo en el sitio de los 3600 m.s.n.m. tuvo el promedio menor de semillas viables (32%), (Figura 2.19).

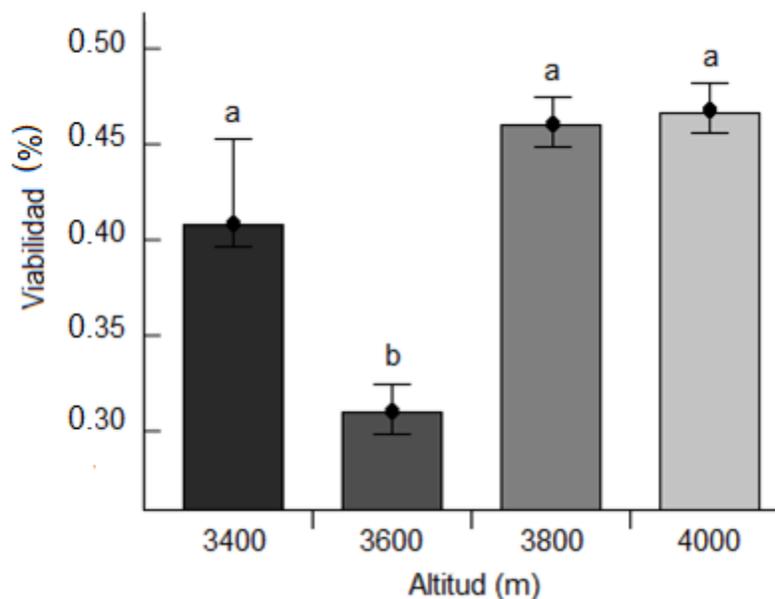


Figura 2.19. Porcentaje de viabilidad de semillas con prueba de cloruro de tetrazolio de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México.

7.5 Factibilidad de formación de bancos de semillas

El número de semillas viables de *P. hartwegii* vario significativamente con la profundidad a la que se colocaron las semillas ($P < 0.0001$), así mismo considerando la profundidad a la que se enterró la semilla anidada en la altitud ($P = 0.0110$, Cuadro 2.5).

Cuadro 2.5. Análisis de varianza a partir de la regresión logística para formación de bancos de semillas de *Pinus hartwegii* procedente de cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México.

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	Valor P
Profundidad	15.45728500	2	7.72864250	20.42	< 0.0001
Profundidad (Altitud)	11.34918463	9	1.26102051	3.33	0.0110
Error	7.94880851	21	0.37851469	-----	-----
Total	36.35905762	32	-----	-----	-----

En promedio se recuperaron tres semillas viables de las colocadas en la superficie (0 cm de profundidad) y la misma cantidad de las enterradas a una profundidad de 5 cm. Por otra parte en la profundidad de 10 cm se recuperó aproximadamente una semilla viable (Figura 2.20).

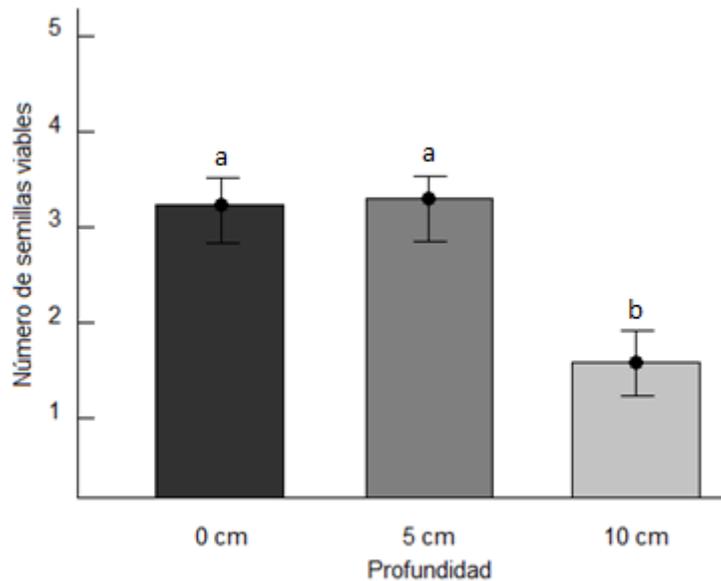


Figura 2.20. Número total de semillas viables de *Pinus hartwegii* recuperadas a diferentes profundidades en un gradiente altitudinal que va de los 3400-4000 msnm del Cofre de Perote, Veracruz, México.

En general el número promedio de semillas viables recuperado en todos los sitios altitudinales fue similar en la superficie (0 cm) y a los 5 cm de profundidad. El menor número promedio de semillas viables recuperadas se dio a la profundidad de 10 cm en las altitudes de 3400, 3600 y 3800 m.s.n.m., solo a los 4000 m.s.n.m. se recuperó el mayor número promedio de semillas viables enterradas a una profundidad de 10 cm (6 semillas) (Figura 2.21).

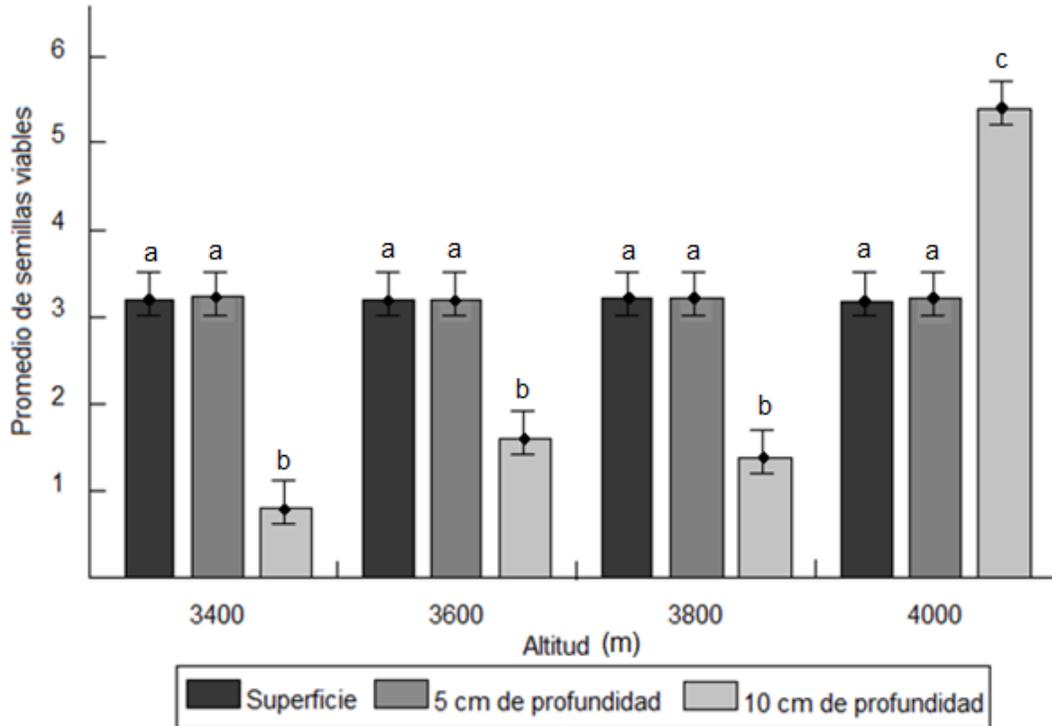


Figura 2.21. Total de semillas viables de *Pinus hartwegii* enterradas a diferentes profundidades en el suelo en un gradiente altitudinal que va de los 3400-4000 msnm de un fragmento del Cofre de Perote, Veracruz, México.

8. Discusión

8.1 Potencial y eficiencia de producción de semilla

No existen estudios que comparen el potencial de producción de semillas de sitios ubicados a lo largo de gradientes altitudinales. El mayor potencial de producción de semillas obtenido en este estudio (179 semillas), fue similar al obtenido por Alba-Landa *et al.* (2003), para la población de *P. hartwegii* de la Malinche (PPS= 187 semillas). Sin embargo, estos autores obtuvieron un mayor potencial de producción de semillas para la población del Cofre de Perote (PPS= 199 semillas). También en la eficiencia de producción de semillas para las dos poblaciones, en La Malinche (75.93%) vs (68.89%) para la población del Cofre de Perote.

La baja eficiencia de producción de semilla encontrada en el presente trabajo (20 a 36% de los 3400 a 4000 m.s.n.m., respectivamente) concuerda con lo señalado por Iglesias *et al.* (1999) quienes refieren que esta especie en el Cofre de Perote presenta baja producción y eficiencia de producción de semillas (< 50%). Sin embargo, Alba-Landa *et al.* (2003) reporta una eficiencia del 68.89%. Las diferencias encontradas entre el presente estudio y el de Alba-Landa *et al.* (2003), se pueden deber a que el potencial y eficiencia de producción de semilla varía de acuerdo al año de evaluación (ver Alba-Landa *et al.*, 2001, 2005, 2006; Mendizábal-Hernández *et al.*, 2010; Ochoa-Hernández *et al.*, 2013). Lo anterior debido a que de un año a otro puede variar la polinización y la calidad del polen (Bramlett, 1993). Además el potencial y eficiencia de producción de semillas pueden variar de acuerdo a las condiciones ambientales particulares del rodal de evaluación, es decir pueden variar dependiendo de la calidad de cada sitio, edad, características físicas (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 madurez del árbol (Caín y Shelton, 2000). Por ejemplo en *Pinus palustris* Mill. se observó que los años semilleros ocurren cada cinco o siete años (Pederson *et al.*, 1999), mientras que para *Pinus hartwegii* Lindl. se estima que sea de seis a siete años (Musálem-Santiago y Solís-Pérez, 2000).

Si existen reportes de variación en potencial y eficiencia de producción de semillas con respecto a la altitud, por ejemplo Lopez-Toledo *et al.* (2017) reportan que existen diferencias entre sitios a lo largo del gradiente altitudinal para *P. pseudostrobus* en Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán; en donde el sitio con la menor altitud (2300 m) presentó la menor eficiencia de producción de semilla (0.21%). mientras que la segunda mayor altitud (2700 m) presentó la mayor eficiencia (0.42%).

8.2 Producción de semillas vacías y llenas

Lopez-Toledo *et al.* (2017) reportan diferencias significativas entre sitios de *P. pseudostrobus* ubicados a lo largo de un gradiente altitudinal para la producción de semillas llenas. Encontrando que la mayor producción de semillas llenas (64 semillas/cono) se dio en la segunda mayor elevación (2700 m.s.n.m.), mientras que la menor producción (38 semillas/cono) la encontraron en la elevación menor (2300 m.s.n.m.). La probable causa de estas diferencias entre sitios ubicados en un gradiente altitudinal, puede ser a que en el límite altitudinal inferior los individuos se encuentran bajo tensión creciente por la presencia de periodos de sequía y mayor temperatura en comparación a altitudes mayores (Mátyás, 2010; Mátyás *et al.*, 2010).

Hernández-López (1994) estudió algunos indicadores reproductivos de dos poblaciones de *P. hartwegii* (una de 2900 m.s.n.m. y la otra 3000 m.s.n.m.) en el estado de Morelos, encontrando que el mayor porcentaje de semillas vacías (51.8%) correspondió a la elevación más alta (3000 m.s.n.m.) y el menor porcentaje (47.3%) en la altitud más baja; mientras que el mayor porcentaje de semillas llenas (52.7%) se encontró en el sitio de baja altitud y el menor porcentaje (48.2%) se dio en la altitud mayor. Los resultados obtenidos en este estudio son diferentes ya que se encontró que el mayor porcentaje de semillas vacías (71.81%) se dio en la altitud de los 3600 m.s.n.m. y el menor (46.81%) a los 4000 m.s.n.m.; mientras que el mayor porcentaje de semillas llenas (53.19%) se obtuvo en la altitud de los 4000 m.s.n.m. y el menor (28.19%) a los 3600 m.s.n.m.

Se han realizado otros estudios en *P. hartwegii* pero sin considerar un gradiente altitudinal, por ejemplo en el Cofre de Perote Iglesias *et al.* (2006) encontraron que el porcentaje de semillas vacías fue de 48.8% y el de semillas llenas fue de 51.2%, estos resultados son semejantes a lo encontrado en el presente estudio para el sitio con la altitud de 3800 m.s.n.m., en donde el porcentaje de semilla vacía fue de 48.29%, mientras que de la semilla llena fue de 51.71%. Solís (2002) reportó valores similares: 51.4% de semilla vacía y 48.6% de semilla llena para la población del Pico de Orizaba. El elevado porcentaje de semillas vacías se encuentra en concordancia con lo reportado por Kuang

et al. (1998) y Remington y O'malley (2000) quienes reportan una reducción en la producción de semillas llenas en especies del genero *Pinus* como resultado del efecto de la endogamia en poblaciones aisladas con pocos individuos.

8.3 Parámetros germinativos y viabilidad de semillas

El intervalo de la germinación media diaria de las semillas de *P. hartwegii* obtenido en este estudio resultó con una mayor amplitud al reportado en *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand y *Cedrela odorata* L. (7.06 y 6.70%, respectivamente) por Espitia *et al.* (2016), el estudio se llevó a cabo en el laboratorio de fitomejoramiento de la Universidad de Córdoba, ubicada en la zona media del valle del Sinú.

No existen estudios previos que hayan evaluado los valores pico de germinación de semillas provenientes de sitios ubicados a los largo de gradientes altitudinales, sin embargo existen estudios en los que evalúan el valor pico de la germinación en semillas de otras especies, en los que se han obtenido resultados menores. Por ejemplo Espitia *et al.* (2016) obtuvieron valores pico que variaron de 2.96 a 15.33% en semillas de *Cariniana pyriformis* Miers. y *B. quinata*, respectivamente.

Otras especies de pino en las que se han encontrado valores pico inferiores a los encontrados en este estudio para *P. hartwegii* (53, 48, 82 y 97% en semillas sin tratamiento y 49, 55, 70 y 55% en semillas con tratamiento a los 3400, 3600, 3800 y 4000 m.s.n.m., respectivamente), indican valores pico que variaron de 4.6 a 11.4 en semillas de *Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. (Gómez-Jiménez *et al.* 2010) y Parker *et al.* (2006), quienes obtuvieron valores pico de germinación de 4.6 a 6.1 en semillas de *Pinus strobus* L.

No existen estudios previos que evalúen el vigor germinativo de semillas en sitios ubicados a lo largo de gradientes altitudinales. Sin embargo, el intervalo del vigor germinativo encontrado en semillas de *P. hartwegii* que vario de 0.10 a 0.37 de los 3600 a 4000 m.s.n.m., respectivamente en semillas sin tratamiento, fue similar al reportado por Gómez-Jiménez *et al.* (2010) en semilla de *P. leiophylla* (11.2 a 44.2) y a lo reportado Parker *et al.* (2006) en semilla de *P. strobus* (de 15.6 a 21.7).

Los valores bajos del valor pico y del vigor germinativo se debe a la baja germinación media diaria que presentó la semilla de la especie estudiada durante el periodo de evaluación.

Los resultados obtenidos para *P. hartwegii* mostraron que para las semillas provenientes de sitios ubicados a elevaciones mayores (3800 y 4000 m.s.n.m.) no fue necesario aplicar el tratamiento de estratificación en frío, ya que posiblemente estas semillas están sometidas de manera natural a las condiciones de bajas temperaturas y de humedad necesarias para germinar; mientras que las semillas provenientes de las elevaciones menores (3400 y 3600 m.s.n.m.) si requieren de la estratificación en frío posiblemente debido a que las condiciones de bajas temperaturas y humedad son escasas o se presentan en forma tardía en el ambiente en que se desarrollan. Se ha documentado que algunas otras especies de coníferas responden favorablemente a la estratificación en frío, por ejemplo *P. patula* (Ludeña-Velásquez, 2012) y *Pseudotsuga menziesii* Mirb. (Kolotelo, 2001, Mápula-Larreta *et al.*, 2008), pero no se ha evaluado su interacción con la altitud de origen de los sitios de recolección de semilla.

En general hubo un bajo porcentaje de semillas germinadas para *P. hartwegii* del Cofre de Perote, el porcentaje mayor (cercano al 47%) correspondió a la semilla sin estratificar del sitio de los 4000 m.s.n.m. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Iglesias y Tivo (2005) quienes encontraron una germinación del 43% de la misma población en estudio. Solís (2002) para la población del Pico de Orizaba, encontró valores

germinativos menores utilizando semillas sin diferenciar entre llenas y vacías (22.5%) y solo utilizando semillas llenas (33%). Por su parte Iglesias-Andreu *et al.* (1999) en la población de Pico de Orizaba reporta una germinación del 10%. La germinación de semilla de pinos puede variar ampliamente dependiendo de la población (Niembro y Fierro, 1990). Por ejemplo, Ortega-Mata *et al.* (2003) reportan que la germinación de *P. hartwegii* vario de 33.65 a 98.87% en poblaciones del Estado de México y Ciudad de México, en semilla del sitio de mayor altitud (4000 m.s.n.m.) se obtuvo un 47.52% de germinación, valor muy cercano al encontrado en la presente investigación. Por su parte Hernández-López (1994) reporta en *P. hartwegii* una germinación que varió de 40 y 45% para sitios ubicados a los 2900 y 3000 m.s.n.m., respectivamente; estos valores son cercanos a los encontrados en el presente trabajo excepto para las semillas sin estratificación de los sitios de menor altitud (3400 y 3600 m.s.n.m.).

Cabe mencionar que la germinación de semillas en especies de pino también puede variar con el año de recolección, tal y como lo reporta Aguilar-Moctezuma (2012) en *P. hartwegii* (81.25% en semilla recolectada en 2008 y 15% en semilla recolectada en 2009 en un mismo sitio). Probablemente porque las condiciones tanto climáticas como de la misma especie no son las mismas en los años de producción lo que lleva a una diferencia en la colecta.

No existen estudios previos sobre la viabilidad de semillas de sitios ubicados a lo largo de gradientes altitudinales utilizando el método de cloruro de tetrazolio. Los resultados de la viabilidad evaluada con la prueba de cloruro de tetrazolio son muy similares a los obtenidos mediante la prueba de germinación, ya que el menor valor obtenido en ambas pruebas se obtuvo en semilla procedente de los 3600 m.s.n.m. (32% con tetrazolio, 25% germinando). Meraz-G y Bonilla-Beas (2000) encontraron que la viabilidad de semillas de *Pinus arizona* Engelm. evaluadas mediante la germinación fue de 78% y con el tetrazolio de 80%; mientras que en *Pinus durangensis* Ehren. fue de 79 y 94.5%, respectivamente. Por su parte Mápula-Larreta *et al.* (2008) en semilla de *Pseudotsuga menziessi* Mirb. reportan una germinación del 75 al 86% y viabilidad

mediante la prueba de tetrazolio del 75 al 87%. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en el presente estudio.

Los resultados de los parámetros germinativos y la viabilidad de semillas en *P. hartwegii* indican que existe variabilidad para estos parámetros entre sitios altitudinales, pero sus promedios indican que la semilla presenta una calidad de baja a moderada de la semilla llena, ya que estas características indican el vigor de la semilla (Czabator, 1962; Kolotelo *et al.*, 2001).

8.4 Factibilidad de formación de bancos de semillas

En términos generales *P. hartwegii* presenta capacidad de formar bancos de semilla persistentes a corto plazo, el número promedio de semillas viables recuperado en todos los sitios altitudinales fue similar en la superficie (0 cm) y a los 5 cm de profundidad en todos los sitios (3400 a 4000 m.s.n.m.), diferenciándose en la altitud y en la profundidad o enterramiento, con excepción de la altitud de los 3400 a 3800 m.s.n.m. en donde las semillas que se encuentran a una mayor profundidad (10 cm) son más propensas a perder su viabilidad. Lo anterior sucede casi en cualquier altitud sobre el nivel del mar, solo a una mayor altitud no se cumple, ya que como se vio en los resultados, a esta altitud puede encontrarse semilla viable hasta los 10 cm de profundidad, debido a que posiblemente las condiciones climáticas (presencia de bajas temperaturas) existentes en este sitio favorecen la viabilidad de las semillas. Cavieres y Arroyo (2001) además de Fenner y Thompson (2005) sugieren que la sobrevivencia de las semillas, si bien es una característica de la especie, puede ser modificada de acuerdo a las condiciones ambientales a las cuales la semilla está expuesta. De igual forma Alexander y Schrag (2003) refieren que el tamaño y la sobrevivencia del banco de semilla dependen de las condiciones de enterramiento (hábitat). Las bajas temperaturas se asocian con bajas tasas metabólicas embrionarias bajas lo que favorece la longevidad de las semillas (Murdoch y Ellis, 2000), y por lo tanto la formación de bancos de semillas persistentes (Cavieres y Arroyo, 2001).

9. Conclusiones

La población de mayor altitud presentó el mayor potencial y eficiencia de producción de semillas, la mayor cantidad de semillas llenas, mejores indicadores reproductivos y tiene la mayor capacidad de formar bancos de semillas. En contraste la población de menor altitud presenta el menor potencial y eficiencia de producción de semillas, la menor cantidad de semillas llenas, y sus parámetros reproductivos son menores, sobre todo cuando no se aplica la estratificación en frío. La estratificación en frío fue más efectiva para semillas procedentes de altitudes bajas (3400 y 3600 m.s.n.m.). La mayor cantidad de semillas viables se encontró hasta los 5 cm de profundidad siendo posible la formación de bancos de semillas persistentes a corto plazo con este límite, aunque a mayor altitud pueden extenderse hasta los 10 cm, en donde de manera general, la cantidad de semillas viables fue baja.

10. Literatura citada

- Aguilar-Moctezuma, A.F. (2012). Evaluación de germinación en laboratorio y semillero de la especie *Pinus hartwegii* de diferentes años de colecta. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Agrícolas. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz.
- Alba-Landa, J., L. del C. Mendizábal-Hernández, & J. Márquez-Ramírez. (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., A. Aparicio-Rentería & J. Márquez-Ramírez. (2003). Potencial y eficiencia de producción de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl. de dos poblaciones de México. *Foresta Veracruzana* 5(1): 23-26.
- Alba-Landa, J., J. Márquez Ramírez & H.S. Bárcenas Cortina. (2005). Potencial de producción de semillas de *Pinus greggii* Engelm. en tres cosechas de una

- población ubicada en Carrizal Chico, Zacualpan Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 7(2): 37-40.
- Alba-Landa, J. & J. Márquez Ramírez. (2006). Potencial y eficiencia de producción de semillas de *Pinus oaxacana* Mirov de Los Molinos, Perote, Veracruz. *Foresta Veracruzana* 8(1): 31-36.
- Alexander, H.M., & A.M. Schrag. (2003). Role of soil seed banks and newly dispersed seeds in population dynamics of the annual sunflower, *Helianthus annuus*. *Journal of Ecology* 91(6): 987-998.
- Bonner, F.T & P.O. Rudolf. (1974). Ziziphus Mill. Jujube. En: Schopmeyer, C.S.(Coord.). Seeds of woody plants in the United States. Agriculture Handbook N° 450. Forest Service. *United States Department of Agriculture*. Washington, D.C. pp: 862-863.
- Bramlett, D. 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. U.S. *Department of Agriculture*, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. St. Paul, MN. USA. pp: 17-25.
- Bramlett, D.L., E.W. Belcher, G.L. DeBarr, G.D. Hertel. R.P. Karrfalt. C.W. Lantz, T. Miller, K.D. Ware. & H.O. Yates III. (1977). Cone Analysis of Southern Pines. A Guidebook. General Technical Report SE-13. USDA-Forest Service. Southeastern Forest Experiment Station. Southeastern Area, State and Private Forest, Atlanta, Georgia, USA. 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.
- Bustamante-García, V., J.Á. Prieto-Ruíz, E. Merlín-Bermudes, R. Álvarez-Zagoya, A. Carrillo-Parra & J.C. Hernández-Díaz. (2012). Potencial y eficiencia de producción de semilla de *Pinus engelmannii* Carr., en tres rodales semilleros del estado de Durango, México. *Madera y Bosques* 18(3): 7-21.

- Caín, M.D. & M.G. Shelton. (2000). Revisiting the relationship between common weather variables and loblolly-shortleaf pine seed crops in natural stands. *New Forest*, 19(2), 187-204.
- Carrillo, F., G. Vera, O.S. Magaña, J. M. Guldin & R.P. Guries. (2009). Seeds stored in the forest floor in a natural stand of *Pinus montezumae* Lamb. *Revista Ciencia Forestal en México* 34(106): 41-60.
- Cavieres, L.A. & M.T. Arroyo. (2001). Persistent soil seed banks in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae): experimental detection of variation along an altitudinal gradient in the Andes of central Chile (33° S). *Journal of Ecology*: 89(1): 31-39.
- CONAFOR [Comisión Nacional Forestal]. (2005). Manual Práctico para la Producción de Planta. CONAFOR. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Zapopan, Jalisco, México. 197.
- Corral-Aguirre, J. & L.R. Sánchez-Velásquez. (2006). Seed ecology and germination treatments in *Magnolia dealbata*: an endangered species. *Flora* 201(3): 227-232.
- Cuecuecha-Vázquez, O.G., E.O. Ramírez-García & J. Alba-Landa. (2000). Variación de conos y potencial de producción de semillas de *Pinus oaxacana* Mirov en una población del Estado de Tlaxcala, México. *Foresta Veracruzana* 6(2): 31-36.
- Czabator, F. J. (1962). Germination value: An index combining speed and completeness of pine seed germination. *Forest Science* 8: 386-396.
- Daniel, T.W., V. E. Helms & F.S. Baker. (1982). Principios de Silvicultura. McGraw-Hill. México. 492 p.
- De Souza Maia M., F.C. Maia & M.A. Pérez. (2006). Bancos de semillas en el suelo. *Agriscientia* 23(1): 33-44.
- Donoso, C. (1993). Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. 483 p.
- Dvorak, W. S., Jordan, A. P., Hodge, G. R., Romero, J. L., & Woodbridge, W. C. (2000). The evolutionary history of the Mesoamerican Oocarpace. Conservation and testing

- of tropical and subtropical forest tree species by the CAMCORE Cooperative, 1-11.
- Erfanzadeh, R., S.H.H. Kahnuj, H. Azarnivand & J. Pétilon. (2013). Comparison of soil seed banks of habitats distributed along an altitudinal gradient in northern Iran. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(5-6), 312-320.
- Espitia, M., C. Cardona & H. Araméndiz. (2016). Pruebas de germinación de semillas de forestales nativos de Cordoba, Colombia, en laboratorio y casa-malla. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*, 19(2).
- Fenner, M. & K. Thompson. (2005). *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 250 p.
- Ferrandis, P., J.M. Herranz & J.J. Martínez-Sánchez. (1996). The role of soil seed bank in the early stages of plant recovery after fire in a *Pinus pinaster* forest in SE Spain. *International Journal of Wildland Fire* 6: 31-35
- Flores-Peredo, R., L.R. Sánchez-Velásquez, J. Galindo-González & J.E. Morales-Mávil. (2011). Post-dispersed pine seed removal and its effect on seedling establishment in a Mexican Temperate Forest. *Plant ecology*. 212(6): 1037-1046.
- Funes, G., S. Basconcelo, S. Díaz & M. Cabido. (2003). Seed bank dynamics in tall-tussock grasslands along an altitudinal gradient. *Journal of Vegetation Science*, 14(2), 253-258.
- García, J. (1991). *Manual de Repoblaciones Forestales*. Tomo I. Esc. Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Fund. Conde del Valle de Salazar.
- García, P. F., & J.M.P. Villamil. (2001). Viabilidad, vigor, longevidad y conservación de semillas. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Secretaria General de Estructuras. Dpto. Biología Vegetal. E.U.I. Técnica Agrícola. Universidad Politécnica de Madrid. 2112: 2-6.
- Gómez-Jiménez, D. M., C. Ramírez-Herrera, J. Jasso-Mata & J. López-Upton. (2010). Variación en características reproductivas y germinación de semillas de *Pinus*

- leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33(4): 297-304.
- Gonzalo-Turpin, H. & L. Hazard. (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.
- Hartmann, H. & D. Kester. (1988). Propagación de Plantas. Compañía Editorial Continental, S.A. de C.V. México D.F. 760 p.
- Henderson, C.B., K.E. Petersen & R.A. Redak. (1988). Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *The Journal of Ecology* 76(3): 717-728.
- Hernández-López, M. (1994). Evaluación de áreas semilleras del género *Pinus* en Huitzilac y Cuernavaca, Morelos y Tlalpan, D.F. *Revista de Geografía Agrícola* 20: 63-67.
- Hocker, H. W. (1984). Introducción a la Biología Forestal. A.G.T. Editor. México. 446 p.
- Iglesias-Andreu, L.G., J. Alba-Landa & J.L. Enriquez. (1999). Estrategias para la conservación de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. en la Región del Cofre de Perote, Veracruz. *Monte Bravo* 4-5: 20-22.
- Iglesias, L., & Y. Tivo. (2005). Contribución al manejo de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del cofre de perote. *Agroentorno* 61(8):16-17.
- Iglesias, L., I. Mora & J. Casas. (2006). Morfometría, viabilidad y variabilidad de las semillas de la población de *Pinus hartwegii* del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Cuadernos de Biodiversidad* 19:14-22.
- Jalili, A., B. Hamzeh'ee, Y. Asri, A. Shirvany, S. Yazdani, M. Khoshnevis, M. Zarrinkamar, F. Ghahramani, M.a. Safavi, & R. Shaw. (2003). Soil seed banks in the Arasbaran Protected Area of Iran and their significance for conservation management. *Biological Conservation*, 109(3), 425-431.

- Johnson, E.A. & G.I. Fryer. (1996). Why Engelmann spruce does not have a persistent seed bank. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 872-878.
- Kolotelo, D., E. Van Steenis, M. Peterson, R. Bennett, D. Trotter & J. Dennis. (2001). Seed Handling Guidebook. British Columbia Ministry of Forests. British Columbia, Canada. 106 p.
- Kuang, H., T.E. Richardson, S.D. Carson & B.C. Bongarten. (1998). An allele responsible for seedling death in *Pinus radiata* D. Don. *Theoretical and Applied Genetics* 96(5): 640-644.
- Lopez-Toledo, L., M. Heredia-Hernández, D. Castellanos-Acuña, A. Blanco-García & C. Saénz-Romero. (2017). Reproductive investment of *Pinus pseudostrobus* along an altitudinal gradient in Western Mexico: implications of climate change. *New Forests* 48(6): 867-881.
- Ludeña-Velásquez, J.C.. (2012). Efecto de dos Tratamientos Pregerminativos en Semillas de Aliso (*Alnus acuminata*) y Pino (*Pinus patula*), cantón Riobamba, provincia de Chimborazo. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal. Facultad de Recursos Naturales. Escuela Superior Politécnica de Chimborazo. Riobamba, Ecuador. 68 p.
- Mápula-Larreta, M., J. López-Upton, J.J. Vargas-Hernández & A. Hernández-Livera. (2008). Germinación y vigor de semillas en *Pseudotsuga menziesii* de México. *Ra Ximhai* 4(1): 119-134.
- Matthews, J.D. (1964). Producción y certificación de semillas. *Unasyuva* No. 73-74 Vol. 18(2-3).
- Mátyás, C. (2010). Forecasts needed for retreating forests. *Nature* 464: 1271.
- Mátyás, C., I. Berki, B. Czúcz, B. Gálos, N. Móricz & E. Rasztovits. (2010). Future of beech in Southeast Europe from the perspective of evolutionary ecology. *Acta Silvatica* 6: 91–110.
- Mendizábal-Hernández, L. del C., J. Alba-Landa, J. Márquez Ramírez, E.O. Ramírez-García & H. Cruz-Jiménez. (2010). Potencial de producción y eficiencia de semillas

- de dos cosechas de *Pinus teocote* Schl. et Cham. *Foresta Veracruzana* 12(2): 21-26.
- Meraz-G., G. & R. Bonilla-Beas. (2000). Analisis y tratamientos pregerminativos en semillas de *Pinus arizonica* Engelm. y *Pinus durangensis* Mart. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 6(1): 15-20.
- Murdoch, A.J. & R.H. Ellis. (2000). Dormancy, viability and longevity. In: Fenner, M. (Ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. pp: 183-214
- Musálem-Santiago, M.A. & M.A. Solís-Pérez. (2000). Monografía de *Pinus hartwegii*. Instituto de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Centro de Investigación Regional del Centro. México, D.F. 74 p.
- Musule, R., E. Alarcón-Gutiérrez, E.P. Houbron, G.M. Bárcenas-Pazos, M.delR. Pineda-López, Z. Domínguez & L.R. Sánchez-Velásquez. (2016). Chemical composition of lignocellulosic biomass in the wood of *Abies religiosa* across an altitudinal gradient. *Journal of Wood Sciences* Vol. 62 (6): 537–547.
- Narave, H. & K. Taylor. (1997). Pinaceae. En: *Flora de Veracruz*. Fascículo 98. 50 p.
- Niembro-Rocas, A. (1986). Mecanismos de Reproducción Sexual en Pinos. Limusa. México. 130 p.
- Niembro, R. A., & Fierro, G. A. (1990). Factores ambientales que controlan la germinación de las semillas de pinos. En: Memoria mejoramiento genético y plantaciones forestales. Centro de Genética Forestal. Chapingo, México. pp: 124-44.
- Ochoa-Hernández, M. del C., J. Márquez-Ramírez, L. del C. Mendizábal-Hernández, H. Cruz-Jiménez, J. Alba-Landa & E.O. Ramírez-García. (2013). Potencial y eficiencia de producción de semilla de *Pinus patula* Schl. et Cham. de una prueba de progenies en Tlacolulan, Veracruz. *Foresta Veracruzana* 15(2): 37-44.
- Ortega, M., C. Levassor, & B. Peco. (1997). Seasonal dynamics of Mediterranean pasture seed banks along environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 24(2), 177-195.

- Ortega-Mata, A., L. Mendizábal-Hernández, J. Alba-Landa & A. Aparicio- Rentería. (2003). Germinación y crecimiento inicial de *Pinus hartwegii* Lindl. de siete poblaciones del Estado de México. *Foresta Veracruzana* 5(2): 29-34.
- Parker, W.C., T.L. Noland & A.E. Morneault. (2006). The effects of seed mass on germination, seedling emergence, and early seedling growth of eastern white pine (*Pinus strobus* L.). *New Forests* 32(1): 33-49.
- Pederson, N., J.S. Kush, R.S. Meldahl, & W.D. Boyer. (1999). Longleaf pine cone crops and climate: A possible link. In: Proceedings of the tenth biennial Southern Silvicultural Research Conference. James D. (Ed.). Gen. Tech. Rep. SRS-30. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station. Asheville, NC, USA. pp: 255-258.
- Perry, J.P. (1991). The Pines of Mexico and Central America. Timber Press, Portland, Oregon, USA. 231 p.
- Quiroga, M.P. & 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.
- Ralphs, M.H., & E.H. Cronin. (1987). Locoweed seed in soil: density, longevity, germination, and viability. *Weed Science* 35(6): 792-795.
- Rehfeldt, G.E. (1988). Ecological genetics of *Pinus contorta* from the Rocky Mountains (USA): a synthesis. *Silvae Genetica* 37:131–135.
- Remington, D.L. & M. O'Malley. (2000). Whole-genome characterization of embryonic stage inbreeding depression in a selfed loblolly pine family. *Genetics* 155:337-348.
- Roberts, H. A. (1981). Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology* 6: 1-55.
- SAS Institute Inc. (2015). SAS/IML® 14.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.

- Sáenz-Romero, C., R.R. Guzmán-Reyna & G.E. Rehfeldt. (2006). Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 229:340–350.
- Solís, R. (2002). Contribución al conocimiento de la población de *Pinus hartwegii* Lindley del Pico de Orizaba, Veracruz, México. Tesis de Maestría. Instituto de Genética Forestal. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México. 130 p.
- Spurr, S.H. & B.V. Barnes. (1982). Ecología Forestal. A.G.T. Editor. México, D.F. 690 p.
- Steel, R.G., Torrie, J.H., & D.A. Dickey. (1980). Principles and procedures of statistics: A biometrical approach. McGraw-Hill, New York. *Principles and procedures of statistics: A biometrical approach*. 2nd ed. McGraw-Hill, New York.
- Thompson, K., J.P. Bakker & R.M. Bekker. (1997). The Soil Seed Banks of North West Europe: Methodology, Density and Longevity. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 276 p.
- Tomback, F.D., A.J. Anderies, K.S. Carsey, M.L. Powell & S. Mellmann. (2001). Delayed seed germination in whitebark pine and regeneration patterns following the Yellowstone fires. *Ecology* 82 (9): 2587-2600.
- Trabaud, L., J.J. Martínez-Sánchez, P. Ferrandis, A.I. González-Ochoa & J.M. Hernández. (1997). Végétation épigée et banque de semence du sol: leur contribution à la stabilité cyclique des pinédes mixtes de *Pinus halepensis* et *P. pinaster*. *Canadian Journal of Botany* 75: 1012-1021.
- Tsitsoni, T.K. (2009). Seed quality characteristics of *Pinus halepensis* - seed germination strategy and early seedling growth. *Web Ecology* 9: 72-76.
- Valdez-Lazalde, J.R. (1992). Evaluación de la regeneración natural de *Pinus hartwegii* Lindl., en Zoquiapán, México. Tesis de Licenciatura. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Edo. de México. 80 p.
- Vázquez-Ramírez, J. (2010). Propuesta de un programa de reforestación para el Parque Nacional Cofre de Perote. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. 53 p.

Zar, J. H. (1999). Biostatistical analysis. Pearson Education India.

CAPÍTULO III

Remoción de semillas de *Pinus hartwegii* a lo largo de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Cofre de Perote, México



Resumen

La remoción de semillas es un proceso importante en la dinámica y ecología de poblaciones vegetales, ya que el potencial de reclutamiento depende del número de semillas viables y las condiciones microambientales propicias para su germinación e incorporación. El objetivo de este trabajo fue cuantificar la remoción de semillas de *Pinus hartwegii* por diferentes tipos de granívoros (roedores, aves e insectos) en dos temporadas (lluvias y secas) a lo largo de un gradiente altitudinal (3400, 3600, 3800 y 4000 m.s.n.m.) en el Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. Para ello se utilizaron veinte estaciones experimentales con cuatro tratamientos de exclusión: (1) exclusión de roedores y aves (ingreso solo a insectos); (2) exclusión de aves e insectos (ingreso solo a roedores); (3) exclusión de roedores e insectos (ingreso solo a aves); y (4) control con acceso libre (sin exclusión). Cada tratamiento conto con cinco réplicas con 20 semillas de *P. hartwegii* considerándose como semilla removida la semilla faltante después de cada conteo. El experimento se realizó durante los meses de julio, agosto y septiembre del 2015 para la temporada de lluvias y diciembre del 2015, enero, febrero y marzo del 2016 para la temporada de secas, por dos días al mes por cada gradiente altitudinal y temporada. La remoción de semillas se evaluó mediante un GLM (Modelo Lineal Generalizado) usando como variable dependiente el número de semillas faltantes o removidas y como variables independientes (altitudes, temporadas y tratamientos de exclusión). Se registró un efecto significativo de la altitud con la temporada, así como de la altitud con los tratamientos de exclusión sobre la remoción de semillas ($gl = 3, F = 13.60, P = <0.001$; $gl = 9, F = 2.24, P = 0.017$, respectivamente). En el sitio de los 4000 m.s.n.m. se registró la mayor remoción de semillas para ambas temporadas, aunque fue mayor en la temporada de secas que en lluvias ($11.79 \pm 0.75, 8.40 \pm 0.75$, respectivamente), a los 3800 m.s.n.m. la remoción de semillas fue mayor en la temporada de secas (5.76 ± 0.75), no encontrándose diferencias significativas para las demás altitudes entre temporadas. A los 3800 m.s.n.m. los roedores, aves y en el tratamiento abierto se removieron más semillas ($4.91 \pm 1.05, 5.11 \pm 1.05, 5.54 \pm 1.05$) así como los insectos a los 4000 m.s.n.m. (7.40 ± 1.05). Los roedores fueron los principales removedores de semillas a los 4000 m.s.n.m. (13.12 ± 1.05).

Palabras clave: *Pinus hartwegii*, remoción de semillas, gradiente altitudinal, granívoros, tratamiento de exclusión.

Summary

Seed removal is an important process in the dynamics and population ecology of plants, because potential recruitment depends on the number of viable seeds and micro-environmental conditions suitable for germination and incorporation. In order to quantify the removal of seeds of *Pinus hartwegii* Lindl. we set exclusions for different types of granivores (rodents, birds and insects), over two seasons (rainy and dry), and along to an altitudinal gradient (3400, 3600, 3800 and 4000 m.a.s.l) at Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, Mexico. We used twenty experimental stations with four exclusion treatments: (1) exclusion of rodents and birds (allowing insect entry only); (2) exclusion of birds and insects (rodent entry only); (3) exclusion of rodents and insects (bird entry only); and (4) control plots with free access to all granivores (no exclusions). Each treatment had five replicates with 20 seeds of *P. hartwegii*, where the missing seeds were considered as removed after each count. The experiment was conducted during the months of July to September 2015 for the rainy season, and from December 2015 to March 2016 for the dry season, collecting data twice a month for each altitudinal gradient and season. To evaluate seed removal, we used a Generalized Linear Model (GLM), where the dependent variable was the number of seeds removed and the different altitudes, seasons, and exclusion treatments were independent variables. The model showed a significant interaction of altitude and season, as well as the altitude with the exclusion treatments in the seeds removal ($gl = 3, F = 13.60, P = <0.001, gl = 9, F = 2.24, P = 0.017$, respectively). The site located at 4000 m.a.s.l. recorded the highest seeds removal for both seasons, although it was higher in the dry season than in rainy ($11.79 \pm 0.75, 8.40 \pm 0.75$, respectively), to 3800 m.a.s.l the seed removal was higher in the dry season (5.76 ± 0.75), there were not found significant differences for the other altitudes between seasons. Besides, it was observed that at 3800 m.a.s.l, were removed more seeds by rodents, birds and open treatments ($4.91 \pm 1.05, 5.11 \pm 1.05, 5.54 \pm 1.05$) as well as, the insects at 4000 m.a.s.l (7.40 ± 1.05). Rodents were the main seed removers at 4000 m.a.s.l (13.12 ± 1.05).

Key words: *Pinus hartwegii*, seed removal, altitudinal gradient, granivores, exclusion treatment.

1. Introducción

Las semillas representan un medio importante para la incorporación de plantas al bosque y áreas abiertas (Pensado-Fernández *et al.*, 2014), y son un importante recurso alimenticio para animales granívoros como aves, roedores e insectos (Flores-Peredo *et al.*, 2011), los cuales tienen diferentes estrategias de forrajeo (Hulme y Kollmann, 2005, Vander Wall y Beck, 2012). En la mayoría de ecosistemas forestales los roedores son los principales removedores de semillas (Hulme y Benkman, 2002), de hecho, en bosques de pinos llegan a remover hasta el 99% de semillas que caen al suelo (Vander Wall, 2008), por lo que juegan un rol importante en la dinámica de regeneración de diferentes especies vegetales (Hulme y Kollmann, 2005; Vander Wall, 2008; Lobo *et al.*, 2009).

En los bosques de Sierra Nevada de Estados Unidos los roedores son importantes agentes que afectan la dinámica de la regeneración de especies como *Pinus jeffreyi* Balf, *Pinus contorta* subsp. *murrayana* Douglas, *Pinus ponderosa* Douglas ex Lawson y *Pinus lambertiana* Douglas al almacenar sus semillas en micrositios favorables para la germinación y sobrevivencia de las plántulas (Briggs *et al.*, 2009; Vander Wall, 2008), lo mismo ocurre con *Abies alba* Mill. en bosques montanos del suroeste de Alemania (Schreiner *et al.*, 2000). Otros granívoros como aves e insectos también desempeñan un rol importante como se ha reportado para *Pinus patula* Schl. et Cham., *Pinus pseudostrobus* Lindl., *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. y *Pinus montezumae* Lamb. en el centro del estado de Veracruz, México (Flores-Peredo *et al.*, 2011; Flores-Peredo y Bolívar-Cimé, 2016). De esta manera, tanto roedores como aves e insectos son considerados como organismos modelo para medir el efecto de la depredación y remoción de semillas sobre la dinámica y distribución de las comunidades vegetales y la evolución de sus estrategias de regeneración (Hulme y Benkman, 2002).

En general, diversos estudios en bosques templados, han documentado el efecto de la depredación (LoGiudice y Ostfeld, 2002), calidad del alimento (Wang *et al.*, 2012), tamaño de la semilla (Wang *et al.*, 2012), disponibilidad de alimento (Hulme y Kollmann,

2005), temporada del año (lluvias y secas) (Fleury *et al.*, 2014) tipo de vegetación (Hulme y Kollmann, 2005), y el gradiente altitudinal (Wang *et al.*, 2014), sobre la remoción de semillas por granívoros.

Por ejemplo, diversas especies de pinos presentan años semilleros en los cuáles se produce una gran cantidad de semillas, esta disponibilidad de alimento satisface el apetito de los consumidores permitiendo el establecimiento de plántulas y el mantenimiento de las poblaciones arbóreas (Janzen, 1976). En algunas especies forestales los años semilleros se presentan cada siete o más años, dependiendo de algunos factores tales como el clima y madurez del árbol (Caín y Shelton, 2000).

Así por ejemplo en 41 años de producción de semillas de *Pinus palustris* Mill. se observó que los años semilleros ocurren cada cinco o siete años (Pederson *et al.*, 1999), mientras que para *P. hartwegii* se estima que sea de seis a siete años (Musálem y Solís, 2000). De igual forma, los cambios estacionales como las temporadas de lluvias y secas, los regímenes de precipitación y fluctuaciones en la temperatura también determinan la fenología de las plantas que a su vez regulan la producción, disponibilidad y calidad del alimento (frutas, flores, semillas y plántulas) (Pardini *et al.*, 2005).

Se ha reportado que en gradientes altitudinales, las poblaciones de árboles forestales de los límites altitudinales extremos (inferior y superior) producen bajas cantidades de semillas (Lopez-Toledo *et al.*, 2017), como resultado de la exposición periódica a eventos climáticos extremos tales como secas (en el límite altitudinal inferior) (Mátyás, 2010; Mátyás *et al.*, 2010) y heladas (en el límite superior) comparado con las poblaciones con altitudes intermedias (Sáenz-Romero *et al.*, 2006; Gonzalo-Turpin y Hazard, 2009; Quiroga y Premoli, 2013).

Al respecto, se han reportado dos tendencias en la distribución de especies faunísticas removedoras de semillas en gradientes altitudinales. Por un lado, se señala que la riqueza de especies en altas montañas generalmente es menor que en tierras bajas (Stevens, 1992), por el otro, que la distribución altitudinal de especies de animales tiene una mayor concurrencia en altitudes intermedias que en los extremos altitudinales (Rickart, 2001; Sánchez-Cordero, 2001). Si existe mayor diversidad de especies faunísticas en una altitud intermedia, la posibilidad de encontrar más diversidad de especies removedoras de semillas es mayor por lo tanto se espera que habrá mayor remoción de semillas (Martínez-Orea *et al.*, 2009).

En el estado de Veracruz las poblaciones de *P. hartwegii* se ubican en el límite de la vegetación arbórea entre 3400 y 4000 m.s.n.m., particularmente en los Parques Nacionales Cofre de Perote y Pico de Orizaba (Narave, 1997).

Se debe señalar que la mayoría de los estudios de remoción de semillas se han llevado a cabo en zonas tropicales de baja altitud (Pérez-Ríos, 2006), hasta el momento existen pocas investigaciones que hayan estudiado la variación temporal de la remoción de semillas en bosques de alta montaña. Por lo que la pregunta planteada en este trabajo es: ¿Existen diferencias entre gremios de granívoros (roedores, aves e insectos) en la remoción de semillas de *Pinus hartwegii* a lo largo de un gradiente altitudinal y en diferentes periodos estacionales (lluvias y secas)?.

2. Objetivos

2.1 Objetivo general

Evaluar la remoción de semillas de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México.

2.2 Objetivos específicos

- Evaluar el efecto de la altitud sobre la remoción de semillas de *P. hartwegii* en el Cofre de Perote, Veracruz, México.
- Cuantificar la remoción de semilla de *P. hartwegii* por distintos granívoros a lo largo de un gradiente altitudinal del Cofre de Perote, Veracruz, México.
- Evaluar la remoción de semillas en temporada de secas y lluvias de *P. hartwegii* a lo largo de un gradiente altitudinal en el Cofre de Perote, Veracruz, México.

3. Hipótesis

La remoción de semillas de *Pinus hartwegii* por granívoros ocurrirá de manera diferencial entre altitudes y entre temporadas de lluvias y secas ya que se ha demostrado que la remoción de semillas de pinos ocurre de manera diferenciada en gradientes altitudinales, por lo que se espera que la remoción de semillas sea mayor en sitios con altitud intermedia, ya que la posibilidad de encontrar más diversidad de especies removedoras de semillas es mayor.

4. Materiales y métodos

4.1 Sitio de estudio

Se eligieron cuatro sitios de aproximadamente 1 ha a lo largo de un gradiente altitudinal (a los 3400, 3600, 3800 y 4000 m.s.n.m.) en el Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz.

4.2 Datos climatológicos

Con el fin de definir las dos temporadas (lluvias y secas) para evaluar la remoción de semillas, se utilizaron datos de precipitación promedio mensuales y temperaturas máximas promedio mensuales de la estación meteorológica de Los Pescados (clave 00030097) del Servicio Meteorológico Nacional, del periodo 1970 al 2010, con la finalidad de visualizar desfases en los patrones climatológicos con el tiempo. Con base en esta información se estableció el periodo de lluvias en los meses de julio a septiembre y el de secas en los meses de diciembre a marzo (Figuras 3.1 y 3.2).

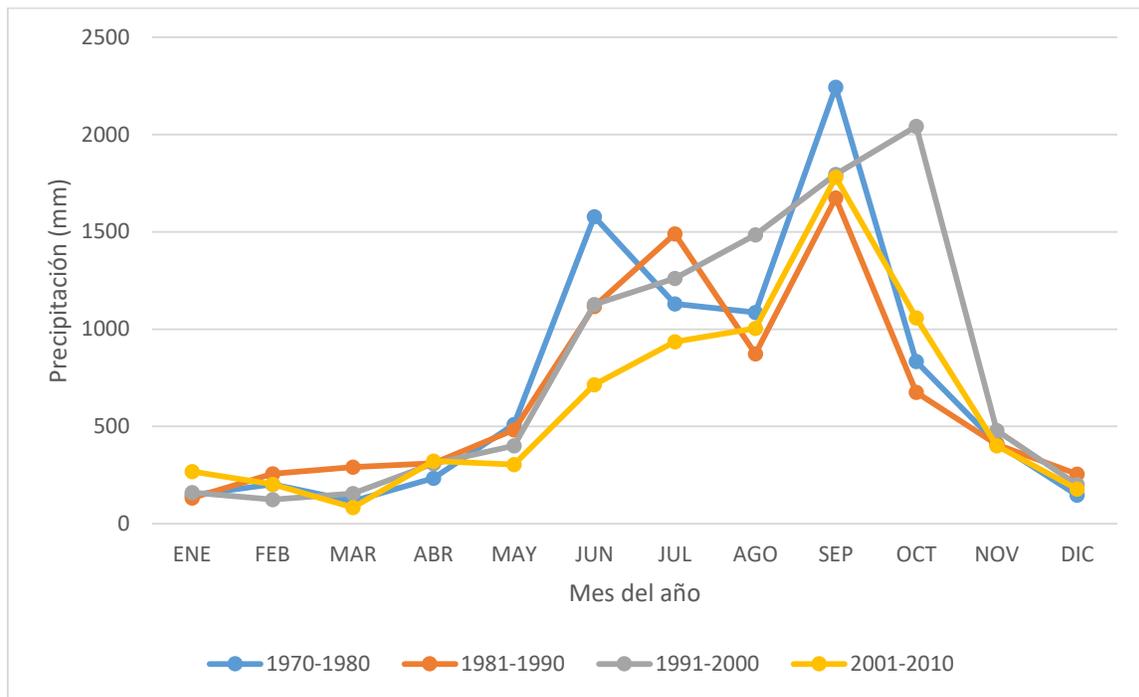


Figura 3.1. Precipitación promedio mensual por década de 1970 a 2010, registradas por la estación meteorológica de Los Pescados, Perote, Veracruz, del Servicio Meteorológico Nacional.

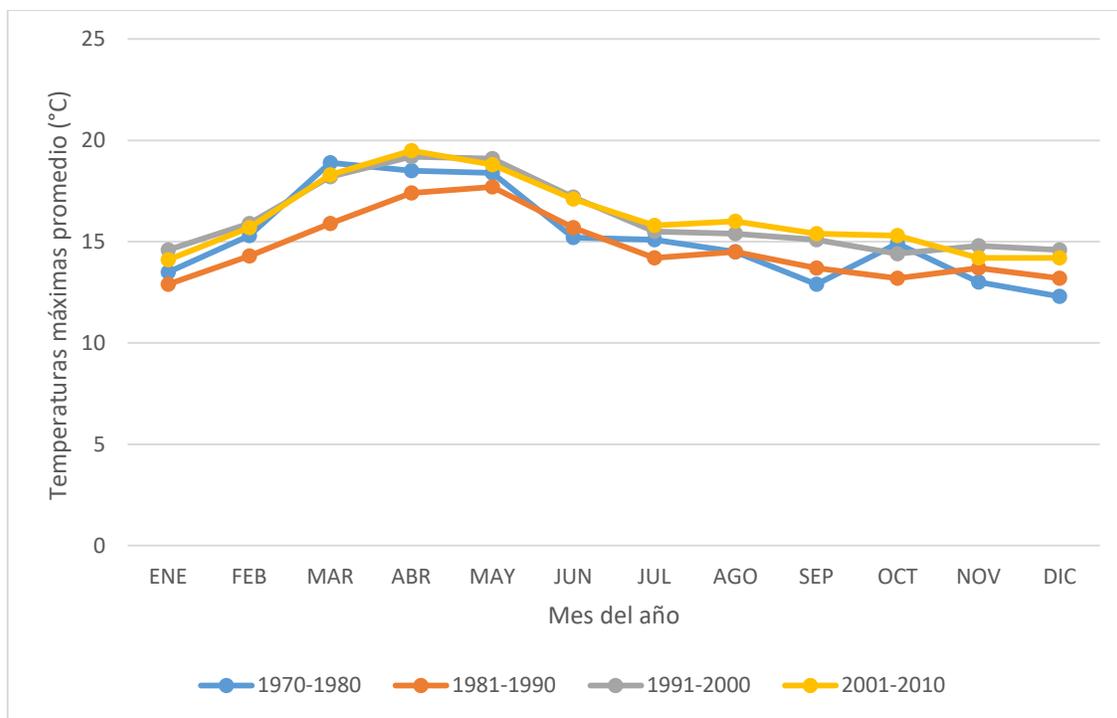


Figura 3.2. Temperaturas máximas promedio mensual por década de 1970 a 2010, registradas por la estación meteorológica de Los Pescados, Perote, Veracruz, del Servicio Meteorológico Nacional.

Las evaluaciones en la temporada de lluvias abarcaron los meses de julio, agosto y septiembre del 2015 y, la temporada de secas diciembre del 2015, enero, febrero y marzo del 2016.

4.3 Remoción de semillas

En cada sitio, se establecieron cuatro tratamientos al azar de exclusión de granívoros con cinco repeticiones por tratamiento, un total de 20 unidades experimentales (Arias Le Claire, 2001; Côté *et al.*, 2003; Flores-Peredo *et al.*, 2011). En cada tratamiento se colocó una caja de Petri de plástico con 20 semillas de *P. hartwegii* (Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2009). Los tratamientos fueron los siguientes: (1) exclusión de roedores y aves (ingreso solo a insectos) a través de enrejado de 16 x 16 x 9 cm, con una abertura de luz de 0.5 cm; (2) exclusión de aves e insectos (ingreso solo a roedores) con enrejado de 16 x 16 x 9 cm, con abertura de luz de 2 cm, y para evitar la entrada de insectos se colocó alrededor

del enrejado un concentrado a base de ajo como repelente (Matamoros-Juárez y Gaitán-Martínez, 2017); (3) exclusión de roedores e insectos (ingreso solo a aves) con extracto de ajo para evitar el ingreso de insectos y (4) control con acceso libre (sin exclusión). (Figura 3.3 A, B, C, D). Los enrejados se fijaron al suelo con cuatro clavos de acero de 10 cm.



Figura 3.3. Exclusiones utilizadas en la evaluación de la remoción de semillas de *Pinus hartwegii* en un gradiente altitudinal del Cofre de Perote, Ver., A) ingreso sólo a insectos, B) ingreso sólo a roedores, C) ingreso sólo a aves, D) acceso libre o sin exclusión.

La distribución de las unidades experimentales fue al azar, siguiendo una línea imaginaria con el fin de minimizar el comportamiento aprendido, principalmente por vertebrados (Mares y Rosenzweig, 1978). Las unidades experimentales se colocaron a una distancia de al menos 10 m entre ellas. El conteo de semillas removidas se llevó a cabo dos días por mes durante dos temporadas (lluvias y secas), cada 24 horas se repusieron las semillas faltantes con el fin de hacer el siguiente conteo.

4.2 Análisis estadístico

Para identificar diferencias en la remoción de semillas entre los diferentes agentes removedores de semillas (roedores, aves e insectos), altitudes (3400, 3600, 3800 y 4000 m.s.n.m.) y periodos estacionales (lluvias y secas), se realizó un análisis de varianza factorial mediante el procedimiento de modelos lineales generalizados (GLM) (Crawley,

2007) usando como variable dependiente el número de semillas removidas y como variables independientes (los tratamientos de exclusión, altitudes de los sitios de evaluación y las temporadas); como los datos fueron expresados en conteos de semillas removidas, el modelo consideró una distribución Poisson. La dispersión de datos se evaluó mediante una distribución quasipoisson. Para evaluar las diferencias encontradas entre tratamientos utilizamos el paquete multcomp Versión 1.3-5 (Bretz *et al.*, 2011) en lenguaje R (Hornik, 2016). El modelo utilizado en los análisis fue el siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + T_i + A_j + E_k + T * A_{ij} + T * E_{ik} + A * E_{jk} + T * A * E_{ijk} + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde:

Y_{ijkl} = Variables respuesta

μ = Media general

T_i = Efecto de la i-ésima temporada

A_j = Efecto de la i-ésima altitud

E_k = Efecto de la i-ésima exclusión

$T * A_{ij}$ = Efecto de la interacción de la i-ésima temporada con la i-ésima altitud

$T * E_{ik}$ = Efecto de la interacción de la i-ésima temporada con la i-ésima exclusión

$A * E_{jk}$ = Efecto de la interacción de la i-ésima altitud con la i-ésima exclusión

$T * A * E_{ijk}$ = Efecto de la interacción de la i-ésima temporada con la i-ésima altitud y la i-ésima exclusión

ε_{ijkl} = Error experimental

Sin embargo, como la interacción la i-ésima temporada con la j-ésima altitud y la k-ésima exclusión no fue significativa, se excluyó del modelo final.

5. Resultados

5.1 Remoción de semillas

La interacción de la temporada con la altitud de evaluación tuvo un efecto significativo sobre la remoción de semillas de *P. hartwegii* ($gl = 3$, $F = 13.61$, $P = <0.001$) (Cuadro 3.1). A los 4000 m.s.n.m. se registró la mayor remoción de semillas en periodos de secas (11.79 ± 0.75) y lluvias (8.40 ± 0.75), de igual forma a los 3800 m.s.n.m. la remoción de semillas fue mayor en la temporada de secas (5.76 ± 0.75) (Figura 3.4).

Cuadro 3.1. Análisis de varianza para la remoción de semillas de *Pinus hartwegii* en cuatro sitios altitudinales del Cofre de Perote Veracruz, México.

Fuete de variación	SC	GL	CM	F	P
Temporada	251.08	1	251.08	6.43	0.0113
Altitud	14354.76	3	4784.92	122.59	<0.0001
Exclusión	1177.93	3	392.64	10.06	<0.0001
Temporada * Altitud	1593.17	3	531.06	13.61	<0.0001
Temporada * Exclusión	298.92	3	99.64	2.55	0.0542
Altitud * Exclusión	787.21	9	87.47	2.24	0.0176
Error	42465.86	1088	39.03	-----	-----

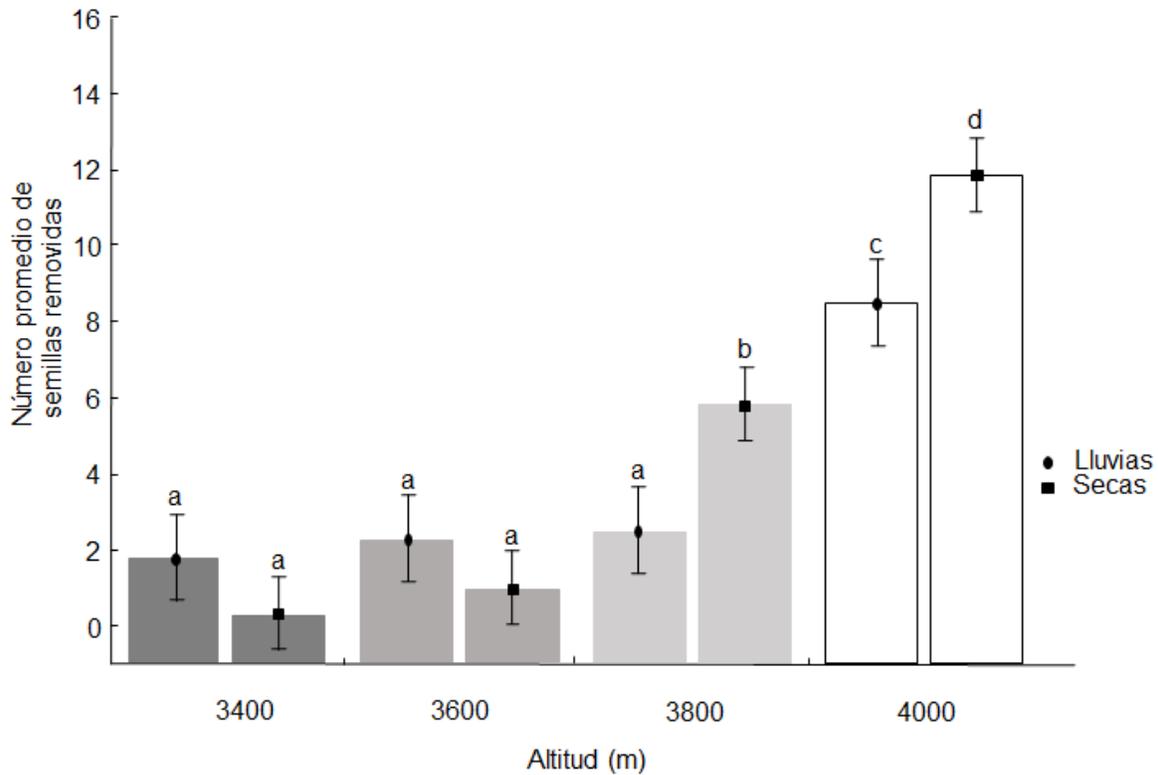


Figura 3.4. Número promedio de semillas removidas de *Pinus hartwegii* por temporada en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$). La variación en la tonalidad del color de las barras utilizadas en la figura indica sitios altitudinales.

La altitud y tratamientos de exclusión también tuvieron un efecto altamente significativo sobre la remoción de semillas de *P. hartwegii* ($gl = 9$, $F = 2.24$, $P = 0.017$) (Cuadro 3.1). A los 3800 m.s.n.m. los roedores, aves y en el tratamiento abierto se removieron más semillas (4.91 ± 1.05 , 5.11 ± 1.05 , 5.54 ± 1.05) así como los insectos a los 4000 m.s.n.m. (7.40 ± 1.05). Los roedores fueron los principales removedores de semillas a los 4000 m.s.n.m. (13.12 ± 1.05), (Figura 3.5).

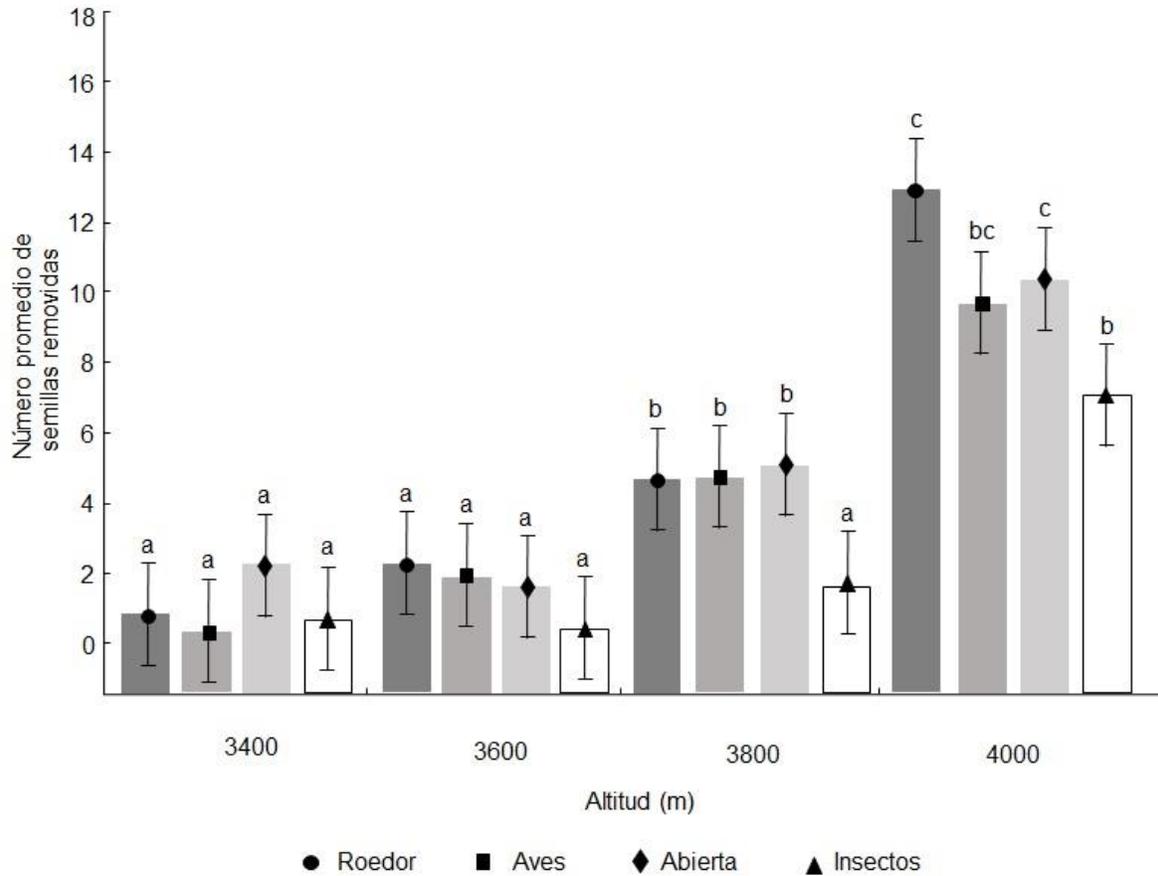


Figura 3.5. Número promedio de semillas removidas de *Pinus hartwegii* por tipo de exclusión en un gradiente altitudinal del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$). La variación en la tonalidad del color de las barras utilizadas en la figura indica sitios altitudinales.

6. Discusión

Se registró una mayor remoción de semillas de *P. hartwegii* en la temporada de secas y a los 4000 m.s.n.m. para el Parque Nacional Cofre de Perote. Lo que se debe a que durante la temporada de secas ocurre la dispersión de semillas de esta especie (Febrero-Marzo), con lo que aumenta la disponibilidad de semillas (Perry, 1991), lo anterior se fortalece por el hecho de que la mayor cantidad de semilla viable se dio en el sitio de mayor altitud (4000 m.s.n.m.) (ver capítulo II). Este resultado fue contrario a lo que se esperaba encontrar una mayor producción de semilla viable en sitios ubicados a altitudes

intermedias (Lopez-Toledo *et al.*, 2017). Con respecto a la altitud, Murrieta-Hernández *et al.* (2014) documentan que a una altitud de 3989 m.s.n.m. solo se pueden observar árboles de hasta 9 m de altura, aunque en este gradiente se registran también los individuos más altos con 18.6 m aproximadamente. Esto sugiere que el arbolado presente entre los 3800-4000 m.s.n.m. es maduro y potencialmente productivo en semillas (Rojas, 2004), versus el de cotas altitudinales más bajas, el cual es más susceptible al efecto de incendios forestales siendo su menor tamaño símbolo de una regeneración secundaria (Iglesias *et al.*, 2006). Se ha documentado que existe una relación estrecha entre la disponibilidad de semillas y el incremento en las tasas de remoción por granívoros, así como su movimiento hacia fuentes con recursos alimenticios, al generarse procesos denso-dependientes, esto es donde hay mayor alimento hay una mayor cantidad de consumidores (Hulme y Kollmann, 2005).

También a los 4000 m.s.n.m. se registró la segunda mayor remoción de semillas, pero ahora en la temporada de lluvias. Esto se puede explicar porque la temporada de lluvias coincide con la época de reproducción de diversas especies de roedores y por consiguiente con la presencia de un mayor número de juveniles (Ceballos y Oliva, 2005). Al respecto en bosques de pinos del centro del estado de Veracruz, México se ha documentado una mayor riqueza de especies de roedores granívoros en temporada de lluvias aunque la mayor abundancia de éstos se dio en temporada de secas (Flores-Peredo y Vázquez-Domínguez, 2016). Esto corrobora que la estacionalidad constituye un factor importante que influye en los movimientos de individuos entre comunidades vegetales en relación a la disponibilidad de recursos, un atributo particular en los ensamblajes de roedores (Rautenbach *et al.* 2014; Ofori *et al.* 2015) y en la dinámica de las comunidades vegetales de climas templados (Hulme y Benkman, 2002).

Los roedores y las aves fueron agentes importantes de remoción de semillas a los 4000 m.s.n.m. Un estudio similar llevado a cabo en la Reserva Ecológica de San Juan del Monte, Veracruz, México, México cuya vegetación es bosque de pino-encino documento que tanto los roedores en la noche para sitios cubiertos de vegetación como

las aves durante el día fueron los principales agentes removedores de semillas (Flores-Peredo *et al.*, 2011) corroborando lo encontrado en este estudio.

La interacción significativa entre la altitud y la exclusión (tipo de removedor) se puede explicar con lo siguiente: en la zona de estudio, Murrieta-Hernández *et al.*, (2014) documentan que las mayores densidades de arbolado de *P. hartwegii* y la mayor diversidad de especies arbóreas se da en cotas altitudinales que van de los 3500 a los 3600 m.s.n.m. En consecuencia en estas altitudes existe mayor diversidad y disponibilidad de semillas, ante esto los removedores tienen una gama más amplia de alimentos y pueden seleccionar determinando alimento de acuerdo a sus preferencias, siendo posiblemente la semilla de *P. hartwegii* poco preferida respecto a los demás recursos disponibles.

Esta explicación sustenta el hecho de que la mayor remoción de semillas de *P. hartwegii* se dio en los sitios de mayor altitud del Parque Nacional Cofre de Perote, donde *P. hartwegii* es la única especie arbórea y no hay tanta diversidad de alimentos lo cual sugiere que los granívoros se alimentan más de esta semilla. Además, partiendo de que la mayor cantidad de semilla viable ocurrió en el sitio de mayor altitud (4000 m.s.n.m.) (ver capítulo II), es posible que los roedores se muevan de las partes bajas e intermedias hacia las partes altas, donde hubo mayor abundancia de recurso alimenticio (semilla viable), que los insectos.

La preferencia que tienen los removedores de semillas de una especie sobre otras, se ha documentado en varios trabajos, por ejemplo Pérez-Ríos (2006) documentó que las hormigas, aves y roedores mostraron preferencia por semillas de *Magnolia dealbata* Zucc., sobre semillas de *Pinus chiapensis* Martínez y *Chamaedorea liebmannii* Martens, M., en un bosque de niebla de la Sierra Madre de Oaxaca, en el sureste de México. Por su parte Perea García-Calvo (2011) encontró que el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* L.) fue el principal removedor de bellotas de *Quercus pirenaica* W. sobre las

de *Fagus sylvatica* L. En un estudio realizado por Schreiner *et al.* (2000) en un bosque en las montañas del suroeste de Alemania encontró que los roedores prefieren las semillas de *Picea abies* (L.) Karst. sobre las de *Abies alba* Mill., lo que provoca que esta última sea dominante sobre la otra. Pons y Pausas (2007) encontraron que los roedores mostraron preferencias a las bellotas de *Quercus ilex* L. sobre las de *Quercus suber* L. y *Quercus coccifera* L. en las montañas del oriente de la Península Ibérica, razón por la cual se explica la dominancia de las dos últimas especies.

7. Conclusiones

La mayor remoción de semillas de *P. hartwegii* en el Parque Nacional Cofre de Perote se dio en el sitio de mayor elevación (4000 m.s.n.m.) en el periodo de secas. Los roedores y aves fueron los principales removedores de semillas de la especie en el parque.

8. Literatura citada

- Arias Le Claire, H. (2001). Remocion y germinacion de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana*, 34: 42-46.
- Bretz, F., T. Hothorn & P.H. Westfall. (2011). Multiple Comparisons Using R. CRC Press. Boca Raton, FL, USA. 182 p.
- Briggs, J.S., S.B. Vander Wall & S.H. Jenkins. (2009). Forest rodents provide directed dispersal of Jeffrey pine seeds. *Ecology* 90(3):675–687.
- Caín, M.D. & M.G. Shelton. (2000). Revisiting the relationship between cammon weather variables and loblolly-shortleaf pine seed crops in natural stands. *New Forest*, 19(2), 187-204.
- Ceballos, G., & G. Oliva. (2005). Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica, Colección: Sección de Obras de Ciencia y Tecnología. Ciudad de México, México.

- Côté, M., J. Ferron & R. Gagnon. (2003). Impact of seed and seedling predation by small rodents on early regeneration establishment of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 33(12): 2362-2371.
- Crawley, M.J. (2007). Generalized Linear Models, in *The R Book*, John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK. 511-526.
- Fleury, M., R.R. Rodrigues, H.T. do Couto & M. Galetti. (2014). Seasonal variation in the fate of seeds under contrasting logging regimes. *PloS one* 9(3), e90060.
- Flores-Peredo, R., Sánchez-Velásquez, L.R., Galindo-González, J. & Morales Mávila, J.E. (2011). Post-dispersed pine seed removal and its effect on seedling establishment in a Mexican Temperate Forest. *Plant ecology* 212(6): 1037-1046.
- Flores-Peredo, R. & B.S. Bolívar-Cimé. (2016). Pine seed predation by mice: an experimental assessment of preference. *Animal Biodiversity and Conservation* 39(2): 173-184.
- Flores-Peredo, R. & G. Vázquez-Domínguez. (2016). Influence of vegetation type and season on rodent assemblage in a Mexican temperate forest mosaic. *Therya* 3:357-369
- Gonzalo-Turpin, H. & L. Hazard. (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.
- Gutiérrez-Granados, G. & R. Dirzo. (2009). Remoción de semillas, herbivoría y reclutamiento de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) en sitios con manejo forestal contrastante de la selva maya, Quintana Roo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* (85), 51-58.
- Hornik, K. (2016). The R FAQ. <https://cran.r-project.org/doc/FAQ/R-FAQ.html#CitingR>, <https://cran.rproject.org/web/packages/multcomp/citation.html>.
- Hulme, P.E. & C.W. Benkman. (2002). Granivory. In: Herrera C.M. & O. Pellmyr (Eds.). *Plant–Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science. Oxford, UK. pp: 132-54.

- Hulme, P.E. & J. Kollmann. (2005). Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. In: *Seed Fate: Predation and Secondary Dispersal*. Forget P.M., J.E. Lambert, P.E. Hulme & S.B. Vander Wall (Eds). CAB International. Cambridge, MA, USA. pp: 9-30.
- Iglesias, L., Tivo, Y., & Casas, J. L. (2006). *Pinus hartwegii* del Cofre de Perote en Veracruz, México. *Cuadernos de Biodiversidad*, 20, 10-16.
- Janzen, D.H. (1976). Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7(1), 347-391.
- Lobo, N., M. Duong., & J.S. Millar. (2009). Conifer-seed preferences of small mammals. *Canadian Journal Zoology* 87(9):773-780.
- LoGiudice, K. & R. Ostfeld. (2002). Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. *Oecologia* 130(3): 420-425.
- Lopez-Toledo, L., M. Heredia-Hernández, D. Castellanos-Acuña, A. Blanco-García & C. Saénz-Romero. (2017). Reproductive investment of *Pinus pseudostrobus* along an altitudinal gradient in Western Mexico: implications of climate change. *New Forests* 48(6): 867-881.
- Mares, M.A., & M.L. Rosenzweig. (1978). Granivory in North and South American deserts: rodents, birds, and ants. *Ecology* 59(2): 235-241.
- Martínez-Orea, Y., Castillo-Argüero S. & Guadarrama-Chávez P. (2009). La dispersión de frutos y semillas y la dinámica de comunidades. *Ciencias* 96: 38-41.
- Matamoros-Juárez, D.A. & D.A. Gaitán Martínez. (2017). Evaluación de cuatro alternativas de producción en huertos urbanos sobre el crecimiento, rendimiento y fluctuación poblacional de insectos plagas en el cultivo de la chiltoma (*Capsicum annum* L.) CV Nathalie Managua, 2016. Tesis de Ingeniería. Universidad Nacional Agraria. Facultad de Agronomía. Managua, Nicaragua. 37 p.
- Mátyás, C. (2010). Forecasts needed for retreating forests. *Nature* 464: 1271.

- Mátyás, C., I. Berki, B. Czúcz, B. Gálos, N. Móricz & E. Rasztoivits. (2010). Future of beech in Southeast Europe from the perspective of evolutionary ecology. *Acta Silvatica* 6: 91–110.
- Murrieta-Hernández, D.M., M. del Rosario Pineda-López, J.C. Noa-Carrazana, M. Mata-Rosas, R. Zulueta-Rodríguez & N. Flores-Estévez. (2014). The structure of *Pinus hartwegii* at the Cofre de Perote, Veracruz, México. *Open Journal of Forestry* 4(4): 291-301.
- Musálem, S., M.A. & M.A. Solís. (2000). Monografía de *Pinus hartwegii*. SAGAR.INIFAP. CIRCE Campo Experimental Valle de México. Libro Técnico No. 3 Estado de México. 96 p.
- Narave, H., & K. Taylor. (1997). Pinaceae. En: *Flora de Veracruz*. Fascículo 98. 50 p.
- Pardini, R., S. Marques de Sousa, R. Braga-Neto & J.P. Metzger. (2005). The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124(2): 253–266.
- Ofori, B.Y., D.K. Attuquayefio, E.H. Owusu, R.K.Y. Musah, J.K. Quartey, & Y. Ntiamoabaidu. (2015). Seasonal changes in small mammal assemblage in Kogyae Strict Nature Reserve, Ghana. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 7:238–244.
- Pederson, N., J.S. Kush, R.S. Meldahl, & W.D. Boyer. (1999). Longleaf pine cone crops and climate: A possible link. In: Proceedings of the tenth biennial Southern Silvicultural Research Conference. James D. (Ed.). Gen. Tech. Rep. SRS-30. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station. Asheville, NC, USA. pp: 255-258.
- Pensado-Fernández, J.A., L.R. Sánchez-Velásquez, M.R. Pineda-López., & F. Díaz-Fleischer. (2014). Plantaciones forestales vs. regeneración natural in situ: el caso de los pinos y la rehabilitación en el Parque Nacional Cofre de Perote. *Botanical Sciences* 92(4): 617-622.

- Perea García-Calvo, R. (2011). Dispersión y predación de semillas por la fauna: implicaciones en la regeneración forestal de bosques templados. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. 33 p.
- Pérez-Ríos, M.A. (2006). Remoción y lluvia de semillas en etapas sucesionales de bosque de niebla en Sierra Norte, Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca., Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México. 93 p.
- Perry Jr., J.P. (1991). The pines of Mexico and Central America. Timber Press, Portland. 231 p
- Pons, J, & J.G. Pausas. (2007). Rodent acorn selection in a Mediterranean oak landscape. *Ecological Research* 22(4): 535–541.
- Quiroga, M.P. & 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.
- Rautenbach, A., T. Dickerson, & M.C. Schoeman. (2014). Diversity of rodent and shrew assemblages in different vegetation types of the savannah biome in South Africa: no evidence for nested subsets or competition. *African Journal of Ecology* 52:30–40.
- Rickart, E.A. (2001). Elevational diversity gradients, biogeography and the structure of montane mammal communities in the intermountain region of North America. *Global Ecology and Biogeography* 10(1): 77-100.
- Rojas, F. (2004). Contenido y captura potencial de carbono en el bosque de *Pinus hartwegii* del Parque Nacional La Malinche: Tlaxcala-Puebla. Tesis Profesional, México: Facultad de Ciencias, UNAM, 68.

- Sáenz-Romero, C., R.R. Guzmán-Reyna & G.E. Rehfeldt. (2006). Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 229:340–350.
- Sánchez-Cordero, V. (2001). Elevational gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, México. *Global Ecology and Biogeography* 10: 63-76.
- Schreiner, M., E.M. Bauer & J. Kollmann. (2000). Reducing predation of conifer seeds by clear cutting *Rubus fruticosus* agg. in two montane forest stands. *Forest Ecology Management* 126(3): 281–290.
- Stevens, G.C. (1992). The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140(6): 893-911.
- Vander Wall, S.B. (2008). On the relative contributions of wind vs. animals to seed dispersal of four Sierra Nevada Pines. *Ecology* 89(7): 1837–1849.
- Vander Wall, S.B., & M.J. Beck. (2012). A comparison of frugivory and scatter- hoarding seed-dispersal syndromes. *The Botanical Review* 78(1): 10-31.
- Wang, B., G. Wang & J. Chen. (2012). Scatter–hoarding rodents use different foraging strategies for seeds from different plant species. *Plant Ecology* 213(8): 1329–1336.
- Wang, Y., J. Wang, L. Lai, L. Jiang, P. Zhuang, L. Zhang, Y. Zheng, J.M. Baskin & C.C. Baskin. (2014). Geographic variation in seed traits within and among forty-two species of *Rhododendron* (Ericaceae) on the Tibetan plateau: relationships with altitude, habitat, plant height, and phylogeny. *Ecology and Evolution* 4(10): 1913–1923.



CAPÍTULO IV
Discusión y conclusiones generales

1. Discusión general

La variación encontrada en los indicadores reproductivos en semillas de *P. hartwegii* a lo largo de un gradiente altitudinal en el Cofre de Perote, Veracruz; demuestra que la producción de semilla está asociada al tipo de clima (Islas, 1987) y las condiciones topográficas (Daniel *et al.* 1982), siendo las zonas de baja altitud asociadas con mayores temperaturas y menor cantidad de lluvias (Quiroga y Premoli, 2013), en contraste con las zonas de mayor altitud, que pueden presentar una mayor frecuencia de temperaturas bajas o inclusive heladas (Rehfeldt, 1988; Sáenz-Romero *et al.*, 2006).

Respecto a la formación de banco de semillas por *P. hartwegii*, en términos generales se coincide con los estudios que mencionan que los pinos no forman bancos de semillas persistentes, ya que una vez dispersadas las semillas en el suelo pierden viabilidad rápidamente, debido tanto a factores bióticos como abióticos (Johnson y Fryer, 1996; Tomback *et al.*, 2001; Carrillo *et al.*, 2009; Tsitsoni, 2009). Sin embargo, las semillas de *P. hartwegii* tiene potencial para formar un banco de semillas persistente a corto plazo ya que si logra enterrarse de manera natural (viento, pisoteo, caída de ramas, etc.) a una profundidad de 5 cm, puede formar bancos de semillas, aunque en la mayor altitud (4000 m.s.n.m.) la probabilidad de formar bancos de semillas se extiende hasta los 10 cm. Cabe mencionar que en todos los casos la cantidad de semillas enterradas viables encontradas fue baja. Sin embargo, es posible que esta especie de pino forme banco de semillas persistente aunque con una pequeña cantidad de semillas viables en el suelo después de un año.

Se detectó una relación recíproca entre la disponibilidad de semilla y la remoción, es decir se encontró que la presencia de semilla viable de *P. hartwegii* en el Cofre de Perote, Veracruz, puede estar influenciada principalmente por la presencia de algunos granívoros como los roedores y las aves, tal y como lo señalan Flores-Peredo *et al.* (2011). A su vez la presencia de estos removedores de semillas puede estar influenciada por la producción y disponibilidad de semillas viables (Hulme y Kollmann, 2005).

La población de mayor altitud presentó el mayor potencial y eficiencia de producción de semillas, la mayor cantidad de semillas llenas y la mayor capacidad de formar bancos de semillas, por lo anterior posiblemente en esta población se puede presentar una mayor regeneración natural. En contraste la población de menor altitud fue la menos saludable ya que presentó el menor potencial y eficiencia de producción de semillas y la menor cantidad de semillas llenas. Lo anterior debido a que las poblaciones de menor altitud están sometidas a mayor estrés fisiológico debido a las condiciones ambientales extremas (mayores temperaturas y menor precipitación) o bien por efectos del cambio climático (aumento de la temperatura y disminución de la precipitación) (Lopez-Toledo *et al.*, 2017). No hay que olvidar que existen estudios que indican que debido al cambio climático las poblaciones de *P. hartwegii* ubicadas a menor altitud pueden ser sustituidas por poblaciones de otras especies de pinos que crecen a menor altitud (ver Viveros-Viveros *et al.*, 2009; Rehfeldt *et al.*, 2012; Loya-Rebollar *et al.*, 2013).

La estratificación en frío fue más efectiva en semillas de la especie procedentes de altitudes bajas, mientras que este tratamiento no fue necesario en semillas procedentes de la mayor altitud.

2. Conclusiones generales

En la dinámica de semillas de *P. hartwegii* en un gradiente altitudinal en el Cofre de Perote, Veracruz, los indicadores reproductivos estuvieron influenciados por la altitud de origen de las semillas; mientras que los parámetros germinativos estuvieron influidos por el efecto de la interacción entre la altitud y el tratamiento a la semilla. Se concluye que *P. hartwegii* puede formar bancos de semillas persistentes a corto plazo estableciéndose en la superficie o hasta los 5 cm de profundidad, aunque en la mayor altitud (4000 m.s.n.m.) se extiende hasta los 10 cm de profundidad. La mayor remoción de semillas de *P. hartwegii* en el Parque Nacional Cofre de Perote se dio en el sitio de mayor elevación (4000 m.s.n.m.) en el periodo de secas, siendo los roedores y las aves los principales removedores de semillas de esta especie.

3. Literatura citada

- Carrillo, F., G. Vera, O.S. Magaña, J. M. Guldin & R.P. Guries. (2009). Seeds stored in the forest floor in a natural stand of *Pinus montezumae* Lamb. *Revista Ciencia Forestal en México* 34(106): 41-60.
- Daniel, T.W., V. E. Helms & F.S. Baker. (1982). Principios de Silvicultura. McGraw-Hill. México. 492 p.
- Flores-Peredo, R., Sánchez-Velásquez, L.R., Galindo-González, J., & Morales Mávila, J.E. (2011). Post-dispersed pine seed removal and its effect on seedling establishment in a Mexican Temperate Forest. *Plant Ecology* 212(6): 1037-1046.
- Hulme, P.E. & J. Kollmann. (2005). Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. In: Seed Fate: Predation and Secondary Dispersal. Forget P.M., J.E. Lambert, P.E. Hulme & S.B. Vander Wall (Eds). CAB International. Cambridge, MA, USA. pp: 9-30.
- Islas, G.F. (1987). Un modelo de regeneración y mortalidad para *Pinus arizonica* Engelm. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, México. 82 p.
- Johnson, E.A. & G.I. Fryer. (1996). Why Engelmann spruce does not have a persistent seed bank. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 872-878.
- Lopez-Toledo, L., M. Heredia-Hernández, D. Castellanos-Acuña, A. Blanco-García & C. Saénz-Romero. (2017). Reproductive investment of *Pinus pseudostrobus* along an altitudinal gradient in Western Mexico: implications of climate change. *New Forests* 48(6): 867-881.
- Loya-Rebollar, E., C. Saénz-Romero, R.A. Lindig-Cisneros, P. Lobit, J.A. Villegas-Moreno, N.M. Sánchez-Vargas. (2013). Clinal variation in *Pinus hartwegii* populations and its application for adaptation to climate change. *Silvae Genetica* 62(3): 86-95.

- Quiroga, M.P., & 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.
- Rehfeldt, G.E. (1988). Ecological genetics of *Pinus contorta* from the Rocky Mountains (USA): a synthesis. *Silvae Genetica* 37:131–135.
- Rehfeldt, G., N. Crookston, C. Sáenz-Romero & E. Campbell. (2012): North American vegetation model for land-use planning in a changing climate: a solution to large classification problems. *Ecological Applications* 22: 119–141.
- Sáenz-Romero, C., R.R. Guzmán-Reyna & G.E. Rehfeldt. (2006). Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 229:340–350.
- Tomback, F.D., A.J. Anderies, K.S. Carsey, M.L. Powell & S. Mellmann. (2001). Delayed seed germination in whitebark pine and regeneration patterns following the Yellowstone fires. *Ecology* 82 (9): 2587-2600.
- Tsitsoni, T.K. (2009). Seed quality characteristics of *Pinus halepensis* – seed germination strategy and early seedling growth. *Web Ecology* 9: 72-76.
- Viveros-Viveros, H., C. Sáenz-Romero, J.J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, G. Ramírez-Valverde & A. Santacruz-Varela. (2009). Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: Height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology and Management* 257(3): 836-842.