

RIQUEZA, DIVERSIDAD, ENDEMISMO Y DETERMINANTES AMBIENTALES DE *PINUS* L. EN OAXACA, MÉXICO

LIBRADO SOSA-DÍAZ¹, JOSÉ RENÉ VALDEZ-LAZALDE^{1*}, LAURO LÓPEZ-MATA², GREGORIO ÁNGELES-PÉREZ¹,
 HÉCTOR MANUEL DE LOS SANTOS-POSADAS¹

¹ Postgrado en Ciencias Forestales, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Montecillo, Edo. de México, México.

² Postgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Montecillo, Edo. de México, México.

*Autor de correspondencia: valdez@colpos.mx

Resumen:

Antecedentes: Oaxaca es una región mexicana con alta riqueza de pinos. Sin embargo, la ubicación concreta donde esta se presenta y la influencia del ambiente sobre la misma es deficiente.

Preguntas: ¿Dónde se ubica la mayor riqueza, diversidad y endemismo de especies de *Pinus* en Oaxaca?, ¿Cómo influye el ambiente sobre la riqueza, diversidad y endemismo de especies de *Pinus* en Oaxaca?

Especies de estudio: *Pinus ayacahuite*, *Pinus chiapensis*, *Pinus devoniana*, *Pinus douglasiana*, *Pinus hartwegii*, *Pinus herrerae*, *Pinus lawsonii*, *Pinus leiophylla*, *Pinus maximinoi*, *Pinus montezumae*, *Pinus oocarpa*, *Pinus patula*, *Pinus pringlei*, *Pinus pseudostrobus*, *Pinus tecunumanii*, *Pinus teocote*.

Sitio de estudio: Oaxaca.

Métodos: Se colectaron ocurrencias de especies de pino. A partir de estas se delimitaron celdas espaciales y se construyeron matrices de especies y ambientales, con las que se realizó análisis de correspondencia canónica. Se calculó la riqueza, diversidad y endemismo de pinos por celda, correlacionándolas con parámetros físico-ambientales.

Resultados: Se identificaron 15 celdas con alta riqueza y 17 con alto endemismo, ubicadas en las regiones Sierra Sur, Sierra Norte y La Mixteca. La riqueza, diversidad y endemismo fueron influenciados negativamente por la temperatura y compactación del suelo ($r = -0.48$, $P < 0.01$) y positivamente por parámetros topográficos ($r = 0.43$, $P < 0.01$) y de suelo ($r = 0.45$, $P < 0.01$).

Conclusiones: La Sierra Norte, Sierra Sur y La Mixteca contienen la mayor riqueza y endemismo de especies de pino en Oaxaca. La riqueza se relaciona positiva y negativamente con variables topográficas y de temperatura, respectivamente.

Palabras clave: correspondencia canónica, cuadrícula, distribución espacial, índice Alfa de Fisher.

Abstract:

Background: Oaxaca is a Mexican region with a high richness of pine trees. However, the specific location where it occurs and the influence of the environment on it is deficient.

Questions: Where the greatest richness, diversity and endemism of *Pinus* species is located in Oaxaca? How does the environment influence the richness, diversity, and endemism of *Pinus* species in Oaxaca?

Studied species: *Pinus ayacahuite*, *Pinus chiapensis*, *Pinus devoniana*, *Pinus douglasiana*, *Pinus hartwegii*, *Pinus herrerae*, *Pinus lawsonii*, *Pinus leiophylla*, *Pinus maximinoi*, *Pinus montezumae*, *Pinus oocarpa*, *Pinus patula*, *Pinus pringlei*, *Pinus pseudostrobus*, *Pinus tecunumanii* and *Pinus teocote*.

Study site: Oaxaca

Methods: Occurrences of pine species were collected. From these, spatial cells were delimited, and species and environmental matrices were constructed, with which canonical correspondence analysis was carried out. The richness, diversity, and endemism of pines per cell was calculated, correlating them with physical-environmental parameters.

Results: 15 cells with high richness and 17 with high endemism were identified, located in the Sierra Sur, Sierra Norte and La Mixteca regions. Richness, diversity, and endemism were negatively influenced by temperature and compaction soil ($r = -0.48$, $P < 0.01$) and positively by topographic ($r = 0.43$, $P < 0.01$) and soil parameters ($r = 0.45$, $P < 0.01$).

Conclusions: The Sierra Norte, Sierra Sur and La Mixteca contain the greatest richness and endemism of pine species in Oaxaca. Richness is positively and negatively related to topographic and temperature variables, respectively.

Keywords: canonical correspondence, grid, spatial distribution, Fisher's alpha index.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



México es un país que contiene una alta riqueza y diversidad de flora y elevados porcentajes de endemismos (Ramamoorthy *et al.* 1993, Rzedowski 2006). Tales magnitudes se sustentan en su heterogeneidad orográfica, edáfica y climática, además de una historia geológica compleja y una localización biogeográfica privilegiada que han promovido el intercambio masivo de especies dentro y entre continentes (Ramamoorthy *et al.* 1993, Rzedowski 2006, Villaseñor 2016, Morrone *et al.* 2017). En el país, se destacan los estados de Chiapas y Oaxaca que en conjunto albergan aproximadamente el 25 % del total de la flora de México (García-Mendoza *et al.* 2004, García-Mendoza & Meave 2011). En particular, el estado de Oaxaca es el más rico de México en número de especies de plantas vasculares (Villaseñor 2016). Los bosques húmedos de montaña de Oaxaca son los más diversos (López-Mata *et al.* 2012), y los de pino-encino contienen el más alto nivel de endemismos del país (Suárez-Mota & Villaseñor 2011, Aragón-Parada *et al.* 2021). De acuerdo con Morrone *et al.* (2017), en Oaxaca convergen cinco provincias biogeográficas, predominando la Sierra Madre del Sur y las Tierras Bajas del Pacífico que abarcan cerca del 70 % de la superficie estatal.

El género *Pinus* L. ejemplifica adecuadamente la amplia riqueza biológica y el grado de endemismo de México, contiene cerca del 40 % de las especies de pino taxonómicamente reconocidas en el mundo (Gernandt & Pérez-De La Rosa 2014, Farjon 2017). Estas especies, además de ser un elemento crucial en la configuración del paisaje, desempeñan funciones ecológicas importantes como la facilitación del establecimiento de especies de menor porte (Maciel-Nájera *et al.* 2021). En el sector productivo mexicano, Oaxaca figura como la tercera entidad con mayor volumen de madera cosechada (CONAFOR 2023). Así, tanto por su riqueza biológica como por su importancia económica para el sector forestal, Oaxaca representa una región ideal para estudiar patrones de riqueza, diversidad y endemismo, además de dilucidar la influencia del ambiente sobre esos fenómenos.

La estimación de la riqueza y diversidad de especies de interés conlleva un proceso relativamente bien establecido. Contrariamente, la identificación de áreas geográficas donde ocurre el endemismo es una tarea compleja cuando no se tiene evidencia completa en la distribución simpátrica de las especies (Estrada-Sánchez *et al.* 2019). Sin embargo, indagar el endemismo de especies es importante debido a la necesidad de proteger atributos biológicos y patrones biogeográficos de taxones únicos (Noguera-Urbano 2017). Esto requiere identificar aquellas zonas donde este fenómeno ocurre con mayor magnitud y definir áreas sobre las cuales aplicar estrategias de conservación (Aragón-Parada *et al.* 2021).

Una forma de estudiar los patrones de distribución espacial de riqueza, diversidad y endemismo de especies es mediante el uso de retículas de dimensiones dependientes de la magnitud de la distribución conocida de las especies bajo estudio (IUCN 2012). Este enfoque facilita el manejo de información y ha sido empleado para estudiar la flora de Oaxaca (Suárez-Mota & Villaseñor 2011, Contreras-Medina *et al.* 2021) y de México (Contreras-Medina & Luna-Vega 2007, Tellez *et al.* 2020). A su vez, las relaciones especies-ambiente pueden explorarse mediante técnicas como el análisis de correspondencia canónica (ACC; ter Braak 1989). Las cuadrículas espaciales y el ACC no se han utilizado para estudiar el patrón geográfico de riqueza y endemismo del género *Pinus* en Oaxaca. Los objetivos de esta investigación fueron: 1) ubicar las zonas de mayor riqueza, diversidad y endemismo y 2) determinar la influencia de factores físico-ambientales sobre el patrón espacial de riqueza y diversidad de especies de pino en Oaxaca.

Materiales y métodos

Datos de ocurrencia y especies. Se construyó una base de datos (BD) de ocurrencias de las especies de pino que se distribuyen de forma natural en Oaxaca, de acuerdo con Villaseñor (2016) y Farjon (2017). Para esto, se colectó información de ocurrencia en sitios especializados como GBIF (www.gbif.org), SNIB (www.snib.mx; CONABIO 2023), SEINet (www.swbiodiversity.org), Tropicos (tropicos.org) y mediante una revisión de literatura científica utilizando motores de búsqueda web (Google Académico, Scopus, Web of Science) con las palabras: “latitud”, “longitud”, “coordenadas”, “*Pinus*”, “Oaxaca” en idioma español e inglés.

Se eliminaron de la BD, registros sin coordenadas, mal georreferenciados y duplicados (solo se dejó un registro por especie en retículas de ~ 1 km²). Además, se omitieron registros fuera del intervalo altitudinal sugerido para cada

especie (rangos construidos con base a: Eckenwalder 2009, Farjon & Filer 2013 y Farjon 2017). La BD se ajustó a nivel especie conforme a Farjon (2005) y WFO Plant List (www.worldfloraonline.org) y Plants of the World Online | Kew Science (powo.science.kew.org) para organizar taxonómicamente a nivel especie.

Estimación de la riqueza y diversidad de especies de pino. Un enfoque adecuado para analizar los patrones de riqueza y distribución de especies es el uso de cuadrículas (IUCN 2012). Este enfoque ha sido usado para estudiar la flora mexicana a diferentes escalas (Suárez-Mota & Villaseñor 2011, Suárez-Mota *et al.* 2013, Tellez *et al.* 2020, Contreras-Medina *et al.* 2021, Villaseñor *et al.* 2021). A partir de la BD se construyó una cuadrícula mediante la herramienta *Point to Grid/Richness* del programa DIVA-GIS v. 7.5.0 (Hijmans *et al.* 2012). Para definir el tamaño de celda de la cuadrícula, se calculó el 10 % de la distancia entre las coordenadas extremas (longitud y latitud) de las ocurrencias de cada especie. El promedio de este valor (todas las especies) estableció la dimensión de las celdas que conformaron la cuadrícula (Suárez-Mota & Villaseñor 2011). La riqueza observada (*S*) fue equivalente al conteo de especies por celda.

A partir de la cuadrícula se generó una matriz de abundancia (MA) que registró el número de presencias por especie por celda. A partir de la MA y con ayuda del programa PAST v. 4.03 (Hammer *et al.* 2001) se estimó la diversidad y riqueza a nivel celda mediante el índice Alfa de Fisher (*Af*; Fisher *et al.* 1943) y el estimador no paramétrico de Chao1 (*Ch*; Chao 1984), respectivamente. Se emplearon los índices *Af* y *Ch* porque en este estudio se implementaron retículas espaciales de tamaño relativamente grande y porque *Af* no depende del tamaño de las celdas y el segundo, es un estimador de distribución de frecuencias libre. Las áreas de elevada riqueza y diversidad de especies de *Pinus* en Oaxaca, se definieron por la coincidencia de celdas del cuartil superior de *Af* y *Ch*.

Identificación de las relaciones especies de pino-ambiente. A partir de la cuadrícula se generó una matriz de presencia-ausencia (MP) de especies y una matriz ambiental (Ma). En la Ma se registraron, a nivel celda mediante sistemas de información geográfica, valores promedio de coberturas espaciales en formato raster de (I) atmósfera, (II) precipitación, (III) temperatura, (IV) topografía (Hijmans *et al.* 2005) y (V) suelo (Hengl *et al.* 2014) de ~ 1 km² de resolución. Tales variables fueron: I: radiación solar (*sra*), presión de vapor de agua (*vap*) y velocidad del viento (*vel*). II: precipitación (*Pp*) anual (*b12*), *Pp* del mes más lluvioso (*b13*), *Pp* del mes más seco (*b14*), *Pp* del trimestre más húmedo (*b16*), *Pp* del trimestre más seco (*b17*) y estacionalidad de la *Pp* (*b15*). III: temperatura media (*Tm*) anual (*b1*), *Tm* del trimestre más cálido (*b10*), *Tm* de los trimestres: más frío (*b11*), más húmedo (*b8*) y más seco (*b9*); temperatura máxima del mes más cálido (*b5*) y temperatura mínima del mes más frío (*b6*). IV: exposición de la pendiente (*exp*), altitud (*ele*) y pendiente del terreno (*pen*). V: densidad aparente del suelo (*dap*), capacidad de intercambio catiónico (*cic*), contenido de carbono orgánico (*cos*), pH y porcentaje de: limo (*lim*), arena (*snd*) y arcilla (*cly*). Para V fueron promedios para 1 m de profundidad (Hengl *et al.* 2014).

Las relaciones entre las especies de pino y las variables ambientales se abordaron mediante un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC; ter Braak 1989). Estos análisis se realizaron entre pares de matrices ambiental (Ma) y de abundancia (MA) -ACCMA- y Ma y de presencia-ausencia (MP) -ACCMP- mediante el paquete “*vegan*” (Oksanen *et al.* 2022) del programa R (R Core Team 2022). Para exponer la relación especies-ambiente se eligió el ACC que tuvo mayor porcentaje de inercia explicada, en relación con la inercia total contenida en los datos (Borcard *et al.* 2018). Adicionalmente, se realizaron pruebas de permutación para ejes canónicos y variables (Borcard *et al.* 2018) mediante las que se identificó ejes y variables con aporte significativo a la inercia explicada por el ACC. Las variables significativas en las pruebas de permutación se consideraron variables importantes (*Vimp*), las cuales tienen mayor influencia sobre el patrón de distribución de especies de pino en Oaxaca.

Cálculo de endemismo de especies de pino. Endemismo es comúnmente interpretado como la existencia confinada de una especie nativa en un área geográfica específica, *e.g.*, reclusas al estado de Oaxaca (ver discusión de Noguera-Urbano 2017). En este estudio, endemismo refiere a un indicador de que tan común es la presencia de una especie de pino en el área de estudio (estado de Oaxaca). A partir de la MP se calculó el índice de endemismo (*IE*) propuesto

por Kerr (1997) a nivel de celda. Este método asigna inicialmente a cada celda el valor inverso del número de celdas del área de estudio ocupado por la especie bajo análisis (e.g., si una especie está presente en 10 celdas, el valor para cada una de ellas sería 0.1). El *IE* por celda resultó de sumar los valores calculados para todas las especies presentes en esa celda. Debido a que el *IE* es sensible a la riqueza observada por celda, se aplicó a este una corrección (*IEc*), que fue el cociente entre el *IE* y la riqueza observada (Crisp *et al.* 2001). El *IE* e *IEc* fueron divididos en cuartiles para mejorar su visualización y análisis posterior.

De acuerdo con Noguera-Urbano (2016, 2017), un enfoque robusto para identificar áreas de endemismo es considerar aspectos de espacio (simpatria geográfica) y tiempo (divergencia) entre las especies estudiadas. Mediante el esquema “*AoE2*” (Noguera-Urbano 2016) y los datos filogenéticos del género *Pinus* publicados por Jin *et al.* (2021) se identificaron celdas con presencia de al menos un par de especies hermanas (aquellas con un ancestro y tiempo de divergencia común; ver filogenias de Jin *et al.* (2021)). Las celdas coincidentes del cuartil superior de *IE*, *IEc* y con presencia de al menos un par de especies hermanas constituyeron las áreas con alto endemismo de especies de *Pinus* en Oaxaca.

Relación entre riqueza, endemismo y ambiente. Se construyó una nueva matriz de datos con los valores promedio de *S*, *Ch*, *Af*, *IE*, *IEc* y *Vimp* por celda. Esta matriz fue empleada para realizar un análisis de correlación de Spearman que sirvió de base para identificar la influencia de los aspectos físico-ambientales (*Vimp*) sobre el patrón espacial de riqueza, diversidad y endemismo de especies de pino a nivel de paisaje.

Resultados

Datos de ocurrencia, especies y dimensión de celdas de la cuadrícula. La BD final fue conformada por 16 especies de pino y 1,793 registros de ocurrencia, de los cuales 66.5 % provino de GBIF, 15.7 % de SNIB, 7.7 % de tropicos.org, 5.7 % de literatura científica y el resto a otras fuentes. El número de registros promedio por especie fue 112 (sd ± 96). El mayor y menor número de registros fue para *Pinus pseudostrobus* Lindl. (333) y *Pinus tecunumanii* Eguiluz & J. P. Perry (17), respectivamente. La distribución geográfica de los registros se observó principalmente en la región centro-norte de Oaxaca y primordialmente dispersos en una zona que se extiende del sur al este de la entidad ([Figura 1A](#)).

El 10 % de la distancia entre las coordenadas extremas de cada especie, arrojó valores de ~ 30.9 km en longitud y ~ 20.3 km en latitud, mientras que el promedio de ambas fue ~ 26 km, por lo que el área de estudio con presencia de registros resultó dividida en 92 celdas ([Figura 1B](#)). Las especies con mayor y menor presencia por celda fueron *P. pseudostrobus* (62 celdas) y *P. tecunumanii* (nueve celdas), respectivamente ([Figura S1](#)). El promedio de especies por celda fue 5.085 (sd ± 3.33) y el máximo fue 14. Los distritos que presentaron la mayor riqueza observada fueron Zimatlán y Tlacolula en la región Valles Centrales (11 especies; celdas: 39, 51), Miahuatlán y Sola de Vega en la Sierra Sur (11 especies; celdas 50, 75 y 88), Juxtlahuaca en La Mixteca (11 especies; celda 22) y Cuicatlán en La Cañada (nueve especies; celda 10). Las regiones Istmo, Costa y Papaloapan presentaron al menos una celda con riqueza máxima entre seis y siete especies ([Figura 1C](#)). La mayoría de las celdas (58.6 %) presentó menos de seis especies, el 31.5 % entre seis y 10 especies y solo 9.7 % de las celdas presentaron igual o más de 11 especies ([Figura 1C, D](#)).

Estimación de riqueza y diversidad de especies de pino. El valor máximo del índice de Chao1 (*Ch*) por celda fue de 16 con un promedio de 5.81 (sd ± 3.88), mientras que el de alfa de Fisher (*Af*) fue de 14.12 con un promedio de 2.89 (sd ± 2.44). Para el cuartil superior de *Ch* y *Af* se observó un promedio de 11.07 (sd ± 1.93) y 6.04 (sd ± 2.38), respectivamente. El promedio para el resto de los cuartiles fue equivalente a 1.48, 3.67 y 6.63 para el primero, segundo y tercer cuartil de *Ch*; mientras que en ese mismo orden se encontraron valores de 0.33, 1.73 y 3.36 para *Af* ([Figura 2A, B](#)).

Se identificaron 15 celdas (10, 18, 20, 22, 29, 39, 40, 50, 51, 75, 78, 79, 86, 87 y 90, [Figura 1B](#)) con valores altos de riqueza y diversidad (coincidencia espacial del cuartil superior de *Ch* y *Af*), localizadas en las regiones de Sierra Sur y Sierra Norte de Oaxaca ([Figura 2C](#)). Aunque tales celdas también abarcan parte de las regiones Valles Centrales, La Mixteca y La Cañada.

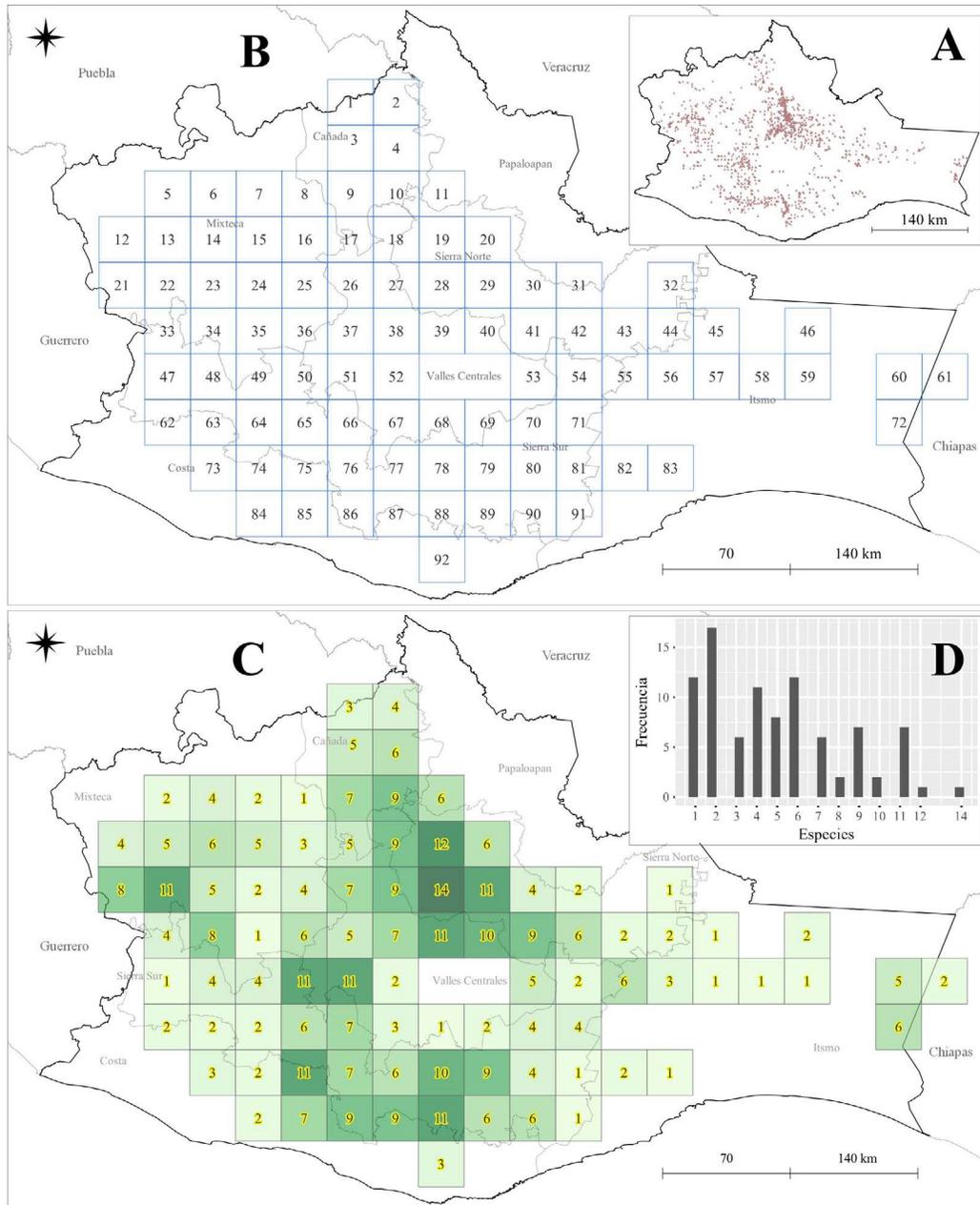


Figura 1. A. Localización geográfica de registros de presencia de especies del género *Pinus* en Oaxaca. B. División del área de estudio en celdas de ~ 26 × 26 km por lado. C. Riqueza observada de especies de pino por celda. D. Frecuencia de número de especies respecto al número de celdas.

Relación especies de pino-ambiente. El ACCMA explicó el 62.4 % (10 % más que el ACCMP) de inercia total (2.0889) contenida en las matrices de especies (ME) y ambiental (Ma), por lo que este fue elegido para explorar las relaciones especies-ambiente. La prueba de permutación para los ejes canónicos mostró que al menos cuatro de ellos fueron significativos ($P < 0.05$), los cuales incluyeron el 70.8 % de la inercia total explicada por el ACCMA. Así mismo, la prueba de permutación para variables ambientales mostró que 12 de ellas (Figura 3) fueron significativas ($P < 0.05$), mismas que aportaron el 70.1 % de la inercia total explicada por el ACCMA. Tales variables (*Vimp*) y su porcentaje individual de información aportada al ACCMA fueron: altitud (ele; 29.6 %), pendiente del terreno (pen; 9.8 %), densidad aparente del suelo (dap; 5.9 %), capacidad de intercambio catiónico (cic; 3.5 %), temperatura del

Riqueza y determinantes ambientales de *Pinus* en Oaxaca

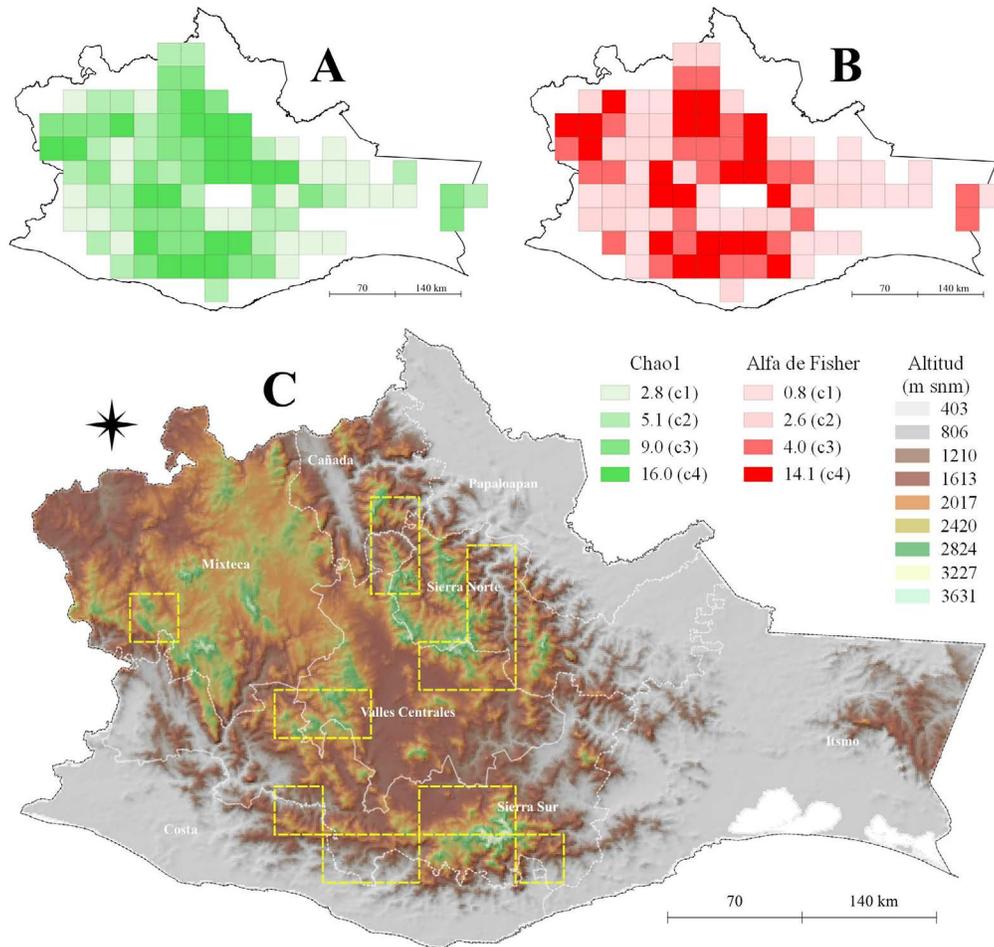


Figura 2. A. Riqueza estimada mediante el índice de Chao1. B. Diversidad estimada mediante el índice alfa de Fisher. C. Áreas de alta riqueza y diversidad de especies de pino (coincidencia del cuartil superior de A y B). c1, c2, c3, c4 = cuartiles de A y B. Celdas de $\sim 26 \times 26$ km.

trimestre más húmedo (b8; 3.3 %), porcentaje de limo en el suelo (lim; 3.2 %), contenido de carbono orgánico en el suelo (cos; 3.0 %), pH (2.5 %), precipitación del mes más lluvioso (b13; 2.3 %), velocidad del viento (vel; 2.2 %); temperatura mínima del mes más frío (b6; 2.1 %) y temperatura máxima del mes más cálido (b5; 1.97 %).

El diagrama de ordenación del ACCMA mostró especies asociadas a niveles altos de temperatura (*P. tecunumanii*, *Pinus maximinoi* H.E.Moore y *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl.; [Figura 3](#)) y otro grupo a niveles altos de pendiente, carbono orgánico en el suelo y altitud (*Pinus hartwegii* Lindl., *Pinus ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl. y *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham.). El resto de las especies (abajo-izquierda en [Figura 3](#)) se asociaron a niveles intermedios y elevados de altitud, pH y capacidad de intercambio catiónico (cic). *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen fue la única especie fuertemente asociada con la precipitación (b13; [Figura 3](#)).

Endemismo de pinos en Oaxaca. El promedio de *IE* por celda fue 0.174 (sd \pm 0.128) y de 0.03 (sd \pm 0.027) para el *IEc*, mientras que los valores máximos fueron 0.6153 y 0.064, respectivamente. Así mismo, el promedio para las celdas pertenecientes al cuartil superior fue de 0.393 (sd \pm 0.083) para el *IE* y 0.045 (sd \pm 0.007) para el *IEc*. La celda con mayor valor de *IE* (celda 28; *IE* = 0.615) se ubicó en el centro-norte del área de estudio ([Figura 4A](#)), seguida de tres con valores ligeramente menores en la zona centro-este (celda 50; *IE* = 0.516) y sur (celdas 88 y 75; *IE* = 0.513 y 0.481) del área de estudio.

De acuerdo con los análisis filogenéticos de Jin *et al.* (2021), en Oaxaca se distribuyen cinco pares de especies hermanas de pino (Figura 4D), en 29 celdas (Figura 4C) donde ocurren al menos un par de ellas (escenario de endemismo “AoE2” (Noguera-Urbano 2016). De ese conjunto de celdas, en tres de ellas ocurren tres pares de especies hermanas, en siete ocurren al menos dos pares y en los 19 restantes ocurren al menos un par de especies hermanas (Figura 4C). La coincidencia espacial de celdas del cuartil superior de *IE*, *IEc* y con presencia de al menos un par de especies hermanas, resultó en 17 celdas con alto grado endemismo (Figura 4D). Estas celdas se distribuyen de forma discontinua en las montañas que se extienden de sur a este sobre la Sierra Sur (celdas: 88, 87, 85, 75, 66, 51, 50, 34 en ese orden) y la Sierra Norte de Oaxaca (celdas: 40, 39, 29, 28, 27, 18, 19, 11, 10; Figura 4D).

Riqueza, endemismo y su relación con variables ambientales. El promedio de correlación significativa entre *S* y variables ambientales fue del orden de $r = 0.51$ ($P < 0.01$), seguidas por el *IE* y *Ch* ($r = 0.497$; $P < 0.01$), *Af* ($r = 0.401$) e *IEc* ($r = 0.38$; $P < 0.01$). Así mismo, tanto la riqueza como la diversidad y el endemismo se correlacionaron positivamente con la altitud, pendiente, carbono orgánico y porcentaje de limo en el suelo ($P < 0.01$). Estos resultados sugieren un patrón de variación significativa creciente de riqueza, diversidad y endemismos de especies de pinos con incrementos en los niveles de estas variables ambientales (Figura 5). En contraste, a incrementos en la densidad aparente del suelo y en las fluctuaciones estacionales en la temperatura, la riqueza y diversidad de especies de pinos decrece significativamente (Figura 5).

De forma individual, el carbono orgánico y el porcentaje de limo en el suelo fueron las que presentaron mayor correlación positiva (r promedio = 0.52 y 0.49, respectivamente; $P < 0.01$) con las métricas de riqueza, diversidad y endemismo, mientras que, en sentido negativo, la temperatura máxima del mes más cálido (b5; r promedio = -0.56; $P < 0.01$) y temperatura la media del trimestre más húmedo (b8; r promedio = -0.51; $P < 0.01$) fueron las de mayor magnitud.

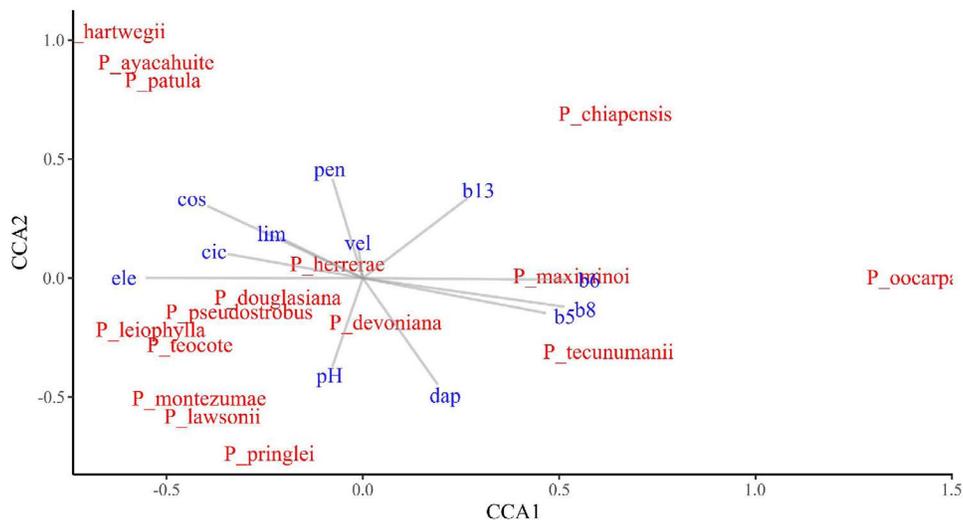


Figura 3. Diagrama de ordenación de Análisis de Correspondencia Canónica a partir de una matriz de abundancia de registros de especies de pino y variables ambientales (en celdas de ~26 km por lado). Se muestran las variables que resultaron significativas ($P < 0.05$) durante pruebas de permutación del análisis multivariado. ele = altitud; cic = capacidad de intercambio catiónico del suelo; cos = carbono orgánico del suelo; lim = porcentaje de limo en el suelo; pen = inclinación del terreno; vel = velocidad del viento; b13 = precipitación del mes más lluvioso; b5 = temperatura mínima del mes más frío; b8 = temperatura media del trimestre más húmedo; b5 = Temperatura máxima del mes más cálido; dap = densidad aparente del suelo.

Discusión

Riqueza y diversidad de especies de pino en Oaxaca. Diversas investigaciones mencionan cifras desiguales sobre el número de especies de pino en el país y sus regiones. Para Oaxaca, Villaseñor (2016) menciona 16 especies, mien-

tras que Farjon (1996) describió 17. Por su cuenta, Sánchez-González (2008) en su regionalización para *Pinus* en México, listó 22 taxa con distribución en la Sierra Madre del Sur (SMS), la cual incluye al territorio oaxaqueño. La variación entre las fuentes citadas anteriormente y el número de especies registrado en esta investigación (16 especies), puede deberse al nivel taxonómico (*e.g.*, subespecie y variedad) empleado en cada revisión y las entidades taxonómicas reconocidas por cada autor.

Para dos sitios específicos de la Sierra Norte de Oaxaca, Ríos-Altamirano *et al.* (2016) y Martín *et al.* (2021) reportaron nueve y 10 especies, los cuales forman parte de las celdas 27 y 28 de este estudio, que a su vez registraron nueve y 14 especies, respectivamente. La dimensión de celda ($\sim 26 \times 26$ km) utilizada en este estudio amplía la posibilidad de que una celda particular incluya a más de un municipio y consecuentemente un mayor número de especies. De acuerdo con Leigh (1999), tanto el tamaño de la superficie, su forma, el estrato vegetal y número de muestras, producen diferencias significativas en las estimaciones, aunque se trate de la misma estadística de medición. Debido a que el tamaño de las celdas definidas para esta investigación fue grande ($\sim 26 \times 26$ km), la comparación de *Ch* y *Af* con otras investigaciones, es inadecuada. Sin embargo, la información generada en esta investigación contribuye a enriquecer y fortalecer el conocimiento sobre las zonas geográficas de elevada riqueza y diversidad de especies de pinos en Oaxaca.

Relación especies y variables ambientales. En esta investigación, el porcentaje de varianza acumulada en los dos primeros ejes canónicos del ACCMA fue de 51 %. Galindo-Jaimes *et al.* (2002) y Arenas-Navarro *et al.* (2020), obtuvieron valores similares (51 y 52 %) en bosques de pinos o con presencia de pinos en el sur y occidente de México, respectivamente. La significancia estadística y similitudes de la varianza explicada en las pruebas de permutación de los ejes canónicos y las variables ambientales son resultados robustos de la relación especies-ambiente producida por el ACC. Por otro lado, el porcentaje de inercia explicada (62 %) por el ACCMA está influenciado por la heterogeneidad ambiental existente en regiones montañosas donde el tamaño de la celda es enorme ($\sim 26 \times 26$ km). Además de que los registros geográficos de las ocurrencias de especies no obedecen ni se basan en un diseño y muestreo idóneo, sino a colectas botánicas con propósitos diferentes.

El trabajo de Sáenz-Romero *et al.* (2010) a nivel específico, menciona que la distribución de *P. chiapensis* está determinada por la precipitación; mientras que Alba-López *et al.* (2003) encontraron que esta especie está asociada a condiciones húmedas en las zonas montañosas de Chiapas, México. Nuestros resultados, apoyan a ambos trabajos, en virtud de que *P. chiapensis* se distribuye preferentemente asociada con elevados niveles de precipitación del mes más lluvioso del año (b13). Farjon (2017) mencionó que esta especie se asocia con abundante neblina en algunas zonas montañosas de México. Alba-López *et al.* (2003) y Rzedowski (2006) indican que *P. chiapensis* suele mezclarse con elementos del bosque mesófilo de montaña, cuya distribución está fuertemente relacionada con la precipitación de los meses más lluviosos del año (López-Mata *et al.* 2012).

Autores como Farjon (2017) y Sandoval-García *et al.* (2020) mencionan que *P. pseudostrobus* se asocia a otros pinos como *Pinus montezumae* Lamb., *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham., *Pinus douglasiana* Martínez, *Pinus devoniana* Lindl. y *Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. et Cham., lo que apoya la cercanía entre esas especies en el diagrama de ordenación (Figura 3). Cabe señalar que tanto la geográfica como el rango altitudinal que ellas comparten (Gernandt & Pérez-De La Rosa 2014, Farjon 2017) sugiere que la tolerancia ambiental de todas esas especies es relativamente similar. Por ejemplo, el rango altitudinal promedio de *P. pseudostrobus* es de 1,710 m snm, y para el resto de las especies asociadas fue de 1,788 m snm.

De acuerdo con Alba-López *et al.* (2003) *P. ayacahuite* está fuertemente asociado a altitudes elevadas y bajas temperaturas como la existentes en zonas boscosas del sur de México. En este estudio *P. ayacahuite* se asoció a especies que colonizan ambientes de gran altitud ($> 3,500$ m snm), como *P. hartwegii* y *P. patula* (Farjon & Filer 2013, Farjon 2017) y al contenido de carbono orgánico en el suelo (Figura 3), que a su vez se correlacionó positivamente con la altitud ($r = 0.64$, $P < 0.01$). A pesar de lo anterior, es relevante mencionar que los datos de este estudio no indicaron una asociación fuerte de *P. ayacahuite* a valores elevados de altitud, lo que posiblemente se debió a que los datos de entrada para el ACCMA no incluyeron la totalidad del rango altitudinal de dicha especie (2,445 m snm fue la altitud máxima en celdas donde se presentó *P. ayacahuite*), cuyo límite superior sugerido es cercano a 3,600 m snm (Farjon & Filer 2013, Farjon 2017).

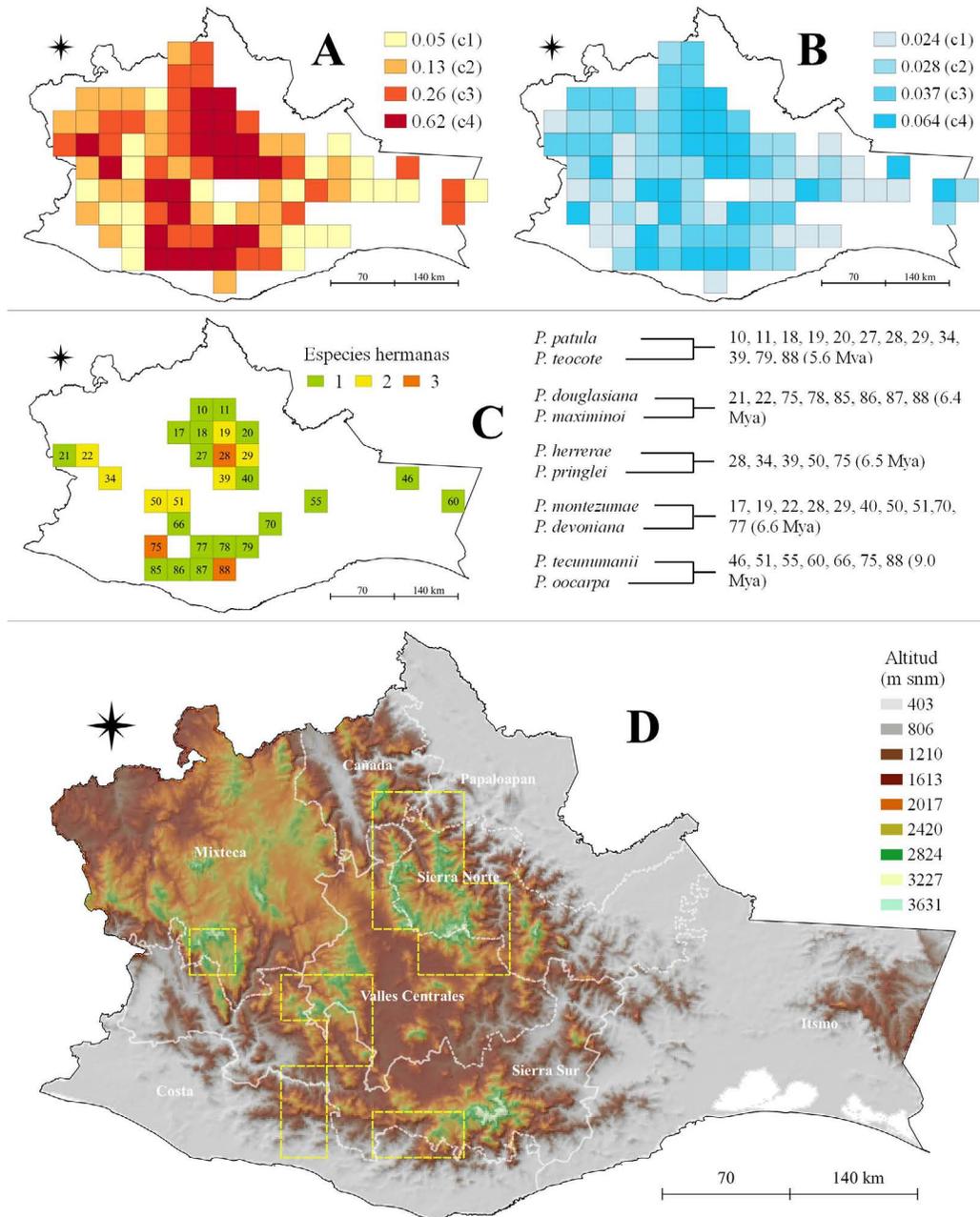


Figura 4. A. Índice de endemismo. B. Índice de endemismo corregido. C. Celdas con presencia de al menos un par de especies hermanas de pino. D. Celdas con alto valor de endemismo de especies de pino (coincidencia espacial entre las celdas de C y los cuartiles superiores de A y B). c1, c2, c3, c4 = cuartiles de A y B. Los tiempos de divergencia fueron obtenidos de Jin *et al.* (2021).

En cambio, la cercanía entre *P. oocarpa*, *P. maximinoi* y *P. tecunumanii* y su preferencia por ambientes cálidos (Figura 3) se detectó en asociación con variables de temperatura (b5, b6, b8) y en celdas con presencia de ellas. Es pertinente mencionar que Rzedowski (2006) señala que, en Oaxaca y Guerrero, la cota altitudinal inferior de *P. oocarpa* es 150 m snm y que, en este trabajo, una celda con presencia de esta especie fue de 146 m snm. Por otra parte, Alba-López *et al.* (2003) señalan que la evapotranspiración real anual y las temperaturas cálidas explican parte de la distribución de *P. oocarpa* en México.

Endemismo de las especies de pino. De acuerdo con Noguera-Urbano (2017) “la coincidencia de áreas de distribución de especies endémicas, definen un patrón de endemismo”. En este sentido, las especies endémicas (*Pinus herrerae* Martínez, *Pinus lawsonii* Roehl, *Pinus pringlei* Shaw, *P. patula*) y cuasiendémicas (*P. teocote*, *P. devoniana*, *P. montezumae*, *P. chiapensis*), son parte de un patrón de endemismo en México. Esta porción de endemismo es portadora de importante información genética y biogeográfica, así como de coexistencia y divergencia entre especies filogenéticamente emparentadas. Sin embargo, esta porción de endemismos (Figura 4D), es solo una parte importante del centro de endemismo del género *Pinus*, que será explorado en estudios posteriores mediante el empleo del rango completo de distribución de estas especies. El conocimiento de estos patrones de endemismo es crítico y determinante en las propuestas de estrategias de uso, manejo y conservación efectiva de especies, en áreas que garanticen su conectividad y faciliten el flujo genético entre las poblaciones del país.

De acuerdo con Villaseñor *et al.* (2021) las rutas biogeográficas de la flora endémica de la zona de transición mexicana (ZTM) entre los reinos neotropical y neártico, atraviesan la Sierra Norte de Oaxaca hasta los macizos montañosos de la Sierra Sur de la entidad. Por su parte, elementos representativos del reino neotropical se distribuyen a lo largo de las vertientes montañosas del pacífico mexicano. Con base en estas evidencias, se apoya la hipótesis de esta investigación, según la cual, Oaxaca es parte de un centro de endemismo del género *Pinus*. La presencia exclusiva de *P. douglasiana*, *P. herrerae*, *P. lawsonii* y *P. leiophylla* en la zona de transición mexicana, refuerzan la hipótesis mencionada. Estas cuatro especies presentan su distribución más sureña en el estado de Oaxaca, mientras que *P. tecunumanii* alcanza en este estado su distribución más norteña.

Si bien, en Oaxaca existe la mayor concentración de endemismo de plantas vasculares de la SMS (Aragón-Parada *et al.* 2021), y de árboles nativos de México (Tellez *et al.* 2020), no existen trabajos sobre endemismo arbóreo para compararse con nuestros resultados. En México las investigaciones de endemismo en el género *Pinus* se han focalizado en regiones con altos niveles de especiación, principalmente en el noreste y occidente de país. La investigación sobre la especiación del género *Pinus* en las regiones del sur de México es nula (Farjon 1996), tampoco existen trabajos sobre endemismo de *Pinus* en el estado de Oaxaca. Sin embargo, debe destacarse que en las áreas de alto endemismo de especies de pino identificadas en este estudio (Figura 4D), también se ha reportado endemismo de musgos y licofitas (Contreras-Medina *et al.* 2021), endemismo para Asteráceas en la Sierra Sur (Villaseñor *et al.* 2021) y Sierra Norte (Suárez-Mota & Villaseñor 2011, Suárez-Mota *et al.* 2018) y alta riqueza de gimnospermas (Contreras-Medina & Luna-Vega 2007), lo que evidencia aún más la importancia ecológica de esa región.

Aunque algunos de los grupos biológicos antes mencionados son filogenéticamente distantes a los pinos, su coincidencia geográfica, ambiental y de alto endemismo en el estado de Oaxaca puede explicarse por la abundancia de áreas topográficamente accidentadas que alteran los patrones de humedad, generan zonas de transición entre tipos de vegetación y a menudo representan barreras físicas para el movimiento de especies (Suárez-Mota & Villaseñor, 2011). Al respecto, Contreras-Medina *et al.* (2021) argumentaron que la heterogeneidad ambiental cataliza procesos de diversificación de especies, propicia un aumento de la biodiversidad y a su vez, podría explicar la aparición de endemismos en diversos grupos biológicos.

Riqueza, endemismo y su relación con variables ambientales. El conocimiento de las relaciones entre la riqueza de especies contribuye al diseño de acciones eficaces de conservación y manejo (Reich *et al.* 2010). Algunos de los hallazgos de esta investigación son coincidentes con otras investigaciones sobre la riqueza y diversidad de especies, aunque tales evidencias no son específicas para especies de pino, sino de formaciones vegetales que ocasionalmente incluyen pinos. Sánchez-González & López-Mata (2005), López-Mata *et al.* (2012) y Arenas-Navarro *et al.* (2020) sostienen que la riqueza de especies está asociada a parámetros topográficos, lo cual es coincidente con la correlación entre la riqueza de pinos y la altitud y la pendiente del terreno (ele y pen; Figura 5) observada en este estudio. En general, los pinos son elementos característicos de zonas con topografía accidentada (Rzedowski 2006), siendo este elemento del paisaje el principal impulsor en la historia evolutiva del género (Jin *et al.* 2021). La amplia heterogeneidad ambiental causada por la combinación de diferente exposición, pendiente y rango altitudinal contribuye a que la riqueza de especies esté fuertemente influenciada por la topografía (Luna-Vega *et al.* 2013). La heterogeneidad

topográfica genera diversidad de ambientes sombreados, húmedos y con baja evapotranspiración que favorecen la presencia de la riqueza de especies (Sánchez-González & López-Mata 2005). Tal diversidad ambiental propicia la conectividad de la distribución típica de las especies de *Pinus* en las zonas montañosas de Oaxaca y del país.

En México, diversas investigaciones han estudiado la relación entre la riqueza de especies arbóreas y las propiedades del suelo como el contenido de carbono orgánico (López-Mata *et al.* 2012), pH (Arenas-Navarro *et al.* 2020, Li *et al.* 2021), textura (Sánchez-González & López-Mata 2005, Reich *et al.* 2010), nitrógeno, calcio, profundidad y materia orgánica (Sánchez-González & López-Mata 2005). Algunos de sus hallazgos apoyan las relaciones entre riqueza de especies de pino y variables edáficas observadas en este estudio (Figura 5). La relación negativa entre la densidad aparente (dap) del suelo y la riqueza de especies de pino (Figura 5) ocasionan que en suelos de mayor compactación se limitan tanto el crecimiento de las raíces finas como la disponibilidad de agua, dificultando la colonización y crecimiento de plantas (Li *et al.* 2021). El carbono orgánico y materia orgánica están íntimamente relacionados; ambas propiedades favorecen la capacidad de retención de nutrientes y facilitan las reacciones químicas como el intercambio catiónico. Además, la cantidad y calidad del cos es esencial y crítico para las interacciones mutualistas de la microbiota que interactúa con las raíces de las plantas (Li *et al.* 2021). Las evidencias de las interacciones positivas entre las relaciones mutualistas de la presencia de hongos endo y ectomicorrizas del suelo y la ocurrencia de especies del género *Pinus*, es un hecho bien conocido (Carrasco-Hernández *et al.* 2010, Álvarez-Lopezello *et al.* 2023).

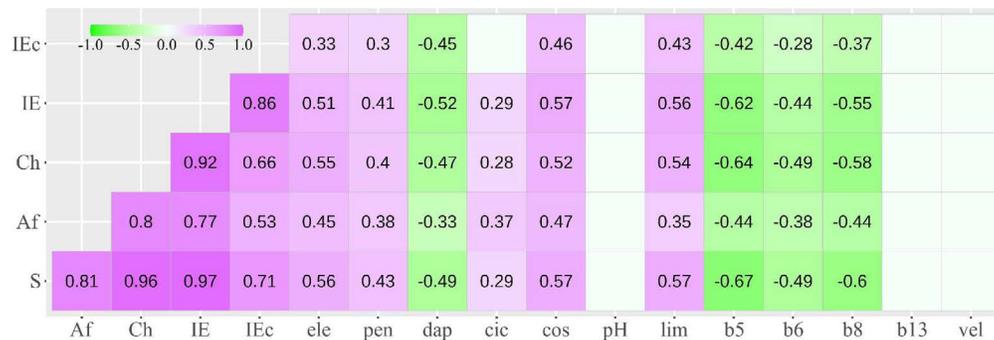


Figura 5. Matriz de correlación de Spearman entre indicadores de riqueza (*S*, *Ch*), diversidad (*Af*), endemismo (*IE*, *IEc*) y variables físico-ambientales (valores promedio en celdas de $\sim 26 \times 26$ km). Los recuadros vacíos representan correlaciones no significativas ($P > 0.01$). ele = altitud; pen = inclinación del terreno; dap = densidad aparente del suelo; cic = capacidad de intercambio catiónico del suelo; cos = carbono orgánico del suelo; lim = porcentaje de limo en el suelo; b5 = Temperatura máxima del mes más cálido; b6 = temperatura mínima del mes más frío; b8 = temperatura media del trimestre más húmedo; b13 = precipitación del mes más lluvioso; vel = velocidad del viento.

Los suelos de textura fina propician diversos beneficios para las raíces de los árboles, *e.g.*, mejoran la conductividad hidráulica, promueven mayor cantidad de la biota (hongos y bacterias) y favorecen su migración a través de la red de poros (Xia *et al.* 2020), mayor retención de agua y aumento del intercambio catiónico (Dubbin *et al.* 2006), lo que resulta en mayor disponibilidad y accesibilidad de recursos para los árboles. Lo anterior contribuye a explicar el hecho de que la riqueza de especies de pino se relacione de forma positiva con el porcentaje de limo en el suelo (lim; Figura 5). Estudios como el de Sánchez-González & López-Mata (2005) también describen una relación positiva entre suelos con textura fina y la riqueza de especies en un gradiente altitudinal (que incluye especies de pino) de la Faja Volcánica Transmexicana.

Se ha sugerido que la presencia de pinos como grupo dominante en los ecosistemas propicia la acidez del suelo (Galindo-Jaimes *et al.* 2002), por lo que cabría esperar una relación negativa entre la riqueza de especies de pino y el pH. En efecto, las celdas con mayor riqueza de pinos en Oaxaca se ubicaron en zonas con suelo ácido (Material suplementario, Figura S2A); sin embargo, no se observó una correlación estadísticamente significativa ($P < 0.001$) entre el pH y los indicadores de riqueza de especies de pino considerados en este estudio (Figura 5), lo cual es coincidente con lo reportado por Jin *et al.* (2021) en celdas de gran tamaño (100×100 km) en México. La falta de correlación estadísticamente significativa entre la riqueza de pinos y el pH podría ser ocasionado por la poca variación de esta variable (Maciel-Nájera *et al.* 2021) en el área de estudio (una diferencia de 1.8 unidades entre el mínimo y el máximo por celda).

La temperatura es un impulsor importante de la riqueza de especies en escalas amplias (Pausas *et al.* 2003). En este trabajo, se identificó una correlación negativa entre la riqueza de especies de pino y las variables de temperatura (b5, b6 y b8; [Figura 5](#)), que es coincidente con lo documentado por Jin *et al.* (2021) en celdas de gran tamaño (100 × 100 km) en México. Por otro lado, es conocido que la altitud y la temperatura se relacionan de forma negativa (Sánchez-González & López-Mata 2005), lo que también resultó evidente en el área de estudio ($r = -0.84$ a -0.97 ; $P < 0.01$). El incremento de temperatura ocasionado por la disminución de la altitud, resulta en un aumento de la transpiración de las plantas. En esta lógica, los pinos (plantas c3) son poco competitivos en ambientes cálidos (baja altitud), debido a que deben cerrar los estomas con mayor frecuencia para evitar la pérdida de agua, alterando el equilibrio de CO₂-oxígeno en las hojas y condicionando la asimilación de algunos nutrientes (Miyazawa *et al.* 2018), lo que impacta directamente sobre su crecimiento y competitividad. Estas relaciones podrían explicar, en parte, que pocas especies de pino prosperen de manera natural en áreas de altitud baja y temperaturas altas. En el área de estudio, solo *P. oocarpa*, *P. tecunumanii* y *P. maximinoi* se distribuyen por debajo de los 500 m snm.

La falta de correlación significativa entre la riqueza de pinos y la precipitación (b13) se explica por el patrón de variación de la precipitación a través del área estudiada. Se observó que Oaxaca experimenta un gradiente de baja precipitación que atraviesa su territorio de noroeste a sureste, causado por la presencia de la Sierra Sur y Sierra Norte (Material suplementario, [Figura S2C, D](#)). Ambos macizos montañosos causan un efecto de sombra orográfica que ocasiona que gran parte de la humedad transportada por vientos oceánicos se deposite en sus vertientes de barlovento expuestas al Océano Pacífico y Golfo de México, respectivamente. En conjunto con lo anterior, el tamaño de celda utilizado provocó que, en esas áreas montañosas, algunas celdas (*e.g.*, 4, 10, 19, 29; Material suplementario, [Figura S2C, D](#)) contengan una mezcla de altos y bajos valores de precipitación (en base a las variables originales de ~ 1 km² de resolución). La variabilidad que enmascara el uso de celdas de gran tamaño, aunado al criterio oportunista de los datos de ocurrencia (al provenir de colectas de herbarios) pudieron haber influenciado la ausencia de significancia estadística entre la conocida relación negativa entre la precipitación y la riqueza de pinos (Alba-López *et al.* 2003).

De forma contraria a los indicadores de riqueza, las medidas de endemismo (*IE* e *IEc*) no han sido anteriormente relacionados con factores ambientales. Sin embargo, al ser medidas derivadas de datos de especies (ocurrencia y abundancia de registros) es de esperar que presenten un patrón de correlación similar (positivo y negativo; [Figura 5](#)) a lo observado entre la riqueza de especies y el conjunto de variables ambientales. En ese sentido, la corrección realizada al *IE* ocasionó una disminución (26 % en promedio) en la magnitud de la correlación del *IEc* con las variables ambientales, lo que a su vez explica que este indicador haya presentado correlaciones de menor magnitud y la ausencia de significancia estadística con algunas variables ([Figura 5](#)).

En este trabajo se emplearon datos recopilados de colectas de herbario y de publicaciones y artículos científicos. Su utilidad evidenció que son una de las maneras más eficientes de explorar los patrones espaciales de riqueza y diversidad de especies a diferentes contextos geográficos (*e.g.*, Villaseñor *et al.* 2006, Suárez-Mota *et al.* 2013, Estrada-Sánchez *et al.* 2019, Contreras-Medina *et al.* 2021, Jin *et al.* 2021). Por lo anterior, consideramos que esta investigación presenta evidencia importante sobre la distribución de la riqueza y nivel de endemismo de pinos y su relación con su ambiente en regiones de alta importancia para el sector forestal mexicano como lo es Oaxaca.

En conclusión, se ha evidenciado que algunas zonas de las regiones Sierra Norte, Sierra Sur y en menor medida La Mixteca y La Cañada son las regiones de mayor riqueza y diversidad de especies de pino en Oaxaca. En orden de importancia, los factores ambientales más influyentes sobre la configuración geográfica actual del género *Pinus* en Oaxaca fueron la topografía (altitud y pendiente del terreno), el suelo (densidad aparente, capacidad de intercambio catiónico, textura, carbono orgánico y pH) y la temperatura (del trimestre más húmedo, mínima del mes más frío y máxima del mes más cálido). La riqueza y endemismo de pinos en Oaxaca se correlacionó de forma positiva con la altitud, pendiente del terreno, capacidad de intercambio catiónico, carbono orgánico y porcentaje de limo en el suelo, mientras que de forma negativa con la densidad aparente del suelo y la temperatura (temperatura media del trimestre más húmedo, mínima del mes más frío y máxima del mes más cálido).

Material suplementario

Se puede acceder al material complementario de este artículo aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.3490>

Agradecimientos

Agradecemos profundamente a los revisores anónimos y al editor de sección por sus valiosos comentarios y sugerencias, mismas que mejoraron el manuscrito original.

Literatura citada

- Alba-López MP, González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Castillo-Santiago MÁ. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus ssp.* en la Altiplanicie Central de Chiapas, México. *Botanical Sciences* **73**: 7-15. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1675>
- Álvarez-Lopezello J, Robles C, Hernández-Cuevas LV, del Castillo RF, Tejocote-Pérez M, Rivera-Becerril F. 2023. Checklist of the arbuscular mycorrhizal fungi of Oaxaca, an important hotspot of biodiversity in Mexico. *Botanical Sciences* **101**: 699-712. <https://doi.org/10.17129/botsci.3238>
- Aragón-Parada J, Rodríguez A, Munguía-Lino G, De-Nova JA, Salinas-Rodríguez MM, Carrillo-Reyes P. 2021. Las plantas vasculares endémicas de la Sierra Madre del Sur, México. *Botanical Sciences* **99**: 643-660. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2682>
- Arenas-Navarro M, García-Oliva F, Torres-Miranda A, Téllez-Valdés O, Oyama K. 2020. Environmental filters determine the distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot in Western Mexico. *Botanical Sciences* **98**: 219-237. DOI: <https://doi.org/10.17129/BOTSCI.2398>
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2018. *Numerical ecology with R*. Quebec, Canadá: Springer International Publishing. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2> ISBN: 978-3-319-71403-5
- Carrasco-Hernández V, Pérez-Moreno J, Espinosa-Hernández V, Almaraz-Suárez JJ, Quintero-Lizaola R, Torres-Aquino M. 2010. Characterization of mycorrhizas established between two edible wild mushrooms and native pines of Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* **1**: 567-577.
- Chao A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* **11**: 265-270.
- CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2023. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad [SNIB]. [Sistema nacional de información sobre la biodiversidad](#) (accessed July 20, 2023).
- CONAFOR [Comisión Nacional Forestal]. 2023. *Datos abiertos - Sistema Nacional de Información Forestal. Autorizaciones de aprovechamiento y superficie incorporada al manejo forestal maderable vigente 2021*. <https://snif.cnf.gob.mx/datos-abiertos/> (accessed February 5, 2023)
- Contreras-Medina R, García-Martínez AI, Ramírez-Martínez JC, Espinosa D, Balam-Narváez R, Luna-Vega I. 2021. Biogeographic analysis of ferns and lycophytes in Oaxaca: A mexican beta-diverse area. *Botanical Sciences*, **100**: 204-222. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2844>
- Contreras-Medina R, Luna-Vega I. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* **16**: 1803-1821. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9072-3>
- Crisp MD, Laffan S, Linder HP, Monro A. 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* **28**: 183-198. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00524.x>
- Dubbin WE, Penn MG, Hodson ME. 2006. Edaphic influences on plant community adaptation in the Chiquibul forest of Belize. *Geoderma* **131**: 76-88. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2005.03.003>
- Eckenwalder JE. 2009. *Conifers of the world: the complete reference*. Portland, USA: Timber Press. ISBN: 978-0-88192-974-4.

- Estrada-Sánchez I, García-Cruz J, Espejo-Serna A, López-Ortega G. 2019. Identification of areas of endemism in the Mexican cloud forests based on the distribution of endemic epiphytic bromeliads and orchids. *Phytotaxa* **397**: 129-145. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.397.2.1>
- Farjon A. 1996. Biodiversity of *Pinus* (Pinaceae) in Mexico: Speciation and palaeo-endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* **121**: 365-384. DOI: <https://doi.org/10.1006/bojl.1996.0041>
- Farjon A. 2005. Index of botanical names of pines. In: Farjon, A. ed, *Pines, 2nd revised edition*. Leiden, The Netherlands: Brill, pp. 232-235. ISBN: 9789047415169
- Farjon A. 2017. *A handbook of the world's conifers (2nd ed.)*. Leiden, The Netherlands: Brill. ISBN: 978-90-04-32449-7
- Farjon A, Filer D. 2013. *An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status*. Leiden, The Netherlands: Brill. ISBN: 978-90-04-21180-3
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology* **12**: 42-58. DOI: <https://doi.org/10.2307/1411>
- Galindo-Jaimes L, González-Espinosa M, Quintana-Ascencio P, García-Barríos L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, México. *Plant Ecology* **162**: 259-272. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1020309004233>
- García-Mendoza AJ, Ordoñez MJ, Briones Salas M. 2004. *Diversidad de Oaxaca*. D.F., México: Instituto de Biología UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wild Fund. ISBN: 970-322-04-52.
- García-Mendoza AJ, Meave JA. 2011. *Diversidad florística de Oaxaca: de musgos a angiospermas*. D.F., México: Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-607-02-2434-8
- Gernandt DS, Pérez-De La Rosa JA. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 126-133. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**: 1-99.
- Hengl T, De Jesus JM, MacMillan RA, Batjes NH, Heuvelink GBM, Ribeiro E, Samuel-Rosa A, Kempen B, Leenaars JGB, Walsh MG, Gonzalez MR. 2014. SoilGrids1km - Global soil information based on automated mapping. *Plos One* **9**: e105992. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105992>
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965-1978. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hijmans RJ, Guarino L, Mathur P. 2012. DIVA-GIS. Ver. 7.5. A geographic information system for the analysis of species distribution data. <http://www.diva-gis.org> (accessed August 5, 2023)
- IUCN [International Union for Conservation of Nature]. 2012. *IUCN Red list categories and criteria. Version 3.1 Second edition*. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. ISBN: 978-2-8317-1435-6
- Jin WT, Gernandt DS, Wehenkel C, Xia XM, Wei XX, Wang XQ. 2021. Phylogenomic and ecological analyses reveal the spatiotemporal evolution of global pines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **118**: 1-11. DOI: <https://doi.org/10.1073/PNAS.2022302118>
- Kerr JT. 1997. Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology* **11**: 1094-1100. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96089.x>
- Leigh EGJ. 1999. *Tropical forest ecology: a view from Barro Colorado Island*. Nueva York: Oxford University Press. ISBN: 0-19-509602-9
- Li Z, Liang M, Li Z, Mariotte P, Tong X, Zhang J, Dong L, Zheng, Y, Ma W, Zhao L, Wang L, Wen L, Tuvshintogtokh I, Gornish ES, Dang Z, Liang C, Li FY. 2021. Plant functional groups mediate effects of climate and soil factors on species richness and community biomass in grasslands of Mongolian Plateau. *Journal of Plant Ecology* **14**: 679-691. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab021>
- López-Mata L, Villaseñor JL, Cruz-Cárdenas G, Ortiz E, Ortiz-Solorio C. 2012. Predictores ambientales de la riqueza

- za de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Botanical Sciences* **90**: 27-36. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.383>
- Luna-Vega I, Espinosa D, Rivas G, Contreras-Medina R. 2013. Geographical patterns and determinants of species richness in Mexico across selected families of vascular plants: Implications for conservation. *Systematics and Biodiversity* **11**: 237-256. DOI: <https://doi.org/10.1080/14772000.2013.797517>
- Maciel-Nájera JF, González-Elizondo MS, Hernández-Díaz JC, López-Sánchez CA, Bailón-Soto CE, Carrillo-Parra A, Wehenkel C. 2021. Influence of environmental factors on forest understorey species in Northern Mexico. *Forests* **12**: 1198. DOI: <https://doi.org/10.3390/f12091198>
- Martin MP, Peters CM, Asbjornsen H, Ashton MS. 2021. Diversity and niche differentiation of a mixed pine-oak forest in the Sierra Norte, Oaxaca, Mexico. *Ecosphere* **12**: e03475. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.3475>
- Miyazawa SI, Nishiguchi M, Futamura N, Yukawa T, Miyao M, Maruyama TE, Kawahara T. 2018. Low assimilation efficiency of photorespiratory ammonia in conifer leaves. *Journal of Plant Research* **131**: 789-802. <https://doi.org/10.1007/s10265-018-1049-2>
- Morrone JJ, Escalante T, Rodríguez-Tapia G. 2017. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa* **4277**: 277-279. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8>
- Noguera-Urbano EA. 2016. Areas of endemism: travelling through space and the unexplored dimension. *Systematics and Biodiversity* **14**: 131-139. DOI: <https://doi.org/10.1080/14772000.2015.1135196>
- Noguera-Urbano EA. 2017. El endemismo: diferenciación del término, métodos y aplicaciones. *Acta Zoológica Mexicana* **33**: 89-107. DOI: <https://doi.org/10.21829/azm.2017.3311016>
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB. 2022. *vegan* Community Ecology Package. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> (accessed July 15, 2022)
- Pausas JG, Carreras J, Ferré A, Font X. 2003. Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* **14**: 661-668. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02198.x>
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (accessed April 5, 2022)
- Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J. eds. 1993. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. New York: Oxford University Press. ISBN: 0-19-506674-X
- Reich RM, Bonham CD, Aguirre-Bravo C, Chazaro-Basañeza M. 2010. Patterns of tree species richness in Jalisco, Mexico: Relation to topography, climate and forest structure. *Plant Ecology* **210**: 67-84. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9738-5>
- Ríos-Altamirano A, Alfonso-Corrado C, Aguirre-Hidalgo V, Ángeles-Pérez G, Mendoza-Díaz MM, Rodríguez-Rivera V, Roldán-Felix E, Clark-Tapia R. 2016. Abundancia y distribución del género *Pinus* en Capulálpam de Méndez, Sierra Juárez, Oaxaca. *Madera y Bosques* **22**: 61-74. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2016.2231457>
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México Edición digital*. DF, México:, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf (accessed September 15, 2023).
- Sáenz-Romero C, Rehfeldt GE, Crookston NL, Duval P, St-Amant R, Beaulieu J, Richardson BA. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* **102**: 595-623. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-009-9753-5>
- Sánchez-González A. 2008. Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y Bosques* **14**: 107-120. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2008.1411222>
- Sánchez-González A, López-Mata L. 2005. Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distributions* **11**: 567-575. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00186.x>
- Sandoval-García R, González-Cubas R, Bautista-Cruz A. 2020. Asociación ecológica de *Pinus pseudostrobus* (Pinaceae) como respuesta de las variaciones biogeográficas en el Centro-Sur de México. *Acta Botanica Mexicana* **127**: e1627. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1627>

- Suárez-Mota ME, Téllez-Valdés O, Lira-Saade R, Villaseñor JL. 2013. Una regionalización de la Faja Volcánica Transmexicana con base en su riqueza florística. *Botanical Sciences* **91**: 93-105. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.405>
- Suárez-Mota ME, Villaseñor JL. 2011. Las compuestas endémicas de Oaxaca, México: Diversidad y distribución. *Boletín de La Sociedad Botánica de México* **88**: 55-66. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.308>
- Suárez-Mota ME, Villaseñor JL, Ramírez-Aguirre MB. 2018. Sitios prioritarios para la conservación de la riqueza florística y el endemismo de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* **124**: 49-74. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm124.2018.1296>
- Tellez O, Mattana E, Diazgranados M, Kühn N, Castillo-Lorenzo E, Lira R, Montes-Leyva L, Rodriguez I, Ortiz CMF, Way M, Dávila P, Ulian T. 2020. Native trees of Mexico: Diversity, distribution, uses and conservation. *PeerJ* **8**: 1-26. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.9898>
- ter Braak CJF. 1989. CANOCO - an extension of DECORANA to analyze species-environment relationships. *Hydrobiologia* **184**: 169-170. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02392953>
- Villaseñor JL. 2016. Catálogo de las plantas vasculares nativas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **87**: 559-902. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Villaseñor JL, Delgadillo C, Ortiz E. 2006. Biodiversity hotspots from a multigroup perspective: mosses and senecios in the Transmexican Volcanic Belt. *Biodiversity and Conservation* **15**: 4045-4058. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-005-3056-6>
- Villaseñor JL, Ortiz E, Juárez D. 2021. Transition zones and biogeographic characterization of endemism in three biogeographic provinces of central Mexico. *Botanical Sciences*, **99**: 938-954. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2768>
- Xia Q, Rufty T, Shi W. 2020. Soil microbial diversity and composition: Links to soil texture and associated properties. *Soil Biology and Biochemistry* **149**: 107953. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107953>

Editor de sección: Enrique Jurado

Author contributions: LSD reunió, organizó y analizó los datos y redactó el manuscrito. JRVL, LLM, GAP y HMDLSP revisaron y mejoraron el manuscrito en todas sus fases.

Entidades Financiadoras: Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología (CONAHCYT) de México, por la beca otorgada al primer autor para la realización de estudios doctorales durante los cuales se realizó esta investigación.

Conflictos de interés: Los autores declaran que no existe conflicto de interés de ningún tipo.