



Acta Botanica
Mexicana

Asociación ecológica de *Pinus pseudostrobus* (Pinaceae) como respuesta de las variaciones biogeográficas en el Centro-Sur de México

Ecological association of *Pinus pseudostrobus* (Pinaceae) in response to biogeographical variations in Central- Southern of Mexico

Rufino Sandoval-García¹ , Rigoberto González-Cubas^{1,2}  y Angelina Bautista-Cruz¹ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: *Pinus pseudostrobus* es una especie con un rango de distribución geográfica muy amplia con variaciones climáticas, situación que le ha permitido ser considerada de gran importancia económica y ecológica, por lo que es de mucho interés conocer su asociación natural con otras especies para definir estrategias de manejo y conservación. En este estudio, se analizaron patrones de asociación ecológica y su correlación con variables biogeográficas en las subprovincias del Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur.

Métodos: Se usaron registros geográficos de los géneros asociados a *P. pseudostrobus* para analizar los patrones espaciales mediante un análisis estadístico multivariado y un índice de mezcla de especies. La asociación ecológica de *P. pseudostrobus* se determinó con 535 sitios geoespaciales de forma circular de una superficie de 78.54 ha a una distancia mínima de 1000 m. Se realizó una validación científica de todas las especies para corroborar su coexistencia en las regiones del presente estudio.

Resultados clave: Las subprovincias comparten 76% de las especies asociadas a *P. pseudostrobus*, siendo la Sierra Madre del Sur quien presentó mayor mezcla de especies ($Mi=0.45$). La asociación ecológica de *P. pseudostrobus* mostró al sur de México una relación con 34 especies y en el centro con 25, principalmente de los géneros *Pinus*, *Quercus* y *Abies*. Las variables de altitud y precipitación se correlacionaron significativamente como un predictor en el grado de asociación.

Conclusiones: La asociación ecológica de *P. pseudostrobus* es similar en las subprovincias, pero se diferencia en su dominancia por las variaciones biogeográficas. Estos resultados tienen implicaciones para definir estrategias de manejo y conservación de la biodiversidad, debido a que en zonas con alta asociación se debe mantener la estructura y composición natural y en áreas degradadas se deben contemplar grupos funcionales.

Palabras clave: conservación, índice de mezcla, interacciones ecológicas, patrones espaciales.

Abstract:

Background and Aims: *Pinus pseudostrobus* is a species with a very wide geographical distribution range with climatic variations, a situation that has allowed it to be determined of great economic and ecological importance, so it is of much interest to know its natural association with other species to define management strategies and conservation. In this study, we analyze the patterns of ecological association and their correlation with biogeographic variables in the subprovinces of the Neovolcanic belt and the Sierra Madre del Sur.

Methods: Geographical records of the genera associated with *P. pseudostrobus* were used to analyze spatial patterns through a multivariate statistical analysis and a species mix index. The ecological association of *P. pseudostrobus* was determined with 535 circular geospatial sites with a surface of 78.54 ha at a minimum distance of 1000 m. A scientific validation of all species was carried out to corroborate their coexistence in the regions of the present study.

Key results: The subprovinces share 76% of the species associated with *P. pseudostrobus*, being the Sierra Madre del Sur which presented the greatest mix of species ($Mi=0.45$). The ecological association of *P. pseudostrobus* showed a relationship with 34 species in southern Mexico and 25 in the center, mainly from the genera *Pinus*, *Quercus* and *Abies*. Altitude and precipitation variables were significantly correlated as a predictor in the degree of association.

Conclusions: The ecological association of *P. pseudostrobus* is similar in the subprovinces, but it differs in its dominance by the biogeographical variations. These results have implications for defining biodiversity management and conservation strategies, because in areas with high association the natural structure and composition must be maintained and in degraded areas functional groups must be contemplated.

Key words: conservation, ecological interactions, mix index, spatial patterns.

¹Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales, carretera Nacional 85, km 145, 67700 Linares, Nuevo León, México.

² Autor para la correspondencia:

rigocubas_11@hotmail.com

Recibido: 17 de octubre de 2019.

Revisado: 28 de noviembre de 2019.

Aceptado por Pablo Cuevas-Reyes: 9 de diciembre de 2019.

Primero en línea: 11 de febrero de 2020.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 127(2020).

Citar como: Sandoval-García, R., R. González-Cubas y A. Bautista-Cruz. Asociación ecológica de *Pinus pseudostrobus* (Pinaceae) como respuesta de las variaciones biogeográficas en el Centro-Sur de México. 2020. Acta Botanica Mexicana 127: e1627. DOI: 10.21829/abm127.2020.1627



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

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

Pinus pseudostrobus Lindl. es una especie con un gran rango de distribución en diferentes condiciones biogeográficas, principalmente en zonas de transición de climas templados a fríos y templados a cálidos (Perry, 1991; López-Upton, 2002; Farjon, 2013a). Se considera de gran importancia económica, por lo cual, sus poblaciones naturales se han visto afectadas durante las últimas décadas debido al aprovechamiento excesivo, al aumento en el cambio de uso del suelo y a la recurrencia de incendios forestales (Viveros-Viveros et al., 2005; Cisneros-González et al., 2018).

La mayor distribución de esta especie se presenta en las regiones centro (Eje Neovolcánico) y sur (Sierra Madre del Sur) de México, debido a la dinámica de sus ecosistemas, como resultado de su posición geográfica, variaciones climáticas, diferencias altitudinales, tipo de suelo e influencia antropogénica (García-Barrios y González-Espinosa, 2017; Morrone, 2017; CONABIO, 2018). Estas condiciones describen la dinámica de los patrones espaciales de especies de plantas con amplia distribución geográfica y son el resultado de su diferenciación adaptativa a diversos ambientes, influenciados principalmente por gradientes altitudinales y por la precipitación, que están estrechamente asociados en el crecimiento y desarrollo de los ecosistemas (López-Sandoval et al., 2015; Pellissier et al., 2018). Además, la variación geográfica desempeña un papel fundamental en la diversidad, estructura y distribución geográfica de las especies y es un elemento clave en la identificación de estrategias de conservación espacial (Zhao et al., 2018; Gardner et al., 2019).

La mayoría de los estudios publicados actualmente, se han limitado a la ecología y manejo de las especies a nivel regional (Cambrón-Sandoval et al., 2014; Graciano-Ávila et al., 2017) y muy pocos han incluido en sus análisis aspectos biogeográficos (Lenormand et al., 2019; Uribe-Salas et al., 2019). Por tal motivo es importante considerar dichas variables y con ello determinar las interacciones específicas, el grado de relación con estas especies y comprender los factores que afectan su persistencia y que les permiten coexistir.

Dicha información permitirá identificar grupos con alta asociación ecológica para definir estrategias de con-

servación y restauración de ecosistemas forestales, principalmente bosques de coníferas, los cuales son de suma importancia para México, ya que en ellos se albergan 49 especies del género *Pinus* L. de las 120 descritas en el mundo y 22 de las cuales son endémicas al país, contribuyendo de esta forma con la conservación de la biodiversidad (Gernandt y Pérez-de la Rosa, 2014; Villaseñor, 2016).

El objetivo del presente estudio fue identificar las asociaciones ecológicas de *P. pseudostrobus* y su relación con variables biogeográficas como principal determinante de su distribución. Como hipótesis consideramos que la altitud y la precipitación son los factores más importantes que determinan el grado de asociación ecológica de las especies.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio comprende dos subprovincias fisiográficas: El Eje Neovolcánico (ENEO) y la Sierra Madre del Sur (SMSUR), debido a que en ellas se presenta la mayor distribución de *Pinus pseudostrobus* con más de 92% de los registros existentes (Sáenz-Romero et al., 2013; CONABIO, 2018 (Fig. 1)).

El ENEO es una subprovincia que comprende altitudes entre 500 y 4300 m, representa uno de los mayores sistemas montañosos del centro de México y se caracteriza por su vegetación dominante de especies arbóreas en bosques templados y en regiones alpinas; la SMSUR es una cadena montañosa muy compleja que se localiza al sur de México, su rango altitudinal oscila entre 200 y 3700 m, en los que se distribuyen bosques templados y lluviosos (Morrone, 2005; García-Barrios y González-Espinosa, 2017; Morrone, 2017).

Sistematización de la información geoestadística

Se realizó la descarga y sistematización de registros de los géneros *Abies* Mill., *Pinus*, *Pseudotsuga* Carrière, *Quercus* L. y *Taxus* L. que se distribuyen en las subprovincias fisiográficas, de los geoportales de EncicloVida (2019), Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB, 2019) y Sistema Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF,

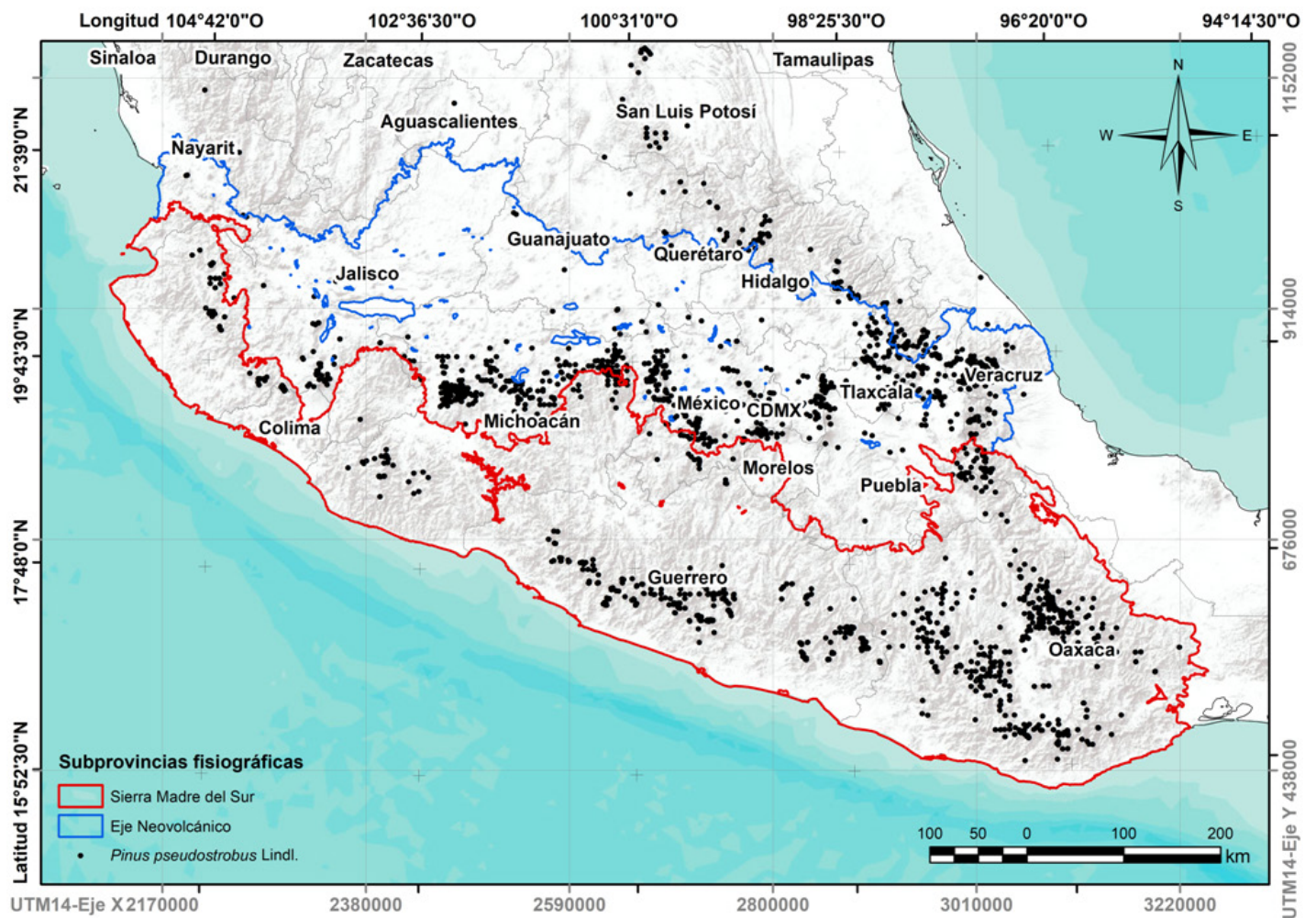


Figura 1: Subprovincias fisiográficas del centro-sur de México, mapa basado en el catálogo de metadatos geográficos de CONABIO (1997): Sierra Madre del Sur (SMSUR) y Eje Neovolcánico (Eneo), donde se observan los registros de *Pinus pseudostrobus* Lindl.

2019). De las bases de datos se realizó la depuración de elementos duplicados y de registros de más de 10 años de antigüedad, se obtuvo un total de 42,062 registros para Eneo y 45,633 para SMSUR.

Análisis de patrones espaciales

Para identificar las especies de mayor similitud en cada subprovincia, se empleó un análisis estadístico multivariado de grupos (Cluster Analysis, CA), en el Software R-project (R Core Team, 2019). Se obtuvo una matriz con el método jerárquico de Ward con una distanciamiento de agrupamiento euclidiano, utilizando datos homogéneos y en unidades similares del total de los registros de densidad para cada especie en cada subprovincia. Las clasificaciones se utilizaron para obtener tanglegramas, que muestran una red

bipartita de agrupaciones ecológicas de las especies entre las subprovincias. Estas asociaciones pueden usarse como indicadores ecológicos de ensamblajes comunitarios, cambios ambientales y condiciones del hábitat (Castillón et al., 2015).

Índice de mezcla de especies

La mezcla de especies se analizó mediante grupos estructurales (GE) considerando cada sitio bajo estudio como una unidad de muestreo. El GE es un conjunto de cinco árboles, en el que *P. pseudostrobus* funge como referencia para los cuatro vecinos más cercanos (Pommerening, 2002).

Aplicando técnicas estadísticas se determinó el índice de Mezcla de Especies (M_i) de Fülde (1995), el cual se basa en el supuesto de que la estructura espacial de un

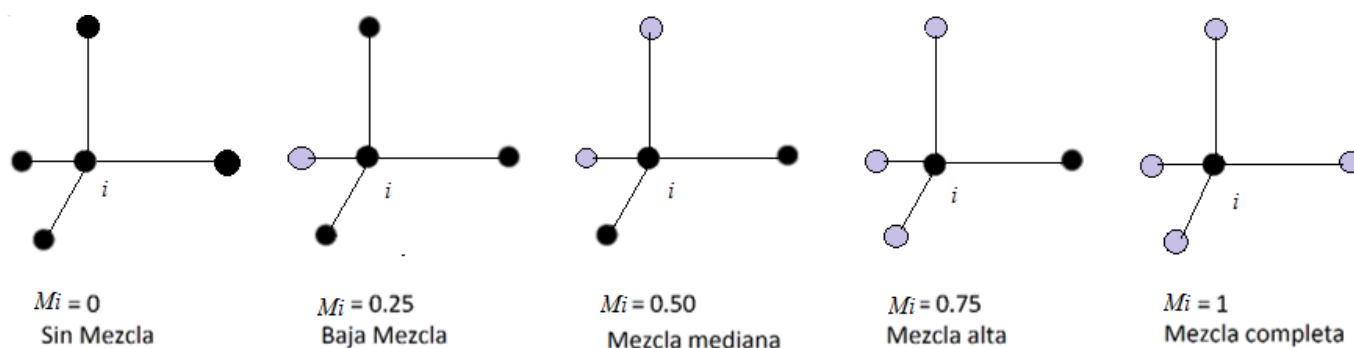


Figura 2: Ejemplo del grupo estructural de los diferentes resultados del índice de mezcla (M_i) de especies con los cuatro vecinos más próximos, donde *Pinus pseudostrobus* Lindl. funge como árbol de referencia.

rodal forestal está determinada por la distribución de las relaciones estructurales específicas dentro de los grupos vecinos de árboles. Describe la composición de las especies y el patrón espacial de los árboles forestales (Fig. 2); este índice se estima mediante la siguiente fórmula:

$$M_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 V_j$$

Donde M_i =índice de mezcla, V_j =árboles vecinos, i =árbol de referencia.

Determinación de la asociación ecológica de *Pinus pseudostrobus*

Con base en los registros de *P. pseudostrobus* se realizó un diseño de muestreo aleatorio, con sitios geoespaciales de forma circular de una superficie de 78.54 ha (radio=500 m), a una distancia mínima de 1000 m (272 sitios para ENEO y 263 para SMSUR), a los cuales se les realizó la verificación de cobertura forestal mediante imágenes satelitales de alta resolución (1.14 m/píxel) (SASGIS, 2019). Este tamaño de sitio cumple con una distancia óptima para tener la probabilidad de encontrar mayor diversidad de especies, como resultado de la dispersión de semillas ligeras (determinada a una distancia igual a la altura del árbol o en algunos casos de dos a cinco veces), y de condiciones climáticas y topográficas del área (Hawley y Smith, 1982; Salazar-Tortosa et al., 2019).

Mediante el software QGIS 2.18.25 “Las Palmas” (QGIS-Development Team, 2019), y a partir de la operación de intersección, se obtuvo la combinación espacial de la

capa “sitios de muestreo” y “registros de las especies”, el cual permitió la identificación de las principales asociaciones ecológicas de *P. pseudostrobus* (Fig. 3).

Se realizó la caracterización de las variables biogeográficas de cada una de las asociaciones ecológicas, principalmente altitud y precipitación. Para determinar la altitud de cada registro se utilizó el Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (INEGI, 2019) y la precipitación mensual promedio (periodo 1910-2009) se obtuvo de las Superficies Climáticas para México del Centro de Recursos Idri-si (Cuervo-Robayo et al., 2014). Se realizó un análisis de correlación de Spearman (R Core Team, 2019) entre las variables biogeográficas de cada especie (altitud y precipitación). Mediante este análisis se examina si existe una relación negativa o positiva de los valores jerarquizados de cada variable, en función de coeficiente de correlación que puede variar de -1 a 1 (Martínez-Ortega et al., 2009), y con ello poder identificar el grado de asociación entre las especies.

Validación de la asociación ecológica de *Pinus pseudostrobus*

Para validar las especies pertenecientes a los géneros de *Abies*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Quercus* y *Taxus*, distribuidas en las subprovincias ENEO y SMSUR, así como su asociación ecológica con *P. pseudostrobus*, se revisaron 59 trabajos de investigación realizados en los últimos diez años (Cuadro 1), en donde se sistematizaron las siguientes variables: ubicación geográfica, altitud, precipitación y especies de asociación.

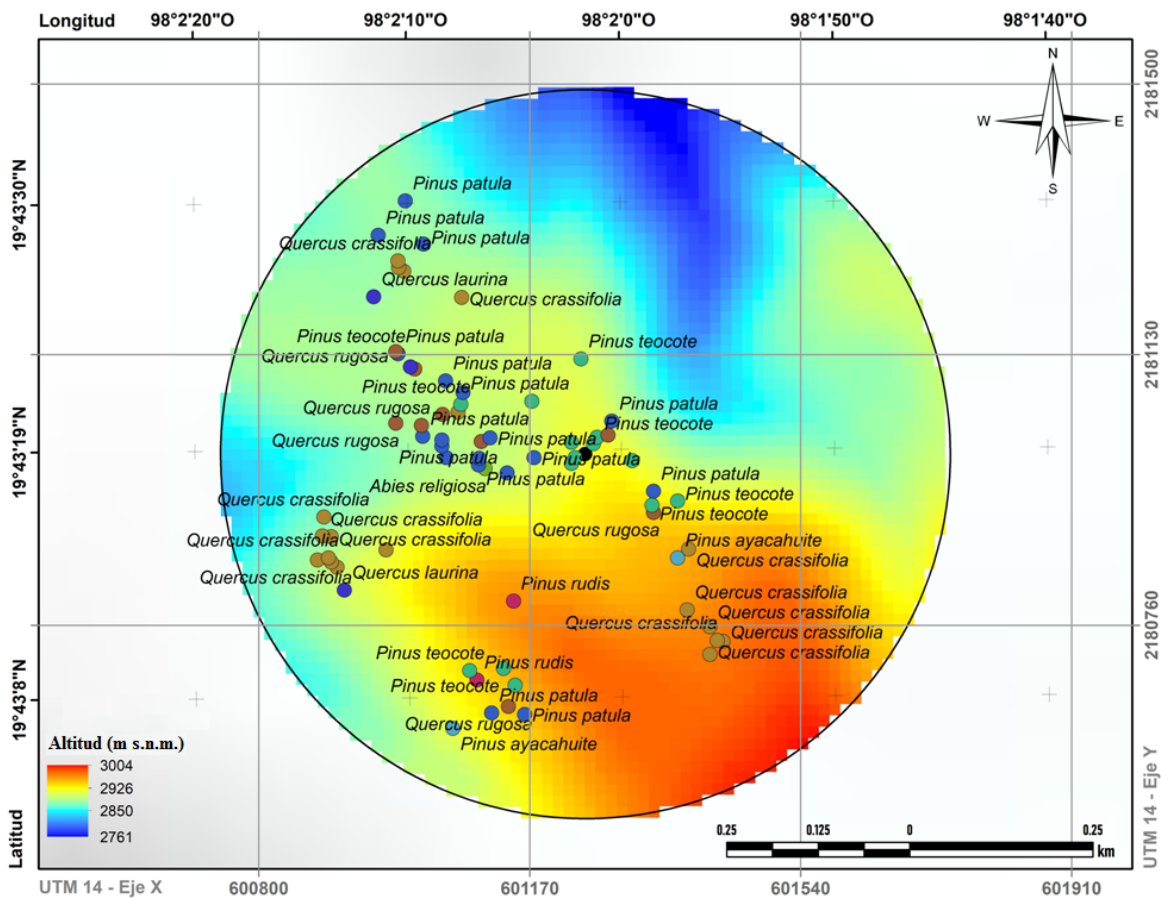


Figura 3: Ejemplo demostrativo de asociación de especies con *Pinus pseudostrobus* Lindl. para cada sitio (radio=500 m), donde se observa la distribución geográfica a diferentes gradientes altitudinales.

Resultados

Patrones espaciales

Con base en el algoritmo del análisis clúster, se realizó la agrupación bajo el método de la silueta promedio para una mejor calidad de los grupos. En la subprovincia SMSUR se presentaron dos grupos dominantes (Dist. máx 7) y seis grupos inferiores (Dist. mín 1), mientras que en el ENEO fueron tres dominantes (Dist. máx 6) y cinco inferiores (Dist. mín 1), como resultado de las características biogeográficas de cada región. Este análisis permite entender la forma en que se conectan entre sí las subprovincias, en el sentido de que ambas regiones están conectadas entre 71 y 82% de las especies que comparten (Fig. 4).

Índice de mezcla de especies

En la SMSUR, 18.6% de los sitios de muestreo no presenta mezcla de especies (=0) por lo cual se consideran bosques

pueros de *P. pseudostrobus*, 27.3% se asocia con dos especies diferentes ($=0.5$) y en 10.2% existe una alta mezcla ($=1$) considerando bosques mixtos, debido a que mínimo cuatro de los vecinos más próximos son de especies diferentes. El caso contrastante se observa en la subprovincia ENEO donde se registró 38.9% de los sitios sin mezcla y solo 6.2% presentan una composición alta. De tal manera se puede observar que existe una diferencia en cuanto a diversidad de especies de ambas subprovincias (Fig. 5). Estadísticamente las subprovincias mostraron diferencias significativas en términos de diversidad arbórea (chi-cuadrada=29.40 y un valor $p=0.05$).

Asociación ecológica de *Pinus pseudostrobus*

En SMSUR se presenta una asociación ecológica de *P. pseudostrobus* con 34 especies, principalmente coníferas y encinos (Fig. 6A). Es importante recalcar que existe también una asociación con otras especies: *Alnus acuminata* Kunth,

Cuadro 1: Validación de las especies, con sus respectivos rangos máximos y mínimos de altitud y precipitación, asociadas a *Pinus pseudostrobus* Lindl. en las subprovincias Sierra Madre del Sur (SMSUR) y Eje Neovolcánico (ENEO). Subp.=Subprovincia; Ref=altitud mínima reportada por la literatura.

Especie	Subp.	Altitud (m s.n.m.)				Precipitación (mm)				Validación
		Mín	Ref	Máx	Ref	Mín	Ref	Máx	Ref	
<i>Abies guatemalensis</i> Rehd.	SMSUR	2067	1800	2550	3015	870	1500	1548	3000	Sorensen et al., 2013; Munguía-Lino et al., 2015; Cruz-Cárdenas et al., 2016.
	ENEO	2060		2221		886		1169		
<i>Abies hickelii</i> Flous & Gausson	SMSUR	2232	2500	3549	3000	953	1000	1731	1700	Farjon, 2013b; Estrada-Contreras et al., 2015.
	ENEO	2500		2854		653		1520		
<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schtdl. & Cham.	SMSUR	2415	2100	3351	3100	1361	1000	1749	1500	Estrada-Contreras et al., 2015; González-Méndez et al., 2016; Walte-Vega et al., 2017; García-Espinoza et al., 2018.
	ENEO	2060		3370		562		1344		
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	SMSUR	1989	1600	2983	3000	1022	600	1257	1000	Aguilera-Reyes et al., 2013; Ramírez-Albores et al., 2014; García-Aguilar et al., 2015; Cerano-Paredes et al., 2016.
	ENEO	2344		3239		501		1044		
<i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schtdl.	SMSUR	1646	1900	3549	3200	776	1000	1749	1800	Ávila-Sánchez et al., 2010; Santibañez-Andrade et al., 2015; Ríos-Altamirano et al., 2016; Ramos-Dorantes et al., 2017; Aceves-Rangel et al., 2018.
	ENEO	2144		3180		707		1212		
<i>Pinus cembroides</i> Zucc.	SMSUR	2492	1350	2920	2800	692	380	1592	650	Farjon, 2013c; Aceves-Rangel et al., 2018.
	ENEO	2763		3027		467		877		
<i>Pinus devoniana</i> Lindl.	SMSUR	1158	900	2811	2500	776	1000	1684	1500	Ávila-Sánchez, 2010; Santiago-Pérez et al., 2014; Marlés-Magre et al., 2015; García-Espinoza et al., 2018.
	ENEO	1352		2500		1025		1525		
<i>Pinus douglasiana</i> Martínez	SMSUR	1032	1400	2863	2500	776	700	1747	1600	Santiago-Pérez et al., 2014; Cerano-Paredes et al., 2015; Ríos-Altamirano et al., 2016; García-Espinoza et al., 2018.
	ENEO	2156		3475		944		1150		
<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	SMSUR	2232	2500	3541	4300	953	700	1724	1800	Farjon, 2013d; Villanueva-Díaz et al., 2015; Baeza-Guzmán et al., 2017.
	ENEO	3040		3425		919		1021		
<i>Pinus herrerae</i> Martínez	SMSUR	1049	1200	2966	2500	870	900	2015	1600	Ávila-Sánchez et al., 2010; Farjon, 2013e; Ávila-Coria et al., 2014; Aceves-Rangel et al., 2018.
	ENEO	2424		2584		1035		1263		
<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schtdl. & Cham.	SMSUR	1734	1600	2885	3000	776	700	1711	1950	Santiago-Pérez et al., 2014; García-Aguilar et al., 2015; Ríos-Altamirano et al., 2016; Ramos-Dorantes et al., 2017.
	ENEO	2206		3425		508		1386		
<i>Pinus lumholtzii</i> B.L. Rob. & Fernald	SMSUR	2005	1600	2122	2300	1130	500	1146	600	Farjon, 2013f.
	ENEO	2243		2589		668		1056		
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	SMSUR	1108	1150	2980	3200	753	800	1971	1000	Guerrero-Hernández et al., 2014; De los Santos-Posadas et al., 2015; Vázquez-Bautista et al., 2016; López-Hernández et al., 2017; López-Escobar et al., 2018.
	ENEO	2020		3370		438		1209		
<i>Pinus oaxacana</i> Mirov.	SMSUR	2004	1500	2989	3200	861	1000	1260	1500	Ramírez-García et al., 2009; García-Aguilar et al., 2015.
	ENEO	2492		2992		552		1300		
<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schtdl.	SMSUR	1049	500	2811	2700	911	700	2176	3000	Aguilera-Reyes et al., 2013; Cerano-Paredes et al., 2015; Ibarra-Montoya y Huerta-Martínez, 2016; Ramos-Dorantes et al., 2017; Aceves-Rangel et al., 2018.
	ENEO	2056		2928		808		1106		
<i>Pinus patula</i> Schiede ex Schtdl. & Cham.	SMSUR	1734	1600	3153	3100	776	1000	1526	2200	García-De la Cruz et al., 2013; Lemus-Cervantes et al., 2015; Ríos-Altamirano et al., 2016; Ramos-Dorantes et al., 2017; Juárez-Ortiz et al., 2018.
	ENEO	1911		3099		508		1526		

Cuadro 1: Continuación.

Especie	Subp.	Altitud (m s.n.m.)				Precipitación (mm)				Validación
		Mín	Ref	Máx	Ref	Mín	Ref	Máx	Ref	
<i>Pinus pringlei</i> Shaw	SMSUR	1135	1500	2823	2500	776	1000	2176	2000	Farjon, 2013g; Morales-Saldaña et al., 2015; Ortiz-Martínez y Gernandt, 2016.
	ENEO	1200		2500		1169		2169		
<i>Pinus rudis</i> Endl.	SMSUR	2520	2200	3009	3400	1009	600	1291	1000	Ríos-Altamirano et al., 2016; Paz-Pellat et al., 2017.
	ENEO	2402		3228		713		1021		
<i>Pinus teocote</i> Schiede ex Schltdl. & Cham.	SMSUR	1136	1500	2861	3100	744	500	1971	1000	Hernández-Ramos et al., 2015; Vásquez-Bautista et al., 2016; Ramos-Dorantes et al., 2017; Guerra-De la Cruz et al., 2018; Ríos-Camey et al., 2019.
	ENEO	2085		3146		508		1060		
<i>Quercus castanea</i> Née	SMSUR	1041	1400	2563	2600	1013	600	2168	1500	Wenzell y Kenny, 2015.
	ENEO	2355		3031		979		1387		
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	SMSUR	1117	1300	2992	2900	840	800	1971	1200	Flores-Vásquez et al., 2013; Córdova-Chávez et al., 2014; Granados-Victorino et al., 2015; Ríos-Altamirano et al., 2016; Gorgonio-Ramírez, 2017; Méndez-Osorio et al., 2018; Uribe-Salas et al., 2019.
	ENEO	1869		3128		718		1628		
<i>Quercus crassipes</i> Bonpl.	SMSUR	2403	2200	2908	2900	1061	800	1363	1400	Ramírez-Albores et al., 2014; Rojas-Zenteno et al., 2016; Jerome, 2018a; Uribe-Salas et al., 2019.
	ENEO	2667		3077		713		933		
<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	SMSUR	1108	1500	3036	3300	753	800	1806	1200	Ávila-Sánchez et al., 2010; Rivera-Hernández et al., 2015; Tamarit-Urías et al., 2017; García-Espinoza et al., 2018; Uribe-Salas et al., 2019.
	ENEO	2321		3087		676		1526		
<i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	SMSUR	1136	1650	2573	2700	1011	700	2168	1500	Ávila-Sánchez et al., 2010; Santiago-Pérez et al., 2014; Cerano-Paredes et al., 2015; Salgado-Terrones et al., 2017; Jerome, 2018b; Uribe-Salas et al., 2019.
	ENEO	2351		2591		987		1169		
<i>Quercus rugosa</i> Née	SMSUR	1190	1800	2810	3000	906	1500	1525	1650	Flores-Vásquez et al., 2013; Ramírez-Albores et al., 2014; García-Aguilar et al., 2015; Jerome, 2017; García-Espinoza et al., 2018; Uribe-Salas et al., 2019.
	ENEO	2088		3094		537		1126		

Cupressus lusitanica Mill., *Juniperus flaccida* Schltdl. y *Arbutus xalapensis* Kunth; sin embargo, dichas especies no siempre se registran, porque no representan alto interés económico.

En ENEO se presenta una asociación ecológica de *P. pseudostrobus* con 25 especies (Fig. 6B), principalmente de los géneros *Pinus*, *Quercus* y *Abies*; no obstante, también se da una asociación con *Alnus firmifolia* Fernald, *Alnus jorullensis* Kunth, *Cupressus lindleyi* Klotzsch ex Endl., *Juniperus deppeana* Steud., *Juniperus monticola* Martínez y *Arbutus xalapensis*.

En las dos subprovincias, se observó una tendencia negativa entre la altitud y precipitación, de tal forma que cuando aumenta la altitud disminuye la precipitación; sin embargo, esta correlación no es significativa, SMSUR ($rs=-0.283$, $p=0.168$) y ENEO ($rs=-0.360$, $p=0.076$), como consecuencia de la gran variación en la distribución de las especies. Se aprecia que algunas especies mantienen una asociación por rango altitudinal, pero se separan por los intervalos de precipitación; no obstante, otras mantienen una estrecha asociación con ambas variables (Fig. 7).

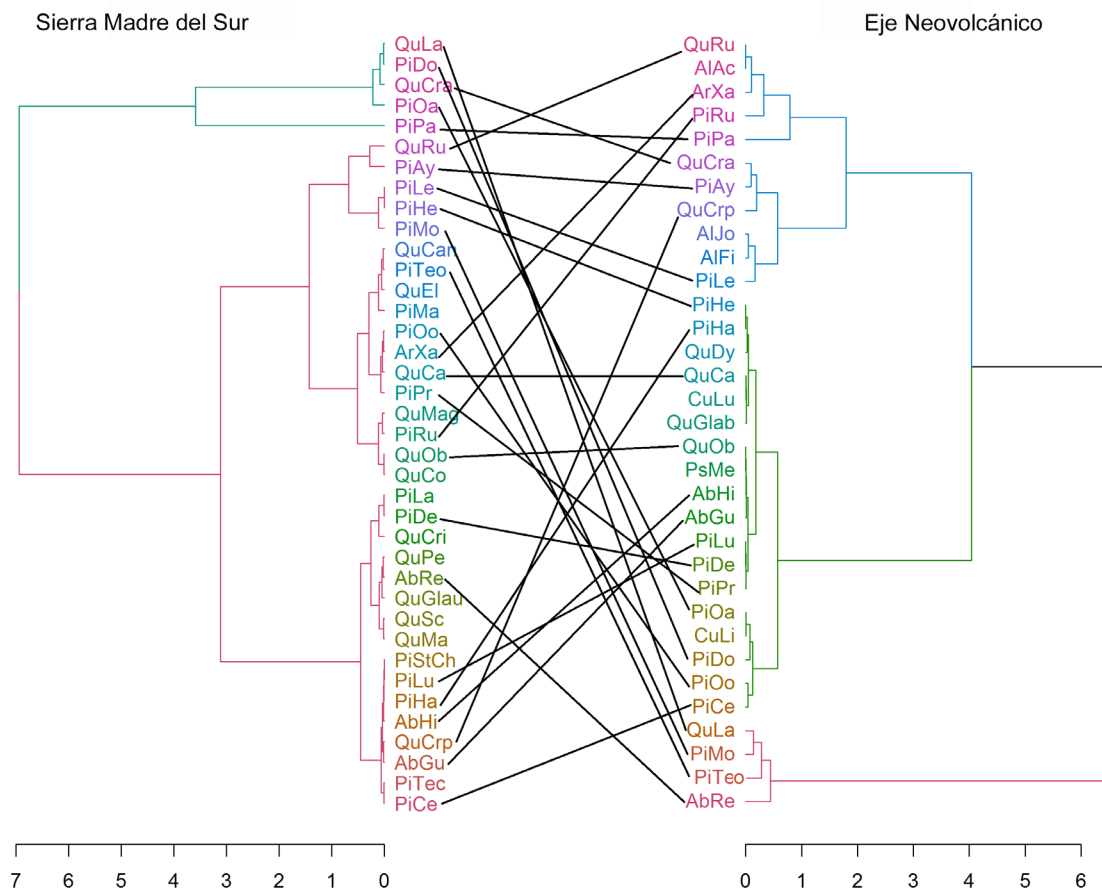


Figura 4: Tanglegrama que muestra la comparación de especies entre subprovincias, con base en la densidad de sus distribuciones, las líneas unen la misma especie y en caso contrario indican una ausencia entre las regiones. Los nombres completos de las especies se muestran en el **Apéndice**.

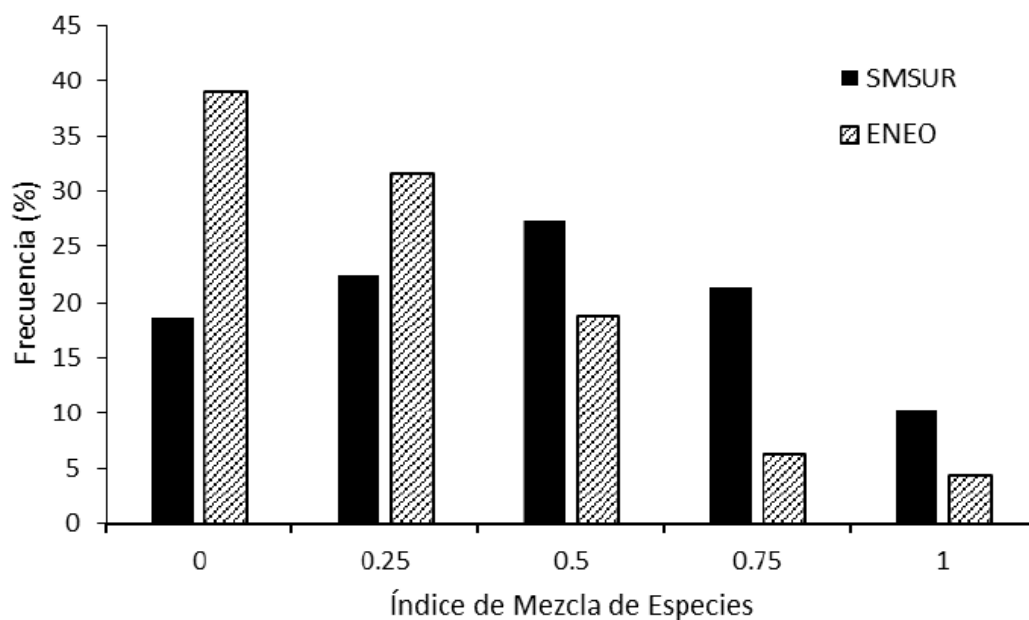
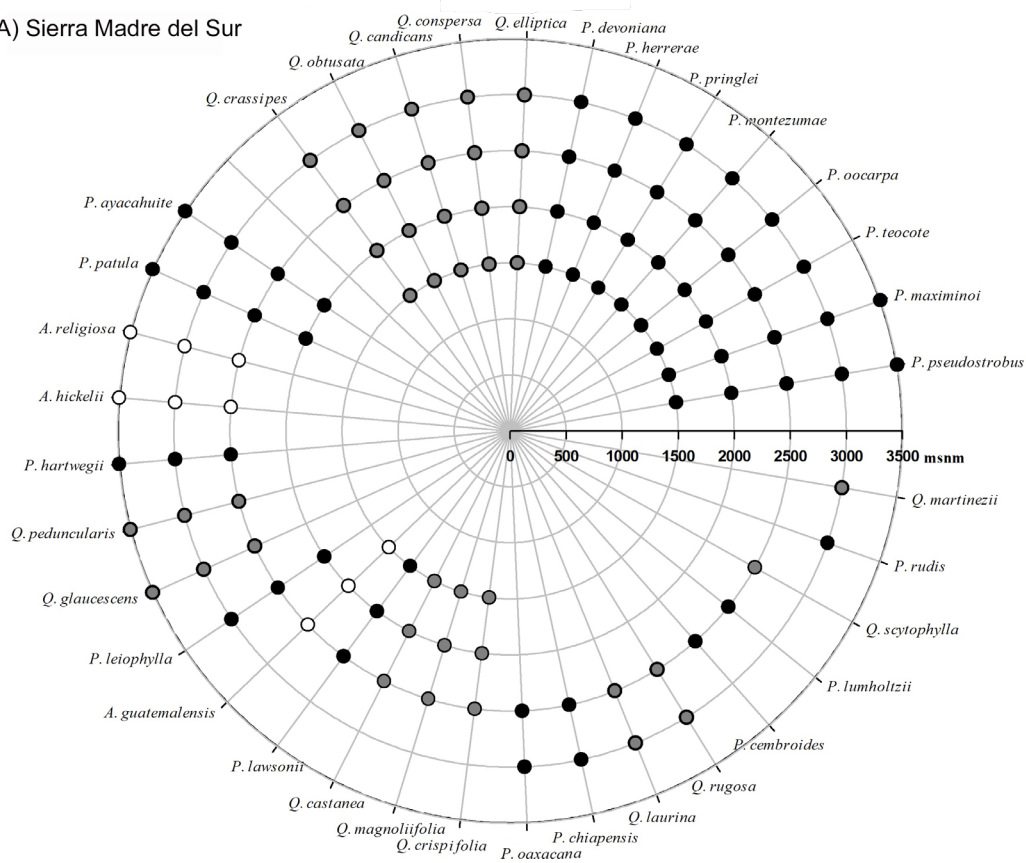


Figura 5: Distribución porcentual del índice de mezcla de especies para las subprovincias Sierra Madre del Sur (SMSUR) y Eje Neovolcánico (ENEO), donde áreas con alta proporción de *Pinus pseudostrobus* Lindl. reflejan valores bajos de mezcla.

A) Sierra Madre del Sur



B) Eje Neovolcánico

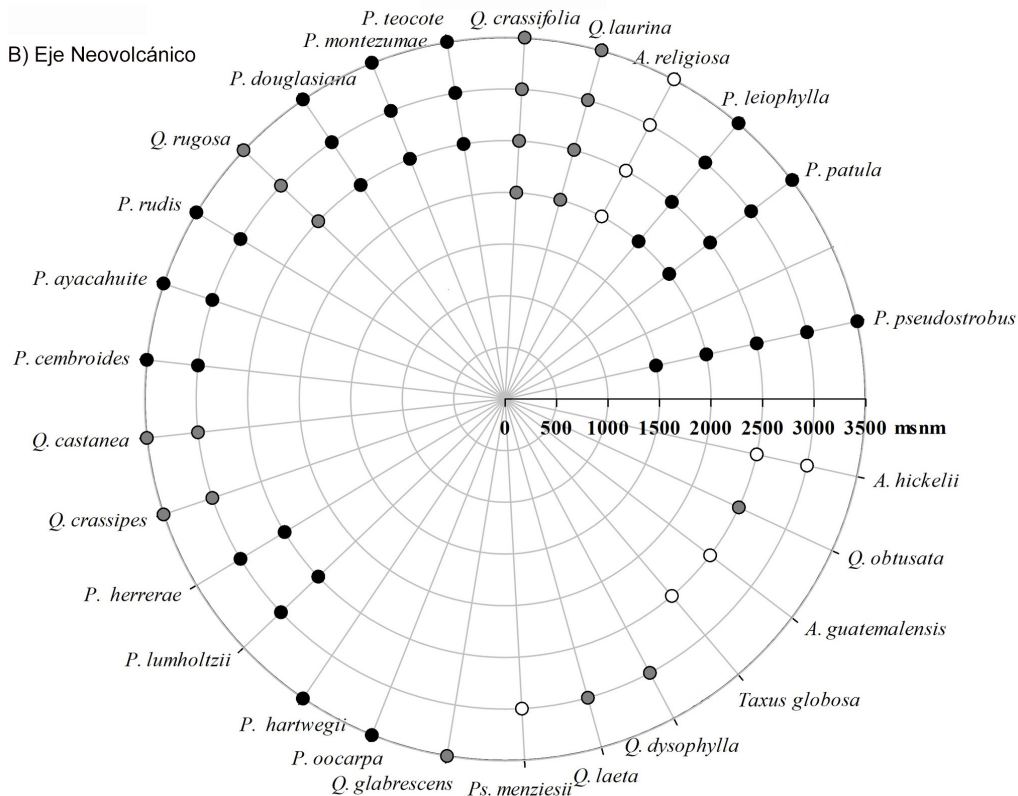
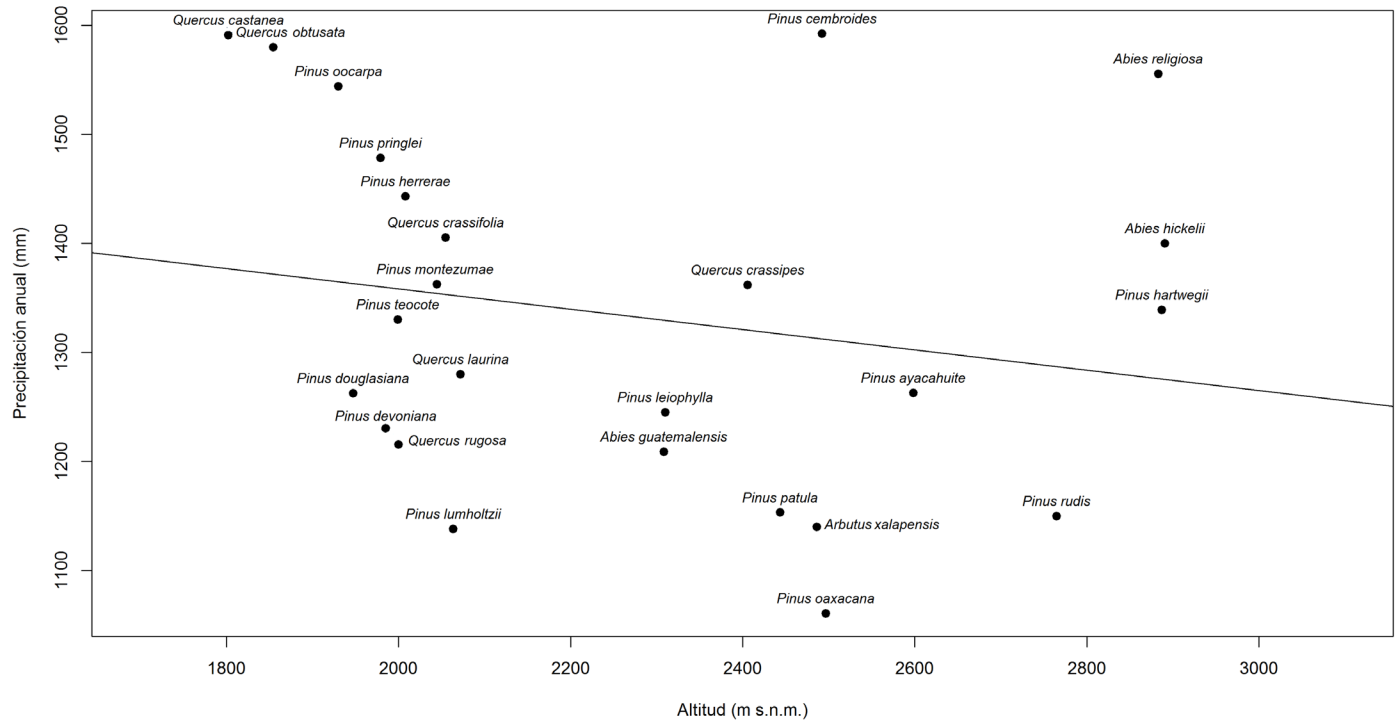


Figura 6: A. Asociación ecológica de *Pinus pseudostrobus* Lindl. definido con base en el rango altitudinal de desarrollo de 35 especies en la Sierra Madre del Sur (SMSUR); B. Veintiseis especies en el Eje Neovolcánico (ENEO).

A) Sierra Madre del Sur



B) Eje Neovolcánico

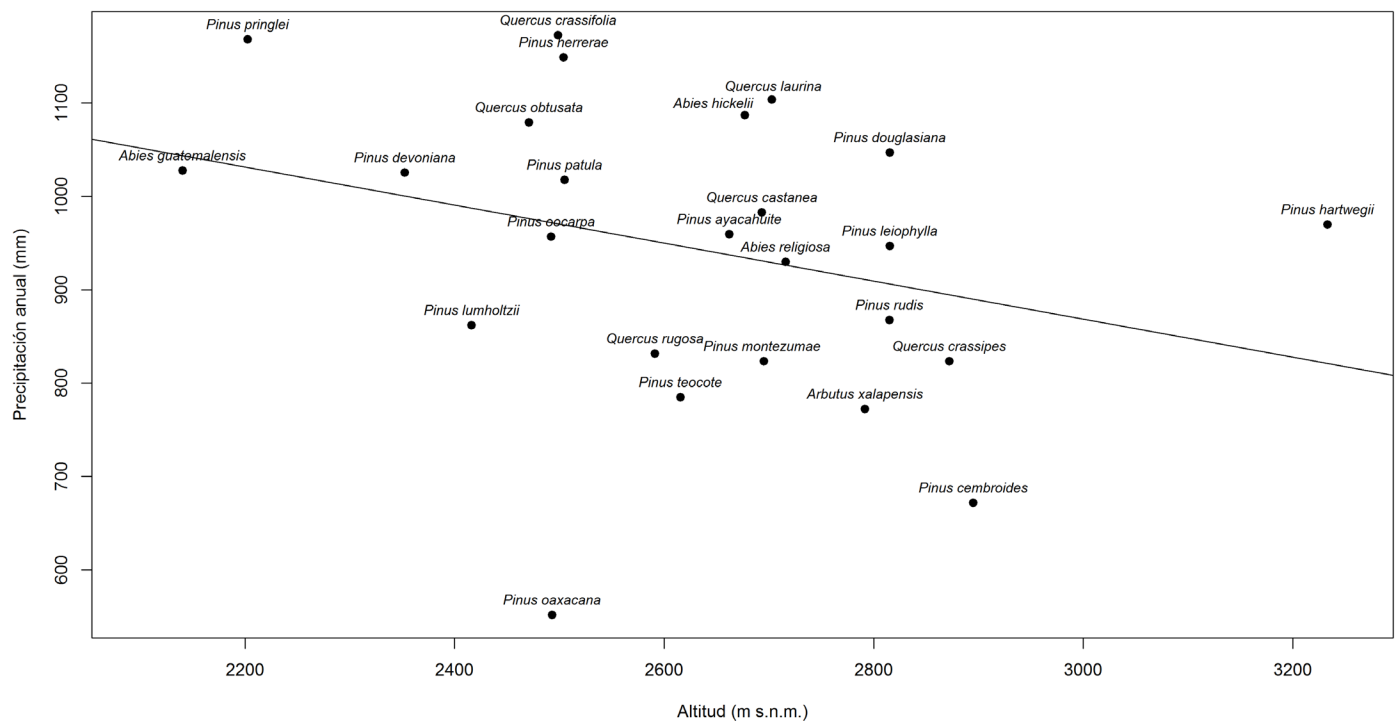


Figura 7: Correlación de Spearman entre la precipitación anual y la altitud promedio de todas las especies asociados con *Pinus pseudostrobus* Lindl. para SMSUR (A) y ENEO (B).

Validación de la asociación ecológica de *Pinus pseudostrobus*

La flora total registrada en los 535 sitios muestreados incluyó cinco familias de plantas arbóreas, siete géneros y un total de 46 especies. Pinaceae (3 géneros, 29 especies), Fagaceae (1, 17), Betulaceae (1, 3), Cupressaceae (1, 2) y Ericaceae (1, 1) representan la diversidad de las subprovincias. Para la validación, únicamente se contemplaron las especies presentes compartidas en ambas subprovincias, dando un total de 25 especies distribuidas en los rangos altitudinales de 500 hasta 4300 m s.n.m., con una precipitación anual de 438 a 2176 mm (Cuadro 1).

Discusión

Las subprovincias comparten una gran similitud en cuanto a la distribución de especies, pero se diferencian en su dominancia; esto se debe en gran medida al sistema montañoso. En este sentido, la Sierra Madre del Sur es de mayor complejidad por su historia geológica y paleoclimática, lo que ha generado una heterogeneidad de ecosistemas, mostrando como resultado el establecimiento y permanencia de una riqueza de especies donde el bosque de coníferas y encino es predominante por arriba de los 1500 m s.n.m. (Morrone, 2017). En comparación, el Eje Neovolcánico es la subprovincia más alta de México, donde se originan dos de los ríos más importantes (el Lerma y el Balsas), que caracterizan una vegetación dominada por aquella propia de los glaciares de alta montaña (Morrone, 2005).

Estas variaciones biogeográficas del Centro-Sur de México permitieron comprender que las 25 especies asociadas en ambas subprovincias presentan una similitud en su ecología, y dan como resultado la generación de nichos ecológicos específicos para ciertas especies; por ejemplo, *Pinus patula* Schltdl. & Cham., *Quercus rugosa* Née, *P. ayacahuite* C. Ehrenb. ex Schltdl., *Q. castenea* Née y *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. En conjunto muestran una amplia distribución en altitudes menores a 2500 m; estos resultados concuerdan con el catálogo de plantas vasculares nativas de México (Villaseñor, 2016). Caso contrario sucede con algunas especies alpinas como *Abies hickelii* Flous & Gaussen, *A. religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham. y *P. hartwegii* Lindl., las cuales presentan una do-

minancia menor, debido a que su distribución se restringe en zonas frías superiores a 2500 m s.n.m., en donde se manifiesta un mejor desarrollo (Estrada-Contreras et al., 2015).

El índice de mezcla de especies (*Mi*) en la Sierra Madre del Sur presentó una tendencia de mezcla alta, debido a que 68% de los sitios muestreados reflejan una asociación de *P. pseudostrobus* con un mínimo de dos especies de taxones diferentes, dando como resultado una mayor diversidad. En contraste, para el Eje Neovolcánico, que fue la condición con menor grado de mezcla, 70% de los sitios pertenecen a bosques puros de *P. pseudostrobus* o se asocia con una sola especie diferente.

Pinus pseudostrobus presenta una distribución geográfica relativamente amplia, lo cual le ha permitido existir en diferentes condiciones ambientales, aunque su desarrollo óptimo sea un rango biogeográfico muy estrecho (2000-2400 m s.n.m. y precipitación de 1000 a 1500 mm), se ha registrado de manera natural (1500-3200 m s.n.m. y precipitación de 550 a 2000 mm), por tal motivo se considera que esta especie se adapta a condiciones de clima templado y semicálido subhúmedo (Gernandt y Pérez-de la Rosa, 2014), situación que le ha favorecido para mantener una asociación ecológica con 52 especies (*Pinus* (19), *Quercus* (18), *Abies* (3), *Cupressus* L. (3), *Juniperus* Lemmon (3), *Alnus* Hill (3), *Taxus* (1), *Pseudotsuga* (1) y *Arbutus* L. (1)).

Estas especies se agrupan principalmente en función del rango altitudinal, así como por las condiciones microclimáticas que se generan por las pendientes y exposición del terreno (Walte-Vega et al., 2017). Algunos autores asocian *P. pseudostrobus* con un número menor que lo reportado en el presente estudio. Favela-Lara (1988) menciona una asociación con seis especies de coníferas (*P. devoniana* Lindley, *P. hartwegii*, *P. lawsonii* Roehl ex Gordon, *P. leiophylla*, *P. montezumae* Lamb. y *P. teocote* Schltdl. & Cham.); Perry (1991) con nueve (*P. devoniana*, *P. douglasiana* Martínez, *P. greggii* Engelm. ex Parl., *P. lawsonii*, *P. leiophylla*, *P. maximinoi* H.E. Moore, *P. montezumae*, *P. patula* y *P. pringlei* Shaw); Gernandt y Pérez-de la Rosa (2014) con nueve (*A. religiosa*, *J. deppeana*, *J. flaccida*, *P. cembroides* Zucc., *P. devoniana*, *P. douglasiana*, *P. montezumae*, *P. oocarpa* Schiede ex Schltdl. y *P. teocote*), y Farjon

y Styles (1997) reportan una asociación con siete especies (*P. cembroides*, *P. devoniana*, *P. douglasiana*, *P. lawsonii*, *P. leiophylla*, *P. pringlei* y *P. tecunumanii* F. Schwerdtf. ex Eguluz & J.P. Perry). En conjunto estos autores indican que *P. pseudostrobus* tiene una asociación ecológica con al menos 16 coníferas.

Conclusiones

El presente estudio constituye un análisis de patrones espaciales de asociación ecológica entre dos subprovincias con distribución dominante de *Pinus pseudostrobus*. Por lo tanto, los resultados demuestran que la asociación compartida de especies determina un elemento clave para comprender cómo las variables biogeográficas (altitud y precipitación) interactúan para formar nichos específicos de carácter local y regional. Esto permitirá tomar decisiones en cuanto a los grupos idóneos para mantener la composición y estructura de las masas forestales, así como para la implementación de estrategias de restauración ecológica.

La selección de especies debe desarrollarse en función de las variables biogeográficas de los sitios de interés, considerando los rangos óptimos para su desarrollo, así como los objetivos principales.

Contribución de autores

RSG concibió y diseñó el estudio, RGC realizó el análisis estadístico y ABC sistematizó y validó los resultados. RSG y RGC contribuyeron con la adquisición e interpretación de los datos. RSG escribió el manuscrito con la ayuda de RGC y ABC. Todos los autores contribuyeron con la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) otorgó becas de posgrado a los autores con clave: 2018-000068-02NACF-12694; 443097; 2019-000002-01NACF-08436.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por las becas de posgrado otorgadas a los autores y a la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León.

Literatura citada

- Aceves-Rangel, L. D., J. Méndez-González, M. A. García-Aranda y J. A. Nájera-Luna. 2018. Distribución potencial de 20 especies de pinos en México. *Agrociencia* 52(7): 1043-1057.
- Aguilera-Reyes, U., V. Sánchez-Cordero, J. Ramírez-Pulido, O. Monroy-Vilchis, G. I. García López y M. Janczur. 2013. Hábitos alimentarios del venado cola blanca *Odocoileus virginianus* (Artiodactyla: Cervidae) en el Parque Natural Sierra Nanchititla, Estado de México. *Revista de Biología Tropical* 61(1): 243-253. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i1.11059>
- Ávila-Coria, R., R. Villavicencio-García y J. A. Ruiz-Corral. 2014. Distribución potencial de *Pinus herrerae* Martínez en el occidente del estado de Jalisco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 5(24): 92-109. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v5i24.322>
- Ávila-Sánchez, P., A. Sánchez-González y C. Catalán-Everástico. 2010. Estructura y composición de la vegetación del Cañón del Zopilote, Guerrero, México. *Revista Chapingo, serie ciencias forestales y del ambiente* 16(2): 119-138. DOI: <http://10.5154/r.rchscfa.2010.02.003>
- Baeza-Guzmán, Y., R. Medel-Ortiz y R. Garibay-Orijel. 2017. Caracterización morfológica y genética de los hongos ectomicorrízicos asociados a bosques de *Pinus hartwegii* en el Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88(1): 41-48. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.027>
- Cambrón-Sandoval, V. H., H. Suzán-Azpiri, C. Sáenz-Romero y N. M. Sánchez-Vargas. 2014. Desarrollo de *Pinus pseudostrobus* bajo distintos ambientes de crecimiento en jardín común. *Madera y Bosques* 20(1): 47-57. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2014.201175>
- Castillón, E. E., J. R. Arévalo, J. Á. V. Quintanilla, M. M. S. Rodríguez, J. A. Encina-Domínguez, H. G. Rodríguez y C. M. C. 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(9-10): 59. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-015-1306-3>
- Cerano-Paredes, J., J. Villanueva-Díaz, L. Vázquez-Selem, R. Cervantes-Martínez, G. Esquivel-Arriaga, V. Guerra-de la Cruz y P. Z. Fulé. 2016. Régimen histórico de incendios y su relación con el clima en un bosque de *Pinus hartwegii*

- al norte del estado de Puebla, México. *Bosque (Valdivia)* 37(2): 389-399. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002016000200017>
- Cerano-Paredes, J., J. Villanueva-Díaz, R. Cervantes-Martínez, P. Fulé, L. Yocom, G. Esquivel-Arriaga y E. Jardel-Peláez. 2015. Historia de incendios en un bosque de pino de la sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Bosque (Valdivia)* 36(1): 41-52. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002015000100005>
- Cisneros-González, D., J. M. Zúñiga-Vásquez y M. Pompa-García. 2018. Actividad del fuego en áreas forestales de México a partir de sensores remotos y su sensibilidad a la sequía. *Madera y Bosques* 24(3): e2431687. DOI: <http://dx.doi.org/10.21829/myb.2018.2431687>
- CONABIO. 1997. Provincias biogeográficas de México, escala 1:4,000,000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. Mx., México. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> (consultado enero de 2019).
- CONABIO. 2018. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. Registros de ejemplares. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. Mx., México. <http://www.snib.mx/ejemplares/descarga/> (consultado enero de 2019).
- Córdova-Chávez, O., R. Medel, G. Mata, R. Castillo y J. Vázquez-Ramírez. 2014. Evaluación de hongos ectomicorrícicos del grupo de los basidiomicetos en la zona NE del Cofre de Perote, Veracruz. *Madera y Bosques* 20(1): 97-106. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2014.201179>
- Cruz-Cárdenas, G., L. López-Mata, J. T. Silva, N. Bernal-Santana, F. Estrada-Godoy y J. A. López-Sandoval. 2016. Potential distribution model of Pinaceae species under climate change scenarios in Michoacán. *Revista Chapingo, serie ciencias forestales y del ambiente* 22(2): 135-148. DOI: <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2015.06.027>
- Cuervo-Robayo, A. P., O. Téllez-Valdés, M. A. Gómez-Albores, C. S. Venegas-Barrera, J. Manjarrez y E. Martínez-Meyer. 2014. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology* 34(7): 2427-2437. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.3848>
- De los Santos-Posadas, H. M., J. R. Valdez-Lazalde y J. M. Torres-Rojó. 2015. Chapter 23: San Pedro El Alto Community Forest, Oaxaca, Mexico. In: Siry, J. P., K. Merry, K. Boston, P. Bettinger, D. L. Grebner y C. Cieszewski (eds.). *Forest Plans of North America*. Academic Press. Cambridge, USA. Pp. 199-208. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-799936-4.00023-0>
- EncicloVida. 2019. Registros de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en México. EncicloVida-Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. Mx., México. <http://enciclovida.mx> (consultado febrero de 2019).
- Estrada-Contreras, I., M. Equihua, G. Castillo-Campos y O. Rojas-Soto. 2015. Climate change and effects on vegetation in Veracruz, Mexico: an approach using ecological niche modelling. *Acta Botanica Mexicana* 112: 73-93. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm112.2015.1090>
- Farjon, A. 2013a. *Pinus pseudostrobus*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T42404A2977667. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42404A2977667.en>
- Farjon, A. 2013b. *Abies hickelii*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T42286A2969866. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42286A2969866.en>
- Farjon, A. 2013c. *Pinus cembroides*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T42350A2974560. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42350A2974560.en>
- Farjon, A. 2013d. *Pinus hartwegii*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T42367A2975679. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42367A2975679.en>
- Farjon, A. 2013e. *Pinus herrerae*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T42369A2975774. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42369A2975774.en>
- Farjon, A. 2013f. *Pinus lumholtzii*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T42377A2976271. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42377A2976271.en>
- Farjon, A. 2013g. *Pinus pringlei*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T42403A2977612. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42403A2977612.en>
- Farjon, A. y B. T. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotrópica* 75: 1-291.
- Favela-Lara, S. 1988. Taxonomy of some Mexican Pines. Thesis of Master of Science. Linacre College Oxford. Oxford, UK. 101 pp.
- Flores-Vásquez, R., M. E. Fuentes-López, J. Quintanar-Olguín y J. C. Tamarit-Urías. 2013. Mecanizado de cuatro especies maderables de roble de la Sierra de Juárez, Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 4(16): 22-33.

- Fülde, K. 1995. Zur Strukturbeschreibung in Mischbeständen. Forstarchiv 66: 149-161.
- García-Aguilar, J. Á., G. Rodríguez-Ortiz y J. Martínez-De la Cruz. 2015. Influencia de variables fisiográficas en la productividad de biomasa aérea en bosques mixtos. Revista Mexicana de Agroecosistemas 2(2): 87-98.
- García-Barrios, L. y M. González-Espinosa. 2017. Investigación ecológica participativa como apoyo de procesos de manejo y restauración forestal, agroforestal y silvopastoril en territorios campesinos. Experiencias recientes y retos en la Sierra Madre de Chiapas, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 88: 129-140. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.10.022>
- García-De la Cruz, Y., L. A. Olivares-López y J. M. Ramos-Prado. 2013. Estructura y composición arbórea de un fragmento de bosque mesófilo de montaña en el estado de Veracruz. Revista Chapingo, serie ciencias forestales y del ambiente 19(1): 91-101. DOI: <http://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2012.03.025>
- García-Espinosa, G., O. A. Aguirre-Calderón, G. Quiñonez-Barraza, E. Alanís-Rodríguez, H. M. De los Santos-Posadas y J. García-Magaña. 2018. Taper and Volume Systems Based on Ratio Equations for *Pinus pseudostrobus* Lindl. in Mexico. Forests 9(6): 344. DOI: <http://doi.org/doi:10.3390/f9060344>
- Gardner, A. S., I. M. Maclean y K. J. Gaston. 2019. Climatic predictors of species distributions neglect biophysiological meaningful variables. Diversity and Distributions 25: 1318-1333. DOI: <https://doi.org/10.1111/ddi.12939>
- GBIF. 2019. Bases de datos geográficos disponibles para *Pinus pseudostrobus* Lindl. en México. Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org> (consultado febrero de 2019).
- 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: <http://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- González-Méndez, M., F. Cruz-Cobos, G. Quiñonez-Barraza, B. Vargas-Larreta y J. A. Nájera-Luna. 2016. Modelo de crecimiento en altura dominante para *Pinus pseudostrobus* Lindl. en el estado de Guerrero. Revista Mexicana de Ciencias Forestales 7(37): 7-20. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v7i37.48>
- Gorgonio-Ramírez, M., R. Clark-Tapia, E. Campos, A. Monsalvo-Reyes y C. Alfonso-Corrado. 2017. Diversidad y estructura genética de *Quercus crassifolia* en sitios de manejo forestal y uso local en Sierra Juárez, Oaxaca. Madera y Bosques 23(2): 85-98. DOI: <http://doi.org/10.21829/myb.2017.2321122>
- Graciano-Ávila, G., E. Alanís-Rodríguez, O. A. Aguirre-Calderón, M. A. González-Tagle, E. J. Treviño-Garza y A. Mora-Olivo. 2017. Caracterización estructural del arbolado en un ejido forestal del noroeste de México. Madera y Bosques 23(3): 137-146. DOI: <http://dx.doi.org/10.21829/myb.2017.2331480>
- Granados-Victorino, R. L., D. Granados-Sánchez y A. Sánchez-González. 2015. Caracterización y ordenación de los bosques de pino piñonero (*Pinus cembroides* subsp. *orizabensis*) de la Cuenca Oriental (Puebla, Tlaxcala y Veracruz). Madera y Bosques 21(2): 23-43. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2015.212443>
- Guerra-De la Cruz, V., F. Islas-Gutiérrez, E. Flores-Ayala, M. Acosta-Mireles, E. Buendía-Rodríguez, F. Carrillo-Anzures y T. Pineda-Ojeda. 2018. Modelos locales altura-diámetro para *Pinus montezumae* Lamb. y *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. en Nanacamilpa, Tlaxcala. Revista Mexicana de Ciencias Forestales 10(51): 133-156. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v10i51.407>
- Guerrero-Hernández, R., J. G. González-Gallegos y A. Castro-Castro. 2014. Análisis florístico de un bosque de *Abies* y el bosque mesófilo de montaña adyacente en Juanacatlán, Mascota, Jalisco, México. Botanical Sciences 92(4): 541-562. DOI: <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.119>
- Hawley, C. R. y M. D. Smith. 1982. Silvicultura práctica. Editorial Omega. Barcelona, España. 544 pp.
- Hernández-Ramos, J., J. J. García-Magaña, X. García-Cuevas, A. Hernández-Ramos, H. J. Muñoz-Flores y M. Samperio-Jiménez. 2015. Índice de sitio para bosques naturales de *Pinus teocote* Schlecht. & Cham. en el oriente del estado de Hidalgo. Revista Mexicana de Ciencias Forestales 6(27): 24-37. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v6i27.278>
- Ibarra-Montoya, J. L. y F. M. Huerta-Martínez. 2016. Modelado espacial de incendios: una herramienta predictiva para el Bosque La Primavera, Jalisco, México. Revista Ambiente y Agua 11(1): 35-49. DOI: <http://doi.org/10.4136/ambi-agua.1536>

- INEGI. 2019. Datos de relieve. Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (CEM 3.0). Versión 201906061153. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Cd. Mx., México. <https://www.inegi.org.mx/app/geo2/elevacionesmex/> (consultado abril de 2019).
- Jerome, D. 2017. *Quercus rugosa*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T194227A2305094. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T194227A2305094.en>
- Jerome, D. 2018a. *Quercus crassipes*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T78812520A78812523. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T78812520A78812523.en>
- Jerome, D. 2018b. *Quercus obtusata*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T194208A2304136. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T194208A2304136.en>
- Juárez-Ortiz, Y., A. García-Aragón y D. Giménez-García. 2018. Melolóntidos edafícolas asociados a un Bosque Templado con aprovechamiento forestal en Tlaxco, Tlaxcala, México. *Southwestern Entomologist* 43(3): 773-781. DOI: <https://doi.org/10.3958/059.043.0322>
- Lemus-Cervantes, S., S. Vázquez-Cervantes y M. Rodríguez-Ramírez. 2015. Desarrollo de un proyecto de ecoturismo rural en Potrerillo, Sierra de Zongolica, Veracruz, México. V Congreso Latinoamericano de Agroecología-Sociedad Científica Latinoamericana de Agroecología (SOCLA). La Plata, Argentina. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/57955> (consultado septiembre de 2019).
- Lenormand, M., G. Papuga, O. Argagnon, M. Soubeyrand, G. De Barros, S. Alleaume y S. Luque. 2019. Biogeographical network analysis of plant species distribution in the Mediterranean region. *Ecology and Evolution* 9(1): 237-250. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.4718>
- López-Escobar, N. F., A. Gómez-Guerrero, A. Velázquez-Martínez, A. M. Fierros-González, L. U. Castruita-Esparza y J. A. Vera-Castillo. 2018. Reservorios y dinámica de nutrientes en dos rodales bajo aprovechamiento de *Pinus montezumae* Lamb. en Tlaxcala, México. *Revista Chapingo, serie ciencias forestales y del ambiente* 24(1): 115-129. DOI: <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2017.09.055>
- López-Hernández, J. A., Ó. A. Aguirre-Calderón, E. Alanís-Rodríguez, J. C. Monarrez-Gonzalez, M. A. González-Tagle y J. Jiménez-Pérez. 2017. Composición y diversidad de especies forestales en bosques templados de Puebla, México. *Madera y Bosques* 23(1): 39-51. DOI: <https://dx.doi.org/10.21829/myb.2017.2311518>
- López-Sandoval, J. A., L. López-Mata, G. Cruz-Cárdenas, H. Vibrans, O. Vargas y M. Martínez. 2015. Modelado de los factores ambientales que determinan la distribución de especies sinantrópicas de *Physalis*. *Botanical Sciences* 93(4): 755-764. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.192>
- López-Upton, J. 2002. *Pinus pseudostrobus* Lindl. In: Vozzo, J. A. (ed.). *Tropical Tree-Seed Manual*. United States Department of Agriculture-Forest Service. Washington, D.C., USA. 637 pp.
- Marlés-Magre, J., T. Valor-Ivars, B. Claramunt-López, D. R. Pérez-Salicrup, R. Maneja-Zaragoza, S. Sánchez-Mateo y M. Boada-Juncá. 2015. Análisis dendroclimático de *Pinus pseudostrobus* y *Pinus devoniana* en los municipios de Áporo y Zitácuaro (Michoacán), Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca. *Investigaciones geográficas* (88): 19-32. DOI: <https://doi.org/dx.doi.org/10.14350/rig.43338>
- Martínez-Ortega, R. M., L. C. Tuya-Pendás, M. Martínez-Ortega, A. Pérez-Abreu y A. M. Cánovas. 2009. El coeficiente de correlación de los rangos de Spearman caracterización. *Revista Habanera de Ciencias Médicas* 8(2): 1-19.
- Méndez-Orsorio, C., C. A. Mora-Donjuán, E. Alanís-Rodríguez, J. Jiménez-Pérez, O. A. Aguirre-Calderón y M. A. Pequeño-Ledezma. 2018. Fitodiversidad y estructura de un bosque de pino-encino en la Sierra Madre del Sur, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 9(50): 35-53. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i50.236>
- Morales-Saldaña, S., E. Martínez-Ambríz y S. Valencia. 2015. Estudio florístico y de la vegetación del municipio de Buenavista de Cuéllar, Guerrero, México. *Botanical Sciences* 93(1): 73-95. DOI: <http://doi.org/10.17129/botsci.234>
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76(2): 207-252. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2005.002.303>
- Morrone, J. J. 2017. Biogeographic regionalization of the Sierra Madre del Sur province, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88(3): 710-714. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2017.07.012>
- Munguía-Lino, G., A. Castro-Castro y A. Rodríguez. 2015. Nota sobre el redescubrimiento de *Tigridia hintonii* (Tigridieae: Iridaceae) en el estado de Guerrero, México. *Acta Botanica Mexicana* (113): 75-85. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm113.2015.1096>

- Ortiz-Martínez, A. y D. Gernandt. 2016. Species diversity and plastid DNA haplotype distributions of *Pinus* subsection Australes (Pinaceae) in Guerrero and Oaxaca. *TIP* 19(2): 92-101. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.recqb.2016.06.002>
- Paz-Pellat, F., R. Torres-Alamilla y A. Velázquez-Rodríguez. 2017. Estado actual del conocimiento del Ciclo del Carbono y sus interacciones en México: Síntesis a 2017-Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono-Universidad Autónoma del Estado de México-Instituto Nacional de Ecología. Texcoco, México. 660 pp. http://pmcarbono.org/pmc/publicaciones/Libro_Merida_2014_PMC_ISBN-web.pdf (consultado septiembre de 2019).
- Pellissier, L., C. Albouy, J. Bascompte, N. Farwig, C. Graham, M. Loreau, M. A. Maglianesi, C. J. Melián, C. Pitteloud, T. Roslin, R. Rohr, S. Saavedra, W. Thuiller, G. Woodward, N. E. Zimmermann y D. Gravel. 2018. Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews* 93(2): 785-800. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12366>
- Perry, J. P. 1991. The Pines of Mexico and Central America. Timber Press. Portland, USA. 231 pp.
- Pommerening, A. 2002. Approaches to quantifying forest structures. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 75(3): 305-324. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/75.3.305>
- QGIS Development Team. 2019. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org> (consultado marzo de 2019).
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/> (consultado febrero de 2019).
- Ramírez-Albores, J. E., L. León-Paniagua y A. G. Navarro-Sigüenza. 2014. Mamíferos silvestres del Parque Ecoturístico Piedra Canteada y alrededores, Tlaxcala, México; con notas sobre algunos registros notables para el área. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(1): 48-61. DOI: <http://doi.org/10.7550/rmb.30485>
- Ramírez-García, E. O., J. Márquez-Ramírez, H. Cruz-Jiménez y G. Argüelles-Sangabriel. 2009. Germinación de semillas de dos cosechas de *Pinus oaxacana* Mirov. procedentes de los molinos, Veracruz, México. *Foresta veracruzana* 11(2): 33-36.
- Ramos-Dorantes, D. B., J. L. Villaseñor, E. Ortiz y D. S. Gernandt. 2017. Biodiversity, distribution, and conservation status of Pinaceae in Puebla, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88(1): 215-223. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.028>
- Ríos-Altamirano, A., C. Alfonso-Corrado, V. Aguirre-Hidalgo, G. Ángeles-Pérez, M. M. Mendoza-Díaz, V. Rodríguez-Rivera y R. Clark-Tapia. 2016. Abundancia y distribución del género *Pinus* en Capulálpam de Méndez, Sierra Juárez, Oaxaca. *Madera y Bosques* 22(3): 61-74. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2016.2231457>
- Ríos-Camey, J. M., O. A. Aguirre-Calderón, B. López-López y B. Calleja-Peláez. 2019. Producción de oxígeno en *Pinus teocote* Schl. et Cham. y *Pinus oocarpa* Schiede. en la región montaña del estado de Guerrero, México. *Revista Iberoamericana de las Ciencias Biológicas y Agropecuarias CIBA* 8(15): 52-71. DOI: <https://doi.org/10.23913/ciba.v8i15.83>
- Rivera-Hernández, J. E., M. D. J. Cházaro-Basañez, A. F. Vargas-Rueda, F. Ramón-Farías, H. Oliva-Rivera y G. Alcántara-Salinas. 2015. Nuevas adiciones para la flora de Veracruz. *Acta Botanica Mexicana* 112: 45-65. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm112.2015.1088>
- Rojas-Zenteno, E. C., M. Orozco-Villa, S. Romero-Rangel y R. Montoya-Ayala. 2016. Vegetación y flora del municipio de Temascaltepec, Estado de México, México. *Polibotánica* (42): 43-89. DOI: <http://10.18387/polibotanica.42.3>
- Sáenz-Romero, C., E. G. Rehfeldt, J. M. Ortega-Rodríguez y M. C. Marín-Togo. 2013. *Pinus pseudostrobus* (pino caniz). Distribución geográfica del hábitat climático, escala: 1:1,000,000, edición 1. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Unidad San Juanito Itzicuaru. Morelia, México. http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/?vns=gis_root/biodiv/distpot/dpplant/dppconifph/pps036dghgw (consultado agosto de 2019).
- Salazar-Tortosa, D., B. Saladin, N. E. Zimmermann, J. Castro y R. R. de Casas. 2019. The evolution of seed dispersal is associated with environmental heterogeneity in *Pinus*. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 41: 125464. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125464>
- Salgado-Terrones, O., M. Borda-Niño y E. Ceccon. 2017. Uso y disponibilidad de leña en la región de La Montaña en

- el estado de Guerrero y sus implicaciones en la unidad ambiental. *Madera y Bosques* 23(3): 121-135. DIO: <http://dx.doi.org/10.21829/myb.2017.2331473>
- Santiago-Pérez, A. L., A. Ayón-Escobedo, V. C. Rosas-Espinoza, F. A. Rodríguez-Zaragoza y S. L. Toledo-González. 2014. Estructura del bosque templado de galería en la sierra de Quila, Jalisco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 5(24): 144-159. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v5i24.326>
- Santibañez-Andrade, G., S. Castillo-Argüero y Y. Martínez-Orea. 2015. Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *Bosque (Valdivia)* 36(2): 299-313. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002015000200015>
- SASGIS. 2019. SASPlanet Software. Versión 181221. <http://www.sasgis.org> (consultado abril de 2019).
- SNIB. 2019. Registros de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en México. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Cd. Mx., México. <http://snib.mx> (consultado marzo de 2019).
- Sorensen, M., J. Kollmann y M. Gardner. 2013. *Abies guatemalensis*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T42285A2969774. DOI: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42285A2969774.en>
- Tamarit-Urias, J. C., E. Rojas-Díaz, G. Quiñonez-Barráz, C. Ordoñez-Prado y J. C. Monárrez-González. 2017. Sistema de cubicación para árboles individuales de *Quercus* sp. en bosques bajo manejo de Puebla, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 8(40): 69-88. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v8i40.37>
- Uribe-Salas, D., M. L. España-Boquera y A. Torres-Miranda. 2019. Aspectos biogeográficos y ecológicos del género *Quercus* (Fagaceae) en Michoacán, México. *Acta Botanica Mexicana* (126): e1342. DOI: <http://doi.org/10.21829/abm126.2019.1342>
- Vásquez-Bautista, N., F. J. Zamudio-Sánchez, A. A. Alvarado-Segura y J. L. Romo-Lozano. 2016. Modelos biométricos forestales en Hidalgo, México: estado del arte. *Revista Chapingo, serie ciencias forestales y del ambiente* 22(3): 351-367. DOI: <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2015.09.043>
- Villanueva-Díaz, J., J. Cerano-Paredes, L. Vasquez-Selem, D. W. Stahle, P. Z. Fulé, L. L. Yocom y J. A. Ruiz-Corral. 2015. Red dendrocronológica del pino de altura (*Pinus hartwegii* Lindl.) para estudios dendroclimáticos en el noreste y centro de México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía* 2015(86): 5-14. DOI: <http://dx.doi.org/10.14350/rig.42003>
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 559-902. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Viveros-Viveros, H., C. Sáenz-Romero, J. López-Upton y J. J. Vargas-Hernández. 2005. Variación genética altitudinal en el crecimiento de plantas de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en campo. *Agrociencia* 39(5): 575-587.
- Walte-Vega, J. K., A. García-Romero, L. L. Manzo-Delgado y J. López-García. 2017. Factores de distribución de las comunidades del bosque húmedo de montaña: Volcán Cofre de Perote, México. *Bosque (Valdivia)* 38(1): 29-39. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002017000100004>
- Wenzell, K. y L. Kenny. 2015. *Quercus castanea*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T194073A2296266: DOI: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T194073A2296266.en>
- Zhao, Y., H. Cao, W. Xu, G. Chen, J. Lian, Y. Du y K. Ma. 2018. Contributions of precipitation and temperature to the large scale geographic distribution of fleshy-fruited plant species: Growth form matters. *Scientific reports* 8(1): 17017. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35436-x>

Apéndice: Lista de especies asociadas con *Pinus pseudostrobus* Lindl. en las subprovincias Sierra Madre del Sur y Eje Neovolcánico, con sus respectivos abreviaciones y nombres científicos.

Abreviatura	Nombre científico	Autor	Abreviatura	Nombre científico	Autor
AbGu	<i>Abies guatemalensis</i>	Rehder	QuGlab	<i>Quercus glabrescens</i>	Benth.
AbHi	<i>Abies hickelii</i>	Flous & Gaussen	QuLa	<i>Quercus laurina</i>	Bonpl.
AbRe	<i>Abies religiosa</i>	(Kunth) Schltdl. & Cham.	QuMag	<i>Quercus magnoliifolia</i>	Née
AlAc	<i>Alnus acuminata</i>	Kunth	QuMa	<i>Quercus martinezii</i>	C.H. Mull.
AlFi	<i>Alnus firmifolia</i>	Fernald	QuOb	<i>Quercus obtusata</i>	Bonpl.
AlJo	<i>Alnus jorullensis</i>	Kunth	QuPe	<i>Quercus peduncularis</i>	Née
ArXa	<i>Arbutus xalapensis</i>	Kunth	QuRu	<i>Quercus rugosa</i>	Née
CuLi	<i>Cupressus lindleyi</i>	Klotzsch ex Endl.	QuSc	<i>Quercus scytophylla</i>	Liebm.
CuLu	<i>Cupressus lusitanica</i>	Mill.			
PiAy	<i>Pinus ayacahuite</i>	Ehrenb. ex Schltdl.			
PiCe	<i>Pinus cembroides</i>	Zucc.			
PiDe	<i>Pinus devoniana</i>	Lindl.			
PiDo	<i>Pinus douglasiana</i>	Martínez			
PiHa	<i>Pinus hartwegii</i>	Lindl.			
PiHe	<i>Pinus herrerae</i>	Martínez			
PiLa	<i>Pinus lawsonii</i>	Roezl ex Gordon			
PiLe	<i>Pinus leiophylla</i>	Schiede ex Schltdl. & Cham.			
PiLu	<i>Pinus lumholtzii</i>	B.L. Rob. & Fernald			
PiMa	<i>Pinus maximinoi</i>	H.E. Moore			
PiMo	<i>Pinus montezumae</i>	Lamb.			
PiOa	<i>Pinus oaxacana</i>	Mirov.			
PiOo	<i>Pinus oocarpa</i>	Schiede ex Schltdl.			
PiPa	<i>Pinus patula</i>	Schiede ex Schltdl. & Cham			
PiPr	<i>Pinus pringlei</i>	Shaw			
PiRu	<i>Pinus rudis</i>	Endl.			
PiStCh	<i>Pinus strobus</i> var. <i>chiapensis</i>	Martínez			
PiTec	<i>Pinus tecunumanii</i>	F. Schwerdtf. ex Eguiluz & J.P. Perry			
PiTeo	<i>Pinus teocote</i>	Schiede ex Schltdl. & Cham.			
PsMe	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	(Mirb.) Franco			
QuCan	<i>Quercus candicans</i>	Née			
QuCa	<i>Quercus castanea</i>	Née			
QuCo	<i>Quercus conspersa</i>	Benth.			
QuCra	<i>Quercus crassifolia</i>	Bonpl.			
QuCrp	<i>Quercus crassipes</i>	Bonpl.			
QuDy	<i>Quercus dysophylla</i>	Benth.			
QuCri	<i>Quercus crispifolia</i>	Trel.			
QuEl	<i>Quercus elliptica</i>	Née			
QuGlau	<i>Quercus glaucescens</i>	Bonpl.			