

CONÍFERAS

RAFAEL F. DEL CASTILLO,¹ JORGE A. PÉREZ DE LA ROSA,² GEORGINA VARGAS AMADO² Y RAÚL RIVERA GARCÍA¹

RESUMEN. El estado de Oaxaca cuenta con 24 especies y tres variedades nativas de coníferas distribuidas en ocho géneros y cuatro familias: Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae y Taxaceae. Pinaceae es la familia más numerosa con 17 especies, de las cuales 14 son *Pinus*; sin embargo, se requieren estudios sistemáticos para clarificar la situación taxonómica de varios taxones. Nueve especies de coníferas tienen en Oaxaca su límite sur de distribución. En general, se observan preferencias marcadas de las coníferas por la etapa sucesional del rodal, tipo de suelo, fuego y altitud; la mayoría de ellas se distribuye por arriba de 1 500 m y la mayor diversidad se encuentra en la Sierra Norte y la Sierra Sur. Existen evidencias de sobreexplotación de coníferas en Oaxaca desde el siglo XVIII. Según la IUCN y la NOM-059-ECOL-2001, Oaxaca tiene nueve y siete especies de coníferas, respectivamente, en alguna de sus categorías de riesgo. La mayoría de las coníferas tiene usos múltiples; el pino y el oyamel son importantes comercialmente por ser maderables y los bosques que conforman atraen el ecoturismo y proporcionan servicios ambientales. La información disponible muestra poca variabilidad genética y bajos niveles de viabilidad de semillas. La sobreexplotación, la destrucción del hábitat, el cambio climático, el fuego, los huracanes y las plagas son causas importantes de la reducción de las poblaciones de coníferas en Oaxaca, aunque el fuego en algunos casos las ha favorecido.

ABSTRACT. The Mexican state of Oaxaca has 24 species and three varieties of native conifers, distributed in eight genera and four families: Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae, and Taxaceae. Pinaceae is the most diverse family, with three genera and 17 species, of which 14 species are *Pinus*. However, further studies in systematics are required to clarify the taxonomic status of many of such taxa. Oaxaca is the southern limit of nine species of conifers. Here, conifers show a strong preference for the successional stage of stand, soil type, fire, and altitude. In fact, most of them are distributed above 1 500 m, and Sierra Norte and Sierra Sur are the regions with the highest diversity. Evidence of conifer overexploitation in Oaxaca goes back to the XVIII century. According to the IUCN and the NOM-059-ECOL-2001, Oaxaca has nine and seven species of conifers, respectively, in one category of risk. Commercially, pines and firs are the most important conifers, because of their value as timber. However, most of the conifers are also sources of firewood, and are members of forests, which are important for ecotourism, and the environmental services they

provide. The few population studies available on conifers from Oaxaca, show little genetic diversity and low seed viability. Overexploitation, habitat destruction, climate change, fire, hurricanes, and plagues are important factors diminishing the populations of conifers in Oaxaca. However, fire in some cases, has favored some species.

CONÍFERAS DE OAXACA

Las coníferas representan el grupo dominante y más conspicuo de gimnospermas (Foster y Gifford, 1974). El estado de Oaxaca no es la excepción, pues cuenta con 24 especies nativas y tres variedades. Sin embargo, la delimitación de especies y sus relaciones filogenéticas son aún provisionales. De las seis familias de coníferas vivientes, cuatro de ellas tienen representantes nativos en el estado: Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae y Taxaceae, y una más, Araucariaceae (*Araucaria*), cuenta con especímenes introducidos.

Las hojas de las coníferas son simples, generalmente angostas, a veces muy pequeñas, pero vascularizadas. A diferencia de las cicadáceas, el tallo de las coníferas consta de un sistema secundario vascularizado prominente. El xilema secundario forma la madera y consiste de traqueidas y a veces tiene conductos de resina. Todas las coníferas presentan dos tipos de conos o estróbilos: el masculino (donde se produce el polen), es más pequeño y se denomina microestróbilo o conillo y el femenino o megaestróbilo, donde se produce la semilla; ésta, como en todas las gimnospermas se encuentra desnuda, es decir, no incluida dentro de un carpelo como en las angiospermas. De ahí que, a pesar de su uso generalizado, es incorrecto usar el término “fruto” para denominar al cono femenino. Esta estructura es uno de los atributos morfológicos más útiles para la diagnosis de géneros y especies de coníferas.

Desde el punto de vista ecológico, las coníferas son importantes pues algunas de sus especies, particularmente los pinos, son elementos dominantes en varios

¹ Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional.

² Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara.

tipos de vegetación, incluidos los bosques templados y subtropicales de zonas húmedas, subhúmedas y áridas. Por lo tanto se consideran importantes prestadoras de servicios ambientales como captación de humedad atmosférica, fijación de carbono y retención de suelo. También, guardan estrechas relaciones con hongos basidiomicetos ectomicorrízicos (Read, 1998), plantas epífitas (Cordova y del Castillo, 2001), insectos (de Groot y Turgeon, 1998), aves (Furnier *et al.*, 1987) y mamíferos (Betancourt *et al.*, 1991). Además, son de gran importancia económica, principalmente por su madera, y porque algunas tienen usos medicinales (*e.g.*, del Castillo y Acosta, 2002).

El presente documento hace una recapitulación de la diversidad de coníferas en el estado de Oaxaca, su biogeografía, ecología, importancia económica y estado de conservación. La información está basada en la revisión de los especímenes del Herbario Nacional (MEXU), de la Universidad de Guadalajara (IBUG), del CIIDIR Oaxaca (OAX), en reportes bibliográficos y en observaciones personales. Los datos se presentan en mapas de distribución de las especies, dividido en sus ocho regiones económicas (Álvarez, 1998): 1. Mixteca, 2. Cañada, 3. Papaloapan, 4. Sierra Norte, 5. Sierra Sur, 6. Valles Centrales, 7. Costa y 8. Istmo.

CUPRESSACEAE Bartling

Familia con 28 géneros y 135 especies de amplia distribución mundial, y dentro de las gimnospermas es posible la de mayor amplitud ecológica (Farjon, 1998). Aquí se incluye la familia Taxodiaceae, reconocible por sus hojas alternas, en contraste con las Cupressaceae, con hojas opuestas, arregladas en cuatro series o en espiral. La ontogenia de los conos femeninos y análisis cladísticos basados en evidencia molecular apoyan la unión de ambas familias (Farjon, 1998). En Oaxaca se conocen tres géneros: *Cupressus*, *Juniperus* y *Taxodium*.

Cupressus L.

Género de 17 especies y ocho variedades de árboles o arbustos. Se distribuye del SW de Norteamérica a Honduras, en la región del Mediterráneo, el Himalaya y China. Crece en una gran variedad de ambientes que incluye costas húmedas, desiertos y alta montaña (Farjon, 1998). Las especies tienen ramillas generalmente en cuatro series, hojas escamiformes romboideas, conos

femeninos globosos, dehiscentes, constituidos por escamas persistentes, gruesas, leñosas y semillas aladas. Las poblaciones generalmente son pequeñas, presumiblemente por tener un sistema de dispersión de semilla muy restringido (Grant, 1975). En Oaxaca crece sólo una especie.

Cupressus lusitanica (= *C. benthamii* Endl.). Se desarrolla en sitios montañosos de clima fresco y húmedo, sobre suelos profundos y ricos en materia orgánica. En México es ampliamente utilizado para reforestación por prosperar en casi cualquier tipo de clima y soportar cualquier tipo de poda. Se emplea también como seto vivo y para aserrío. A pesar de que su nombre ubica su distribución en Portugal, realmente se distribuye en América desde Chihuahua hasta Costa Rica. En Oaxaca se encuentra en el istmo, Sierra Norte y Valles Centrales, aunque no es frecuente (Fig. 1). En el istmo, existe un bosque puro de esta especie en las partes altas del cerro Baúl, al SE de los Chimalapas (MacDougal, 1971).

Juniperus L.

Género de unas 50 especies distribuidas en el hemisferio norte (Farjon, 1998), muchas de ellas son de hábitats áridos y pueden vivir miles de años. Se distingue de *Cupressus* por su semilla no alada y su cono carnoso adaptado para su dispersión por aves; esta última característica permite que sus poblaciones tengan amplia distribución (Grant, 1975). De hecho, *J. communis* L. es la conífera con mayor distribución en el mundo, pues se encuentra en Norteamérica, Europa y Asia. En Oaxaca crecen dos especies, conocidas como enebro o táscate.

Juniperus deppeana. Árbol pequeño de amplia distribución nacional y frecuente en áreas con escasa precipitación. Se reconoce por su corteza suberosa, agrietada en forma de pequeños cuadros o rectángulos, de hojas grisáceas con el ápice obtuso y cono con 1 a 4 semillas. Su madera es resistente a la pudrición, por lo que es utilizado en construcción, fabricación de muebles y como leña. Se encuentra en la Mixteca y la Cañada (Fig. 1). En Cuicatlán forma parte del bosque de pino junto con *J. flaccida* (Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

Juniperus flaccida. Arbolito dioico que se distribuye desde el sur de Texas hasta Oaxaca. Se distingue por su corteza exfoliante en láminas longitudinales, ramillas colgantes, hojas verdes con el ápice agudo y conos con 4 a 13 semillas. En Oaxaca crece en las laderas de sota-

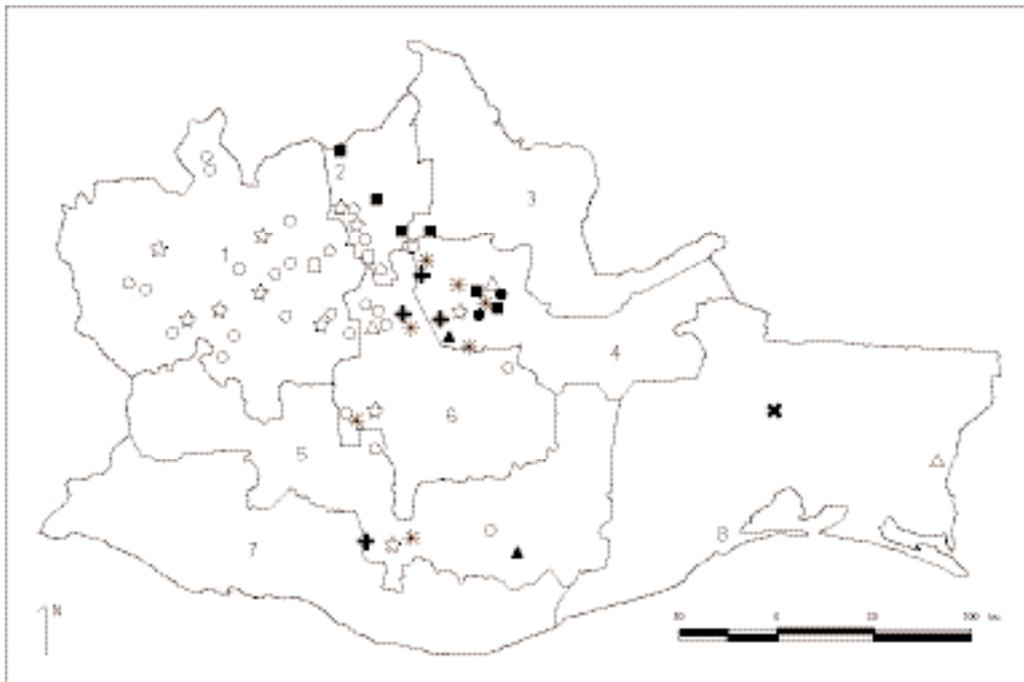


Figura 1. Distribución de: * *Abies hickelii*; + *A. guatemalensis*; △ *Cupressus lusitanica*; □ *Juniperus deppeana*; ○ *J. flaccida*; ▲ *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*; ✕ *Podocarpus guatemalensis*; ■ *P. matudae*; ● *Taxus glabosa*, y ☆ *Taxodium mucronatum* en el estado de Oaxaca.

vento de las sierras, entre 1 500 y 2 400 m, en la Cañada, la Mixteca, los Valles Centrales, la Sierra Norte y en la Sierra Sur (Fig. 1). Es frecuente en los bosques perturbados de *Pinus* y *Quercus* templados y subtropicales, palmares de *Brahea dulcis* y selva baja con cactáceas columnares. En algunos sitios forma bosques casi puros. Zandoni y Adams (1979) reconocen las variedades *poblana* Martínez y *flaccida* L., ambas presentes en Oaxaca. La primera se reconoce porque las hojas de las ramas terminales son puntiagudas y no adpresas, mientras que en la segunda son obtusas y adpresas; sin embargo, estas características pueden variar aun dentro de un mismo individuo. La mayoría de los ejemplares oaxaqueños revisados pertenecen a la variedad *poblana*.

Taxodium Rich.

Género constituido por dos especies y una variedad, distribuidas del SE de Estados Unidos a Guatemala. Son árboles con hojas alternas, aplanadas y conos femeninos casi globosos con escamas caedizas, peltadas, delgadas y leñosas (Earle, 2003). En Oaxaca sólo hay una especie.

Taxodium mucronatum. Se distribuye desde el sur de Texas hasta Guatemala. Para algunos autores es una subespecie de *T. distichum* (L.) Rich., pues exhibe una

continua gradación morfológica con *T. distichum* var. *nutans* (Aiton) Sweet, por lo que su situación taxonómica necesita estudiarse con detalle (Watson, 2000). Esta conífera de hábitats riparios es el árbol nacional. Su madera es pesada y resistente a la pudrición, la copa es amplia y vigorosa. Se conoce como ahuehuete y en Oaxaca como sabino. En el estado se localiza en la Cañada, Mixteca, Sierra Norte, Sierra Sur y Valles Centrales, formando bosques en galería, aunque pueden encontrarse ejemplares solitarios o grupos pequeños (Fig. 1). El famoso sabino de Santa María del Tule, notable por su edad y el grosor de su tronco, pertenece a esta especie; es la conífera más frondosa de México. Estudios moleculares han mostrado que se trata de un solo individuo y no de varios agregados como se creía anteriormente (Dorado *et al.*, 1996).

PINACEAE Lindl.

Las Pinaceae son un grupo monofilético unido principalmente por las características de sus conos femeninos maduros, que son compuestos y leñosos, con brácteas y escamas independientes bien desarrolladas y con dos óvulos invertidos en las escamas. Son nativas del he-

misferio norte. En Oaxaca existen tres géneros: *Abies*, *Pinus* y *Pseudotsuga*.

Abies Mill.

Género de 51 especies distribuidas en el norte de África, Asia, Europa, Norteamérica y parte de Centroamérica, en montañas de clima templado, formando bosques puros o mixtos con otras coníferas y latifoliadas. Llamados también abetos u oyameles, son árboles siempre verdes, monopódicos, de copa cónica y hojas lineares de base amplia que al desprenderse dejan una cicatriz deprimida en la rama (Brockman, 1968). Los conos femeninos son erectos, se desintegran al madurar y persiste en el árbol sólo su eje; sus escamas carecen de apófisis y de umbo (Earle, 2003). En general, *Abies* es más tolerante a la sombra que *Pinus* (Keeley y Zedler, 1998). Son apreciados para aserrío, pulpa celulósica y como ornamentales (Brockman, 1968; Farjon, 1998). En Oaxaca, siguiendo a Liu (1971), existen dos especies.

Abies guatemalensis. Se distribuye en las montañas aledañas al litoral del Océano Pacífico, desde Jalisco hasta Guatemala. Presenta gran variación morfológica, tal vez por su amplia extensión altitudinal y latitudinal. Se distingue por sus hojas con ápice emarginado y por sus conos pequeños con escamas que tienen la bráctea dorsal inclusa. Se encuentra en la Sierra Norte y Sierra Sur (Fig. 1). Para Farjon (1998), los caracteres distintivos de *Abies zapotekensis* (color del follaje y del cono, número de canales resiníferos y tamaño de la bráctea dorsal de las escamas seminíferas), descrito por Debreczy y Rácz (1995) de una localidad en la Sierra Norte, no son contrastantes para separarlo de *A. guatemalensis*. No obstante, el estudio electroforético de Aguirre-Planter *et al.* (2000) pudo separar los dos taxones; pero no pudo distinguir *A. zapotekensis* de *A. hickelii*. Por lo anterior, es urgente un estudio sistemático del grupo.

Abies hickelii. Es común en las montañas húmedas de Veracruz, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Earle, 2003). Un abeto de Oaxaca y Guerrero semejante a esta especie fue descrito por Martínez (1953) como *Abies oaxacana*. Sin embargo, para Liu (1971) ambos taxones son sinónimos, pues las diferencias en hojas y ramillas son poco diagnósticas e insuficientes para su separación. En Oaxaca, *A. hickelii* se asocia con *Pinus pseudostrobus*, *P. patula*, *P. montezumae* y *Cupressus lusitanica*. Se encuentra en Sierra Norte, Sierra Sur y Valles Centrales (Fig. 1).

Pinus L.

Género monofilético caracterizado por el dimorfismo de sus ramas. Una de ellas muy reducida forma los fascículos sobre los cuales emergen las hojas; estas últimas son aciculares y su base está envuelta por escamas. Los conos femeninos tienen escamas leñosas con umbo y apófisis. Es el género con mayor número de especies de la familia: 112. La mayor diversidad se encuentra en México, Estados Unidos y China (Price *et al.*, 1998). Se reconocen dos subgéneros: *Strobus* (pinos blandos) y *Pinus* (pinos duros); el primero se distingue del segundo por la vaina caediza de las hojas y las escamas del cono femenino con umbo terminal (Farjon y Styles, 1997). Oaxaca cuenta con 14 especies y dos variedades y es uno de los estados mexicanos más diversos en pinos, con una riqueza comparable a la de Durango, Jalisco y Michoacán. *Pinus* prospera prácticamente en todas las regiones del estado (Figs. 2, 3, 4). En el cuadro 1 se presentan algunas características típicas de las especies de pinos de Oaxaca y su distribución por región geográfica.

Subgénero *Strobus*

Pinus ayacahuite. Especie estrechamente emparentada con *P. strobiformis* del norte de México y sur de Estados Unidos (Critchfield y Little, 1966). Habita montañas altas y húmedas, por arriba de los 2 500 m, desde el centro de México hasta El Salvador. Se asocia por lo general con *P. pseudostrobus*. Por su porte y altura es utilizado ampliamente en la industria maderera. En Oaxaca su madera es muy apreciada y más cara que la de otros pinos. Su distribución en el estado es amplia (Fig. 2).

Pinus chiapensis. Se distingue de *P. ayacahuite* por sus conos más pequeños con apófisis no reflejada y su distribución altitudinal menor de 2 100 m. Algunos árboles presentan características que se sitúan entre ambas especies, lo que sugiere introgresión. Habita sitios de clima tropical o subtropical con precipitación superior a 1 500 mm anuales y libre de heladas. Por su porte (hasta 45 m de altura), su madera ligera y blanquecina y su crecimiento relativamente rápido, ha sido muy explotado comercialmente (Sánchez Vargas y del Castillo, 2001; del Castillo y Acosta, 2002). Actualmente la Cooperativa para el Estudio de Coníferas de México y América Central (CAMCORE) realiza ensayos de procedencia en varios países para aprovechar sus cualidades forestales (Dvorak *et al.*, 2000). Se asocia con *P. patula*,

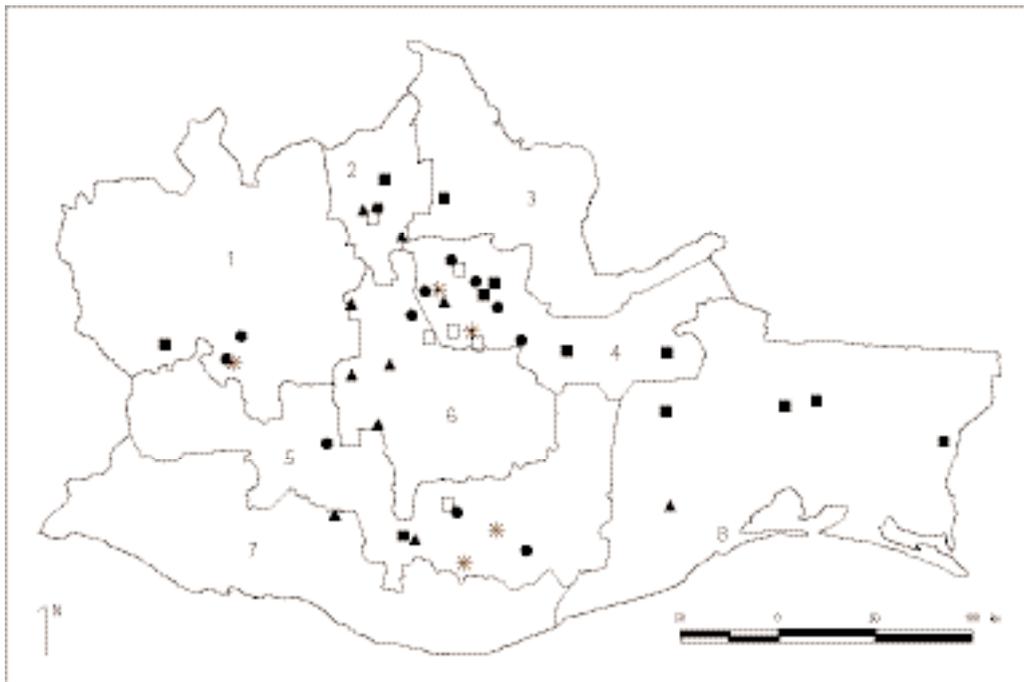


Figura 2. Distribución de: * *Pinus douglasiana*; □ *P. hartwegii*; ▲ *P. devoniana*; ■ *P. chiapensis*, y ● *P. ayacahuite* en el estado de Oaxaca.

P. pseudostrobus y *Liquidambar styraciflua*, generalmente en pequeños rodales, aunque existen poblaciones muy grandes en Sierra Norte. Al igual que otras latifoliadas del bosque mesófilo, posiblemente migró desde Estados Unidos a México durante las últimas glaciaciones (Miranda y Sharp, 1950). Farjon y Styles (1997) consideran a *P. chiapensis* una variedad del pino blanco (*Pinus strobus* L.) del este de Estados Unidos; sin embargo, estudios cladísticos recientes no apoyan tal denominación (Liston *et al.*, 1999). Además, existe una disyunción de más de 3 000 km entre los dos taxones, que son distintos ecológicamente. *Pinus strobus* es de clima templado-frío con nevadas frecuentes en invierno, y su semilla, a diferencia de la de *P. chiapensis*, requiere escarificación para germinar (Wendel y Smith, 1990). *Pinus chiapensis* es la única especie de pino observada en selva alta perennifolia en los Chimalapas, donde crece entre los 300 y 760 m, asociado con *Astrocaryum mexicanum*, *Calophyllum brasiliense*, *Dialium guianense* y *Swietenia macrophylla*, pero es más típico del bosque mesófilo de montaña secundario (Fig. 2).

Subgénero *Pinus*

Pinus devoniana (= *P. michoacana* Martínez). Se distribuye desde el Eje Neovolcánico Transversal hasta Guatemala

(Farjon y Styles, 1997). De todos los pinos duros, es el que tiene los conos femeninos y acículas más grandes (Little y Critchfield, 1969). En Oaxaca se encuentra asociado con *P. oocarpa*, *P. maximinoi*, *P. aff. tecunumanii* y *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* (e.g., Campos-Villanueva y Villaseñor, 1995) (Fig. 2).

Pinus douglasiana. Se distribuye principalmente en el occidente del país, donde desciende por la Sierra Madre del Sur hasta Oaxaca. Es similar a *P. maximinoi* pero con las escamas de los conos más gruesas, tiesas y no fuertemente recurvas. También se parece a *P. pseudostrobus*, del que se diferencia por el pedúnculo que se desprende junto con el cono, y la vaina de las hojas se exfolia limpiamente al segundo año. Forma bosques puros o mixtos con *P. devoniana*, *P. lawsonii*, *P. leiophylla*, *P. oocarpa*, *P. pseudostrobus* y *Quercus* spp. (Fig. 2).

Pinus hartwegii. Es el árbol que se desarrolla a mayor altitud en México, hasta los 4 300 m, en las cumbres más prominentes de los principales sistemas montañosos de este país y de Centroamérica. Un estudio taxonómico con técnicas estadísticas reveló que *P. hartwegii* y *P. rudis* Endl. corresponden a extremos de variación intraespecífica (Favela, 1988). De hecho, ambos nombres son sinónimos para Farjon y Styles

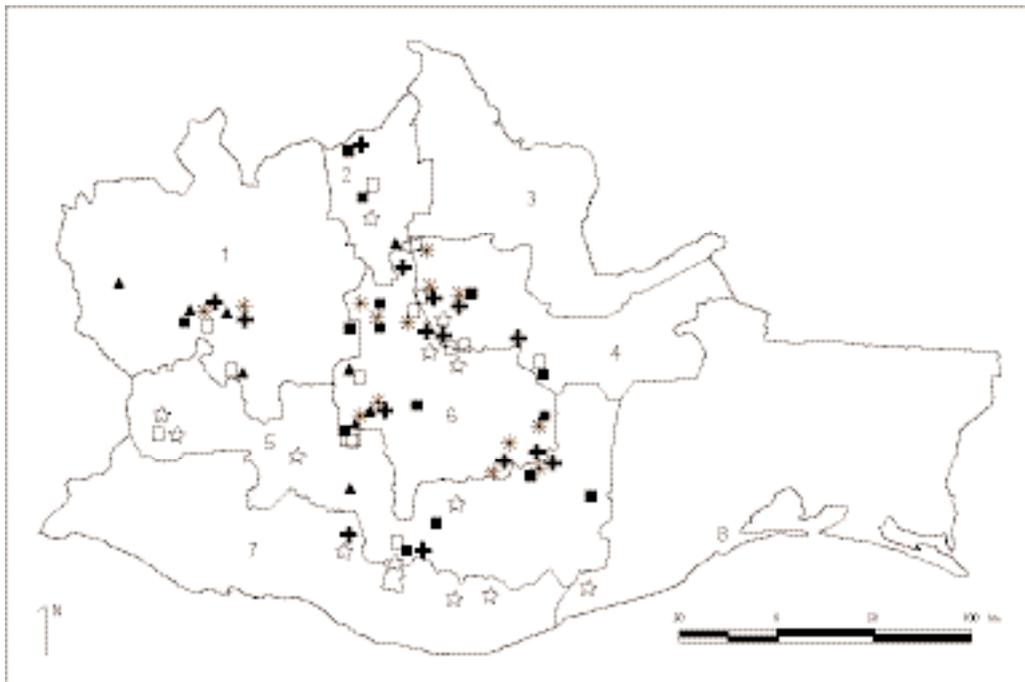


Figura 3. Distribución de: ■ *Pinus lawsonii*; □ *P. leiophylla*; * *P. montezumae*; ▲ *P. pringlei*; ☆ *P. maximinoi*, y + *P. teacote* en el estado de Oaxaca.

(1997). *P. hartwegii* es afectado por plagas y enfermedades inducidas por falta de suficiente frío para eliminarlas, como consecuencia del calentamiento global del planeta (Fig. 2).

Pinus lawsonii. Esta especie prospera en la Sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico Transversal. Es de baja estatura, excepto cuando prospera en sitios húmedos como fondo de cañadas. Se distingue por su follaje grisáceo a diferencia del verde de *P. oocarpa*, *P. pringlei* y *P. devoniana*, con los que suele asociarse. Sus características morfológicas son variables. La variedad *gracilis* del distrito de Ixtlán fue descrita por Debreczy y Rácz (1995); sin embargo, sus características distintivas se ubican dentro de la variación natural de la especie (Fig. 3).

Pinus leiophylla. Es endémico de México y de amplia distribución en el centro y noroeste del país (Farjon y Styles, 1997). Se distingue por sus conos pedunculados, tenazmente persistentes que tardan tres años en madurar y por sus fascículos con vaina caediza. Su madera es densa, resinosa y con muchos nudos, pero aun así se aprovecha. Es de los pocos pinos que presentan renuevos en el fuste, es de lento crecimiento, vulnerable a barrenadores y sus conos son susceptibles al hongo *Caecoma conigenum* (Semarnat, 2003) (Fig. 3).

Pinus maximinoi. Se distribuye desde Sinaloa y probablemente Sonora, hasta el NW de Nicaragua. Por su amplia distribución latitudinal, altitudinal y su tolerancia a climas tropicales o subtropicales se recomienda para reforestación en las sierras del litoral del Pacífico. Actualmente hay plantaciones comerciales en países de América del Sur y África (Dvorak *et al.*, 2000). En Oaxaca ha sido reportado en la sabana de Zimatán en la región costera del Pacífico, asociado con *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Hymenaea courbaril*, *Psidium guajava* y *Bursera bipinnata* (Salas *et al.*, 2003) (Fig. 3).

Pinus montezumae. Especie variable en su morfología, por lo que comúnmente está mal identificada en las colecciones botánicas. Presenta el mayor número de sinónimos de los pinos mexicanos: 47 (Farjon y Styles, 1997). Se distribuye desde Nuevo León y Nayarit hasta Guatemala. Aunque se localiza en altitudes más bajas que *P. hartwegii* y generalmente una banda estrecha de *Abies* separa las poblaciones de ambas especies, existe evidencia de hibridación entre ellas (Matos y Schaal, 2001). Es apreciada para aserrío por su copa redonda y corta con pocas ramas (Fig. 3).

Pinus oocarpa. Este pino se distribuye desde el centro de Sonora hasta el norte de Nicaragua; su intervalo altitudinal



Figura 4. Distribución de: ▲ *Pinus pseudostrabus* var. *apulcensis*; △ *P. pseudostrabus* var. *pseudostrabus*; ■ *P. patula* var. *longipedunculata*; □ *P. patula* var. *patula*, y ● *P. oocarpa* en el estado de Oaxaca.

dinal varía de 300 a 2 400 m. Es uno de los pinos más resinosos, por lo que es aprovechado ampliamente. Crece en suelos pedregosos, delgados, con clima tropical o subtropical, asociado con pastizales y encinares tropicales que resisten fuegos rasantes frecuentes, como los de los Chimalapas. También se puede encontrar en bosques puros o mezclado con *P. devoniana*, *P. douglasiana* y *P. maximinoi*. En áreas húmedas puede alcanzar 25 m o más de altura. En Oaxaca hay pequeños rodales aislados donde los conos y las hojas son notablemente más reducidos que en el resto del país (Fig. 4, cuadro 1).

Pinus patula. Especie de hábitat subtropical húmedo de la Sierra Madre Oriental, de algunas eminencias orientales del Eje Neovolcánico y de la Sierra Norte de Oaxaca, donde se asocia con *P. chiapensis*, aunque *P. patula* es más tolerante a la sequía y al frío y, por ello, es de distribución más amplia. También se asocia con *P. hartwegii*, *P. ayacahuite*, *P. pseudostrabus* y *P. maximinoi*. Es utilizado en plantaciones forestales en Chiapas (N. Ramírez, com. pers.) y otras partes de México y del mundo. En Sudáfrica es la principal especie de pino cultivado, incluso se ha vuelto una especie invasora al dispersarse fuera de las plantaciones (Richardson y Higgins, 1998). Las variedades *patula* y *longipedunculata* existen en Oaxaca (cuadro 1); la primera habita sitios subtropicales húmedos

de la Sierra Norte, mientras que la segunda se distribuye en las porciones altas y protegidas de sotavento de la Sierra Norte, Sierra Sur y los Valles Centrales (Fig. 4).

Pinus pringlei. Árbol subtropical que prospera en la Sierra Madre del Sur y regiones adyacentes del Eje Neovolcánico. Tiene una apariencia similar a *P. oocarpa*, pero se distingue por su cono más elíptico, algo serótino y fascículos con tres acículas. Habita en pastizales con encinos y a veces se asocia con *P. lawsonii*, *P. devoniana* y *P. oocarpa*. Martínez (1948) observó ejemplares con características intermedias entre *P. patula* y *P. pringlei* en la región de Cuicatlán (Fig. 3).

Pinus pseudostrabus. Se distribuye desde Sinaloa y Nuevo León hasta El Salvador. Es muy variable, sobre todo en las dimensiones de las apófisis de las escamas de los conos femeninos que distingue a sus variedades, dos de ellas presentes en Oaxaca: *pseudostrabus* y *apulcensis* (cuadro 1). Las variedades han generado controversia, pero los caracteres de la acícula son poco variables y confirman que se trata de una especie. *Pinus oaxacana* Mirov y *P. oaxacana* var. *diversiformis* Debreczy y Ráczy son sinónimos de esta especie. Es de hábitats semejantes a *P. patula*. Es común en las sierras oaxaqueñas, principalmente la variedad *apulcensis* (e.g., García-Men-

Cuadro 1. Algunas características morfológicas distintivas de las especies de *Pinus* de Oaxaca, basadas principalmente en Farjon y Styles (1997) y su distribución por región

Especie	Altura (m)	Morfología	Cono femenino		Escamas	Umbo	Núm. de acúculas/fascículo		Hojas		Distribución regional
			Pedúnculo	Largo (cm)			Vaina de las hojas	Largo (cm)	Morfología		
<i>P. oyacahuite</i>	40-45	sim.-asim., cilíndricos, curvados	25 mm, se cae con el cono	(10) 15-40 (50)	Delgadas, apófisis recurvada	Terminal, triangular obtuso	5	Caediza	10-18	Rectas o curvadas	Ca, Mt, SN, SS, VC
<i>P. chiapensis</i>	30-45	sim. ovoide	Largo, subdeciديو	(6) 8-16 (25)	Delgadas, apófisis no recurvada	Terminal, obtuso a plano	5	Caediza	7-15	Rectas, laxas	Ca, Mt, Is, SN, SS, P
<i>P. devoniana</i>	20-30	sim. ovoide-oblongo a veces curvo	Grueso persistente con algunas escamas	15-35	Gruesas, apófisis elevada	Dorsal, variable, espina caediza	(4) 5 (6)	Persistente	(17) 25-40 (45)	Variables	Ca, Co, Is, SN, SS, VC
<i>P. douglasiana</i>	20-45	asim. ovoide	10-15 mm, se cae con el cono	7-10	Triasas, delgadas	Dorsal, elevado, sin espina	(4) 5 (6)	Persistente	22-35	Delgadas, caedizas	Mt, SN, SS
<i>P. hartwegii</i>	25-30	asim. ovoide-oblongo	Corto, grueso	8-12	Delgadas, flexibles, apófisis plana	Dorsal, espina caediza	(3) 4-5 (6)	Persistente	(6) 10-17 (22)	Rígidas	Ca, SN, SS, VC
<i>P. lawsonii</i>	8-15 (25)	asim. angosto, ovoide	10 mm, grueso decido	5-8 (9)	Gruesas, apófisis poco elevada	Dorsal prominente sin espina	3-4 (5)	Persistente	12-20 (25)	Rígidas, rectas	Mt, Ca, SN, SS, VC
<i>P. leiophylla</i>	15-30 (35)	sim. ovoide-subgloboso	10-20 mm, persistente	(4) 5-7 (8)	Abren gradualmente, apófisis elevada	Dorsal con espina roma	(2) 3-5 (6)	Caediza	(4) 6-15 (17)	Subpendulares a rectas	Ca, Mt, SN, SS, VC
<i>P. maximinoi</i>	20-40 (50)	asim. angosto/atenuado, ovoide	Grueso, curvado, caedizo	(4) 5-10 (12)	Delgadas, flexibles recurvadas	Dorsal, prominente, oscuro	(4) 5 (6)	Persistente	20-35	Laxas, delgadas, caedizas	Ca, SN, SS, Co, VC
<i>P. montezumae</i>	20-30	asim. ovoide, variable	Corto, grueso, persistente con algunas escamas	8-20	Variables, apófisis variable	Dorsal, deprimido, espina pequeña	(4) 5	Persistente	(15) 20-35 (40)	Delgadas, flexibles y caedizas	Mt, SN, SS, VC
<i>P. oocarpa</i>	7-30	sim. ovoide, semiserótino	Hasta 35 mm, grueso, caedizo	5-8	Gruesas, apófisis plana/ poco elevada	Dorsal, espina pequeña	5	Persistente	(11) 14-25 (30)	Laxas	Is, SS, SN
<i>P. patula</i> dos variedades	35-40	sim. ovoide-atenuado	Muy corto (<i>patula</i>) largo (<i>longipedunculata</i>)	5-10 (12)	Delgadas con apófisis ± plana	Dorsal, variable frec. hundiado en la apófisis	3-4 (5)	Persistente	(11) 15-25 (30)	Delgadas, laxas, caedizas o péndulas	<i>patula</i> : Ca, SN, <i>longipedunculata</i> : Ca, SS, VC
<i>P. pringlei</i>	20-25	sim., ovoide, semiserótino	Corto, grueso, tenaz	5-8 (10)	Gruesas, rectas apófisis ± plana	Dorsal, plano, deprimido	3 (4)	Persistente	(15) 18-25 (30)	Ascendentes, rectas, rígidas	Ca, Mt, SS, VC
<i>P. pseudostrabus</i> dos variedades	20-40 (45)	asim. oblicuo/ amplio-ovoide	Muy corto, grueso y persistente, con algunas escamas	7-16	Gruesas, apófisis plana (<i>pseudostrabus</i>) elongada (<i>apulcensis</i>)	Dorsal, umbo-elongado en <i>apulcensis</i>	(4) 5 (6)	Persistente	(18) 20-30 (35)	Delgadas, subpendulares a rectas	<i>pseudostrabus</i> : Mt, VC, SN, SS <i>apulcensis</i> : Ca, Mt, SN, SS, VC
<i>P. teocote</i>	20-25	sim., ovoide, semiserótino	Corto, grueso, se cae con el cono	4-6	Gruesas, apófisis poco elevada	Dorsal, plano/romo, espina chica caediza	3 (2-5)	Persistente	(7) 10-15 (18)	Curvas rígidas	Ca, Mt, SN, SS, VC

asim.= asimétrico, sim.= simétrico. Ca= Cañada, Co= Costa, Mt= Mixteca, Is= Istmo, SN= Sierra Norte, SS= Sierra Sur, P= Papaloapan, VC= Valles Centrales.

doza, 1983). Evidencia molecular sugiere introgresión de ADN citoplasmático de *P. montezumae* hacia las poblaciones de *P. pseudostrobus* en sitios de simpatria (Delgado y Piñero, 2001) (Fig. 4).

Pinus teocote. Es el pino de más amplia distribución en México (Eguiluz, 1982); se ubica en todas las regiones montañosas del país, excepto las de Baja California. Es parecido a *P. lawsonii*, pero sus acículas son más cortas, gruesas y sus conos más pequeños. Se encuentra en pequeños bosquecillos abiertos monoespecíficos o asociado con *P. leiophylla*, *P. patula* y con encinos. Es de lugares altos, secos y pedregosos (Fig. 3).

Especies excluidas

Pinus herrerae Martínez. Existen reportes de esta especie en Oaxaca (e.g., Farjon y Styles, 1997; Dvorak *et al.*, 2000a), pero probablemente estén basados en identificaciones incorrectas. En el Herbario Nacional MEXU, muestras de *P. patula* var. *longipedunculata* de Oaxaca fueron determinadas erróneamente como *P. herrerae*, posiblemente debido a que ambos taxones tienen acículas cortas y delgadas, generalmente en fascículos de tres. Sin embargo, esta variedad tiene los conos más grandes (5-10 cm), a diferencia de *P. herrerae* (3-5 cm) (cuadro 1). Además, algunos de estos especímenes se encontraban inmaduros y sus conos eran de menor tamaño, lo que aparentemente contribuyó a generar el error. La corteza escamosa de las ramillas y la forma largamente ovoide de los conos indica que se trata de *P. patula* var. *longipedunculata*. La distribución de esta variedad es casi exclusiva de Oaxaca, mientras que *Pinus herrerae* se encuentra en Chihuahua, Durango, Sinaloa, Jalisco, Michoacán y Guerrero.

Pinus tecunumanii Eguiluz y J.P. Perry. Esta especie mesoamericana encuentra su límite septentrional de distribución en el estado de Chiapas. Muestras de pino recolectadas e identificadas con este nombre en el oeste de Oaxaca, cerca de Juquila y El Tlacuache (Sola de Vega), en Sierra Sur, son en realidad muy diferentes y merecen ser analizadas detenidamente (Dvorak y Raymond, 1991). Los especímenes identificados como *P. tecunumanii* del estado de Oaxaca en la colección del Herbario Nacional MEXU, comparten con este taxón el número de acículas por fascículo (cuatro como la cantidad más común y distintiva); pero la forma del cono (más ovoide) es diferente, por lo que será necesario

citar con cautela su presencia en la entidad, hasta que no se haga un estudio exhaustivo.

Pinus oocarpa var. *trifoliata* Martínez. Farjon y Styles (1997) citan algunas localidades de esta variedad en Oaxaca; sin embargo, los duplicados del material examinado por estos autores localizados en los herbarios IBUG y MEXU se analizaron minuciosamente y se concluyó que se trata de *Pinus lawsonii*, la especie de pino más común en las sierras y Valles Centrales de Oaxaca. Ambos taxones poseen tres acículas por fascículo, pero en el primero son generalmente laxas y en el segundo rígidas; los conos son muy diferentes: en la variedad *trifoliata*, las escamas basales son deciduas en la madurez, característica que sólo comparte con *Pinus praetermissa* Styles et McVaugh. Además, las distribuciones de ambos taxones nunca se traslapan, *Pinus oocarpa* var. *trifoliata* se localiza al sur de la Sierra Madre Occidental, principalmente sur de Durango y norte de Jalisco y *P. lawsonii* en el Eje Volcánico Transversal y Sierra Madre del Sur. Por otro lado, debido a la cantidad y consistencia en diferencias de las características distintivas de la variedad *trifoliata* comparada con la variedad *oocarpa*, este taxón fue promovido a rango específico como *Pinus luzmariae* (Pérez de la Rosa, 1998).

Pseudotsuga Carr.

Género con cuatro especies y tres variedades de distribución disyunta en Norteamérica y Asia. Es parecido a *Abies*, pero se distingue de éste por sus acículas pecioladas que dejan una cicatriz foliar prominente en el tallo al desprenderse y sus conos persistentes que penden de las ramas. En Oaxaca se conoce una sola especie.

Pseudotsuga menziesii var. *glauca*. Se distribuye desde el oeste de Canadá hasta Oaxaca. Es una especie heterogénea morfológicamente, por lo que varios nombres como *P. flahaulti*, *P. guinieri* var. *mediostrobus*, *P. macrolepis*, *P. rehderi* y *P. lindleyana* caben dentro de la amplia variación que presenta. En Oaxaca se conoce de dos localidades, una en la Sierra de San Felipe cerca de la ciudad de Oaxaca, formada por unos 2 000 árboles, donde convive con *Abies* sp., *Pinus pseudostrobus*, *P. teocote* y *Quercus* spp. (Acevedo, 1998); y otra, en el Cerro Quiexobra (Miahuatlán), en la Sierra Sur, la localidad más sureña de la especie (Fig. 1).

PODOCARPACEAE Endlicher

Familia con 18 géneros y 106 especies distribuidas en los trópicos, principalmente de Australia y Malasia. Son arbustos o árboles siempre verdes, con hojas alternas lineares a ovadas; óvulo solitario incluido en una estructura carnosa llamada epimatium y semilla sin ala.

Podocarpus L'Her. ex Pers.

Género de 105 especies, principalmente de zonas tropicales y subtropicales del hemisferio sur. Es de origen Gondwano, conocido del Jurásico tardío. Son árboles o arbustos dioicos con hojas alternas, lineares a ovadas, planas, usualmente con una sola vena media. El óvulo es terminal, invertido e incluido por el epimatium, excepto en el micrópilo (Earle, 2003). Muchas especies se han adaptado a vivir bajo el dosel arbóreo del bosque lluvioso, donde compiten con las angiospermas gracias a sus hojas anchas y dispersión de las semillas por aves. En Oaxaca se han identificado dos especies parecidas cuya situación taxonómica requiere elucidarse.

Podocarpus guatemalensis. Se distribuye del sur de México a Colombia. La semilla tiene una diminuta cresta cónica que la distingue (Standley y Steyermark, 1958; Instituto Nacional de Biodiversidad, 1999). En Oaxaca se reporta de los Chimalapas (Fig. 1). Habita en bosque mesófilo con *Ticodendron incognitum* y *Weinmannia glabra*. MacDougal (1971) la observó asociada con *Arpohyllum giganteum*, *Sloanea ampla*, *Persea* sp., *Synacanthus mexicana*, *Pinus chiapensis* y *Liquidambar styraciflua*. Ishiki (1988) reporta *Podocarpus* sp. en el cerro Salomón, municipio San Miguel Chimalapa. Por su ubicación, posiblemente sea esta especie.

Podocarpus matudae (= *Podocarpus reichei* Buchholz et N.E. Gray). Se distribuye desde Tamaulipas hasta Guatemala y tal vez El Salvador. La cresta de la semilla es roma, apenas evidente; las escamas de las yemas vegetativas son terminales, largas y acuminadas, a diferencia de *P. guatemalensis* que son apiculadas (Standley y Steyermark, 1958). Se encuentra en La Cañada, Sierra Norte y Papaloapan (Fig. 1). En Sierra Norte crece en bosque mesófilo primario asociado con *Billia hippocastanum*, *Symplocos* spp., *Ternstroemia* spp., *Ocotea helicterifolia*, *Beilschmiedia ovalis*, *Oreopanax flaccidus* y *Quercus* spp. (Cordova y del Castillo, 2001).

TAXACEAE A.Gray

Familia con cinco géneros y 17 especies distribuidas en el hemisferio norte, Malasia y Nueva Caledonia (Hils, 1993). A veces se considera distinta de otras coníferas y se le asigna en el orden Taxales. Son árboles pequeños o medianos, de lento crecimiento, con ramillas surcadas por la decurrencia de sus hojas, internodos menores de 1 cm y órganos femeninos monospermos en forma de arilo (Earle, 2003). En Oaxaca sólo hay una especie.

Taxus globosa. Se distribuye desde México hasta Honduras (Hils, 1993). Habita cañadas frescas y húmedas bajo el dosel arbóreo. Es escasa y sensible al disturbio, particularmente a la desaparición de las plantas del dosel superior por tala o fuego. Por ende, su presencia es un buen indicador de sanidad en el bosque. Es un árbol con hojas verde claro, lineares, arregladas en dos series y con un arilo rojo, el más grande del género (Earle, 2003), el cual permanece inconspicuo hasta antes de la fertilización, posteriormente crece hasta cubrir la semilla y adquirir un color rojo atractivo para las aves. En Oaxaca se encuentra en las porciones de barlovento de la Sierra Norte, principalmente en el bosque mesófilo de montaña (Fig. 1).

CONÍFERAS EXÓTICAS EN OAXACA

Para explotación comercial, se han introducido algunas especies exóticas de pino. Destaca *Pinus caribaea* Morelet en la plantación de la Sabana en San Juan Cotzocón (Bajo Mixe), establecida en 1974 para obtener pulpa de fibra larga para papel periódico, para la fábrica de papel Tuxtepec. Las 9 000 ha de la plantación se cedieron al gobierno en 1994 cuando la fábrica dejó de usar este material. Actualmente *P. caribaea* parece haber escapado del cultivo en lugares cercanos a Tuxtepec.

En la Mixteca se ha tratado de introducir pinos piñoneros con propósitos de fijación de suelo y de obtención de recursos económicos con la venta del piñón, así como otras especies de pino y cupresáceas, con resultados modestos. *Cupressus sempervirens* L., variedades de tulia (*Thuja occidentalis* L.) y *Araucaria heterophylla* (Salisb.) Franco (Araucariaceae) son ampliamente cultivadas en ciudades y pueblos oaxaqueños como plantas de ornato. En el rancho Teja, cerca de Ix-

tlán de Juárez, existe una colección de coníferas exóticas interesantes.

CONSIDERACIONES FITOGEOGRÁFICAS

La historia evolutiva de las coníferas se extiende desde el Carbonífero y el Pérmico hasta el presente (Foster y Gifford, 1974). En Oaxaca, los yacimientos de carbón en Tezoatlán (Huajuapán), Tlaxiaco y Juxtlahuaca, son probables evidencias de antiguos bosques poblados por helechos y coníferas (Bradomin, 1993). La distribución de las coníferas en Norteamérica estuvo notablemente influenciada por los movimientos orogénicos de finales del Terciario y los periodos de calentamiento y enfriamiento resultantes del retroceso y avance de las glaciares en el Cuaternario (Perry, 1991; Millar, 1998). Oaxaca ha sido escenario importante para la biogeografía de este grupo. En particular, el istmo de Tehuantepec ha representado una barrera parcial para la distribución de las coníferas, pues estuvo cubierto por mar durante varios periodos de su historia geológica. En el Plioceno reemergió como un área relativamente baja, caliente y seca, separando las montañas oaxaqueñas de las chiapanecas (Perry, 1991). Esto explica, en parte, por qué nueve especies de coníferas nativas, 37% del total del estado, presentan en Oaxaca su límite meridional de distribución: *Abies hickelii*, *Juniperus deppeana*, *J. flaccida*, *Pinus douglasiana*, *P. lawsonii*, *P. leiophylla*, *P. patula*, *P. pringlei* y *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*. En cambio, otras, como *Juniperus standleyi*, *J. gamboana* y *J. comitana* tienen en Chiapas su límite septentrional de distribución (Zanoni y Adams, 1979). Para *Abies guatemalensis*, *Pinus ayacahuite* y *P. hartwegii*, con poblaciones en ambos estados, el istmo de Tehuantepec representa una barrera geográfica importante, al crear una disyunción de por lo menos 200 km. Los requerimientos térmicos bajos de especies como *Abies* spp. *Pinus ayacahuite* y *P. hartwegii* hace que su distribución esté fragmentada y limitada a las porciones elevadas de las montañas.

ECOLOGÍA

La conservación y, por lo tanto, el aprovechamiento sustentable de las coníferas requiere conocimientos precisos de su ecología. La distribución de las coníferas en Oaxaca parece estar asociada a cuatro factores:

estado sucesional del rodal, suelo, altitud (clima) y fuego (Sánchez-Mejorada y Huguet 1959; Yeaton 1982; Rejmánek y Richardson 1996). Así, coníferas como *Podocarpus matudae* y *Taxus globosa* son típicas de estados sucesionales avanzados del bosque; en cambio, otras como *Juniperus flaccida*, *Pinus chiapensis*, *P. leiophylla* y *P. lawsonii*, lo son de sus etapas iniciales. Con respecto al tipo de suelo, *Abies* spp. y *Pinus hartwegii* crecen preferentemente en suelos forestales oscuros tipo chernozem; en cambio, *P. teocote*, *P. lawsonii* y *P. leiophylla* lo hacen en suelos arenosos o rocosos. *Pinus oocarpa*, al ser un pino tropical, se desarrolla en suelos lateríticos. *Pinus montezumae*, *P. pseudostrobus* y *P. patula* crecen en suelos pardos forestales, mientras que *Juniperus* spp. lo hacen en suelos calcáreos. Los pinos también parecen afectar las propiedades del suelo. En Sierra Norte, Bautista *et al.* (2003) encontraron que los suelos de tierras abandonadas donde se había cultivado maíz y colonizadas posteriormente por *Pinus chiapensis* eran más ácidas que las de las milpas adyacentes.

La mayor parte de las coníferas tienen intervalos altitudinales precisos y esto se manifiesta entre especies cercanas como *P. montezumae*-*P. hartwegii*; *P. oocarpa*-*P. patula*; *P. chiapensis*-*P. ayacahuite*, donde la primera de cada par crece a menor altitud que la segunda. En general, las coníferas en Oaxaca se distribuyen en altitudes superiores a los 1 500 m (Fig. 5); de hecho, la diversidad es más elevada en Sierra Norte y Sierra Sur, donde se presentan las elevaciones prominentes del estado, en tanto que las regiones de baja altitud, como la costa del Pacífico y la planicie costera del Golfo, tienen la diversidad más baja (Figs. 1-5). Muchos pinos de Oaxaca tienen atributos que se han interpretado como adaptaciones al fuego, como la corteza gruesa (*P. leiophylla*, *P. montezumae* y *P. pseudostrobus*), conos serótinos o semiserótinos (*P. pringlei*, *P. patula* y *P. oocarpa*, parcialmente), capacidad de autopodarse (*P. leiophylla*, *P. montezumae*, *P. pseudostrobus*) y presentar renuevos en el tallo (*P. leiophylla*) (Keeley y Zedler, 1998).

ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LAS CONÍFERAS EN OAXACA

Las coníferas, como muchas otras plantas nativas, son afectadas fuertemente por las actividades humanas. La destrucción de los ecosistemas naturales y la sobreexplotación de algunas especies son los principales factores

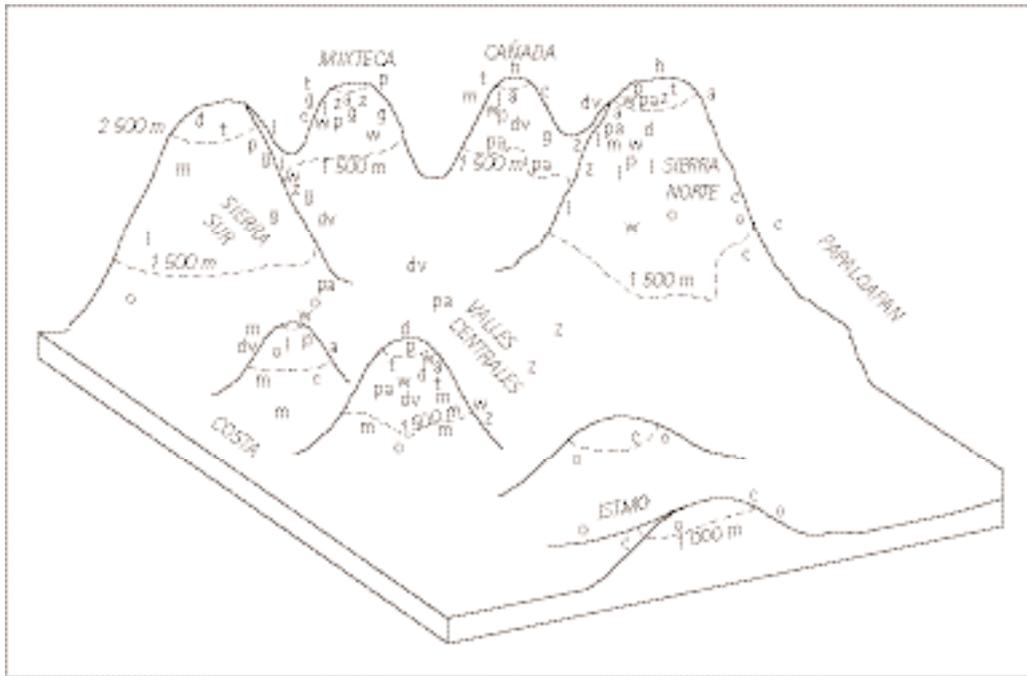


Figura 5. Distribución general de *Pinus* en el estado de Oaxaca. (a) *P. ayacahuite*; (c) *P. chiapensis*; (h) *P. hartwegii*; (m) *P. maximinoi*; (o) *P. oocarpa*; (pa) *P. patula*; (p) *P. pseudostrobus*; (t) *P. teocote*; (d) *P. douglasiana*; (dv) *P. devoniana*; (l) *P. leiophylla*; (w) *P. lawsonii*; (z) *P. montezumae*; (g) *P. pringlei*.

que ponen en peligro o amenazan a algunas poblaciones de este grupo y, aunque no reciente, este problema se ha agudizado en los últimos años.

Sobreexplotación forestal. Las primeras evidencias de sobreexplotación forestal en Oaxaca datan de la época colonial y los pinos parecen haber sido los primeros afectados. De 1731 a 1747-1748 fueron extraídos de los alrededores de Santa María Chimalapa pinos gigantes para satisfacer las demandas de mástiles y otros aparejos de la armada española, cuyos buques eran dañados por huracanes y por las batallas navales con los ingleses. Los troncos cortados se llevaban por flotación desde el río El Corte (que debe su nombre al corte de estos árboles), en los Chimalapas, hasta Coatzacoalcos, y de allí, a los astilleros de La Habana, Cuba. La explotación cesó después de 17 años de iniciada por falta de árboles (De Béthencourt-Massieu, 1960). Por el tamaño de los árboles descritos y la ubicación del sitio, lo más probable es que haya sido *Pinus chiapensis* la especie explotada (del Castillo y Acosta, 2002).

En la actualidad, la explotación forestal de pino y oyamel es intensa y se ha incrementado por el desplome del precio del café; así, la madera se ha convertido en una alternativa económica importante, a veces con efectos negativos para las poblaciones de coníferas de

las sierras oaxaqueñas. Esta explotación ha causado la desaparición de poblaciones enteras; por ejemplo, los alrededores de Santa María Chimalapa, donde prácticamente todos los árboles de *P. chiapensis* han sido cortados, y se requieren largas caminatas para encontrar ejemplares grandes (del Castillo y Acosta, 2002). La población de *Abies guatemalensis* de Sierra Norte se ha usado para la construcción de plataformas de hornos de carbón y por ello ha sido severamente dañada (Semarnat, 2003). Paradójicamente, una explotación forestal es quizá la mejor garantía para la conservación de los bosques, cuando ésta es racional. Comunidades como Santa María Xiacui, Capulalpam de Méndez (Ixtlán) y Santo Domingo Coatlán (Miahuatlán), que cuentan con planes de explotación forestal, tienen bosques en mejor estado de conservación que aquellas comunidades que se dedican a actividades agrícolas o pecuarias. Sin embargo, hay que evitar una explotación forestal intensiva mecanizada que ha sido muy destructiva de la biodiversidad y ha incrementado los problemas de plagas y enfermedades en otras regiones (Perry, 1998).

Destrucción del hábitat. La cobertura forestal se ha reducido drásticamente a expensas de la agricultura en las últimas décadas en Oaxaca. Esto ha contribuido a la reducción de las poblaciones de coníferas en el estado.

Podocarpus matudae y *Taxus globosa* tienen poblaciones muy reducidas en la Sierra Norte en bosques maduros y están ausentes en bosques secundarios adyacentes. Esto sugiere que el continuo avance de los bosques secundarios sobre los primarios y las actividades pecuarias y agrícolas están amenazando la existencia de estas especies. Como ambas son de dispersión zoocórica, habrá que averiguar hasta qué punto su limitada distribución se debe a una dispersión deficiente causada por falta o escasez de dispersores de semillas.

Cambio climático. Las áreas de distribución de muchas coníferas del hemisferio norte se extendieron hacia el sur durante la última glaciación y, a partir de ésta, se han estado contrayendo como consecuencia del incremento de temperatura (Perry 1991; Roberts 1998). Este fenómeno parece haberse acentuado como consecuencia de la liberación antropogénica de gases de efecto invernadero a la atmósfera. La información en el ámbito global ha mostrado un corrimiento hacia las regiones polares de las áreas de distribución de 1 700 especies analizadas, a un promedio de 6.1 km por década (Parmesan y Yohe, 2003). Estos patrones sugieren que el cambio climático global puede contribuir a la desaparición o reducción de muchas poblaciones de coníferas en Oaxaca, aun en ausencia de factores humanos directos sobre ellas. Lo anterior se apoya en el considerable número de coníferas que presentan en el estado su límite sur de distribución; en la presencia relictual de algunas de ellas o en la adaptación de algunas a climas más fríos.

Incendios forestales. Los incendios forestales favorecidos por la sequía causada por el fenómeno climático de El Niño y las actividades humanas se han agudizado en años recientes en todo el mundo (Cochrane, 2003). En 1998, Oaxaca ocupó el primer lugar en México en áreas afectadas por fuego (Secretaría de Desarrollo Agropecuario y Forestal, 2003). Ese año fue el más caliente desde 1860 (US Global Change Information Office, 2003). De acuerdo con la primera dependencia, alrededor de 95% de los incendios forestales son antropogénicos y están poniendo en peligro a algunas poblaciones de coníferas; por ejemplo, en los Chimalapas, el fuego redujo severamente la única población conocida de *Cupressus lusitanica* de esa región (S. Salas, com. pers.). Por otra parte, especies como *Pinus chiapensis*, *P. oocarpa*, *P. patula* y *P. pseudostrobus*, se han favorecido con los incendios. Después de los incendios de 1998, por ejemplo, los terrenos aledaños a Díaz Ordaz (los Chimalapas), fueron colonizadas por plántulas de pino.

Plagas. En los Valles Centrales algunas especies de pino han sido afectadas severamente por descortezadores. Estudios en proceso están tratando de utilizar el control biológico con aves para reducir sus efectos. Las causas de esta epidemia necesitan estudiarse, ya que la presencia de descortezadores en el bosque, aunque es normal, no lo es la intensidad y los efectos observados. La elevada vulnerabilidad de los árboles es desconocida, pero algún estrés en ellos pudo haberla incrementado, pues cuando éste es intenso, aumenta la susceptibilidad del árbol al ataque por insectos (de Groot y Turgeon, 1998). En Alaska, las poblaciones de descortezadores han aumentado dramáticamente, al parecer como consecuencia del incremento de la temperatura ambiental, y están destruyendo amplias extensiones de bosques de *Picea* (Whitfield, 2003). De manera que los efectos indirectos del cambio climático global no se descartan como posible explicación de los graves daños causados por descortezadores en los Valles Centrales.

Huracanes. La combinación de huracanes con la deforestación ha sido un agente detonante de destrucción de las poblaciones de coníferas en Oaxaca; por ejemplo, la enorme precipitación causada por el huracán Paulina en 1997 sobre tierras denudadas ocasionó avalanchas que arrasaron bosques enteros en las laderas occidentales de la Sierra Sur. Ésta fue de tal magnitud que forzó al gobierno mexicano a pagar la remoción de árboles caídos en 45 000 ha de bosque destruido para reducir los riesgos de incendio (Liverman y Patterson, sin fecha).

CARACTERÍSTICAS POBLACIONALES Y CONSERVACIÓN

Las poblaciones pequeñas pueden ser más susceptibles a depresión endogámica (Mills y Smouse 1994) y la deriva genética tiende a determinar las frecuencias alélicas y puede fijar alelos deletéreos (Whitlock, 2000). Esto implica pérdida de viabilidad y mayor riesgo de extinción. Por ello, el pequeño tamaño poblacional de *Taxus globosa* y *Podocarpus matudae* a veces constituido por menos de una docena de individuos sugiere un alto riesgo de extinción. La dioecia de estas especies limita las oportunidades de cruzamiento exitoso y se puede llegar al extremo de que sólo un sexo esté presente (e.g., *Juniperus communis*, Briggs y Walters, 1997), a diferencia de las especies hermafroditas autocompatibles en las que es posible el cruzamiento entre todos los individuos reproductivos.

Abies spp., *Cupressus lusitanica*, *Pinus chiapensis* y *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, aunque no dioicas, tienen poblaciones reducidas y con riesgo de extinción. Lo anterior se apoya en la baja diversidad alélica y alta homocigosidad en relación con lo esperado bajo un equilibrio Hardy-Weinberg en las coníferas oaxaqueñas estudiadas (*Abies*, Aguirre-Planter *et al.*, 2000; *Pinus chiapensis*, Newton *et al.*, 2002). Los estudios de germinación de coníferas en Oaxaca son escasos y los disponibles para *P. chiapensis* (Carrera-García, 1982; del Castillo y Newton, 2002) y *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* (Mendoza-Ortiz, 2000) muestran que sus semillas tienen baja viabilidad, la cual se pierde rápidamente en condiciones de almacenamiento (Endo, 1994). Este aspecto es importante para fines de conservación pues sugiere que los bancos de germoplasma no son una opción segura para preservar los recursos genéticos; por ende, la conservación del hábitat sigue siendo la mejor alternativa.

Según la IUCN (Farjon y Page, 1999) y la NOM-059-ECOL-2001 (Semarnat 2002), Oaxaca tiene nueve y siete especies de coníferas, respectivamente, en alguna de sus categorías de riesgo (cuadro 2). El caso de *Pinus chiapensis* es interesante, ya que algunas de sus poblaciones están en vías de extinción (*e.g.*, Mixteca y algunas localidades de los Chimalapas) y otras en claro

Cuadro 2. Coníferas del estado de Oaxaca incluidas en la Lista Roja de la IUCN (Farjon y Page, 1999) y en la Norma Oficial Mexicana-059-ECOL-2001 (Semarnat, 2002)

Especie	Estatus IUCN	NOM-059-ECOL-2001
Cupressaceae		
<i>Cupressus lusitanica</i> var. <i>benthamii</i>	LRnt	Pr
<i>Taxodium mucronatum</i>	DD	Posible inclusión en la Norma*
Pinaceae		
<i>Abies guatemalensis</i>	Vu	P
<i>Abies hickelii</i>	Vu	P
<i>Pinus chiapensis</i>	Vu	Pr
<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>glauca</i> (como <i>P. flahaultii</i> , <i>P. guinieri</i> , <i>P. macrolepis</i> y <i>P. rehderi</i>).	R	Pr
Podocarpaceae		
<i>Podocarpus guatemalensis</i>	DD	
<i>Podocarpus matudae</i>	DD	Pr
Taxaceae		
<i>Taxus globosa</i>	LRnt	Pr

Vu, vulnerable; DD, datos deficientes; LRnt, bajo riesgo, casi amenazada; Pr, sujeta a protección especial; P, en peligro de extinción; R, rara.

* <http://www.semarnat.gob.mx/pfnm/TaxodiumMucronatum.html>

proceso de expansión (Villa Alta, del Castillo y Newton, 2002). Por otra parte, el lento crecimiento de *Pinus leiophylla* y su vulnerabilidad al ataque de hongos y barrenadores podrían ponerlo en peligro de extinción.

IMPORTANCIA ECONÓMICA DE LAS CONÍFERAS EN OAXACA

Las coníferas, en particular *Pinus* (249 348 m³) y *Abies* (6 328 m³) representan (después de los encinos) el segundo (12.5%) y el tercer grupo (0.3%), de todo el volumen maderable del estado. Los distritos de Sola de Vega e Ixtlán concentran 65.2% (162 816 m³) del pino extraído, mientras que Tuxtepec concentra 83.7% (5 295 m³) de todo el oyamel explotado (INEGI, 1997). La madera de las coníferas tiene diferentes usos, incluyendo los medicinales de la resina (del Castillo y Acosta, 2002). Esta última se explotó comercialmente en Oaxaca para la fabricación de trementina. Hacia 1954, el estado producía 1 000 toneladas anuales de resina (Mirov, 1954). El taxol, una sustancia anticancerígena, se produce en pequeñas cantidades en la corteza, la raíz y el follaje de especies de *Taxus*, incluida *T. globosa*; la propagación de este árbol y la extracción del taxol podrían generar beneficios económicos a algunas comunidades de Oaxaca.

Las asociaciones que presentan con hongos micorrízicos basidiomicetos como *Laccaria laccata*, en Sierra Norte, son un factor que incrementa el valor económico de las coníferas en el estado. Los bosques de coníferas fomentan también el ecoturismo y proporcionan diversos servicios ambientales. Un caso excepcional es el sabino de Santa María del Tule, uno de los atractivos turísticos que ha hecho famosa a esta localidad en todo el mundo. Por todo lo señalado, las coníferas representan un valioso patrimonio que debemos cuidar y estudiar para beneficio de las futuras generaciones.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Abisaí García-Mendoza y Miguel Ángel Briones su invitación para participar en este proyecto, por revisar varias versiones del manuscrito y por sus valiosos comentarios. R.F. del Castillo agradece a la Comunidad Europea (INCO IV programme, BIOCORES project contract no. ICA4-CT 2001-10095) su apoyo en el desarrollo de este estudio; a Remedios Aguilar Santelises por facilitar la base de datos

del herbario OAX. M. González-Espinosa y N. Ramírez-Marcial proporcionaron información útil con referencia a las coníferas de Chiapas.

LITERATURA CITADA

- ACEVEDO, R.R. 1998. *Estudio sinecológico del bosque de Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco var. oaxacana Debreczy y Rácz en la zona de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México*. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, 105 pp.
- AGUIRRE-PLANTER, E., G.R. FURNIER y L.E. EGUIARTE. 2000. Low levels of genetic variation within and among high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* 87:362-371.
- ÁLVAREZ, L.R. 1998. *Geografía general del estado de Oaxaca*. 3a. ed., Carteles Editores, Oaxaca, pp. 14-26.
- BAUTISTA, C.A., R.F. DEL CASTILLO y C.M.C. GUTIÉRREZ. 2003. Patrones de desarrollo del suelo asociados con sucesión secundaria en un área originalmente ocupada por bosque mesófilo de montaña. *Ecosistemas*/3 URL:<http://www.aeet.org/ecosistemas/033/investigacion1.htm>
- BETANCOURT, J.L., W.S. SCHUSTER, J.B. MITTON y R.S. ANDERSON. 1991. Fossil and genetic history of a pinyon pine (*Pinus edulis*) isolate. *Ecology* 72:1685-1697.
- BRADOMIN, J.M. 1993. *Historia antigua de Oaxaca*. 3a. ed., Provedora Gráfica de Oaxaca, Oaxaca, 482 pp.
- BRIGGS, D. y S.M. WALTERS. 1997. *Plant variation and evolution*. 3a. ed., Cambridge University Press, Cambridge, 512 pp.
- BROCKMAN, C.F. 1968. *Trees of North America*. Golden Press, Nueva York, 280 pp.
- CAMPOS-VILLANUEVA, A. y J.L. VILLASEÑOR. 1995. Estudio florístico de la porción central del municipio de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:95-120.
- CARRERA-GARCÍA, M.V.S. 1982. Estudio morfológico comparativo de plántulas y semillas de nueve especies de pinos mexicanos. *Boletín Técnico del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales* 31:7-61.
- COCHRANE, M.A. 2003. Fire science for rainforests. *Nature* 421:913-919.
- CORDOVA, J. y R.F. DEL CASTILLO. 2001. Changes in epiphyte cover in three chronosequences in a tropical montane cloud forest in Mexico. En: G. Gottsberger y S. Liede (eds.), *Life Forms and Dynamics in Tropical Forests. Dissertationes Botanicae* 346. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin-Stuttgart, pp. 79-94.
- CRITCHFIELD, W.B. y E.L. LITTLE Jr. 1966. *Geographic Distribution of the Pines of the World*. U.S. Forest Service, Miscellaneous Publication 991, Washington, D.C., 97 pp.
- DE BÉTHENCOURT-MASSIEU, A. 1960. Arboladuras de Santa María Chimalapa, Tehuantepec, en las construcciones navales indianas, 1730-1750. *Revista de Indias* 20:65-101.
- DE GROOT, P. y J.J. TURGEON. 1998. Insect-pine interactions. En: D.M. Richardson (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 354-380.
- DEBRECZY, Z. y I. RÁ CZ. 1995. New species and varieties of conifers from Mexico. *Phytologia* 78:217-243.
- DEL CASTILLO, R.F. y S. ACOSTA. 2002. Ethnobotanical notes on *Pinus strobus* v. *chiapensis*. *Anales del Instituto de Biología Serie Botánica* 73:319-327.
- DEL CASTILLO, R.F. y A. NEWTON. 2002. Biodiversity: Conservation and sustentable use in a Mexican cloud forest. Technical Report. Darwin Initiative for the Survival of Species. CIIDIR-Oaxaca-PNUMA, Cambridge.
- DELGADO-VALERIO, P. y D. PIÑERO-DALAMAU. 2001. Introgresión interespecífica de dos especies de pino de amplia distribución: *Pinus montezumae* Lamb. y *P. pseudostrobus*, México. *Memorias del XV Congreso Mexicano de Botánica*, Querétaro.
- DORADO, O., G. ÁVILA, D.M. ARIAS, R. RAMÍREZ, D. SALINAS y G. VALLADARES. 1996. The Árbol del Tule (*Taxodium mucronatum* Ten.) is a single genetic individual. *Madroño* 43:445-452.
- DVORAK, W.S. y R.H. RAYMOND. 1991. The taxonomic status of closely related closed cone pines in Mexico and Central America. *New Forest* 4:291-309.
- DVORAK, W.S., E.A. GUTIÉRREZ, G.R. HODGE, J.L. ROMERO, J. STOCK y O. RIVAS. 2000. *Pinus maximinoi*. En: CAMCORE Cooperative (ed.), *Conservation and Testing of Tropical and Subtropical Forest Tree Species*. College of Natural Resources, NCSU, Raleigh, pp. 106-127.
- DVORAK, W.S., J.E. Kietzka, T.K. Stanger y M. Mapula. 2000a. *Pinus herrerae*. En: CAMCORE Cooperative (ed.), *Conservation and Testing of Tropical and Subtropical Forest Tree Species*. College of Natural Resources, NCSU, Raleigh, pp. 75-84.
- EARLE, C.J. 2003. *The Gymnosperm Database*. URL: <http://www.conifers.org>
- EQUILUZ, P.T. 1982. Clima y distribución del género *Pinus* en México. *Ciencia Forestal* 38:30-44.
- ENDO, M. 1994. CAMCORE: Twelve years of contribution to reforestation in the Andean region of Colombia. *Forest Ecology and Management* 63:219-233.
- FARJON, A. 1998. *World checklist and bibliography of conifers*. Royal Botanical Gardens, Kew, 298 pp.
- FARJON, A. y B.T. STYLES. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica. Monographs of New York Botanical Garden* 75:1-129.
- FARJON, A. y C.N. PAGE (comps.) 1999. *Conifers, Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Conifer Specialist Group, Gland y Cambridge, 121 pp.
- FAVELA, L.S. 1988. *Taxonomy of Some Mexican Pines*. Tesis de maestría, Oxford Forestry Institute, Oxford University, Oxford, 164 pp.
- FOSTER, A.S. y E.M. GIFFORD. 1974. *Comparative Morphology of Vascular Plants*. W.H. Freeman, San Francisco, 751 pp.
- FURNIER, G.R., P. KNOWLES, M.A. CLYDE y B.P. DANCİK. 1987. Ef-

- fects of avian seed dispersal on the genetic structure of whitebark pine populations. *Evolution* 41:607-612.
- GARCÍA-MENDOZA, A.J. 1983. *Estudio ecológico-florístico de una porción de la Sierra de Tamazulapan, Distrito de Teposcolula*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 112 pp.
- GRANT, V. 1975. *Genetics of Flowering Plants*. Columbia University, Nueva York, 514 pp.
- HARTZELL JR., H. 1991. *The Yew Tree: A Thousand Whispers, Biography of a Species*. Hulogosi, Eugene, Oregon, 320 pp.
- HILTS, M.H. 1993. Taxaceae. En: Editorial Committee, *Flora of North America*, vol. 2. Pteridophytes and Gymnosperms. Oxford University Press, Nueva York, pp. 423-427.
- INSTITUTO NACIONAL DE BIODIVERSIDAD (Costa Rica). 1999. *Podocarpus guatemalensis* Standl. <http://www.inbio.ac.cr/bims/ubi/plantas/ubiespejo/ubiid=2173y-find.html>
- INEGI. 1997. *Oaxaca. Anuario estadístico forestal*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.
- ISHIKI, M. 1988. *Las selvas bajas perennifolias del Cerro Salomón, región de Chimalapa. Oaxaca. Flora, comunidades y relaciones fitogeográficas*. Tesis de maestría, Colegio de Posgraduados, Chapingo, 150 pp.
- KEELEY, J.E. y P.H. ZEDLER. 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. En: D.M. Richardson (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 219-250.
- LISTON, A., W.A. ROBINSON, D. PIÑERO y E. ÁLVAREZ-BUYLLA. 1999. Phylogenetics of *Pinus* (Pinaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11:95-109.
- LITTLE JR., E.L. y W.B. CRITCHFIELD. 1969. *Subdivisions of the genus Pinus (Pines)*. U.S. Forest Service, Miscellaneous Publication 1144. Washington, D.C., 51 pp.
- LIVERMAN, D.M. y M.W. PATTERSON. (Sin año). Hurricane Pauline and the creation of disaster on Mexico's Pacific coast. <http://www.gened.arizona.edu/latinamerica/e-articles/liverman%20and%20patterson.pdf>
- LIU, T-S. 1971. *A Monograph of the Genus Abies*. National Taiwan University, Taipei, 608 pp.
- MACDOUGAL, T. 1971. The Chima wilderness. *Explorers Journal* 49:86-103.
- MARTÍNEZ, M. 1948. *Los pinos mexicanos*. 2a. ed., Botas, México, 361 pp.
- MARTÍNEZ, M. 1953. *Las pináceas mexicanas*. Secretaría de Agricultura y Ganadería-Secretaría de Recursos Forestales y Caza, México, 363 pp.
- MATOS, J.A. y B.A. SCHAAL. 2001. Chloroplast evolution in the *Pinus montezumae* complex coalescent approach to hybridization. *Evolution* 54:1218-1233.
- MENDOZA-ORTIZ, J.C. 2000. *Caracterización biológicas y crecimiento inicial de Pseudotsuga menziesii (Mirzb.) Franco var. oaxacana Debreczy et Rácz*. [Memoria de Residencia Profesional]. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca, Xoxocotlán, Oax.
- MILLAR, C.J. 1998. Early evolution of pines. En: D.M. Richardson (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 69-91.
- MILLS, L.S. y P.E. SMOUSE. 1994. Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *American Naturalist* 144:412-431.
- MIRANDA, F. y A.J. SHARP. 1950. Characteristic of the vegetation in certain temperate region of eastern Mexico. *Ecology* 31:313-333.
- MIROV, N.T. 1954. Composition of turpentines of Mexican pines. *Unasylva* 8:1-8.
- NEWTON, A.C., T.R. ALLNUTT, W.S. DVORAK, R.F. DEL CASTILLO y R.A. ENNOS. 2002. Patterns of genetic variation in *Pinus chiapensis*, a threatened Mexican pine, detected by RAPD and mitochondrial DNA RFLP markers. *Heredity* 89:191-198.
- PARMESAN, C. y G. YOHE. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.
- PÉREZ DE LA ROSA, J.A. 1998. Promoción de una variedad de pino serótino mexicano a nivel de especie. *Boletín del Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara* 5:127-136.
- PERRY, D.A. 1998. The scientific basis of forestry. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:435-466.
- PERRY, J.P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, 231 pp.
- PRICE, P.W., D.R. LISCH y S.H. STRAUSS. 1998. Phylogeny and systematics of *Pinus*. En: D.M. Richardson (ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 49-68.
- READ, D.J. 1998. The mycorrhizal status of *Pinus*. En: D.M. Richardson (ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 324-340.
- REJMÁNEK, M. y D.M. RICHARDSON. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655-1661.
- RICHARDSON, D.M. y S.I. HIGGINS. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. En: D.M. Richardson (ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 450-473.
- ROBERTS, N. 1998. *The Holocene: An Environmental History*. Blackwell, Oxford.
- SALAS, M.S.H., A. SAYNES V. y L. SCHIBLI. 2003. Flora de la costa de México: listado florístico de la región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72:21-56.
- SÁNCHEZ-MEJORADA, N. y L. HUGUET 1959. Conifers of Mexico. *Unasylva* 3:24-35.
- SÁNCHEZ-VARGAS, N.M. y R.F. DEL CASTILLO. 2001. Calidad de estación para *Pinus chiapensis* (Mart.) Andresen en El Rincón, Oaxaca, México. *Foresta Veracruzana* 3:9-12.
- SECRETARÍA DE DESARROLLO AGROPECUARIO Y FORESTAL. 2003. *Estadísticas oficiales, Oaxaca*.
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación* 6 de marzo.

- SEMARNAT. 2003. *Catálogo de especies vulnerables al aprovechamiento forestal en bosques templados del estado de Oaxaca*. <http://www.semarnat.gob.mx/pfnm/amplia.html>
- STANDLEY, P.C. y J.A. STEYERMARK. 1958. Flora of Guatemala. *Fieldiana Botany* 24:1-478.
- US GLOBAL CHANGE INFORMATION OFFICE. 2003. Global change resources. <http://www.gcrio.org/ipcc/>
- VALIENTE-BANUET, A., A. CASAS, A. ALCÁNTARA, P. DÁVILA, N. FLORES-HERNÁNDEZ, A.M. DEL CORO, J.L. VILLASEÑOR y J. ORTEGA RAMÍREZ. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67:24-74.
- WATSON, F.D. 2000. *Taxodium*. En: Flora of North America Association. <http://www.fna.org/FNA/>
- WENDEL, G.W. y H.C. SMITH. 1990. *Pinus strobus* L., eastern white pine. En: R.M. Burns y B.H. Honkala (coords.), *Silvics of North America*, vol. 1. *Conifers*. Forest Service, United States Department of Agriculture. http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual
- WHITFIELD, J. 2003. Alaska's climate: Too hot to handle. *Nature* 425:338-339.
- WHITLOCK, M.C. 2000. Fixation of new alleles and the extinction of small populations: Drift load, beneficial alleles, and sexual selection. *Evolution* 54:1855-1861.
- YEATON, R.I. 1982. The altitudinal distribution of the genus *Pinus* in the western United States and Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 42:55-71.
- ZANONI, T.A. y R.P. ADAMS. 1979. The genus *Juniperus* (Cupressaceae) in Mexico and Guatemala: Synonymy, key, and distribution of the taxa. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 38:83-121.

APÉNDICE. LISTA DE LAS CONÍFERAS DE OAXACA

Después del nombre científico se proporciona el intervalo altitudinal (en metros), los tipos de vegetación y los distritos donde se distribuye cada taxón. Las siglas corresponden a BG=bosque de galería, BJ=bosque de *Juniperus*, BMM=bosque mesófilo de montaña, BP=bosque de *Pinus*, BPA=bosque de *Pinus-Abies*, BPQ=bosque de *Pinus-Quercus*, BQ=bosque de *Quercus*, BQA=bosque de *Quercus-Abies*, BQT=bosque de *Quercus* tropical, BTC=bosque tropical caducifolio, MX=matorral xerófilo, SAP=selva alta perennifolia.

Los números de los distritos son: Centro (1), Choapan (2), Coixtlahuaca (3), Cuicatlán (4), Ejutla (5), ETLA (6), Huajuapán (7), Ixtlán (8), Jamiltepec (9), Juchitán (10), Juquila (11), Juxtlahuaca (12), Miahuatlán (13), Mixe (14), Nochixtlán (15), Ocotlán (16), Pochutla (17), Putla (18), Silacayoapan (19), Sola de Vega (20), Tehuantepec (21), Teotitlán (22), Teposcolula (23), Tlacolula (24), Tlaxiaco (25), Tuxtepec (26), Villa Alta (27), Yautepec (28), Zaachila (29) y Zimatlán (30).

Cupressaceae

Cupressus lusitanica Mill.; 1 200-3 000; BQ, BQA; 6, 10, 27, 30

Juniperus deppeana Steud.; 1 800-2 300; BJ, BP, BPQ; 3, 15

Juniperus flaccida Schltdl.; 1 600-2 440; 2, 3, 6, 7, 8, 12, 13, 15, 19, 20, 22, 23, 24, 25, 30

Juniperus flaccida Schltdl. var. *flaccida*; 1 880-2 440; BP, BPQ; 30

Juniperus flaccida Schltdl. var. *poblana* Martínez; 1 600-2 300; BP, BPQ; 12, 19, 23, 25

Taxodium mucronatum Ten.; 1 000-2 500; BG; 3, 7, 8, 12, 13, 15, 22, 23, 25, 30

Pinaceae

Abies guatemalensis Rehder; 1 800-3 000; BP, BPQ; 8, 13, 30

Abies hickelii Flous et Gausson; 1 800-3 000; BP, BPQ; 6

Pinus ayacahuite C.Ehrenb. ex Schltdl.; 2 500-3 200; BP; 3, 6, 8, 13, 20, 25, 27

Pinus chiapensis (Martínez) Andresen; 300-2 100; BMM, BP, SAP; 3, 8, 10, 12, 14, 21, 26, 27

Pinus devoniana Lindl.; 1 000-2 500; BP, BPQ; 1, 3, 6, 8, 11, 13, 21, 27, 30

Pinus douglasiana Martínez; 1 000-2 500; BP; 8, 13, 25

Pinus hartwegii Lindl.; 2 630-3 200; BP, BPQ; 3, 6, 8, 13, 27

Pinus lawsonii Roehl ex Gordon et Glend; 1 000-2 700; BP, BPQ; 3, 6, 8, 12, 13, 14, 15, 22, 24, 28, 30

Pinus leiophylla Schiede ex Schltdl. et Cham.; 1 500-3 000; BP, BPQ; 3, 6, 8, 12, 13, 14, 18, 24, 25, 29, 30

Pinus maximinoi H.E.Moore; 600-2 800; BMM, BP, BPQ; 1, 3, 8, 11, 13, 17, 18, 20, 24

Pinus montezumae Lamb.; 1 500-2 300; BMM, BP, BPA, BPQ; 6, 8, 12, 24, 25, 28, 30

Pinus oocarpa Schiede ex Schltdl.; 300-2 300; BMM, BP, BQT; 10, 13, 14, 17, 18, 20, 21, 28

Pinus patula Schiede y Deppe var. *longipedunculata* Loock ex Martínez; 1 300-2 800; BMM, BP, BPQ; 1, 3, 6, 8, 13, 24, 30

Pinus patula Schiede et Deppe var. *patula*; 1 300-2 800; BMM, BP, BPQ; 8, 22, 27

Pinus pringlei Shaw; 1 500-2 800; BP, BPQ; 3, 6, 12, 19, 20, 25, 30

Pinus pseudostrobus Lindl. var. *apulcensis* (Lindl.) Shaw; 1700-3000; BP, BPA, BPQ; 2, 3, 6, 8, 13, 15, 23, 24, 25, 27

Pinus pseudostrobus Lindl. var. *pseudostrobus*; 1 700-3 000; BP, BPA, BPQ; 1, 8, 13, 25, 30

Pinus teocote Schiede ex Schltdl. et Cham.; 2 000-3 000; BP, BPQ; 1, 6, 8, 11, 12, 13, 22, 24, 25, 27, 28, 30

Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco var. *glauca* (Mayr) Franco; 3 000-3 200; BP, BPA, BQA; 8, 13

Podocarpaceae

Podocarpus guatemalensis Standl; 350; BMM, BPQ, SAP; 10

Podocarpus matudae Lundell; 1 500-2 500; BMM, BPQ; 3, 8, 22, 26, 27

Taxaceae

Taxus globosa Schltdl.; 2 100-2 400; BMM, BPQ; 8, 27

Errata

Pag. 145, 1^{era} columna y 1^{er} párrafo, línea 15

Dice: "... y su semilla requiere escarificación para germinar".

Debe decir: "...y su semilla requiere estratificación para germinar".