

## Variación morfológica en conos y semillas de dos especies piñoneras, en relación a un gradiente latitudinal del Altiplano Mexicano

Morphological variation in cones and seeds of two species of pinyon pines distributed in a latitudinal gradient of Mexican highlands

Mario Luna-Cavazos <sup>a</sup> , Angélica Romero-Manzanares <sup>\*\*</sup> , Edmundo García-Moya <sup>a</sup> 

\*Autor de correspondencia: <sup>a</sup> Colegio de Postgraduados, Posgrado en Botánica, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México, tel.: +7771751333, [dahly@colpos.mx](mailto:dahly@colpos.mx)

### SUMMARY

The intra- and inter-population variation in cones and seeds of *Pinus cembroides* and *Pinus johannis* from central Mexico were analyzed because of the expected effects caused by the wide variation in the latitudinal gradient of the distribution of *P. cembroides* and *P. johannis*. The objectives of this study are to identify cone and seed variation in two pinyon species, corroborate taxa-specific identity according to cone and seed characteristics, and detect genetic interactions between species. Cones and seeds from 27 populations distributed in Mexican Altiplano were collected. The cone length, width, peduncle length, cone umbos length, number of scales, seed length and width, and testa thickness were measured. Based on morphological characteristics, population, and species, univariate analysis was performed. Intra-population differences were analyzed using the Kruskal-Wallis test, and interspecific differences were analyzed using the t-test. Discriminant analysis was used to evaluate genetic interactions between species. The cone and seed morphometry between species showed significant differences in cone length, width, umbo length, and seed length. *P. johannis* showed greater peduncle length and seed testa thickness. Discriminant analysis differentiated the two species and demonstrated eventual hybridization between them. The structures measured in populations of *P. cembroides* and *P. johannis* from the center of distribution had intermediate dimensions compared to the northern or southern populations. The cones and seeds of *P. cembroides* were less variable than those of *P. johannis* in terms of latitudinal distribution. This information is considered useful for forest management and conservation of specific populations.

**Keywords:** discriminant analysis, specific differentiation, morphometrics, *Pinus cembroides*, *Pinus johannis*.

### RESUMEN

La variación intra e interpoblacional de conos y semillas de *Pinus cembroides* y *P. johannis* del centro de México fue analizada debido a que se esperan efectos causados por la amplia variación en el gradiente latitudinal de distribución de los piñoneros. Los objetivos son identificar variación de conos y semillas en dos especies piñoneras; corroborar identidad específica de los taxa conforme a características de conos y semillas; detectar interacción genética entre especies. Se recolectaron conos y semillas de 27 poblaciones distribuidas en el Altiplano Mexicano. Se midieron longitud y anchura del cono, longitud del pedúnculo, longitud de umbos del centro del cono, número de escamas, longitud y anchura de semilla y grosor de la testa. Con los caracteres morfológicos, por población y entre especies, se hizo un análisis univariado. Las diferencias intrapoblacionales se analizaron con la prueba de Kruskal-Wallis y las diferencias interespecíficas mediante Prueba de *t*. Para evaluar interacción genética entre especies se utilizó un análisis discriminante. La morfometría de conos y semillas entre especies tuvo diferencias significativas en longitud y anchura del cono, longitud del umbo y longitud de semillas. *P. johannis* mostró mayor longitud del pedúnculo y grosor de la testa de la semilla. El análisis discriminante diferenció las dos especies y evidencia la eventual hibridación entre ellas. Las estructuras medidas en poblaciones de *P. cembroides* y *P. johannis* del centro de distribución tuvieron dimensiones intermedias en comparación con las poblaciones septentrionales o meridionales. Los conos y semillas de *P. cembroides* fueron menos variables que los de *P. johannis* en relación a la distribución latitudinal. La información se considera útil para gestión forestal y conservación de poblaciones específicas.

**Palabras clave:** análisis discriminante, diferenciación específica, morfometría, *Pinus cembroides*, *Pinus johannis*.

### INTRODUCCIÓN

La variación fenotípica intra e interpoblacional expresa las diversas formas estructurales y funcionales de los individuos y las poblaciones, producidas por la interacción genotipo, ambiente y tiempo (Rieseberg *et al.* 2002). En el caso del

grupo *Cembroides* (varias especies de piñoneros), radiados y diversificados en el norte-centro de México (Romero-Manzanares 2001), la variación morfológica de las especies ha sido inducida por el ambiente seco (tipo BS) del Altiplano.

La importancia de proponer este estudio radica en que, aunque las especies de piñonero están diferenciadas por

taxonomía (Bailey y Hawksworth 1987) y genética (Gernandt *et al.* 2003), algunos investigadores han encontrado dificultades al compararlas, debido a causas ambientales y eventos genéticos previamente señalados por Mc Cormick y Andressen (1963) y Bailey *et al.* (1982), como la radiación evolutiva, los procesos de hibridación y la posible introgresión genética.

En el presente milenio, con las novedades tecnológicas en laboratorio y la sistematización automatizada de datos, se observa que la tendencia de investigación dominante en los piñoneros se centra en la variación genética (Gernandt *et al.* 2001, Zhou *et al.* 2017, Fuentes-Amaro *et al.* 2019, Montes *et al.* 2019) olvidándose ya de la variación morfológica, de ahí la ausencia de información reciente en este tema.

¿Por qué insistir en la variación morfológica pese a los avances en genética? Porque las especies piñoneras evolucionadas de la principal, *Pinus cembroides* Zucc., suelen mostrarse confusas en campo, debido a características morfológicas no claramente distintivas al comparar entre árboles. Esta es la razón por la que se menciona en la literatura menos reciente (Ávila Naranjo 1985, Romero *et al.* 2000) que los árboles presentan “características morfológicamente intermedias”. Éste es el problema, la indefinición en algunos individuos, de la identidad específica en campo basada en caracteres morfológicos. Para este estudio ése es el motivo de investigación, por lo cual se pretende descifrar mediante morfometría, qué tan diferentes son *P. cembroides* y *Pinus johannis* Rob.-Pass, en cuanto a caracteres de estructuras reproductivas, bajo la premisa de que éstos, son caracteres más estables que los vegetativos, como se ha demostrado en *P. johannis* (Flores-Rentería *et al.* 2013).

El análisis de la variación de caracteres morfológicos se considera importante y necesario, tanto para la descripción formal de taxones (Gernandt *et al.* 2007), como para explicar en términos ecológicos los efectos ambientales sobre el fenotipo. En referencia a este pronunciamiento, Romero-Manzanares *et al.* (1996) y Romero *et al.* (2000) mencionan que en alopatría y en simpatria, *P. cembroides* y *P. johannis* mantienen su identidad taxonómica, en las que destacan como caracteres importantes para la diferenciación, el color y diversos caracteres morfológicos de la semilla, más las dimensiones del cono, aunque también señalan que existen poblaciones en simpatria con morfología “intermedia” cuyos individuos comparten caracteres morfológicos de ambas especies.

Se reitera que las poblaciones de piñonero por geografía se localizan espacialmente distribuidas a lo largo del gradiente latitudinal del país, desde el Altiplano norte hasta el centro de México. Al respecto, Luna-Cavazos *et al.* (2010) resaltan la importancia del gradiente latitudinal al comparar la estructura de los bosques de piñonero, como resultado de un estudio multivariable, de ahí el interés de estudiar la variación de los caracteres morfológicos de conos y semillas, en función de las distintas latitudes donde se localizan las poblaciones.

En estudios basados en la fenética de estructuras reproductivas de piñonero, se ha descrito variabilidad morfológica con diferencias interespecíficas entre *P. cembroides* y *P. johannis* (Romero *et al.* 2000). A nivel intrapoblacional, *Pinus orizabensis* (DK Bailey) DK Bailey & Hawksw. (citado por basónimo *Pinus cembroides* subesp. *orizabensis* DK Bailey), tiene diferencias en longitud y anchura de conos y semillas (Sánchez Tamayo *et al.* 2002). Incluso, en plantación mono-específica de *P. cembroides* se han observado diferencias en longitud del cono y de semilla (González-Ávalos *et al.* 2006).

Desde el punto de vista aplicado, conocer la amplitud de variación de caracteres morfológicos contribuye a la planificación de objetivos y acciones de mejoramiento forestal (Zobel y Talbert 1984), como es la gestión de unidades productoras de germoplasma (Gómez-Jiménez *et al.* 2010). Consideramos que este estudio aportaría información importante para conservación y mejoramiento de especies piñoneras, puesto que los criterios aplicados se basan en la magnitud de la variación geográfica-morfológica.

Esta investigación se basa en la morfometría de algunos caracteres de conos y semillas de *P. cembroides* y *P. johannis*, y su análisis involucra tanto a poblaciones alopátricas como simpátricas. Los objetivos propuestos son: a) identificar patrones de variación intra e inter-poblacional relacionados con la dispersión latitudinal de las poblaciones sobre el Altiplano Mexicano, b) corroborar la identidad de las especies con caracteres morfológicos de conos y semillas, y c) detectar posibles eventos de interacción genética entre especies, con base en las características morfológicas estudiadas.

## MÉTODOS

*Recopilación de muestras.* Se seleccionaron al azar 27 poblaciones de piñoneros, 15 de *P. cembroides* y 12 de *P. johannis*, localizadas en los estados de San Luis Potosí (SLP), Zacatecas (ZAC) y Querétaro (QRO), cuya ubicación se describe en el cuadro 1 y figura 1. En cuatro de las localidades coexistieron en simpatria poblaciones de ambas especies: Cerro El Sombrerito SLP (poblaciones 4, 21 y 22); El Quelital, SLP (poblaciones 10 y 24); Concepción del Oro, ZAC (14 y 25) y, Cadereyta, QRO (15 y 27).

El tamaño de muestra de conos fue desigual, obtenido conforme a la disponibilidad de conos por población, por lo que se recolectaron de 10 a 60 conos en la mayoría de los casos, a excepción de tres poblaciones en las que por la limitada producción solo se obtuvieron cinco conos. La cosecha se obtuvo en tres individuos adultos sanos por población, separados entre sí por 25 m. La muestra total incluyó 81 árboles seleccionados al azar en las poblaciones. En total se cuantificaron 808 conos. Los estadísticos básicos de conos y semillas para cada población se presentan en el apéndice 1.

*Variables evaluadas.* Longitud y anchura del cono (cm), longitud del pedúnculo (mm), longitud de umbos (mm)

**Cuadro 1.** Localidades de recolecta de conos y semillas de dos especies de piñonero del Altiplano Mexicano: San Luis Potosí (SLP), Zacatecas (ZAC) y Querétaro (QRO).

Collection sites of cones and seeds of two species of pinyon pine trees from the Mexican Altiplano: San Luis Potosí (SLP), Zacatecas (ZAC), and Querétaro (QRO).

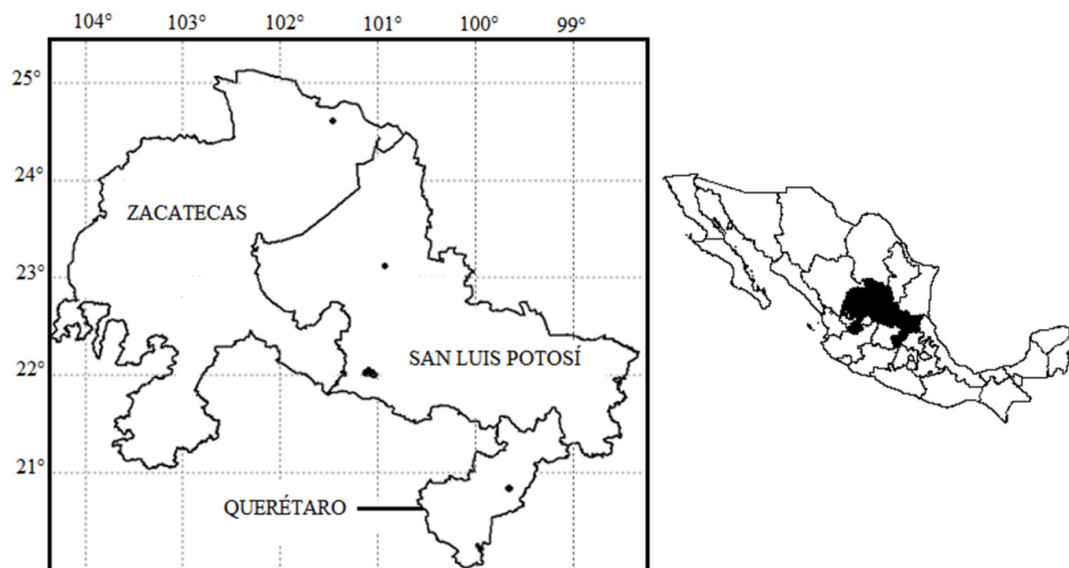
Número de localidad	Localidad	Latitud	Longitud
<i>Pinus cembroides</i>			
1	Cerro El Tocho, Escalerillas, SLP	22° 01' 30" N	101° 06' 40" W
2	Las Minitas, Escalerillas, SLP	22° 01' 15" N	101° 06' 10" W
3	La Amapola, Escalerillas, SLP	22° 01' 04" N	101° 05' 35" W
4	Cerro El Sombrerito, Escalerillas SLP	22° 01' 02" N	101° 04' 12" W
5	El Arbolito, Escalerillas, SLP	22° 01' 15" N	101° 04' 42" W
6	El Garabatillal, Escalerillas, SLP	22° 01' 45" N	101° 04' 00" W
7	El Cenizo, Escalerillas, SLP	22° 02' 05" N	101° 04' 50" W
8	La Colmena, Escalerillas, SLP	22° 02' 06" N	101° 05' 07" W
9	La Colmena, Escalerillas, SLP	22° 02' 18" N	101° 05' 35" W
10	El Quelital, Escalerillas, SLP	22° 02' 00" N	101° 03' 30" W
11	La Ordeña, Escalerillas, SLP	22° 01' 10" N	101° 02' 55" W
12	El Ocote, Escalerillas, SLP	22° 00' 20" N	101° 02' 32" W
13	Cerros Colorados, Escalerillas, SLP	22° 00' 50" N	101° 03' 05" W
14	Concepción del Oro, ZAC	24° 36' 53" N	101° 27' 54" W
15	Cadereyta, QRO	20° 50' 50" N	99° 40' 01" W
<i>Pinus johannis</i>			
16	Arroyo El Estaño, Escalerillas, SLP	22° 01' 55" N	101° 07' 50" W
17	El Estaño, Escalerillas, SLP	22° 01' 30" N	101° 07' 45" W
18	El Estaño, Escalerillas, SLP	22° 01' 20" N	101° 07' 52" W
19	La Amapola, Escalerillas, SLP	22° 02' 56" N	101° 06' 12" W
20	Cerros Pachones, Escalerillas, SLP	22° 03' 05" N	101° 06' 10" W
21	Cerro El Sombrerito, Escalerillas, SLP	22° 01' 05" N	101° 04' 15" W
22	Cerro El Sombrerito, Escalerillas, SLP	22° 01' 15" N	101° 04' 30" W
23	Punta El Arbolito, Escalerillas, SLP	22° 01' 17" N	101° 04' 40" W
24	El Quelital, Escalerillas, SLP	22° 02' 05" N	101° 05' 47" W
25	Concepción del Oro, ZAC	24° 36' 53" N	101° 27' 55" W
26	Sierra Monte Grande, Charcas, SLP	23° 07' 34" N	100° 56' 01" W
27	Cadereyta, QRO	20° 50' 40" N	99° 39' 25" W

medidos en escamas situadas a nivel medio del largo del cono, longitud (mm) y anchura de la semilla (mm); para evaluar estos caracteres se utilizó un vernier manual (Scala); el grosor de la testa (mm) fue medido bajo microscopio estereoscópico (Zeiss, West Germany); el número de escamas se obtuvo por recuento directo.

*Análisis estadístico.* Al inicio se hizo un análisis exploratorio de las variables mediante el promedio, la desviación estándar y el coeficiente de variación. Para analizar

la variabilidad morfológica de conos y semillas de las 27 poblaciones, se efectuó una prueba de normalidad (Shapiro-Wilks) con los datos de cada una de las variables consideradas y, por no ajustarse a la Normal, se optó por aplicar la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Cuando hubo diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) se hizo una prueba de comparación de medias de las variables para determinar diferencias entre las poblaciones.

Al detectar la existencia de diferencias estadísticas en caracteres morfológicos de conos y semillas entre las dos



**Figura 1.** Ubicación del área de estudio, los puntos negros indican las zonas de recolecta de conos y semillas.

Location of the study area the black dots indicate the cone and seed collection area.

especies, se aplicó una Prueba de *t* para comparación de medias de dos muestras. El análisis de Kruskal-Wallis y la Prueba de *t* se efectuaron con el programa INFOSTAT (Balzarini *et al.* 2008).

La comparación de la variación intra e interespecífica de los taxa y, la detección de la posible interacción genética entre especies, fue evaluada mediante un análisis discriminante de los caracteres medidos en conos y semillas. Este procedimiento se llevó a cabo con el programa PAST (Hammer 1999-2012).

## RESULTADOS

*Variabilidad inter-específica.* El resultado del análisis univariado (cuadro 2) derivado de los caracteres medidos en conos y semillas se muestra en (a) para *P. cembroides*, y en (b) *P. johannis*.

La longitud del cono de las muestras de *P. cembroides* varió de 3,0 a 4,3 cm. El cono más pequeño correspondió a la población 15 de Cadereyta QRO y, tres poblaciones de SLP presentaron conos largos por arriba de los cuatro centímetros: la población 3 (La Amapola), la 10 (El Quehital) y la 11 (La Ordeña). En el caso de *P. johannis*, la longitud de los conos fue menor en relación a los conos de *P. cembroides* y sólo en dos poblaciones, la 16 Arroyo El Estaño y la 26 Sierra Monte Grande, tuvieron conos de mayor tamaño, por arriba de los 3 cm. Al comparar las poblaciones de *P. cembroides* se observó que los coeficientes de variación (CV) para la longitud de conos oscilaron entre 4,2 y 20,0 %; El CV $\bar{x}$  para la variable longitud de conos fue de 13,48 %. En *P. johannis* el CV entre poblaciones fue mayor y osciló entre 9,6 y 22,7 %. El CV  $\bar{x}$  de todas las poblaciones fue de 17,4 %.

La anchura del cono presentó una tendencia semejante, mostró mayor anchura el cono de *P. cembroides* (4,5 - 5,5,  $\bar{x}$  = 4,9 cm), CV de 5,9 - 19,1% ( $\bar{x}$  = 11,22 %), que el cono de *P. johannis*, el cual varió de 3,6 - 4,6,  $\bar{x}$  = 4,04 cm. Solo la población 26 Sierra Monte Grande exhibió la mayor anchura del cono, incluso por arriba de algunas poblaciones de *P. cembroides*; por lo tanto, el CV de la anchura del cono para esta población fue mayor (4,18 - 18,73 %,  $\bar{x}$  = 13,08) con respecto a *P. cembroides*.

El pedúnculo del cono de *P. cembroides* fue apenas perceptible y la mayoría de los conos carecen de él, a diferencia de *P. johannis*, donde la estructura y su longitud fue evidente; los CV por población fueron amplios en este taxón.

Los conos de *P. cembroides* presentaron más escamas (12 - 18,  $\bar{x}$  = 15,0, CV  $\bar{x}$  = 18,4 %), mientras que los de *P. johannis* fueron más variables en esa característica, algunos tuvieron de 10 - 20 escamas, como en el caso de la población 26, el CV varió de 16 a 30 %.

El umbo fue más protuberante en *P. cembroides* (2,8 - 4,2,  $\bar{x}$  = 3,4, CV  $\bar{x}$  = 13,2 %) respecto a *P. johannis* (1,7 - 2,9,  $\bar{x}$  = 2,2, CV  $\bar{x}$  = 18,3 %).

La longitud de las semillas en *P. cembroides* osciló de 10,9 - 13,5 mm, en  $\bar{x}$  = 12,1, CV = 6,2 - 15,1 ( $\bar{x}$  = 8,2 %), en *P. johannis* esta característica varió de 6 - 11,5 mm,  $\bar{x}$  = 10,4 y el CV fue muy variable.

La anchura de las semillas fue muy semejante en las poblaciones de ambas especies, pero fue mayor en *P. cembroides*; el CV de *P. johannis* refleja mayor variación.

El grosor de la testa de la semilla fue menor a medio milímetro en las poblaciones de *P. cembroides*, excepto la población 15 (Cadereyta), lo que reflejó un CV  $\bar{x}$  de 53 %, mientras que en *P. johannis* la testa fue más gruesa, mayor

de 0,5 mm y, en algunos casos superó 1 mm, y mostró el CV más bajo,  $\bar{x}$ = 31,2 %.

*Variabilidad intra e inter-poblacional.* En *P. cembroides* el largo del cono mostró las diferencias más notables entre la

población 10 El Quelital SLP y la 15 Cadereyta QRO, pero también dentro de algunas poblaciones de SLP y de éstas con la 14 Concepción del Oro ZAC. Igual ocurrió con el ancho del cono, donde la principal distinción se presentó entre las mismas poblaciones mencionadas.

**Cuadro 2.** Análisis univariado de los caracteres morfológicos medidos en conos y semillas de piñoneros, con base en la prueba de Kruskal-Wallis. LC, longitud del cono; AC, anchura del cono; LPC, longitud del pedúnculo del cono; NEA, número de escamas abiertas del cono; LU, longitud del umbo; LS, longitud de semilla; AS, anchura de semilla; GTS, grosor de la testa de la semilla. Número y localidad de las poblaciones de acuerdo con el cuadro 1. Letras iguales al lado derecho del valor referido para cada variable, indican que no existen diferencias significativas entre poblaciones ( $P < 0,05$ )

Univariate analysis of morphological characters measured in cones and seeds of pinyon pine trees, based on the Kruskal-Wallis test. LC, cone length; AC, cone width; LPC, cone peduncle length; NEA, number of open cone scales; LU, umbo length; LS, seed length; AS, seed width; GTS, seed coat thickness. Number and locality of populations according to table 1. Equal letters on the right side of the referenced value for each variable indicate that there are no significant differences between populations ( $P < 0.05$ ).

<i>(a) Pinus cembroides</i>								
Población	LC	AC	LPC	NEA	LU	LS	AS	GTS
1	3,53 a	4,81 bcd	0 ab	14,27 ab	3,57 b	11,35 a	6,82 a	0,37 cdef
2	3,71 a	5,02 cd	0 ab	15,24 bc	3,55 b	12,43 ef	7,73 bcd	0,41 ef
3	3,90 ab	5,20 cd	0 ab	16,78 cde	3,37 ab	12,91 f	8,51 d	0,49 fg
4	3,64 a	4,95 bcd	0 ab	16,38 bcd	3,45 b	12,06 abcde	7,26 a	0,43 fg
5	3,31 a	4,97 bcd	0 ab	14,71 abc	4,28 c	10,92 a	6,92 a	0,28 bcd
6	3,59 a	4,67 ab	0,50 ab	13,61 ab	3,05 a	12,24 cdef	7,61 abc	0,50 g
7	3,87 a	5,04 cd	0 ab	16,81 de	3,89 bc	12,45 ef	7,62 abc	0,34 cde
8	3,67 a	5,04 cd	0,75 ab	14,22 ab	3,56 b	11,80 abc	7,75 bcd	0,38 def
9	3,85 a	5,06 cd	0 a	14,02 ab	3,60 b	12,41 def	7,93 cd	0,55 fg
10	4,29 b	5,30 d	0 ab	18,05 e	3,44 b	12,12 bcdef	7,54 ab	0,28 bc
11	4,03 ab	5,23 cd	0 ab	18,68 de	3,41 b	11,81 ab	7,30 a	0,18 ab
12	3,31 a	4,91 bcd	0,86 b	14,76 abc	3,01 a	12,43 ef	7,35 ab	0,16 a
13	3,28 a	4,52 a	0,26 ab	13,49 ab	3,29 ab	12,01 abcd	7,79 bcd	0,31 cd
14	3,96 ab	4,83 abcd	0 ab	12,33 ab	3,27 ab	-----	-----	-----
15	3,12 a	4,53 abc	0 ab	12,20 a	2,82 a	11,77 abcdef	7,70 abcd	0,90 g
<i>(b) Pinus johannis</i>								
Población	LC	AC	LPC	NEA	LU	LS	AS	GTS
16	3,21 de	4,18 cd	7,81 d	17,35 cd	2,96 d	10,37 b	8,03 bc	0,78 cd
17	2,55 bc	3,75 ab	6,78 cd	11,92 ab	2,35 c	10,89 bc	7,96 bc	0,62 abc
18	2,86 cd	3,77 ab	5,89 c	12,95 b	2,07 a	9,37 a	6,18 a	0,58 ab
19	2,45 ab	4,02 abc	4,23 a	11,44 ab	2,18 abc	10,54 b	7,48 b	0,67 bcd
20	2,45 ab	3,84 ab	4,40 a	11,52 ab	2,04 ab	11,03 bcd	7,83 bc	0,59 ab
21	2,32 a	3,84 ab	5,24 b	10,14 a	2,57 d	11,57 d	8,27 c	0,75 cd
22	2,60 bc	3,99 bcd	5,64 bc	11,38 ab	2,28 bc	10,60 bc	7,29 b	0,64 ab
23	2,91 cde	3,92 abcd	6,58 cd	11,00 ab	1,78 a	10,90 bcd	7,55 bc	0,63 abcd
24	2,89 cd	3,86 ab	5,32 b	17,87 d	1,88 a	10,57 b	7,64 bc	0,62 ab
25	2,85 cd	3,63 a	4,34 a	13,64 bc	2,24 abc	8,63 a	6,07 a	0,52 a
26	4,08 e	5,13 e	7,03 d	20,09 d	2,68 d	11,11 bcd	7,82 bc	1,12 e
27	2,80 bcd	4,60 de	4,16 a	12,60 ab	1,74 a	10,65 cd	8,56 c	1,02 de

El pedúnculo del cono fue casi imperceptible en las poblaciones de *P. cembroides*. El contraste más evidente en el número de escamas se observó entre la población 11 (La Ordeña SLP) respecto a las poblaciones 14 (Concepción del Oro ZAC) y 15 (Cadereyta QRO).

En el umbo se presentó la mayor discrepancia entre la población 5 (El Arbolito SLP) y la 15 (Cadereyta QRO).

La longitud de la semilla mostró menores diferencias entre las poblaciones de SLP, pero la distinción más evidente se encontró entre las muestras 3 (La Amapola) y 5 (El Arbolito). La anchura de la semilla es un rasgo que distinguió a las poblaciones 3 (La Amapola) y 1 (Cerro El Tocho) al igual que a otras poblaciones, entre ellas la 4 (Cerro El Sombrerito), 5 (El Arbolito), 6 (El Garabatillal), 7 (El Cenizo) y 8 (La Colmena).

El grosor de la testa de la semilla fue mayor en la población 15 (Cadereyta QRO) en comparación con el resto, mientras que algunas poblaciones de SLP también fueron diferentes en esta característica.

El contraste más evidente que se presentó en *P. johannis* de SLP fue la longitud del cono: en la población 26 (Sierra de Monte Grande), los conos fueron más largos que en las poblaciones 16 (Arroyo El Estaño) y 21 (Cerro El Sombrerito), cuyos conos fueron los más pequeños. Algo semejante ocurrió con la anchura del cono donde la población 26 (Sierra de Monte Grande) presentó los conos más anchos, en contraste con el resto de las poblaciones, excepto la 27 (Cadereyta, Querétaro). El pedúnculo del cono fue conspicuo en *P. johannis* y las distinciones fueron evidentes entre la población 16 (Arroyo El Estaño SLP) y otras poblaciones de SLP, que tuvieron el pedúnculo más corto.

El número de escamas del cono mostró una mayor distinción entre las poblaciones 24 (El Quelital) y 26 (Sierra de Monte Grande) ambas de SLP, respecto al resto. La mayor diferencia en el largo del umbo se advirtió entre la

población 16 (Arroyo El Estaño SLP), la 23 (Punta El Arbolito SLP) y 24 (El Quelital), además de la 27 (Cadereyta QRO).

La mayor longitud de semilla se encontró en SLP, en las poblaciones 21 (Cerro El Sombrerito SLP) y 26 (Sierra de Monte Grande), a diferencia de otras poblaciones que tuvieron semilla pequeña como la población 18 (Arroyo El Estaño SLP) y la 25 (Concepción del Oro ZAC). Una divergencia evidente en la anchura de la semilla se presentó entre las poblaciones 27 (Cadereyta QRO) y 25 (Concepción del Oro ZAC). La anchura de la semilla de *P. johannis* fue de 7,58 mm en promedio. La testa de la semilla fue poco variable pero aun así, fueron detectadas diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) entre la población 26 (Sierra de Monte Grande SLP) con el resto de las poblaciones, excepto la 27 (Cadereyta QRO). El grosor promedio de la testa de la semilla de *P. johannis* de este estudio fue de 0,89 mm, el doble del grosor de la testa de *P. cembroides* en la misma región.

El análisis de comparación entre las medias de las variables de las dos especies demostró diferencias significativas ( $P < 0,0001$ ) en la mayor parte de los caracteres morfológicos de conos y semillas analizados, excepto en el número de escamas y la anchura de las semillas (cuadro 3).

*Análisis discriminante.* Este análisis evidenció que los individuos de *P. cembroides* y *P. johannis* presentaron variabilidad intra-específica diferente, según lo demuestran los primeros dos ejes canónicos, que en conjunto explicaron el 96,75 % de la variabilidad (cuadro 4).

Los individuos de *P. cembroides* presentaron menor variación que los de *P. johannis*, a juzgar por la dispersión de los individuos, evidenciada en la figura 2.

Las variables que mejor discriminaron a los miembros de ambas especies de piñonero fueron en el eje canónico 1:

**Cuadro 3.** Comparación de medias de las variables de conos y semillas de *P. cembroides* y *P. johannis*, mediante prueba de *t*. LC, longitud del cono; AC, anchura del cono; LPC, longitud del pedúnculo del cono; NEA, número de escamas abiertas del cono; LU, longitud del umbo; LS, longitud de semilla; AS, anchura de semilla; GTS, grosor de la testa de la semilla.

Comparison of means of cone and seed variables of *P. cembroides* and *P. johannis*, using t-test. LC: cone length; AC: cone width; LPC: cone peduncle length; NEA: number of open cone scales; LU: umbo length; LS: seed length; AS: seed width; GTS: seed coat thickness.

Variable	Media ( $\bar{x}$ ) <i>P. cembroides</i>	Media ( $\bar{x}$ ) <i>P. johannis</i>	<i>t</i>	<i>P</i> valor
LC (cm)	3,68	2,83	5,50	$P < 0,0001$
AC (cm)	4,95	4,04	6,83	$P < 0,0001$
LPC (mm)	0,16	5,62	-15,07	$P < 0,0001$
NEA	15,03	13,51	1,54	$P < 0,1362$
LU (mm)	3,42	2,23	8,45	$P < 0,0001$
LS (mm)	12,13	10,46	5,69	$P < 0,0001$
AS (mm)	7,62	7,58	0,14	$P < 0,8869$
GTS (mm)	0,41	0,89	-2,71	$P < 0,0189$

**Cuadro 4.** Coeficientes canónicos derivados del análisis de variables canónicas. LC, longitud del cono; AC, anchura del cono; NEA, número de escamas abiertas del cono; LU, longitud del umbo; LS, longitud de semilla; AS, anchura de semilla; GTS, grosor de la testa de la semilla.

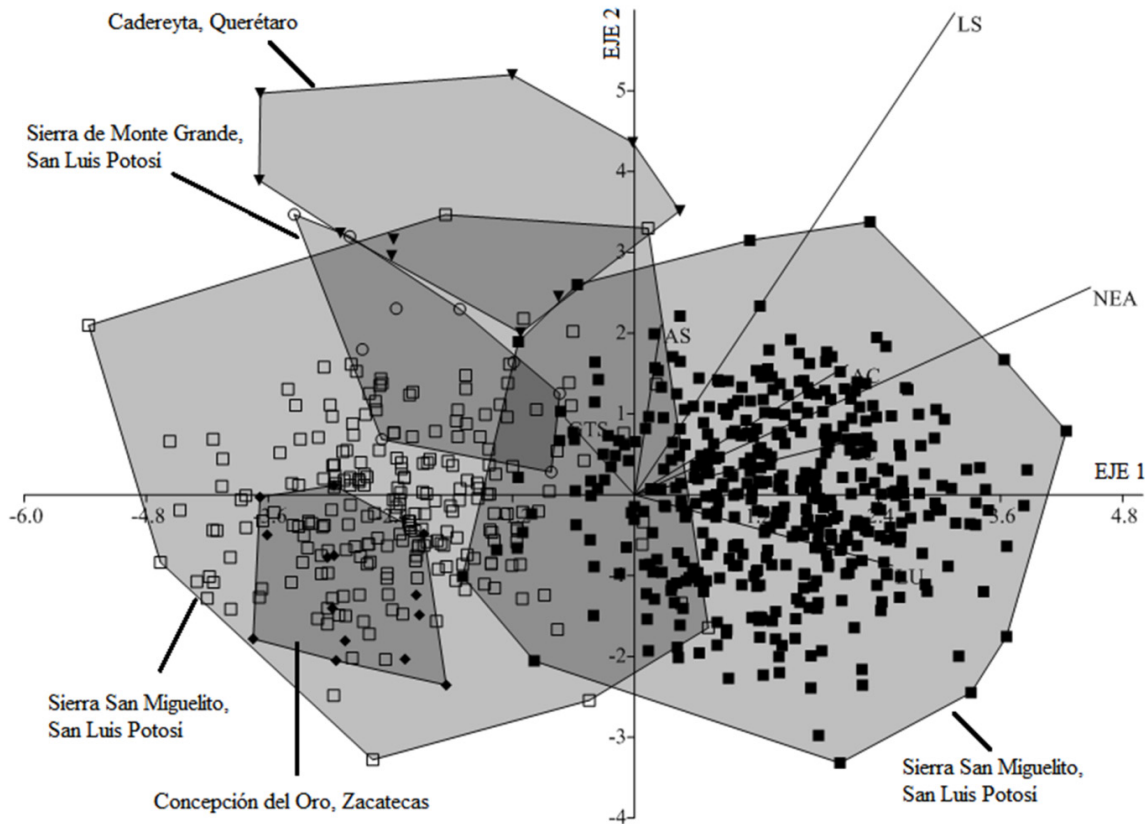
Canonical coefficients derived from canonical variable analysis. LC, cone length; AC, cone width; NEA, number of open cone scales; LU, umbo length; LS, seed length; AS, seed width; GTS, seed coat thickness.

	Eje Canónico 1	Eje Canónico 2
LC	0,5641	0,0003
AC	0,2603	0,6483
NEA	-0,0397	-0,0092
LU	1,094	-0,5791
LS	0,499	0,6670
AS	-0,1241	-0,2469
GTS	-2,572	2,7687
Variación explicada		
Eje Canónico 1	89,40	89,40
Eje Canónico 2	7,35	96,75

el grosor de la testa de la semilla (-2,572), mayor en las poblaciones de *P. johannis*, además de la longitud del umbo (1,094) y la longitud del cono (0,5641), que fueron mayores en *P. cembroides*. Las variables más importantes en el eje canónico 2 fueron: el grosor de la testa de la semilla (2,7687), la longitud de la semilla (0,6670) y el ancho del cono (0,6483). Los individuos de las poblaciones de *P. johannis* de SLP y ZAC presentaron una estrecha semejanza entre ellos, mientras que parece existir una leve diferenciación con los elementos de la población de QRO. Por ciertas características, algunos individuos de *P. cembroides* estuvieron dentro del grupo de *P. johannis* y viceversa pero en general, ambas especies mantuvieron diferencias propias, lo que les confiere identidad morfológica.

### DISCUSIÓN

*Variabilidad intra e inter-específica.* Las diferencias intra-específicas encontradas en los atributos de conos y semillas de *P. cembroides*, son mencionadas en otras investigaciones. La longitud de la semilla de las poblaciones del presente estudio es menor al promedio (13,14 mm) citado para *P. cembroides* de Concepción del Oro, ZAC



**Figura 2.** Dispersión de los individuos de *P. cembroides* (■) y *P. johannis* (□, ◆, ○, ▼) en los ejes 1 y 2 del análisis discriminante. LC, longitud del cono; AC, anchura del cono; NEA, número de escamas abiertas del cono; LU, longitud del umbo; LS, longitud de semilla; AS, anchura de semilla; GTS, grosor de la testa de la semilla.

Dispersion of *P. cembroides* (■) and *P. johannis* (□, ◆, ○, ▼) individuals in axes 1 and 2 of the discriminant analysis. LC: cone length; AC: cone width; NEA: number of open cone scales; LU: umbo length; LS: seed length; AS: seed width; GTS: seed coat thickness.

(García y Capó 1989), o de Querétaro (20° 48' N) e Hidalgo (20° 28' N), longitud (14,35 mm), de acuerdo con Hernández-Anguiano (2016), y coincide con Nepomuceno *et al.* (1987), para semillas de *P. cembroides* (12,21 mm), también de Concepción del Oro. Lo anterior es importante si se pretende acopiar material botánico para emprender programas de aprovechamiento, mejoramiento, conservación o rehabilitación.

A nivel inter-específico, las semillas de *P. cembroides* de SLP son más pequeñas que las de *P. orizabensis* de Tlaxcala, longitud (12,74 mm en promedio) (Sánchez Tamayo *et al.* 2002), y las recolectas de Tlaxcala y Puebla (13,34 mm) obtenidas por Hernández-Anguiano (2016). Estos estados se ubican a menor latitud (Tlaxcala 19° 31' N y Puebla 19° 03' N) que nuestra área de estudio (22 - 23°), por debajo del Eje Neovolcánico.

*Variabilidad intra-poblacional.* La anchura de la semilla de *P. cembroides* tiene menor variación y coincide con el valor promedio mencionado por Eguiluz Piedra (1985) para poblaciones de Veracruz (latitud 18° 51' N), lo consignado por Nepomuceno *et al.* (1987) para semillas de Zacatecas, lo referido por Flores y Caldera (1985) para los piñones de Nuevo León (latitud 24° 06' N), ancho de 7,50 mm. En el caso de la semilla de *P. cembroides* de Querétaro e Hidalgo (Hernández-Anguiano 2016), la anchura mayor es de 8,58 mm.

*Pinus cembroides* del Altiplano Potosino Mexicano tiene semilla con testa muy delgada, que en promedio es de 0,40 mm, comparado con lo consignado por Flores y Caldera (1985) quienes mencionan 1 mm en promedio, o amplitudes de entre 0,7 - 1,1 mm (Farjon y Styles 1997). Las semillas con testa delgada son preferidas para consumo humano, así como por los córvidos y roedores (Romero Manzanares *et al.* 1996). El grosor de la testa es un factor importante en la relación dispersión-depredación, que afecta el establecimiento de la semilla y el aumento en el área potencial de distribución de los pinos (Malusa 1992).

La longitud promedio (3 - 4 cm) del cono de *P. johannis* está dentro del intervalo mencionado por Perry (1991) y, para *P. discolor* D.K. Bailey & Hawksw. es de 2 - 3 cm.

La longitud promedio de las semillas estudiadas es menor a la referida por Perry (1991) para *P. cembroides* (13 mm) y *P. orizabensis* (14 mm), pero semejante a lo mencionado por Farjon y Styles (1997) para *P. cembroides* (10 - 12 mm). La anchura de la semilla de *P. johannis* es equivalente a lo mencionado por Perry (1991) para *P. discolor* (7 - 10 mm). En general, la anchura de la semilla de las poblaciones de *P. johannis* de este estudio coincide con las medidas de *P. cembroides* consignadas para Veracruz, Zacatecas y Nuevo León (Flores y Caldera 1985, Nepomuceno *et al.* 1987).

El grosor de la testa de la semilla de *P. johannis* queda en el intervalo (0,7 - 1,2 mm) indicado por Perry (1991).

Reiteramos que las diferencias observadas en caracteres morfológicos a nivel intra-poblacional en la morfome-

tría de conos y semillas, están influidas por la estructura genética de las poblaciones y la interacción con el ambiente, específicamente con el estrés hídrico como lo señaló Malusa (1992), y como aportación, agregamos entre los factores determinantes de la variación fenotípica de conos y semillas, al gradiente latitudinal.

Aparte de los factores ecológicos, es posible que la variación de las estructuras se relacione con la edad o etapa de desarrollo de los árboles y los rodales, detalle no considerado en este estudio, como fue el caso de las diferencias encontradas en conos y semillas de *Pinus pinea* L. por Ganatsas *et al.* (2008), al analizar materiales provenientes de rodales incoetáneos. Con los datos de campo de los pinos de La Amapola SLP, Romero-Manzanares (2001) determinó que la producción de conos y semillas aumenta con la edad y altura de los árboles hasta la esperanza de vida media de los árboles y luego la producción de conos y semillas declina con la senilidad, lo que también se reflejó en las curvas de fertilidad poblacional. En consecuencia, anticipamos que los tamaños de las estructuras morfológicas de conos y semillas difieran entre individuos de una misma generación por diferencias en el ciclo de vida y desarrollo de los árboles y también, entre generaciones incoetáneas, lo que complica la precisión de los resultados.

*Análisis discriminante.* Este análisis indica que existen individuos de *P. cembroides* y *P. johannis* de la Sierra San Miguelito SLP, con semejanzas en algunas características morfológicas de conos y semillas, lo que implica que probablemente, ha habido algún evento de hibridación entre las especies. Esta posibilidad la mencionan Romero *et al.* (2000) en poblaciones simpátricas de La Amapola SLP, dada la presencia de poblaciones con morfología intermedia (fenotipo que comparte caracteres de ambas especies). En cuanto a la posibilidad de intercambio genético, Romero Manzanares *et al.* (1996) mencionan que existe un desfase fenológico entre ambas especies, lo que limita pero no excluye el flujo genético entre ellas, sobre todo porque las especies conviven en simpatria; la posibilidad de que haya entrecruza existe debido a que la floración de ambas especies traslapa durante algunos días en el mes de julio. Zavala Chávez y Campos Díaz (1993) mencionaron la existencia de individuos con morfología intermedia entre *P. cembroides* y *P. johannis* (éste referido como *P. discolor*) en QRO, con base en caracteres de las semillas y el porte de los árboles, el cual es multirramificado desde muy poca altura para *P. johannis*, y que en diversos individuos presenta fuste recto y alto, característico de *P. cembroides*. Contrario a ese caso, observamos árboles en las localidades de El Quelital (población 10 de *P. cembroides* y población 24 de *P. johannis*) y 13 Cerros Colorados SLP, con fuste recto y alto característico de *P. cembroides* pero con conos pequeños, semejantes a los de *P. johannis*. Ante esto, anticipamos que hay probable recombinación entre ambas especies por traslapo fenológico y fertilización anemófila, con migración de polen del árbol androico



de *P. johannis* (especie dioica) hacia el cono femenino de *P. cembroides* (especie monoica).

Mediante técnicas genéticas, García-Gómez *et al.* (2014) mencionan que hay alta diversidad genética en *P. johannis*, y a la vez, un déficit de individuos heterocigóticos, lo que significa que el cruzamiento entre individuos emparentados es común. Estos autores también encuentran diferenciación intrapoblacional moderada en *P. johannis*, por lo que señalan que al conservar una de las poblaciones, se tendría la mayor parte de la diversidad genética.

Finalmente, consideramos que el conocimiento generado en esta investigación es potencialmente útil para seleccionar el germoplasma que aporte las mejores cualidades para la conservación de las poblaciones o especies y la rehabilitación de los sitios degradados, bajo la premisa de que se trata de semillas nativas, aptas para las zonas problema y que ofrecerían el mejor potencial productivo.

## CONCLUSIONES

En cuanto a la variabilidad inter-específica e identidad entre especies, destaca que: los conos de *P. cembroides* como carácter específico son mayores en longitud y anchura y tienen más escamas que los de *P. johannis*, los de ésta especie son morfométricamente más variables. El pedúnculo es otra estructura que tipifica a la especie, está presente en *P. johannis* y ausente en *P. cembroides*.

La variabilidad intra-poblacional demuestra que *P. cembroides* de Cadereyta QRO, la población latitudinalmente más meridional en nuestro estudio (20° 50' 50" N), tiene conos más largos, más escamas y testa de semillas más gruesa, que lo observado en las poblaciones de San Luis Potosí, ubicadas por latitud, en el centro del área de distribución (22° 00' 20" N a los 22° 01' 04" N), mientras que las poblaciones más septentrionales, las de Concepción del Oro ZAC (latitud 24° 36' 53" N) mostraron tamaños más parecidos a los de las poblaciones centrales. Las semillas más largas fueron de La Amapola SLP (latitud 22° 01' 04" N) y, las menos largas, de la localidad El Arbolito, SLP en la misma región (latitud 22° 01' 15" N), lo cual indica la alta variabilidad en tamaño de semillas para esa zona.

*P. johannis* presenta conos y semillas de mayor dimensión en la población septentrional localizada en Monte Grande SLP (latitud 23° 07' 34" N) y, en la meridional, la latitud menor en Cadereyta QRO (20° 50' 40" N). Las poblaciones de *P. johannis* de SLP (22° 01' 55" N - 22° 03' 05" N) tienen dimensiones intermedias en conos y semillas.

La discriminación de caracteres entre especies se explica con amplitud por el grosor de la testa, mayor en *P. johannis* y, la longitud del cono y del umbo en *P. cembroides*. La morfometría de *P. cembroides* tiene menor variación y dispersión intra-poblacional, que lo observado en *P. johannis*.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Mario Luna-Cavazos, diseño del estudio, recolecta de material, medición de variables, análisis estadístico, interpretación de resultados, discusión y elaboración del manuscrito. Angélica Romero-Manzanares, diseño del estudio, recolecta de material, medición de variables, análisis estadístico, interpretación de resultados, discusión y elaboración del manuscrito. Edmundo García-Moya, supervisión de la investigación y revisión del manuscrito.

## FINANCIAMIENTO

Esta investigación fue financiada con recursos del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, México.

## AGRADECIMIENTOS

José Luis Flores-Flores apoyó en el trabajo de campo en las localidades de San Luis Potosí y Zacatecas.

## REFERENCIAS

- Ávila Naranjo A. 1985. Caracterización de los piñoneros *Pinus cembroides* Zucc. y *P. discolor* Bailey & Hawk., de las serranías meridionales del estado de San Luis Potosí, México. Tesis Profesional. Morelia, Michacán. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 101 p.
- Bailey DK, K Snajberk, E Zavarin. 1982. On the question of natural hybridization between *Pinus discolor* and *Pinus cembroides*. *Biochemical Systematics and Ecology* 10(2):111-119.
- Bailey DK, FG Hawksworth. 1987. Phylogeography and taxonomy of the pinyon pines *Pinus* subsection *cembroides*. In Passini MF, C Tovar, T Eguiluz comps. II Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros. México, D. F. Centre d'Etudes Mexicaines et Centraméricaines - Universidad Autónoma de Chapingo - Centro de Genética Forestal, AC. p. 41-64.
- Balzarini MG, L González, M Tablada, F Casanoves, JA Di Rienzo, CW Robledo. 2008. InfoStat, Manual del Usuario. Córdoba, Argentina. Editorial Brujas. 335 p.
- Eguiluz Piedra T. 1985. Descripción botánica de los pinos mexicanos. Chapingo, México. Universidad Autónoma Chapingo. 45 p.
- Farjon AB, BT Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica Monograph 75. The New York Botanical Garden. 291 p.
- Flores J, F Caldera. 1985. Características de los conos de algunos piñoneros en relación al ataque de insectos. In Flores JE, CM Cantú, JS Marroquín de la Fuente eds. Memorias del primer simposium nacional sobre pinos piñoneros. Linares, N.L. Universidad Autónoma de Nuevo León. p. 223-233.
- Flores-Rentería L, F Molina-Freaner, AV Whipple, CA Gehring, CA Domínguez. 2013. Sexual stability in the nearly dioecious *Pinus johannis* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 100(3): 602-612. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1200068>
- Fuentes-Amaro SL, JP Legaria-Solano, C Ramírez-Herrera. 2019. Estructura genética de poblaciones de *Pinus cembroides* de la región central de México. *Revista Fitotecnia*

- Mexicana* 42(1): 57-65. DOI: <https://doi.org/10.35196/rfm.2019.1.57>
- Ganatsas P, M Tsakaldimi, C Thanos. 2008. Seed and cone diversity and seed germination of *Pinus pinea* in Strofylia site of the Natura 2000 network. *Biodiversity and Conservation* 17: 2427-2439. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9390-8>
- García-Gómez V, C Ramírez-Herrera, C Flores-López, J López-Upton. 2014. Diversidad y estructura genética de *Pinus johannis*. *Agrociencia* 48: 863-873. Consultado el 07 nov. 2023. Disponible en: [https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1405-31952014000800008](https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-31952014000800008)
- García MA, MA Capó. 1989. Variación morfológica y fisiológica entre especies y procedencias de los pinos piñoneros *Pinus cembroides* Zucc., *Pinus maximartinezii* Rzedowski y de *Pinus ayacahuite* Ehren., en semillas y plántulas durante el primer año de crecimiento. In Flores JD, J Flores L, E García M, RH Lira eds. Memorias del III simposio nacional sobre pinos piñoneros. Saltillo, Coahuila. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. p 32-47.
- Gernandt DS, A Liston, D. Piñero. 2001. Variation in the nrDNA ITS of *Pinus* Subsection *Cembroides*: Implications for Molecular Systematic Studies of Pine Species Complexes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21(3): 449-467. DOI: <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.1026>
- Gernandt DS, A Liston, D Piñero. 2003. Phylogenetics of *Pinus* subsections *Cembroides* and *Nelsoniae* inferred from cpDNA sequences. *Systematic Botany* 28: 657-673. DOI: <https://doi.org/10.1043/02-63.1>
- Gernandt DS, O Zerón Flores, I Goyenechea. 2007. Inferencia filogenética mediante secuencias de DNA: un ejemplo con los pinos piñoneros. In Contreras Ramos A, C Cuevas Cardona, I Goyenechea, U Iturbe eds. La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad. Hidalgo, México. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. p. 55-65.
- Gómez-Jiménez DM, C. Ramírez-Herrera, J Jasso-Mata, J López-Upton. 2010. Variación en características reproductivas y germinación de semillas de *Pinus leiophylla* Schiede ex Schldt. & Cham. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33(4): 297-304. DOI: <https://doi.org/10.35196/rfm.2010.4.297>
- González-Ávalos J, E García-Moya, JJ Vargas-Hernández, A Trinidad-Santos, A Romero-Manzanares, VM Cetina-Alcalá. 2006. Evaluación de la producción y análisis de conos y semillas de *Pinus cembroides* Zucc. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 12(2): 133-138. Consultado el 07 nov. 2023. Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=62912206>
- Hammer Ø. 1999-2012. PAST, Paleontological STatistics Version 2.17. University of Oslo, Natural History Museum.
- Hernández Anguiano LA. 2016. Variación en indicadores reproductivos, semillas y plántulas de *Pinus cembroides* Zucc. y *P. orizabensis* D.K. Bailey & Hawksw. Tesis de Maestra en Ciencias. Montecillo, Texcoco, México. Posgrado en Ciencias Forestales, Colegio de Postgraduados. 80 p.
- Luna-Cavazos M, A Romero-Manzanares, E García-Moya. 2010. Factors affecting the floristic relationships among Mexican pinyon woodlands. *Phytocoenologia* 40(4): 255-266. DOI: <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2010/0040-0451>
- Malusa J. 1992. Phylogeny and biogeography of the pinyon pine (*Pinus* subsect. *Cembroides*). *Systematic Botany* 17(1): 42-66. DOI: <https://doi.org/10.2307/2419064>
- McCormick J, JW Andresen. 1963. A subdioecious population of *Pinus cembroides* in southeast Arizona. *The Ohio Journal of Science* 63(4): 159-163. Consultado 21 jun. 2024. Disponible en: <https://kb.osu.edu/server/api/core/bitstreams/5f287d3e-1c01-559e-ba0c-4228f29bb091/content>
- Montes JR, P. Pelaez, A Willyard, A Moreno-Letelier, D Piñero, DS Gernandt. 2019. Phylogenetics of *Pinus* Subsection *Cembroides* Engelm. (Pinaceae) Inferred from Low-Copy Nuclear Gene Sequences. *Systematic Botany* 44(3): 501-518. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364419X15620113920563>
- Nepomuceno MF, P de la Garza, R Reyes. 1987. Caracterización radiográfica en la morfología y germinación de *Pinus cembroides* Zucc. y *Pinus johannis* MF. Robert. In Passini MF, D. Cibrián T, T Eguiluz P. comps. II Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros. Chapingo, México. Universidad Autónoma Chapingo. p 233-240.
- Perry JP. 1991. The pines of Mexico and Central America. Portland, Oregon. Timber Press. 231 p.
- Rieseberg LH, A Widmer, MA Arntz, JM Burke. 2002. Directional selections the primary cause of phenotypic diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99: 12242-12245. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.192360899>
- Romero Manzanares A, E García Moya, MF Passini. 1996. *Pinus cembroides* s. l. y *Pinus johannis* del Altiplano Mexicano: una síntesis. *Acta Botanica Gallica* 143(7):681-693. DOI: <https://doi.org/10.1080/12538078.1996.10515368>
- Romero A, M Luna, E García, MF Passini. 2000. Phenetic analysis of the Mexican midland pinyon pines, *Pinus cembroides* and *Pinus johannis*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 181-194. DOI: <https://doi.org/10.1006/bojl.1999.0315>
- Romero-Manzanares A. 2001. Historia natural, ecología de poblaciones y fitosociología de *Pinus cembroides* y *Pinus johannis* (piñoneros) del centro de Mexico. Tesis Doctoral. Ciudad de México, México. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 247 p.
- Sánchez Tamayo V, LC Mendizábal Hernández, V Rebolledo Camacho. 2002. Variación en conos y semillas de *Pinus cembroides* subsp. *orizabensis*. D.K. Bailey, de Las Cuevas, Altzayanca, Tlaxcala. *Foresta Veracruzana* 4(1): 25-30.
- Zavala Chávez F, JJ Campos Días. 1993. Una nueva localidad de *Pinus discolor* Bailey & Hawksworth en el centro de México. *Acta Botanica Mexicana* 25: 21-25. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm25.1993.680>
- Zhou Y, L Duvaux, G Ren, L Zhang, O Savolainen, J. Liu. 2017. Importance of incomplete lineage sorting and introgression in the origin of shared genetic variation between two closely related pines with overlapping distributions. *Heredity* 118: 211-220. DOI: <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.72>
- Zobel BJ, J Talbert. 1984. Applied forest tree improvement. New York. Wiley. 505 p.

Recibido: 26.12.23  
Aceptado: 23.11.24

**Apéndice 1.** Tamaño de muestra ( $n$ ), media ( $\bar{x}$ ), desviación estándar (DS) y coeficientes de variación (CV %) de conos y semillas procedentes de 27 poblaciones de *Pinus cembroides* y *P. johannis* del centro de México. Variables: LC, longitud del cono; AC, anchura del cono; LPC, longitud del pedúnculo del cono; NEA, número de escamas abiertas del cono; LU, longitud del umbo; LS, longitud de semilla; AS, anchura de semilla; GTS, grosor de la testa de la semilla.

Sample size ( $n$ ), mean ( $\bar{x}$ ), standard deviation (SD) and coefficients of variation (CV %) of cones and seeds from 27 populations of *Pinus cembroides* and *P. johannis* from central Mexico.

<i>Pinus cembroides</i>									
Población	Valor	LC	AC	LPC	NEA	LU	LS	AS	GTS
1	$n$	26	26	26	26	26	11	11	11
	$\bar{x}$	3,53	4,80	0	14,26	3,57	11,34	6,81	0,37
	DS	0,15	0,45	0	0,5	0,2	0,80	0,67	0,21
	CV	4,24	9,36		3,50	5,59	7,05	9,84	58,43
2	$n$	33	33	33	33	33	45	45	45
	$\bar{x}$	3,71	5,01	0	15,24	3,55	12,95	7,9	0,55
	DS	0,64	0,57	0	3,07	0,48	0,95	0,6	0,15
	CV	17,02	11,51		20,17	13,58	7,33	7,59	27,27
3	$n$	23	23	23	23	23	23	23	23
	$\bar{x}$	4,09	5,47	0	16,78	3,15	13,55	9,2	0,5
	DS	0,36	0,35	0	2,89	0,35	0,85	0,3	0,1
	CV	8,80	6,48		17,22	11,11	6,27	3,26	20
4	$n$	21	21	21	21	21	26	26	27
	$\bar{x}$	3,63	4,94	0	16,38	3,44	12,05	7,26	0,43
	DS	0,43	0,53	0	3,79	0,57	1,38	0,75	0,15
	CV	12,06	10,91		23,18	16,64	11,47	10,38	35,52
5	$n$	17	17	17	17	17	15	15	15
	$\bar{x}$	3,30	4,96	0	14,70	4,27	10,92	6,92	0,28
	DS	0,40	0,65	0	1,93	0,60	0,97	0,49	0,15
	CV	12,31	13,20		13,14	14,22	8,94	7,10	54,08
6	$n$	36	36	36	36	36	45	45	45
	$\bar{x}$	3,59	4,67	0,5	13,61	3,05	12,24	7,60	0,50
	DS	0,45	0,54	1,14	2,40	0,54	0,79	0,61	0,14
	CV	12,66	11,67	228,08	17,68	17,71	6,52	8,06	28,69
7	$n$	36	36	36	36	36	43	43	43
	$\bar{x}$	3,86	5,03	0	16,80	3,89	12,44	7,62	0,33
	DS	0,66	0,96	0	3,28	0,59	1,74	1,23	0,21
	CV	17,28	19,17		19,57	15,40	14,03	16,22	62,92
8	$n$	32	32	32	32	32	42	42	42
	$\bar{x}$	3,67	5,04	0,75	14,22	3,56	11,80	7,75	0,38
	DS	0,61	0,59	1,82	3,30	0,44	1,11	0,80	0,20
	CV	16,88	11,71	241,75	23,24	12,25	9,39	10,37	52,05
9	$n$	45	45	45	45	45	45	45	45
	$\bar{x}$	3,85	5,06	0	14,02	3,60	12,41	7,93	0,55
	DS	0,53	0,41	0	3,71	0,45	0,78	0,68	0,68
	CV	13,89	8,03		26,49	12,61	6,27	8,55	125,30

10	<i>n</i>	60	60	60	60	60	60	60	60
	$\bar{x}$	4,29	5,30	0	18,05	3,44	12,12	7,54	0,28
	DS	0,59	0,43	0	3,45	0,36	0,82	0,62	0,18
	CV	13,64	8,08		19,10	10,49	6,73	8,18	67,26
11	<i>n</i>	41	41	41	41	41	42	43	43
	$\bar{x}$	4,03	5,23	0	18,68	3,41	11,79	7,30	0,18
	DS	0,81	0,63	0	5,02	0,49	0,76	0,67	0,11
	CV	20,05	12,04		26,89	14,34	0,17	9,23	63,20
12	<i>n</i>	42	42	42	42	42	44	44	44
	$\bar{x}$	3,31	4,91	0,86	14,76	3,01	12,43	7,35	0,16
	DS	0,47	0,50	1,26	3,41	0,41	1,17	1,15	0,10
	CV	14,24	10,26	146,40	23,08	13,76	9,37	16,66	61,24
13	<i>n</i>	39	39	39	39	39	43	43	43
	$\bar{x}$	3,28	4,52	0,26	13,49	3,29	12,01	7,79	0,31
	DS	0,37	0,55	1,14	3,10	0,57	0,80	0,78	0,22
	CV	11,28	12,11	435,66	22,95	17,17	6,64	9,95	70,70
14	<i>n</i>	3	3	3	3	3	---	---	---
	$\bar{x}$	3,96	4,83	0	12,33	3,27	---	---	---
	DS	0,52	0,29	0	1,25	0,26	---	---	---
	CV	13,12	5,93		10,11	8,03	---	---	---
15	<i>n</i>	5	5	5	5	5	3	3	3
	$\bar{x}$	3,12	4,53	0	12,20	2,82	11,77	7,70	0,90
	DS	0,46	0,81	0	1,17	0,43	1,78	0,54	0,22
	CV	14,71	17,87	---	9,56	15,11	15,14	6,95	24,09
<i>Pinus johannis</i>									
16	<i>n</i>	37	37	33	37	39	13	13	25
	$\bar{x}$	3,21	4,18	7,81	17,35	2,96	10,37	8,03	0,78
	DS	0,63	0,78	2,68	5,25	0,48	0,90	1,28	0,29
	CV	19,69	18,73	34,27	30,26	16,32	8,70	15,90	37,49
17	<i>n</i>	51	51	51	51	52	17	17	17
	$\bar{x}$	2,55	3,75	6,78	12,16	2,35	10,89	7,96	0,62
	DS	0,40	0,68	1,72	3,55	0,45	1,43	1,11	0,17
	CV	15,74	18,04	25,42	29,22	19,28	13,09	13,94	26,91
18	<i>n</i>	60	60	60	60	60	37	37	37
	$\bar{x}$	2,86	3,77	5,89	12,95	2,07	8,70	6,51	2,68
	DS	0,61	0,56	1,24	3,17	0,49	2,18	2,77	8,95
	CV	21,47	14,75	21,10	24,48	23,54	25,01	42,58	334,49
19	<i>n</i>	25	25	25	25	25	34	34	34
	$\bar{x}$	2,45	4,02	4,23	11,44	2,18	10,54	7,48	0,67
	DS	0,42	0,72	1,42	3,23	0,38	0,88	1,06	0,22
	CV	17,09	17,99	33,55	28,22	17,27	8,34	14,17	33,06

20	<i>n</i>	31	31	31	31	30	45	45	45
	$\bar{x}$	2,45	3,84	4,40	11,52	2,04	11,03	7,83	0,59
	DS	0,40	0,51	1,10	3,37	0,33	0,78	1,03	0,19
	CV	16,47	13,36	24,94	29,22	16,13	7,03	13,19	32,85
21	<i>n</i>	28	28	28	28	28	28	28	28
	$\bar{x}$	2,32	3,84	5,24	10,14	2,57	11,57	8,27	0,75
	DS	0,45	0,68	0,89	2,33	0,25	0,99	0,84	0,21
	CV	19,29	17,85	17,08	22,93	9,74	8,52	10,17	27,81
22	<i>n</i>	32	32	32	32	32	32	32	32
	$\bar{x}$	2,60	3,99	5,64	11,38	2,28	10,60	7,29	0,64
	DS	0,38	0,35	1,14	2,34	0,47	0,96	0,76	0,23
	CV	14,59	8,83	20,20	20,59	20,51	9,10	10,40	35,67
23	<i>n</i>	5	5	5	5	5	4	4	4
	$\bar{x}$	2,91	3,92	6,58	11,00	1,78	10,90	7,55	0,63
	DS	0,28	0,16	0,55	2,37	0,27	0,28	0,40	0,10
	CV	9,68	4,18	8,29	21,51	15,24	2,59	5,35	15,32
24	<i>n</i>	45	45	45	45	45	42	42	42
	$\bar{x}$	2,89	3,86	5,32	17,87	1,88	10,57	7,64	0,62
	DS	0,66	0,40	1,23	4,95	0,53	0,95	0,85	0,21
	CV	22,79	10,41	23,14	27,69	28,05	9,00	11,11	33,77
25	<i>n</i>	14	14	14	14	14	31	31	31
	$\bar{x}$	2,85	3,63	4,34	13,64	2,24	8,63	6,07	0,52
	DS	0,52	0,30	0,96	2,24	0,34	1,03	0,81	0,21
	CV	18,11	8,14	22,04	16,42	15,22	11,99	13,29	41,20
26	<i>n</i>	11	11	11	11	11	9	9	9
	$\bar{x}$	4,08	5,13	7,03	20,09	2,68	11,11	7,82	1,12
	DS	0,55	0,48	2,54	5,16	0,36	0,66	0,95	0,25
	CV	13,45	9,33	36,12	25,68	13,47	5,96	12,12	22,18
27	<i>n</i>	10	10	10	10	10	11	11	11
	$\bar{x}$	2,80	4,60	4,16	12,60	1,74	10,65	8,56	1,02
	DS	0,48	0,70	0,75	2,50	0,43	5,72	0,93	0,34
	CV	17,30	15,32	18,03	19,87	24,71	53,75	10,90	33,72

