

ATRIBUTOS POBLACIONALES Y REPRODUCTIVOS DE *PINUS* *CHIAPENSIS* EN CHIAPAS, MÉXICO

NÉSTOR MARTÍNEZ CARRASCO*

RESUMEN

La ampliación de la frontera agrícola y el aprovechamiento forestal han reducido y aislado a las poblaciones de *Pinus chiapensis* en el estado de Chiapas. Con base en lo precedente, este estudio tuvo como objetivo aportar información sobre la estructura poblacional, la producción y germinación de semillas, y la sobrevivencia de plántulas de este pino en algunos remanentes forestales, a fin de ayudar a desarrollar estrategias para su conservación. Se estimó el número de plántulas y juveniles, y la capacidad reproductiva de los árboles adultos (número de conos/árbol y número de semillas/cono) en cuatro localidades, ubicadas en la meseta central y en las montañas del norte de Chiapas. La germinación fue evaluada en el laboratorio y bajo condiciones naturales en un jardín experimental (bajo dosel de pinos *vs.* sitio abierto), localizado en San Cristóbal de Las Casas. La germinación fue significativamente diferente ($P < 0.001$) entre estas condiciones, así como entre las localidades estudiadas ($P = 0.003$). El porcentaje y tiempo de germinación, así como la emergencia de plántulas fue mayor en el sitio abierto que bajo el dosel. Se encontraron diferencias significativas en la proporción ($P < 0.001$) y número de semillas llenas por cono ($P < 0.005$) entre las localidades. Los resultados sugieren que el reclutamiento de *P. chiapensis* depende de la disponibilidad de claros y muestran evidencia de cierto nivel de diferenciación genética entre las poblaciones de *P. chiapensis* estudiadas.

Palabras clave: germinación, *Pinus chiapensis*, plántulas, producción de semillas.

ABSTRACT

The expansion of the agricultural frontier, together with a more intensive harvesting of fuelwood and timber has reduced and isolated the populations of

* Programa de Maestría en Recursos Naturales y Desarrollo Rural, El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur), Apartado Postal 63, C.P. 29200. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. Dirección actual: Privada 18 Sur 1908, Col. Bella Vista, C.P. 72500. Puebla, Puebla, México.

Pinus chiapensis in the mountains of southern Mexico. This study was aimed at providing information about population structure, seed production, seed germination, and seedling survivorship of this species in remnant forest fragments in the central and northern highlands of Chiapas. The number of seedlings and juveniles, and reproductive capacity of adult trees (number of cones/trees, and number of seeds/cone) in four locations were estimated. Germination was evaluated under natural conditions in an experimental garden (under pine canopy *vs.* in the open) located in San Cristóbal de Las Casas, and in the laboratory. Germination was significantly different ($P < 0.001$) between these conditions, as well as among seed provenances ($P < 0.003$), being higher and faster in the open than under the pine canopy. The provenances showed differences in the proportion ($P < 0.001$) and number of full seeds per cone ($P < 0.005$). The results suggest that the recruitment of *P. chiapensis* seedlings may depend on the availability of gaps in canopy, and show evidence of some genetic differentiation among the studied demes.

Key words: *Pinus chiapensis*, seed germination, seed production, seedlings.

INTRODUCCIÓN

Pinus chiapensis (Martínez) Andresen, anteriormente descrita como *P. strobus* var. *chiapensis* (Martínez, 1945), es una especie que se encuentra en los estados de Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Puebla y Veracruz en México, y en los departamentos de El Quiché y Huehuetenango en Guatemala (Perry, 1991). La ampliación de la superficie agrícola en el área de distribución de esta especie ha provocado la disminución e incluso la extinción local de muchas de sus poblaciones (Zamora y Velasco, 1977; Dvorak y Brouard, 1987; Wright *et al.*, 1996). En los Altos de Chiapas, extensas áreas de bosques se han incorporado anárquicamente a la producción de cultivos anuales o han sido reemplazadas por pastizales poco productivos (SARH, 1992; González-Espinosa *et al.*, 1995). Procesos similares de destrucción y fragmentación del hábitat, junto con el aprovechamiento de la madera de *P. chiapensis*, han reducido y aislado a la mayor parte de sus poblaciones en Chiapas (Zamora y Velasco, 1977). Actualmente *P. chiapensis* está catalogado, en México y a nivel internacional, como una especie amenazada y sujeta a protección especial (Sedesol, 1994; Wright *et al.*, 1996).

En 1983, la Camcore (Central America and Mexico Coniferous Resources Cooperative), inició la colecta de semillas de *P. chiapensis* provenientes de México y Guatemala, con el propósito de conservar la especie y establecer plantaciones piloto en diferentes países de América Latina y África (Dvorak y Brouard, 1987; Dvorak *et al.*, 1996). Desafortunadamente, algunas de las colecciones de germoplasma se han deteriorado y las semillas ya no son viables (Wright *et al.*, 1996). Por ello es importante incluir la protección del hábitat natural en los esfuerzos por conservar esta especie.

Varios autores han señalado que la fragmentación de los ecosistemas, es decir, la transformación del hábitat original en unidades de vegetación pequeñas y aisladas, puede tener efectos sobre la dinámica ecológica y evolutiva de las comunidades vegetales (por ejemplo, Harris, 1984; Gibson *et al.*, 1988; Saunders *et al.*, 1991). En *P. chiapensis* se desconocen las consecuencias demográficas y genéticas de la subdivisión de sus poblaciones en su área actual de distribución. El propósito de este trabajo es aportar información sobre algunos atributos poblacionales de *P. chiapensis* en cuatro localidades de Chiapas. Se documentan las características reproductivas y de regeneración natural de esta especie en diferentes fragmentos forestales. Los resultados obtenidos serán relacionados con estudios paralelos sobre la variabilidad genética de esta especie en Chiapas y otros estados del sur de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie

Pinus chiapensis es un pino blanco de 20 a 35 m de altura y de 60 a 90 cm de diámetro, aunque algunos individuos pueden alcanzar hasta 50 m de altura y más de 1 m de dap. (Zamora y Velasco, 1977; Dvorak y Brouard, 1987). En Chiapas la dispersión de las semillas ocurre aproximadamente durante las dos últimas semanas de septiembre. El área de distribución está restringida a pequeños rodales aislados que se localizan en la meseta central, las montañas del norte y Sierra Madre de Chiapas, a altitudes de 800 a 2110 m (Martínez, 1945; Zamora y Velasco, 1977). En esta zona, *P. chiapensis* se encuentra en suelos fértiles areno-arcillosos, bien drenados, con climas semicálidos, y precipitación media anual de 1500-2000 mm y temperatura media anual de 18.5-22.5 °C (Zamora y Velasco, 1977). *Pinus chiapensis* es integrante del bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978) y comúnmente se encuentra asociado con *Liquidambar styraciflua*, *Ostrya virginiana* var. *guatemalensis*, *Oreopanax xalapensis*, *Persea americana*, *Quercus candicans*, *Q. peduncularis* y *Rapanea myricoides*, entre otras especies arbóreas (Rzedowski, 1978; Breedlove, 1981).

Sitios de estudio

La selección de los sitios y fragmentos forestales de estudio se hizo con base en su accesibilidad. El trabajo de campo se llevó a cabo en cuatro localidades (procedencias) ubicadas en la meseta central y las montañas del norte de Chiapas (Fig. 1): Tentic (T, 16°52'N-92°41'W, 1940 m) en el municipio de Chamula; Magdalena Aldama (MA, 16°50'N-93°37'W, 1550 m) en el municipio de Chenalhó; y San Cayetano (SC, 16°58'N-92°44'W, 1660 m) y San Miguel (SM, 17°03'N-92°43'W, 1450 m) en el municipio de El Bosque. El clima en Tentic es templado subhúmedo con lluvias en verano con temperatura y precipitación media anuales de 13.7°C y 1024.4 mm, respectivamente. En Magdalena Aldama, San Cayetano y San Miguel se presenta clima semicálido húmedo con lluvias abundantes en verano con temperatura y

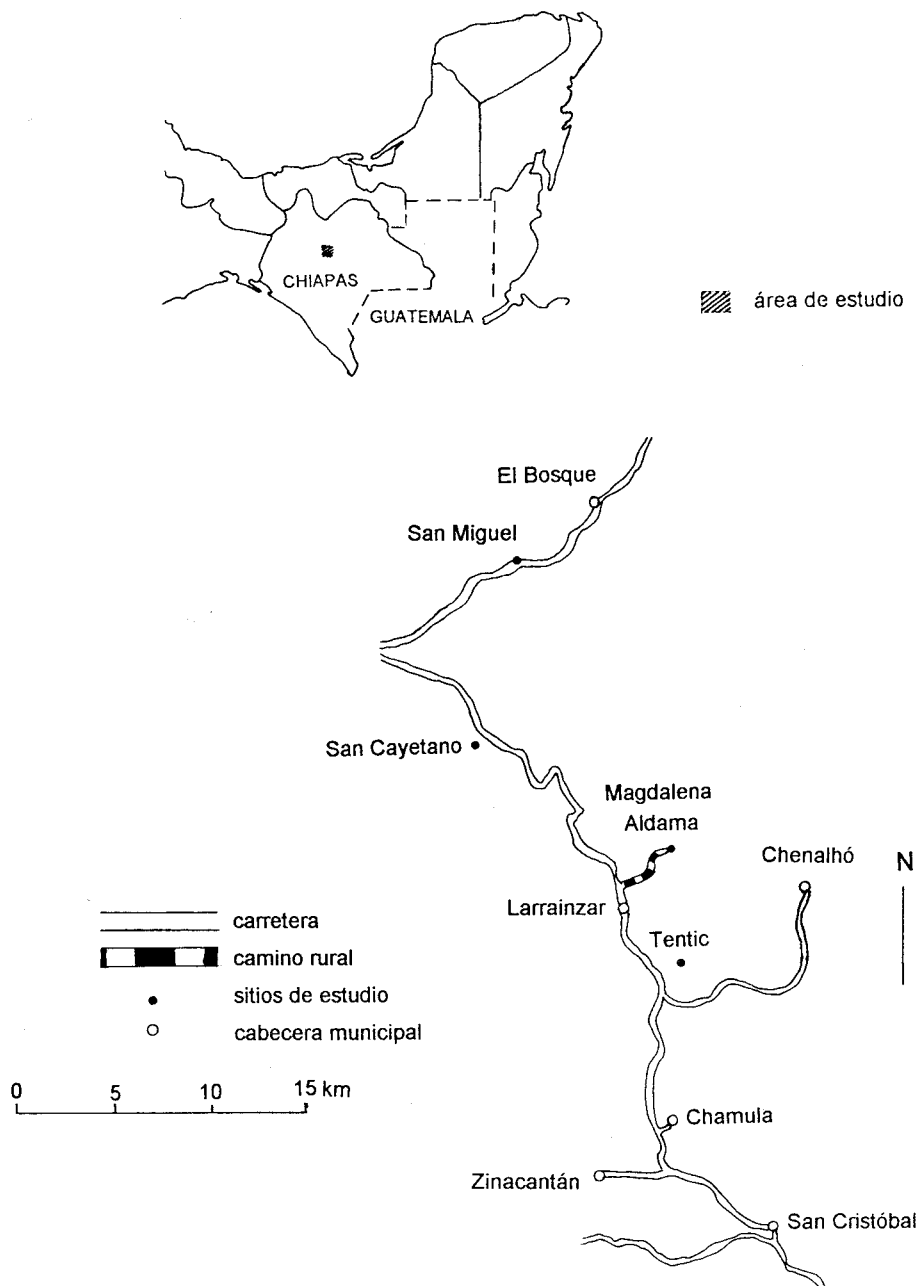


Fig. 1. Localización de los cuatro sitios de estudio en el estado de Chiapas.

precipitación media anuales de 18.4-22.5°C y 2077-2500 mm, respectivamente. En Tentic los suelos son de tipo regosol, en Magdalena Aldama de tipo luvisol, y en San Cayetano y San Miguel de tipo nitosol (Gobierno del Estado de Chiapas, 1988).

Selección de fragmentos

Entre marzo y septiembre de 1996 se seleccionaron fragmentos forestales con *P. chiapensis* en cada sitio de estudio. El área de cada fragmento se delimitó hasta donde la autoridad local y los propietarios de los terrenos lo permitieron. Todos los fragmentos se encuentran rodeados por carreteras, caminos, pastizales o campos de cultivo. El tipo de vegetación en los fragmentos seleccionados está relacionado con elementos del bosque mesófilo de montaña con diferentes grados de perturbación. En la localidad de Tentic se estudiaron tres fragmentos (TI, TII, TIII); en San Cayetano, dos (SCI, SCII); en Magdalena Aldama, dos (MAI, MAII) y, en San Miguel, uno (SMI). Todos ellos se muestrearon considerando los límites establecidos por las personas que otorgaron el permiso, excepto el último, donde se colocaron cinco parcelas de 400 m² distribuidas al azar, en un fragmento de aproximadamente 2.5 ha de extensión.

Estructura de tamaños, regeneración y cobertura

En cada fragmento (o parcela para el caso de San Miguel) se registraron todos los árboles de *P. chiapensis* mayores de 0.5 m de altura y sus diámetros fueron medidos a la altura del pecho (dap a 1.30 m). Se contaron y midieron todas las plántulas y juveniles (<0.5 m) presentes en el 4% de la superficie total de cada fragmento o parcela. Esta área se repartió en subparcelas de 4 m², distribuidas al azar. El registro de plántulas se llevó a cabo por primera vez en el momento de seleccionar los fragmentos y, por segunda ocasión, en el mes de febrero de 1997; con el propósito de conocer cuándo suceden la germinación y el reclutamiento naturales. En cada fragmento se estimó visualmente la cobertura del estrato arbóreo con la escala porcentual de Braun-Blanquet modificada por Mattelucci y Colma (1982).

Producción de conos y semillas

La producción total de conos en cada árbol se obtuvo a partir del número de conos presentes en una porción de la copa; el valor encontrado se multiplicó por la parte proporcional. En los árboles de gran tamaño (>25 m) no fue posible estimar su fecundidad. Debido a la dificultad para escalar los árboles, se bajaron conos de un total de 20 individuos: nueve pinos en TI, TII, y TIII; de cinco en SCII; y de tres árboles en MAI, y SMI. Las colectas se llevaron a cabo del 9 al 27 de septiembre, durante la época de maduración de las semillas indicada en la literatura (Patiño *et al.*, 1983; Zamora y Velasco, 1977) y antes de que se observara la dispersión de semilla. Se examinaron de 11 a 25 conos maduros por árbol, según su disponibilidad. Con el propósito de obtener el número total de semillas producidas por cono y de realizar las pruebas de germinación, los conos fueron separados por localidad y

árbol materno, para posteriormente exponerlos al sol y permitir la liberación de las semillas. Al momento en que se iniciaba la apertura de sus escamas los conos se colocaron en bolsas individuales hasta que liberaron la mayor parte de sus semillas de forma natural. Las semillas que permanecieron en las escamas fueron extraídas golpeando ligeramente el cono y/o con aguja de disección. Se contó el número total de semillas llenas por cono. La semilla se consideró llena si ésta era firme y su tamaño era aproximadamente de 0.5 cm de longitud, sin ala.

Para obtener el número potencial de semilla que puede producir un cono se contaron todas las escamas mayores de 2.0 cm de longitud, excluyendo 2-4 escamas del extremo apical y 12-16 en el extremo basal, donde no se detectó producción de semilla. El valor encontrado se multiplicó por dos, que es el número máximo de semilla por escama. El número de semillas llenas y potenciales se utilizó para calcular la proporción de semillas llenas por cono.

Germinación y sobrevivencia de plántulas

Los ensayos de germinación se llevaron a cabo en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas (16° 45'N-92° 38'W, 2120 m). El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano con una temperatura media anual de 14.4° y una precipitación promedio anual de 1186.8 mm (Gobierno del Estado de Chiapas, 1988).

Una parte de las semillas obtenidas de los 20 árboles se colocaron el 21 de octubre de 1996 en 60 cajas petri de plástico con papel secante como sustrato. Se utilizaron 100 semillas y tres cajas petri por árbol (33, 33 y 34 semillas por caja). Las cajas petri fueron colocadas al azar en un cuarto con luz solar indirecta y una temperatura promedio en el día de 23.5°C y durante la noche de 12°C. Al inicio de la prueba las semillas fueron tratadas con una solución fungicida de CAPTÁN^{MR} de 2 g l⁻¹ de agua (Alvarado y Cibrián, 1986) manteniéndose húmedas hasta el final del experimento. Las semillas germinadas se contaron diariamente. Se consideraron germinadas cuando la radícula había emergido aproximadamente 1 cm.

La falta de disponibilidad de los propietarios y la imposibilidad de cuidar permanentemente un terreno en los sitios estudiados impidió realizar un experimento de germinación en condiciones naturales. Por tanto, el 15 y 16 de noviembre de 1996 se sembraron 100 semillas de cada uno de los 20 árboles en las instalaciones de El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur). Se establecieron dos parcelas de 3.75 m de largo por 1.2 m de ancho con 60 subdivisiones de 0.3 X 0.3 m. Una parcela se ubicó bajo un dosel cerrado de pinos y otra a la luz solar directa. En ninguna de las dos parcelas hubo semilla proveniente de dispersión natural de los pinos presentes. A cada árbol se le asignaron, al azar, tres subdivisiones (33, 33 y 34 semillas por subdivisión). Las semillas se colocaron sobre una capa de mantillo y hojarasca de pino-encino (2-3 cm de grosor) que se extrajo de un bosque cercano a Ecosur, y se cubrieron con otra capa del mismo material, de aproximadamente 2.0 cm de grosor. En ningún caso se proporcionó riego de auxilio a las semillas, para simular en lo posible las condiciones naturales que experimentan en el campo en

esa época del año. Durante el transcurso del experimento se acumularon, de forma natural, las hojas de los pinos que formaron el dosel de la parcela en la sombra. Durante el registro de la germinación se colocó una marca de tinta en la base del hipocótilo o sobre la testa. Para examinar el estado de las semillas se levantó cuidadosamente la capa de mantillo sobre ellas y posteriormente se volvió a cubrirlas. Las semillas germinadas se contaron de 1-3 veces por semana. Las plántulas emergidas se marcaron con tinta indeleble para identificarlas y registrar su sobrevivencia a partir del día 5 de febrero de 1997. En todos los experimentos (laboratorio y parcelas experimentales en condiciones contrastantes de luz) se consideró que la germinación había concluido cuando no se presentaron nuevos eventos de germinación después de un período de 25 días.

Análisis estadístico

En virtud de que el tipo de datos obtenidos no reúnen los supuestos de las pruebas paramétricas se utilizó el arcoseno de la raíz cuadrada (Sokal y Rohlf, 1981) de los porcentajes de germinación para realizar un análisis paramétrico. Con estos valores transformados se realizó un análisis de varianza con dos criterios de clasificación (condiciones de germinación y procedencias), para comparar las diferencias de germinación observadas en el laboratorio y en cada una de las dos parcelas experimentales; así como para probar diferencias entre procedencias. El análisis de varianza, la comparación múltiple de medias (prueba de Tukey), y las pruebas para verificar los supuestos de normalidad y de igualdad de varianzas se llevaron a cabo utilizando el programa estadístico SigmaStat (1995).

Se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para probar si existían diferencias en el número y proporción de semillas llenas por cono entre procedencias. Después de encontrar diferencias significativas se usó la prueba de comparación múltiple de Dunn (Daniel, 1978).

RESULTADOS

Estructura de tamaños de árboles

El tamaño de los ocho fragmentos seleccionados fue variable y no mayor de 2.5 ha. En todos ellos se encontró una distribución unimodal de los árboles en clases de tamaño (Cuadro 1). La clase diamétrica de 21-60 cm fue la más abundante en la mayoría de los fragmentos. Sólo SCI y MAII fueron dominados por árboles jóvenes (5-20 cm de dap). Los árboles mayores de 50 cm de altura y menores 5 cm de dap fueron poco frecuentes, especialmente en los fragmentos donde predominaron individuos mayores de 20 cm de dap. El tamaño máximo encontrado fue de 111 cm de dap y aproximadamente 45 m de altura. La mayor densidad de *P. chiapensis* (543.9 árboles ha⁻¹) se presentó en los tamaños de 5-20 cm de dap (SCI).

Cuadro 1. Extensión (ha), densidad de árboles y de plántulas recién germinadas en los ocho fragmentos forestales estudiados

Fragmento	Área (ha)	(árboles ha ⁻¹)				(plántulas m ²)	Cobertura dosel (%)
		>50 cm altura- <5 cm dap	5-20 cm dap	21-60 cm dap	>60 cm dap		
TI	0.49	16.4	-	41.1	2.0	-	>75
TII	1.76	-	-	15.9	1.1	-	>75
TIII	0.53	1.9	3.7	60.1	-	0.13	>75
SMI	2.50	-	-	420.0	5.0	-	>75
SCI	0.06	52.6	543.9	17.5	-	-	>75
SCII	0.14	-	29.3	44.0	102.6	1.9	25-75*
MAI	0.21	-	-	24.0	-	-	>75
MAII	0.06	78.4	141.1	-	-	-	25-50

* la cobertura de 25% corresponde al área cultivada del fragmento.

Regeneración

En general, la regeneración fue escasa en todos los fragmentos estudiados. Sólo en TIII y SCII se encontraron plántulas, las cuales fueron recién germinadas (Cuadro 1). En TIII las plántulas se localizaron en lugares donde la luz penetraba el sotobosque formando pequeñas manchas de luz sobre la superficie del suelo, y en SCII en una parte del fragmento donde se sembró maíz, frijol y calabaza. En esta área cultivada los campesinos utilizaron los árboles de *P. chiapensis* como sombra. En ningún fragmento se observaron plantas entre 10-50 cm de altura. Durante los recorridos de campo se observaron individuos (<0.5 m) de *P. chiapensis* en claros formados por la caída de árboles, en áreas con vegetación predominantemente herbácea y en terrenos escarpados al lado de los caminos. La cobertura del estrato arbóreo de los ocho fragmentos en general fue continua (las copas de los árboles se tocaban). En MAII el sotobosque estuvo representado por algunos arbustos, y en los otros fragmentos se encontró una vegetación más densa compuesta por diferentes tipos y tamaños de plantas leñosas y herbáceas tolerantes a la sombra. Durante la etapa de trabajo de campo una parte del sotobosque fue aclareada en SCII.

Producción de conos y semillas

Se encontraron árboles con conos en todos los fragmentos, excepto en MAII y SCI. Sólo los árboles mayores de 26 cm de dap fueron reproductivos (Fig. 2). El número de conos por árbol varió ampliamente (4-700). La menor producción de conos (4-20) se encontró en los árboles de 26-71 cm de dap, pero también dentro de este mismo intervalo (35-61 cm de dap) se presentó el mayor número de conos por árbol (500-700). No se encontró una relación lineal entre el número de conos y el diámetro de los árboles. El análisis de regresión del dap con el logaritmo del número de conos+1 indicó que una pequeña proporción de la variación total de la producción de conos por árbol fue explicada por el diámetro de los árboles ($r^2 = 0.045$, $N = 90$, $P = 0.04$).

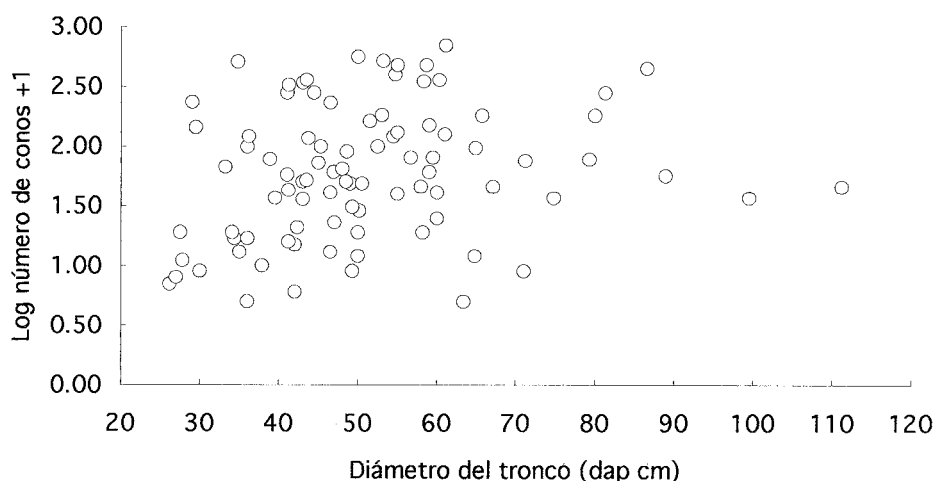


Fig. 2. Relación entre el dap y la producción de conos en *P. chiapensis*.

El cuadro 2 muestra la media y la proporción de semilla llena por cono para cada sitio de estudio. Únicamente se encontraron diferencias significativas entre Tentic con cada una de las otras tres procedencias respecto al número y proporción de semilla llena por cono (número de semilla llena: $H = 61.5$, $N = 407$, $P < 0.005$; proporción: $H = 49.4$, $N = 407$, $P < 0.001$; Prueba de Dunn, $P = 0.012$).

Cuadro 2. Número promedio y proporción de semilla llena por cono (± 1 error estándar) de *P. chiapensis* en los cuatro sitios de estudio

Sitio	media	proporción	conos	árboles
T	46.9 \pm 1.66 ^{a*}	0.44 \pm 0.01 ^a	187	9
SM	69.2 \pm 4.21 ^b	0.58 \pm 0.03 ^b	58	3
SC	72.9 \pm 3.17 ^b	0.59 \pm 0.02 ^b	109	5
MA	64.8 \pm 2.71 ^b	0.55 \pm 0.02 ^b	53	3

* los valores del número y proporción de semilla llena por cono, seguidos de la misma letra no son estadísticamente diferentes ($P < 0.05$).

Germinación y sobrevivencia de plántulas

Se encontraron diferencias significativas entre las condiciones de germinación (laboratorio y parcelas experimentales con sombra y a la luz) así como entre procedencias (Cuadro 3). Se obtuvo un mayor porcentaje de germinación en el laboratorio (Cuadro 4, Fig. 3a) que en las parcelas experimentales (Fig. 3b). Las diferencias en el número de semillas germinadas entre estas dos parcelas no fueron

significativas, pero ambas sí lo fueron con respecto a la germinación en el laboratorio (prueba de Tukey, $P < 0.05$).

Cuadro 3. Resultados del análisis de varianza de los datos de germinación

Fuente de variación	g.l.	SC	SM	F	P
Localidades	3	0.596	0.199	5.381	0.003
Condiciones de germinación	2	3.695	1.847	50.066	<0.001
Localidad por condiciones de germinación	6	0.371	0.062	1.676	0.147
Residual	48	1.771	0.037		
Total	59	7.070	0.120		

Las semillas provenientes de San Miguel mostraron el mayor porcentaje de germinación tanto en las parcelas experimentales como en el laboratorio (Cuadro 4). Solamente las semillas provenientes de Tentic mostraron un porcentaje de germinación significativamente menor que las semillas de San Miguel (prueba de Tukey, $P < 0.05$).

Las semillas de todas las procedencias comenzaron a germinar más rápidamente en el laboratorio (8 días) que en la parcela a la luz (25 días) y en la sombra (54 días) (Figs. 3a, b). El proceso de germinación fue más o menos continuo, terminando en un período de 44 días en el laboratorio, en 24 días en la parcela experimental a la luz solar y en 10 en la parcela experimental bajo la sombra. Se registró la mortalidad de 169 plántulas en la parcela experimental ubicada en el sitio abierto. Las plántulas de todas las procedencias murieron en un intervalo de 68 días. En la parcela con sombra únicamente emergieron dos plántulas que sobrevivieron menos de una semana.

Cuadro 4. Porcentaje total de germinación de semillas (± 1 error estándar) de *P. chiapensis* en cajas petri y en las parcelas experimentales. De cada árbol se utilizaron 100 semillas provenientes de 5-11 conos

Sitio	caja petri	Parcelas		número de semillas
		luz	sombra	
T	40.2 \pm 0.85	8.3 \pm 0.28	6.3 \pm 0.42	900
SM	80.0 \pm 0.36	18.7 \pm 0.64	15.7 \pm 0.41	300
SC	68.4 \pm 0.87	15.6 \pm 0.50	1.2 \pm 0.05	500
MA	42.7 \pm 1.14	16.7 \pm 0.96	8.3 \pm 0.36	300

DISCUSIÓN

La escasa regeneración en lugares con mayor cobertura vegetal sugiere que *P. chiapensis* es una especie intolerante a la sombra, y que la apertura del dosel favorece su reclutamiento. El establecimiento de nuevos individuos en áreas perturbadas se ha encontrado en muchas especies arbóreas, especialmente entre los pinos (Grubb, 1977; Richardson y Bond, 1991).

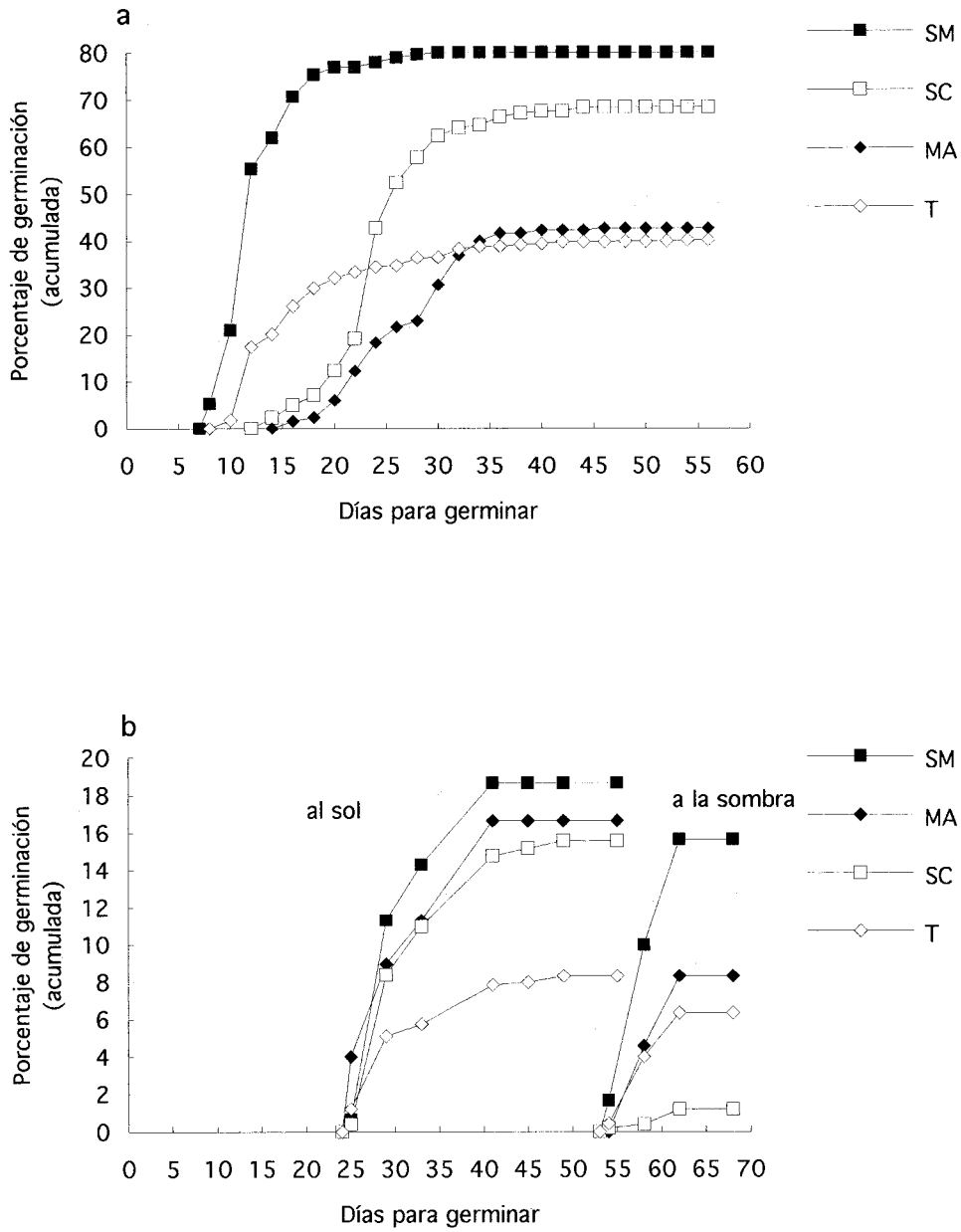


Fig. 3a, b. Porcentaje de germinación acumulada de semillas de cuatro procedencias de *P. chiapensis*. a) En cajas petri. b) En las parcelas experimentales bajo la sombra y al sol.

Aunque en la mayoría de los fragmentos forestales estudiados se observó un considerable número de árboles potencialmente reproductivos (>26 cm de dap), en ningún fragmento se encontraron plantas de más de un año y fueron pocos los individuos jóvenes (>50 cm de altura y <5 cm de dap) presentes en los fragmentos donde predominaron individuos adultos (>20 cm de dap). Lo anterior indica que en estos fragmentos la emergencia y establecimiento de nuevos individuos bajo el sotobosque es un evento poco frecuente.

En las parcelas experimentales en Ecosur se observó una respuesta similar. Bajo el dosel de pinos sólo dos plántulas lograron emerger para morir antes de una semana. En cambio, pudo seguirse la sobrevivencia de 169 plántulas por varias semanas en la parcela experimental que estuvo expuesta a la luz.

En el estado de Oaxaca también se localizó a esta especie en lugares expuestos a la luz, pero no se encontró en sitios con alta cobertura vegetal (Acosta *et al.*, 1993). La presencia de nuevos individuos en lugares con poca vegetación, como los claros formados por la caída de árboles, campos de cultivo, o terrenos escarpados al lado de los caminos, sugieren que la apertura del dosel es un evento clave en la demografía de *P. chiapensis*.

Según Primack y Miao (1992) y Verkaar (1990) la capacidad para invadir sitios desocupados es un rasgo crítico en la sobrevivencia de especies vegetales afectadas por la fragmentación del hábitat, como ocurre con *P. chiapensis*. Al respecto se ha encontrado que la capacidad de *P. chiapensis* para crecer y adaptarse a otros ambientes es limitada, incluso en lugares que presentan condiciones ecológicas similares a las de su hábitat natural (Dvorak y Brouard, 1987; Dvorak, 1990). La baja plasticidad que exhibe esta especie puede explicar que ninguna plántula haya sobrevivido en la parcela experimental expuesta al sol (Fig. 4), no obstante que las condiciones del lugar donde se realizaron las pruebas eran aparentemente apropiadas para su crecimiento.

Si bien las plántulas se encontraron con mayor frecuencia en lugares expuestos a la luz, las semillas fueron capaces de germinar (emergencia de la radícula) en las condiciones de baja luminosidad de la parcela bajo la sombra, aunque a una tasa y proporción menores que en la parcela ubicada en el sitio abierto. Se ha demostrado que la luz es un factor que puede controlar el tiempo de germinación de las semillas (Pons, 1992).

Si se considera que el sustrato en las dos parcelas experimentales era similar y que la humedad en la parcela expuesta a la luz solar era menor que bajo el dosel de pinos, entonces es probable que las diferencias encontradas tanto en el número de semillas germinadas como en la tasa de germinación fueron causadas por la disponibilidad de luz. Estos resultados permiten suponer que en condiciones naturales muchas semillas pueden germinar bajo cubiertas vegetales densas pero no logran emerger de la superficie del suelo.

Respecto a la proporción de semillas llenas por cono y los porcentajes de germinación, los valores más altos de estas dos variables se encontraron en SMI y

SCII, que fueron los fragmentos que presentaron la mayor densidad de árboles reproductivos de *P. chiapensis* (>26 cm de dap). Existen evidencias que demuestran que el tamaño poblacional en plantas puede disminuir la capacidad de sus individuos para reproducirse y desarrollarse (Barrett y Kohn, 1991; Foster, 1991; Menges, 1991; Verkaar, 1990). Smith *et al.* (1988) registraron que en algunas especies de pinos la proporción de semillas llenas por cono está positivamente correlacionada con la densidad de árboles, debido a que se incrementa la probabilidad de autopolinización conforme los árboles se encuentran más alejados unos de otros. Sin embargo, en el presente trabajo no se encontró una correlación significativa entre la densidad de árboles de *P. chiapensis* con la proporción de semillas llenas por cono ($r_s = 0.543$, $N = 6$, $P > 0.1$), ni tampoco entre la densidad y el porcentaje de germinación ($r_s = 0.6$, $N = 6$, $P = 0.1$).

En especies arbóreas existen caracteres que están bajo control genético, como la capacidad germinativa de las semillas (Edwards y El-Kassaby, 1996) y la producción de éstas por las estructuras reproductivas (Spurr y Barnes, 1980). En este trabajo las diferencias entre localidades respecto a la producción de semillas y su capacidad germinativa puede sugerir que las diversas poblaciones en los fragmentos están relativamente aisladas unas de otras y existe cierto nivel de diferenciación genética causado por el aislamiento y el tamaño pequeño de las poblaciones. Por lo tanto, los estudios genéticos formales serán necesarios para diferenciar entre variación hereditaria y los efectos del ambiente en el genotipo.

Como se mencionó anteriormente, las condiciones ecológicas bajo el sotobosque de los fragmentos forestales estudiados no son las adecuadas para el establecimiento de nuevos individuos. En general, el establecimiento de nuevas poblaciones de pinos ocurre en comunidades predominantemente herbáceas (Richardson y Bond, 1991), aparecen en una etapa sucesional temprana (Strauss y Ledig, 1985; Richardson y Bond, 1991), y son paulatinamente reemplazados por especies más tolerantes a la sombra (Cooper, 1978; Saldaña-Acosta y Jardel, 1991). Si consideramos a *P. chiapensis* como una especie colonizadora cuya dinámica depende en gran medida de la apertura del dosel, entonces un elemento clave en la conservación de esta especie y de la comunidad vegetal de la cual forma parte, será la disponibilidad de hábitat apropiado que permita compensar la extinción local con el establecimiento de nuevas poblaciones.

Tomando en cuenta los resultados en los sitios estudiados es posible que la disponibilidad de hábitat y las interacciones abióticas sean más importantes para determinar la distribución de *P. chiapensis* que el potencial reproductivo de los árboles y la capacidad germinativa de las semillas. Por lo tanto, un mayor conocimiento sobre las respuestas adaptativas de esta especie a la reducción y aislamiento de sus poblaciones en el área de estudio ayudará a trazar estrategias para su conservación *in situ*.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue posible gracias a una beca de posgrado del Conacyt y al apoyo económico que me otorgó el Dr. Rafael F. del Castillo (CIIDIR-Oaxaca), a través del proyecto "Estudio Demográfico y Genético para la Conservación y Manejo de *Pinus chiapensis* (Mart.) Andresen en el Sureste de México" (clave RNMA-22-SIBEJ). Mi agradecimiento al Dr. del Castillo, al Dr. Mario González E. (Ecosur) y al M. en C. Neptalí Ramírez M. (Ecosur) por su asesoría en las diversas fases del trabajo y en la revisión del manuscrito. Estoy en deuda con Lucero Morales Cano, quien participó entusiastamente durante todo el proceso de la investigación. Su aportación contribuyó significativamente para lograr este producto final.

LITERATURA CITADA

- ACOSTA, S., R.F. DEL CASTILLO Y A. FLORES. 1994. Estudio ecológico del *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen en el estado de Oaxaca. In: S. I. Belmonte (ed.). *Resultados de investigación y desarrollo tecnológico 1993*. CIIDIR-Oaxaca, Oaxaca, pp. 99-108.
- ALVARADO, R., D. y D. CIBRIÁN T. 1986. Tablas de vida de *Pinus montezumae* Lamb., bajo condiciones de vivero. *Chapingo* 52-53: 30-34.
- BARRETT, S. H. y J.R. KOHN. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. In: D. A. Falk y K. E. Holsinger (eds.) *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford University Press, New York, pp. 3-30.
- BREEDLOVE, D.E. 1981. *Introduction to the Flora of Chiapas*. Parte I. California Academy of Sciences, San Francisco. 35 p.
- COOPER, C.F. 1978. La ecología del fuego. In: E. O. Wilson (ed). *Ecología, evolución y biología de poblaciones*. Omega, Barcelona, pp. 294-302.
- DANIEL, W.W. 1978. *Applied nonparametric statistics*. Houghton Mifflin, Boston. 503 p.
- DVORAK, W.S. 1990 Genetic variation in root morphology of *Pinus ayacahuite* and *Pinus chiapensis*. In: *Proceedings of the XIX IUFRO World Congress*, Montreal, pp. 112-116.
- DVORAK, W.S., J. K. DONAHUE y J. A. VÁSQUEZ. 1996. Provenance and progeny results for the tropical White Pine, *Pinus chiapensis*, at five and eight years of age. *New Forests* 12: 125-140.
- DVORAK, W.S. y J. BROUARD. 1987. An evaluation of *Pinus chiapensis* as a commercial plantation species for the tropics and subtropics. *Commonwealth Forestry Review* 66: 165-176.
- EDWARDS, P.G. y Y. A. EL-KASSABY. 1996. The Biology and Management of Coniferous Forest Seeds: Genetic perspectives. *The Forestry Chronicle* 72: 481-484.
- FOSTER, L. 1991. Ecological implications of genetic variation in plant populations. In: D.A. Falk y K.E. Holsinger (eds.) *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford University Press, New York, pp. 31-44.
- GIBSON, D.J., S.L. COLLINS y R. E. GOOD. 1988. Ecosystem Fragmentation of Oak-Pine Forest in the New Jersey Pinelands. *Forest Ecology & Management* 25: 105-122.
- GOBIERNO DEL ESTADO DE CHIAPAS. 1988. *Los Municipios de Chiapas*. Secretaría de Gobernación y Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez. 532 p.

- GONZÁLEZ-ESPINOSA, M., S. OCHOA-GAONA, N. RAMÍREZ-MARCIAL y P.F. QUINTANA-ASCENCIO. 1995. Current land-use trends and conservation of old growth forest habitats in the highlands of Chiapas, Mexico. *In: Symposium of the Conservation of Neotropical Migrant birds of Mexico*. Maine Agriculture Experimental Station Miscellaneous Publication. Orono 727: 190-198.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- HARRIS, L.D. 1984. *The fragmented forest; island biogeographic theory and the preservation of biotic diversity*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 211 p.
- MARTÍNEZ, M. 1945. *Los pinos mexicanos*. Botas, México, D.F. 361 p.
- MATTELUCCI, S.D. y A. COLMA. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. OEA, Washington, 168 p.
- MENGES, E.S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5: 158-164.
- PATIÑO V., F., P. DE LA GARZA L., Y. VILLAGÓMEZ A., I. TALAVERA A. y F. CAMACHO. 1983. Guía para la recolección y manejo de semillas forestales. Boletín Divulgativo 63. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México, D.F. 181 p.
- PERRY, J.P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland. 231 p.
- PONS, T.L. 1992. Seed responses to light. *In: M. Fenner (ed). Seeds: the ecology of regeneration in plants communities*. Cab International, Southampton, pp: 259-284.
- PRIMACK, R.B. y S.L. MIAO. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* 6: 513-519.
- RICHARDSON, D.M. y W.J. BOND. 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasion. *American Naturalist* 137: 639-668.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F. 432 p.
- SALDAÑA-ACOSTA, A. y E.J. JARDEL. 1991. Regeneración natural del estrato arbóreo en bosques subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, México: estudios preliminares. *Biotam* 3: 36-49.
- SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos). 1992. *Inventario Nacional Forestal de gran visión de México, síntesis estado de Chiapas*. Subsecretaría Forestal, México, D.F. 17 p.
- SAUNDERS, D.A., R.J. HOBBS y C.R. MARGULES. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- SEDESOL (Secretaría de Desarrollo Social). 1994. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL/94, que determina las especies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, raras, endémicas, amenazadas, en peligro de extinción y las sujetas a protección especial. *Diario Oficial de la Federación*, 16 de mayo de 1994, México, D.F.
- SIGMASTAT 2.0. 1995. Jandel Scientific, California.
- SMITH, C.C., J.L. HAMRICK, C.L. KRAMER. 1988. The effects of stand density on frequency of filled seeds and fecundity in Lodgepole Pine (*Pinus contorta* Dougl.). *Canadian Journal of Forestry Research* 18: 453-460.
- SOKAL, R.R., y F.J. ROHLF. 1981. *Biometry*. Freeman and Company, New York. 859 p.
- SPURR, S.H. y V.B. BARNES. 1980. *Ecología forestal*. AGT Editor, México, D.F. 690 p.
- STRAUSS, S. H. y T. F. LEDIG. 1985. Seedling architecture and life history evolution in pines. *American Naturalist* 125: 702-715.
- VERKAAR, H.J. 1990. Corridors as a tool for plant species conservation? *In: R.G.H. Bunce y D.C. Howard (eds.) Species dispersal in agricultural habitats*. Belhaven Press, London, pp. 82-97.

- WRIGHT, J. A., A.M. MARIN y W. S. DVORAK, 1996. Conservation and use of the *Pinus chiapensis* genetic resource in Colombia. *Forest Ecology & Management* 88: 283-288.
- ZAMORA S., C. y V. VELASCO F. 1977. *Pinus strobus* var. *chiapensis*, una especie en peligro de extinción en el estado de Chiapas. *Ciencia Forestal* 2: 3-23.