

CAPACIDAD REPRODUCTIVA DE *Pinus pinceana* GORDON EN EL LÍMITE SUR DE SU DISTRIBUCIÓN NATURAL

Pinus pinceana GORDON REPRODUCTIVE CAPACITY AT THE SOUTH LIMIT OF ITS NATURAL DISTRIBUTION

Rosa I. Quiroz-Vázquez, Javier López-Upton*, Víctor M. Cetina-Alcalá, Gregorio Ángeles-Pérez

Postgrado Forestal, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. Km 36.5 Carretera México-Texcoco. Montecillo, Estado de México. 56230. (uptonj@colpos.mx)

RESUMEN

Pinus pinceana Gordon es un piñonero endémico de México, con distribución fragmentada, que es mayor en el noreste y escasa en Hidalgo, donde se espera problemas reproductivos. El objetivo de este estudio fue determinar, de 2001 a 2003, la producción de conos y semilla en San Cristóbal (SC) y El Arenalito (EA), municipio El Cardonal, Hidalgo, poblaciones aisladas y en el margen sur de su distribución natural. Cinco conos se recolectaron de cada uno de los 25 árboles seleccionado en cada localidad. En cinco de doce características evaluadas entre las poblaciones se encontraron diferencias significativas, con variación alta entre fechas de producción. En 2001 hubo mayor producción de conos y la eficiencia de producción de semilla llena fue 54 y 55 %, en 2002 fue 41 y 32 % y en el 2003 fue 38 y 18 % en SC y EA, respectivamente. En 2001 se obtuvo 0.96 y 1.10 g de semilla llena por g de cono en SC y en EA, y 0.85 y 0.70 en el 2002, y 0.76 y 0.45 en 2003, en esas localidades; esto es una asignación mayor de recursos a la semilla en el año de más producción de conos. La cantidad de semilla vana aumentó en 62 y 92 % en SC y en 125 y 131 % en EA durante 2002 y 2003. No obstante, en años de producción alta de conos se obtiene una producción alta de semilla llena por cono, con pesos similares entre años y de 2,162 a 2,367 semilla kg⁻¹. No hay indicaciones de que las poblaciones sufran los efectos de depresión por endogamia, la cual se relaciona más a la variación natural entre años de producción alta o escasa, y la disparidad entre árboles muy productores de conos y aquellos con producción escasa.

Palabras clave: Eficiencia, producción de semilla, pino piñonero, poblaciones marginales, producción de conos.

ABSTRACT

Pinus pinceana Gordon is an endemic Mexican pine. Its distribution is fragmented, with larger areas in the northeast and scant in Hidalgo, where reproductive problems are expected. The aim of this study was to determine the seeds and cones production, from 2001 to 2003, at San Cristobal (SC) and El Arenalito (EA), El Cardonal municipality, Hidalgo, México, which are isolated populations in the southern part of the species natural distribution range. Five cones were collected from each of the 25 trees selected in each locality. Significant differences were found in five of twelve characteristics evaluated among populations with high variation between production dates. In 2001 cone production was higher, and seed production efficiency was of 54 % and 55 %. In 2002 it was of 41 % and 32 % and in 2003 of 38 % and 18 % in SC and EA, each. In 2001, 0.96 and 1.10 g seed per g cone were obtained at SC and EA, 0.85 and 0.70 in 2002, 0.76 and 0.45 in 2003 in those locations; this is a greater resources allocation to seeds in the highest cone production year. The number of empty seeds increased by 62 % and 92 % in SC and 125 % and 131 % in EA during 2002 and 2003. However, in years of high cones production years, a high production of filled seed cones is obtained, with similar weights between years, from 2.162 to 2.367 seed kg⁻¹. There are no indications that these populations are under inbreeding depression effects, which is more related to natural variation between year's low or high production, and the disparity between low and high cone production trees.

Key words: Efficiency, seed production, pine, marginal populations, cone production.

INTRODUCTION

Pinus pinceana Gordon is an endemic pine of México. Its distribution is restricted to 17 small and isolated populations, in semiarid

* Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: febrero, 2016. Aprobado: septiembre, 2016.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 51: 91-104. 2017.

INTRODUCCIÓN

P*inus pinceana* Gordon es un pino piñonero endémico de México, su distribución está restringida a 17 poblaciones pequeñas y aisladas, en montañas semiáridas de la sierra Madre Oriental, en suelos de origen calcáreos, entre 1400 y 2300 msnm, en los estados de Coahuila, Zacatecas, San Luis Potosí, Nuevo León, Querétaro e Hidalgo (Ledig *et al.*, 2001; Favela *et al.*, 2009; Villarreal *et al.*, 2009). El sobrepastoreo con caprinos y la recolección de leña y conos han colocado a la especie en riesgo de extinción (Richardson y Rundel, 1998; Ledig *et al.*, 2001). Este árbol piñonero está sujeto a protección especial por el gobierno mexicano, por lo que se requieren estrategias de conservación y manejo (Ledig *et al.*, 2001; Molina-Freaner *et al.*, 2001).

El límite sur de la distribución natural de *P. pinceana* se ubica en el estado de Hidalgo, con dos poblaciones, El Arenalito y San Cristóbal, en el Municipio El Cardonal (Ramírez-Herrera *et al.*, 2010). Las poblaciones que habitan los márgenes de la distribución natural de una especie están fragmentadas y aisladas de otras, con baja capacidad reproductiva debido a la producción de semilla poco viable (Westemeier *et al.*, 1998; Mápula-Larreta *et al.*, 2007). En estas zonas las especies están limitadas por el ambiente que ejerce presión de selección fuerte (Mosseler *et al.*, 2000). Según Ledig *et al.* (2002), el factor primario de la declinación gradual de muchas coníferas hasta los niveles actuales es el calentamiento global, desde el periodo de las glaciaciones. Así, este pino pudo haberse desplazado hacia el norte sobre la parte interior de la sierra Madre Oriental, quedando algunas poblaciones pequeñas en Hidalgo aisladas de la mayoría de las poblaciones con mayor extensión de terreno y ubicadas en Coahuila, Nuevo León y Zacatecas (Figura 1). Además, si los pronósticos de cambio climático se materializan a corto plazo, las especies tenderán a moverse hacia el norte, con la desaparición de las poblaciones sureñas (Sáenz-Romero *et al.*, 2010), ya que la migración natural estará limitada por los mecanismos naturales de dispersión de semillas.

La producción de semilla es irregular y en periodos variables de años (Cain y Shelton, 2000) y para monitorear la capacidad reproductiva de una población se usa el análisis de producción de semilla, obtenido por el potencial de producción de semilla, la

mountains of the Sierra Madre Oriental, in soils of calcareous origin, between 1400 and 2300 m above sea level. These populations are distributed in the states of Coahuila, Zacatecas, San Luis Potosi, Nuevo Leon, Queretaro and Hidalgo (Ledig *et al.*, 2001; Favela *et al.*, 2009; Villarreal *et al.*, 2009). Overgrazing by goats and collecting for firewood and cones have placed the species at extinction risk (Richardson and Rundel, 1998; Ledig *et al.*, 2001). This pine tree is subject to special protection by the Mexican government. For these reasons conservation and management strategies are needed (Ledig *et al.*, 2001; Molina-Freaner *et al.*, 2001).

The southern limit of the natural distribution of *P. pinceana* is located at the state of Hidalgo, with two populations, the Arenalito and San Cristóbal, in the El Cardonal municipality (Ramírez-Herrera *et al.*, 2010). Populations that inhabit the margins of the natural distribution of a species are fragmented and isolated from others, with low reproductive capacity due to unviable seed production (Westemeier *et al.*, 1998; Mápula-Larreta *et al.*, 2007). Species in these areas are limited by the environment exerting strong selection pressure (Mosseler *et al.*, 2000). According to Ledig *et al.* (2002), climate change is the primary factor in the gradual decline of many conifers to its current levels, since the last glaciation. Therefore, this pine could have moved north within the Sierra Madre Oriental, leaving small populations at the state of Hidalgo, isolated from populations distributed in greater areas located in the states of Coahuila, Nuevo Leon and Zacatecas (Figure 1). Also, if climate change forecasts come to be true in the short term, species would have to move north, with the associated disappearance of their southern populations (Sáenz-Romero *et al.*, 2010), given that the species natural migration is limited by the natural seed dispersal mechanisms.

Seed production is irregular and varying throughout periods of years (Cain and Shelton, 2000). In order to monitor the reproductive capacity of a population, reproduction analyses are used. These are calculated using the potential seed production, the total full and empty seeds, and the relationship between filled seed weight and the total number of seeds per cone (Bramlett *et al.*, 1977; Mosseler *et al.*, 2000). Saplings are rare in *P. pinceana* populations south of its natural range. Therefore, the aim of this study was

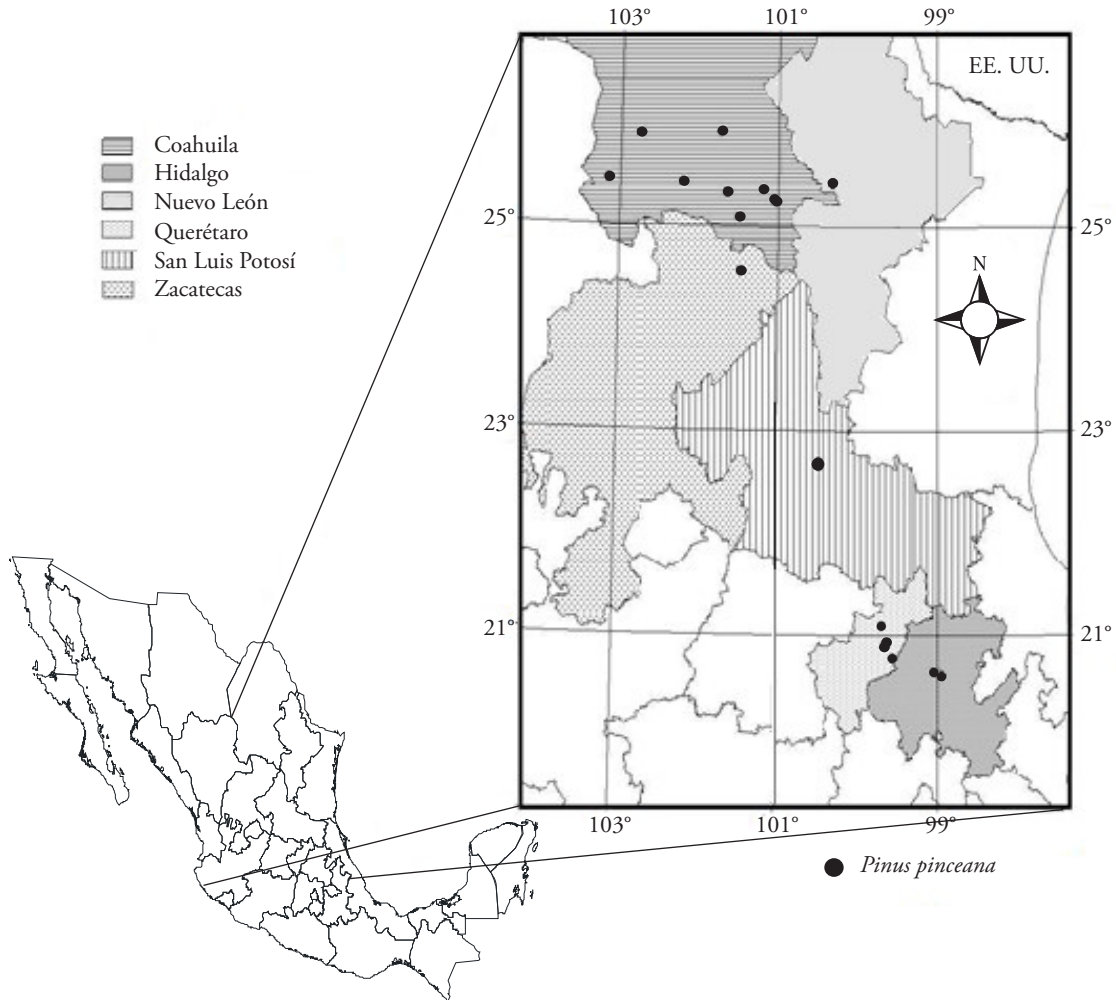


Figura 1. Distribución de poblaciones naturales de *Pinus pinceana* Gordon en México (basado en Favela *et al.*, 2009; Ledig *et al.*, 2001; Molina-Freaner *et al.*, 2001, y datos propios).

Figure 1. Natural population distribution of *Pinus pinceana* Gordon in México (based on Favela *et al.*, 2009; Ledig *et al.*, 2001; Molina-Freaner *et al.*, 2001, and personal data)

cantidad de semilla llena y vana, y la relación entre el peso de semilla llena con el número total de semilla por cono (Bramlett *et al.*, 1977; Mosseler *et al.*, 2000). Los renuevos son escasos en las poblaciones de *P. pinceana* al sur de su distribución natural, por lo cual el objetivo de este estudio fue determinar la producción de conos por árbol y la proporción de semilla llena y vana en la cosecha de tres ciclos de producción consecutivos en dos localidades del sur de *P. pinceana* en Hidalgo para determinar posibles problemas en la conservación de este piñonero en estas localidades.

determine the production of cones per tree and the proportion of full and empty seeds in *P. pinceana* at harvest, during three consecutive production cycles at two southern locations of this pine in the state of Hidalgo, in order to identify possible problems in the conservation of this pine nut in those locations.

MATERIALS AND METHODS

The two studied populations are located in the El Cardonal municipality, Hidalgo, separated by 8 km (Table 1). The San Cristobal population is located within the Tolantongo canyon,

MATERIALES Y MÉTODOS

Las dos poblaciones de estudio están ubicadas en el municipio El Cardonal, Hidalgo, separadas por 8 km (Cuadro 1). La población de San Cristóbal se encuentra dentro de la Barranca de Tolantongo, con vegetación arbórea de bosque bajo de *Juniperus flaccida* Schtdl. (Hiriart y González, 1983). La población El Arenalito está en la cañada del mismo nombre, con vegetación en el estrato arbóreo dominado por *Pinus cembroides* Zucc. y *Yucca filifera* Chabaud (Villarreal *et al.*, 2009).

En cada población se seleccionaron 25 árboles sanos con conos, separados entre sí por un mínimo de 50 m para cubrir una mayor superficie de cada localidad, los cuales se identificaron para recolectas posteriores. La altura total del árbol se midió con pistola Haga®, el diámetro normal con cinta diamétrica y para la edad se utilizó el taladro Pressler. En septiembre de 2001, 2002 y 2003 se contabilizó en el mismo árbol la producción total de conos y se seleccionaron al azar cinco conos por árbol para determinar capacidad reproductiva con la metodología de análisis de cono y producción de semilla (Bramlett *et al.*, 1977; Mosseler *et al.*, 2000). Los conos se midieron en largo y después se colocaron en invernadero (45 °C temperatura máxima) para la apertura de las escamas y extraer la semilla. Cada cono se disectó para contar las semillas llenas, vanas y óvulos abortados y las escamas fértiles, que se ubican en la porción central del cono con capacidad para producir óvulos fértiles. Los conos se colocaron en una estufa de secado a 70 °C por 48 h para obtener el peso seco. Por cada cono se pesó el total de semilla llena y se eligieron 20 semillas por árbol para medir el largo y ancho. Estas dos características y la longitud del cono sólo se obtuvieron en el primer año.

El método de análisis de conos proporciona información para identificar la producción de semillas y sus fallas (Bramlett *et al.*, 1977). Los cálculos se realizaron por cono:

- 1) Potencial de semilla = no. de escamas fértiles × 2 (dos óvulos por escama).

with a low forest timberline of *Juniperus flaccida* Schtdl. (Hiriart and González, 1983). The Arenalito population is located in the same name canyon, with vegetation in the arboreal stratum dominated by *Pinus cembroides* Zucc. and *Yucca filifera* Chabaud (Villarreal *et al.*, 2009).

At each population, 25 healthy trees with cones were selected. These were separated a minimum of 50 m, to cover a larger area in each locality. They were identified for further harvesting. The total height of each tree was measured with a Haga® altimeter, normal diameter with a diameter tape and the age was measured with an increment borer. During September 2001, 2002 and 2003 the same tree was evaluated for its total cones production, from which five cones were randomly selected per tree to determine reproductive capacity *via* the cone analysis methodology and their seed production (Bramlett *et al.*, 1977; Mosseler *et al.*, 2000). The cones length was measured and then placed in a greenhouse (45 °C maximum temperature) in order to induce the scales opening to retrieve the seeds. Each cone was dissected in order to count the full, vain and abortive seeds and their fertile scales, which are located in the central portion of the cone with the capacity to produce fertile ovules. Cones were placed in a drying oven at 70 °C for 48 h to obtain their dry weight. For each cone, the total filled seeds were weighed and 20 seeds per tree were chosen to measure their width and length. These two characteristics and the cone length were only obtained in the first evaluated year.

The cones analysis method provide information to identify seed production and its failures (Bramlett *et al.*, 1977), calculations were performed by cone as follows:

- 1) Seed potential = no. fertile scales × 2 (two ovules per scale).
- 2) Filled and empty seeds = those who had megagametophyte and embryo seeds were considered to be filled, and those who did not as empty. The full and empty seeds were separated by the flotation method in a 1: 1 water and ethanol mixture.

Cuadro 1. Caracterización de las poblaciones de *Pinus pinceana* Gordon localizadas al sur de su distribución natural.
Table 1. Characterization of *Pinus pinceana* Gordon populations located south of its natural range.

Población	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (msnm)	Altura (m) [‡]	Diámetro [‡] (cm) [‡]	Edad (años) [‡]
San Cristóbal	20° 37' 53"	98° 58' 32"	1719-1830	7 (4.0-9.5)	19 (7.5-33.9)	69 (41-176)
El Arenalito	20° 39' 27"	99° 02' 59"	1867-1950	7.4 (4.0-13.5)	24 (9.1-35.7)	97 (38-203)

[‡]Diámetro normal. [‡]Valores promedio y extremos (entre paréntesis) de los arboles muestreados. [‡] Normal diameter. ^{*} Average and extreme values (in parentheses) of sampled trees.

- 2) Semillas llenas y vanas = aquellas que tuvieron megagametofito y embrión son semillas llenas, y como vanas aquellas que no lo tuvieron. La semilla llena se separó de la vana por el método de flotación en una mezcla de agua más etanol en proporción 1:1 en volumen.
 - 3) Semillas desarrolladas (aquellas que completaron su desarrollo estructural = llenas + vanas + plagadas (no hubo plagadas en ningún cono de los árboles muestreados).
 - 4) Porcentaje de óvulos abortados = (no. de óvulos abortados / potencial de semilla) \times 100.
 - 5) Porcentaje de semilla llena = (no. de semillas llenas / potencial de semilla) \times 100. Esto se conoce como eficiencia de producción de semillas llenas (eficiencia de semillas).
 - 6) Porcentaje de semilla vana = (no. de semillas vanas / potencial de semilla) \times 100.
 - 7) Peso de 100 semillas = (peso total de las semillas llenas / no. de semillas llena) \times 100.
 - 8) Semillas llenas por kilogramo de semillas llenas = 1,000 \times (peso total de las semillas llenas en g / no. de semillas llena).
 - 9) Eficiencia reproductiva = peso de las semillas llenas por cono / peso seco del cono, como una medida de eficiencia reproductiva que refleja la proporción de la energía utilizada en el esfuerzo reproductivo almacenado en la semilla (Mosser *et al.*, 2000).
 - 10) Índice de endogamia = no. de semillas vanas / no. de semillas desarrolladas. Cuando ocurre autofecundación o cruza-mientos muy emparentados se expresan genes deletéreos homocigóticos que impiden el desarrollo del embrión, lo cual genera semilla vana (Mosser *et al.*, 2000).
- 3) Developed seeds (those who completed structural development) = full + vain + plagued (no plagued seeds were detected in any cone of the sampled trees).
 - 4) Percentage of aborted ovule = (no. of aborted ovules / potential seed) \times 100.
 - 5) Filled seed percentage = (no. of filled seeds / seed potential) \times 100. This is known as filled seeds production efficiency (seed efficiency).
 - 6) Empty seed percentage = (no. of empty seeds / seed potential) \times 100.
 - 7) Weight of 100 seeds = (total weight of filled seeds / no. of filled seeds) \times 100.
 - 8) Filled seeds per kilogram of filled seeds = 1,000 \times (total weight of filled seeds in g / no. of filled seeds).
 - 9) Reproductive efficiency = weight of filled seeds per cone / dry cone weight, as a measure of reproductive efficiency, which reflects the proportion of the energy used in the reproductive effort stored in seeds (Mosser *et al.*, 2000).
 - 10) Inbreeding index = no. empty seeds / no. developed seeds. When self-crossing or very closely related crosses occurs, deleterious homozygous genes that prevent embryo development are expressed, which generates empty seed (Mosser *et al.*, 2000).

Para detectar las diferencias entre sitios y fechas de recolecta se usó el análisis de varianza de medidas repetidas (Gumpertz y Brownie, 1993), considerando esos dos efectos como fijos, excepto el error que fue aleatorio, con el modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + F_j + SF_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

donde Y_{ijk} : valor observado de la variable en la k -ésima muestra en la j -ésima fecha en el i -ésimo sitio; μ : media general; S_i : efecto del i -ésimo sitio; F_j : efecto de la j -ésima fecha; SF_{ij} : efecto de la interacción del i -ésimo sitio con la j -ésima fecha de muestreo; ε_{ijk} : error asociado a la j -ésima fecha en la k -ésima muestra aleatoria (árbol) del i -ésimo sitio (error de muestreo).

Los análisis se realizaron con PROC MIXED y con la opción REPEATED (Littel *et al.*, 1998), para lo cual se usaron datos promedios por árbol. Entre las variables morfológicas y las de los árboles se realizaron análisis de correlación. Los análisis estadísticos se efectuaron con SAS (SAS Institute, 1998). Los datos

To detect differences between sites and sampling dates we used the repeated measures analysis of variance (Gumpertz and Brownie, 1993), considering these two as fixed effects, except for the error which was random in the model:

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + F_j + SF_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

where Y_{ijk} : observed value of the variable in the k -th sample in the j -th date in the i -th site; μ : general mean; S_i : effect of the i -th site; F_j : effect of the j -th date; SF_{ij} : effect of the interaction of the i -th site with the j -th sampling date; ε_{ijk} : error associated with the j -th date k -th random sample (tree) of the i -th site (sampling error).

The analyses were performed using the PROC MIXED and the REPEATED option (Littel *et al.*, 1998) for which averages data per tree were used. Correlation analyses were performed between morphological and trees variables. Statistical analyses were performed using the SAS software (SAS Institute, 1998). The data was transformed by arcsine (ratio)^{0.5} before their analysis to improve its normality (Sokal and Rohlf, 2012).

RESULTS AND DISCUSSION

There were no significant differences between the two locations, but there was among years and

de proporciones se transformaron con arcoseno (proporción)^{0.5} antes de los análisis para mejorar la normalidad (Sokal y Rohlf, 2012).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

No hubo diferencias significativas entre las dos localidades, pero sí entre años y la interacción de las poblaciones \times años (Cuadro 2). La producción de conos en los 50 árboles (25 de cada población) fue variable durante los tres años de estudio (Figura 2). La producción de conos fue significativamente mayor en 2001, con 2,188 comparado con 747 y 695 conos en 2002 y 2003 al contabilizar los 50 árboles recolectados.

La producción de piñón es errática de un año a otro en un mismo árbol (Flores y Díaz, 1989; Richardson y Rundel, 1998), según la disponibilidad de recursos y condiciones ambientales propias para la reproducción (Romero *et al.*, 1996). Hubo diferencias significativas entre años en San Cristóbal y en El Arenalito, con una reducción en el número de conos en el segundo y tercer año (Cuadro 3), con muy amplias diferencias entre los árboles muestreados (Figura 2). Las diferencias fueron más notorias en la segunda población. Durante los años de producción abundante, las semillas tienen una capacidad germinativa superior y conservarán su viabilidad durante

the populations by years interaction (Table 2). Cone production in the 50 trees (25 for each population) was variable during the three years of this study (Figure 2). Cone production was significantly higher during 2001, with 2,188 compared to 747 and 695 cones produced in 2002 and 2003, accounting for 50 collected trees.

Pine nut yield is erratic from one year to another in the same tree (Flores and Diaz, 1989; Richardson and Rundel, 1998). This depends on the resources availability and proper environmental conditions for reproduction (Romero *et al.*, 1996). There were significant differences between years at the San Cristobal and El Arenalito locations, with a reduction in the number of cones in the second and third year (Table 3), and wide differences between the sampled trees (Figure 2). These differences were most evident in the second population. During abundant production years, seeds have a higher germination capacity and will retain their viability for longer; furthermore, the proportional insect attack impact is lower compared to other years (FAO, 1991; Barner and Olsen, 1994; Kelly, 1994).

In San Cristobal, an average of 34 full seeds was observed in 2001 (54 % \times 63.4 potential seeds; Table 3), down to 26 and 21 filled seeds per cone in 2002 and 2003. At the Arenalito, 35, 19 and 10 seeds per cone were found during 2001, 2002 and

Cuadro 2. Valores de probabilidad obtenidos del análisis de varianza con medidas repetidas de diferentes características de producción de semilla en dos poblaciones de *Pinus pinceana* Gordon en el estado de Hidalgo, muestreados en tres años consecutivos (2001, 2002 y 2003).

Table 2. Probability values obtained from the repeated measures analysis of variance with different seed production characteristics in two populations of *Pinus pinceana* Gordon at the state of Hidalgo, during three consecutive sampling years (2001, 2002 and 2003).

Variable	Población	Año	Población*Año
Número de conos	0.3333	<.0001	0.0003
Peso seco de cono	0.0035	<.0001	0.5546
Potencial de semillas	0.0585	<.0001	0.1037
Porcentaje de óvulos abortados	0.2408	<.0001	0.0017
Porcentaje de semillas vanas	0.0015	<.0001	0.0313
Porcentaje de semillas llenas	0.0020	<.0001	0.0003
Número de semillas desarrolladas	0.1365	<.0001	0.0106
Peso total de la semilla llena	0.0041	<.0001	0.0276
Peso de 100 semillas	0.1200	0.0019	0.0783
Número de semillas por kilogramo	0.1150	0.0024	0.0480
Índice de endogamia	<.0001	<.0001	0.0020
Eficiencia reproductiva	0.1129	<.0001	<.0001

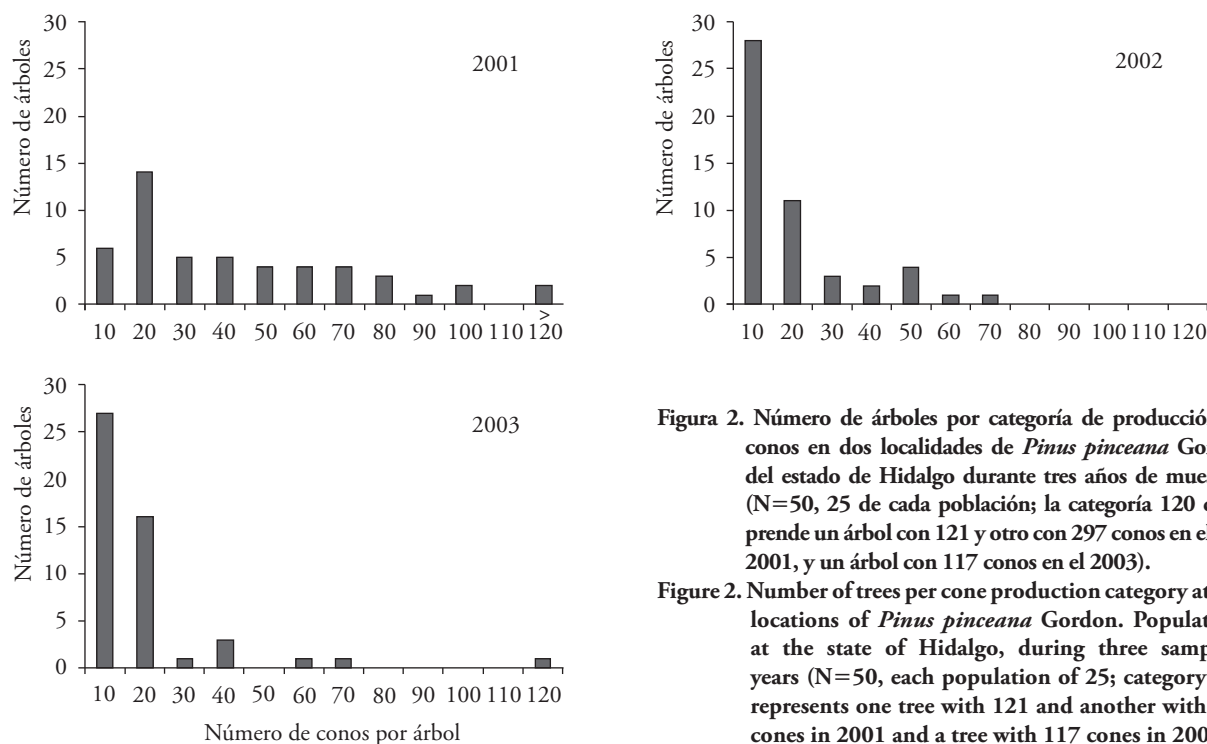


Figura 2. Número de árboles por categoría de producción de conos en dos localidades de *Pinus pinceana* Gordon del estado de Hidalgo durante tres años de muestreo (N=50, 25 de cada población; la categoría 120 comprende un árbol con 121 y otro con 297 conos en el año 2001, y un árbol con 117 conos en el 2003).

Figure 2. Number of trees per cone production category at two locations of *Pinus pinceana* Gordon. Populations at the state of Hidalgo, during three sampling years (N=50, each population of 25; category 120 represents one tree with 121 and another with 297 cones in 2001 and a tree with 117 cones in 2003).

más tiempo; además, el impacto proporcional por el ataque de insectos es menor que en otros años (FAO, 1991; Barner y Olsen, 1994; Kelly, 1994).

2003. This indicates a dramatic difference in the Arenalito between years, similar to that of the cones per tree production. The empty - developed seeds

Cuadro 3. Valores promedio de diferentes características de producción de semilla en dos poblaciones de *Pinus pinceana* Gordon en el estado de Hidalgo, muestreados en tres años consecutivos (2001, 2002 y 2003).

Table 3. Mean values of different seed production characteristics in two populations of *Pinus pinceana* Gordon at the state of Hidalgo, sampled during three consecutive years (2001, 2002 and 2003).

Característica	San Cristóbal (año)			El Arenalito (año)		
	2001	2002	2003	2001	2002	2003
Número de conos por árbol	28.2 a	15.4 b	20.4 ab	59.3 a	14.5 b	7.4 b
Peso seco de cono (g)	16.9 a	14.1 b	13.28 b	14.1 a	12.0 ab	11.4 b
Potencial de semilla	63.4 a	64.4 a	56.3 b	63.3 a	58.9 b	53.0 c
Óvulos abortados (%) [†]	38.4 b	46.4 a	47.4 a	35.6 c	46.4 b	59.9 a
Semilla vana (%) [‡]	7.6 b	12.3 ab	14.9 a	9.5 b	21.4 a	21.9 a
Semilla llena (%) [‡] [¶]	54.0 a	41.3 b	37.7 b	54.9 a	32.2 b	18.1 c
No. de semillas desarrolladas	39.4 a	34.8 ab	30.1 b	41.4 a	32.3 b	21.4 c
Peso total de la semilla llena por cono (g)	16.2 a	12.0 b	10.3 b	15.3 a	8.4 b	5.3 b
Peso de 100 semillas (g)	47.1 a	43.5 b	45.3 ab	43.7 a	42.7 a	44.0 a
Número de semillas × kilogramo	2162.0 b	2325.0 a	2219.0 ab	2332.0 a	2367.0 a	2232.0 a
Índice de endogamia [§]	0.13 c	0.24 ab	0.33 a	0.15 c	0.43 b	0.59 a
Eficiencia reproductiva (g de semilla × g de cono) [¶]	0.96 a	0.85 ab	0.76 b	1.10 a	0.70 b	0.45 c

Valores promedio con letras diferentes son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$) entre años dentro de cada población por línea. [†] Calculado sobre el número de semillas potenciales. [‡] Eficiencia de semillas = número de llenas / potencial de semillas. [§] Relación de semillas vanas sobre las desarrolladas (vanas+llenas). [¶] Peso de semilla sobre el peso seco del cono. [♦] Mean values with different letters are statistically different ($p \leq 0.05$) between years within each population per line. [†] Calculated on the number of potential seeds. [‡] Efficiency = number of filled seeds / potential seed. [§] Empty - developed seeds ratio (vain+full). [¶] seed weight / dry cone weight.

En San Cristóbal se obtuvo en promedio 34 semillas llenas en 2001 ($54\% \times 63.4$ semillas potenciales, Cuadro 3), bajando a 26 y 21 semillas llenas por cono en 2002 y 2003. En el Arenalito se encontraron 35, 19 y 10 semillas llenas por conos en 2001, 2002 y 2003, respectivamente. Lo anterior indica diferencias drásticas en el Arenalito entre años, similares a lo ocurrido en la producción de conos por árbol. La relación semillas vanas sobre desarrolladas (índice de endogamia) varió de 0.13 y 0.15 en el primer año para las dos localidades, lo que es 5 a 6 semillas vanas por cono ($7.6\% \times 63.4$ del potencial en San Cristóbal y $9.5\% \times 63.3$ del potencial en El Arenalito, Cuadro 3). Como no se detectó una sola semilla plagada, y la densidad de población es baja, se supone que ocurre cierto nivel de autopolinización o cruzamientos emparentados. En el 2002 y 2003 la proporción de vanas sobre semillas desarrolladas aumentó de 0.24 y 0.43 a 0.33 a 0.59, en San Cristóbal y El Arenalito, respectivamente, lo que representa 8 y 12.7 semillas vanas en el 2002 y 8.5 y 11.4 semillas vanas por cono en 2003 en San Cristóbal y en El Arenalito, respectivamente. La mayor proporción de semillas vanas en El Arenalito en 2003 se debe al menor potencial de semilla que en 2002.

La cantidad de óvulos abortados fue mayor en 2002 y 2003 (de 27 a 32 óvulos abortados por cono). Esto sugiere una falta de polen en la primavera de 2001 y mayor en la de 2002, en particular El Arenalito, lo cual resultó en muchos óvulos no fecundados en la tercer cosecha.

Al generar una curva acumulada de producción de conos se encontró que pocos árboles producen la mayor proporción de semilla y entre más pronunciado sea el arco, menos árboles producen la mayor cantidad de conos. Lo ideal es que cada árbol produjera la misma cantidad de conos y semillas (línea de producción equitativa, a 45°). Diez árboles o menos produjeron 50 % de los conos en cada uno de los tres años (Figura 3). Dado que pocos individuos producen la mayor cantidad de germoplasma en un ciclo de producción, se esperaría una menor variabilidad genética en la progenie respecto a la posible, lo cual debe ser más drástico durante el segundo y tercer año, cuando menos árboles producen 50 % del total de conos. Además hubo una correlación significativa entre la producción de conos por árbol entre 2002 y 2003 ($r=0.53$, $p=0.003$), pero no con la de 2001. Lo anterior indica que no todos

relationship (endogamy index) ranged from 0.13 to 0.15 in the first year at the two locations, that is, five to six empty seeds per cone ($7.6\% \times 63.4$ potential in San Cristobal and $9.5\% \times 63.3$ potential in Arenalito; Table 3). As not a single plauged seed was detected, and the population density is low, it is assumed that certain level of self-pollination or related crossbreeding occurs. During 2002 and 2003 the empty - developed seed proportion increased from 0.24 and 0.43 to 0.33 to 0.59, at San Cristobal and El Arenalito. These represent 8 and 12.7 empty seeds in 2002 and 8.5 and 11.4 empty seeds per cone in 2003 in San Cristobal and El Arenalito, respectively. The largest proportion of empty seeds at the Arenalito in 2003 is due to lower potential seed in 2002.

The number of aborted ovules was higher in 2002 and 2003 (from 27 to 32 aborted ovules per cone). This suggests a lack of pollen in spring 2001, which increased in 2002, particularly at the Arenalito, which resulted in more unfertilized eggs in the third harvest.

When a cumulative production cone curve was generated, we found that few trees produced the largest seed proportion and that the more pronounced the arc is, the fewer trees produce a higher proportion of the cones. Ideally, each tree should produce the same amount of cones and seeds (balanced production at 45°). Ten trees or less produced 50 % of the cones in each of the three evaluated years (Figure 3). Since few individuals produce the greatest amount of germplasm in a production cycle, a lower genetic variability regards the possible maximum is expected in the progeny, which should be more drastic in the second and third year, when fewer trees produce 50 % of total cones. In addition, a significant correlation between the cone per tree production and 2002 and 2003 was found ($r=0.53$, $p=0.003$), but not during 2001. This indicates that not all individuals produce the same amount of cones each year and that a small percentage of trees contributes to most of the seedlings establishment in a given year, but different trees can provide seeds over time (hence the low repeatability between years).

Although there were significant differences in some characteristics, little variation was attributed to differences between the two natural populations (Table 3). There were no significant differences between populations for the number of cones, seed

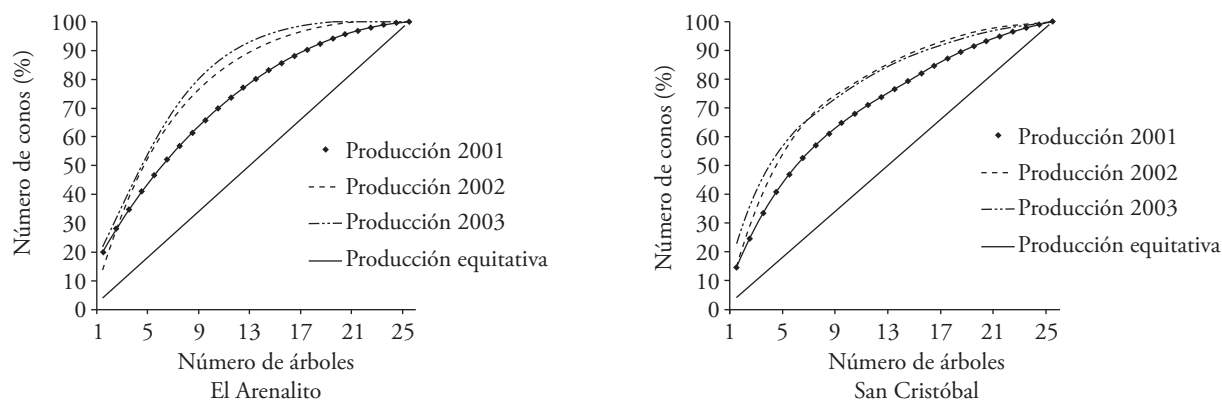


Figura 3. Contribución de árboles individuales a la producción total de conos (%) en cada una de las poblaciones de *Pinus pinceana* Gordon durante tres años de muestreo.

Figure 3. Contribution of individual trees to the total production of cones (%) in each of the populations of *Pinus pinceana* Gordon during three sampling year.

los individuos producen la misma cantidad de conos en cada año y que un pequeño porcentaje de árboles contribuye más al establecimiento de plántulas en un año determinado, pero diferentes árboles pueden aportar semilla en tiempo (por eso la baja repetitividad entre años).

Aunque hubo diferencias significativas en algunas características, muy poca variación se atribuyó a diferencias entre las dos poblaciones naturales (Cuadro 3). No hubo diferencias significativas entre poblaciones para el número de conos, potencial de semilla, óvulos abortados, número de semillas por kilogramo y en eficiencia reproductiva. La interacción poblaciones \times año de recolecta fue significativa en todas las características. Así, la producción de las semillas llenas fue notablemente superior en 2001 y fue escasa en 2002 y 2003, aunque entre estos dos años fue variable según la población. El peso de la semilla fue mayor en 2001 en San Cristóbal, sin diferencias entre años en El Arenalito.

La mayor contribución a la varianza total en 10 de las 11 características analizadas fue la del error, esto es, a la varianza entre árboles dentro de poblaciones y años. En el largo del cono la mayor contribución a la varianza total fue por el árbol; el factor árboles tiene mayor contribución a la varianza en longitud (54 %) y ancho de semilla (37 %). La variación entre árboles de *Pinus* es alta y con frecuencia las características de conos y semillas muestran una mayor variación entre árboles dentro de poblaciones que entre ellas (Mosser, 1992; López-Upton y Donahue, 1995; Flores-López *et al.*, 2005).

potential, abortive ovules, the number of seeds per kilogram and reproductive efficiency. The interaction between the populations and the year of samplings was significant in all characteristics; thus, the filled seeds production was significantly higher in 2001 and was lower for 2002 and 2003, but variable between these two years depending on the population. The seed weight was higher in 2001 in San Cristobal, with no differences between years at the Arenalito.

The largest contribution to the total variance in 10 of the 11 analyzed characteristics was that of the error, that is, the variance between trees within populations and years. Regarding the cone length, the largest contribution to the total variance was the tree; the tree effect has a greater contribution to the variance in length (54 %) and seed width (37 %). The variation between trees in the genus *Pinus* is high and often, the cones and seeds characteristics show greater variation among trees within populations than between them (Mosser, 1992; López-Upton and Donahue, 1995; Flores-López *et al.*, 2005).

During the first year both populations had high seed (54 and 55 %) and reproductive efficiency (0.96 and 1.11 g g⁻¹). These represent a greater biomass proportion allocated to the seeds. The following crops report reduced values, which are between 41 % to 18 % efficiency less (Table 3, filled seeds proportion). According to Flores-López *et al.* (2012), conifers in arid regions have lower seed production than those in better environmental conditions. In *Pinus orizabensis* D. K. Bailey at Altzayanca, Tlaxcala, efficiency was 29 % in an assessment year (Sánchez *et al.*, 2005) and

Durante el primer año las dos poblaciones presentaron mayores valores de eficiencia de semilla (54 y 55 %) y eficiencia reproductiva (0.96 y 1.11 g g⁻¹), lo que representa una mayor proporción de biomasa asignada a la semilla. En las siguientes cosechas los valores fueron reducidos entre 41 % a 18 % en eficiencia (Cuadro 3, proporción de semillas llenas). Según Flores-López *et al.* (2012), las coníferas de zonas áridas tienen una menor producción de semillas que aquellas en mejores condiciones ambientales. En *Pinus orizabensis* D.K. Bailey de Alzayanca, Tlaxcala, la eficiencia fue 29 % en un año de evaluación (Sánchez *et al.*, 2005) y 42 a 81 % en 12 poblaciones de *P. greggii* Engelm. ex Parl. (López-Upton y Donahue, 1995). En huertos semilleros de *P. banksiana* Lamb., *P. taeda* L., *P. elliotii* Engelm., *P. echinata* Mill. y *P. palustris* Mill. la eficiencia fue hasta 60 % usando control de plagas (Bramlett, 1987; De Groot y Schneckeburger, 1996). Por el contrario, es común encontrar problemas de producción de semillas en poblaciones pequeñas: 37 % en *P. arizonica* Engelm. (Narváez; 2000) y 1.97 % en *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. et Cham. (Morales *et al.*, 2010), valor que mejora a 17 % con el establecimiento de un huerto semillero sexual de esta especie (Gómez *et al.*, 2010). Por lo tanto, se puede concluir que estas dos localidades de *P. pinceana* estudiadas producen aceptables cantidades de semilla cuando producen muchos conos, pero será relativamente escasa cuando hay pocos conos los que tendrán pocas semillas llenas.

En otras coníferas de poblaciones fragmentadas hay un comportamiento menos adecuado; en *Picea mexicana* Martínez el valor de eficiencia fue 7 % y el índice de endogamia fue 0.73 a 0.84 (Flores-López *et al.*, 2005; Flores-López *et al.*, 2012), y en *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco la eficiencia de producción de semilla fue 25.5 % en nueve localidades mexicanas, lo que se relaciona al número reducido de árboles de esos rodales (Mápula-Larreta *et al.*, 2007). Según Owens *et al.* (2005), la autofecundación y la escasez e inviabilidad del polen son las causas principales del aborto de semillas en coníferas. En las dos poblaciones de *P. pinceana* los valores de este índice variaron entre 0.13 y 0.15 en 2001 de abundante producción de conos, pero aumentó hasta 0.33 en San Cristóbal y 0.59 en El Arenalito, ambos en 2003.

El porcentaje de semillas llenas está determinado por la abundancia y calidad de polen que es variable de un año a otro (Sorensen, 1973; Todhunter y

42 to 81 % in 12 populations of *P. greggii* Engelm. ex Parl. (López-Upton and Donahue, 1995). In seed orchards of *P. banksiana* Lamb., *P. taeda* L., *P. elliotii* Engelm., *P. echinata* Mill. and *P. palustris* Mill. Seed efficiency was up to 60 % under pest controls (Bramlett, 1987; De Groot and Schneckeburger, 1996). On the contrary, it is common to find seed production problems in small populations: 37 % in *P. arizonica* Engelm. (Narváez, 2000) and 1.97 % in *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. et Cham. (Morales *et al.*, 2010). These values improved up to 17 % with the establishment of a sexual seed orchard of this species (Gómez *et al.*, 2010). Therefore, we conclude that these two evaluated *P. pinceana* locations produce acceptable seed amounts when many cones are produced, but will be relatively small when there are few cones, which will have few filled seeds.

Other fragmented conifers populations have a less adequate behavior; in *Picea Mexican* Martínez the efficiency value was of 7 % and the inbreeding rate of 0.73 to 0.84 (Flores-López *et al.*, 2005; Flores-López *et al.*, 2012). *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco had a seed production efficiency of 25.5 % in nine Mexican localities, which relates to the small number of trees in these stands (Mápula-Larreta *et al.*, 2007). According to Owens *et al.* (2005), self-pollination and the scarcity and inviability of the pollen are the main causes for the abortion of conifer seeds. In the two evaluated *P. pinceana* populations the index values ranged between 0.13 and 0.15 in 2001, an abundant cone production year, but increased up to 0.33 in San Cristobal and 0.59 in El Arenalito, both in 2003.

The percentage of filled seeds is determined by the abundance and quality of the pollen, which is variable from year to year (Sorensen, 1973; Todhunter and Polk, 1981). The average abortive ovules in the third evaluation year were higher than in the early years and were higher at the Arenalito. The highest percentage of empty seeds was also obtained. Their production has been linked to self-pollination, insect and fungi induced damage (Bramlet *et al.*, 1977). By using cones without external damage, no seeds with insect-damage were detected; therefore, self-pollination should be the main cause for the empty seeds found in this study.

The reduction in filled seed production per cone in the second and third harvest is consistent with the expected inbreeding depression effect in

Polk, 1981). El promedio de óvulos abortados en el tercer año es superior a los primeros años y fue mayor en El Arenalito. También se obtuvo el porcentaje más alto de semillas vanas. La producción de éstas se ha relacionado con la autopolinización, el daño por insectos y hongos (Bramlet *et al.*, 1977). Al utilizar conos sin daños externos, no se detectaron semillas dañadas por insectos, por lo que la autopolinización debe ser la principal causa de las semillas vanas aquí encontradas.

La reducción en la producción de semilla llena por cono en la segunda y tercera cosecha es consistente con el efecto esperado de depresión endogámica en años no semilleros y en poblaciones pequeñas y aisladas, donde la cantidad y calidad de polen es altamente variable (Mosseler *et al.*, 2000). En un estudio de cinco poblaciones de *P. pinceana* en los estados de Querétaro, San Luis Potosí y Coahuila, se encontró un tamaño de población de 1000 a 3000 árboles totales (Molina-Freaner *et al.*, 2001). Los rodales de Hidalgo tienen menor tamaño que los ya mencionados. En nuestro estudio la densidad fue 117 árboles ha^{-1} en El Arenalito y 107 árboles ha^{-1} en San Cristóbal. En poblaciones pequeñas y de baja densidad se puede esperar un incremento en endogamia y homocigosis, la expresión de alelos deletéreos y una reducción en la capacidad reproductiva y viabilidad (Mosseler *et al.*, 2000).

En el análisis de correlación se esperaba que algunas de las relaciones como el largo y peso del cono, y el número de semilla llenas con el peso total de las semillas por cono, fueran significativas por la interdependencia de caracteres, pero no lo fue así. Otras, como la eficiencia reproductiva y la eficiencia de semilla no presentaron una correlación significativa; sólo algunas variables se correlacionaron (Cuadro 4).

El largo del cono tuvo correlación positiva con el tamaño (largo y ancho), pero no con la cantidad de semilla llena y el peso seco del cono con el peso total de la semilla; si se desea semilla grande deberán recolectarse conos con el tamaño mayor. Para el establecimiento de la regeneración es importante porque las semillas de tamaño mayor producen plántulas más vigorosas durante el primer año de vida (Castro, 1999; Mueller *et al.*, 2005). El potencial de semilla tiene una correlación positiva con el peso de cono ($r=0.41$); esto indica que una mayor cantidad de energía destinada a las estructuras reproductivas es favorable para la producción de óvulos fértiles.

nonproductive seed years and in small, isolated populations, where the quantity and quality of pollen are highly variable (Mosseler *et al.*, 2000). In a study of five populations of *P. pinceana* in the states of Queretaro, San Luis Potosi and Coahuila, the population size was of 1000 to 3000 total trees (Molina-Freaner *et al.*, 2001). Hidalgo stands are smaller than those listed above. In our study, the density was of 117 trees ha^{-1} at the Arenalito and of 107 trees ha^{-1} in San Cristobal. In small, low density populations an increase of the inbreeding and homozygosity can be expected, so deleterious allele expression and reduced viability and reproductive capacity (Mosseler *et al.*, 2000).

In the correlation analysis, some of the relationships such as length and cone weight, and the number of filled seeds with the total weight of seeds per cone, were expected to be significant due to the characters interdependence, but it was not the case. Others, such as the seed reproductive efficiency and effectiveness of did not show a significant correlation; only some variables were correlated (Table 4).

Cone length was positively correlated with the size (length and width), but not with the amount of filled seed and also cone dry weight to the total weight of the seed. For this reason, if large seeds want to be collected, larger cones should be selected. For the establishment and regeneration, it is important because larger seeds produce a higher number of vigorous seedlings during the first year of life (Castro, 1999; Mueller *et al.*, 2005). Seed potential has a positive correlation with the weight of the cone ($r=0.41$), indicating that a greater amount of energy invested in reproductive structures is favorable for the production fertile ovules.

The population at the Arenalito is very sensitive to water stress. This was evident during a drought and high-temperature test where two-year-old plants from this locality were more sensitive than those from San Cristobal and other 10 locations of *P. pinceana* (Martíñón-Martínez *et al.*, 2010). The two studied stands of *P. pinceana* in the state of Hidalgo are susceptible to climate change, given their location in the southern periphery of their distribution and because of continuing increase in temperature and higher water deficit (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). The most likely scenario is the removal of the populations to lower altitudinal and south ends in the Northern Hemisphere (Aitken and Withlock, 2013), as has

Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Pearson significativos ($p \leq 0.05$) entre características de producción de conos y semillas de *Pinus pinceana* Gordon (n=50).**Table 4. Significant Pearson correlation coefficients ($p \leq 0.05$) among production characteristics of cones and seeds of *Pinus pinceana* Gordon (n=50).**

Característica	Altitud [†] del árbol	Peso seco del cono	Largo de cono	Peso total de semilla
Densidad del sitio	0.38	0.46	N.S.	N.S.
Peso seco del cono	0.34	—	N.S.	0.54
Número de semillas llenas	N.S.	0.45	N.S.	N.S.
Potencial de semilla	-0.23	0.41	N.S.	0.47
Largo de semilla	0.41	0.53	0.57	N.S.
Ancho de semilla	0.42	0.43	0.47	N.S.

N.S. No significativa. [†]Altitud del árbol dentro de cada población en msnm. ❖ N.S. Not significant. [†] Tree elevation within each population in meters.

La población El Arenalito es muy sensible al estrés hídrico, ya que en una prueba de sequía y alta temperatura plantas de dos años de edad procedentes de esta localidad, fueron más sensibles que las de San Cristóbal y de otras 10 localidades de *P. pinceana* (Martíñón-Martínez *et al.*, 2010). Los dos rodales de *P. pinceana* estudiados en Hidalgo son susceptibles al cambio climático dada la ubicación en la periferia austral, ya que de continuar el aumento de la temperatura y de mayor déficit hídrico (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). El escenario más probable es la extirpación de poblaciones de los extremos altitudinales inferiores y extremos sur en el Hemisferio Norte (Aitken y Withlock, 2013), como se ha pronosticado para las localidades extremas de *Pseudotsuga menziesii* de Oaxaca (Rehfeldt *et al.*, 2014), o las sureñas de *Pinus leiophylla* (Sáenz-Romero *et al.*, 2015) y la reducida plasticidad fenotípicas de las procedencias del sur de *P. pinceana* (Martíñón-Martínez *et al.*, 2010). Por lo tanto, deben realizarse acciones de conservación *in situ* y *ex situ* (Ledig *et al.*, 2001), aprovechando al máximo la recolecta en los años semilleros, cuando la calidad de la semilla es mejor y la obtención de la semilla es más barata. Además, es necesario efectuar actividades de restauración como la plantación de árboles procedentes de ambas poblaciones de manera recíproca, para fomentar el flujo genético entre éstas (Aitken y Withlock, 2013), e incluso considerar las poblaciones del estado de Querétaro, por sus similitudes ecológicas y morfológicas, por ejemplo, similares crecimientos y cantidades de cera en las acículas (Ramírez-Herrera *et al.*, 2010) lo cual ayudaría a incrementar la variabilidad genética al fomentar el flujo de genes.

been predicted for extreme locations of *Pseudotsuga menziesii* from Oaxaca (Rehfeldt *et al.*, 2014), or the southernmost of *Pinus leiophylla* (Sáenz-Romero *et al.*, 2015). Along with reduced phenotypic plasticity at the southern distribution areas of *P. pinceana* (Martíñón-Martínez *et al.*, 2010). Therefore, *in situ* and *ex situ* conservation actions should be conducted (Ledig *et al.*, 2001), making the most out of those years of high cone production, when the seed quality is higher and obtaining seeds is cheaper. Besides, it is necessary to carry out restoration activities such as tree plantings from both populations in a reciprocal manner, in order to promote gene flow between them (Aitken and Withlock, 2013). Even more, the populations of the state of Querétaro should be considered for this purpose, because of their ecological and morphological similarities, similar growth and their quantities of wax in their needles (Ramírez-Herrera *et al.*, 2010), which help to increase their genetic variability by promoting gene flow.

CONCLUSIONS

The first year was of high cones and seeds production, with efficiency values of seed production and an adequate amount of empty seeds. These were better than those recorded in other conifers. The second and third year had decreased cones production, their reproductive characteristics value was lower, including less filled seeds and more empty seeds. There is an imbalance in the cones production amongst the evaluated trees; few of these produce most of the harvest, and between years different

CONCLUSIONES

El primer año fue de alta producción de conos y semillas, con valores de eficiencia de producción de semilla y la cantidad de semilla vana adecuados y mejores a los registrados en otras coníferas. En el segundo y tercer año disminuyó la producción de conos, se redujo el valor de las características reproductivas, entre ellos menos semillas llenas y más vanas. Existe un desbalance en la producción de conos entre los árboles; pocos de estos producen la mayor parte de la cosecha, y entre años fueron diferentes los más productores. La disparidad entre cosechas coincide con la periodicidad en la producción de semillas documentada en los piñoneros. No hay indicaciones de que las poblaciones sufran los efectos de depresión por endogamia, la que se relaciona más a la variación natural entre años de alta o escasa producción, y la disparidad entre árboles muy productores de conos y los que producen poco.

LITERATURA CITADA

Aitken, S. N., and M. C. Whitlock. 2013. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Ann. Rev. Ecol. Evol. System.* 44: 1-22.

Barner, H., and K. Olsen. 1994. Seed crop evaluation. Danida Forest Seed Centre. Technical Note 19. 20 p.

Bramlett, D. L. 1987. Protection of pine seed orchards in the Southeastern United States. *For. Ecol. Manage.* 19: 199-208.

Bramlett, D. L., E. W. Belcher, G. L. DeBarr, J. L. Hertel, R. P. Karrfalt, C. W. Lantz, T. Miller, K. D. Ware, and H. O. III Yates. 1977. Cone analysis of southern pines: a guidebook. Gen. Tech. Rep. SE-13. USDA For. Ser. Ashville, NC. 28 p.

Cain, M. D., and M. G. Shelton. 2000. Revisiting the relationship between common weather variables and loblolly-shortleaf pine seed crops in natural stands. *New For.* 19: 187-204.

Castro, J. 1999. Seed mass versus seedling performance in Scots pine: a maternally dependent trait. *New Phytol.* 144: 153-161.

De Groot, P., and F. Schneckeburger. 1996. Cone traits of jack pine and black spruce in young seedling seed orchards. *New For.* 12: 279-291.

FAO. 1991. Guía para la Manipulación de Semillas Forestales. Cuaderno Técnico No. 20. FAO, Roma. 502 p.

Favela L., S., C. G. Velazco M., y G. J. Alanís F. 2009. *Pinus pinceana* (Pinaceae), nuevo registro para el estado de Nuevo León, México. *J. Bot. Res. Institute of Texas* 3: 771-774.

Flores F., J. D., y D. E. Díaz E. 1989. Factores asociados con la variación anual en la producción de conos y semillas en *Pinus cembroides* Zucc. en Saltillo, Coah. *In: Memorias 3^{er} Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros.* pp: 136-144.

Flores-López, C., J. López-Upton, y J. J. Vargas-Hernández. 2005. Indicadores reproductivos en poblaciones naturales de *Picea mexicana* Martínez. *Agrociencia* 39: 117-126.

trees were higher producers. The observed disparity between crops coincides with the documented frequency of seeds production in the pinyon pines. There are no indications that these populations are going through inbreeding depression effects, which is more related to natural variation between years of high or low production, and the disparity between trees with high and low cone production.

—End of the English version—



Flores-López, C., G. Greda L., J. López-Upton, y E. López R. 2012. Producción de semillas e indicadores reproductivos en poblaciones naturales de *Picea martinezii* T.F. Patterson. *Rev. For. Baracoa* 31: 49-58.

Gómez J., D. M., C. Ramírez H., J. Jasso M., y J. López U. 2010. Variación en características reproductivas y germinación de semillas de *Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. *Rev. Fitotec. Mex.* 33: 297-304.

Gumpertz, M. L., and C. Brownie. 1993. Repeated measures in randomized block and split-plot experiments. *Can. J. For. Res.* 23: 625-639.

Hiriart V., P., y F. González M. 1983. Vegetación y fitogeografía de la Barranca de Tolantongo, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 54: 29-96.

Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecol. & Evol.* 9: 465-470.

Ledig, F. T., M. A. Cápo-Arteaga, P. D. Hodgskiss, H. Sbay, C. Flores-López, C. M. Thompson, and B. Bermejo-Velázquez. 2001. Genetic diversity and the matting system of a rare Mexican piñon, *Pinus pinceana*, and comparison with *Pinus maximartinezii* (Pinaceae). *Am. J. Bot.* 88: 1977-1987.

Ledig, F. T., P. D. Hodgskiss, and V. Jacob-Cervantes. 2002. Genetic diversity, mating system, and conservation of a Mexican subalpine relict, *Picea mexicana* Martínez. *Conserv. Genet.* 3: 113-122.

Littel, R.C., P.R. Henry, and C.B. Ammerman. 1998. Statistical analysis of repeated measures using SAS procedures. *J. Anim. Sci.* 76: 1216-1231.

López-Upton, J., and J. K. Donahue. 1995. Seed production of *Pinus greggii* Engelm. in natural stands in Mexico. *Tree Planters' Notes* 46: 1-10.

Mápula-Larreta, M., J. López-Upton, J. J. Vargas-Hernández, and A. Hernández-Livera. 2007. Reproductive indicators in natural populations of Douglas-fir in Mexico. *Biodiversity and Conserv.* 16: 727-742.

Martiñón-Martínez, R. J., J. J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, A. Gómez-Guerrero, y H. Vaquera-Huerta. 2010. Respuesta de *Pinus pinceana* Gordon a estrés por sequía y altas temperaturas. *Rev. Fitotec. Mex.* 33: 239-248.

Molina-Freaner, E., P. Delgado, D. Piñero, N. Pérez, and E. Álvarez B. 2001. Do rare pines need different conservation

- strategies? Evidence from three Mexican species. *Can. J. Bot.* 79: 131-138.
- Morales V., M. G., C. A. Ramírez-Mandujano, P. Delgado V., y J. López-Upton. 2010. Indicadores reproductivos de *Pinus leiophylla* Schltdl. et Cham. en la cuenca del río Angulo, Michoacán. *Rev. Mex. Cienc. For.* 1: 31-38.
- Mosseler, A. 1992. Seed yield and quality from early cone collections of black spruce and white spruce. *Seed Sci. & Technol.* 20: 473-482.
- Mosseler, A., J. E. Major, J. D. Simpson, B. Daigle, K. Lange, Y. S. Park, K. H. Johnsen, and O. P. Rajora. 2000. Indicators of population viability in red spruce, *Picea rubens*. I Reproductive traits and fecundity. *Can. J. Bot.* 78: 928-940.
- Mueller, R. C., B. D. Wade, C. A. Gehring, and T. G. Whitham. 2005. Chronic herbivory negatively impacts cone and seed production, seed quality and seedling growth of susceptible pinyon pines. *Oecologia* 143: 558-565.
- Narváez F., R. 2000. Estimación de la cosecha de semilla de *Pinus arizonica* Engelm. con base a la producción de conos, en la región de Madera, Chih. Folleto Técnico No 12. Centro de Investigación Regional Centro-Norte. Campo Experimental Madera. INIFAP. 29 p.
- Owens, J. N., J. Bennett, and S. L'Hirondelle. 2005. Pollination and cone morphology affect cone and seed production in lodgepole pine seed orchards. *Can. J. For. Res.* 35: 383-400.
- Ramírez-Herrera, C., K. E. Percy, J. A. Loo, L. D. Yeates, and J. J. Vargas-Hernández. 2010. Genetic variation in needle epicuticular wax characteristics in *Pinus pinceana* seedlings. *Silvae Genetica* 60: 210-215.
- Rehfeldt, G. E., B. C. Jaquish, J. López-Upton, C. Sáenz-Romero, J. B. St Clair, L. P. Leites, and D. G. Joyce. 2014. Comparative genetic responses to climate for the varieties of *Pinus ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii*: Realized climate niches. *For. Ecol. Manage.* 324: 126-137.
- Richardson, D. M., and P. W. Rundel. 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an Introduction. In: *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press. pp: 3-46.
- Romero M., A., E. García M., and M. F. Passini. 1996. *Pinus cembroides* y *Pinus johannis* del altiplano mexicano: una síntesis. *Acta Bot. Gallica* 143: 681-693.
- Sánchez-Tamayo, V., M. L. Nieto-Pérez, y L. C. Mendizábal-Hernández. 2005. Producción de semillas de *Pinus cembroides* subsp. *orizabensis* D. K. Bailey de Altzayanca, Tlaxcala, México. *Foresta Veracruzana* 7: 15-20.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, D. Pierre, R. St-Amant, J. Beaulieu, and B. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-plant impacts on vegetation. *Climatic Change* 102: 595-623.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, J.M. Ortega-Rodríguez, M.C. Marín-Togo, and X. Madrigal-Sánchez. 2015. *Pinus leiophylla* suitable habitat for 1961-1990 and future climate. *Bot. Sci.* 93: 709-718.
- SAS Institute Inc. 1998. SAS/STAT Guide for Personal Computers. Versión 8.0. SAS Institute Inc. Cary, N.C. USA. 595 p.
- Sokal, R. R., and J. Rohlf. 2012. *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 4th ed. W. H Freeman and Co. New York. 937 p.
- Sorensen, F. C. 1973. Frequency of seedlings from natural self-fertilization in Coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica* 22: 20-24.
- Todhunter, M. N., and R. B. Polk. 1981. Seed and cone production in a clonal orchard of jack pine (*Pinus banksiana*). *Can. J. For. Res.* 11: 512-516.
- Villarreal-Quintanilla, Á., O. Mares-Arreola, E. Cornejo-Oviedo, y M. A. Capó-Arteaga. 2009. Estudio florístico de los piñonales de *Pinus pinceana* Gordon. *Acta Bot. Mex.* 89: 87-124.
- Westemeier, R. L., J. D. Brawn, S. A. Simpson, T. L. Esker, R. W. Jansen, J. W. Walk, E. L. Kershner, J. L. Bouzat, and K. N. Paige. 1998. Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population. *Science* 282: 1695-1698.