

## INICIACION DE CONOS FEMENINOS EN *PINUS CEMBROIDES* ZUCC.<sup>1</sup>

FERNANDO ZAVALA CHAVEZ  
División de Ciencias Forestales  
Universidad Autónoma de Chapingo  
Apartado Postal 84  
56230 Chapingo, Edo. de México

EDMUNDO GARCIA MOYA  
Centro de Botánica  
Colegio de Postgraduados  
56230 Chapingo, Edo. de México

### RESUMEN

Se estudiaron las yemas terminales de invierno en *Pinus cembroides* de las Serranías Meridionales de San Luis Potosí, durante 1985 y 1986, a fin de establecer las fechas de iniciación de primordios de conos femeninos. En 1985, la iniciación fue aproximadamente un mes más tardía que en 1986, lo cual coincidió con el aumento de la precipitación y la disminución de la temperatura en ese año con respecto al promedio de 11 años, de la estación climatológica más cercana al área de estudio (El Peaje). La marcha de la precipitación y la temperatura de 1986 se asemejó más al promedio y por consiguiente se interpreta como la situación más representativa para el área. En 1986 el período de iniciación de primordios de cono en *P. cembroides* duró de mediados de agosto a fines de septiembre (o principios de octubre). Las fluctuaciones en el comportamiento anual de la precipitación y la temperatura pueden provocar cambios en el período de diferenciación de conos.

### ABSTRACT

The development of winter apical buds and the initiation of female cones of *Pinus cembroides* in the Southern Sierras of the State of San Luis Potosí, were studied during 1985 and 1986. The initiation of cone primordia was delayed in 1985 approximately one month in comparison with 1986. This phenomenon coincided with differences of precipitation and temperature in relation to the 11 years average of the nearest climatological station (El Peaje). The course of precipitation and temperature for 1986 resembled the average and hence can be considered as more representative for the area; in that year the initiation of cone primordia ranged from middle August to late September (or early October). Annual fluctuation of precipitation and temperature may cause changes in the period of differentiation of cone primordia.

### INTRODUCCION

México es el país que cuenta con la mayor diversidad de especies de *Pinus*. Sin embargo, el grado de conocimiento que se tiene de ellas está lejos de ser satisfactorio, en particular en lo relacionado con aspectos biológicos y ecológicos (Zobel, 1970). Los estudios

---

<sup>1</sup> Este trabajo forma parte de la tesis con la cual el primer autor obtuvo el grado de Maestría en Ciencias en el Centro de Botánica del Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.

sobre la morfología y desarrollo de estructuras reproductivas son necesarios, debido, principalmente, al carácter atípico de la fenología de *Pinus* (Allen y Owens, 1972), mismo que impide que la información disponible sobre algunas especies pueda ser extrapolada a otras aún no estudiadas. Tal es el caso de la fenología de conos.

La iniciación de primordios de conos femeninos se considera como una de las fases más importantes del ciclo reproductivo de una especie (Spurr y Barnes, 1982). Las fallas en la producción de estróbilos, o su producción intermitente, se atribuyen, en primer lugar, a problemas e incidentes durante la iniciación de sus primordios (Duff y Nolan, 1958). La variación en la temperatura y la precipitación en años sucesivos, puede influir en el proceso y alterar la cantidad de estructuras reproductoras que se forman. Por tal razón, conocer el fenómeno es requisito básico para entender los factores que afectan la iniciación de conos, la producción de éstos y su posible inducción (Owens, 1986).

El propósito de este trabajo fue determinar las fechas de iniciación de primordios de cono femenino en *Pinus cembroides* Zucc., a fin de obtener información necesaria en relación con el proceso reproductivo de esta especie, particularmente con la producción de semilla, así como sobre la posible relación con las fluctuaciones en la precipitación y temperatura.

La iniciación de conos se define como la etapa detectable más temprana de la formación de primordios de los mismos y es sinónimo de diferenciación (Owens, 1984). Las fechas de iniciación varían entre especies y dentro de una misma especie ante diferentes ambientes (Gifford y Mirov, 1960; Mirov, 1967; Allen y Owens, 1972). Owens (1986) plantea el conocimiento de la variación de las fechas de iniciación como requisito para comprender los factores que afectan dicho fenómeno, la posible inducción de conos, su desarrollo, la hibridación y la producción de semillas.

En general, las fechas de iniciación en cuestión se establecen mediante cuidadosas disecciones (Gifford y Mirov, 1960). Sin embargo, se sabe que los primordios se han diferenciado unos 15 días antes de que puedan ser detectados con estos métodos (Duff y Nolan, 1958).

La iniciación de conos femeninos en *Pinus* generalmente ocurre al final de la estación de crecimiento del año anterior a la polinización (Kramer y Kozlowski, 1979). De acuerdo con varios autores (Little, 1938; Mergen y Koerting, 1957; Duff y Nolan, 1958; Gifford y Mirov, 1960; Eggler, 1961; Lester, 1967), la iniciación de primordios correspondientes para 13 especies estudiadas se presenta entre marzo y diciembre (Cuadro 1), variando las fechas con las especies y con las condiciones ambientales en que éstas viven.

En muchos pinos de Norteamérica el fenómeno se presenta a finales de verano, después de la diferenciación de los catáfilos de las yemas de invierno (Owens, 1986). En general, la iniciación de conos en los "pinos duros" (de madera dura, subg. *Diploxylon*) ocurre a fines de verano o principios de otoño en zonas templadas del norte. En los "pinos suaves" (de madera suave, subg. *Haploxylon*), se presenta tan pronto como las yemas de invierno han quedado en reposo (Sacher, 1954; Duff y Nolan, 1958; Gifford y Mirov, 1960; Van Den Berg y Lanner, 1971; Curtis y Popham, 1972; Owens y Molder, 1977), lo cual ocurre en invierno o hacia finales del otoño.

Se ha intentado demostrar la relación entre los factores ambientales y la iniciación de conos en varias regiones, rodales y árboles individuales. Wareing (1958) encontró variación en fechas en dos años consecutivos en *Pinus sylvestris* L., pero no indicó las posibles causas. Lanner (1970) registró variaciones en fechas de crecimiento de brotes así como de polinización

Cuadro 1. Fechas de iniciación de conos femeninos para algunas especies de *Pinus*. Diseñado a partir de los datos de los estudios mencionados por Gifford y Mirov (1960) y Lester (1967).

Autor y fecha de publicación	Sitio de muestreo	Especie	Fecha de iniciación
Strasburger, 1872 (en Mergen y Koerting, 1957)	?	<i>P. pumila</i>	fin de agosto
Ferguson, 1904 (en Gifford y Mirov, 1960)	Massachusetts, E. U. A.	<i>P. strobus</i> <i>P. rigida</i> <i>P. austriaca</i>	fin de noviembre fin de noviembre fin de noviembre
Coulter y Chamberlain, 1910 (en Gifford y Mirov, 1960)	Illinois, E. U. A.	<i>P. laricio</i>	fin de otoño-invierno
Little, 1938	Arizona, E. U. A.	<i>P. edulis</i>	agosto-septiembre
Maguire, 1956 (en Lester, 1967) Daubenmire, 1960 (en Lester, 1967) Gifford y Mirov, 1960	California, E. U. A. E de Washington, E.U.A. California, E. U. A.	<i>P. ponderosa</i> <i>P. ponderosa</i> <i>P. ponderosa</i>	abril-mayo junio-septiembre principios-mediados de septiembre
Mergen y Koerting, 1957 Egler, 1961	Arizona, E. U. A. Louisiana, E. U. A.	<i>P. elliotii</i> <i>P. elliotii</i>	fin de agosto fin de septiembre
Wenger, 1957 (en Lester, 1967) Egler, 1961	NE de Carolina, E. U. A. Louisiana, E. U. A.	<i>P. taeda</i> <i>P. taeda</i>	mayo-julio mediados de octubre
Duff y Nolan, 1958 Lester, 1963 (en Lester, 1967)	Valle de Ottawa, Canadá N de Wisconsin, E. U. A.	<i>P. resinosa</i> <i>P. resinosa</i>	fin de agosto julio
Wareing, 1958 (en Gifford y Mirov, 1960) Girigidov, 1960 (en Lester, 1967) Cederstam, 1963 (en Lester, 1967)	Oakmere, Cheshire, Inglaterra Leningrado, Rusia N de Suecia	<i>P. sylvestris</i> <i>P. sylvestris</i> <i>P. sylvestris</i>	mediados de agosto-mediados de septiembre julio y/o agosto verano
Pozzera, 1959 (en Lester, 1967)	Italia	<i>P. pinea</i>	marzo
Egler, 1961	Mississippi, E. U. A. Louisiana, E. U. A. Louisiana, E. U. A.	<i>P. palustris</i> <i>P. palustris</i> <i>P. palustris</i>	fin julio-fin octubre mediados de agosto-mediados de diciembre fin de julio
Este estudio	San Luis Potosí, México	<i>P. cembroides</i>	mediados agosto-fin de septiembre

en *P. edulis* Engelm., de 1968 a 1969, lo cual puede indicar variación en fechas de iniciación de conos. En *P. montezumae* Lamb., Rodríguez (1985) encontró que los eventos fenológicos mencionados fueron notablemente más tempranos en el segundo de dos años consecutivos de observación.

Varios autores (Mergen y Koerting, 1957; Gifford y Mirov, 1960; Lester, 1967) señalan que los cambios en las fechas de iniciación pueden variar de un año a otro a causa de fluctuaciones climáticas locales; según el último autor un ascenso en la temperatura puede acelerar el fenómeno.

En *P. edulis*, se han encontrado relaciones significativas entre la producción de conos y las condiciones térmicas durante la época de iniciación de sus primordios; cuando la temperatura máxima (media semanal) disminuye de la media registrada durante agosto-septiembre, período de iniciación de primordios de cono para esta especie (Cuadro 1) (Little, 1938), se favorece la iniciación de conos en grandes cantidades (Forcella, 1978). De acuerdo con Rehfeldt et al. (1971), la humedad también es un factor importante, ya que el déficit de humedad durante la iniciación se asocia con alta producción de conos en *P. monticola* Dougl. y, en consecuencia, con la iniciación de mayor número de ellos. Por consiguiente, todo parece indicar que la iniciación de conos en *Pinus* depende de variables climáticas (Forcella, 1981).

Por otra parte, los factores endógenos también pueden estar implicados en el proceso en cuestión. Según Allen y Owens (1972) y Owens (1984), la iniciación de primordios de cono coincide con el alargamiento del brote y la maduración de los conos diferenciados dos años antes y ambos acontecimientos contribuyen al abatimiento metabólico de la planta. Según Duff y Nolan (1958), la formación de primordios de cono ocurre cuando hay disminución progresiva en el suministro de auxinas por detención del crecimiento del eje de la yema, principal fuente local de la producción de tales sustancias de acción hormonal.

Con excepción de *Pinus edulis*, aún no existe información sobre el proceso de iniciación de conos en los pinos mexicanos.

## METODOLOGIA

El trabajo fue realizado en piñonares de los alrededores del poblado La Amapola, en las Serranías Meridionales, a unos 44 km al SW de la Ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., localizados entre las coordenadas geográficas 22° 00' y 22° 02' latitud norte y 101° 05' y 101° 07' longitud oeste (Fig. 1). Las altitudes varían de 2100 a 2800 m s.n.m. El suelo es litosol éutrico con textura mediana y el sustrato geológico de rocas ígneas riolíticas (Anónimo, 1973 a,b). De acuerdo con Köppen (1948), el clima es de tipo BSkw, templado semiseco, con lluvias en verano; la estación meteorológica más cercana (Presa El Peaje) registra una precipitación media de 411.3 mm anuales y temperatura media anual de 16.7°C (Fig. 2). La vegetación es de piñonar de *Pinus cembroides* Zucc. y *P. discolor* Bailey & Haws., así como piñonar-encinar con *Quercus potosina* Trel. y *Q. tinkhamii* Trel.

Se seleccionaron 4 sitios de observación y colecta en bosque de *P. cembroides*, cada uno en laderas con distinta exposición (NE, SE, SW, NW). En cada ladera se trazó un transecto de 1000 m y se seleccionaron aleatoriamente 3 árboles. De cada uno de ellos se colectaron yemas de invierno y brotes anuales, provenientes de ramas orientadas a distintos puntos cardinales (N, E, S, W). Las observaciones y colectas se realizaron cada 25-30 días, de agosto a diciembre de 1985 y en octubre de 1986.

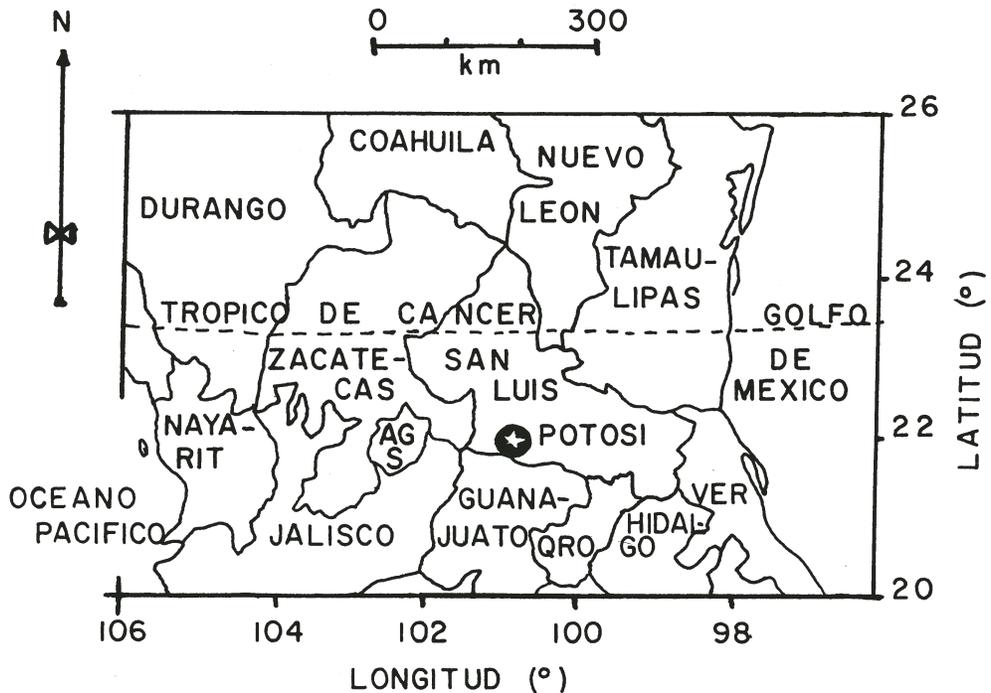


Fig. 1. Localización geográfica del área de estudio.

Las yemas y brotes colectados se conservaron en fijador FAA (Formaldehído-ácido acético-alcohol etílico). Posteriormente se analizaron en el laboratorio mediante disección con enfoque organológico, con el uso de una lupa estereoscópica y micrómetro ocular, además de herramientas de disección (aguja, pinzas y navajas). Los primordios de cono identificados fueron contados, medidos, separados en 4 clases de longitud (que van de 0.06 a 0.15 mm, de 0.16 a 0.25 mm, de 0.26 a 0.35 mm y mayores de 0.35 mm) y analizados en tablas de frecuencias. Paralelamente, se analizaron los datos de temperatura y precipitación, provenientes de la estación climatológica más cercana (Estación Presa El Peaje, S.L.P.), ubicada unos 5 a 6 km al N del área de estudio.

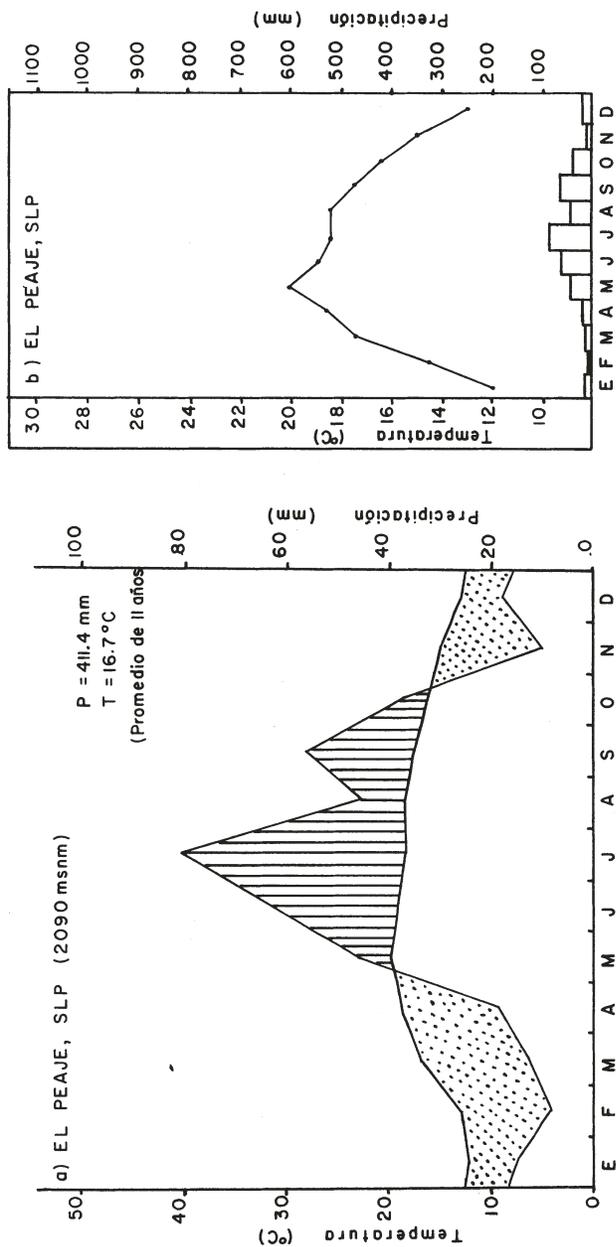


Fig. 2. Diagramas ombrotérmicos de la Estación Climatológica Presa El Peaje, San Luis Potosí: a) según Walter (1977); b) según García (1973). (T=temperatura media anual; P=precipitación media anual).

## RESULTADOS Y DISCUSION

Los primordios de conos femeninos de *P. cembroides* se observaron por primera ocasión en septiembre de 1985. Ninguna de las yemas de invierno, colectadas en agosto, mostró evidencia de primordios de cono.

Entre fines de octubre y principios de noviembre concluyó la producción acrópeta de primordios de brotes cortos y de conos femeninos en la yema terminal de invierno, momento en el cual el ápice de la misma se mostraba más o menos aplanado. Esto es el indicio del estado latente de la yema de invierno (Duff y Nolan, 1958), así como del término de la estación de crecimiento en *P. cembroides*. Este aspecto, junto con la formación de la yema de invierno con todos sus elementos en estado de primordio, coincide con lo descrito para *P. edulis* (Lanner, 1970) y otras especies (Sacher, 1955; Duff y Nolan, 1958; Owston, 1969).

A primera vista, los primordios de conos femeninos y de brotes cortos son difíciles de distinguir, principalmente cuando los primeros se encuentran en etapa de diferenciación. La posición de los primordios de conos femeninos y de brotes en la yema de invierno, así como el tamaño ligeramente mayor de los primeros, el mayor número de catáfilos y el mayor tamaño de su meristemo, permiten su identificación (Fig. 3). Dicha combinación, junto con lo aplanado del ápice de la yema de invierno, se utiliza como indicador para la identificación de los primordios de conos femeninos en su etapa más temprana de desarrollo (Duff y Nolan, 1958).

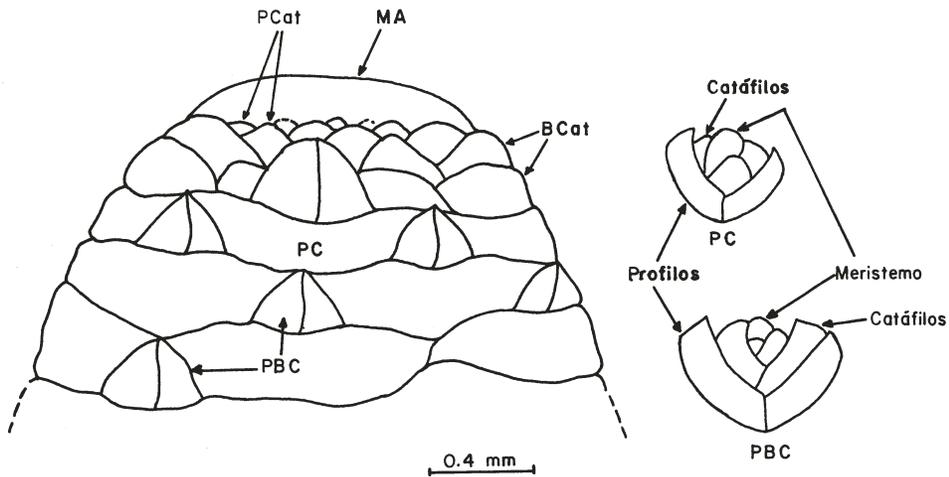


Fig. 3. Ápice de una yema de invierno de *P. cembroides* de fines de octubre (izquierda), con primordios de cono (PC) y de brotes cortos (PBC). PCat: primordios de catáfilos; MA: meristemo apical; BCat: bases de catáfilos.

Los primordios de estróbilos encontrados en septiembre medían entre 0.07 y 0.25 mm de largo, correspondientes a las dos clases de longitud más pequeñas de las cuatro que se establecieron. El mayor porcentaje (64%) registró tamaños entre 0.06 y 0.15 mm y el resto entre 0.16 y 0.25 mm.

Debido a que en agosto no se encontraron rudimentos de conos femeninos y que los más pequeños observados en septiembre midieron entre 0.06 y 0.15 mm (primera clase de longitud, Fig. 4), éstos fueron considerados como recién iniciados. Es posible que los primordios se hayan iniciado antes de la fecha de colecta de septiembre (realizada los días 30 y 31), debido a que más de 30% han rebasado la primera clase de longitud (Fig. 4). Se ha considerado que la diferenciación de estos rudimentos ocurre unos 15 días antes de que puedan ser identificados (Duff y Nolan, 1958).

Por tal razón, se estima que la iniciación de primordios pudo haber ocurrido desde mediados de septiembre, en 1985.

En octubre se observaron casi 33% de los rudimentos recién iniciados (Clase 1) y sólo 5.4% alcanzaron longitudes de más de 0.35 mm (Fig. 4). Posteriormente, la cantidad de estas estructuras disminuyó hasta menos de 2% en noviembre (22-23 del mes); se supone que este hecho representa el desarrollo de los primordios de cono iniciados en octubre y la disminución en tasa de iniciación en el mes de noviembre. En la misma fecha, los rudimentos de cono más grandes mostraron longitudes mayores de 0.35 mm, aunque la mayor cantidad de ellos medían entre 0.26 y 0.35 mm (Fig. 4).

Después de noviembre no se encontraron más primordios de estróbilo recién iniciados, y los mayores porcentajes de tales rudimentos en etapa de comienzo (más de 90%) se presentaron de mediados de septiembre a finales de octubre, por lo cual ésta es la fecha que se consideró de iniciación de primordios en *P. cembroides* para 1985 en el área de estudio (Cuadro 1).

Aunque no se realizó un seguimiento mensual del desarrollo temprano de conos femeninos de *P. cembroides* durante 1986, se escogió arbitrariamente octubre para coleccionar y analizar las yemas de invierno. De esta manera, los datos de dicho mes fueron usados como referencia, para compararlos con lo observado en 1985.

El análisis de yemas de invierno colectadas a principios de octubre de 1986, reveló un espectro de longitudes de primordios de cono que calificaría como intermedio entre los encontrados a finales de octubre y a finales de noviembre de 1985 (Fig. 4). De lo anterior cabe deducir que la iniciación de conos femeninos se adelantó en 1986 con respecto a 1985 aproximadamente en un mes. La variación en fechas de iniciación de rudimentos de conos femeninos en dos años consecutivos observada en *P. cembroides*, parece ser similar a lo encontrado por Lanner (1970) en *P. edulis*.

Según los datos climatológicos de 1985 y 1986 de la estación Presa El Peaje, se observa que las temperaturas registradas de abril a septiembre fueron más altas en 1986, pero la precipitación de mayo a agosto fue más baja que en el año anterior (Fig. 7). También, se encontró que los datos de 1986 son más parecidos a los valores promedio de 11 años. Entonces, es posible que, de manera semejante a lo encontrado por Lester (1967), la menor temperatura combinada con la mayor precipitación haya retardado la iniciación de primordios de cono en 1985. Ello se puede deducir si se considera que las especies están adaptadas a las condiciones de su hábitat, por lo cual los períodos en que muestran el desarrollo de las estructuras reproductivas están relacionados con la estacionalidad de los factores físico-ambientales (Larcher, 1977).

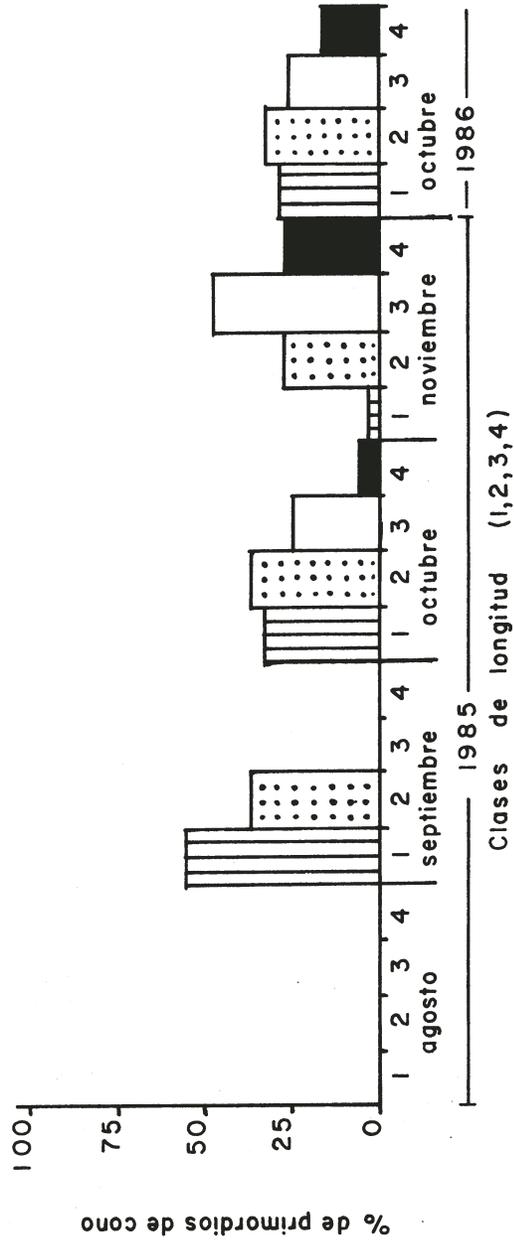


Fig. 4. Frecuencia relativa de primordios de cono por clases de longitud (mm) encontrados en diferentes fechas de colecta (Clases de longitud: 1=0.06-0.15; 2=0.16-0.25; 3=0.26-0.35; 4 ≥ 0.36).

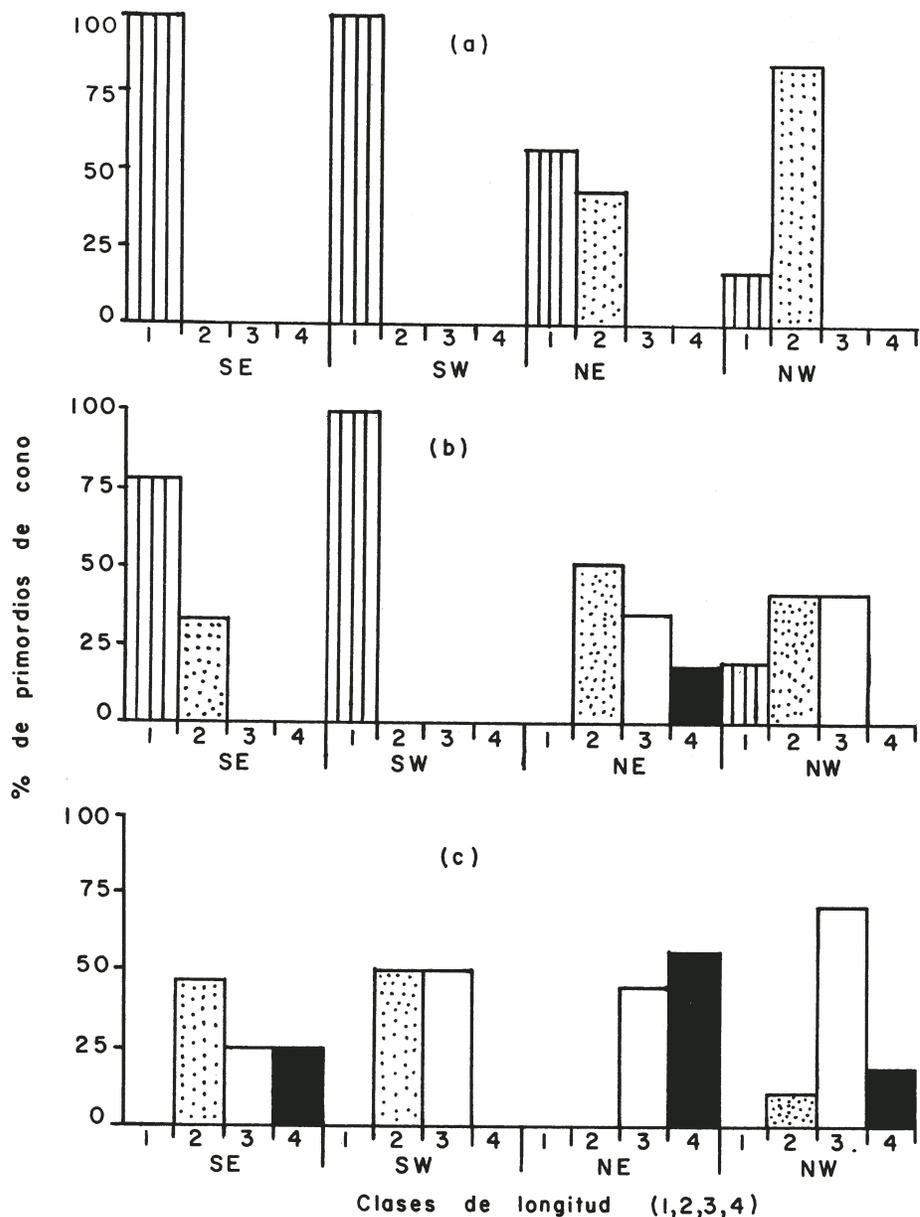


Fig. 5. Frecuencia relativa de primordios de cono por clases de longitud (mm) en laderas con distinta exposición en tres fechas de colecta sucesivas de 1985: a) septiembre, b) octubre, c) noviembre. (Clases de longitud: 1=0.06-0.15; 2=0.16-0.25; 3=0.26-0.35; 4=mayores de 0.35).

Todo parece indicar que la fluctuación en el comportamiento de los elementos climáticos (temperatura y precipitación) influye en la iniciación de conos de diferentes maneras: a) aumentando la cantidad de primordios de cono que se inician, cuando la temperatura es menor que el promedio (Forcella, 1978); b) acelerando la iniciación, mediante el ascenso de la temperatura (Lester, 1967); o, c) atrasándola, cuando la precipitación se encuentra por abajo del promedio (en este caso). Por lo tanto, el período de iniciación de primordios de cono en *P. cembroides* en el SW de San Luis Potosí más frecuente debe ser de mediados de agosto a finales de septiembre (o tal vez principios de octubre), de acuerdo con lo observado en 1986; en tanto que el período de iniciación de 1985 (mediados de septiembre-fines de octubre) ilustra la fluctuación de dicho evento. De esta manera, el período de iniciación de conos "normal" para *P. cembroides* parece diferir poco del registrado para *P. edulis* (agosto-septiembre) en Arizona, E.U.A. (Little, 1938).

Con respecto a las fechas de iniciación en árboles de distintas condiciones de ladera, hubo algunas diferencias que podrían indicar la susceptibilidad del fenómeno a las condiciones ambientales locales. En 1985, se encontraron primordios de cono ligeramente tempranos en árboles de las laderas de exposición NE y NW, durante septiembre-noviembre (Fig. 5, a-c).

En las muestras colectadas a principios de octubre de 1986, los árboles que mostraron los rudimentos de estróbilo más desarrollados también fueron los de las laderas de exposición NE y NW (Fig. 6). En las laderas de exposición SE y SW la iniciación fue más tardía en ambos años (Figs. 5 y 6). Esto indica que, en rodales de *P. cembroides* situados en laderas expuestas al NW y NE en el área de estudio, la iniciación de conos femeninos es un poco más temprana que en las exposiciones SW y SE. Posiblemente los vientos dominantes para el lugar favorecen el carácter tardío para los árboles de las laderas con exposición SE y SW. De

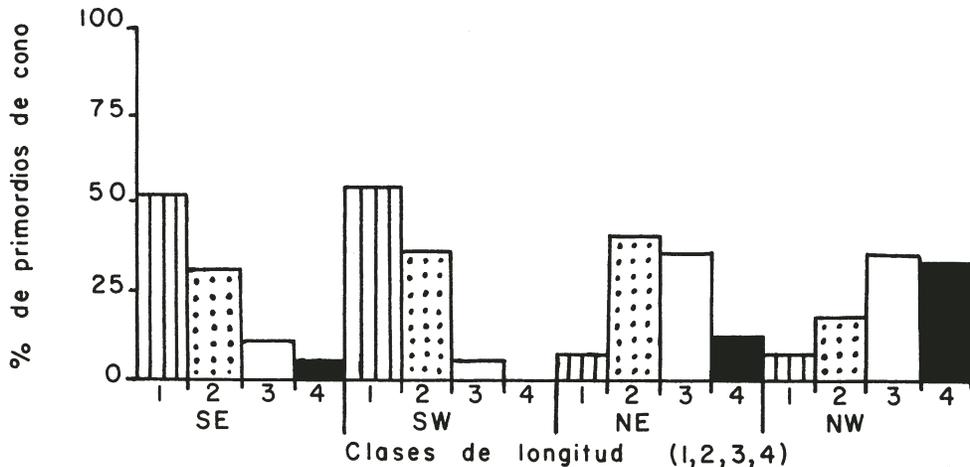


Fig. 6. Frecuencia relativa de primordios de cono de diferentes clases de longitud (mm), colectadas a principios de octubre de 1986 de árboles de laderas con distinta exposición. (Clases de longitud: 1=0.06-0.15; 2=0.16-0.25; 3=0.26-0.35; 4=mayores de 0.35).

acuerdo con datos de 1983-1985 de la Estación Climatológica Bledos (1980 m s.n.m.), Mpio. de Villa de Reyes, del Servicio Meteorológico del Estado de San Luis Potosí, ubicada a unos 15 km al W del área de estudio (no hubo datos disponibles del viento de la Estación Presa El Peaje), los vientos dominantes son del SE. Esto indica que, durante la mayor parte del año, los vientos inciden directamente sobre los árboles de las laderas de exposición SE y, posiblemente de manera indirecta, sobre los de las laderas de exposición SW. En consecuencia, en ambas laderas el viento actúa en detrimento de la humedad disponible y, de acuerdo con Forcella (1979), la iniciación de conos femeninos en altas cantidades en pinos piñoneros requiere de "buena" cantidad de humedad (mayor que el promedio).

El hecho de que la iniciación haya sido ligeramente más temprana en árboles de la ladera de exposición NW que en los propios de exposición NE (Fig. 5a), puede deberse, al menos en parte, a diferencias en algunos rasgos microambientales. Así, cabe aclarar que el sitio de colecta que representa la ladera de exposición NW se encuentra ubicado cerca del fondo de una cañada, por lo cual es un lugar protegido de la acción del viento y, por lo tanto, relativamente más húmedo con respecto a la ladera de exposición NE. Esta última corresponde a un sitio abierto, ubicado en la parte media de un cerro, por lo cual está más expuesta a los vientos y, como consecuencia, es relativamente más seca.

Por otra parte, no se encontraron diferencias en fechas de iniciación de conos femeninos entre ramas de un mismo árbol orientadas hacia distintos puntos cardinales.

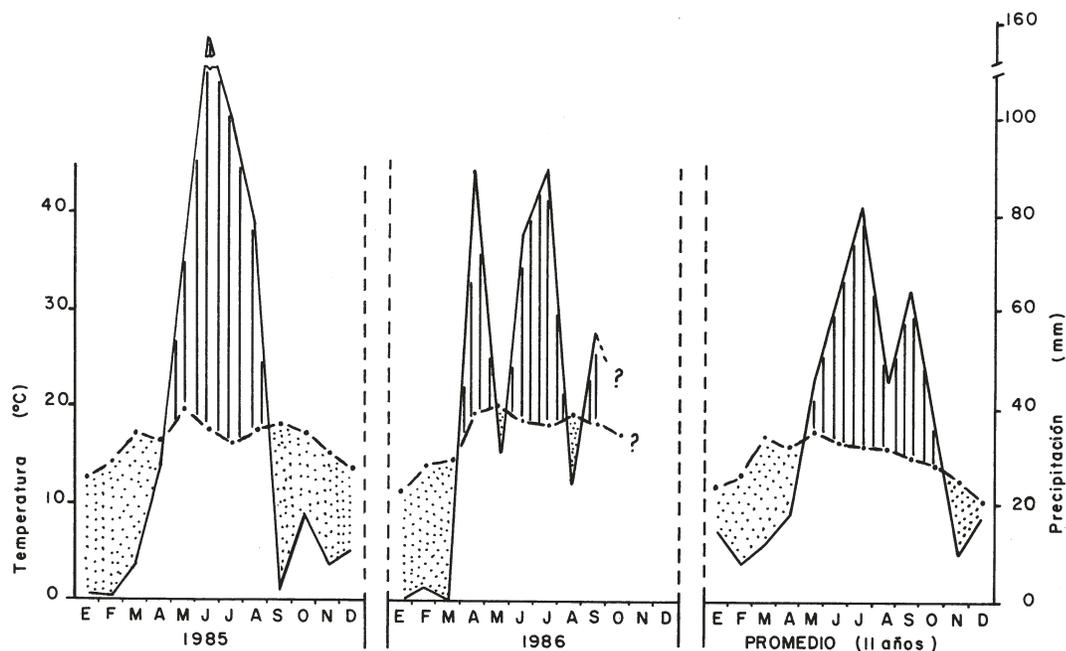


Fig. 7. Marcha de la temperatura y la precipitación durante 1985 y 1986 y el promedio de 11 años, de acuerdo con los registros de la Estación Climatológica Presa El Peaje y según Walter (1977).

## CONCLUSIONES

La variación del período de iniciación de primordios de cono de *P. cembroides* en San Luis Potosí y su relación con el comportamiento de la temperatura y precipitación en 1985 y 1986, indican que dicho período es susceptible de variar en años consecutivos a causa de cambios concomitantes en el comportamiento de los elementos climáticos. La iniciación del mayor porcentaje de primordios de cono para la especie estudiada, ocurre de mediados de agosto a finales de septiembre (o hasta principios de octubre), pero puede ser ligeramente más temprana (NE y NW) o más tardía (SE y SW), dependiendo de la exposición de las laderas en las cuales se encuentra el piñonar.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Centro de Botánica del Colegio de Postgraduados y a la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo, Méx., por el apoyo brindado para la realización de este trabajo. De la misma manera, estamos comprometidos con la familia Zamarrón-Pérez de La Amapola, S.L.P., por su asistencia invaluable en el desarrollo del trabajo de campo. Se agradece, de manera especial, a la Dra. Johana Clausen de la División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Chapingo, por sus útiles críticas y atinados comentarios al escrito final.

## LITERATURA CITADA

- Allen, G. S. & J. N. Owens. 1972. The life history of Douglas-fir. Environ. Can. For. Serv. Ottawa. 138 pp.
- Anónimo. 1973a. Carta edafológica F-14-A83. Esc. 1:50 000. Comisión de Estudios del Territorio Nacional, Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F.
- Anónimo. 1973b. Carta geológica F-14-A83. Esc. 1:50 000. Comisión de Estudios del Territorio Nacional, Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F.
- Curtis, J. D. & R. A. Popham. 1972. The developmental anatomy of long-branch terminal buds of *Pinus banksiana*. Amer. J. Bot. 59(2): 194-202.
- Duff, G. H. & N.J. Nolan. 1958. Growth and morphogenesis in the Canadian forest species III. The time scale of morphogenesis at the stem apex of *Pinus resinosa* Ait. Can. J. Bot. 36: 687-706.
- Eggler, W. A. 1961. Stem elongation and time of cone initiation in Southern pines. For. Sci. 7(2): 149-158.
- Forcella, F. 1978. Irregularity of pinyon cone production and its relation to pinyon cone moth predation. Madroño 25: 170-172.
- Forcella, F. 1979. Mast fruiting in trees: why and how in cembroid pines. Thesis. University of Oklahoma. 60 pp.
- Forcella, F. 1981. Ovulate cone production in pinyon: negative exponential relationship with late summer temperature. Ecology 62(2): 488-491.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 12, 41-42.
- Gifford, E. M., Jr., & N. T. Mirov. 1960. Initiation and ontogeny of the ovulate strobilus in ponderosa pine. For. Sci. 6(1): 19-25.
- Köppen, W. 1948. Climatología. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 478 pp.
- Kramer, P. J. & T. T. Kozlowski. 1979. Physiology of woody plants. Academic Press. New York. 811 pp.
- Lanner, R. M. 1970. Origin of the summer shoot pinyon pines. Can. J. Bot. 48: 1759-1765.
- Larcher, W. 1977. Ecofisiología vegetal. Omega. Barcelona. pp. 18-23, 257-277.
- Lester, D. T. 1967. Variation in cone production of red pine in relation to weather. Can. J. Bot. 45: 1683-1691.

- Little, E.L., Jr. 1938. The earliest stages of pinyon cones. Southwestern Forest and Range Experiment Station. Research Note 46. Tucson, Arizona. 4 pp.
- Matthews, J.D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *For. Abst.* 24(1): i-xiii.
- Mergen, F. & L.E. Koerting. 1957. Initiation and development of flower primordia in slash pine. *For. Sci.* 3(2): 145-155.
- Mirov, N. T. 1967. The genus *Pinus*. Ronald Press. New York. 602 pp.
- Owens, J. N. 1984. Bud development in grand fir (*Abies grandis*). *Can. J. For. Res.* 14(4): 575-588.
- Owens, J. N. 1986. Cone and seed biology. In: Shearer, R.C. (comp.). Proceedings of the conifer tree in the Inland Mountain West Symposium (1985). USDA, For. Serv., Intermountain Research Station. Gen. Tech. Rep. Int. 203. pp. 14-31.
- Owens, J. N. & M. Molder. 1977. Bud development in *Picea glauca*. II. Cone differentiation and early development. *Can. J. Bot.* 55: 2746-2760.
- Owston, P. W. 1969. The shoot apex in eastern white pine: its structure, seasonal development, and variation within the crown. *Can. J. Bot.* 47: 1181-1188.
- Rehfeldt, G. E., A.R. Stage & R. T. Bingham. 1971. Strobili development in western white pine: periodicity, prediction, and association with weather. *For. Sci.* 17(4): 454-461.
- Rodríguez G., J. A. 1985. Fenología de tres especies de coníferas del Estado de Chiapas. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 91 pp.
- Sacher, J. A. 1954. Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa*. *Amer. J. Bot.* 41(9): 749-759.
- Sacher, J. A. 1955. Dwarf shoot ontogeny in *Pinus lambertiana*. *Amer. J. Bot.* 42(8): 784-792.
- Spurr, S. H. & B. V. Barnes. 1982. Ecología forestal. AGT Editor, S.A. México, D.F. 690 pp.
- Van Den Berg, D. A. & R. M. Lanner. 1971. Bud development in lodgepole pine. *For. Sci.* 17(4): 479-486.
- Walter, H. 1977. Zonas de vegetación y clima. Ediciones Omega. Barcelona. 245 pp.
- Wareing, P. F. 1958. Reproductive development in *Pinus sylvestris*. In: Thimann, K.V., W.B. Critchfield & M. H. Zimmermann (eds.). The physiology of forest trees. Ronald Press. New York. pp. 643-654.
- Zobel, B. J. 1970. Mexican pines. In: Frankel, O.H. & E. Bennett (eds.). Genetic resources in plants (their exploration and conservation). Blackwell Scientific Publ. Oxford. pp. 367-373.