



Acta Botanica
Mexicana

Asociación ecológica y determinantes ambientales del género *Pinus* (Pinaceae) en los principales sistemas montañosos de México

Ecological association and environmental determinants of the genus *Pinus* (Pinaceae) in the main mountain systems of Mexico

Librado Sosa-Díaz¹ , José René Valdez-Lazalde^{1,4} , Jorge Méndez-González² , Gregorio Ángeles-Pérez¹ ,

Héctor Manuel de los Santos-Posadas¹ , Lauro López-Mata³ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: México es un centro de riqueza de especies importante para el género *Pinus*. Sin embargo, la información acerca de las asociaciones ecológicas entre especies y su relación con factores ambientales es deficiente. Los objetivos de este estudio fueron: 1) analizar la similitud ecológica en la distribución de especies, y 2) identificar los factores ambientales que más influyen en la distribución espacial de las especies; ambos a nivel paisaje en las principales regiones montañosas de México.

Métodos: Se recopiló una base de datos con los registros de la presencia de especies del género *Pinus* que se distribuyen en las principales regiones montañosas de México. Cada región se dividió en cuadrículas espaciales de $\sim 10 \times 10$ km. A partir de estas se construyeron matrices ambientales y de especies. Con base en las matrices, se desarrollaron Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) para identificar asociaciones de especies y su relación con los gradientes ambientales.

Resultados clave: En promedio, el porcentaje de inercia explicada por los ACC fue de 30.3%. La distribución geográfica de los pinos en la Sierra Madre Occidental y en la Sierra Madre del Sur fue principalmente explicada por la presión de vapor de agua; en la Sierra Madre Oriental por la precipitación del mes más lluvioso; en la Faja Volcánica Transmexicana por la temperatura media del cuarto más seco; en las Sierras de Chiapas por la altitud y en las zonas boscosas de Baja California por la estacionalidad de la precipitación.

Conclusiones: El análisis de correlación canónica realizado permitió identificar cuatro grupos de especies del género *Pinus* con preferencias ecológicas similares en cada sistema montañoso de México. Los factores ambientales mayormente incidentes sobre la distribución de los pinos en México son: altitud, presión de vapor de agua, radiación solar, velocidad del viento y el porcentaje de arcilla en el suelo; la importancia de tales factores varía a nivel regional.

Palabras clave: correspondencia canónica, grupos funcionales, interacciones ecológicas, patrones espaciales.

Abstract:

Background and Aims: Mexico is an important center of species richness for the genus *Pinus*. However, information regarding the ecological associations among species and their relationship with environmental factors is deficient. The objectives of this study were: 1) to analyze the ecological similarity in species distribution, and 2) to identify the environmental factors that most influence the spatial distribution of species, both at the landscape level in the main mountain systems of Mexico.

Methods: A database with records of *Pinus* species distributed across the major mountainous regions of Mexico was compiled. Each region was divided into approximately 10×10 km spatial grids. Next, environmental and species matrices were constructed. Then Canonical Correspondence Analysis (ACC) were performed from the matrices to identify species associations and their relationship with environmental gradients.

Key results: On average, the percentage of inertia explained by the ACC was 30.3%. The geographic distribution of pines in the Sierra Madre Occidental and the Sierra Madre del Sur was primarily explained by water vapor pressure; in the Sierra Madre Oriental, by the precipitation of the wettest month; in the Trans-Mexican Volcanic Belt, by the mean temperature of the fourth driest month; in the Chiapas Highlands, by altitude; and in the forested areas of Baja California, by precipitation seasonality.

Conclusions: Canonical correlation analysis identified four groups of *Pinus* species with similar ecological preferences in each mountain range in Mexico. The environmental factors most impacting the distribution of pines in Mexico are altitude, water vapor pressure, solar radiation, wind speed, and the percentage of clay in the soil; the importance of these factors varies regionally.

Key words: canonical correspondence, ecological interactions, functional groups, spatial patterns.

¹Colegio de Posgraduados, Postgrado en Ciencias Forestales, Campus Montecillo, km 36.5 Carr. México- Texcoco, 56264 Montecillo, Edo. de México, México.

²Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Departamento Forestal, Calzada Antonio Narro 1923, 25315 Buenavista, Saltillo, Coahuila, México.

³Colegio de Posgraduados, Postgrado en Botánica, Campus Montecillo, km 36.5 Carr. México- Texcoco, 56264 Montecillo, Edo. de México, México.

⁴Autor para la correspondencia: valdez@colpos.mx

Recibido: 9 de octubre de 2024.

Revisado: 2 de diciembre de 2024.

Aceptado por Moisés Méndez-Toribio: 2 de mayo de 2025.

Publicado Primero en línea: 25 de junio de 2025.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 132 (2025).



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

Citar como: Sosa-Díaz, L., J. R. Valdez-Lazalde, J. Méndez-González, G. Ángeles-Pérez, H. M. de los Santos-Posadas y L. López-Mata. 2025. Asociación ecológica y determinantes ambientales del género *Pinus* (Pinaceae) en los principales sistemas montañosos de México. Acta Botanica Mexicana 132: e2413. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm132.2025.2413>

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

México es un centro destacado de diversidad para el género *Pinus* L.; en su territorio se distribuyen de manera natural 48 de sus especies (Sosa-Díaz et al., 2024), que constituyen cerca del 45% de las existentes en el mundo (Farjon, 1996). Los pinos habitan y dominan diversos tipos de vegetación a lo largo de los principales sistemas montañosos del país (Gernandt y Pérez-De La Rosa, 2014), por lo que representan un recurso relevante económica y ecológicamente (Moctezuma-López y Flores, 2020). Sin embargo, en las últimas décadas los bosques de pino han experimentado alteraciones notables y el deterioro de su hábitat (Sáenz-Ceja et al., 2022), lo que evidencia la necesidad de su conservación y uso sostenible. Para ello, se requiere generar información de las asociaciones ecológicas y su relación con el ambiente, lo que a su vez permitirá identificar, dentro de este género, grupos funcionales (Sánchez-González, 2008). Un grupo funcional es un conjunto de especies que comparten rasgos biológicos y tienen una función similar en el ecosistema (Saldaña-Acosta et al., 2008). La clasificación de las especies en grupos funcionales optimiza la comprensión de los mecanismos de funcionamiento en ecosistemas con alta diversidad biológica (Lujan-Soto et al., 2015) y puede servir como guía para mantener la estructura natural de los ecosistemas forestales (Sandoval-García et al., 2020). En el contexto del manejo forestal, la agrupación de especies puede contribuir a una silvicultura mejorada y una planeación más efectiva de las actividades forestales (Lujan-Soto et al., 2015).

Las relaciones ecológicas entre especies, y de estas con su entorno, juegan un papel crucial en la composición de las comunidades vegetales (Estrada-Castillón et al., 2015). Adicionalmente, las interacciones entre estas relaciones y los filtros ambientales que operan a escalas local, regional y continental son determinantes para la distribución espacial y la diversidad de las especies (Sánchez-González y López-Mata, 2005; Arenas-Navarro et al., 2020b). Por otro lado, la comprensión de las relaciones ecológicas entre especies y de estas con el ambiente es esencial para predecir cómo responderán las comunidades vegetales a cambios ambientales.

En este contexto, las cuadrículas espaciales (CE) son un enfoque de análisis estructurado que subdivide el área

de estudio en unidades geométricas regulares (celdas), para facilitar la organización, el análisis y la evaluación de factores ambientales asociados a la distribución de las especies (Arenas-Navarro et al., 2020b). El uso de CE para identificar patrones ecológicos, combinado con el método de Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), método exploratorio de datos multivariados que emplea técnicas de ordenación y regresión para detectar relaciones no lineales entre especies y variables ambientales (ter Braak, 1989; McCune, 1997), proporciona una herramienta poderosa para comprender cómo las especies responden a las condiciones ambientales en áreas determinadas.

En México se han realizado estudios sobre la ordenación de comunidades vegetales con presencia de pinos a nivel de sitio y en gradientes altitudinales (Sánchez-González y López-Mata, 2003; Estrada-Castillón et al., 2015; Arenas-Navarro et al., 2020a). Aunque existen estudios que identifican grupos de especies de *Pinus* con afinidades estructurales (p. ej., Luján-Soto et al., 2015), resulta fundamental ahondar en el conocimiento sobre el ensamblaje ambiental que afecta la distribución y determinar los factores que ejercen mayor influencia en el patrón geográfico de estas especies. Para contribuir a llenar este hueco de conocimiento, y tomando como objeto de estudio las especies del género *Pinus* que se distribuyen de forma natural en México, esta investigación se propuso alcanzar dos objetivos: 1) contribuir al conocimiento sobre la similitud ecológica en la distribución de especies, y 2) determinar los factores ambientales (derivados de temperatura, precipitación, suelo y atmósfera) que mayor influencia tienen sobre la distribución espacial de las especies; ambos a nivel de paisaje en las principales regiones montañosas de México.

Materiales y Métodos

Registro de especies y área de estudio

Se recopiló una base de datos con las coordenadas geográficas de localidades en las que se reportó la presencia de pinos en México. Esta información se obtuvo de las siguientes fuentes: 1) bases de datos en línea (Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2024), Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México (CONABIO, 2024), SEINet Portal Network (SEINet, 2024), como motores de búsqueda web Google Scholar (Google, 2024), Web of Science (WoS,



2024) y Scopus (Scopus, 2024), y 2) literatura científica asociada al tema empleando las palabras clave: “longitud”, “latitud”, “coordenadas”, “Pinus”, “México”, en español e inglés.

Debido a que la taxonomía de *Pinus* se encuentra en constante actualización, los registros reunidos se homogeneizaron a nivel especie con base en el índice de nombres científicos de Farjon (2005), complementando con estudios recientes sobre determinación de especies (Pérez De La Rosa y Gernandt, 2017; Montes et al., 2019, 2022; Buck et al., 2020, 2023). Por otro lado, se excluyeron los datos ubicados en uso de suelo no forestal o fuera del rango altitudinal de cada especie según lo reportado por Farjon y Filer (2013) y Farjon (2017), además de los duplicados en 1 km² (por especie). Los registros retenidos se acotaron a los principales sistemas montañosos (SM) de México (Fig. 1): Sierra Madre Occidental (SMOc), Sierra Madre Oriental (SMOr), Faja Vol-

cánica Transmexicana (FVT), Sierra Madre del Sur (SMS), Sierras de Chiapas (SMCh) y Sierras de Baja California (SBC). La delimitación de estas regiones se realizó con base en las provincias fisiográficas de México propuestas por Morrone et al. (2017). La SMCh y SBC son espacialmente equivalentes a la Provincia de los Altos de Chiapas y la Provincia Californiana de Morrone et al. (2017).

Ordenación de las variables ambientales y presencia de especies

El medio físico del área de estudio se caracterizó a nivel píxel de ~1 km² de resolución espacial con datos climáticos, atmosféricos, topográficos y de suelo obtenidos de las plataformas WorldClim (Hijmans et al., 2005) y SoilGrids (Hengl et al., 2014). Las variables utilizadas en el análisis se describen en el Cuadro 1.

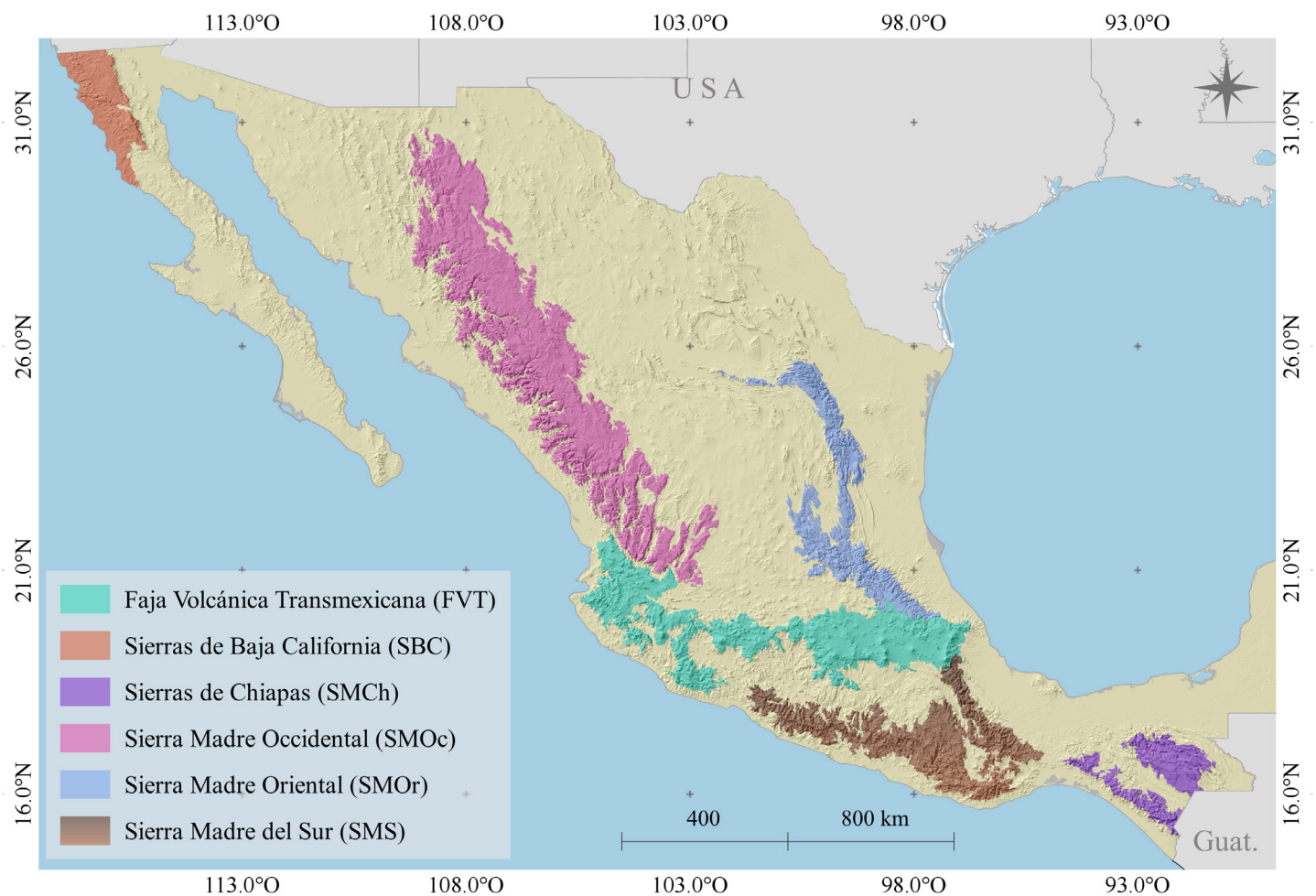


Figura 1: Provincias fisiográficas de México. La delimitación de los sistemas montañosos estudiados aquí se basó en las ecorregiones propuestas por Morrone et al. (2017).

Con base en el área ocupada por los registros de ocurrencia de especies de pino se construyó una cuadrícula espacial (CE) de ~10 km por lado. Esta fue empleada para generar una matriz ambiental y dos matrices de especies para cada SM. La primera registró el promedio de cada variable ambiental por celda. Las matrices de especies fueron de tipo binario (presencia-ausencia, 1 - 0, respectivamente)

y de abundancia espacial (número de registros de una especie en cada celda de 10 × 10 km). Además, de acuerdo con Arenas-Navarro et al. (2020b) se calculó un indicador de calidad de celdas (Cc), el cual consistió en dividir la riqueza observada (conteo de especies por celda) entre la riqueza estimada (calculada con base en el estimador no paramétrico de Chao 2) por celda. El Cc varía de cero a uno,

Cuadro 1: Variables ambientales usadas para caracterizar el medio físico de los principales sistemas montañosos de México. ¹=Información obtenida de WorldClim (Hijmans et al., 2005); ²=Información obtenida de SoilGrids (Hengl et al., 2014).

Nombre de la variable	Tipo	Símbolo	Unidades
Precipitación anual	Precipitación ¹	b12	mm
Precipitación del mes más lluvioso	Precipitación ¹	b13	mm
Precipitación del mes más seco	Precipitación ¹	b14	mm
Estacionalidad de la precipitación	Precipitación ¹	b15	mm
Precipitación del trimestre más húmedo	Precipitación ¹	b16	mm
Precipitación del trimestre más seco	Precipitación ¹	b17	mm
Precipitación del trimestre más cálido	Precipitación ¹	b18	mm
Precipitación del trimestre más frío	Precipitación ¹	b19	mm
Temperatura media anual	Temperatura ¹	b1	°C
Rango diurno medio de la temperatura	Temperatura ¹	b2	°C
Estacionalidad de la temperatura	Temperatura ¹	b4	°C
Temperatura máxima del mes más cálido	Temperatura ¹	b5	°C
Temperatura mínima del mes más frío	Temperatura ¹	b6	°C
Rango anual de la temperatura	Temperatura ¹	b7	°C
Temperatura media del trimestre más húmedo	Temperatura ¹	b8	°C
Temperatura media del trimestre más seco	Temperatura ¹	b9	°C
Temperatura media del trimestre más cálido	Temperatura ¹	b10	°C
Temperatura media del trimestre más frío	Temperatura ¹	b11	°C
Orientación de la pendiente	Topografía ¹	exp	° de azimut
Altitud	Topografía ¹	alt	m s.n.m.
Pendiente del terreno	Topografía ¹	pen	%
Radiación solar	Atmósfera ¹	rad	KJ m ⁻² día ⁻¹
Presión de vapor de agua	Atmósfera ¹	vap	kPa
Velocidad del viento	Atmósfera ¹	vel	m s ⁻¹
Densidad aparente del suelo	Suelo ²	dap	kg m ⁻³
Capacidad de intercambio catiónico	Suelo ²	cic	cmolc kg ⁻¹
Contenido de carbono orgánico	Suelo ²	cos	%
Partículas de arcilla en el suelo	Suelo ²	arc	%
Partículas de limo en el suelo	Suelo ²	lim	%
Partículas de arena en el suelo	Suelo ²	are	%
Potencial de hidrógeno	Suelo ²	pH	



donde un valor cercano a uno indica celdas con calidad suficiente, mientras que un valor cercano a cero indicaría lo contrario. Las celdas con $Cc \leq 0.5$ en cada SM se excluyeron en análisis subsecuentes.

Análisis estadístico: relación especies-ambiente y entre especies

Para el análisis de los datos se utilizó el paquete de análisis ecológico de comunidades (Community Ecology Package) *vegan* v. 2.6-4 (Oksanen et al., 2022) del programa R (R Core Team, 2022). Inicialmente, para evitar redundancia de parámetros ambientales se realizó un proceso de reducción de variables mediante la función “ordistep” Choose a Model by Permutation Tests in Constrained Ordination (dirección=“forward”, permutaciones=500) del paquete *vegan* versión 2.6-4 (Oksanen et al., 2022) del programa R (R Core Team, 2022). Este proceso tuvo mayor efecto en la SBC y SMCh donde redujo hasta un 60% de las variables iniciales.

Posteriormente, a partir del conjunto de variables resultantes se implementaron dos versiones de análisis de correspondencia canónica (ACC; ter Braak, 1989) para identificar las variables ambientales que más influyen sobre la distribución espacial de los pinos en cada SM. El ACC emplea datos ambientales y de especies (matriz de presencia-ausencia o matriz de abundancia espacial en cada celda) y los relaciona mediante ejes canónicos, permitiendo interpretar de manera sencilla la relación entre ambos elementos (Borcard et al., 2018). En la versión uno del ACC se empleó la matriz ambiental y la matriz de presencia-ausencia (ACCPA); en la versión dos se empleó la matriz ambiental y la matriz de abundancia espacial (ACCAA). Ambos ACC se realizaron mediante la función “cca” Correspondence Analysis and Redundancy Analysis del paquete *vegan* versión 2.6-4 (Oksanen et al., 2022) de R (R Core Team, 2022).

Para cada sistema montañoso se evaluó un ACCAP y ACCAA y se eligió el de mayor inercia explicada, con respecto a la inercia total, para representar la relación especies-ambiente. Para el ACC elegido se ejecutaron pruebas de permutación (1000 repeticiones) para conocer el número de ejes y variables significativas ($p < 0.05$). A partir de estas pruebas se seleccionaron las diez variables signi-

ficativas ($p < 0.05$) con mayor aporte a la inercia explicada por el ACC, mismas que fueron consideradas las más influyentes sobre el patrón espacial de las especies de pino en cada SM. Posteriormente, con base en las coordenadas de las especies representadas en un diagrama de ordenación derivado del ACC, se definió un número óptimo de grupos (clusters) mediante el método de agrupación “kmeans” y la función “fviz_nbclust” Determining and Visualizing the Optimal Number of Clusters del paquete “factoextra” v. 1.0.7 (Kassambara y Mundt, 2020) del programa R (R Core Team, 2022). Las especies incluidas en cada grupo se consideraron elementos biológicos cuya distribución espacial posee rasgos ecológicos similares (Sánchez-González y López-Mata, 2003; Saldaña-Acosta et al., 2008). Estos grupos de especies representan una aproximación a la definición de grupos funcionales de especies de pino en cada SM.

Resultados

Distribución y registro de especies de pino en los SM

La base final de registros de especies de pino de los SM se conformó por 46 especies (Apéndice 1) y 20,525 registros (registros no repetidos por especie dentro de 1 km²). *Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. y *P. pseudostrobus* Lindl. tuvieron el número mayor de registros (3335 y 2160, respectivamente). Contrariamente, *Pinus radiata* D. Don y *P. vallartensis* Pérez de la Rosa tuvieron solo nueve y ocho registros, respectivamente. La distribución de registros por SM fue de 31.6% para la SMOc, 26.5% para la FVT, 18.3% para la SMOr, 12.3% para la SMS, 6.1% para la SMCh y 5.3% para la SBC, con 23, 27, 24, 17, 12 y 9 especies, respectivamente.

El SM con mayor número de celdas (~10 × 10 km) fue la SMOc (1605) mientras que la SBC tuvo el menor con 170. El Cc (indicador de calidad de celdas) causó que se excluyeran del análisis 32, 21, 11, 11 y 3 celdas para la SMOc, FVT, SMS, SMOr y SMCh, respectivamente ($Cc \leq 0.5$). Para las celdas retenidas, el promedio (± 1 Ds) del valor de Cc fue de 0.89 (± 0.15) para la FVT, 0.91 (± 0.14) para SMS, 0.92 (± 0.15) para la SMOc, 0.94 (± 0.12) para SMCh y SMOr y 0.96 (± 0.19) para las SBC. En el mismo orden, el Cc mínimo fue 0.60, 0.57, 0.54, 0.57, 0.60 y 0.67, respectivamente para cada SM.



Influencia de variables ambientales en la distribución de pinos

Todos los análisis canónicos realizados fueron significativos ($F=6.8$ a 16.3 ; $p=0.001$; **Apéndice 2**). Los ACCPA lograron explicar porcentualmente el 13.3, 17.5, 18.8, 21.3, 22.2 y 39.1 de la inercia total para la SMOc, FVT, SMS, SMOr, SMCh y SBC, respectivamente. En el mismo orden, los ACCAA explicaron porcentualmente el 17.7, 23.8, 24.1, 29.9, 28.7 y 57.6 de la inercia total. Por tanto, los ACC más adecuados para identificar grupos funcionales y la relación especies-ambiente fueron los basados en la matriz ambiental y de abundancia espacial (ACCAA). Al menos cuatro ejes canónicos de cada SM resultaron significativos ($p<0.05$, **Apéndice 3**). En promedio, los dos primeros ejes explicaron el 49.5% de la inercia y hasta 72.8% por los cuatro primeros. El menor porcentaje de inercia explicada por los primeros dos ejes canónicos fue para la FVT y SMOr (35.6%), mientras que para la SMCh y SBC ocurrió lo contrario (63.1 y 69.8%, respectivamente).

La altitud, la velocidad del viento, la radiación solar, la presión de vapor de agua y la precipitación fueron las variables ambientales que determinaron en mayor medida la distribución de pinos en los SM estudiados (**Apéndice 4, Cuadro 2**). La presión de vapor de agua (vap) explicó el mayor porcentaje de inercia en la SMOc y la SMS (19.7% y 32.6%, respectivamente). La precipitación del mes más lluvioso (b13) fue crucial en la SMOr (17.9%) y la estacionalidad de la precipitación (b15) en la SBC (32.5%). La altitud destacó en las SMCh (38.5%), mientras que la temperatura media del cuarto más seco (b9) fue relevante en la FVT (17.2%) (**Apéndice 4, Cuadro 2**).

La correlación (r) entre los factores ambientales y los ejes canónicos del ACCAA indicaron que el clima, el suelo y la topografía son impulsores importantes de la distribución geográfica de los pinos en México (**Apéndice 5**). En los SM del sur (SMCh y SMS), la temperatura se relacionó de forma negativa con el eje 1 y de forma contraria para el resto de SM. Contrariamente, la precipitación no mostró algún patrón claro y se relacionó de forma positiva y negativa con ambos ejes canónicos, mostrándose la mayor magnitud positiva con el eje uno de la SBC y la SMOr ($r=0.9$), mientras que en la SMOc y FVT se observó la mayor relación negativa ($r=-0.7$). Por su cuenta, los factores edáficos tuvieron la

mayor relación negativa con el eje 1 de la SMOr ($r=-0.8$) y la mayor positiva en la SMS ($r=0.7$). Para el resto de SM, la relación entre el suelo y los ejes canónicos varió de $|r| = 0.1$ a 0.4 . Los parámetros atmosféricos tuvieron coeficientes de mayor magnitud con el eje uno ($|r|$ promedio = 0.5), observándose valores del orden de $r=0.8$ (SBC y SMOc) y $r=0.9$ (SMCh y SMS). A nivel de variable, la altitud (alt) y la velocidad del viento (vel) fueron los parámetros que incidieron en todos los SM. Ambas se relacionaron fuertemente con el eje uno en cada SM, aunque la mayor magnitud se observó en el caso de la primera ($|r| = 0.3$ a 0.9).

Asociación de especies y ambiente

A partir de los diagramas de ordenación de los ACCAA y el procedimiento de agrupación "kmeans" fue posible identificar al menos cuatro grupos de especies de pino con características ecológicas relativamente similares y su relación con los gradientes ambientales en cada SM.

En la SMOc, el grupo de especies conformado por *P. devoniana* Lindl., *P. oocarpa* Schiede ex Schltdl. y *P. praetermissa* Styles & McVaugh (**Fig. 2**, color verde) fue el más diferenciado por el ACCAA, y responde principalmente a la presión de vapor (vap), pero negativamente a velocidad del viento (vel). En el mismo SM, *P. maximartinezii* Rzed., *P. remota* (Little) D.K. Bailey & Hawksw. y *P. pinceana* Gordon fueron agrupadas y asociadas a suelos con alto contenido de arcilla (arc) y pH (**Fig. 2**, color naranja). Especies como *P. leiophylla*, *P. strobiformis* Engelm., *P. durangensis* Martínez y *P. teocote* Schiede ex Schltdl. & Cham.) fueron poco representados por la varianza explicada por los primeros dos ejes del ACCAA de la SMOc (**Fig. 2**, color rosa).

En la SMOr, el grupo de especies que incluye a *P. patula* Schiede ex Schltdl. & Cham., *P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl., *P. chiapensis* (Martínez) Andresen y *P. oocarpa* se distribuyen conforme a la presencia de mayor precipitación en el mes más lluvioso (b13) (**Fig. 3**, color rosa). El grupo de pinos piñoneros (*P. cembroides* Zucc., *P. pinceana*, *P. johannis* M.-F. Robert, *P. discolor* D.K. Bailey & Hawksw., *P. nelsonii* Shaw y *P. remota* (**Fig. 3**, color naranja) responde a suelos con densidad aparente intermedia-alta (dap). Las especies *P. hartwegii* Lindl., *P. culminicola* Andresen & Beaman, *P. arizonica* Engelm., *P. strobiformis* y *P. engelmannii* Carrière (**Fig. 3**, color verde) se asociaron a ambientes de ele-



Cuadro 2: Factores ambientales y su contribución (%) a explicar la distribución de pinos en los sistemas montañosos de México según el Análisis de Correspondencia Canónico basado en datos de abundancia de especies de pino (ACCAA) en celdas espaciales de 10 × 10 km. El orden de los valores es: porcentaje de contribución al ACCAA (valor mínimo, valor máximo registrado en celdas de cada sistema montañoso de México). FVT=Faja Volcánica Transmexicana; SBC=Sierras de Baja California; SMCh=Sierras de Chiapas; SMOc=Sierra Madre Occidental; SMOr=Sierra Madre Oriental; SMS=Sierra Madre del Sur; b3=isotermalidad ((b2/b7) (×100)); b5=temperatura (T) máxima del mes más cálido (°C); b6=T mínima del mes más frío (°C); b8=T media del trimestre más húmedo (°C); b9=T media del cuarto más seco (°C); b10=T media del trimestre más cálido (°C); b11=T media del trimestre más frío (°C); b7=rango anual de T (b5-b6) (°C); b4=estacionalidad de la T (sd×10); b2=rango diurno medio de T (°C); b13=Precipitación (P) del mes más lluvioso (mm/10); b14=P del mes más seco (mm); b16=P del trimestre más húmedo (mm/10); b18=P del trimestre más cálido (mm/10); b19=P del trimestre más frío (mm/10); b15=estacionalidad de la precipitación (C.V./10); dap=densidad aparente del suelo (kg m⁻³); cos=carbono orgánico en el suelo (‰); arc=contenido de arcilla (%); alt=altitud (m s.n.m./10); pen=pendiente del terreno (%); rad=radiación solar (KJ m⁻² día⁻¹); vel=velocidad del viento (m s⁻¹); vap=presión de vapor de agua (kPa). Significancia de la variable: *=0.001, [§]=0.003.

Var	FVT	SBC	SMCh	SMOc	SMOr	SMS
Temperatura						
b2					5.1* (9.9-19.3)	
b3						3.8* (58.1, 84.5)
b4		6.8* (31.2, 67.5)		7.1* (23.4, 70.9)		
b5	4.8* (14.8, 38.2)					
b6		6.9* (-2.8, 6.3)	6.2* (2.8, 17.7)		7.9* (0.9, 12.0)	
b7	3.5* (15.5, 29.8)					
b8	3.1* (6.8, 27.7)		8.3* (12.9, 26.7)			
b9	17.2* (5.8, 26.4)				9.3* (9.7, 20.9)	
b10	3.4* (7.8, 28.6)		3.2 [§] (13.2, 27.7)			5.4* (10.1, 27.9)
b11					3.7* (8.1, 19.5)	7.4* (7.3, 24.6)
Precipitación						
b13		3.9* (1.9, 8.9)			17.9* (3.5, 50.1)	3.0* (10.1, 71.1)
b14	10.6* (0.9, 72.2)	5.3* (0, 2.1)				
b15		32.5* (5.5, 9.3)				
b16				2.4* (18.1, 92.6)		
b18	9.3* (15.2, 106.2)	16.1* (0.9, 11.6)	4.3* (19.1, 92.1)			
b19				6.5* (2.0, 20.9)	4.7* (2.1, 20.1)	
Suelo						
dap					5.3* (12.5, 15.1)	12.6* (12, 14.6)
cos				11.6* (3.8, 34.2)		2.0 [§] (16.1, 54.1)
arc		4.3* (16.3, 40.7)	3.2 [§] (28.6, 43.1)	2.4* (27.6, 49.0)		3.0* (32.3, 45.6)
pH	4.0* (5.3, 8.3)			4.6* (5.4, 8.1)		
Topografía						
alt	6.4* (9.9, 405.3)	7.1* (8.7, 239.2)	38.5* (39.2, 279.2)	2.6* (14.6, 290.6)	5.8* (7.7, 283.3)	2.2* (12.5, 330)
pen			3.5 [§] (1.0, 23.6)			
Atmósfera						
rad		5.3* (18.4, 19.3)	9.1* (16.9, 18.8)	9.2* (17.1, 19.5)	3.1* (16.1, 19.3)	
vel	5.1* (1.2, 4.4)	3.9* (2.2, 3.4)	3.4 [§] (1.8, 3.2)	5.1* (1.4, 3.6)	6.6* (1.3, 5.3)	2.9* (1.5, 3.3)
vap			12.1* (1.1, 2.4)	19.7* (0.6, 2.1)		32.6* (0.8, 2.4)



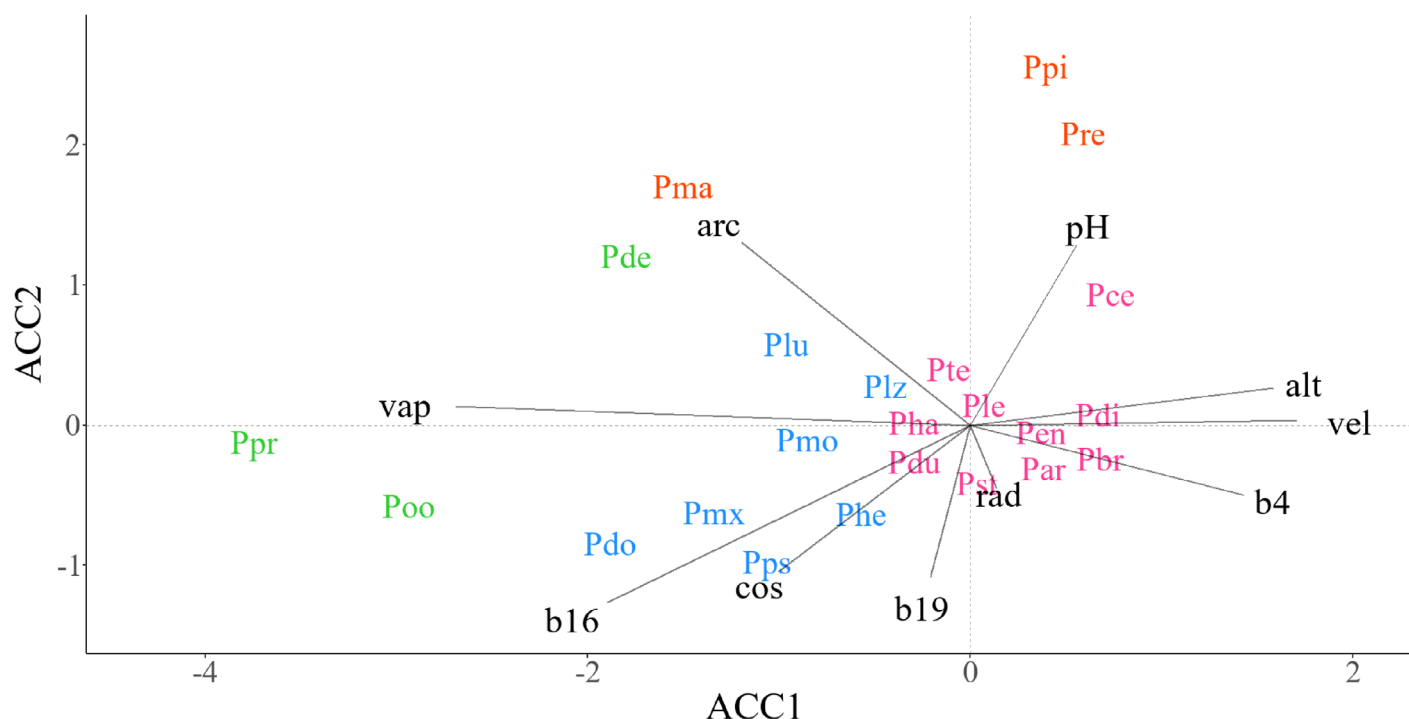


Figura 2: Diagrama de ordenación que resulta del Análisis de Correspondencia Canónica (ACCAA) entre especies de pino y promedio de las variables ambientales en celdas de $\sim 10 \times 10$ km en la Sierra Madre Occidental (SMOc). Especies: Par=*P. arizonica* Engelm., Pbr=*P. brachyptera* Engelm., Pce=*P. cembroides* Zucc., Pde=*P. devoniana* Lindl., Pdi=*P. discolor* D.K. Bailey & Hawksw., Pdo=*P. douglasiana* Martínez, Pdu=*P. durangensis* Martínez, Pen=*P. engelmannii* Carrière, Pha=*P. hartwegii* Lindl., Phe=*P. herrerae* Martínez, Ple=*P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham., Plz=*P. lumholtzii* B.L. Rob. & Fernald, Plu=*P. luzmariae* Pérez de la Rosa, Pma=*P. maximartinezii* Rzed., Pmx=*P. maximinoi* H. E. Moore, Pmo=*P. montezumae* Lamb., Poo=*P. oocarpa* Schiede ex Schltdl., Ppi=*P. pinceana* Gordon, Ppr=*P. praetermissa* Styles & McVaugh, Pps=*P. pseudostrobus* Lindl., Pre=*P. remota* (Little) D.K. Bailey & Hawksw., Pst=*P. strobiformis* Engelm., Pte=*P. teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham. Variables ambientales: alt=altitud (m s.n.m.), arc=partículas de arcilla (%), b16=precipitación del trimestre más húmedo (mm), b19=precipitación del trimestre más frío (mm), b4=estacionalidad de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), cos=contenido de carbono orgánico (‰), pH=potencial de hidrogeno, rad=radiación solar ($\text{KJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), vap=presión de vapor de agua (kPa), vel=velocidad del viento (m s^{-1}). El color en las especies indica la pertenencia de estas a un grupo funcional dentro del sistema montañoso.

vada altitud (alt) y velocidad del viento (vel). Por el contrario, la distribución del grupo encabezado por *P. pseudostrobus* y *P. montezumae* Lamb. (Fig. 3, color azul) fue poco explicado por gradientes ambientales específicos de la SMOR.

En la FVT se identificaron cuatro grupos de especies con preferencias ecológicas relativamente similares (Fig. 4). El ACCAA claramente expuso un grupo liderado por *P. jaliscana* Pérez de la Rosa (Fig. 4, color naranja) y otro por *P. maximinoi* H.E. Moore (Fig. 4, color azul), los cuales se asociaron a temperaturas y precipitaciones elevadas en periodos cálidos (b10, b5, b8, b9, b18). Dentro del grupo de especies que incluye a *P. cembroides*, *P. patula* y *P. chiapensis* (Fig. 4, color rosa), se identificaron asociaciones particulares claras. Por ejemplo, la primera especie estuvo claramente asociada a valores altos de pH del suelo, mientras que *P. chiapensis* y

P. patula se asociaron a ambientes con niveles altos de precipitación del mes más seco (b14; Fig. 4, color rosa). De forma particular, la distribución de *P. leiophylla* y *P. pseudostrobus* no mostraron una clara preferencia hacia un gradiente ambiental en particular (Fig. 4, color rosa).

En la Sierra Madre del Sur, el grupo formado por *P. ayacahuite*, *P. hartwegii* y *P. patula* fue claramente discriminado por el análisis (Fig. 5, color azul). Este contingente de especies se distribuye en áreas con abundante carbono orgánico en el suelo (cos) y donde la velocidad del viento (vel) es alta. Dentro del grupo conformado por *P. maximinoi*, *P. chiapensis* y *P. oocarpa* (Fig. 5, color rosa), las primeras dos se asociaron a elevada precipitación en periodos lluviosos (b13), mientras que la última fue estrechamente ligada a ambientes con alta presión de vapor de agua (vap) y temperaturas elevadas en



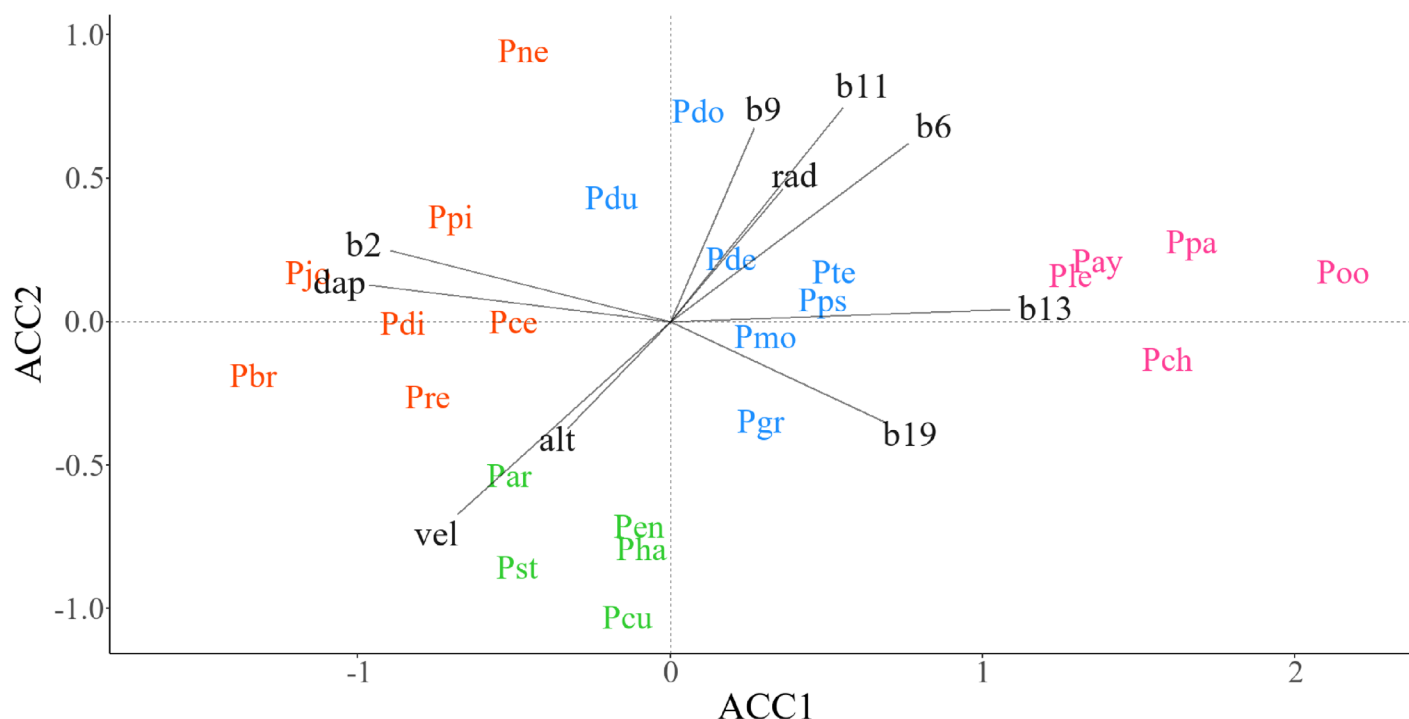


Figura 3: Diagrama de ordenación que resulta del Análisis de Correspondencia Canónica (ACCAA) entre datos de abundancia espacial (ACCAA) de especies de pino y valores ambientales promedio en celdas de $\sim 10 \times 10$ km en la Sierra Madre Oriental (SMOr). Especies: Par=*P. arizonica* Engelm., Pay=*P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl., Pbr=*P. brachyptera* Engelm., Pce=*P. cembroides* Zucc., Pch=*P. chiapensis* Martínez, Pcu=*P. culminicola* Andresen & Beaman, Pde=*P. devoniana* Lindl., Pdi=*P. discolor* D.K. Bailey & Hawksw., Pdo=*P. douglasiana* Martínez, Pdu=*P. durangensis* Martínez, Pen=*P. engelmannii* Carrière, Pgr=*P. greggii* Engelm. ex Parl., Pha=*P. hartwegii* Lindl., Pjo=*P. johannis* M.-F.Robert, Ple=*P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham., Pmo=*P. montezumae* Lamb., Pne=*P. nelsonii* Shaw, Poo=*P. oocarpa* Schiede ex Schltdl., Ppa=*P. patula* Schiede ex Schltdl. & Cham., Ppi=*P. pinceana* Gordon, Pps=*P. pseudostrobus* Lindl., Pre=*P. remota* (Little) D.K. Bailey & Hawksw., Pst=*P. strobiformis* Engelm., Pte=*P. teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham. Variables: alt=altitud (msnm), b11=temperatura media del trimestre más frío ($^{\circ}\text{C}$), b13=precipitación del mes más lluvioso (mm), b19=precipitación del trimestre más frío (mm), b2=rango diurno medio de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), b6=temperatura mínima del mes más frío ($^{\circ}\text{C}$), b9=temperatura media del trimestre más seco ($^{\circ}\text{C}$), dap=densidad aparente del suelo (kg m^{-3}), rad=radiación solar ($\text{KJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), vel=velocidad del viento (m s^{-1}). El color en las especies indica la pertenencia de estas a un grupo funcional.

el trimestre más cálido (b10) y frío (b11) del año. Dentro del mismo SM, *P. leiophylla*, *P. teocote*, *P. montezumae*, *P. cembroides* y *P. pseudostrobus* fue un grupo de especies (Fig. 5, color verde) relacionados con ambientes altitudinalmente intermedios. Por otro lado, el grupo de especies que incluyó a *P. devoniana* y *P. pringlei* Shaw (Fig. 5, color naranja) estuvo asociado a niveles altos de densidad aparente (dap) y porcentaje de arcilla en el suelo (arc).

En las Sierras de Chiapas se identificaron cinco grupos de especies de pino. El grupo mejor discriminado por el Análisis de Correspondencia Canónica lo constituyeron *P. maximinoi*, *P. teocote* y *P. oocarpa*, que responden a valores medios de temperatura (b8, b6 y b10), presión de vapor de agua (vap) y altitudes menores (alt) (Fig. 6, color azul). La especie *P. hartwegii* fue la única integrante de

su grupo y su distribución se asoció a zonas con alta incidencia de radiación solar (rad) (Fig. 6, color naranja). Por otro lado, la altitud (alt) fue la variable que mejor caracterizó la distribución del grupo conformado por *P. patula*, *P. montezumae*, *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus* (Fig. 6, color rosa). En la SMCh, la distribución de *P. chiapensis* y *P. douglasiana* mostró mayor relación a sitios con alto contenido de arcilla (arc) y velocidad del viento (vel) (Fig. 6, color verde). Las especies *P. devoniana* y *P. tecunumanii* se asociaron con niveles intermedios de precipitación en el trimestre más cálido (b18) del año (Fig. 6, color morado).

En la SBC, el grupo conformado por *P. jeffreyi* Balf., *P. lambertiana* Douglas, *P. californiarum* D. K. Bailey, *P. quadrifolia* Parl. ex Sudw. y *P. contorta* Douglas ex Loudon (Fig. 7, color naranja) mostró poca preferencia por algún

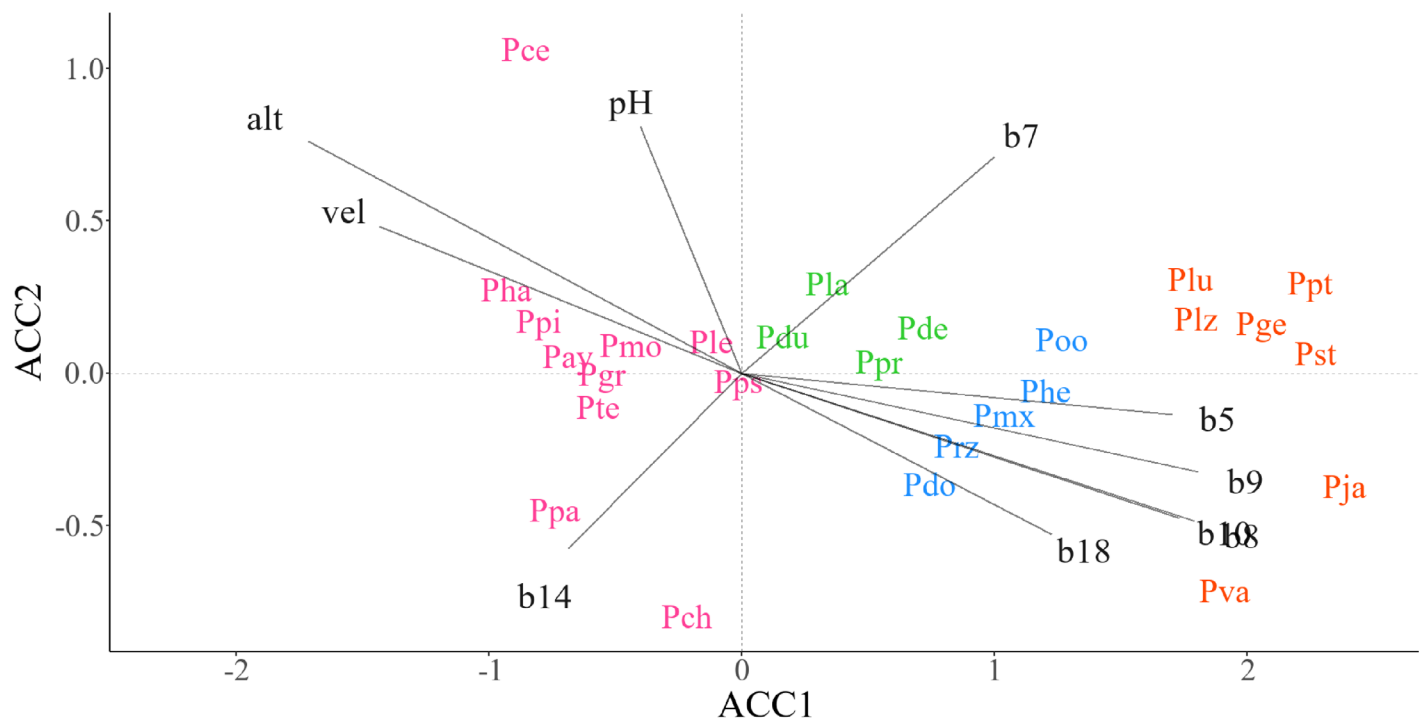


Figura 4: Diagrama de ordenación que resulta del Análisis de Correspondencia Canónica (ACCAA) entre datos de abundancia espacial de especies de pino y valores ambientales promedio en celdas de $\sim 10 \times 10$ km en la Faja Volcánica Transmexicana (FVT). Especies: Pay=*P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl., Pce=*P. cembroides* Zucc., Pch=*P. chiapensis* Martínez, Pde=*P. devoniana* Lindl., Pdo=*P. douglasiana* Martínez, Pdu=*P. durangensis* Martínez, Pge=*P. georginae* Pérez de la Rosa, Pgr=*P. greggii* Engelm. ex Parl., Pha=*P. hartwegii* Lindl., Phe=*P. herrerae* Martínez, Pja=*P. jaliscana* Pérez de la Rosa, Pla=*P. lawsonii* Roesl. ex Gordon, Ple=*P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham., Plz=*P. lumholtzii* B.L. Rob. & Fernald, Plu=*P. luzmariae* Pérez de la Rosa, Pmx=*P. maximinoi* H. E. Moore, Pmo=*P. montezumae* Lamb., Poo=*P. oocarpa* Schiede ex Schltdl., Ppa=*P. patula* Schiede ex Schltdl. & Cham., Ppi=*P. pinceana* Gordon, Ppt=*P. praetermissa* Styles & McVaugh, Ppr=*P. pringlei* Shaw, Pps=*P. pseudostrobus* Lindl., Prz=*P. rzedowskii* Madrigal & M. Caball., Pst=*P. strobiformis* Engelm., Pte=*P. teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham., Pva=*P. vallartensis* Pérez de la Rosa. Variables ambientales: alt=altitud (msnm), b10=temperatura media del trimestre más cálido ($^{\circ}\text{C}$), b14=precipitación del mes más seco (mm), b18=precipitación del trimestre más cálido (mm), b5=temperatura máxima del mes más cálido ($^{\circ}\text{C}$), b7=rango anual de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), b8=temperatura media del trimestre más húmedo ($^{\circ}\text{C}$), b9=temperatura media del trimestre más seco ($^{\circ}\text{C}$), pH=potencial de hidrogeno, vel=velocidad del viento (m s^{-1}). El color en las especies indica la pertenencia de estas a un grupo funcional.

gradiente ambiental específico. Mientras que la distribución de *P. radiata* y *P. muricata* D. Don se caracterizó por tener las mayores precipitaciones en el mes más seco (b14) y suelos con alto contenido de arcilla (arc) (Fig. 7, color verde). Así mismo, *P. coulteri* D. Don (Fig. 7, color azul) y *P. attenuata* Lemmon (Fig. 7, color rosa) fueron las únicas especies de sus respectivos grupos.

Discusión

Especies estudiadas

La composición (o estructura florística) de los ecosistemas con presencia de especies de *Pinus* en los SM de México, coincide con sus áreas descritas en estudios biogeográficos en México (Farjon, 1996; Sánchez-González,

2008; Sáenz-Ceja et al., 2022; Sosa-Díaz et al., 2024). Sin embargo, el número de especies registradas difiere al de otros estudios, p. ej., para las SBC se registraron nueve especies, resultado que coincide con Farjon (1996), pero difiere de las 10 mencionadas por Sáenz-Ceja et al. (2022) y las 19 mencionadas por Sánchez-González (2008). Tales diferencias se deben a que la taxonomía del género se encuentra en continua evolución, empleando nuevas y mejores técnicas para la determinación de especies. En esta investigación se consideraron como válidas las especies reconocidas por Farjon (2005) y se complementaron con estudios filogenéticos recientes (Pérez De La Rosa y Gernandt, 2017; Montes et al., 2019, 2022; Buck et al., 2020, 2023).

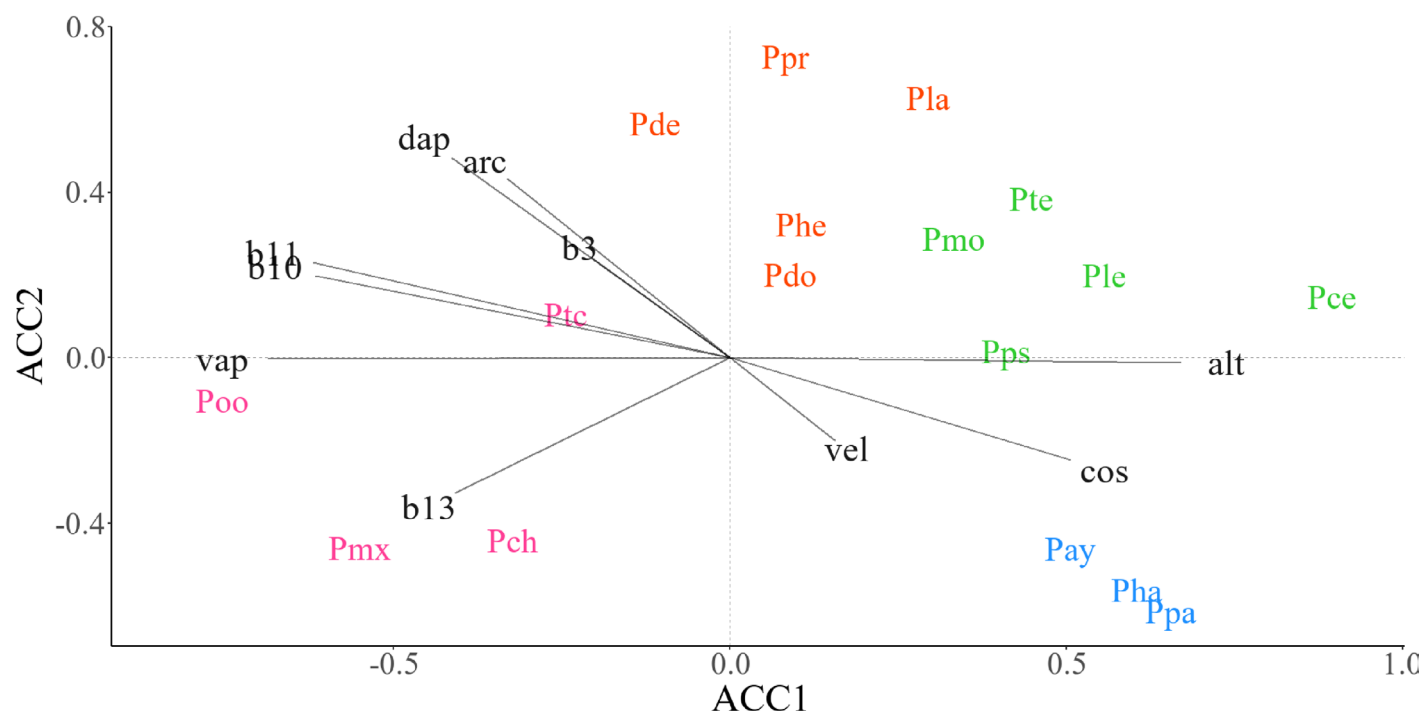


Figura 5. Diagrama de ordenación que resulta del Análisis de Correspondencia Canónica (ACCAA) basado en datos de abundancia espacial (ACCAA) de especies de pino y promedio de variables ambientales en celdas de $\sim 10 \times 10$ km en la Sierra Madre del Sur (SMS). Especies: Pay=*P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl., Pce=*P. cembroides* Zucc., Pch=*P. chiapensis* Martínez, Pde=*P. devoniana* Lindl., Pdo=*P. douglasiana* Martínez, Pha=*P. hartwegii* Lindl., Phe=*P. herrerae* Martínez, Pla=*P. lawsonii* Roetzl ex Gordon, Ple=*P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham., Pmx=*P. maximinoi* H. E. Moore, Pmo=*P. montezumae* Lamb., Poo=*P. oocarpa* Schiede ex Schltdl., Ppa=*P. patula* Schiede ex Schltdl. & Cham., Ppr=*P. pringlei* Shaw, Pps=*P. pseudostrobus* Lindl., Ptc=*P. tecunumanii* F. Scherdtf. ex Eguiluz & J.P. Perry, Pte=*P. teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham. Variables ambientales: alt=altitud (msnm), arc=partículas de arcilla (%), b10=temperatura media del trimestre más cálido ($^{\circ}\text{C}$), b11=temperatura media del trimestre más frío ($^{\circ}\text{C}$), b13=precipitación del mes más lluvioso (mm), b3=isotermalidad ($^{\circ}\text{C}$), cos=contenido de carbono orgánico (%), dap=densidad aparente del suelo (kg m^{-3}), vap=presión de vapor de agua (kPa), vel=velocidad del viento (m s^{-1}). El color en las especies indica la pertenencia de estas a un grupo funcional.

Desempeño del análisis canónico

La inercia explicada por los Análisis de Correspondencia Canónica apoyados en datos de abundancia (ACCAA) fue, en general, baja (30.3% en promedio). Las varianzas acumuladas fueron de 49.5 y 72.8% para los dos y cuatro primeros ejes canónicos. Este hallazgo es típico para este tipo de análisis, ya que las especies pueden responder de forma diferente a las variables ambientales (ter Braak, 1989; Borcard et al., 2018). Sin embargo, análisis similares realizados por Galindo-Jaimes et al. (2002) en rodales con disturbio dominados por especies de *Pinus* en Chiapas (México), explicaron 51% (dos ejes) de la varianza total de los datos ambientales y de especies, lo que es claramente superior a la inercia explicada en nuestro estudio. Para la FVT, en este estudio se obtuvo un valor de varianza expli-

cada de 35.5%, el cual es también sustancialmente menor a 52 y 49.9% de varianza explicada para comunidades de pino-encino evaluadas a nivel de sitio en el occidente (Jalisco) y en un gradiente altitudinal del centro de México (Estado de México) reportadas por Arenas-Navarro et al. (2020a) y Sánchez-González y López-Mata (2003), respectivamente.

Es importante tener presente que la variación en los datos ambientales es dependiente del tamaño de las celdas espaciales. Aun así, se ha comprobado que el ACC tiene un desempeño robusto (ter Braak, 1989; McCune, 1997; Guisan et al., 1999) y proporciona información relevante sobre la coexistencia entre especies y su relación con gradientes ambientales (Guisan et al., 1999; Sánchez-González y López-Mata, 2003). Además, la significancia estadística del análisis ($p=0.001$), determinada a través de pruebas de



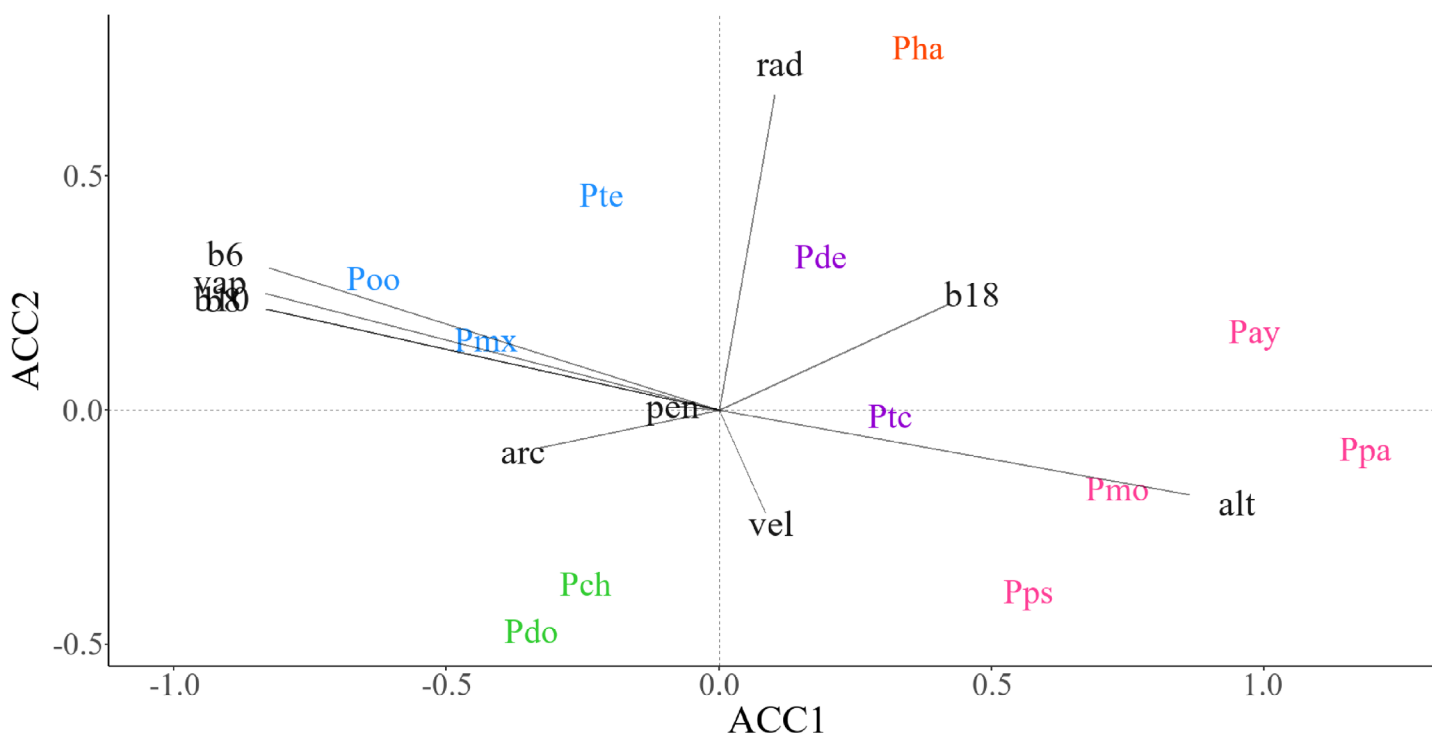


Figura 6: Diagrama de ordenación que resulta del Análisis de Correspondencia Canónica (ACCAA) basado en datos de abundancia espacial de especies de pino y promedio de variables ambientales en celdas de $\sim 10 \times 10$ km en la Sierritas de Chiapas (SMCh). Especies: Pay=*P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl., Pch=*P. chiapensis* Martínez, Pde=*P. devoniana* Lindl., Pdo=*P. douglasiana* Martínez, Pha=*P. hartwegii* Lindl., Pmx=*P. maximinoi* H. E. Moore, Pmo=*P. montezumae* Lamb., Poo=*P. oocarpa* Schiede ex Schltdl., Ppa=*P. patula* Schiede ex Schltdl. & Cham., Pps=*P. pseudostrobus* Lindl., Ptc=*P. tecunumanii* F. Schwerdtf. ex Eguluz & J.P. Perry, Pte=*P. teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham. Variables ambientales: alt=altitud (msnm), arc=partículas de arcilla (%), b10=temperatura media del trimestre más cálido ($^{\circ}\text{C}$), b18=precipitación del trimestre más cálido (mm), b6=temperatura mínima del mes más frío ($^{\circ}\text{C}$), b8=temperatura media del trimestre más húmedo ($^{\circ}\text{C}$), pen=pendiente del terreno (%), rad=radiación solar ($\text{KJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), vap=presión de vapor de agua (kPa), vel=velocidad del viento (m s^{-1}). El color en las especies indica la pertenencia de estas a un grupo funcional.

permutación (1000 repeticiones), evidencia una aproximación robusta sobre la relación especies-ambiente (McCune, 1997; Sánchez-González y López-Mata, 2003) observadas en este estudio.

Relaciones ecológicas de especies de pino en México

Con base en un extenso análisis bibliográfico, se determinó que en México existe poca evidencia respecto a la identificación de grupos funcionales del género *Pinus*. Aunque existen estudios a nivel de sitio que reportan la coexistencia de especies del género, debido a las diferencias de escala y a los propósitos de tales estudios, consideramos no pertinente contrastar nuestros resultados con tales evidencias. Si consideramos estudios regionales, como la descripción

de coníferas de Farjon (2017), puede deducirse que, a lo largo de su distribución, *P. pseudostrobus* se asocia con al menos 16 especies de pino. Así mismo, con base en su rango altitudinal, Sandoval-García et al. (2020) afirman que esta especie se asocia con al menos 17 y 12 especies en la FVT y la SMS, respectivamente. Tales evidencias son razonables, ya que *P. pseudostrobus* es la tercera especie mexicana de pino con el rango altitudinal (850-3250 m) y geográfico más amplio (Gernandt y Pérez-De La Rosa, 2014; Farjon, 2017), lo que le permite tolerar diversos ambientes, coexistir y asociarse con diversas especies de pino. Desafortunadamente, tales referencias no ofrecen detalles sobre las especies con mayor o menor afinidad ambiental a *P. pseudostrobus*. Uno de los principales aportes de esta investigación es la identificación de especies de pino con



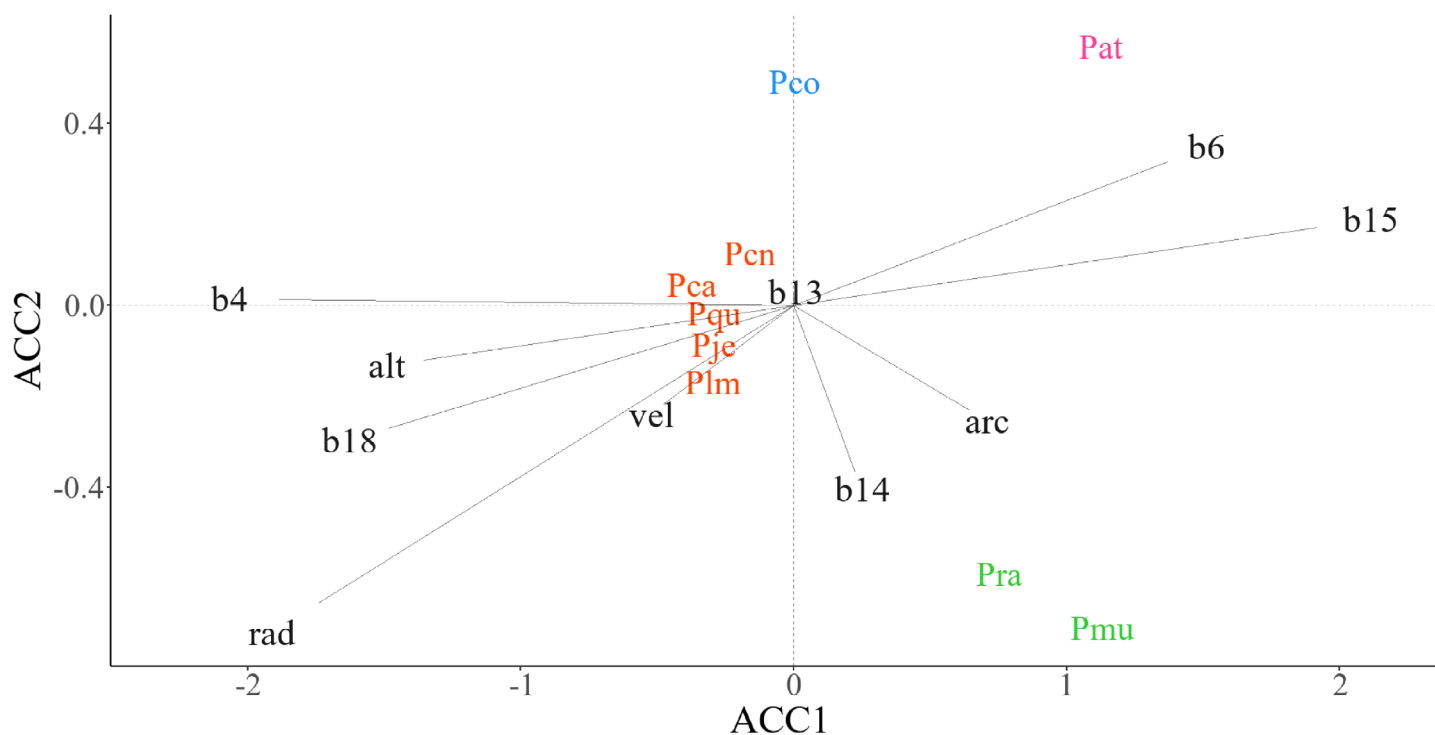


Figura 7: Diagrama de ordenación que resulta del Análisis de Correspondencia Canónica (ACCAA) basado en datos de abundancia espacial de especies de pino y promedio de variables ambientales en celdas de $\sim 10 \times 10$ km en la Sierras de Baja California (SBC). Especies: Pat=*P. attenuata* Lemmon, Pca=*P. californiarum* D. K. Bailey, Pcn=*P. contorta* Douglas ex Loudon, Pco=*P. coulteri* D. Don, Pje=*P. jeffreyi* Balf., Plm=*P. lambertiana* Douglas, Pmu=*P. muricata* D. Don, Pqu=*P. quadrifolia* Parl. ex Sudw., Pra=*P. radiata* D. Don. Variables ambientales: alt=altitud (m s.n.m.), arc=partículas de arcilla (%), b13=precipitación del mes más lluvioso (mm), b14=precipitación del mes más seco (mm), b15=estacionalidad de la precipitación (mm), b18=precipitación del trimestre más cálido (mm), b4=estacionalidad de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), b6=temperatura mínima del mes más frío ($^{\circ}\text{C}$), rad=radiación solar ($\text{KJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), vel=velocidad del viento (m s^{-1}). El color en las especies indica la pertenencia de estas a un grupo funcional.

afinidades ambientales a nivel de sistema montañoso en México.

La identificación de grupos funcionales, como los abordados en este estudio, contribuyen a la comprensión de la afinidad ambiental en la distribución de las especies y pueden servir de respaldo en el diseño de estrategias de conservación y restauración basadas en especies con ecologías afines. Dentro del sector forestal mexicano, el agrupamiento de especies puede contribuir al diseño de esquemas de gestión basados en grupos de especies (Lujan-Soto et al., 2015). En este sentido, la agrupación de especies basada en rasgos morfológicos en bosques de Durango, México, realizada por Lujan-Soto et al. (2015) es coincidente con *P. durangensis*, *P. engelmannii*, *P. arizonica*, *P. leiophylla*, *P. teocote* y *P. strobiformis* como un grupo funcional en la SMOc (Fig. 2). La referencia anterior atendió aspectos pro-

ductivos ya que, en conjunto, las especies mencionadas representan el mayor volumen de madera cosechada en algunas zonas de la SMOc (Moctezuma-López y Flores, 2020). Por el contrario, no se han hecho intentos por identificar grupos de especies de pino que puedan ser considerados con fines de restauración en ambientes degradados o poco productivos, como lo pueden ser las agrupadas por su afinidad a suelos con altos niveles de pH en la SMOc (Fig. 2) y a suelos con densidad aparente alta en la SMOc (Fig. 3).

La agrupación de especies de pino en gradientes ambientales específicos en cada SM tiene implicaciones geográficas y filogenéticas. Por un lado, al tener patrones geográficos coincidentes es de esperar que las especies se relacionen de forma similar con respecto a los gradientes ambientales (Gernandt y Pérez-De La Rosa, 2014). Por otro lado, al ser grupos de especies filogenéticamente relacio-



nadas, no es sorprendente que algunas de ellas presenten un alto nivel de conservadurismo de nicho, lo que de igual forma justifica una ecología relativamente similar. Por ejemplo, Ortiz-Medrano et al. (2016) afirmaron que *P. cembroides*, *P. johannis* y *P. discolor* presentan un fuerte conservadurismo de nicho, que deriva en preferencias ecológicas similares, lo cual puede justificar la cercanía evidente de estas especies en los gráficos de ordenación generados en este estudio (Fig. 2, 3). En otro estudio, Dvorak et al. (2009) explicaron que la historia evolutiva y geográfica de *P. oocarpa* ha derivado en una estrecha relación ecológica con *P. tecunumanii*, *P. maximoi* y *P. patula*, condición que se reafirma en este estudio en la SMOr (Fig. 3), donde *P. oocarpa* y *P. patula* alcanzan su mayor latitud (Farjon y Filer, 2013) y en la SMS (Fig. 5) y la SMCh (Fig. 6), donde el resto de las especies tienen mayor relación con *P. oocarpa*.

Merece la pena mencionar que un factor no biológico que pudo haber forzado la agrupación de especies de pino en los análisis canónicos fue el uso de celdas espaciales de tamaño grande (~10 × 10 km) para simplificar los gradientes ambientales en cada SM y relacionarlos con los datos de ocurrencia. Desafortunadamente, el efecto de la magnitud de la resolución espacial para el estudio de la asociación de especies y su relación con el ambiente es un tema no explorado por la investigación científica.

Relación especies-ambiente

La historia evolutiva del género *Pinus* estuvo estrechamente ligada a la formación de los principales SM de México (Millar, 1993), siendo la topografía un elemento crucial en la diversificación de los linajes antiguos del género (Jin et al., 2021). A nivel de sitio, la topografía influye sobre el viento, temperatura, humedad, radiación solar, pH y flujo de nutrientes (Guisan y Zimmermann, 2000; Moeslund et al., 2013), que en conjunto condicionan el desarrollo de los árboles. Por ejemplo, la presencia de viento fuerte y altos niveles de radiación solar en altitudes elevadas, pueden limitar el reclutamiento de árboles jóvenes (Astudillo-Sánchez et al., 2019), aumentar la evapotranspiración y causar daños por desecación a árboles adultos (Han et al., 2012). Así mismo, en altitudes altas se propicia una disminución de la humedad, temperatura y oxígeno, lo que limita la descomposición de materia orgánica y condiciona la productividad (Sánchez-González

y López-Mata, 2005), siendo esta situación común en hábitats de pinos de alta montaña como *P. hartwegii* (Sánchez-González y López-Mata, 2003; Astudillo-Sánchez et al., 2019) y *P. culminicola* (Estrada-Castillón et al., 2015). Lo anterior respalda el hecho de que la altitud, la velocidad del viento, la radiación solar y la presión de vapor de agua hayan sido factores que influyen en la distribución de pinos en los SM estudiados (Cuadro 2).

Los factores edáficos son impulsores importantes de la distribución espacial de las plantas y sus comunidades (Sánchez-González y López-Mata, 2005; Estrada-Castillón et al., 2015). Particularmente, los suelos con textura fina favorecen la retención de humedad (Moeslund et al., 2013), facilitan la descomposición de materia orgánica (Xia et al., 2020), mejoran la distribución y disponibilidad de nutrientes en el suelo y propician que el sistema radicular sea eficiente en los árboles (Thammanu et al., 2021). Lo anterior respalda nuestro hallazgo de que el porcentaje de arcilla en el suelo es un factor que influye en la distribución de los pinos, al resultar seleccionado en cuatro de los seis SM. Sin embargo, el porcentaje bajo de inercia (entre 2.4 y 4.3 %) contribuida por esta variable a la inercia total del ACCAA (Cuadro 2) sugiere que, aunque son importantes, los factores edáficos juegan un rol secundario en la distribución espacial a escala regional de los pinos.

La estacionalidad de la precipitación (b15) tuvo la mayor influencia en la distribución de los pinos de la SBC. Esto coincide con lo reportado por Macías-Rodríguez et al. (2014) quienes afirman que la precipitación y su ritmo estacional condicionan el desarrollo de la vegetación en México, y el crecimiento de especies como *P. coulteri*, *P. quadrifolia* y *P. jeffreyi* en la SBC (Martijena, 2003). Así mismo, Alba-López et al. (2003) encontraron que la presencia de especies de pino en Chiapas es influenciada principalmente por la altitud, lo que concuerda con los resultados de este estudio, puesto que esa variable fue la que mayor varianza explicó en el ACC de la SMCh (Cuadro 2). En la FVT, más del 50 % de la varianza del ACC fue explicada por parámetros derivados de temperatura y precipitación y menos del 5% por variables de suelo (Cuadro 2). Este resultado coincide con lo reportado por Estrada-Castillón et al. (2015) y Sánchez-González y López-Mata (2003) en gradientes altitudinales del centro (FVT) y nores-te (SMOr) de México. Esto indica que los factores edáficos



afectan la distribución a escala local, mientras que el clima lo hace a escalas más generales (Sánchez-González y López-Mata, 2005).

Finalmente, el hecho de que algunas especies se hayan ubicado muy cerca del origen de los gráficos de ordenación del ACCAA, indica que tales especies no mostraron una relación clara con las variables representadas por los primeros dos ejes canónicos. Lo anterior puede deberse a dos razones principales. En primer lugar, es posible que dichas especies sean elementos comunes (especies generalistas) del SM en cuestión. Es decir, son especies que se encuentran ampliamente distribuidas en el espacio ambiental y no muestran afinidad particular hacia ambientes específicos. Por ejemplo, *P. leiophylla* en la SMOc (Fig. 2) y FVT (Fig. 4), y *P. montezumae* y *P. pseudostrobus* en la SMOc (Fig. 3). En segundo lugar, el uso del rango geográfico y ambiental incompleto de las especies en los análisis canónicos. Por ejemplo, la SBC representa la distribución marginal de *P. contorta*, *P. jeffreyi* y *P. lambertiana*, mientras que su distribución geográfica natural alcanza el sur de Alaska para la primera, y Oregón (EUA) en las dos restantes (Farjon y Filer, 2013). Es posible que la falta del espectro ambiental completo de estas especies dificulte la observación de una relación clara entre estas y los gradientes ambientales de la SBC.

Conclusiones

Este estudio presenta un análisis general de las asociaciones ecológicas del género *Pinus* a nivel de sistema montañoso en México y la relación de tales asociaciones con gradientes ambientales. Mediante análisis de correspondencia canónica se identificaron al menos cuatro grupos de especies de pinos con preferencias ecológicas relativamente similares en cada sistema montañoso de México. Las variables ambientales mayormente incidentes sobre la distribución de los pinos en México son altitud, presión de vapor de agua, radiación solar, velocidad del viento y el porcentaje de arcilla en el suelo, aunque la magnitud en la importancia de tales factores varía a nivel regional. La identificación de especies con preferencias ecológicas similares es importante para gestionar el mantenimiento de la diversidad ecológica, identificar grupos de especies con mayor o menor resiliencia ante el cambio climático y diseñar esquemas de gestión forestal multipropósito.

Contribución de autores

LSD concibió y diseñó el estudio, realizó la búsqueda, revisión y depuración de las bases de datos. JRV y JMG apoyaron en el análisis estadístico e interpretación de resultados y revisión del manuscrito. GAP, HMDLSP y LLM revisaron y aprobaron el manuscrito final.

Financiamiento

LSD contó con una beca otorgada por la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) durante sus estudios doctorales en el Colegio de Postgraduados.

Agradecimientos

Agradecemos al Colegio de Postgraduados, institución donde el primer autor realizó sus estudios doctorales. Profundo agradecimiento a los revisores anónimos y al editor asociado por sus atinadas observaciones para mejorar el presente manuscrito.

Literatura citada

- Alba-López, M. P., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y M. A. Castillo-Santiago. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus* ssp. en la Altiplanicie Central de Chiapas, México. *Botanical Sciences* 73: 7-15. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1675>
- Arenas-Navarro, M., F. García-Oliva, A. Torres-Miranda, O. Téllez-Valdés y K. Oyama. 2020a. Environmental filters determine the distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot in Western Mexico. *Botanical Sciences* 98(2): 219-237. DOI: <https://doi.org/10.17129/BOTSCI.2398>
- Arenas-Navarro, M., O. Téllez-Valdés, G. López-Segoviano, M. Murguía-Romero y J. S. Tello. 2020b. Environmental correlates of leguminosae species richness in Mexico: Quantifying the contributions of energy and environmental seasonality. *Biotropica* 52(1): 70-80. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12735>
- Astudillo-Sánchez, C. C., M. S. Fowler, J. Villanueva-Díaz, A. R. Endara-Agramont y L. Soria-Díaz. 2019. Recruitment and facilitation in *Pinus hartwegii*, a Mexican alpine treeline ecotone, with potential responses to climate warming. *Trees* 33: 1087-1100. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01844-3>



- Borcard, D., F. Gillet y P. Legendre. 2018. Numerical ecology with R (2nd ed.). Springer. Cham, Suiza. 440 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>
- Buck, R., S. Hyasat, A. Hossfeld y L. Flores-Rentería. 2020. Patterns of hybridization and cryptic introgression among one- and four-needled pinyon pines. *Annals of Botany* 126(3): 401-411. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa045>
- Buck, R., D. Ortega-Del Vecchyo, C. Gehring, R. Michelson, D. Flores-Rentería, B. Klein, A. V. Whipple y L. Flores-Rentería. 2023. Sequential hybridization may have facilitated ecological transitions in the Southwestern pinyon pine syngameon. *New Phytologist* 237(6): 2435-2449. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.18543>
- CONABIO. 2024. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. Registros de ejemplares. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. <http://www.snib.mx/ejemplares/descarga/> (consultado febrero de 2024).
- Dvorak, W. S., K. M. Potter, V. D. Hipkins y G. R. Hodge. 2009. Genetic diversity and gene exchange in *Pinus oocarpa*, a Mesoamerican pine with resistance to the pitch Canker fungus (*Fusarium circinatum*). *International Journal of Plant Sciences* 170(5): 609-626. DOI: <https://doi.org/10.1086/597780>
- Estrada-Castillón, E., J. R. Arévalo, J. Á. Villarreal-Quintanilla, M. M. Salinas-Rodríguez, J. A. Encina-Domínguez, H. González-Rodríguez y C. M. Cantú-Ayala. 2015. Classification and ordination of main plant communities along an altitudinal gradient in the arid and temperate climates of northeastern Mexico. *The Science of Nature* 102(59): 1-11. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-015-1306-3>
- Farjon, A. 1996. Biodiversity of *Pinus* (Pinaceae) in Mexico: Speciation and palaeo-endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121(4): 365-384. DOI: <https://doi.org/10.1006/bojl.1996.0041>
- Farjon, A. 2005. Index of botanical names of pines. In: *Index of Botanical Names of Pines*. 2nd ed. Ed. Brill. Leiden, Países Bajos. Pp. 232-235. DOI: https://doi.org/10.1163/9789047415169_010
- Farjon, A. 2017. A handbook of the world's conifers. 2nd ed. Ed. Brill. Leiden, Países Bajos. 1553 pp.
- Farjon, A. y D. Filer. 2013. An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status. Ed. Brill. Leiden, Países Bajos. 512 pp.
- Galindo-Jaimes, L., M. González-Espinosa, P. Quintana-Ascencio y L. García-Barrios. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, México. *Plant Ecology* 162(2): 259-272. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1020309004233>
- GBIF. 2024. Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org> (consultado febrero de 2024).
- Gernandt, D. S. y J. A. Pérez-De La Rosa. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(1): 126-133. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- Google. 2024. Google Académico. <https://scholar.google.com> (consultado marzo de 2024).
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135(2-3): 147-186. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Guisan, A., S. B. Weiss y A. D. Weiss. 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology* 143(1): 107-122. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1009841519580>
- Han, A. R., S. K. Lee, G. U. Suh, Y. Park y P. S. Park. 2012. Wind and topography influence the crown growth of *Picea jezoensis* in a subalpine forest on Mt. Deogyu, Korea. *Agricultural and Forest Meteorology* 166: 207-214. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.07.017>
- Hengl, T., J. Mendes de Jesus, R. A. MacMillan, N. H. Batjes, G. B. M. Heuvelink, E. Ribeiro, A. Samuel-Rosa, B. Kempen, J. G. B. Leenaars, M. G. Walsh y M. Ruiperez Gonzalez. 2014. SoilGrids1km - Global Soil Information Based on Automated Mapping. *PLoS ONE* 9(8): e105992. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105992>
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15): 1965-1978. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Jin, W. T., D. S. Gernandt, C. Wehenkel, X. M. Xia, X. X. Wei y X. Q. Wang. 2021. Phylogenomic and ecological analyses reveal the spatiotemporal evolution of global pines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118(20): 1-11. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.2022302118>
- Kassambara, A. y F. Mundt. 2020. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package



- version 1.0.7. <https://cran.r-project.org/package=factextra> (consultado febrero de 2024).
- Lujan-Soto, J. E., J. J. Corral-Rivas, O. A. Aguirre-Calderón y K. V. Gadow. 2015. Grouping forest tree species on the Sierra Madre occidental, Mexico. *Allgemeine Forst- Und Jagdzeitung* 186(3-4): 63-71.
- Macías-Rodríguez, M. Á., M. Peinado-Lorca, J. Giménez-de Azcárate, J. L. Aguirre-Martínez y J. Delgadillo-Rodríguez. 2014. Clasificación bioclimática de la vertiente del pacífico mexicano y su relación con la vegetación potencial. *Acta Botanica Mexicana* 109: 133-165. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm109.2014.194>
- Martijena, N. E. 2003. El Niño-Southern Oscillation and precipitation history in Baja California: Reconstruction using tree ring records. *Geofísica Internacional* 42(3): 351-362. DOI: <https://doi.org/10.22201/igeof.00167169p.2003.42.3.952>
- McCune, B. 1997. Influence of noisy environmental data on canonical correspondence analysis. *Ecology* 78(8): 2617-2623. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[2617:IONEDO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[2617:IONEDO]2.0.CO;2)
- Millar, C. I. 1993. Impact of the Eocene on the Evolution of *Pinus* L. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80(2): 471-489. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399795>
- Moctezuma-López, G. y A. Flores. 2020. Importancia económica del pino (*Pinus* spp.) como recurso natural en México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 11(60): 161-185. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v11i60.720>
- Moeslund, J. E., L. Arge, P. K. Bøcher, T. Dalgaard y J. C. Svenning. 2013. Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. *Nordic Journal of Botany* 31(2): 129-144. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00082.x>
- Montes, J. R., P. Peláez, A. Moreno-Letelier y D. S. Gernandt. 2022. Coalescent-based species delimitation in North American pinyon pines using low-copy nuclear genes and plastomes. *American Journal of Botany* 109(5): 706-726. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajb2.1847>
- Montes, J. R., P. Peláez, A. Willyard, A. Moreno-Letelier, D. Piñero y D. S. Gernandt. 2019. Phylogenetics of *Pinus* Subsection *Cembroides* Engelm. (Pinaceae) inferred from low-copy nuclear gene sequences. *Systematic Botany* 44(3): 501-518. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364419x15620113920563>
- Morrone, J. J., T. Escalante y G. Rodríguez-Tapia. 2017. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa* 4277(2): 277-279. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8>
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin y R. B. O'Hara. 2022. *vegan: Community Ecology Package*. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> (consultado marzo de 2024).
- Ortiz-Medrano, A., D. P. Scantlebury, A. Vázquez-Lobo, A. Mastretta-Yanes y D. Piñero. 2016. Morphological and niche divergence of pinyon pines. *Ecology and Evolution* 6(9): 2886-2896. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.1994>
- Pérez De La Rosa, J. A. y D. S. Gernandt. 2017. *Pinus vallartensis* (Pinaceae), a new species from Western Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* 331(2): 233-242. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.331.2.7>
- R Core Team. 2022. *R: A language and environment for statistical computing*. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/> (consultado enero de 2023).
- Sáenz-Ceja, J. E., M. Arenas-Navarro y A. Torres-Miranda. 2022. Prioritizing conservation areas and vulnerability analyses of the genus *Pinus* L. (Pinaceae) in Mexico. *Journal for Nature Conservation* 67: 126171. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2022.126171>
- Saldaña-Acosta, A., J. A. Meave, H. Paz, L. R. Sánchez-Velásquez, J. L. Villaseñor y M. Martínez-Ramos. 2008. Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Acta Oecologica* 34(1): 111-121. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.04.006>
- Sánchez-González, A. 2008. Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y Bosques* 14(1): 107-120. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2008.1411222>
- Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales Del Instituto de Biología. Serie Botánica* 74(1): 47-71.
- Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 2005. Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distributions* 11(6): 567-575. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00186.x>
- Sandoval-García, R., R. González-Cubas y A. Bautista-Cruz. 2020. Asociación ecológica de *Pinus pseudostrobus* (Pinaceae)



- como respuesta de las variaciones biogeográficas en el Centro-Sur de México. *Acta Botanica Mexicana* 127: e1627. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1627>
- Scopus. 2024. Grupo Elsevier. <https://www.scopus.com/search/form.uri?display=basic#basic> (consultado enero de 2023).
- SEINet. 2024. SEINet - Arizona - New Mexico Chapter National Science Foundation. <https://swbiodiversity.org/> (consultado febrero de 2024).
- Sosa-Díaz, L., J. R. Valdez-Lazalde, G. Ángeles-Pérez, H. M. de los Santos-Posadas y L. López-Mata. 2024. Áreas de riqueza y centros probables de diversificación de *Pinus* en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 95: 1-17. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2024.95.5297>
- ter Braak, C. J. F. 1989. CANOCO - an extension of DECORANA to analyze species-environment relationships. *Hydrobiologia* 184(3): 169-170. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02392953>
- Thammanu, S., D. Marod, H. Han, N. Bhusal, L. Asanok, P. Ketdee, H. Gaewsingha, S. Lee y J. Chung. 2021. The influence of environmental factors on species composition and distribution in a community forest in Northern Thailand. *Journal of Forestry Research* 32(2): 649-662. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01239-y>
- WoS. 2024. Web of Science. Grupo Clarivate. <https://www.webofscience.com> (consultado Marzo de 2024).
- Xia, Q., T. Rufty y W. Shi. 2020. Soil microbial diversity and composition: Links to soil texture and associated properties. *Soil Biology and Biochemistry* 149: 107953. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107953>



Apéndice 1: Matriz de presencia-ausencia de especies del género *Pinus* en los principales sistemas montañosos de México. FVT=Faja Volcánica Transmexicana; SBC=Sierras Baja California Norte; SMCh=Sierras de Chiapas; SMOc=Sierra Madre Occidental; SMOr=Sierra Madre Oriental; SMS=Sierra Madre del Sur. *= Las especies *P. caribaea* Morelet y *P. lagunae* (Robert-Passini) Passini tienen distribución natural en México, pero fuera de los principales sistemas montañosos.

Especie*	FVT	SBC	SMCh	SMOc	SMOr	SMS
<i>Pinus arizonica</i> Engelm.				X	X	
<i>Pinus attenuata</i> Lemmon		X				
<i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltdl.	X		X		X	X
<i>Pinus brachyptera</i> Engelm.				X	X	
<i>Pinus californiarum</i> D. K. Bailey		X				
<i>Pinus cembroides</i> Zucc.	X			X	X	X
<i>Pinus chiapensis</i> Martínez	X		X		X	X
<i>Pinus contorta</i> Douglas ex Loudon		X				
<i>Pinus coulteri</i> D. Don		X				
<i>Pinus culminicola</i> Andresen & Beaman					X	
<i>Pinus devoniana</i> Lindl.	X		X	X	X	X
<i>Pinus discolor</i> D.K. Bailey & Hawksw.				X	X	
<i>Pinus douglasiana</i> Martínez	X		X	X	X	X
<i>Pinus durangensis</i> Martínez	X			X	X	
<i>Pinus engelmannii</i> Carrière				X	X	
<i>Pinus georginae</i> Pérez de la Rosa	X					
<i>Pinus greggii</i> Engelm. ex Parl.	X				X	
<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	X		X	X	X	X
<i>Pinus herrerae</i> Martínez	X			X		X
<i>Pinus jaliscana</i> Pérez de la Rosa	X					
<i>Pinus jeffreyi</i> Balf.		X				
<i>Pinus johannis</i> M.-F. Robert					X	
<i>Pinus lambertiana</i> Douglas		X				
<i>Pinus lawsonii</i> Roehl ex Gordon	X					X
<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schltdl. & Cham.	X			X	X	X
<i>Pinus lumholtzii</i> B.L. Rob. & Fernald	X			X		
<i>Pinus luzmariae</i> Pérez de la Rosa	X			X		
<i>Pinus maximartinezii</i> Rzed.				X		
<i>Pinus maximinoi</i> H.E. Moore	X		X	X		X
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	X		X	X	X	X
<i>Pinus muricata</i> D. Don		X				
<i>Pinus nelsonii</i> Shaw					X	
<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltdl.	X		X	X	X	X
<i>Pinus patula</i> Schiede ex Schltdl. & Cham.	X		X		X	X
<i>Pinus pinceana</i> Gordon	X			X	X	
<i>Pinus praetermissa</i> Styles & McVaugh	X			X		
<i>Pinus pringlei</i> Shaw	X					X
<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	X		X	X	X	X
<i>Pinus quadrifolia</i> Parl. ex Sudw.		X				



Apéndice 1: Continuación.

Especie*	FVT	SBC	SMCh	SMOc	SMOr	SMS
<i>Pinus radiata</i> D. Don		X				
<i>Pinus remota</i> (Little) D.K. Bailey & Hawksw.				X	X	
<i>Pinus rzedowskii</i> Madrigal & M.Caball.	X					
<i>Pinus strobiformis</i> Engelm.	X			X	X	
<i>Pinus tecunumanii</i> F. Schwerdtf. ex Eguiluz & J.P. Perry			X			X
<i>Pinus teocote</i> Schiede ex Schltdl. et Cham.	X		X	X	X	X
<i>Pinus vallartensis</i> Pérez de la Rosa	X					

Apéndice 2: Factores ambientales y su correlación con los primeros dos ejes de un análisis de Correspondencia Canónica (ACCAA) basado en datos de abundancia espacial y variables ambientales promedio en celdas de 10 × 10 km en los principales sistemas montañosos de México. El orden de los valores es: correlación entre las variables ambientales y el primer y segundo eje canónico del ACCAA, respectivamente. FVT=Faja Volcánica Transmexicana; SBC=Sierras de Baja California; SMCh=Sierras de Chiapas; SMOc=Sierra Madre Occidental; SMOr=Sierra Madre Oriental; SMS=Sierra Madre del Sur. Variables ambientales de temperatura: b3=isotermalidad ((b2/b7) (×100)); b5=máxima del mes más cálido (°C); b6=mínima del mes más frío (°C); b8=media del trimestre más húmedo (°C); b9=media del cuarto más seco (°C); b10=media del trimestre más cálido (°C); b11=media del trimestre más frío (°C); b7=rango anual (b5-b6) (°C); b4=estacionalidad (Ds×10); b2=rango diurno medio (°C). Precipitación: b13=del mes más lluvioso (mm); b14=del mes más seco (mm); b16=del trimestre más húmedo (mm); b18=del trimestre más cálido (mm); b19=del trimestre más frío (mm); b15=estacionalidad (C.V./10). Suelo: dap=densidad aparente (kg m⁻³); cos=carbono orgánico (%); arc=contenido de arcilla (%). Topografía: alt=altitud (m s.n.m.); pen=pendiente del terreno (%). Atmósfera: rad=radiación solar (KJ m⁻² día⁻¹); vel=velocidad del viento (m s⁻¹); vap=presión de vapor de agua (kPa). --- variable no considerada dentro de las 10 más importantes de cada sistema montañoso.

Variable	FVT	SBC	SMCh	SMOc	SMOr	SMS
Temperatura						
b2	---	---	---	---	-0.7 – 0.2	---
b3	---	---	---	---	---	-0.3 – 0.3
b4	---	-0.8 – 0.1	---	0.4 – -0.2	---	---
b5	0.8 – -0.1	---	---	---	---	---
b6	---	0.6 – 0.1	-0.9 – 0.3	---	0.6 – 0.5	---
b7	0.5 – 0.3	---	---	---	---	---
b8	0.8 – -0.2	---	-0.9 – 0.2	---	---	---
b9	0.8 – -0.1	---	---	---	0.2 – 0.5	---
b10	0.8 – -0.2	---	-0.9 – 0.2	---	---	-0.9 – 0.3
b11	---	---	---	---	0.4 – 0.6	-0.9 – 0.3
Precipitación						
b13	---	0.1 – 0.1	---	---	0.9 – 0.1	-0.6 – -0.5
b14	-0.4 – -0.7	0.1 – -0.2	---	---	---	---
b15	---	0.9 – 0.1	---	---	---	---
b16	---	---	---	-0.6 – -0.4	---	---
b18	0.6 – -0.2	-0.7 – -0.1	0.4 – 0.2	---	---	---
b19	---	---	---	-0.2 – -0.7	0.6 – -0.3	---
Suelo						
dap	---	---	---	---	-0.8 – 0.1	-0.6 – 0.7
cos	---	---	---	-0.3 – -0.3	---	0.7 – -0.3
arc	---	0.3 – -0.1	-0.3 – -0.1	-0.4 – 0.4	---	-0.5 – 0.6



Apéndice 2: Continuación.

Variable	FVT	SBC	SMCh	SMOc	SMOr	SMS
pH	-0.2 – 0.4	---	---	0.2 – 0.4	---	---
Topografía						
alt	-0.8 – 0.3	-0.6 – -0.1	0.9 – -0.2	0.5 – 0.1	-0.3 – -0.3	0.9 – 0.1
pen	---	---	-0.1 – 0.1	---	---	---
Atmósfera						
rad	---	-0.8 – -0.3	0.1 – 0.7	0.1 – -0.1	0.3 – 0.4	---
vel	-0.7 – 0.2	-0.2 – -0.1	0.1 – -0.2	0.8 – -0.1	-0.6 – -0.5	0.2 – -0.3
vap	---	---	-0.9 – 0.3	-0.8 – 0.1	---	-0.9 – 0.1

Apéndice 3: Resultados de pruebas de permutación para variables en un Análisis de Correspondencia Canónico basado en datos de abundancia (ACCAA) de especies de pino y promedios de variables ambientales en celdas espaciales de 10 × 10 km en los principales sistemas montañosos de México. FVT=Faja Volcánica Transmexicana; SBC=Sierras de Baja California; SMCh=Sierras de Chiapas; SMOc=Sierra Madre Occidental; SMOr=Sierra Madre Oriental; SMS=Sierra Madre del Sur.

SM	Variable	g.l.	Chi-cuadrado	F	P(>F)	Significancia	% inercia
FVT	b9	1	0.4742	50.9433	0.001	***	17.17
FVT	b14	1	0.2918	31.3442	0.001	***	10.57
FVT	b18	1	0.2574	27.6564	0.001	***	9.32
FVT	alt	1	0.178	19.1263	0.001	***	6.45
FVT	vel	1	0.1408	15.1277	0.001	***	5.10
FVT	b5	1	0.1336	14.3563	0.001	***	4.84
FVT	pH	1	0.1112	11.9497	0.001	***	4.03
FVT	b7	1	0.096	10.3165	0.001	***	3.48
FVT	b10	1	0.0943	10.1278	0.001	***	3.42
FVT	b8	1	0.0847	9.1043	0.001	***	3.07
SBC	b15	1	0.68987	68.9987	0.001	***	32.52
SBC	b18	1	0.34162	34.1677	0.001	***	16.10
SBC	alt	1	0.14967	14.9693	0.001	***	7.06
SBC	b6	1	0.14717	14.7196	0.001	***	6.94
SBC	b4	1	0.14379	14.3818	0.001	***	6.78
SBC	b14	1	0.11222	11.2243	0.001	***	5.29
SBC	rad	1	0.11185	11.1873	0.001	***	5.27
SBC	arc	1	0.092	9.202	0.001	***	4.34
SBC	b13	1	0.08372	8.3738	0.001	***	3.95
SBC	vel	1	0.08204	8.2052	0.001	***	3.87
SMCh	alt	1	0.31992	35.9685	0.001	***	38.53
SMCh	vap	1	0.10046	11.2947	0.001	***	12.10
SMCh	rad	1	0.07546	8.4843	0.001	***	9.09
SMCh	b8	1	0.06911	7.7704	0.001	***	8.32
SMCh	b6	1	0.05152	5.7921	0.001	***	6.21
SMCh	b18	1	0.03574	4.0184	0.001	***	4.30



Apéndice 3: Continuación.

SM	Variable	g.l.	Chi-cuadrado	F	P(>F)	Significancia	% inercia
SMCh	pen	1	0.02874	3.2316	0.003	**	3.46
SMCh	vel	1	0.02837	3.19	0.002	**	3.42
SMCh	b10	1	0.02639	2.9665	0.006	**	3.18
SMCh	arc	1	0.02634	2.961	0.01	**	3.17
SMOc	vap	1	0.3277	68.5104	0.001	***	19.73
SMOc	cos	1	0.1932	40.3874	0.001	***	11.63
SMOc	rad	1	0.1533	32.0473	0.001	***	9.23
SMOc	b4	1	0.1179	24.6573	0.001	***	7.10
SMOc	b19	1	0.1085	22.6759	0.001	***	6.53
SMOc	vel	1	0.0839	17.5498	0.001	***	5.05
SMOc	pH	1	0.0759	15.8643	0.001	***	4.57
SMOc	alt	1	0.0432	9.0326	0.001	***	2.60
SMOc	b16	1	0.0405	8.475	0.001	***	2.44
SMOc	arc	1	0.0398	8.3174	0.001	***	2.40
SMOr	b13	1	0.4344	53.6683	0.001	***	17.94
SMOr	b9	1	0.224	27.6781	0.001	***	9.25
SMOr	b6	1	0.1907	23.5565	0.001	***	7.88
SMOr	vel	1	0.1588	19.6182	0.001	***	6.56
SMOr	alt	1	0.1416	17.4966	0.001	***	5.85
SMOr	dap	1	0.1288	15.9098	0.001	***	5.32
SMOr	b2	1	0.1236	15.266	0.001	***	5.11
SMOr	b19	1	0.1137	14.0423	0.001	***	4.70
SMOr	b11	1	0.0905	11.1868	0.001	***	3.74
SMOr	rad	1	0.0744	9.195	0.001	***	3.07
SMS	vap	1	0.4768	64.5272	0.001	***	32.63
SMS	dap	1	0.1843	24.9425	0.001	***	12.61
SMS	b11	1	0.1082	14.6387	0.001	***	7.41
SMS	b10	1	0.079	10.6893	0.001	***	5.41
SMS	b3	1	0.0555	7.5127	0.001	***	3.80
SMS	b13	1	0.0441	5.9725	0.001	***	3.02
SMS	arc	1	0.0435	5.8906	0.001	***	2.98
SMS	vel	1	0.0422	5.7089	0.001	***	2.89
SMS	alt	1	0.0318	4.2994	0.001	***	2.18
SMS	cos	1	0.0288	3.8993	0.003	**	1.97



Apéndice 4: Resultados de pruebas de permutación para ejes de un Análisis de Correspondencia Canónico basado en datos de abundancia (ACCAA) de especies de pino y promedios de variables ambientales en celdas espaciales de 10 × 10 km en los principales sistemas montañosos de México. FVT=Faja Volcánica Transmexicana; SBC=Sierras de Baja California; SMCh=Sierras de Chiapas; SMOc=Sierra Madre Occidental; SMOr=Sierra Madre Oriental; SMS=Sierra Madre del Sur.

SM	Eje	g.l.	Chi-cuadrado	F	P(>F)	Signif	%_inercia
SMOc	CCA1	1	0.4366	91.7867	0.001	***	26.3
SMOc	CCA2	1	0.2445	51.4039	0.001	***	41.0
SMOc	CCA3	1	0.2308	48.5159	0.001	***	54.9
SMOc	CCA4	1	0.1873	39.374	0.001	***	66.2
SMOr	CCA1	1	0.5335	66.5782	0.001	***	22.0
SMOr	CCA2	1	0.3309	41.2911	0.001	***	35.7
SMOr	CCA3	1	0.3054	38.1109	0.001	***	48.3
SMOr	CCA4	1	0.2646	33.0132	0.001	***	59.3
FVT	CCA1	1	0.6052	65.2226	0.001	***	21.9
FVT	CCA2	1	0.378	40.7315	0.001	***	35.6
FVT	CCA3	1	0.3367	36.2909	0.001	***	47.8
FVT	CCA4	1	0.2692	29.0155	0.001	***	57.6
SMS	CCA1	1	0.5158	71.2629	0.001	***	35.3
SMS	CCA2	1	0.2411	33.3128	0.001	***	51.8
SMS	CCA3	1	0.1727	23.8544	0.003	**	63.6
SMS	CCA4	1	0.1162	16.0562	0.006	**	71.6
SMCh	CCA1	1	0.36747	41.6703	0.001	***	44.3
SMCh	CCA2	1	0.15604	17.6949	0.001	***	63.1
SMCh	CCA3	1	0.12471	14.1418	0.001	***	78.1
SMCh	CCA4	1	0.0736	8.3464	0.001	***	86.9
SBC	CCA1	1	0.88194	91.0366	0.001	***	41.6
SBC	CCA2	1	0.59926	61.8567	0.001	***	69.8
SBC	CCA3	1	0.39092	40.3513	0.001	***	88.3
SBC	CCA4	1	0.14647	15.1189	0.001	***	95.2



Apéndice 5: Resultados de pruebas de permutación para Análisis de Correspondencia Canónico basado en datos de abundancia (ACCAA) de especies de pino y promedios de variables ambientales en celdas espaciales de 10 × 10 km en los principales sistemas montañosos de México. FVT=Faja Volcánica Transmexicana; SBC=Sierras de Baja California; SMCh=Sierras de Chiapas; SMOc=Sierra Madre Occidental; SMOr=Sierra Madre Oriental; SMS=Sierra Madre del Sur.

SM	g.l.	Chi-cuadrado	F	P(>F)	Significancia
SMOr	30	2.4206	9.969	0.001	***
SMS	29	1.461	6.8179	0.001	***
SBC	13	2.1213	16.321	0.001	***
FVT	29	2.7612	10.229	0.001	***
SMCh	13	0.83027	7.1805	0.001	***
SMOc	31	1.6609	11.201	0.001	***

