



# COLEGIO DE POSTGRADUADOS

---

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

## **PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN LOS ANILLOS DE CRECIMIENTO DE *Pinus hartwegii* Lindl. EN RELACIÓN AL CAMBIO CLIMÁTICO**

YARELI SOTO CARRASCO

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

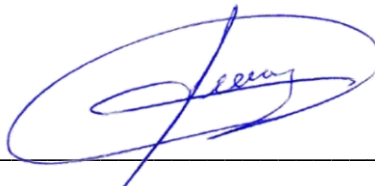
2021

La presente tesis titulada: “**Plasticidad fenotípica en los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* Lindl. en relación al cambio climático**”, realizada por la alumna: Yareli Soto Carrasco, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS  
FORESTALES

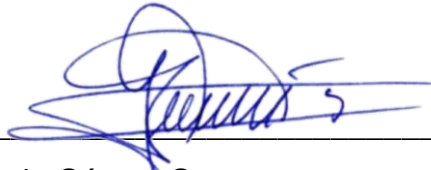
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



Dr. J. Jesús Vargas Hernández

ASESOR



Dr. Armando Gómez Guerrero

ASESOR



Dr. Philippe Rozenberg

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Septiembre de 2021

**PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN ANILLOS DE CRECIMIENTO DE *Pinus hartwegii* Lindl. EN RELACIÓN AL CAMBIO CLIMÁTICO**

**Yareli Soto Carrasco, M.C.  
Colegio de Postgraduados, 2021**

**RESUMEN**

El cambio climático en curso repercutirá en mayor medida en el crecimiento de los bosques de montaña que se encuentran en los extremos altitudinales de su distribución natural. La evaluación de la dinámica en el crecimiento radial de los árboles en el tiempo permite conocer la forma en que los bosques se adaptan a un clima cambiante. Se analizó la variación interanual y plasticidad fenotípica (PF) de los componentes del anillo (CA) de crecimiento [ancho total del anillo, de madera temprana y tardía (ATA, AEW y ALW), y densidad total, de madera temprana, tardía, mínima y máxima (DTA, DEW, DLW, DMI y DMA)] durante el periodo 1960-2017, en los extremos altitudinales de la distribución de *Pinus hartwegii* Lindl. en Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tláloc (T). El valor promedio de los CA fue mayor en el extremo inferior. Se encontró una fuerte correlación de ATA con AEW ( $r \geq 0.95$ ) y ALW ( $r \geq 0.78$ ), DTA con DEW ( $r \geq 0.83$ ) y DMI ( $r \geq 0.72$ ), DEW con DMI ( $r \geq 0.92$ ), y DLW con DMA ( $r \geq 0.92$ ) en los dos extremos, pero las otras correlaciones no fueron homogéneas entre elevaciones y montañas. La tendencia de los CA a lo largo del periodo varió entre montañas y elevaciones; en P y O muestran un aumento en el extremo altitudinal superior y una reducción en el extremo inferior, mientras que en T la tendencia es contraria. Las correlaciones significativas de los CA con las variables climáticas fueron mayores en T, positivas con la temperatura (excepto ATA en el extremo inferior) y negativas con la precipitación en ambos extremos altitudinales (excepto ATA y DMA en el extremo inferior). La proporción de árboles con normas de reacción (NR) significativas para los CA con respecto a la temperatura ( $T_{med}$ ) fue mayor que con respecto a precipitación ( $P_t$ ) (55% vs 25%). La mayoría de los árboles ( $\geq 73\%$ ) presentaron NR significativas para dos o más CA, con un comportamiento similar en ambos extremos altitudinales. Con excepción de las NR con pendiente positiva ( $NR_p$ ) para ATA y pendiente negativa ( $NR_n$ ) para DMA en T, no hubo diferencias entre extremos altitudinales en el número de árboles con

NR significativas. La pendiente media de las NR de algunos CA difirió entre extremos altitudinales (por ejemplo, ATA en P y ALW en T). En general, la magnitud de la PF para  $NR_p$  y  $NR_n$  de los CA fue mayor en el extremo inferior. Los resultados indican una amplia variación individual en PF en las poblaciones de *Pinus hartwegii* localizadas en los extremos de su distribución altitudinal en estas montañas, importante en la adaptación a la fluctuación interanual del clima en estos ambientes extremos.

**Palabras clave:** Adaptación, cambio climático, componentes del anillo de crecimiento, normas de reacción, plasticidad fenotípica, variabilidad interanual,

**PHENOTYPIC PLASTICITY IN *Pinus hartwegii* Lindl. GROWTH RINGS IN  
RELATION TO CLIMATE CHANGE**

**Yareli Soto Carrasco, M.C.  
Colegio de Postgraduados, 2021**

**ABSTRACT**

Climate change will have a greater impact on growth of mountain forests located at the altitudinal extremes of their natural distribution. The evaluation of radial growth dynamics of trees over time allows us to know how forests adapt to a changing climate. Inter-annual variation and phenotypic plasticity (PP) of growth ring components (RC) [ring, early- and late-wood width (RW, EWW and LWW), and ring, early-, late-wood, minimum and maximum density (RD, EWD, LWD, MiD and MaD) during the 1960-2017 period was analyzed in the altitudinal extremes of *Pinus hartwegii* Lindl. distribution in Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) and Monte Tlálloc (T). Average values of RC was greater at the low altitudinal end. Strong correlations were found for RW with EWW ( $r \geq 0.95$ ) and LWW ( $r \geq 0.78$ ), RD with EWD ( $r \geq 0.83$ ) and MiD ( $r \geq 0.72$ ), EWD with MiD ( $r \geq 0.92$ ), and LWD with MaD ( $r \geq 0.92$ ) at both extremes, but all other correlations were not homogeneous across altitude or mountains. Time trends of RC varied between mountains and altitude; in P and O there was an increasing trend at the upper extreme and a decreasing trend at the lower extreme, while in T trends were in the opposite way. Significant correlations of RC with climate variables were stronger in T, positive with temperature (except RW at lower extreme) and negative with precipitation at both altitudinal extremes (except RW and MaD at the lower extreme). The proportion of trees with significant reaction norms (RN) for RC with respect to temperature ( $T_{med}$ ) was higher than with precipitation ( $P_t$ ) (55% vs 25%). Most trees ( $\geq 73\%$ ) presented significant RN for two or more RC, with a similar pattern in both altitudinal extremes. With the exception of RN with positive slope ( $RN_p$ ) for RW and negative slope ( $RN_n$ ) for MaD in T, there were no differences between altitudinal extremes in the number of trees with significant RN. Average slope of RN for some RC differed between altitudinal extremes (for example, RW in P and LWW in T). In general, magnitude in PP for  $RN_p$  and  $RN_n$  of RC was higher at the lower end. Results indicate a broad individual

variation in PP in *Pinus hartwegii* populations located at both extremes of its altitudinal distribution in these mountains, important in the adaptation to the interannual fluctuation of climate in these extreme environments.

**Key words:** Adaptation, climate change, growth ring components, inter-annual variation, phenotypic plasticity, reaction norms.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Colegio de Postgraduados, por su excelencia académica, en especial al Postgrado Forestal por haberme brindado la oportunidad de continuar con mi formación profesional durante este tiempo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por haber financiado mis estudios de maestría.

Al Dr. J. Jesús Vargas Hernández, por ser un excelente profesor y guía durante este proceso, por brindarme su tiempo, conocimientos, experiencia y por dejarme con ganas de mucho más en este camino de la ciencia. Gracias por su paciencia, sin sus reuniones continuas este trabajo no se hubiese podido concluir.

Al Dr. Armando Gómez Guerrero, por sus correcciones puntuales, acertados consejos y por el tiempo invertido para la mejora de este trabajo.

Al Dr. Philippe Rozenberg, por los datos compartidos, las valiosas observaciones y el tiempo que dedico a la revisión de este manuscrito.

A todos aquellos que hicieron posible la colecta de las muestras en campo, el traslado al laboratorio y su datación para después compartirlas conmigo y así poder realizar este trabajo.

## DEDICATORIA

*A mis padres, por estar ahí durante este proceso.  
A mí, por perseguir mis sueños, sigo en pie en el camino y voy por más.*



## CONTENIDO

RESUMEN .....	iii
ABSTRACT .....	v
AGRADECIMIENTOS .....	vii
DEDICATORIA.....	viii
LISTA DE CUADROS .....	xii
LISTA DE FIGURAS .....	xiii
INTRODUCCIÓN GENERAL .....	1
Literatura citada .....	6
CAPÍTULO 1. DINÁMICA INTERANUAL DE FORMACIÓN DE MADERA EN <i>Pinus hartwegii</i> EN LOS EXTREMOS DE SU DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL EN EL CENTRO-ORIENTE DE MÉXICO.....	9
1.1 RESUMEN .....	9
1.2 SUMMARY .....	10
1.3 INTRODUCCIÓN .....	11
1.4 MATERIALES Y MÉTODOS .....	14
1.4.1 Localización del área de estudio y las poblaciones muestreadas .....	14
1.4.2 Descripción biofísica de los sitios .....	15
1.4.3 Obtención y procesamiento de las muestras de madera .....	16
1.4.4 Análisis de los datos densitométricos .....	17
1.5 RESULTADOS.....	19
1.5.1 Características promedio de los anillos de crecimiento (1960- 2017).....	19
1.5.2 Estructura de las correlaciones entre las características de los anillos de crecimiento .....	21
1.5.3 Tendencia de las características de los anillos de crecimiento (1960-2017) .....	23
1.5.4 Relación de las características de los anillos con las variables climáticas .....	25
1.6 DISCUSIÓN .....	27

1.6.1	Diferencias en las características promedio de los anillos .....	27
1.6.2	Estructura de correlaciones entre las características de los anillos .....	29
1.6.3	Tendencia de las características de los anillos de crecimiento (1960-2017) .....	30
1.6.4	Relación de las características de los anillos con las variables climáticas .....	32
1.7	CONCLUSIONES .....	35
1.8	LITERATURA CITADA.....	36
CAPÍTULO 2. PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN ANILLOS DE CRECIMIENTO DE <i>Pinus hartwegii</i> EN LOS EXTREMOS DE SU DISTRIBUCION ALTITUDINAL EN EL CENTRO-ORIENTE DE MÉXICO .....		
2.1	RESUMEN .....	45
2.2	SUMMARY .....	46
2.3	INTRODUCCIÓN .....	47
2.4	MATERIALES Y MÉTODOS .....	51
2.4.1	Obtención y procesamiento de las muestras de madera .....	51
2.4.2	Análisis de los datos densitométricos .....	52
2.4.3	Obtención de datos climáticos .....	53
2.4.4	Construcción de las NR y estimación de la PF .....	53
2.5	RESULTADOS.....	55
2.5.1	Proporción de árboles con NRs .....	55
2.5.2	Variación intra-poblacional en PF de los componentes .....	57
2.5.3	Proporción de árboles con NRp y NRn .....	57
2.5.4	Magnitud de la PF (pendiente promedio de las NR) .....	57
2.5.5	Coeficiente de determinación (R <sup>2</sup> ) de NRp y NRn.....	61
2.6	DISCUSIÓN .....	62
2.6.1	Diferencias entre variables climáticas en las NR de los componentes del anillo .....	62

2.6.2 Variación intra-poblacional en NR y PF .....	63
2.6.3 Efecto de la elevación y montaña en la magnitud de PF .....	65
2.7 CONCLUSIONES .....	68
2.8 LITERATURA CITADA.....	69
CONCLUSIONES GENERALES.....	76

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.1 Localización geográfica de los sitios de muestreo donde se recolectaron las muestras de <i>Pinus hartwegii</i> . .....	16
Cuadro 1.2 Características climáticas y tipo de suelo en los sitios de estudio de <i>Pinus hartwegii</i> en los extremos inferior y superior de su distribución natural. ....	16
Cuadro 1.3 Significancia estadística (valor de P) del efecto de la montaña, elevación y su interacción en los valores promedio de las características evaluadas en los anillos de crecimiento de <i>Pinus hartwegii</i> durante el periodo 1960-2017. ....	19
Cuadro 1.4 Valores promedio ( $\pm$ e.e.) de las características de los anillos de crecimiento de <i>Pinus hartwegii</i> durante el periodo 1960-2017 en tres montañas del Eje Neovolcánico. ....	19
Cuadro 1.5 Valores promedio ( $\pm$ e.e.) de las características de los anillos de crecimiento de <i>Pinus hartwegii</i> durante el periodo 1960-2017 en los dos extremos de la distribución altitudinal de la especie en tres montañas del Eje Neovolcánico. ....	20
Cuadro 1.6 Matriz de correlaciones de Pearson entre las características de anchura y densidad de los anillos de crecimiento durante el periodo de crecimiento 1960-2017 en los extremos inferior (abajo de la diagonal) y superior (arriba de la diagonal) de la distribución altitudinal de <i>Pinus hartwegii</i> en las montañas Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tláloc (T). ....	22
Cuadro 2.1 Localización geográfica de los sitios de muestreo de <i>Pinus hartwegii</i> . ....	52

## LISTA DE FIGURAS

<p>Figura 1.1 Localización geográfica de las tres montañas del Sistema Neovolcánico Transmexicano en las que se muestrearon las poblaciones naturales de <i>Pinus hartwegii</i> ubicadas en los extremos altitudinales de su distribución natural.....</p>	15
<p>Figura 1.2 Valores promedio de las características de anchura (a) y densidad (b) de los anillos de crecimiento durante el periodo 1960-2017 en los extremos inferior (rojo) y superior (azul) de la distribución altitudinal de <i>Pinus hartwegii</i> en las montañas Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tláloc (T). El significado de las variables ATA, AEW, ALW, DTA, DEW, DLW, DMI y DMA se indica en el Cuadro 1.3. ....</p>	21
<p>Figura 1.3 Comportamiento promedio de las características ATA (a), ALW (b), DTA (c) y DMA (d), temperatura media °C (e), en los dos extremos altitudinales de las montañas Cofre de Perote (columna1), Pico de Orizaba (columna 2) y Monte Tláloc (columna 3) en el periodo 1960 a 2017. La línea roja indica el extremo altitudinal inferior y la azul el superior. El significado de las variables ATA, ALW, DTA, y DMA se indica en el cuadro 1.3. ....</p>	24
<p>Figura 1.4 Correlaciones entre las características de los anillos de crecimiento (ATA, ALW, DTA y DMA) con los valores anuales de temperatura mínima (<math>T_{min}</math>), media (<math>T_{med}</math>) y máxima (<math>T_{max}</math>), precipitación (<math>P_t</math>), índice de aridez (<math>I_{aa}</math>) y déficit de humedad climática (<math>d_{hc}</math>) en los extremos inferior (rojo) y superior (azul) de la distribución altitudinal de <i>Pinus hartwegii</i> en las montañas Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tláloc (T). Todos los coeficientes de correlación son significativos en el nivel <math>&lt;0.0001</math> (***) , <math>&lt;0.001</math> (**) o <math>&gt;0.01</math> (*). El significado de las variables ATA, ALW, DTA, y DMA se indica en el cuadro 1.3.....</p>	26

Figura 2.1 Ejemplo de NR estimadas para ATA con respecto a $T_{med}$ en tres árboles distintos del extremo inferior en Cofre de Perote con NR a) significativa positiva ( $NR_p$ ); b) significativa negativa ( $NR_n$ ); y c) no significativa o nula. ....	54
Figura 2.2 (a) Porcentaje total de árboles de <i>Pinus hartwegii</i> en las tres montañas con NR nulas (barras claras) y NR significativas (barras grises) con respecto a $T_{min}$ , $T_{med}$ , $T_{max}$ y $P_t$ y (b) para ATA=ancho total del anillo; ALW=ancho de madera tardía; DTA=densidad del anillo; y DMA=densidad máxima del anillo con respecto a $T_{med}$ . ....	55
Figura 2.3 Porcentaje de árboles de <i>Pinus hartwegii</i> con NR significativas para diferente número de componentes del anillo de crecimiento (0 a 4) con respecto a la temperatura media ( $T_{med}$ ) en las poblaciones del extremo altitudinal inferior (color rojo) y superior (color azul) de las tres montañas. ....	56
Figura 2.4 Porcentaje de árboles de <i>Pinus hartwegii</i> con NR significativas en el extremo altitudinal inferior (color rojo) y superior (color azul) de las tres montañas, para los diferentes componentes del anillo (ATA, ALW, DTA y DMA) con respecto a $T_{med}$ . El significado de las variables ATA, ALW, DTA y DMA se indica en la Figura 2.2. ....	56
Figura 2.5 NR significativas con pendiente positiva ( $NR_p$ ) y negativa para ATA (a), ALW (b), DTA (c) y DMA (d) con respecto a $T_{med}$ en el extremo altitudinal inferior (líneas rojas) y superior (líneas azules) de la distribución de <i>Pinus hartwegii</i> en las montañas Cofre de Perote (columna1), Pico de Orizaba (columna 2) y Monte Tláloc (columna 3) El significado de las variables ATA, ALW, DTA y DMA se indica en la Figura 2.2. ....	58
Figura 2.6 Proporción de árboles con NR de pendiente positiva (línea verde) y negativa (línea amarilla) para ATA (a), ALW (b), DTA (c) y DMA (d) con respecto a $T_{med}$ en el extremo inferior y superior de la distribución altitudinal de <i>Pinus hartwegii</i> en las montañas Cofre de Perote Pico de Orizaba y Monte Tláloc. El asterisco indica	

diferencias significativas entre extremos altitudinales. El significado de las variables ATA, ALW, DTA y DMA se indica en la Figura 2.2. .... 59

Figura 2.7 Pendiente media ( $\pm$  ee) de las NR con pendiente positiva (línea verde) y negativa (línea amarilla) para ATA (a), ALW (b), DTA (c) y DMA (d) con respecto a  $T_{med}$  en el extremo inferior y superior de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote, Pico de Orizaba y Monte Tláloc. El asterisco indica diferencias significativas entre extremos altitudinales. El significado de las variables ATA, ALW, DTA y DMA se indica en la Figura 2.2. .... 60

Figura 2.8 Valor promedio ( $\pm$  ee) de  $R^2$  de las NR con pendiente positiva (línea verde) y negativa (línea amarilla), para ATA (a), ALW (b), DTA (c) y DMA (d) con respecto a  $T_{med}$  en el extremo inferior y superior de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote, Pico de Orizaba y Monte Tláloc. El asterisco indica diferencias significativas entre extremos altitudinales. El significado de las variables ATA, ALW, DTA y DMA se indica en la Figura 2.2. .... 62

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Se prevé que la variabilidad climática en curso afectará fuertemente a los ecosistemas forestales de montaña (Allen *et al.*, 2010). El aumento en la frecuencia, duración y severidad de las sequías y el estrés por calor, derivado de ésta fluctuación climática afectará la estructura, composición y distribución de los bosques de muchas regiones del planeta. De particular preocupación es el posible aumento en la mortalidad de árboles asociada al estrés fisiológico inducido por el clima y su interacción con otros procesos bióticos y abióticos mediados por condiciones climáticas extremas, como brotes de insectos e incendios forestales (Allen *et al.*, 2010; Anderegg y HilleRisLambers, 2016)

La respuesta de las especies arbóreas a las fluctuaciones climáticas es muy variable. Algunos autores consideran que el efecto adverso será particularmente severo en las especies que se encuentran en ecosistemas geográficamente confinados, como las montañas, ya que serán más sensibles a los cambios en las condiciones climáticas (Gavilán, 2008; Dawson y Spannagle, 2008). Esos cambios no solo afectarán el crecimiento de los árboles, sino que también tendrán importantes consecuencias en los patrones intra-anales de asignación de recursos a las características funcionales relacionadas con el crecimiento. Las características de los anillos de crecimiento radial son especialmente importantes ya que están relacionadas con características físicas, químicas y anatómicas de las células del xilema e integran información básica relacionada con varias funciones ecofisiológicas de los árboles en respuesta a los cambios en las condiciones ambientales y de manejo (Schweingruber *et al.*, 1978).

Ante la rapidez del cambio climático, los árboles forestales desarrollan diferentes mecanismos que les permiten sobrevivir a las nuevas condiciones que enfrentan (Gauchat, 2012). Por ejemplo, la modificación en la fenología de la actividad cambial, es un mecanismo que ajusta mejor el funcionamiento de los árboles a su entorno. Si este ajuste mejora la aptitud y desempeño del individuo, entonces la respuesta anatómica del árbol a la variación del entorno puede verse como una



respuesta adaptativa (Rozenberg *et al.*, 2012). Sin embargo, los procesos adaptativos son relativamente lentos, especialmente en árboles forestales, ya que requieren la acción de la selección natural o artificial a través de las generaciones para aumentar la frecuencia de los alelos que codifican para los fenotipos favorables en las condiciones ambientales en que se desarrollan (Rozenberg *et al.*, 2012). En ese contexto, si el cambio en las condiciones ambientales ocurre demasiado rápido, como en el escenario actual, los árboles no tienen posibilidades de desarrollar estos mecanismos adaptativos y los individuos y poblaciones afectadas podrían desaparecer.

La plasticidad fenotípica se refiere a “la respuesta fenotípica (cambios físicos, morfológicos, fisiológicos o bioquímicos) de un individuo (correspondiente a un genotipo) ante los cambios en su entorno” (Crews, 2005). Si la característica fenotípica está asociada a la adaptabilidad del individuo, los mecanismos para ajustar los procesos fisiológicos en respuesta a modificaciones del ambiente ocurren mucho más rápido (Gauchat, 2012), lo cual permite observar esos cambios en organismos longevos que tienen ciclos generacionales largos, como los árboles. La plasticidad fenotípica tiene un papel importante en el funcionamiento de los organismos, como uno de los mecanismos de adaptación a ambientes heterogéneos (Sultan, 1987); sin embargo, sus consecuencias evolutivas también pueden ser significativas, al modular la acción de la selección natural (Sultan, 1987). Esto ocurre al moderar las diferencias en adecuación biológica “fitness”, o lo que se define como “el éxito reproductivo global” (Bradshaw, 1965) de los genotipos de una población dada, como resultado de la variación de su expresión fenotípica en los diferentes ambientes experimentados por la población (Sultan, 1987). Este “acoplamiento global” en adecuación biológica entre genotipos causado por la plasticidad fenotípica influye en las posibilidades de selección natural y contribuye a mantener la variabilidad genética dentro de una población (Sultan y Bazzaz, 1993a, 1993b)

En sentido estricto, la plasticidad fenotípica se refiere a la magnitud de la variación fenotípica de un individuo (genotipo) al exponerse a diferentes condiciones

ambientales (Gianoli, 2004). Sin embargo, en sentido laxo, la plasticidad fenotípica se puede evaluar también a otros niveles jerárquicos superiores, como poblaciones y especies. Las diferencias entre individuos (o entre poblaciones) en la magnitud de plasticidad fenotípica se pueden evaluar a través de la estimación de las normas de reacción de los individuos (o poblaciones) ante un factor ambiental determinado (Gianoli, 2004). Las normas de reacción permiten relacionar de manera cuantitativa la variación fenotípica en una característica específica con la variación ambiental asociada a la manifestación de dicha característica (Gianoli, 2004). La complejidad de la interacción entre las condiciones ambientales, el actual cambio climático asociado a actividades antropogénicas y la dinámica del crecimiento asociada a la plasticidad fenotípica, generan relaciones temporales relativamente complejas de las normas de reacción asociadas a variables climáticas específicas (Zweifel *et al.*, 2010).

Existen algunos estudios recientes que muestran la importancia de la plasticidad fenotípica en características funcionales de los árboles en respuesta a factores ambientales específicos. Por ejemplo Martínez-Meier *et al.*, (2009), estudió la plasticidad fenotípica del abeto Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) durante la sequía ocurrida en 2003 en Francia. Los individuos que sobrevivieron a ella desarrollaron mayor densidad media de la madera, y a nivel de los anillos de crecimiento radial se encontró una proporción de madera tardía significativamente más alta como mecanismo de ajuste hidráulico de los árboles, para alcanzar una mayor resistencia a la cavitación inducida por la sequía. Rozenberg *et al.* (2020) analizaron la variación en la anchura de anillo y sus componentes en *Larix decidua* Mill. en relación al aumento (3°C) de temperatura durante los últimos 50 años, en los extremos altitudinales de su distribución en los Alpes Franceses, y encontraron que en el extremo inferior (fondo cálido) del gradiente altitudinal (1200 m) hubo una disminución del ancho del anillo y de la densidad de la madera, en contraste con el extremo superior (2300 m). Sin embargo, todavía existe muy poca información sobre la capacidad de respuesta de los árboles, en términos de plasticidad fenotípica de diferentes características morfo-fisiológicas, ante cambios en las condiciones climáticas (Gianoli, 2004).

Las normas de reacción se pueden construir de manera retrospectiva, utilizando perfiles de microdensidad, con base en mediciones de microdensidad de los anillos de crecimiento en el xilema (madera), que describen la respuesta anual de los árboles a las variaciones climáticas a lo largo del tiempo. La curva que relaciona el perfil de microdensidad entre los anillos de un árbol y el cambio en las condiciones climáticas durante los años de formación de esos anillos son, por definición, una norma de reacción y, por lo tanto, permite medir la plasticidad fenotípica. (Sánchez-Vargas *et al.*, 2007; Martínez-Meier *et al.*, 2008; Martínez-Meier *et al.*, 2009; Rozenberg *et al.*, 2012).

*Pinus hartwegii* Lindl. es una especie de pino de clima templado-frío de zonas de Centroamérica confinadas a los picos y montañas más altas, entre elevaciones de 3000 y 4000 m aproximadamente (Martínez, 1948; Lauer y Klaus, 1975; Perry, 1991). Su distribución altitudinal única y extrema hace que *P. hartwegii* sea una especie altamente vulnerable al calentamiento global, ya que los climas existentes ahora en su área de distribución natural ocurrirán en el futuro en elevaciones y latitudes mayores (Hughes, 2000; Rehfeldt, 2004, 2006) provocando que su hábitat exclusivo se reduzca o incluso pueda desaparecer si no hay suelo colonizable por la especie.

En el presente trabajo se integran los resultados derivados del análisis de las variables densitométricas obtenidas a partir de los anillos de crecimiento de árboles de *P. hartwegii* creciendo en los extremos de su distribución altitudinal en tres montañas del centro de México. Se analiza el potencial que tiene la especie de “ajustarse” a los cambios ambientales a través del tiempo mediante el estudio de la plasticidad fenotípica en los componentes de los anillos de crecimiento. En el estudio se utiliza un enfoque retrospectivo basado en el análisis de los anillos de crecimiento anual de los árboles que se forman como resultado de la actividad del cambium durante la formación del xilema. El objetivo general del trabajo es evaluar la dinámica de crecimiento y el grado de plasticidad fenotípica en los componentes de los anillos de crecimiento en poblaciones de *P. hartwegii* en las elevaciones

extremas de su área de distribución, en relación con las variables climáticas durante un periodo de 58 años (1960-2017).

Para cumplir este objetivo general, el estudio se divide en dos capítulos. En el primer capítulo se compara la dinámica interanual de los anillos de crecimiento y de sus componentes densitométricos en las poblaciones situadas en los extremos de su distribución altitudinal en tres montañas del Eje Neovolcánico Transversal y su correlación con la fluctuación interanual de las variables climáticas. En el segundo capítulo se estiman las normas de reacción a nivel árbol de los componentes del anillo de crecimiento con respecto a las variables climáticas para el análisis de la plasticidad fenotípica de la especie en los extremos altitudinales de su distribución en tres montañas del Eje Neovolcánico Transversal.

## Literatura citada

- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H. (Ted.), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J. H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Anderegg, L. D. L., & HilleRisLambers, J. (2016). Drought stress limits the geographic ranges of two tree species via different physiological mechanisms. *Global Change Biology*, 22(3), 1029–1045. <https://doi.org/10.1111/gcb.13148>
- Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.*, 13, pp. 115-155, [https://doi.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60048-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60048-6)
- Crews, D. P. (2005). Phenotypic plasticity: Functional and conceptual approaches. *American Journal of Human Biology*, 17(1), 124–125. <https://doi.org/10.1002/ajhb.20088>
- Dawson, B., & Spannagle, M. (2008). *The Complete Guide to Climate Change*. Routledge. <https://doi.org/10.4324/9780203888469>
- Gauchat, M. E. (2012). Phenology of wood formation and its genetic variability in larch: A step towards a better understanding of wood formation in relation to climate. May 2011, 1–219. <https://pastel.archives-ouvertes.fr/pastel-00741764>
- Gavilán, R. G. (2008). La vegetación de alta montaña. In *Avances en biogeografía*, M. Redondo, M. Palacios, F. López, T. Santamaría y D. Sánchez (eds.). Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Geografía e Historia, Madrid. p. 165-174.
- Gianoli, E. (2004). Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (*Convolvulaceae*) Differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences*, 165(5), pp.825-832. <https://doi.org/10.1086/422050>
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 56–61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)
- Lauer, W., & Klaus, D. (1975). Geocological Investigations on the Timberline of Pico de Orizaba, Mexico. *Arctic and Alpine Research*, 7(4), 315. <https://doi.org/10.2307/1550176>

- Martínez, M. (1948). *Los Pinos Mexicanos*. Ed. Botas, 2a. ed. México, D.F. 361 p.
- Martínez-Meier, A., Sánchez, L., Dalla-Salda, G., Gallo, L., Pastorino, M., & Rozenberg, P. (2009). Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 860–867. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.021>
- Martínez-Meier, A., Sánchez, L., Pastorino, M., Gallo, L., & Rozenberg, P. (2008). What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *Forest Ecology and Management*, 256(4), 837–843. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.041>
- Perry, J. (1991). *The pines of Mexico and Central America*. Portland, Or.: Timber Press. <https://doi.org/10.1093/forestry/65.2.224>
- Rehfeldt, G. E. (2004). Interspecific and intraspecific variation in *Picea engelmannii* and its congeneric cohorts: biosystematics, genecology, and climate change. <https://doi.org/10.2737/RMRS-GTR-134>
- Rehfeldt, G. E. (2006). A spline model of climate for the Western United States. <https://doi.org/10.2737/RMRS-GTR-165>
- Rozenberg, P., Chauvin, T., Escobar-Sandoval, M., Huard, F., Shishov, V., Charpentier, J.-P., Sergent, A.-S., Vargas-Hernandez, J. J., Martínez-Meier, A., & Pâques, L. (2020). Climate warming differently affects *Larix decidua* ring formation at each end of a French Alps elevational gradient. *Annals of Forest Science*, 77(2), 54. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00958-w>
- Rozenberg, P., Sergent, A., Dalla-Salda, G., Martínez-Meier, A., Marin, S., Ruiz-Díaz, M., Bastien, J., Sánchez, L. & Bréda, N. (2012). Analyse rétrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 163(3), pp.88-95. <https://doi.org/10.3188/szf.2012.0088>
- Sánchez-Vargas, N. M., Sánchez, L., & Rozenberg, P. (2007). Plastic and adaptive response to weather events: a pilot study in a maritime pine tree ring. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(11), 2090–2095. <https://doi.org/10.1139/X07-075>
- Schweingruber, F., Fritts, H., Bräker, O., Drew, L.G., & Schär, E. (1978). The X-Ray technique as applied to dendroclimatology. *Tree-ring Bulletin* 38:61-91.
- Sultan, S. E. (1987). evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. In *Evolutionary Biology* (pp. 127–178). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6986-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6986-2_7)
- Sultan, S. E., & Bazzaz, F. A. (1993a). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution; international journal of organic evolution*, 47(4), 1009–1031. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02132.x>

- Sultan, S. E., & Bazzaz, F. A. (1993b). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. the evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evolution; international journal of organic evolution*, 47(4), 1050–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02134.x>
- Zweifel, R., Eugster, W., Etzold, S., Dobbertin, M., Buchmann, N., & Häsler, R. (2010). Link between continuous stem radius changes and net ecosystem productivity of a subalpine Norway spruce forest in the Swiss Alps. *New Phytologist*, 187(3), 819–830. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03301.x>

# CAPÍTULO 1. DINÁMICA INTERANUAL DE FORMACIÓN DE MADERA EN *Pinus hartwegii* EN LOS EXTREMOS DE SU DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL EN EL CENTRO-ORIENTE DE MÉXICO.

## 1.1 RESUMEN

La variabilidad climática en curso repercute en mayor medida en el crecimiento de los bosques de montaña que se encuentran en los extremos de su distribución altitudinal. Se comparó la dinámica interanual de los componentes del anillo (CA) de crecimiento [ancho total, de madera temprana y tardía (ATA, AEW y ALW), y densidad total, de madera temprana, tardía, mínima y máxima (DTA, DEW DLW, DMI y DMA) en el periodo 1960-2017, en los extremos de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tláloc (T). Se encontró un mayor valor promedio de CA en el extremo altitudinal inferior; la estructura de correlaciones de CA mostró un comportamiento heterogéneo entre montañas y elevaciones, pero las correlaciones de ATA con AEW ( $r \geq 0.95$ ) y ALW ( $r \geq 0.78$ ), DTA con DEW ( $r \geq 0.83$ ) y DMI ( $r \geq 0.72$ ), DEW con DMI ( $r \geq 0.92$ ) y DLW con DMA ( $r \geq 0.92$ ) fueron homogéneas. El comportamiento de los CA a lo largo del periodo no fue consistente entre montañas ni elevaciones; en P y O mostraron una tendencia positiva en el extremo altitudinal superior y una negativa en el extremo inferior, mientras que en T la tendencia fue contraria. Las correlaciones significativas de los CA con las variables climáticas fueron mayores en T, positivas con temperatura (excepto ATA en el extremo inferior) y negativas con precipitación en ambos extremos altitudinales (excepto ATA y DMA en el extremo inferior). El análisis de la dinámica interanual de los anillos de crecimiento radial, con sus componentes de densidad, proporciona nuevos conocimientos sobre como los bosques de gran altitud modulan los procesos de xilogénesis para hacer frente a la fluctuación climática interanual y asegurar la supervivencia; sin embargo, la pregunta sobre cuáles son los principales impulsores climáticos y ecofisiológicos del crecimiento radial sigue abierta.

**Palabras clave:** *Pinus hartwegii*; componentes densitométricos; crecimiento radial, variabilidad climática; xilogénesis.



# INTER-ANNUAL DYNAMICS OF WOOD FORMATION IN *Pinus hartwegii* AT THE ENDS OF ITS ALTITUDINAL DISTRIBUTION IN CENTRAL-EASTERN MEXICO.

## 1.2 SUMMARY

The ongoing climatic variability has a greater impact on growth of mountain forests located at the extremes of its altitudinal distribution. The inter-annual dynamics of growth ring components (RC) [ring, earl- and late-wood width (RW, EWW and LWW), and ring, early-, late-, minimum and maximum wood density (RD EWD, LWD, MiD and MaD) in the 1960-2017 period was compared at the extremes of *Pinus hartwegii* altitudinal distribution in Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) and Monte Tlálloc (T). A higher average value of RC variables was found at the lower altitudinal end; correlation structure for RC was heterogeneous between mountains and elevations, but correlations for RW with EWW ( $r \geq 0.95$ ) and LWW ( $r \geq 0.78$ ), RD with EWD ( $r \geq 0.83$ ) and MiD ( $r \geq 0.72$ ), EWD with MiD ( $r \geq 0.92$ ) and LWD with MaD ( $r \geq 0.92$ ) were homogeneous. The time trend of RC was not consistent between mountains and elevations; in P and O showed an increasing trend at the upper extreme and a decreasing trend at the lower extreme, whereas in T trends were in the opposite direction. Significant correlations of RC with climate variables were stronger in T, positive with temperature (except RW at the lower extreme) and negative with precipitation in both altitudinal extremes (except RW and MaD at the lower extreme). The analysis of inter-annual dynamics of radial growth rings and their density components provides new insights into how high-altitude forests modulate xylogenesis processes to cope with inter-annual climatic variation and ensure survival; however, the question of which are the main climatic and ecophysiological drivers for radial growth remains open.

**Keywords:** *Pinus hartwegii*; climatic variability; densitometry components; radial growth; xylogenesis;

### 1.3 INTRODUCCIÓN

La formación de la madera en especies forestales está estrechamente relacionada con procesos funcionales asociados al transporte de agua y nutrientes, almacenamiento de carbono y soporte mecánico, entre otros (Correa-Díaz *et al.*, 2020). Las características de los anillos de crecimiento radial que se forman en el árbol reflejan las condiciones fisiológicas del árbol durante la formación de la madera, en términos del tamaño de las células del xilema y del grosor de la pared celular, lo cual proporciona información indirecta del funcionamiento hidráulico del xilema, la capacidad de fijación de carbono y la economía del agua durante la vida del árbol (Hacke *et al.*, 2001; Babst *et al.*, 2014). Los estudios retrospectivos que documenten esta información registrada en las células del xilema y el análisis de los perfiles de densidad de madera son esenciales para comprender los efectos climáticos en los ecosistemas forestales a escalas temporales y espaciales (Briffa *et al.*, 2004; Dũthorn *et al.*, 2016)

Dados los cambios recientes en el clima global, diversas especies arbóreas presentan modificaciones en su dinámica poblacional, crecimiento y fenología (Parmesan y Yohe, 2003; Parmesan, 2006). Estos cambios ecofisiológicos se distinguen con mayor claridad en los límites altitudinales de la distribución natural de especies leñosas en ecosistemas de montaña, donde las condiciones ambientales se tornan extremas y donde es probable que las consecuencias sean más severas, debido a una sensibilidad mayor de las especies ante la fluctuación en las condiciones climáticas (Hampe y Petit, 2005; Kullman, 2005). De acuerdo con estudios realizados en algunas zonas arbóreas expuestas al posible aumento de la temperatura, se espera un avance en el límite superior de la vegetación en zonas montañosas, donde las temperaturas bajas dejan de ser limitantes (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017). Al mismo tiempo, se prevé una contracción de las poblaciones en el extremo altitudinal inferior, donde el aumento de temperatura puede ocasionar sequías más frecuentes y con mayor intensidad (Matías, 2012).

Los anillos de crecimiento radial asociados a la actividad fisiológica del cambium secundario en especies leñosas actúan como registros naturales a partir de los

cuales se pueden inferir los efectos de la variación del clima en la formación del xilema y, por lo tanto, en el crecimiento y funcionamiento de los árboles (Grace, 2002; Bouriaud *et al.*, 2005; Rathgeber *et al.*, 2005; Villanueva-Diaz *et al.*, 2007). En este sentido, la densidad de la madera es muy sensible a las variaciones climáticas en una escala de tiempo interanual (Parker y Henschel, 1971; Schweingruber *et al.*, 1978); la fuerza de la relación entre la densidad de la madera y el clima ha llevado al uso de esta variable como un parámetro clave para la reconstrucción climática (Hughes *et al.*, 1984; D'Arrigo *et al.*, 1992; Briffa *et al.*, 1995; Briffa *et al.*, 1998).

Esta información también es útil para identificar la capacidad y los mecanismos de respuesta de las especies y poblaciones al cambio en las condiciones climáticas, incluyendo el avance de las poblaciones en el límite altitudinal superior debido al aumento de temperatura (Kullman, 1990; Körner y Paulsen, 2004; Körner, 2012). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se han focalizado en analizar los cambios en el grosor del anillo o de partes de madera temprana y tardía de anillos anuales; de manera similar, los estudios dendroclimáticos se han centrado únicamente en la densidad de una parte del anillo anual, a saber, madera tardía, o densidad máxima (Bouriaud *et al.*, 2005). La información de estudios integrales sobre la formación de madera y su dependencia de las condiciones climáticas indica que la densidad y las propiedades de la madera están interrelacionadas (Deleuze y Houllier, 1998).

Los bosques de alta montaña en México se caracterizan por el dominio de *Pinus hartwegii* en el límite altitudinal superior de la vegetación arbórea; en su hábitat natural, esta especie leñosa ocupa de manera exclusiva, con respecto a otras especies de coníferas, una franja de al menos 600-700 m en elevación (desde los 3500 a los 4,200 msnm) en las montañas de mayor elevación de México (Gómez-Guerrero *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2015). Estas condiciones ecológicas y las características biológicas de la especie ofrecen un ambiente idóneo para la investigación de los efectos del cambio climático en la dinámica de crecimiento y productividad primaria neta de los árboles, así como de los mecanismos de respuesta de éstos y las posibilidades de ajuste a las nuevas condiciones del

entorno (Gómez-Guerrero *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2015). De hecho, estudios previos que han utilizado a esta especie como modelo biológico muestran que el análisis de sus componentes de densidad de la madera, principalmente la densidad máxima de la madera tardía y densidad mínima de la madera temprana, se ven influenciados por la elevación y la edad cambial, relacionándose con los procesos de transporte de agua, nutrientes y soporte mecánico de la planta (Allen *et al.*, 2010). En otro estudio que comparo el efecto de la elevación y la exposición en la densidad de la madera, se encontró que los cambios en la densidad son influenciados por la elevación, pero el nivel de estos cambios depende de la exposición (Morgado-González *et al.*, 2019); esta interacción sugiere que se deben esperar respuestas diferenciales en la densidad de la madera en el paisaje forestal en escalas de tiempo y espacio, de acuerdo con los cambios climáticos que ocurran en el futuro. Astudillo-Sánchez *et al.* (2017) detectaron un posible avance altitudinal de *Pinus hartwegii* atribuido al incremento de temperatura en las últimas décadas, aunque el efecto no está plenamente confirmado.

El análisis de los anillos de crecimiento radial y sus componentes densitométricos en poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* localizadas en los extremos inferior y superior de su franja altitudinal exclusiva en las montañas de la región central de México permitirá identificar el patrón de respuesta de la especie a la variación climática interanual en condiciones contrastantes de su nicho ecológico a lo largo del gradiente altitudinal. La información es útil para evaluar el posible impacto del cambio climático en el crecimiento y productividad de las poblaciones y su capacidad de ajuste en características asociadas con la funcionalidad del xilema. Los objetivos específicos del estudio son a) evaluar los cambios en valores promedio e interrelaciones de los componentes de los anillos de crecimiento en los extremos de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii*; b) determinar la dinámica de estos componentes durante el periodo 1960-2017 y su relación con las fluctuación interanual en los factores climáticos; y c) determinar la consistencia del patrón de respuesta de los componentes de los anillos de crecimiento a las variables climáticas en diferentes montañas de la región Centro-Oriental de México. Como hipótesis planteamos que los valores promedio de anchura del anillo y sus

componentes de densidad responden de manera diferente con el cambio climático en la parte inferior y en la parte superior del gradiente altitudinal.

## **1.4 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **1.4.1 Localización del área de estudio y las poblaciones muestreadas**

En diciembre de 2018 se muestrearon poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* ubicadas en los extremos altitudinales (inferior y superior) de tres montañas en la región Centro-Oriente del Sistema Neovolcánico Transmexicano. Se incluyeron las montañas “Cofre de Perote” (P), “Pico de Orizaba” (O) y “Monte Tláloc” (T), ubicadas en los estados de Veracruz, Puebla y México, respectivamente; los sitios se encuentran con condiciones similares de suelos, topografía y cobertura vegetal. (Figura 1.1, extraída y modificada de Gómez-Guerrero *et al.*, 2013, Cuadro 1.1). En cada montaña se localizaron rodales naturales puros (poblaciones) con exposición Norte, con presencia de árboles adultos, vigorosos, sanos y sin evidencias de disturbios o daños por agentes bióticos o abióticos en los extremos inferior (1) y superior (2) del gradiente altitudinal de distribución natural de la especie. La elevación específica de las localidades muestreadas varió ligeramente de una montaña a otra en función de las condiciones ambientales particulares de cada montaña y la distribución altitudinal de la especie en ellas (Cuadro 1.1). En cada localidad se seleccionaron dos sitios de muestreo, con una separación mínima de 500 m en línea recta.

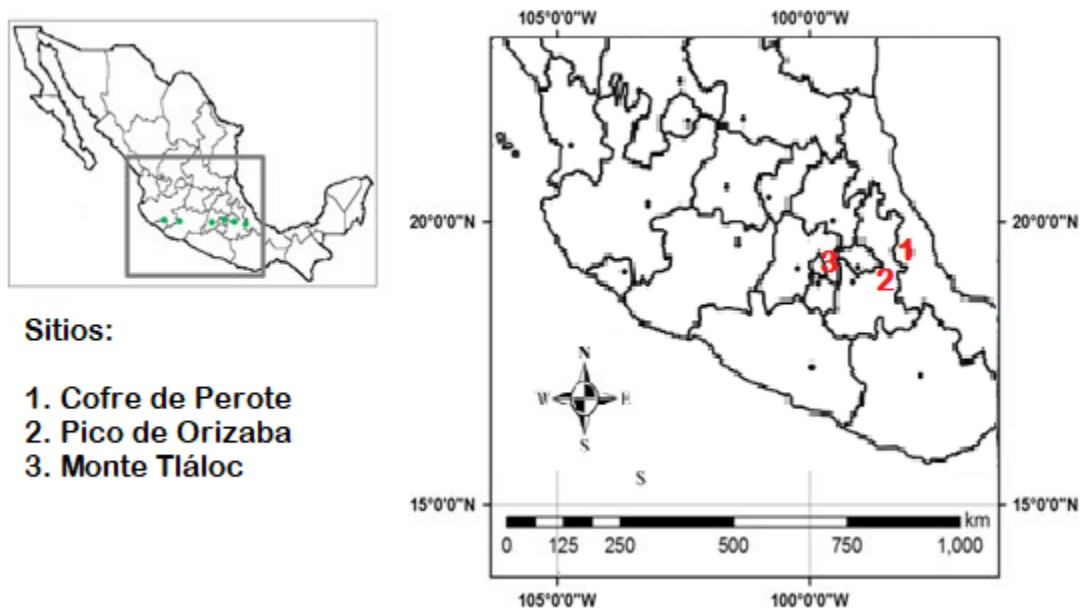


Figura 1.1 Localización geográfica de las tres montañas del Sistema Neovolcánico Transmexicano en las que se muestrearon las poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* ubicadas en los extremos altitudinales de su distribución natural.

#### 1.4.2 Descripción biofísica de los sitios

Los sitios de muestreo presentan características climáticas y edáficas similares en las tres montañas (Cuadro 1.2), con un clima templado frío-subhúmedo (García, 2004), pero con diferencias en temperatura y precipitación a lo largo del gradiente ambiental. Los suelos representativos son de tipo Andosol húmico, úmbrico y Regosol, poco desarrollados (FAO-UNESCO, 1970). Particularmente el Regosol representa suelos pobres, de textura gruesa y altamente permeables, tienden a secarse rápidamente y esto afecta a los árboles más jóvenes en el mismo sentido (Holtmeier *et al.*, 2003; Holtmeier y Broll, 2005).

Cuadro 1.1 Localización geográfica de los sitios de muestreo donde se recolectaron las muestras de *Pinus hartwegii*.

Montaña	Extremo altitudinal	Sitio	Localización geográfica			Muestras <sup>1</sup> (no.)
			Lat (N)	Long (O)	Elevación (m)	
Cofre de Perote	inferior	1	19° 31.145'	97° 09.505'	3509	24
	inferior	2	19° 31.115'	97° 09.418'	3503	24
	superior	1	19° 29.115'	97° 09.014'	4180	25
	superior	2	19° 29.491'	97° 09.096'	3972	24
Pico de Orizaba	inferior	1	19° 00.217'	97° 20.055'	3545	25
	inferior	2	19° 00.244'	97° 20.179'	3488	24
	superior	1	19° 00.192'	97° 17.445'	4209	25
	superior	2	19° 00.042'	97° 17.528'	4147	25
Monte Tlaloc	inferior	1	19° 24.131'	98° 44.302'	3533	25
	inferior	2	19° 26.115'	98° 44.349'	3533	25
	superior	1	19° 24.427'	98° 43.677'	4022	25
	superior	2	19° 24.427'	98° 43.677'	3985	24

<sup>1</sup>Muestras útiles después del procesamiento densitométrico.

Cuadro 1.2 Características climáticas y tipo de suelo en los sitios de estudio de *Pinus hartwegii* en los extremos inferior y superior de su distribución natural.

Montaña	Altitud (msnm)	Temp. promedio anual <sup>1</sup> (°C)			Precipitación anual <sup>1</sup> (mm)	Tipo de suelo <sup>2</sup>
		máxima	media	mínima		
Perote	3510	14.62	9.13	3.64	1540	Andosol
	4067	11.46	6.79	2.12	2062	Andosol
Orizaba	3529	15.43	9.16	2.88	1427	Andosol
	4178	11.29	5.66	0.02	1773	Regosol
Tlaloc	3523	16.42	9.84	3.26	1022	Andosol
	4004	12.93	7.36	1.79	1152	Andosol

<sup>1</sup>Datos climáticos y de suelo extraídos de la plataforma Climate NA V6.21 (Wang *et al.*, 2016).

#### 1.4.3 Obtención y procesamiento de las muestras de madera

En cada sitio de muestreo se seleccionaron 25 árboles adultos, maduros, dominantes, sanos y con una copa vigorosa, fuste recto, y sin defectos o daños físicos en el fuste para reducir el efecto de factores ajenos al clima (Villanueva-Díaz *et al.*, 2007). En cada árbol seleccionado se recolectó un núcleo de madera de 5 mm de diámetro con un taladro de incremento, a 1.30 m de altura, hasta el centro del tronco, en una orientación perpendicular a la pendiente del terreno para evitar la madera de compresión. Los núcleos de madera se almacenaron en cajas de panel

de policarbonato abiertas para permitir la pérdida de humedad, y se llevaron al laboratorio, donde se secaron a temperatura ambiente. Las muestras de madera se aserraron a un espesor uniforme de aproximadamente dos milímetros y se les extrajo la resina y otros compuestos químicos (extractivos) con un baño de pentano durante 48 horas. Se secaron nuevamente y luego se expusieron a rayos X, utilizando el procedimiento indirecto desarrollado por Polge (1966) y modificado posteriormente (Mothe *et al.*, 1998). Las imágenes (negativos) de rayos X se escanearon a 4000 ppp para adquirir los perfiles de microdensidad utilizando el software WINDENDRO® (Windendro 2008e Regent instruments Canada Inc).

Los perfiles de microdensidad se verificaron visualmente y se compararon con las muestras aserradas y luego se dataron para identificar el año de formación de cada anillo de crecimiento. De acuerdo a los procedimientos descritos en estudios previos sobre el procesamiento de los perfiles de densidad de los anillos de crecimiento (Sánchez-Vargas *et al.*, 2007; Martínez-Meier *et al.*, 2008; Martínez-Meier *et al.*, 2009; Rozenberg *et al.*, 2012), se obtuvieron las siguientes variables para cada anillo de crecimiento: anchura (mm) total del anillo (ATA), de la madera temprana (AEW), y de la madera tardía (ALW); densidad (en  $\text{g cm}^{-3}$ ) total del anillo (DTA), de la madera temprana (DEW), de la madera tardía (DLW), mínima (DMI) y máxima (DMA). Cinco muestras de perfiles densitométricos se descartaron y excluyeron del análisis porque los límites de los anillos estaban indefinidos debido a un ángulo de grano muy oblicuo, lo que redujo ligeramente el tamaño de muestra original en algunos sitios (Cuadro 1.1).

#### **1.4.4 Análisis de los datos densitométricos**

Los datos densitométricos derivados de los perfiles de rayos X se ajustaron con el método de residuales para remover el efecto de la edad cambial en las características de los anillos, utilizando modelos independientes para cada localidad (Gutiérrez, 2009; Rozenberg *et al.*, 2020). En el proceso de ajuste se excluyeron los datos del primer (en el centro del árbol) y último (en la periferia) anillo de crecimiento en cada muestra ya que estaban incompletos. El ajuste de los datos permite eliminar efectos de la edad del cambium durante la formación del anillo de crecimiento, especialmente en la etapa juvenil de los árboles, para distinguir más claramente los



efectos relacionados con la fluctuación interanual de los factores climáticos (Nash, 2011; Cerano-Paredes *et al.*, 2016).

En los análisis estadísticos posteriores solo se utilizó la serie de tiempo 1960-2017 de los datos densitométricos ajustados para cada muestra, ya que únicamente para ese periodo fue posible obtener información de las variables climáticas de interés. Con los valores promedio por árbol de las variables derivadas de los anillos de crecimiento en el periodo señalado se realizó un análisis de varianza de dos vías con el procedimiento Proc Mixed de SAS (SAS Institute, 2003) para estimar los valores promedio por localidad y evaluar el efecto de los factores elevación, montaña y su interacción en dichas características. Posteriormente, con los valores promedio por localidad de las variables de los anillos en cada año de formación se estimaron las correlaciones entre ellas durante el periodo de evaluación con el propósito de comparar la homogeneidad de la estructura de las correlaciones entre elevaciones y montañas, mediante la prueba de homogeneidad de Chi-cuadrada (Raghunathan, 2003). Con estos mismos datos se analizó la tendencia de las características de los anillos de crecimiento durante el periodo 1960-2017 y su relación con la fluctuación interanual de las variables climáticas.

Para cada localidad (montaña y elevación) se obtuvo un conjunto de datos climáticos mensuales durante el periodo 1960-2017 con el modelo Climate NA v6.22 (Wang *et al.*, 2016); el modelo permite calcular más de 50 variables climáticas mensuales, estacionales y anuales (Wang *et al.*, 2016). Comparado con otros procedimientos, este programa es de libre acceso, genera datos climáticos sin escalas mediante una combinación de interpolación bilineal en una superficie uniforme, con un ajuste por elevación para aumentar la precisión de la predicción en ubicaciones específicas, usando un modelo de elevación digital o una muestra de elevación registrada. Los ajustes de elevación se implementan mediante tasas de caída empírica que varían entre las variables, la ubicación y la elevación, reflejando la relación entre una variable climática mensual y la latitud, longitud, elevación y sus transformaciones e interacciones (Wang *et al.*, 2016).

Las variables climáticas obtenidas incluyeron temperatura (en °C) máxima ( $T_{max}$ ), mínima ( $T_{min}$ ) y media ( $T_{med}$ ), precipitación (en mm) ( $P_t$ ), déficit de humedad

climática (en mm) ( $d_{hc}$ ) e índice de aridez ( $i_{aa}$ ), a partir de  $pp$  y  $g_{día}$ . ( $g_{día}^{0.5}/pp$ ) (Wang *et al.*, 2016). Para validar los datos de Climate NA, se obtuvieron datos climáticos mensuales disponibles en el periodo de 1960-2017 de las estaciones meteorológicas más cercanas a los sitios de estudio ( $T_{max}$ ,  $T_{min}$ ,  $T_{med}$  y  $P_t$ ) y se estimaron sus correlaciones con los datos derivados del modelo Climate NA.

## 1.5 RESULTADOS

### 1.5.1 Características promedio de los anillos de crecimiento (1960-2017)

Los valores promedio de las características de los anillos de crecimiento en el periodo 1960-2017 fueron diferentes ( $P < 0.05$ ) entre montañas (Cuadro 1.3); la elevación también afectó de manera significativa ( $P < 0.0001$ ) estas características, con excepción de DEW (Cuadro 1.3). En O se encontraron anillos de crecimiento más angostos (ATA) y con menor amplitud de madera temprana (AEW), pero mayor amplitud de madera tardía (ALW) y mayor densidad (DTA, DEW, DLW, DMI y DMA) (Cuadro 1.4). Las características promedio de los anillos en P y T fueron similares, excepto DEW y DMI, que fueron 6.7% y 4.1% menores en T.

Cuadro 1.3 Significancia estadística (valor de P) del efecto de la montaña, elevación y su interacción en los valores promedio de las características evaluadas en los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* durante el periodo 1960-2017.

Factor	gl	ATA <sup>1</sup>	AEW	ALW	DTA	DEW	DLW	DMI	DMA
Montaña	2	0.0023	<0.0001	0.0108	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Elevación	1	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.6939	<0.0001	0.0229	<0.0001
MontxElev	2	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.2318	0.2647	0.2329	0.0419	0.0617

<sup>1</sup>ATA=ancho total del anillo; AEW= ancho de madera temprana; ALW=ancho de madera tardía; DTA=densidad del anillo; DEW=densidad de madera temprana; DLW=densidad de madera tardía; DMI=densidad mínima del anillo; y DMA=densidad máxima del anillo.

Cuadro 1.4 Valores promedio ( $\pm$  e.e.) de las características de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* durante el periodo 1960-2017 en tres montañas del Eje Neovolcánico.

Montaña	Anchura (mm)			Densidad (gcm <sup>-3</sup> )				
	ATA <sup>1</sup>	AEW	ALW	DTA	DEW	DLW	DMI	DMA
Perote	2.80 a <sup>2</sup> (0.056)	2.12 a (0.04)	0.70 b (0.02)	0.488 b (0.005)	0.444 b (0.005)	0.626 b (0.006)	0.384 b (0.005)	0.684 b (0.006)
Orizaba	2.53 b (0.056)	1.76 b (0.04)	0.79 a (0.02)	0.523 a (0.005)	0.465 a (0.005)	0.660 a (0.006)	0.407 a (0.005)	0.719 a (0.006)
Tláloc	2.74 a (0.056)	2.06 a (0.04)	0.71 b (0.02)	0.472 b (0.005)	0.420 c (0.005)	0.622 b (0.006)	0.360 c (0.005)	0.686 b (0.006)

<sup>1</sup>el significado de las variables ATA, AEW, ALW, DTA, DEW, DLW, DMI Y DMA se indica en el Cuadro 1.3. <sup>2</sup>letras iguales indican que no hay diferencias significativas en los valores promedio de las variables del anillo para cada montaña, letras distintas indican lo contrario.

En la parte baja de las montañas (extremo inferior del gradiente altitudinal) se presentó mayor crecimiento radial promedio, con anillos de crecimiento más amplios, debido a una mayor formación de madera temprana y madera tardía que en el extremo superior del gradiente altitudinal (Cuadro 1.5). De la misma manera, la densidad promedio de los anillos de crecimiento en el extremo inferior fue mayor, debido fundamentalmente a la mayor DLW y DMA del anillo, ya que DEW a no se modificó y DMI fue ligeramente mayor en el extremo superior. El efecto de la elevación sobre las características de los anillos fue similar en las tres montañas, excepto en el caso de ATA, AEW, ALW y DMI en O, donde no hubo un efecto significativo de la elevación en ellas (Figura 1.2).

Cuadro 1.5 Valores promedio ( $\pm$  e.e.) de las características de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* durante el periodo 1960-2017 en los dos extremos de la distribución altitudinal de la especie en tres montañas del Eje Neovolcánico.

Extremo altitudinal	Anchura (mm)			Densidad (gcm <sup>-3</sup> )				
	ATA	AEW	ALW	DTA	DEW	DLW	DMI	DMA
Inferior	3.25 a (0.05)	2.37 a (0.04)	0.92 a (0.02)	0.507 a (0.004)	0.444 a (0.004)	0.662 a (0.005)	0.377 b (0.004)	0.731 a (0.005)
Superior	2.13 b (0.05)	1.59 b (0.04)	0.55 b (0.02)	0.482 b (0.004)	0.442 a (0.004)	0.610 b (0.005)	0.390 a (0.004)	0.662 b (0.005)

<sup>1</sup>el significado de las variables ATA, AEW, ALW, DTA, DEW, DLW, DMI Y DMA se indica en el Cuadro 1.3. <sup>2</sup>el significado de las letras a y b se indican en el cuadro 1.4.

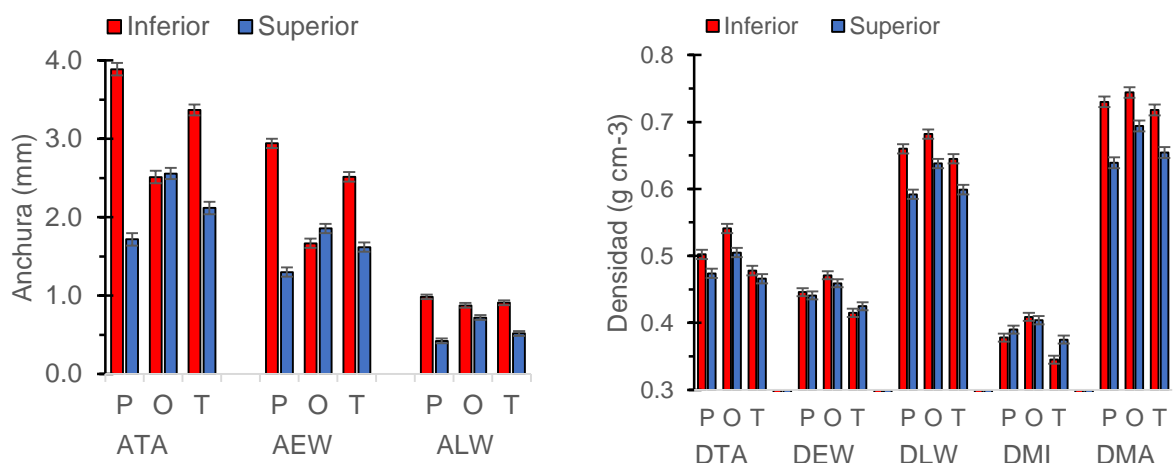


Figura 1.2 Valores promedio de las características de anchura (a) y densidad (b) de los anillos de crecimiento durante el periodo 1960-2017 en los extremos inferior (rojo) y superior (azul) de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tláloc (T). El significado de las variables ATA, AEW, ALW, DTA, DEW, DLW, DMI y DMA se indica en el Cuadro 1.3.

### 1.5.2 Estructura de las correlaciones entre las características de los anillos de crecimiento

La prueba de Chi-cuadrada mostró que la estructura de correlaciones entre las características de anchura y densidad del anillo no es homogénea en los dos extremos altitudinales del área de distribución de *Pinus hartwegii* (Cuadro 1.6). Aunque en los dos extremos ATA presentó una fuerte correlación positiva con AEW ( $r \geq 0.96$ ), la correlación de éstas con ALW es mayor en el extremo inferior del gradiente. De la misma manera, aunque las correlaciones de DTA con DEW ( $r \geq 0.83$ ), DEW con DMI ( $r \geq 0.92$ ) y DLW con DMA ( $r \geq 0.91$ ) fueron homogéneas en los dos extremos altitudinales, la correlación de DTA con DMI ( $r \geq 0.72$ ) fue mayor en el extremo superior del gradiente y la correlación con DLW ( $r \geq 0.20$ ) y DMA ( $|r| \geq 0.07$ ) fue más heterogénea en el extremo superior (Cuadro 1.6). Las correlaciones de las variables de anchura (ATA, AEW Y ALW) con las de densidad (DTA, DEW, DLW, DMI y DMA) también mostraron una estructura distinta en las dos elevaciones. En el extremo inferior, ATA, AEW y ALW tuvieron una correlación débil, positiva o

negativa ( $-0.35 \leq r \leq 0.35$ ), con DTA, DEW y DMI, mientras que en el extremo superior las correlaciones con DTA y DEW fueron todas negativas ( $-0.82 \leq r \leq -0.17$ ); además, aunque las correlaciones de ATA, AEW y ALW con DLW y DMA fueron generalmente positivas en las dos elevaciones, éstas fueron más elevadas y homogéneas para O y T en el extremo inferior.

La estructura de las correlaciones también fue heterogénea entre las montañas; P y T contribuyeron más a esta heterogeneidad en el extremo inferior, y O y T en el extremo superior del gradiente. En O se encontró una estructura de correlaciones más homogénea entre los dos extremos altitudinales (Cuadro 1.6).

Cuadro 1.6 Matriz de correlaciones de Pearson entre las características de anchura y densidad de los anillos de crecimiento durante el periodo de crecimiento 1960-2017 en los extremos inferior (abajo de la diagonal) y superior (arriba de la diagonal) de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tláloc (T).

Variable		ATA <sup>1</sup>	AEW	ALW	DTA	DEW	DLW	DMI	DMA
ATA	P		0.968	0.812	-0.165	-0.580	0.662	-0.629	0.691
	O		0.957	0.779	-0.165	-0.362	0.356	-0.434	0.392
	T		0.966	0.255	-0.521	-0.669	0.569	-0.727	0.641
AEW	P	0.974		0.643	-0.252	-0.633	0.675	-0.680	0.684
	O	0.981		0.578	-0.262	-0.440	0.339	-0.498	0.392
	T	0.975		0.004	-0.639	-0.764	0.571	-0.815	0.653
ALW	P	0.863	0.735		0.061	-0.306	0.455	-0.343	0.511
	O	0.924	0.840		0.109	-0.068	0.333	-0.160	0.321
	T	0.879	0.783		0.395	0.273	0.103	0.218	0.072
DTA	P	-0.148	-0.263	0.133		0.827	0.372	0.731	0.382
	O	-0.003	-0.087	0.208		0.939	0.642	0.872	0.554
	T	0.109	0.035	0.355		0.942	0.054	0.856	-0.073
DEW	P	-0.217	-0.306	-0.013	0.860		-0.093	0.949	-0.088
	O	-0.241	-0.289	-0.084	0.870		0.420	0.963	0.329
	T	-0.072	-0.130	0.097	0.878		-0.197	0.938	-0.316
DLW	P	0.035	0.068	-0.014	0.201	-0.168		-0.252	0.966
	O	0.525	0.502	0.543	0.626	0.414		0.287	0.970
	T	0.582	0.544	0.599	0.522	0.213		-0.347	0.945
DMI	P	-0.228	-0.296	-0.094	0.716	0.938	-0.266		-0.253
	O	-0.307	-0.353	-0.159	0.754	0.923	0.213		0.182
	T	-0.097	-0.151	0.052	0.829	0.963	0.170		-0.494
DMA	P	0.038	0.059	0.032	0.146	-0.215	0.917	-0.343	
	O	0.629	0.607	0.625	0.576	0.307	0.939	0.103	
	T	0.711	0.670	0.694	0.468	0.205	0.926	0.128	

<sup>1</sup>el significado de las variables ATA, AEW, ALW, DTA, DEW, DLW, DMI Y DMA se indica en el Cuadro 1.3.

### **1.5.3 Tendencia de las características de los anillos de crecimiento (1960-2017)**

El análisis del patrón temporal (1960-2017) de las características de los anillos de crecimiento y su relación con las variables climáticas en los dos extremos altitudinales se concentró en las variables ATA, ALW, DTA y DMA (Figura 1.3). Debido a la fuerte correlación positiva registrada entre ATA y AEW, así como entre DTA, DEW y DMI, y entre DLW y DMA, el patrón temporal de las variables no incluidas es similar al de alguna de las cuatro variables representadas.

La tendencia a largo plazo ( $\approx 60$  años) de las características de los anillos de crecimiento en los dos extremos altitudinales difirió entre montañas. En P, ATA, ALW y DTA mostraron una tendencia estable, casi horizontal, en las dos elevaciones, mientras que DMA se redujo gradualmente en ambas, pero con mayor pendiente en el extremo inferior del gradiente altitudinal (Figura 1.3). En O, en cambio, todas las variables presentaron una tendencia negativa (con una reducción gradual) en el extremo inferior, pero una tendencia positiva (con un aumento gradual) en el extremo superior. En contraste, en T todas las variables mostraron una tendencia positiva en el extremo inferior del gradiente, mientras que en el extremo superior la tendencia fue negativa para ATA y DMA, estable para ALW y positiva para DTA (Figura 1.3).

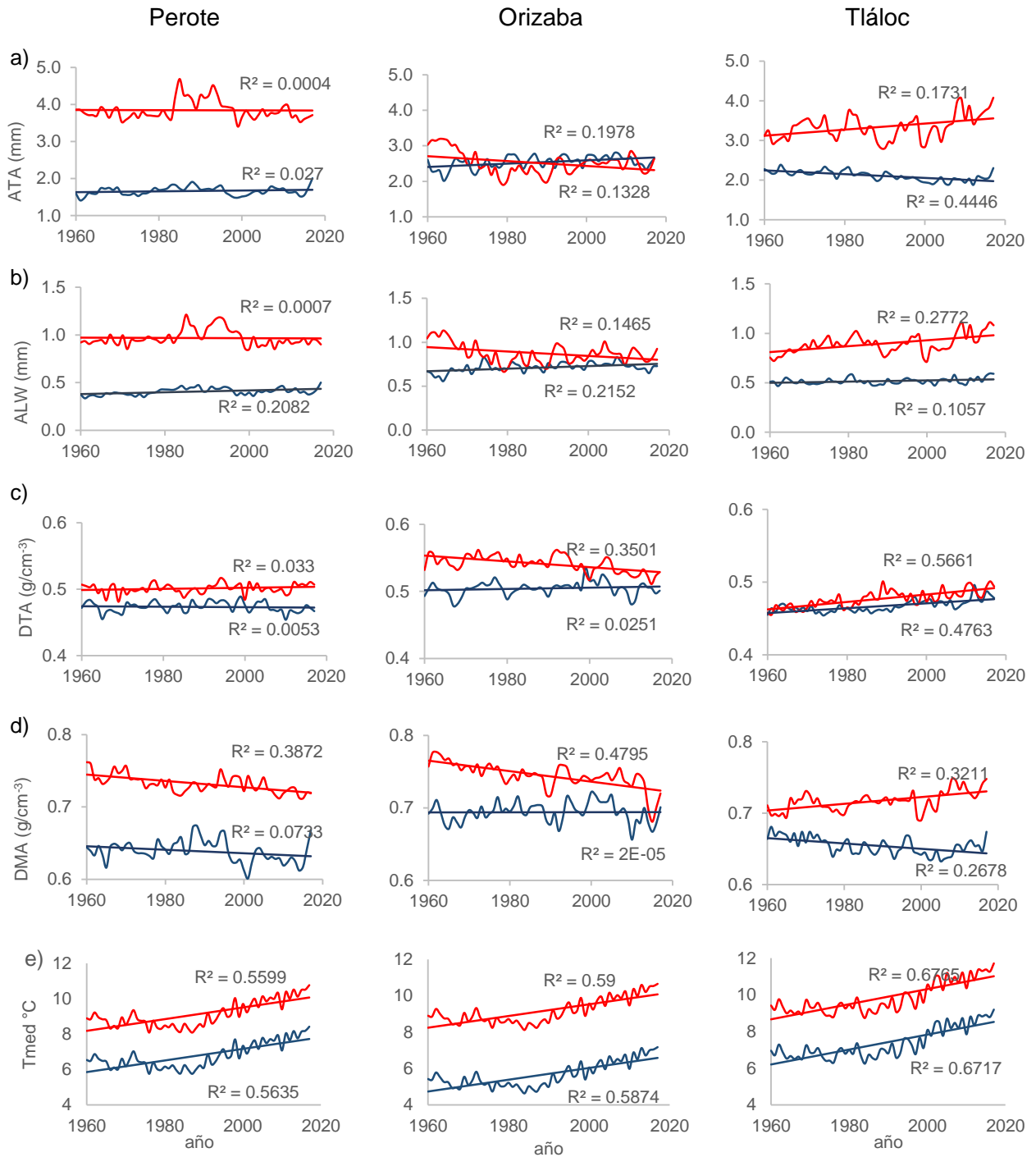


Figura 1.3 Comportamiento promedio de las características ATA (a), ALW (b), DTA (c) y DMA (d), temperatura media °C (e), en los dos extremos altitudinales de las montañas Cofre de Perote (columna 1), Pico de Orizaba (columna 2) y Monte Tlaloc (columna 3) en el periodo 1960 a 2017. La línea roja indica el extremo altitudinal inferior y la azul el superior. El significado de las variables ATA, ALW, DTA, y DMA se indica en el cuadro 1.3.

#### **1.5.4 Relación de las características de los anillos con las variables climáticas**

Las características de los anillos anuales mostraron un patrón de asociación similar con la fluctuación interanual de las variables de temperatura ( $T_{\min}$ ,  $T_{\text{med}}$ ,  $T_{\max}$ ,  $i_{\text{aa}}$  y  $d_{\text{hc}}$ ). Las correlaciones con la precipitación media anual generalmente fueron más débiles y de signo opuesto a las correlaciones con las variables de temperatura (Figura 1.4). Además, el patrón de correlaciones entre las características de los anillos y las variables climáticas en los dos extremos altitudinales difirió entre montañas. En P, ATA, ALW y DMA presentaron una correlación significativa negativa con la temperatura ( $r \leq -0.40$ ) y positiva con la precipitación media anual ( $r = 0.30$ ) en el extremo inferior del gradiente, mientras que en el extremo superior solo DMA mostró una correlación significativa negativa con la temperatura ( $r = -0.40$ ). En O, solo DTA y DMA mostraron una correlación negativa ( $r = -0.50$ ) con la temperatura en el extremo inferior, y en el extremo superior ATA y ALW presentaron una correlación positiva ( $r = 0.30$ ) significativa con  $T_{\max}$ ; en este caso ninguna de las variables de los anillos se relacionó de manera significativa con la precipitación ( $r \leq -0.13$ ). En contraste con estas montañas, en T las cuatro variables presentaron una correlación significativa positiva ( $r = 0.40$ ) con  $T_{\text{med}}$  y negativa con la precipitación ( $r \leq -0.3$ ) en el extremo inferior; en el extremo superior, ALW y DTA se correlacionaron de manera positiva ( $r = 0.40$  y  $0.70$ ) con  $T_{\text{med}}$  y de manera negativa ( $r = -0.3$  y  $-0.4$ ) con la precipitación, mientras que ATA y DMA mostraron el signo opuesto en estas correlaciones.



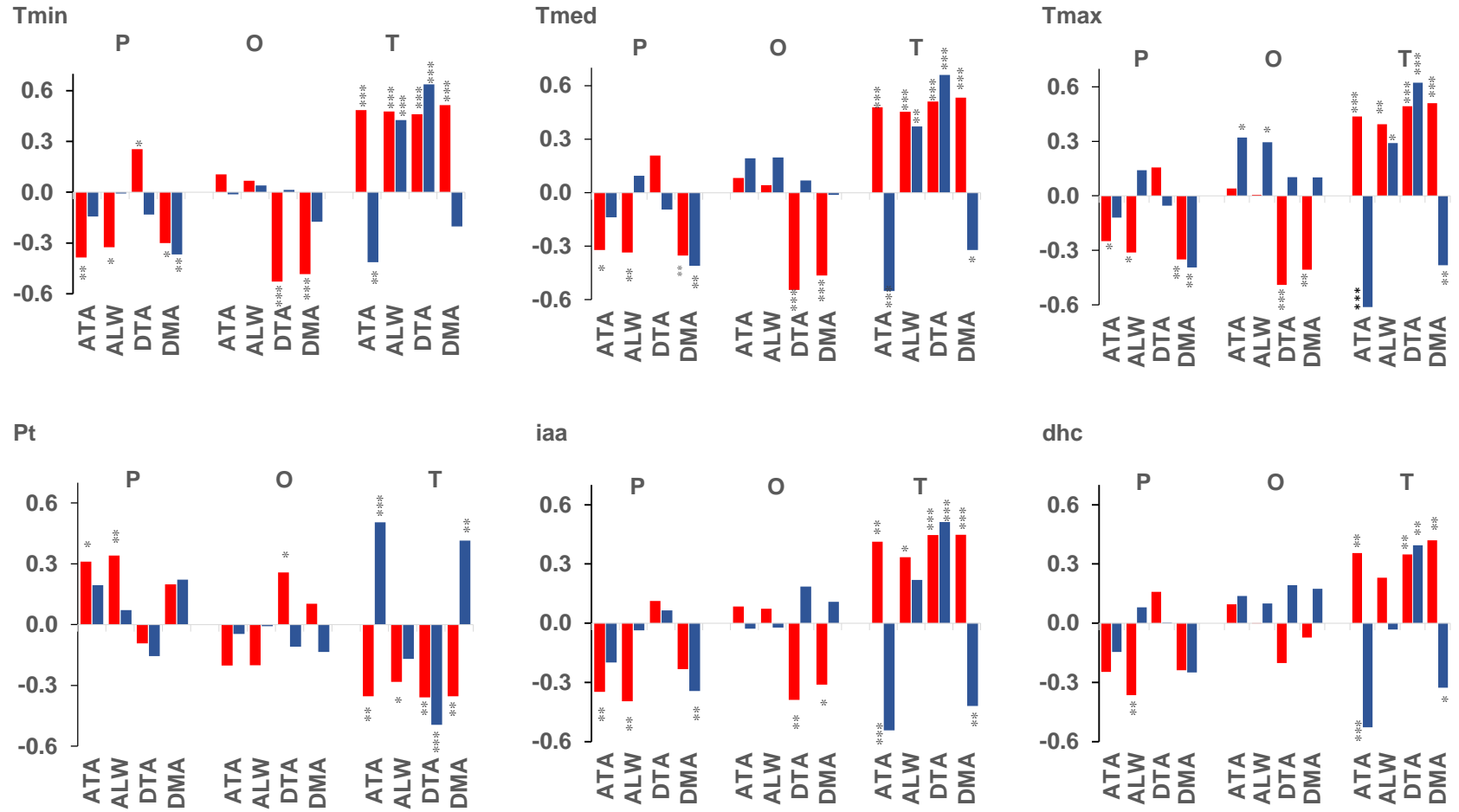


Figura 1.4 Correlaciones entre las características de los anillos de crecimiento (ATA, ALW, DTA y DMA) con los valores anuales de temperatura mínima (T<sub>min</sub>), media (T<sub>med</sub>) y máxima (T<sub>max</sub>), precipitación (P<sub>t</sub>), índice de aridez (i<sub>aa</sub>) y déficit de humedad climática (dh<sub>c</sub>) en los extremos inferior (rojo) y superior (azul) de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tláloc (T). Todos los coeficientes de correlación son significativos en el nivel <0.0001 (\*\*\*), <0.001 (\*\*) o >0.01 (\*). El significado de las variables ATA, ALW, DTA, y DMA se indica en el cuadro 1.3.

## 1.6 DISCUSIÓN

### 1.6.1 Diferencias en las características promedio de los anillos

Los resultados del estudio mostraron un efecto importante de la elevación en el crecimiento radial y en las componentes del anillo de crecimiento de *Pinus hartwegii*, con anillos 50% más amplios y 5% más densos en el extremo inferior del gradiente altitudinal con respecto al extremo superior, durante el periodo de estudio. Estudios previos en esta especie han mostrado resultados similares en relación con el efecto de la elevación en la amplitud y densidad media del anillo en montañas del centro de México, Morgado-González *et al.* (2019); Correa-Díaz *et al.* (2020) para *P. hartwegii* y Rozenberg *et al.* (2020) para *Larix decidua* evaluaron el efecto de la altitud en la formación de los anillos de crecimiento y la densidad de la madera, encontrando que el valor promedio de estas variables fue mayor en elevaciones bajas. En cambio, la anchura del anillo en *Fagus sylvatica* L. (Maxime y Hendrik, 2011) y la densidad promedio del anillo en *Fagus orientalis* Lipsky. (Topaloğlu *et al.*, 2016) y en *Abies alba* Mill. (Latreille *et al.*, 2017) aumentaron con la altitud. Aunque no se pueden comparar directamente las especies estudiadas, en cada caso se identifican cambios diferenciales con respecto a la elevación, lo que indica que la relación de componentes del anillo y elevación es compleja.

De acuerdo con los datos climáticos obtenidos con el modelo "Climate NA" (Wang *et al.*, 2016) para los sitios muestreados, la temperatura media en el límite inferior del gradiente altitudinal de *Pinus hartwegii* en estas montañas del Centro de México es 3°C más alta que en el límite superior, y el periodo libre de heladas es 64 días más largo, con un inicio 46 días antes y una terminación 18 días después en la parte baja del gradiente. Aunque las especies de alta montaña están adaptadas a condiciones bajas de temperatura a lo largo del año (Islebe y Velázquez, 1994; Islebe *et al.*, 1995), la temperatura media anual (6 °C) registrada en el extremo superior del gradiente podría no ser suficiente para alcanzar el nivel óptimo de fotosíntesis en estas especies. Sanfuentes *et al.* (2012) reportan de 6° a 8 °C a 3600 m y de 9° a 10°C para 2900, lo cual, junto con la menor longitud del periodo favorable de crecimiento, se refleja en anillos de crecimiento más angostos y con menor densidad promedio, como lo señala Cerrato *et al.* (2019) en *Pinus cembra* L.

Sin embargo, la mayor densidad promedio de los anillos de crecimiento en el extremo inferior del gradiente en *Pinus hartwegii*, debido fundamentalmente a una mayor LWD y una mayor DMA, podría también estar relacionada con una menor humedad del suelo al final del periodo de crecimiento, pues la precipitación media anual es 300 mm menor (20 % menos) que en el extremo superior (Wang *et al.*, 2016). Estudios realizados en otras especies de coníferas muestran que la reducción de la humedad del suelo induce la formación de madera tardía con traqueidas de menor diámetro y mayor grosor de pared celular para mantener la funcionalidad hidráulica del xilema (Oberhuber *et al.*, 1998; Moyes *et al.*, 2013; Camarero *et al.*, 2014).

Las diferencias entre montañas en el crecimiento radial y en las características promedio de los anillos de crecimiento durante el periodo de estudio también se relacionan de manera directa con las diferencias en condiciones ambientales en ellas. En la montaña Pico de Orizaba se encontraron anillos de crecimiento más angostos, pero con mayor proporción de madera tardía y mayor densidad promedio y de sus componentes, incluyendo la densidad mínima y máxima de los anillos (Cuadro 1.4), lo cual podría estar relacionado con una transición más rápida a la formación de madera tardía y/o un menor periodo de crecimiento en esa montaña debido a condiciones climáticas más desfavorables. En Pico de Orizaba se registró una temperatura media anual y durante el periodo libre de heladas 1-2 °C más baja que en Perote y Tlálloc. Además, el periodo libre de heladas estimado por el modelo "Climate NA" fue 56 días menor en Pico de Orizaba, con un inicio 44 días después y una terminación 12 días antes, lo que explica la mayor proporción relativa de madera tardía y la mayor densidad promedio de la madera. De manera similar, las temperaturas más bajas, especialmente en el extremo superior podrían explicar la mayor densidad máxima al final del periodo de formación del anillo de crecimiento en Pico de Orizaba, para evitar problemas de cavitación asociada a las bajas temperaturas invernales. Existen evidencias de que la cavitación es menos frecuente en traqueidas con menor diámetro y mayor grosor de pared celular (Espevig *et al.*,

2011; Scholz *et al.*, 2012; Arias *et al.*, 2015), lo cual se refleja en un mayor valor de DMA.

### **1.6.2 Estructura de correlaciones entre las características de los anillos**

En la mayoría de las especies de coníferas de clima templado-frío es común encontrar una fuerte relación positiva entre la amplitud del anillo y sus componentes de madera temprana y tardía, como lo señala Rozenberg *et al.* (2020) para *Larix decidua* ( $r=0.7$  a  $0.8$ ) y Bjorklund *et al.* (2017) para 27 especies de coníferas ( $r \geq 0.5$ ), así como entre la densidad promedio del anillo y la de sus componentes, y una débil correlación negativa entre la amplitud y la densidad del anillo y sus componentes (Bjorklund *et al.*, 2017); Rozenberg *et al.*, 2020). En *P. hartwegii*, Morgado-González *et al.* (2019) y Correa-Díaz *et al.* (2020) también mencionan correlaciones negativas entre la densidad de la madera y la anchura del anillo; sin embargo, Correa-Díaz *et al.* (2020), encontraron que DMA tuvo una correlación positiva, aunque débil ( $r=0.3$ ), con ATA en Monte Tlaloc.

En general, el patrón de correlaciones entre las características de los anillos de crecimiento en *Pinus hartwegii* es similar al descrito previamente para otras especies de coníferas (Zobel y Van Buijtenen, 1989; Dalla-Salda *et al.*, 2011; Björklund *et al.*, 2017). Sin embargo, este patrón en *Pinus hartwegii* se modificó con la altitud. En el extremo superior la correlación de ATA con ALW fue más débil y las correlaciones negativas de ATA, AEW y ALW con DTA, DEW y DMI fueron más elevadas (Cuadro 1.6). Este efecto es consistente con las diferencias en las condiciones climáticas en los dos extremos del gradiente; la menor temperatura y menor longitud del periodo favorable de crecimiento en el extremo superior ocasionan que el periodo de formación de madera tardía tenga menor importancia relativa en la amplitud del anillo de crecimiento, como se ha mostrado en otras especies (Larson, 1962; Campelo *et al.*, 2007)

Además, la menor capacidad fotosintética en el extremo superior del gradiente, asociada a la menor temperatura promedio, genera mayor competencia por recursos, especialmente durante la formación de madera temprana, cuando también ocurre el crecimiento de los brotes (Rossi *et al.*, 2007; Antonucci *et al.*,

2017; Li *et al.*, 2017), ya que a medida que las condiciones se tornan más rigurosas, los procesos que permiten la captura de energía, como la fotosíntesis, son limitados por factores ambientales (Cavieres y Piper, 2004). Estas condiciones de menor actividad fotosintética, insuficiente para satisfacer las necesidades de los diferentes órganos en crecimiento o diferentes procesos que ocurren en forma simultánea durante la xilogénesis, como lo señalan Pompa-García *et al.* (2021), en el caso de *Pinus leiophylla* Schl. & Cham., podrían explicar la correlación negativa más fuerte de la amplitud del anillo y de la madera temprana con la densidad media del anillo y de la madera temprana.

### **1.6.3 Tendencia de las características de los anillos de crecimiento (1960-2017)**

Aunque existen varios estudios que han analizado el comportamiento de las características de los anillos de crecimiento a través de series de tiempo que cubren al menos los últimos 50-60 años en gradientes altitudinales (Eilmann y Rigling, 2012; Lebourgeois *et al.*, 2012; Primicia *et al.*, 2015; Pompa-García y Venegas-González, 2016; Correa-Díaz *et al.*, 2020), los estudios que han incluido los dos extremos del gradiente altitudinal de distribución natural en especies alpinas son escasos (Marqués *et al.*, 2016; Latreille *et al.*, 2017; Jiao *et al.*, 2019; Rozenberg *et al.*, 2020), y la mayoría de ellos se han enfocado en la anchura del anillo exclusivamente. En uno de esos estudios, realizado en *Larix decidua*, se encontró que las características de los anillos presentaron tendencias distintas, generalmente opuestas, durante el periodo de 1945 a 2016 en los dos extremos del gradiente altitudinal; en el extremo superior, la anchura y la densidad de la madera tardía mostraron una tendencia positiva, con un aumento gradual, mientras que en el extremo inferior (1140 a 1200 msnm) la tendencia fue negativa (Rozenberg *et al.*, 2020), lo cual se asoció a un efecto diferencial del calentamiento global, que favoreció las condiciones de crecimiento en el extremo superior pero aumentó el estrés hídrico en el extremo inferior. Latreille *et al.* (2017) señalan un patrón de respuesta similar al de *Larix decidua* en los extremos altitudinales de la distribución de *Abies alba*, en la anchura del anillo de crecimiento anual. Sin embargo, Marqués *et al.* (2016) y Jiao *et al.* (2019) encontraron que el patrón de respuesta del

incremento radial en los extremos altitudinales del área de distribución puede variar entre especies simpátricas.

En Pico de Orizaba, las características de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* en los últimos 60 años presentaron un comportamiento similar al señalado para *Larix decidua*, con una marcada tendencia negativa en el extremo inferior del gradiente y una tendencia positiva en el extremo superior, especialmente en ATA y ALW (Figura 1.3). Sin embargo, este comportamiento no fue consistente en las otras montañas incluidas en el estudio. En Cofre de Perote DMA mostró una tendencia negativa en los dos extremos, más marcada en el extremo inferior, mientras que las otras variables no mostraron un cambio importante a largo plazo, y en Monte Tláloc el comportamiento de ATA y DMA fue contrario al esperado, con una tendencia positiva en el extremo inferior y negativa en el extremo superior, mientras que DTA aumentó en los dos extremos del gradiente. En Tláloc, las variables del anillo tienden a aumentar en el extremo altitudinal inferior y a disminuir en el superior, patrón consistente con lo descrito para la densidad del anillo en *Pinus hartwegii* por Morgado-González *et al.* (2017) y para ATA y DTA por Correa-Díaz *et al.* (2020) en el extremo altitudinal inferior.

La divergencia entre montañas en el patrón de comportamiento de las características de los anillos en los dos extremos altitudinales puede deberse a diferencias entre ellas en los factores climáticos y edáficos, o a diferencias intrínsecas en los rodales muestreados (densidad del rodal, edad, vigor y tamaño de los árboles, entre otros factores), que influyen sobre la dinámica de formación del xilema y las características anatómicas de las células, como ha sido señalado por Fonti y Jansen (2012) y Buttò *et al.* (2021). Por ejemplo, la temperatura media y otras variables climáticas (humedad, precipitación, periodo libre de heladas, etc.) difieren entre las montañas; además, el aumento de temperatura en los dos extremos altitudinales fue distinto entre montañas (Figura 1.3), y con ello, el cambio en el número de días con heladas y la duración y fechas críticas del periodo libre de heladas en cada una de ellas, de acuerdo a los valores estimados con el modelo ClimateNA (Wang *et al.*, 2016). En relación con las variables edáficas y las

características intrínsecas de los rodales, Correa-Díaz *et al.* (2019; 2020) muestran que la tendencia de las series de tiempo del crecimiento radial de *Pinus hartwegii* varían espacialmente, con tendencias opuestas incluso en una misma elevación, debido a la exposición, topografía y otras características del suelo como profundidad, almacenamiento de agua, fertilidad, entre otras. Latreille *et al.* (2017) también enfatiza la compleja interacción entre factores ambientales e intrínsecos que influyen en la heterogeneidad de las tendencias de las series de tiempo entre y dentro de rodales a lo largo de gradientes altitudinales.

Se requiere información adicional de las variables ambientales e intrínsecas de las poblaciones muestreadas de *Pinus hartwegii* para estar en posibilidades de interpretar con mayor detalle los principales factores implicados en las diferentes tendencias detectadas en las series de tiempo de las características de los anillos en los últimos sesenta años en los extremos del gradiente altitudinal de distribución de la especie. Las preguntas sobre cuáles son los principales impulsores climáticos y ecofisiológicos del crecimiento radial en la especie siguen abiertas. Es necesario medir variables ambientales adicionales (contenido de agua del suelo, tasa de evapotranspiración, disponibilidad nutrimental, además de considerar la radiación y otras variables) para responder a estas preguntas (Pompa-García *et al.*, 2021). De igual manera, la medición de otros factores que no se incluyeron en el estudio, como la densidad del rodal, el vigor y la edad de los árboles, la genética o las variaciones hidro-climáticas a escalas locales, pueden ayudar a explicar el patrón temporal de las variables del anillo de crecimiento (Michelot *et al.*, 2012; Puchałka *et al.*, 2017).

#### **1.6.4 Relación de las características de los anillos con las variables climáticas**

Las características de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* mostraron una relación más fuerte con la variación interanual en temperatura que con la precipitación, de manera similar a lo que se ha encontrado en otras especies de coníferas de alta montaña (Björklund *et al.*, 2017; Danek *et al.*, 2018; Rozenberg *et al.*, 2020). Al parecer, en estas comunidades, la temperatura es el principal factor

limitante del crecimiento radial y el efecto de la precipitación se vuelve relevante únicamente cuando ocurren eventos extremos de sequía o cuando se consideran periodos específicos dentro de la estación de crecimiento, asociados con alguno de los componentes del anillo de crecimiento o una etapa particular del proceso de xilagénesis (Pompa-García y Venegas-González, 2016; Camarero y Gutiérrez, 2017; Correa-Díaz *et al.*, 2020; Pompa-García *et al.*, 2021)

En general, ATA y DMA fueron las características del anillo de crecimiento más sensibles a las fluctuaciones interanuales en temperatura y precipitación en las tres montañas muestreadas, aunque el signo de la correlación en los dos extremos del gradiente altitudinal no fue homogéneo entre las montañas (Figura 1.4). Estudios en otras especies (Gindl *et al.*, 2000; Briffa *et al.*, 2004; Pompa-García y Venegas-González, 2016; Camarero y Gutiérrez, 2017) han mencionado la sensibilidad de DMA a la fluctuación interanual en temperatura, lo que la hace una característica muy útil en el análisis e interpretación de la respuesta de los árboles a la variación climática. De hecho, DMA es muy utilizada como variable “proxy” de la temperatura, en particular del efecto de la temperatura máxima en el crecimiento radial de los árboles (D’Arrigo *et al.*, 1992; Briffa *et al.*, 2004; Chen *et al.*, 2012; Camarero y Gutiérrez, 2017; Cerrato *et al.*, 2019). Las correlaciones negativas de estas características con la temperatura en el extremo inferior del área de distribución de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote y Pico de Orizaba son consistentes con los resultados reportados en otras especies de ambientes alpinos (Obojes *et al.*, 2018; Zhu *et al.*, 2018; Jiao *et al.*, 2019; Correa Díaz *et al.*, 2020; Rozenberg *et al.*, 2020). Esta relación se atribuye fundamentalmente a un aumento del estrés hídrico, especialmente en la segunda mitad de la estación de crecimiento, ocasionado por la mayor temperatura ambiental (Camarero *et al.*, 2011; Camarero y Gutiérrez, 2017) Una temperatura más elevada en los sitios del extremo altitudinal inferior de la especie, aumentan las condiciones marginales de crecimiento de los árboles al ocasionar una mayor tasa de transpiración, que agota más rápidamente la reserva de humedad del suelo y repercute en un menor crecimiento radial y menor engrosamiento de la pared celular al final de la estación de crecimiento, como lo



han sugerido otros autores (D'Arrigo *et al.*, 1992; Chen *et al.*, 2012; Correa-Díaz *et al.*, 2020).

Sin embargo, las correlaciones negativas de las características de los anillos de crecimiento con la temperatura en el extremo superior del gradiente en Cofre de Perote y Tláloc, y las correlaciones positivas con la temperatura en el extremo inferior del gradiente altitudinal en Tláloc son inesperadas y contradicen la hipótesis general que se ha postulado en otras especies de distribución alpina (Latreille *et al.*, 2017; Rozenberg *et al.*, 2020). En el extremo altitudinal “frio” de las especies de alta montaña, donde la temperatura se encuentra en niveles sub-óptimos, se espera que en años con mayor temperatura promedio se generen condiciones más favorables para el crecimiento radial y engrosamiento de la pared celular (Sáenz-Romero *et al.*, 2006; Viveros-Viveros *et al.*, 2009; Latreille *et al.*, 2017), pero este no fue el caso con *Pinus hartwegii*. Al parecer, en el extremo superior del área de distribución de la especie existen otros factores ambientales que limitan o modifican el efecto esperado de la temperatura. Como se discutió en párrafos anteriores, se requiere mayor información de las condiciones edáficas, características de los rodales y otros factores climáticos que podrían estar afectando la actividad del cambium y la formación del xilema en las poblaciones naturales de *Pinus hartwegii*. Correa-Díaz *et al.* (2020) muestran una situación similar, al encontrar una amplia variación espacial en las relaciones de las características de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* con las variables climáticas en dos montañas del centro de México.

A pesar de las discrepancias encontradas entre las montañas muestreadas en el patrón de comportamiento de las características de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* en las últimas décadas, la inclusión de los componentes de densidad del anillo en el análisis proporciona información adicional y destaca la complejidad de la respuesta en esta especie de alta montaña. Es evidente que existen diferentes factores que modulan los procesos de xilogénesis para hacer frente a la variación climática y asegurar la supervivencia. A diferencia de otras especies alpinas, *Pinus hartwegii* no muestra evidencias de un efecto negativo severo en las características de los anillos como resultado del aumento de

temperatura que ha ocurrido en décadas recientes. En el caso de Monte Tláloc, incluso, las fuertes correlaciones positivas de las características de los anillos con la temperatura sugieren un efecto positivo del incremento de temperatura en las últimas décadas. Sin embargo, también es evidente que esta variable climática, por sí sola, es insuficiente para explicar en su totalidad la dinámica del crecimiento radial de la especie en estas montañas.

## 1.7 CONCLUSIONES

El crecimiento radial de *Pinus hartwegii* difiere entre los extremos del gradiente altitudinal de distribución de la especie y entre montañas, asociado a efectos diferenciados en algunos de los componentes de la densidad del anillo de crecimiento. El efecto altitudinal sobre los componentes del anillo coincide con las diferencias en temperatura y longitud del periodo de crecimiento estimadas a partir del modelo climático, lo cual refleja la presencia de mecanismos adaptativos en el proceso de formación de madera. La tendencia en la mayoría de los componentes del anillo de crecimiento durante las últimas seis décadas y sus correlaciones positivas con la temperatura en Monte Tláloc indican que *Pinus hartwegii* tiene una respuesta distinta al cambio climático en esta montaña, con respecto a Cofre de Perote y Pico de Orizaba. Los resultados del estudio indican que el análisis de los componentes del anillo de crecimiento en los extremos del gradiente altitudinal es de gran utilidad para entender la dinámica de los procesos asociados con la formación de la madera y su repercusión en la productividad, funcionamiento hidráulico y permanencia de la especie, en un contexto de variabilidad climática. Se sugiere en estudios posteriores incluir mediciones de potencial hídrico en el suelo y medir con más precisión los días con actividad cambial. La respuesta al cambio climático de los bosques alpinos de México será muy variable tanto espacial como temporalmente.

## 1.8 LITERATURA CITADA

- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H. (Ted.), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J. H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Antonucci, S., Rossi, S., Deslauriers, A., Morin, H., Lombardi, F., Marchetti, M., & Tognetti, R. (2017). Large-scale estimation of xylem phenology in black spruce through remote sensing. *Agricultural and Forest Meteorology*, 233, 92–100. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.11.011>
- Arias, N. S., Bucci, S. J., Scholz, F. G., & Goldstein, G. (2015). Freezing avoidance by supercooling in *Olea europaea* cultivars: the role of apoplastic water, solute content and cell wall rigidity. *Plant, Cell & Environment*, 38(10), 2061–2070. <https://doi.org/10.1111/pce.12529>
- Astudillo-Sánchez, C. C., Villanueva-Díaz, J., Endara-Agramont, A. R., Nava-Bernal, G. E., & Gómez-Albores, M. (2017). Influencia climática en el reclutamiento de *Pinus hartwegii* lindl. del ecotono bosque-pastizal alpino En Monte Tláloc, México. *Agrociencia*, 51(1), 105–118. [DOI](#)
- Babst, F., Bouriaud, O., Alexander, R., Trouet, V., & Frank, D. (2014). Toward consistent measurements of carbon accumulation: A multi-site assessment of biomass and basal area increment across Europe. *Dendrochronologia*, 32(2), 153–161. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.01.002>
- Björklund, J., Seftigen, K., Schweingruber, F., Fonti, P., Arx, G., Bryukhanova, M. V., Cuny, H. E., Carrer, M., Castagneri, D., & Frank, D. C. (2017). Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in Northern Hemisphere conifers. *New Phytologist*, 216(3), 728–740. <https://doi.org/10.1111/nph.14639>
- Bouriaud, O., Leban, J. M., Bert, D., & Deleuze, C. (2005). Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree*
- Briffa, K. R., Jones, P. D., Schweingruber, F. H., & Osborn, T. J. (1998). Influence of volcanic eruptions on Northern Hemisphere summer temperature over the past 600 years. *Nature*, 393(6684), 450–455. <https://doi.org/10.1038/30943>
- Briffa, K. R., Jones, P. D., Schweingruber, F. H., Shiyatov, S. G., & Cook, E. R. (1995). Unusual twentieth-century summer warmth in a 1,000-year temperature record from Siberia. *Nature*, 376(6536), 156–159. <https://doi.org/10.1038/376156a0>

- Briffa, K. R., Osborn, T. J., & Schweingruber, F. H. (2004). Large-scale temperature inferences from tree rings: A review. *Global and Planetary Change*, 40(1–2), 11–26. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(03\)00095-X](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(03)00095-X)
- Buttò, V., Rozenberg, P., Deslauriers, A., Rossi, S., & Morin, H. (2021). Environmental and developmental factors driving xylem anatomy and micro-density in black spruce. *New Phytologist*, 230(3), 957–971. <https://doi.org/10.1111/nph.17223>
- Camarero, J., & Gutiérrez, E. (2017). Wood density of silver fir reflects drought and cold stress across climatic and biogeographic gradients. *Dendrochronologia*, 45(August), 101–112. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2017.07.005>
- Camarero, J., Bigler, C., Linares, J., & Gil-Pelegrín, E. (2011). Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of *Pyrenean silver fir* forests. *Forest Ecology and Management*, 262(5), pp.759-769. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.009>
- Camarero, J., Rozas, V., & Olano, J. M. (2014). Minimum wood density of *Juniperus thurifera* is a robust proxy of spring water availability in a continental Mediterranean climate. *Journal of Biogeography*, 41(6), 1105–1114. <https://doi.org/10.1111/jbi.12271>
- Campelo, F., Nabais, C., Freitas, H., & Gutiérrez, E. (2007). Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. *Annals of Forest Science*, 64(2), 229–238. <https://doi.org/10.1051/forest:2006107>
- Cavieres, L., & Piper, F. (2004). Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. *Fisiología Ecológica En Plantas*, June, 221–234. [https://www.researchgate.net/publication/236851675\\_Determinantes\\_ecofisiologicos\\_del\\_limite\\_altitudinal\\_de\\_los\\_arboles](https://www.researchgate.net/publication/236851675_Determinantes_ecofisiologicos_del_limite_altitudinal_de_los_arboles)
- Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Fulé, P. Z., Arreola-Ávila, J. G., Sánchez-Cohen, I., & Valdez-Cepeda, R. D. (2016). Reconstrucción de 350 años de precipitación para el suroeste de Chihuahua, México. *Madera y Bosques*, 15(2), 27–44. <https://doi.org/10.21829/myb.2009.1521189>
- Cerrato, R., Salvatore, M., Gunnarson, B., Linderholm, H., Carturan, L., Brunetti, M., De Blasi, F. & Baroni, C. (2019). A *Pinus cembra* L. tree-ring record for late spring to late summer temperature in the Rhaetian Alps, Italy. *Dendrochronologia*, 53, pp.22-31. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.10.010>
- Chen, F., Yuan, Y., Wei, W., Fan, Z., Zhang, T., Shang, H., Zhang, R., Yu, S., Ji, C., & Qin, L. (2012). Climatic response of ring width and maximum latewood density of *Larix sibirica* in the Altay Mountains, reveals recent warming trends. *Annals of Forest Science*, 69(6), 723–733. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0187-2>

- Correa-Díaz, A., Gómez-Guerrero, A., Vargas-Hernández, J. J., Rozenberg, P., & Horwath, W. R. (2020). Long-term wood micro-density variation in alpine forests at Central Mexico and their spatial links with remotely sensed information. *Forests*, 11(4), 1–18. <https://doi.org/10.3390/F11040452>
- Correa-Díaz, A., Silva, L., Horwath, W., Gómez-Guerrero, A., Vargas-Hernández, J. J., Villanueva-Díaz, J., Velázquez-Martínez, A. & Suárez-Espinoza, J. (2019). Linking remote sensing and dendrochronology to quantify climate-induced shifts in high-elevation forests over space and time. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 124(1), pp.166-183. <https://doi.org/10.1029/2018JG004687>
- D'Arrigo, R. D., Jacoby, G. C., & Free, R. M. (1992). Tree-ring width and maximum latewood density at the North American tree line: parameters of climatic change. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(9), 1290–1296. <https://doi.org/10.1139/x92-171>
- Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Cochard, H., & Rozenberg, P. (2011). Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). *Annals of Forest Science*, 68(4), 747–757. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0091-1>
- Danek, M., Chuchro, M., & Walanus, A. (2018). Tree-ring growth of larch (*Larix decidua* Mill.) in the polish sudetes—the influence of altitude and site-related factors on the climate–growth relationship. *Forests*, 9(11), 663. <https://doi.org/10.3390/f9110663>
- Deleuze, C., & Houllier, F. (1998). A simple process-based xylem growth model for describing wood microdensitometric profiles. *Journal of Theoretical Biology*, 193(1), 99–113. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1998.0689>
- Eilmann, B., & Rigling, A. (2012). Tree-growth analyses to estimate tree species drought tolerance. *Tree Physiology*, 32(2), 178–187. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps004>
- Espevig, T., DaCosta, M., Hoffman, L., Aamlid, T. S., Tronsmo, A. M., Clarke, B. B., & Huang, B. (2011). Freezing tolerance and carbohydrate changes of two agrostis species during cold acclimation. *Crop Science*, 51(3), 1188–1197. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.07.0415>
- FAO-UNESCO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación-Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura). (1970). Clave de unidades de suelos para el mapa de suelos del mundo. Proyecto FAO/UNESCO. Secretaría de Recursos Hidráulicos. Dirección General de Estudios. Dirección de Agrología. México, DF. 128pp. <http://www.fao.org/3/as358s/as358s.pdf>

- Fonti, P., & Jansen, S. (2012). Xylem plasticity in response to climate. *New Phytologist*, 195(4), 734–736. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x>
- García, E. (2004). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana (5ª ed.). México: Instituto de Geografía, UNAM. <http://www.publicaciones.igg.unam.mx/index.php/ig/catalog/view/83/82/251-1>
- Gindl, W., Grabner, M., & Wimmer, R. (2000). The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width. *Trees*, 14(7), 409–414. <https://doi.org/10.1007/s004680000057>
- Gómez-Guerrero, A., Silva, L., Barrera-Reyes, M., Kishchuk, B., Velázquez-Martínez, A., Martínez-Trinidad, T., Plascencia-Escalante, F. & Horwath, W. (2013). Growth decline and divergent tree ring isotopic composition ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$ ) contradict predictions of  $\text{CO}_2$  stimulation in high altitudinal forests. *Global Change Biology*, 19(6), pp.1748-1758. DOI
- Grace, J. (2002). Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany*, 90(4), 537–544. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf222>
- Gutiérrez, E. (2009). La dendrocronología: métodos y aplicaciones. En X. Nieto i MA Cau, (Eds.), *Arqueología náutica mediterránea. Monografías del CASC* (págs. 309-322). Girona: Generalitat de Catalunya [https://www.academia.edu/21170337/La\\_dendrocronolog%C3%ADa\\_m%C3%A9todos\\_y\\_aplicaciones](https://www.academia.edu/21170337/La_dendrocronolog%C3%ADa_m%C3%A9todos_y_aplicaciones)
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457–461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Hampe, A., & Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8(5), 461–467. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x>
- Holtmeier, F.-K., & Broll, G. (2005). Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5), 395–410. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00168.x>
- Holtmeier, F. K., Broll, G., Mütterthies, A., & Anschlag, K. (2003). Regeneration of trees in the treeline ecotone: Northern Finnish Lapland. *Fennia*, 181(2), 103–128. [https://www.researchgate.net/publication/282174679\\_Regeneration\\_of\\_trees\\_in\\_the\\_treeline\\_ecotone\\_Northern\\_Finnish\\_Lapland](https://www.researchgate.net/publication/282174679_Regeneration_of_trees_in_the_treeline_ecotone_Northern_Finnish_Lapland)

- Hughes, M. K., Schweingruber, F. H., Cartwright, D., & Kelly, P. M. (1984). July–August temperature at Edinburgh between 1721 and 1975 from tree-ring density and width data. *Nature*, *308*(5957), 341–344. <https://doi.org/10.1038/308341a0>
- Islebe, G. & Velazquez, A. (1994). Affinity among mountain ranges in Mesoamerica: A phytogeographical scenario. *Vegetation* *115*: 1-9. <https://doi.org/10.1007/BF00119381>
- Islebe, G., Velázquez, A., & Cleef, A. (1995). High Elevation Coniferous Vegetation of Guatemala: A Phytosociological Approach. *Vegetation*, *116*(1), 7-23. Retrieved July 30, 2021. <http://www.jstor.org/stable/20046533>
- Jiao, L., Jiang, Y., Zhang, W., Wang, M., Wang, S., & Liu, X. (2019). Assessing the stability of radial growth responses to climate change by two dominant conifer trees species in the Tianshan Mountains, northwest China. *Forest Ecology and Management*, *433*(19), 667–677. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.046>
- Körner, C. (2012). Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits. Springer Science & Business Media, Cham <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-0348-0396-0>
- Körner, C., & Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high-altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, *31*(5), 713–732. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x>
- Kullman, L. (1990). Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review. *Norsk Geografisk Tidsskrift. Norwegian Journal of Geography*, *44*(2), 103–116. <https://doi.org/10.1080/00291959008552248>
- Kullman, L. (2005). Pine (*Pinus sylvestris*) treeline dynamics during the past millennium - A population study in west-central Sweden. *Annales Botanici Fennici*, *42*(2), 95–106. [file:///C:/Users/user/Downloads/Pine\\_Pinus\\_sylvestris\\_treeline\\_dynamic\\_s\\_during\\_the.pdf](file:///C:/Users/user/Downloads/Pine_Pinus_sylvestris_treeline_dynamic_s_during_the.pdf)
- Larson P. R. (1962). A biological approach to wood quality. *Tappi Journal* *45*, 443–448. <https://nefismembers.org/documents/a-biological-approach-to-wood-quality-1962/>
- Latreille, A., Davi, H., Huard, F., & Pichot, C. (2017). Variability of the climate-radial growth relationship among *Abies alba* trees and populations along altitudinal gradients. *Forest Ecology and Management*, *396*, 150–159. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.012>
- Lebourgeoi, F., Mérian, P., Courdier, F., Ladier, J. & Dreyfus, P (2012). Réponse au climat et à ses variations au cours du XXe siècle du Sapin pectiné, du Hêtre,



- des Pins noir, sylvestre et à crochets en contexte méditerranéen montagnard. *Revue Forestière Française*, 2. <https://doi.org/10.4267/2042/47471>
- Li, X., Liang, E., Gričar, J., Rossi, S., Čufar, K., & Ellison, A. M. (2017). Critical minimum temperature limits xylogenesis and maintains treelines on the southeastern Tibetan Plateau. *Science Bulletin*, 62(11), 804–812. <https://doi.org/10.1016/j.scib.2017.04.025>
- Marqués, L., Camarero, J. J., Gazol, A., & Zavala, M. A. (2016). Drought impacts on tree growth of two pine species along an altitudinal gradient and their use as early-warning signals of potential shifts in tree species distributions. *Forest Ecology and Management*, 381, 157–167. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.021>
- Martínez-Meier, A., Sánchez, L., Dalla-Salda, G., Gallo, L., Pastorino, M., & Rozenberg, P. (2009). Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 860–867. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.021>
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Pastorino, M., Gallo, L., & Rozenberg, P. (2008). What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *Forest Ecology and Management*, 256(4), 837–843. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.041>
- Matias, L. (2012). Cambios en los límites de distribución de especies arbóreas como consecuencia de las variaciones climáticas. *Ecosistemas*, 21(3), 91–96. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2012.21-3.12>
- Maxime, C., & Hendrik, D. (2011). Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees structure and Function*, 25(2), 265–276. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0503-0>
- Michelot, A., Simard, S., Rathgeber, C., Dufrene, E., & Damesin, C. (2012). Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology*, 32(8), 1033–1045. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps052>
- Morgado-González, G., Gómez-Guerrero, A., Villanueva-Díaz, J., Terrazas, T., Ramírez-Herrera, C., & de la Rosa, P. H. (2019). Wood density of *Pinus hartwegii* Lind. At two altitude and exposition levels. *Agrociencia*, 53(4), 645–660. [https://www.researchgate.net/publication/334191248\\_WOOD\\_DENSITY\\_OF\\_Pinus\\_hartwegii\\_Lind\\_AT\\_TWO\\_ALTITUDE\\_AND\\_EXPOSITION\\_LEVELS](https://www.researchgate.net/publication/334191248_WOOD_DENSITY_OF_Pinus_hartwegii_Lind_AT_TWO_ALTITUDE_AND_EXPOSITION_LEVELS)
- Mothe, F., Duchanois, G., Zannier, B., & Leban, J.-M. (1998). Analyse microdensitométrique appliquée au bois: méthode de traitement des



- données utilisée à l'Inra-ERQB (programme Cerd). *Annales Des Sciences Forestières*, 55(3), 301–313. <https://doi.org/10.1051/forest:19980303>
- Moyes, A. B., Castanha, C., Germino, M. J., & Kueppers, L. M. (2013). Warming and the dependence of limber pine (*Pinus flexilis*) establishment on summer soil moisture within and above its current elevation range. *Oecologia*, 171(1), 271–282. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2410-0>
- Nash, S. E. (2011). Fundamentals of tree-ring research. James H. Speer. *Geoarchaeology*, 26(3), 453–455. <https://doi.org/10.1002/gea.20357>
- Oberhuber, W., Stumböck, M., & Kofler, W. (1998). Climate-tree-growth relationships of Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) exposed to soil dryness. *Trees*, 13(1), 19–27. <https://doi.org/10.1007/PL00009734>
- Obojes, N., Meurer, A., Newesely, C., Tasser, E., Oberhuber, W., Mayr, S., & Tappeiner, U. (2018). Water stress limits transpiration and growth of European larch up to the lower subalpine belt in an inner-alpine dry valley. *New Phytologist*, 220(2), 460–475. <https://doi.org/10.1111/nph.15348>
- Parker, M. L., & Henschel, W. E. S. (1971). The use of *Engelmann spruce* latewood density for dendrochronological purposes. *Canadian journal of forest research*, 1(2), 90–98. <https://doi.org/10.1139/x71-012>
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *annual review of ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Polge, H. (1966). Établissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants : applications dans les domaines Technologique et Physiologique. *Annales Des Sciences Forestières*, 23(1), 1–206. <https://doi.org/10.1051/forest/19660101>
- Pompa-García, M., Camarero, J. J., Colangelo, M., & Gallardo-Salazar, J. L. (2021). Xylogenesis is uncoupled from forest productivity. *Trees Structure and Function*, 1(0123456789). <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02102-1>
- Pompa-García, M., & Venegas-González, A. (2016). Temporal variation of wood density and carbon in two elevational sites of *Pinus cooperi* in relation to climate response in northern Mexico. *PLOS ONE*, 11(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156782>
- Primicia, I., Camarero, J. J., Janda, P., Čada, V., Morrissey, R. C., Trotsiuk, V., Bače, R., Teodosiu, M., & Svoboda, M. (2015). Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies*

- forest to climate. *Forest Ecology and Management*, 354, 77–86. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.034>
- Puchalka, R., Koprowski, M., Gričar, J., & Przybylak, R. (2017). Does tree-ring formation follow leaf phenology in Pedunculate oak (*Quercus robur* L.)? *European Journal of Forest Research*, 136(2), 259–268. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1026-7>
- Raghunathan, T. (2003). An Approximate Test for Homogeneity of Correlated Correlation Coefficients. 99–110. [https://deepblue.lib.umich.edu/bitstream/handle/2027.42/43560/11135\\_2004\\_Article\\_394854.pdf?sequence=1](https://deepblue.lib.umich.edu/bitstream/handle/2027.42/43560/11135_2004_Article_394854.pdf?sequence=1)
- Rathgeber, C. B. K., Misson, L., Nicault, A., & Guiot, J. (2005). Bioclimatic model of tree radial growth: application to the French Mediterranean Aleppo pine forests. *Trees*, 19(2), 162–176. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0378-z>
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., & Carraro, V. (2007). Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*, 152(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0625-7>
- Rozenberg, P., Chauvin, T., Escobar-Sandoval, M., Huard, F., Shishov, V., Charpentier, J.-P., Sergent, A.-S., Vargas-Hernandez, J. J., Martinez-Meier, A., & Pâques, L. (2020). Climate warming differently affects *Larix decidua* ring formation at each end of a French Alps elevational gradient. *Annals of Forest Science*, 77(2), 54. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00958-w>
- Rozenberg, P., Sergent, A., Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Marin, S., Ruiz-Diaz, M., Bastien, J., Sanchez, L. & Bréda, N. (2012). Analyse rétrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 163(3), pp.88-95. <https://doi.org/10.3188/szf.2012.0088>
- Sáenz-Romero, C., Guzmán-Reyna, R. R., & Rehfeldt, G. E. (2006). Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 229(1–3), 340–350. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.014>
- Sánchez-Vargas, N. M., Sánchez, L., & Rozenberg, P. (2007). Plastic and adaptive response to weather events: a pilot study in a maritime pine tree ring. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(11), 2090–2095. <https://doi.org/10.1139/X07-075>
- Sanfuentes, C., Sierra-Almeida, A., & Cavieres, L. A. (2012). Efecto del aumento de la temperatura en la fotosíntesis de una especie alto-andina en dos altitudes. *Gayana. Botánica*, 69(1), 37–45. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432012000100005>
- SAS Institute. (2003). The SAS System for Windows 9.0. SAS Institute, Inc. Cary, NC, USA.

- Scholz, F. G., Bucci, S. J., Arias, N., Meinzer, F. C., & Goldstein, G. (2012). Osmotic and elastic adjustments in cold desert shrubs differing in rooting depth: coping with drought and subzero temperatures. *Oecologia*, *170*(4), 885–897. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2368-y>
- Schweingruber, F., Fritts, H., Bräker, O., Drew, L.G., & Schär, E. (1978). The X-Ray technique as applied to dendroclimatology. *Tree-ring Bulletin* 38:61-91.
- Silva, L. C. R., Gómez-Guerrero, A., Doane, T. A., & Horwath, W. R. (2015). Isotopic and nutritional evidence for species- and site-specific responses to N deposition and elevated CO<sub>2</sub> in temperate forests. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *120*(6), 1110–1123. <https://doi.org/10.1002/2014JG002865>
- Topaloğlu, E., Ay, N., Altun, L., & Serdar, B. (2016). Effect of altitude and aspect on various wood properties of oriental beech (*Fagus orientalis* lipsky) wood. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, *40*(3), 397–406. <https://doi.org/10.3906/tar-1508-95>
- Villanueva-Diaz, J., Stahle, D. W., Luckman, B. H., Cerano-Paredes, J., Therrell, M. D., Cleaveland, M. K., & Cornejo-Oviedo, E. (2007). Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast Mexico. *Climatic Change*, *83*(1–2), 117–131. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9144-0>
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., Ramírez-Valverde, G., & Santacruz-Varela, A. (2009). Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: Height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology and Management*, *257*(3), 836–842. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.021>
- Wang, T., Hamann, A., Spittlehouse, D., & Carroll, C. (2016). locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for north america. *PLOS ONE*, *11*(6), e0156720. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156720>
- Zhu, L., Cooper, D. J., Yang, J., Zhang, X., & Wang, X. (2018). Rapid warming induces the contrasting growth of Yezo spruce (*Picea jezoensis* var. *microsperma*) at two elevation gradient sites of northeast China. *Dendrochronologia*, *50*, 52–63. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.05.002>
- Zobel, B. and Buijtenen, J. (1989). Variation among and within trees. In: Wood variation: its causes and control. New York: Springer-Verlag.

## **CAPÍTULO 2. PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN ANILLOS DE CRECIMIENTO DE *Pinus hartwegii* EN LOS EXTREMOS DE SU DISTRIBUCION ALTITUDINAL EN EL CENTRO-ORIENTE DE MÉXICO**

### **2.1 RESUMEN**

La plasticidad fenotípica (PF) se refiere al mecanismo que permite a los organismos ajustar sus procesos para persistir en un entorno heterogéneo y cambiante. La PF se puede cuantificar mediante las normas de reacción (NR), que representan la magnitud de cambio en una característica con respecto a un factor ambiental. Con el propósito de evaluar la importancia de la PF en la respuesta de *Pinus hartwegii* Lidl. al cambio climático, se estimaron las NR de los componentes del anillo (CA) de crecimiento [ancho total (ATA), ancho de madera tardía (ALW), densidad total (DTA) y densidad máxima (DMA)] con respecto a la temperatura media ( $T_{med}$ ) y precipitación ( $P_t$ ), en poblaciones del extremo altitudinal inferior y superior de su distribución en las montañas Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tiáloc (T). Se comparó el porcentaje de árboles con NR significativas ( $NR_s$ ) y el valor de la pendiente de las  $NR_s$  para cada componente entre extremos altitudinales y montañas. El mayor porcentaje de árboles con  $NR_s$  de los componentes del anillo se obtuvo con  $T_{med}$ , 28.5% con pendiente positiva ( $NR_p$ ) y 26.5% con pendiente negativa ( $NR_n$ ), en las tres montañas. La mayoría de los árboles ( $\geq 73\%$ ) presentaron  $NR_s$  para 2 o más componentes del anillo, con un comportamiento similar en ambos extremos altitudinales. Con excepción de las  $NR_p$  para ATA y  $NR_n$  para DMA en T, no hubo diferencias entre extremos altitudinales en el número de árboles con  $NR_s$ . Se encontraron diferencias en la pendiente de las  $NR_s$  entre los extremos altitudinales para algunos de los CA en diferentes montañas (por ejemplo, ATA en P y ALW en T). En general, los valores de PF ( $NR_p$  y  $NR_n$ ) fueron mayores en el extremo inferior para los CA en los que hubo diferencias asociadas al gradiente altitudinal. Los resultados indican una amplia variación individual en PF en las poblaciones de los extremos altitudinales de *Pinus hartwegii*, importante en la adaptación a la fluctuación interanual del clima en estos ambientes extremos.

**Palabras clave:** Adaptación, cambio climático, crecimiento radial, dendroecología, microdensitometría, normas de reacción.

# PHENOTYPIC PLASTICITY IN GROWTH RINGS OF *Pinus hartwegii* AT THE EXTREMES OF ITS ALTITUDINAL DISTRIBUTION IN CENTRAL-EASTERN MEXICO

## 2.2 SUMMARY

Phenotypic plasticity (PP) refers to the mechanism allowing organisms to adjust their processes to persist in a heterogeneous and changing environment. The PP can be quantified by the reaction norms (RN), which represent the magnitude of change in a trait with respect to an environmental factor. In order to evaluate the importance of PP in the response of *Pinus hartwegii* Lidl. to climate change, the RN of growth ring components [ring width (RW), latewood width (LWW), ring density (RD) and maximum density (MaD)] were estimated with respect to medium temperature ( $T_{med}$ ) and precipitation ( $P_t$ ) in populations at the lower and upper altitudinal limits of its distribution in the mountains Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (W) and Monte Tlálloc (T). The percentage of trees with significant RN ( $RN_s$ ) and the value of the slope of the  $RN_s$  for each component were compared between altitudinal extremes and mountains. The highest percentage of  $RN_s$  of ring components was obtained with  $T_{med}$ , 28.5% with positive slope ( $NR_p$ ) and 26.5% with negative slope ( $NR_n$ ), in the three mountains. Most trees ( $\geq 73\%$ ) presented  $RN_s$  for 2 or more components of the ring, with a similar behavior at both altitudinal extremes. With the exception of  $NR_p$  for RW and  $NR_n$  for MaD in T, there were no differences between altitudinal extremes in the number of trees with  $RN_s$ . Differences in slope of  $RN_s$  were found between the altitudinal extremes for some ring components in different mountains (for example, RW in P and LWW in T). In general, PP values ( $NR_p$  and  $NR_n$ ) were higher at the lower end for the ring components, in which there were differences associated with the altitudinal gradient. Results indicate a broad individual tree variation in PP in populations at the altitudinal extremes of *Pinus hartwegii* distribution, important for adaptation to the inter-annual fluctuation of climate in these extreme environments.

**Keywords:** Adaptation, climate change, radial growth, dendroecology, microdensitometry, reaction norms.

## 2.3 INTRODUCCIÓN

El cambio climático global en curso ha comenzado a alterar los ecosistemas naturales, provocando un desacoplamiento de las especies con el clima que ocurre en su área de distribución natural (Soja *et al.*, 2007). La especies forestales enfrentan adaptarse mediante mecanismos que les permitan sobrevivir a estos cambios de clima (Hughes, 2000; Rehfeldt *et al.*, 2001; Nadezda *et al.*, 2006). Es probable que el aumento de la temperatura global favorezca la tasa de crecimiento en algunas regiones frías y húmedas, en la medida que las estaciones de crecimiento se prolonguen (Rossi *et al.*, 2014). Sin embargo, este impacto positivo de incremento en la temperatura puede ser transitorio si se cruzan ciertos umbrales (D'Orangeville *et al.*, 2018; Klesse *et al.*, 2018). En regiones cálidas, o en poblaciones que se encuentran en el extremo más cálido del área de distribución natural de la especie, se espera que el calentamiento disminuya el crecimiento al aumentar el estrés hídrico, comprometiendo la producción de madera y la conductividad hidráulica, para finalmente ocasionar la muerte de los árboles (Adams *et al.*, 2017). No obstante, resulta difícil derivar conclusiones generales sobre el efecto del cambio climático en el crecimiento, porque las especies y poblaciones pueden responder de manera diferente, en función de otros factores intrínsecos y extrínsecos, como la edad, tamaño de los árboles, nivel de competencia, disponibilidad de nutrientes, herbivoría, etc. (Babst *et al.*, 2013; Marchand *et al.*, 2018; Cailleret *et al.*, 2019).

La respuesta de las especies arbóreas a las fluctuaciones del clima es muy variable. Algunos autores consideran que el efecto adverso es particularmente severo en las especies que se encuentran en ecosistemas geográficamente confinados, como las montañas, ya que son más sensibles a los cambios en las condiciones climáticas (Gavilán, 2008; Dawson y Spannagle, 2009). Esos cambios, además de afectar la tasa de crecimiento de los árboles, también pueden modificar el patrón intra-anual de asignación de recursos a las características funcionales relacionadas con el crecimiento. Las características de los anillos de crecimiento

radial son especialmente importantes ya que están relacionadas con características físicas, químicas y anatómicas de las células del xilema e integran información básica relacionada con varias funciones ecofisiológicas de los árboles en respuesta a los cambios en condiciones ambientales y de manejo (Schweingruber *et al.*, 1978).

Ante la rapidez del cambio climático, el éxito de árboles forestales dependerá de los mecanismos que les permitan sobrevivir a las nuevas condiciones que enfrentan (Gauchat, 2011). Por ejemplo, la modificación en la fenología de la actividad cambial es un mecanismo que ajusta mejor el funcionamiento de los árboles a su entorno. Si este ajuste mejora la aptitud y desempeño del individuo, entonces la respuesta anatómica del árbol a la variación del entorno puede verse como una respuesta adaptativa (Rozenberg *et al.*, 2012). Sin embargo, los procesos adaptativos son relativamente lentos, especialmente en árboles forestales, ya que requieren la acción de la selección natural o artificial a través de una o varias generaciones para aumentar la frecuencia de los alelos asociados con fenotipos favorables en el ambiente en que crecen (Rozenberg *et al.*, 2012). Si el cambio en las condiciones ambientales sigue ocurriendo demasiado rápido, como en el escenario actual, los árboles tendrán pocas posibilidades de activar estos mecanismos adaptativos y los individuos y poblaciones afectadas pueden desaparecer.

La plasticidad fenotípica (PF) es otro mecanismo que pueden utilizar los organismos para ajustar sus procesos ante las nuevas condiciones ambientales. Este mecanismo se refiere a “los cambios fenotípicos (morfológicos, fisiológicos o bioquímicos) que presenta un individuo (un genotipo) al cambiar el ambiente” (Crews, 2005). Si la característica fenotípica está asociada a la adaptabilidad del individuo, los mecanismos de ajuste fisiológico en respuesta a modificaciones del ambiente ocurren más rápido (Gauchat, 2011), lo cual permite observar esos cambios en organismos longevos que tienen ciclos generacionales largos, como los árboles.

Existen diferentes métodos y enfoques para evaluar la magnitud de la PF y su papel e importancia en la respuesta de los genotipos al ambiente (Valladares *et al.*, 2006). Algunos de estos métodos incluyen la descomposición y descripción de los

cambios utilizando un estándar de respuesta o índice de plasticidad métrico y cuantitativo (Izem y Kingsolver, 2005). Algunos de estos índices son el coeficiente de variación total (la desviación estándar con respecto a la media), el coeficiente de respuesta (relación del valor de la característica con respecto a la disponibilidad de recursos) y el índice de plasticidad fenotípica que mide el cambio en los valores fenotípicos promedio en los diferentes ambientes de evaluación (Valladares *et al.*, 2006). Sin embargo la estimación de las normas de reacción es el método de análisis más utilizado ya que permite relacionar de manera cuantitativa la variación fenotípica en una característica particular con la variación ambiental asociada a la manifestación de dicha característica (Gianoli, 2004).

La norma de reacción (NR) es la forma más inmediata de explorar la PF (Roff, 1999; Stelzer, 2002). Suponiendo cambios lineales, la NR generalmente se representa por la línea de regresión entre los valores del rasgo fenotípico y la variable ambiental y, para propósitos comparativos, la magnitud de la PF es igual al valor de la pendiente de la NR del rasgo (Gianoli y González-Teuber, 2005). Si la NR no es lineal, entonces se pueden requerir más variables para cuantificar correctamente la PF (Martinez-Meier *et al.*, 2009).

Estudios previos evidencian la existencia de PF a nivel de poblaciones, pero existen pocos estudios que aborden el análisis de la PF a nivel individual, ya que ello requiere replicar cada fenotipo en diferentes condiciones ambientales, o evaluar la expresión fenotípica de una misma característica a lo largo del tiempo, considerando la fluctuación ambiental a lo largo de ese periodo (Escobar-Sandoval *et al.*, 2021). En el caso de los árboles, las NR se pueden construir de manera retrospectiva, utilizando perfiles de microdensidad, con base en mediciones de los anillos de crecimiento en el xilema (madera), que describen la respuesta anual de los árboles a la variación climática a lo largo del tiempo (Fallour-Rubio *et al.*, 2009). La curva que relaciona el perfil de microdensidad entre los anillos de un árbol y el cambio en las condiciones climáticas durante los años de formación de esos anillos son, por definición, una NR y, por lo tanto, permite estimar la PF (Sánchez-Vargas *et al.*, 2007; Martinez-Meier *et al.*, 2008, 2009; Rozenberg *et al.*, 2012).



*Pinus hartwegii* Lindl. es una especie de pino de clima templado-frío, nativo de México y Centroamérica, confinada a los picos y montañas más altas, entre elevaciones de 3000 y 4000 m aproximadamente (Martínez, 1948; Lauer y Klaus, 1975; Rushforth, 1992). Su distribución altitudinal única y extrema en suelos poco profundos hace que esta especie sea altamente vulnerable al calentamiento global, ya que se espera que las regiones en elevaciones y de latitudes mayores sean severamente impactadas por el cambio climático (Hughes, 2000; Rehfeldt, 2004; Rehfeldt, 2006). Los cambios de clima proyectado provocarían que el hábitat de *P. hartwegii*, se reduzca o incluso pueda desaparecer si no hay suelo colonizable por la especie (Viveros-Viveros *et al.*, 2009). Ante la predicción de un clima más cálido, *P. hartwegii* enfrentará diferentes escenarios: migración hacia mayor altitud o mayor latitud en el norte, el ajuste de sus procesos fisiológicos a las nuevas condiciones ambientales a través de mecanismos de plasticidad fenotípica, o la extinción (Rehfeldt, 2004; Vargas-Hernández *et al.*, 2004; Aitken *et al.*, 2008). Se ha demostrado que las poblaciones de coníferas en zonas de montaña se diferencian genéticamente en respuesta a la presión de selección diferencial que se produce a lo largo del gradiente altitudinal, como *Abies sachalinensis* (Schmidt) Mast. (Eiga y Sakai, 1984), *Pinus contorta* (Dougl. Ex Loud.) (Rehfeldt, 1985, 1988, 1989). Por lo tanto, es posible que los individuos en las poblaciones de *P. hartwegii*, que crecen en los extremos de su distribución altitudinal difieran en la magnitud de PF y que esto se refleje en los componentes de los anillos de crecimiento.

En este capítulo se analizan las normas de reacción estimadas para los componentes de los anillos de crecimiento anual de *P. hartwegii*, durante el periodo 1960-2017, a partir de muestras de madera obtenidas en poblaciones de los extremos altitudinales de su distribución natural en tres montañas del Centro-Oriente de México. Los objetivos específicos del estudio son a) estimar las NR de los componentes de los anillos de crecimiento con respecto a las variables climáticas en los extremos del gradiente altitudinal de *P. hartwegii*; b) evaluar la variación entre árboles en la pendiente (signo y magnitud) de las NR en poblaciones en los extremos del gradiente altitudinal de la especie; y c) comparar la similitud entre montañas de las NR en los extremos del gradiente altitudinal. Como hipótesis

principal se planteó que el grado de PF de las componentes de los anillos de crecimiento con respecto a las variables climáticas difiere entre características y entre las poblaciones extremas del gradiente altitudinal de *P. hartwegii*, pero la relación es consistente entre montañas.

## 2.4 MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.4.1 Obtención y procesamiento de las muestras de madera

En el capítulo 1 se presentaron los detalles sobre el área de estudio seleccionada, la descripción biofísica de los sitios de muestreo y la obtención y procesamiento de las muestras de madera recolectadas en las poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* que se utilizaron para la construcción de las NR. De forma concisa, se muestrearon poblaciones puras de *P. hartwegii* en los dos extremos altitudinales, [inferior (1) y superior (2)] de las montañas “Cofre de Perote” (P), “Pico de Orizaba” (O) y “Monte Tláloc” (T). El extremo inferior se ubicó alrededor de 3500 m de elevación y el extremo superior cerca de 4000 m (Cuadro 2.1). En cada extremo se muestrearon dos sitios, a manera de repeticiones, con una separación horizontal de al menos 500 m entre ellos, con 25 árboles adultos por sitio, maduros, con apariencia sana, sin defectos o daños físicos, copa simétrica y crecimiento radial regular, de acuerdo a los criterios señalados por Villanueva-Díaz *et al.* (2007).

En cada árbol se recolectó un núcleo de madera de 5 mm de diámetro con un taladro de incremento, a 1.30 m de altura, hasta el centro del tronco, en una orientación perpendicular a la pendiente del terreno para evitar la madera de compresión. Los núcleos de madera se almacenaron en cajas de panal de policarbonato abiertas para permitir la pérdida de humedad. Las muestras se llevaron al laboratorio, donde se secaron a temperatura ambiente, se aserraron a un espesor uniforme ( $\approx 2$  mm) y se extrajo la resina y otros compuestos químicos (extractivos) con un baño de pentano durante 48 horas. Se secaron nuevamente y se expusieron a rayos X, con el procedimiento descrito por Mothe *et al.* (1998). Las imágenes (negativos) de rayos X se escanearon a 4000 ppp para adquirir los perfiles de microdensidad utilizando el software WINDENDRO® (Windendro 2008e Regent instruments Canada Inc).

Los perfiles de microdensidad se verificaron visualmente y se compararon con las muestras aserradas y luego se dataron para identificar el año de formación de cada anillo de crecimiento. De acuerdo a los procedimientos descritos en estudios previos (Sánchez-Vargas *et al.*, 2007; Martínez-Meier *et al.*, 2008, 2009; Rozenberg *et al.*, 2012), se obtuvieron las siguientes variables para cada anillo de crecimiento: anchura (mm) total del anillo (ATA), de la madera temprana (AEW), de la madera tardía (ALW); y densidad (gcm<sup>-3</sup>) total del anillo (DTA), de la madera temprana (DEW), de la madera tardía (DLW), mínima (DMI) y máxima (DMA). Cinco perfiles se descartaron y excluyeron del análisis porque los límites de los anillos estaban indefinidos debido a un ángulo de grano muy oblicuo, lo que redujo ligeramente el tamaño de muestra en algunos sitios (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.2 Localización geográfica de los sitios de muestreo de *Pinus hartwegii*.

Montaña	Extremo altitudinal	Sitio	Localización geográfica			Precipitación anual <sup>1</sup> (mm)	Tmed anual <sup>1</sup> (°C)	Muestras <sup>2</sup> (no.)
			Lat(N)	Long(O)	Elev(m)			
Cofre de Perote	Inferior	1	19° 31.130'	97° 09.462'	3506	1540	9.13	48
	superior	2	19° 29.303'	97° 09.050'	4076	2062	6.79	49
Pico de Orizaba	Inferior	1	19° 00.230'	97° 20.117'	3517	1427	9.16	49
	superior	2	19° 00.117'	97° 17.487'	4178	1773	5.66	50
Monte Tláloc	Inferior	1	19° 24.123'	98° 44.326'	3533	1022	9.84	50
	superior	2	19° 24.427'	98° 43.677'	4004	1152	7.36	49

<sup>1</sup>Datos climáticos extraídos de la plataforma Climate NA V6.21 (Wang *et al.*, 2016).

<sup>2</sup>Muestras útiles después del procesamiento densitométrico.

#### 2.4.2 Análisis de los datos densitométricos

Los datos densitométricos se ajustaron con el método RCS-residuals para remover el efecto de la edad cambial, utilizando modelos independientes para cada localidad (Esper *et al.*, 2003; Rozenberg *et al.*, 2020). En el proceso de ajuste se excluyeron los datos del primer (en el centro del árbol) y último (en la periferia) anillo de crecimiento en cada muestra por estar incompletos. El ajuste de los datos permite eliminar efectos de la edad del cambium durante la formación del anillo de crecimiento, especialmente en la etapa juvenil de los árboles, para distinguir más

claramente los efectos de los factores climáticos (Copenheaver y Zink-Sharp, 2014; Cerano-Paredes *et al.*, 2016). En los análisis posteriores se utilizó la serie de tiempo de datos densitométricos 1960-2017 ajustados para cada árbol, ya que únicamente para ese periodo fue posible obtener información de las variables climáticas.

### **2.4.3 Obtención de datos climáticos**

Para cada localidad (montaña y elevación) se obtuvo un conjunto de datos climáticos mensuales durante el periodo 1960-2017 con el modelo Climate NA v6.22, que permite calcular más de 50 variables climáticas mensuales, estacionales y anuales (Wang *et al.*, 2016). Comparado con otros procedimientos, este programa es de libre acceso, genera datos climáticos sin escalas mediante una combinación de interpolación bilineal en una superficie uniforme, con un ajuste por elevación para aumentar la precisión de la predicción en ubicaciones específicas, usando un modelo de elevación digital o una muestra de elevación registrada. Los ajustes de elevación se implementan mediante tasas de caída empírica que varían entre las variables, la ubicación y la elevación, reflejando la relación entre una variable climática mensual y la latitud, longitud, elevación y sus transformaciones e interacciones (Wang *et al.*, 2016).

Las variables climáticas utilizadas incluyeron temperatura (en °C) máxima ( $T_{max}$ ), mínima ( $T_{min}$ ) y media ( $T_{med}$ ) y precipitación total (en mm) ( $P_t$ ), que mostraron una correlación significativa con los componentes de los anillos a nivel de población (Capítulo 1). Los datos de Climate NA se validaron con datos climáticos mensuales disponibles en el periodo de 1960-2017 de las estaciones meteorológicas más cercanas a los sitios de estudio; la estación meteorológica “Tembladeras-Xico”, (3700 m), para Perote, “Ciudad Serdán” (2561 m) para Orizaba y “Chapingo- Texcoco” (2250 m) para Tláloc.

### **2.4.4 Construcción de las NR y estimación de la PF**

Para estimar las NR se utilizaron los valores promedio por año de los componentes del anillo de crecimiento y de las variables climáticas obtenidas. Se incluyeron únicamente los componentes de los anillos que no mostraron una fuerte

correlación entre sí (ATA, ALW, DTA y DMA), para evitar la redundancia de las NR, de acuerdo a los resultados del primer capítulo. Las NR se ajustaron con el procedimiento REG de SAS (SAS Institute, 2003), utilizando el siguiente modelo lineal para los datos de cada árbol:

$$Y_i = \beta_1 + \beta_2 X_i + \varepsilon_i$$

donde  $Y_i$  es la variable fenotípica en el  $i$ -ésimo anillo de crecimiento;  $X_i$  es la variable climática en el año de formación del  $i$ -ésimo anillo;  $\beta_1$  y  $\beta_2$  son los coeficientes a estimar, la intersección y la pendiente de la línea de regresión (el valor de PF), respectivamente; y  $\varepsilon_i$  es el término de error o residual de la  $i$ -ésima observación.

La calidad o grado de ajuste del modelo de regresión lineal que representa la NR de cada árbol se evaluó mediante la significancia estadística ( $P \leq 0.05$ ) y el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) del modelo (Figura 2.1). La pendiente de la línea de regresión ( $\beta_2$ ) estima la PF del componente del anillo en ese árbol (Olguin *et al.*, 2020).

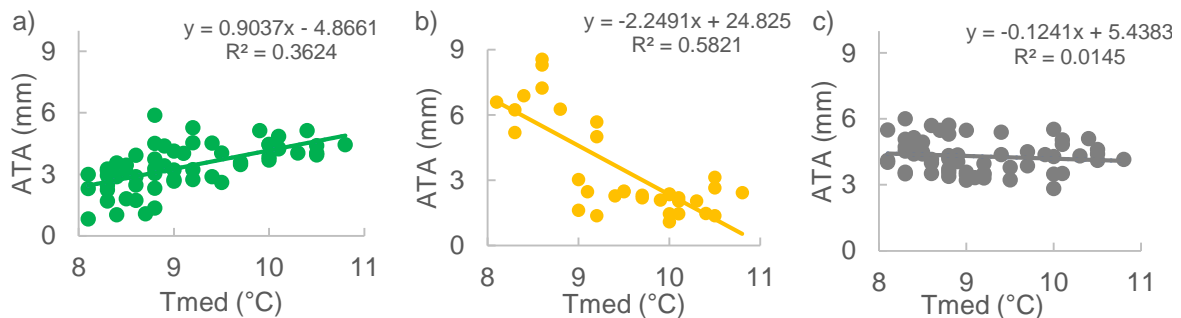


Figura 2.1 Ejemplo de NR estimadas para ATA con respecto a  $T_{med}$  en tres árboles distintos del extremo inferior en Cofre de Perote con NR a) significativa positiva ( $NR_p$ ); b) significativa negativa ( $NR_n$ ); y c) no significativa o nula.

Cuando la NR estimada fue significativa ( $NR_s$ ,  $P \leq 0.05$ ), asumimos que  $\beta_2$  es diferente de cero, con pendiente positiva ( $NR_p$ ) o negativa ( $NR_n$ ) (Figura 2.1) y que podría usarse como un estimador cuantitativo de la PF. (Escobar-Sandoval *et al.*, 2021). En el análisis posterior solo se incluyeron las  $NR_s$ , así como las combinaciones de variables (componentes del anillo y climáticas) que mostraron globalmente el mayor número de árboles con  $NR_s$ .

Para comparar el número de árboles que presentó NR<sub>s</sub> (positivas y negativas) y obtener un porcentaje por variable del anillo y población en los extremos altitudinales de cada montaña se realizó una prueba de homogeneidad de Chi-cuadrada. Con los valores de pendiente ( $\beta_2$ ) de las NR<sub>p</sub> y NR<sub>n</sub> por separado de cada componente del anillo se realizó una prueba de t para evaluar diferencias entre extremos altitudinales en las montañas en dichas características.

## 2.5 RESULTADOS

### 2.5.1 Proporción de árboles con NRs

Los componentes del anillo de crecimiento presentaron un mayor número de NR<sub>s</sub> con las variables de temperatura que con la precipitación (Figura 2.2a). En promedio de las tres montañas y los cuatro componentes del anillo (ATA, ALW, DTA y DMA, la proporción de árboles con NR<sub>s</sub> varió de 47% con T<sub>min</sub> hasta 55% con T<sub>med</sub> y T<sub>max</sub>, pero fue únicamente 25% con P<sub>t</sub>. Considerando únicamente las NR con respecto a T<sub>med</sub>, el total de árboles con NR<sub>s</sub> varió de 47% en ALW hasta 62% en DMA (Figura 2.2b). Sin embargo, considerando todos los componentes del anillo en conjunto, en todas las poblaciones muestreadas la mayoría de los árboles mostraron al menos una NR<sub>s</sub> para alguno de los componentes, ya que la proporción de árboles sin NR<sub>s</sub> fue menor de 14% en ellas (Figura 2.3). En las tres montañas, la mayoría de los árboles ( $\geq 73\%$ ) presentaron NR<sub>s</sub> para dos o más componentes del anillo de crecimiento, con un comportamiento similar en los dos extremos altitudinales.

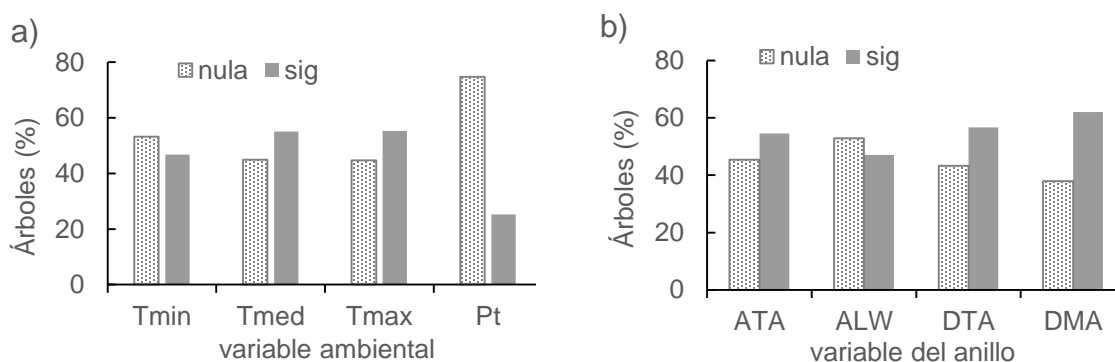


Figura 2.2 (a) Porcentaje total de árboles de *Pinus hartwegii* en las tres montañas con NR nulas (barras claras) y NR significativas (barras grises) con respecto a T<sub>min</sub>,

$T_{med}$ ,  $T_{max}$  y  $P_t$  y (b) para ATA=ancho total del anillo; ALW=ancho de madera tardía; DTA=densidad del anillo; y DMA=densidad máxima del anillo con respecto a  $T_{med}$ .

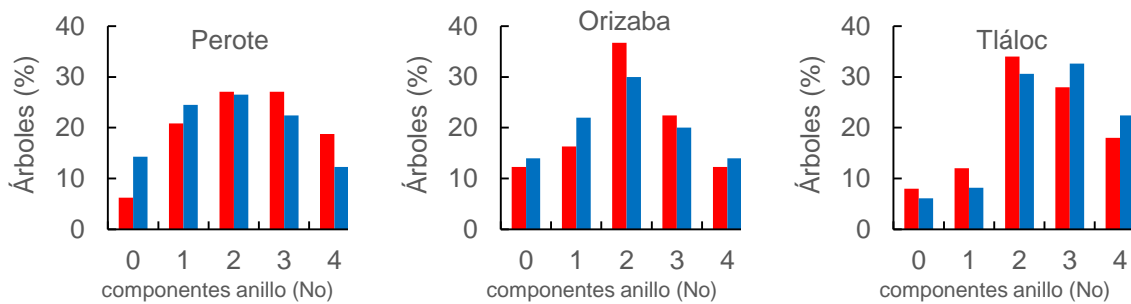


Figura 2.3 Porcentaje de árboles de *Pinus hartwegii* con NR significativas para diferente número de componentes del anillo de crecimiento (0 a 4) con respecto a la temperatura media ( $T_{med}$ ) en las poblaciones del extremo altitudinal inferior (color rojo) y superior (color azul) de las tres montañas.

En general, en los cuatro componentes del anillo hubo una proporción similar de árboles con NRs con respecto a  $T_{med}$  en los dos extremos altitudinales de las tres montañas (Figura 2.4). Sin embargo, en Perote se presentó un mayor número de árboles con NRs para DTA y DMA en el extremo inferior, mientras que en Tlálloc fue en el extremo superior. Además, en los dos extremos altitudinales, Tlálloc presentó una mayor proporción de árboles con NRs para los componentes del anillo (54% a 62% en el inferior y 55% a 76% en el superior) que en las otras montañas.

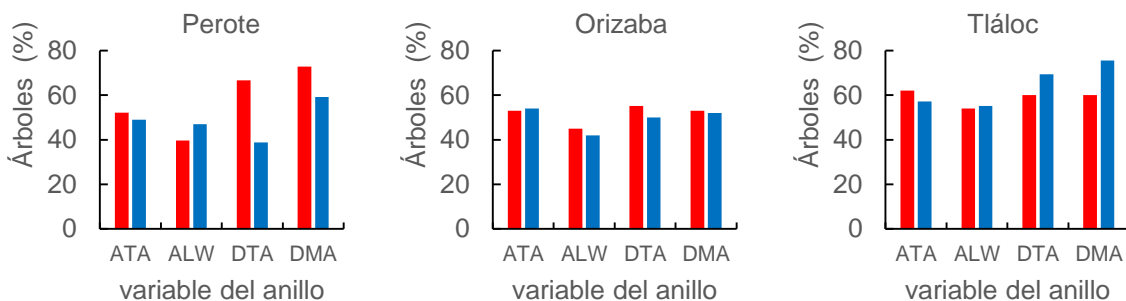


Figura 2.4 Porcentaje de árboles de *Pinus hartwegii* con NR significativas en el extremo altitudinal inferior (color rojo) y superior (color azul) de las tres montañas, para los diferentes componentes del anillo (ATA, ALW, DTA y DMA) con respecto a  $T_{med}$ . El significado de las variables ATA, ALW, DTA y DMA se indica en la Figura 2.2.

### **2.5.2 Variación intra-poblacional en PF de los componentes**

En todas las poblaciones se encontró una amplia variación en la PF de los árboles, expresada por la variación en los valores de la pendiente, positiva o negativa, de las NR para los diferentes componentes del anillo de crecimiento (Figura 2.5). En las siguientes secciones se hace un análisis cuantitativo de esta variación en signo y magnitud de la pendiente de las NR, para evaluar posibles diferencias en PF entre los dos extremos altitudinales y montañas.

### **2.5.3 Proporción de árboles con NR<sub>p</sub> y NR<sub>n</sub>**

La proporción de árboles con NR<sub>p</sub> y NR<sub>n</sub> para los componentes del anillo con respecto a  $T_{med}$  mostró un comportamiento distinto con la elevación en las tres montañas. En Perote, el porcentaje de árboles con NR<sub>p</sub> aumentó ligeramente del extremo inferior al superior para ATA y ALW, pero disminuyó para DTA y DMA, mientras que el porcentaje de árboles con NR<sub>n</sub> disminuyó del extremo inferior al superior para todos los componentes, excepto DMA que fue similar en los dos extremos (Figura 2.6). En Orizaba, el porcentaje de árboles con NR<sub>p</sub> y NR<sub>n</sub> para ATA y ALW no se modificó con la elevación, mientras que para DTA y DMA aumentó ligeramente la proporción con NR<sub>p</sub> y se redujo con NR<sub>n</sub> en el extremo superior. En Tlálloc, la proporción de árboles con NR<sub>p</sub> disminuyó, y con NR<sub>n</sub> aumentó, en el extremo superior para todos los componentes, aunque el efecto es más notorio para ATA y DMA (Figura 2.6), en las que se encontraron diferencias significativas entre los dos extremos altitudinales, de acuerdo con la prueba de Chi-cuadrada.

### **2.5.4 Magnitud de la PF (pendiente promedio de las NR)**

La pendiente promedio de las NR<sub>p</sub> y NR<sub>n</sub> para ATA, ALW y DTA fue generalmente mayor (i.e., mayor valor absoluto) en el extremo inferior del gradiente altitudinal en las tres montañas (Figura 2.7), aunque las diferencias entre los extremos altitudinales solo fueron significativas ( $P \leq 0.05$ ) para las NR<sub>p</sub> de ATA y DTA en Perote y ATA y ALW en Tlálloc, y para las NR<sub>n</sub> de ATA en Perote, DTA en Orizaba y ALW y DTA en Tlálloc. En cambio, la pendiente promedio de las NR<sub>p</sub> y NR<sub>n</sub> para DMA fue similar en los dos extremos altitudinales de las tres montañas. (Figura 2.7).



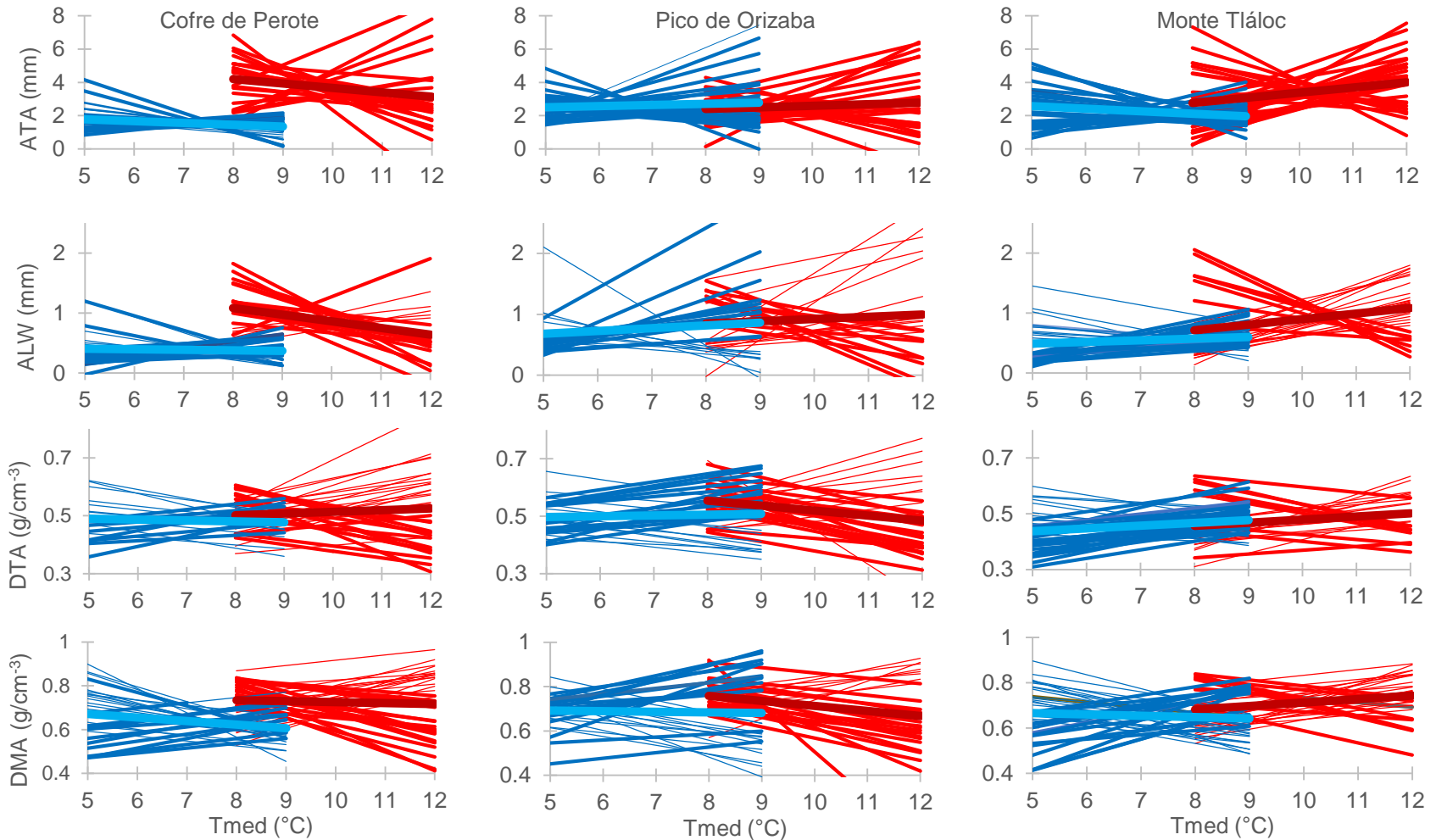


Figura 2.5 NR significativas con pendiente positiva (NR<sub>p</sub>) y negativa para ATA (a), ALW (b), DTA (c) y DMA (d) con respecto a T<sub>med</sub> en el extremo altitudinal inferior (líneas rojas) y superior (líneas azules) de la distribución de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote (columna 1), Pico de Orizaba (columna 2) y Monte Tláloc (columna 3) El significado de las variables ATA, ALW, DTA y DMA se indica en la Figura 2.2.

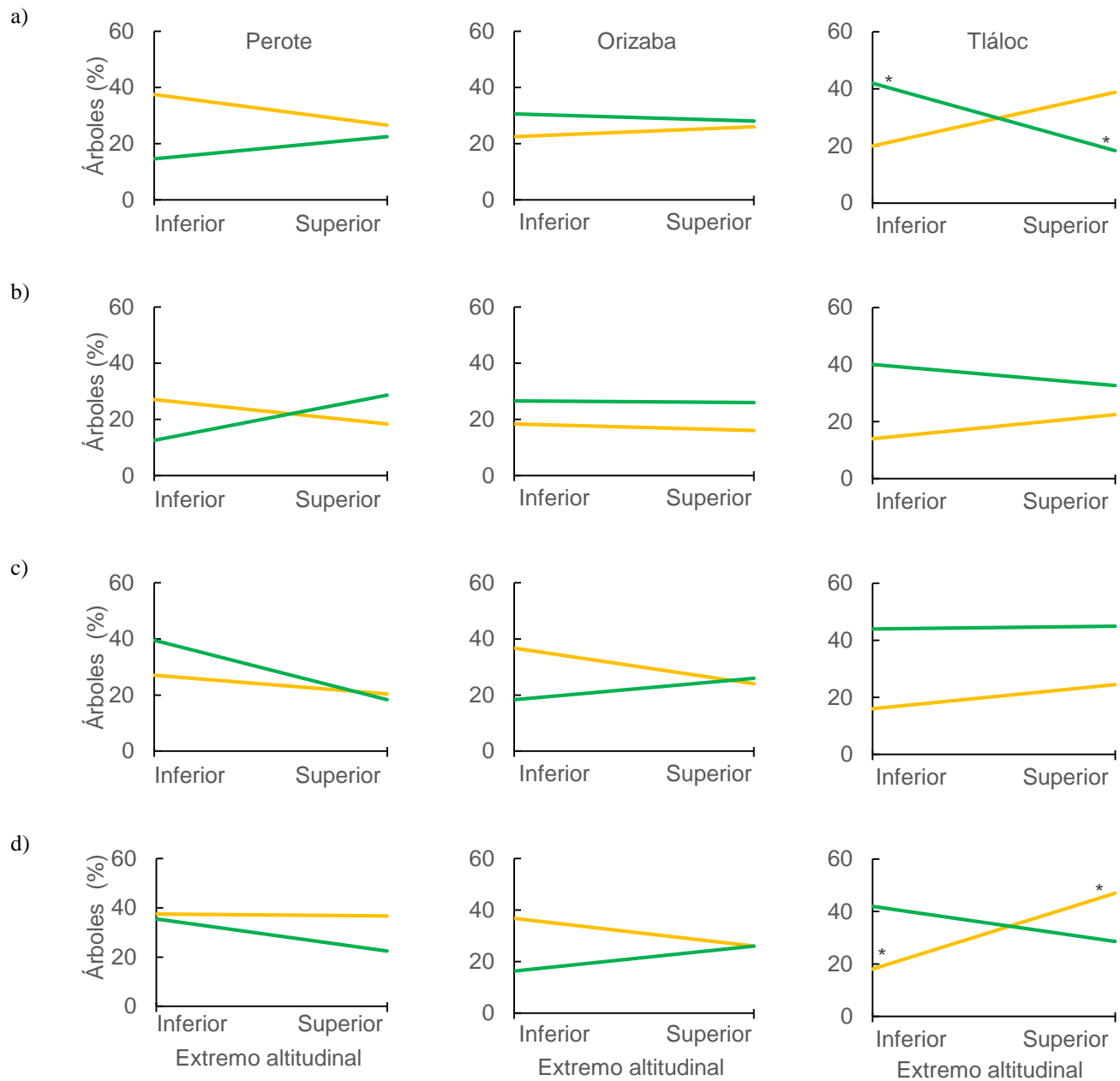


Figura 2.6 Proporción de árboles con NR de pendiente positiva (línea verde) y negativa (línea amarilla) para ATA (a), ALW (b), DTA (c) y DMA (d) con respecto a  $T_{med}$  en el extremo inferior y superior de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote Pico de Orizaba y Monte Tlaloc. El asterisco indica diferencias significativas entre extremos altitudinales. El significado de las variables ATA, ALW, DTA y DMA se indica en la Figura 2.2.

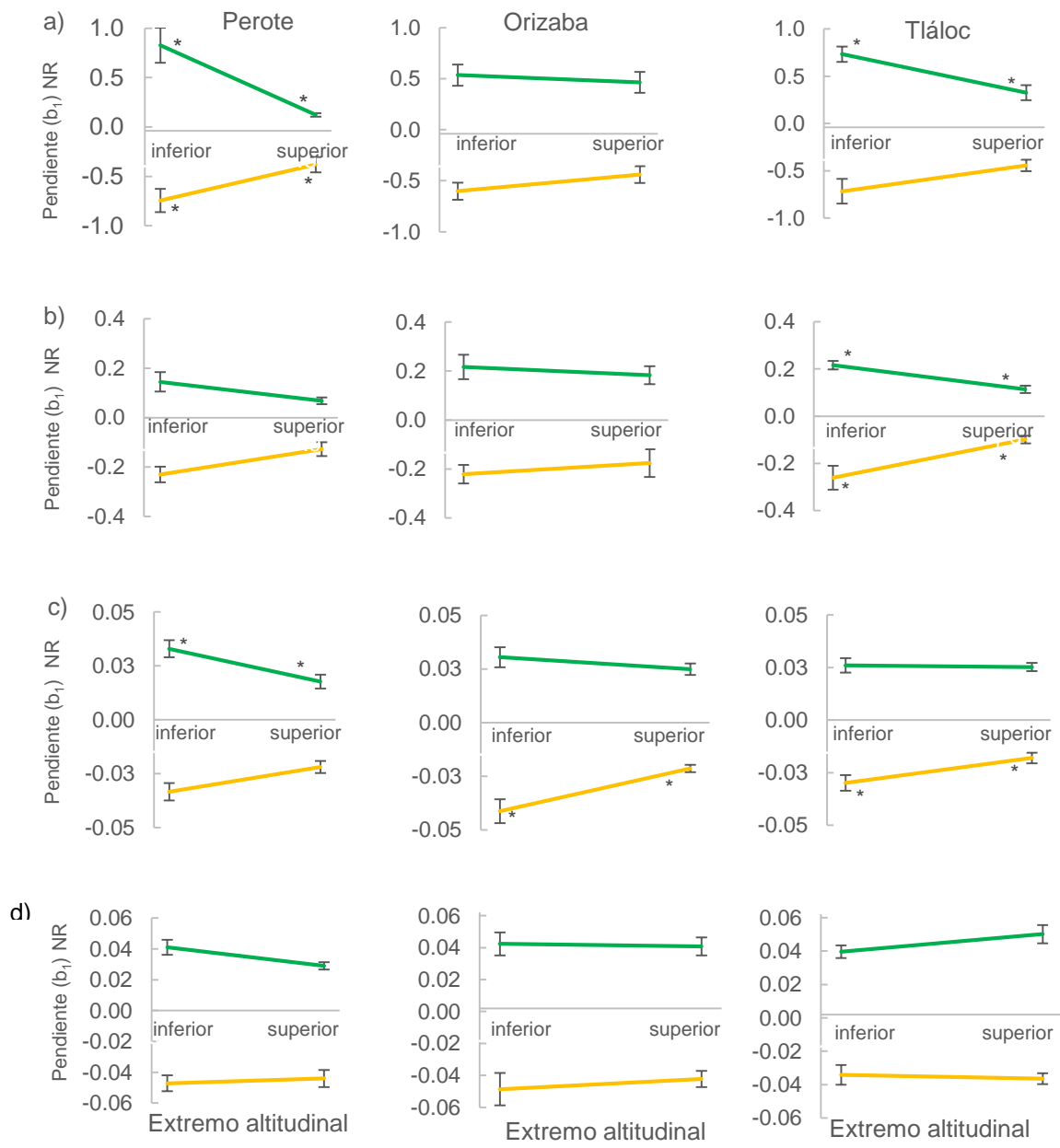
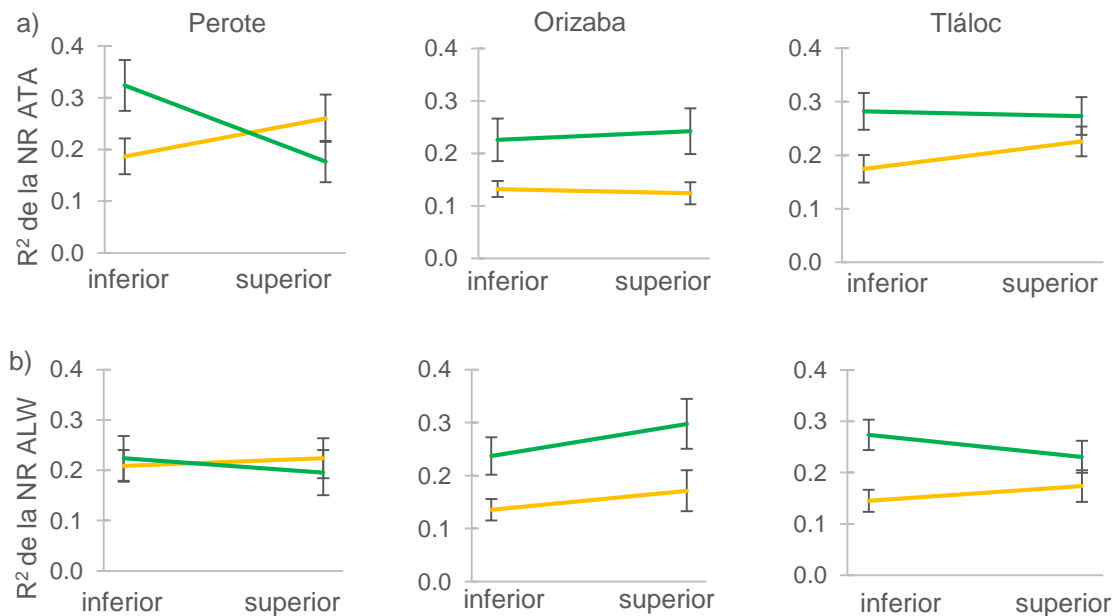


Figura 2.7 Pendiente media ( $\pm$  ee) de las NR con pendiente positiva (línea verde) y negativa (línea amarilla) para ATA (a), ALW (b), DTA (c) y DMA (d) con respecto a  $T_{med}$  en el extremo inferior y superior de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote, Pico de Orizaba y Monte Tláloc. El asterisco indica diferencias significativas entre extremos altitudinales. El significado de las variables ATA, ALW, DTA y DMA se indica en la Figura 2.2.

### 2.5.5 Coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de $NR_p$ y $NR_n$

El coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de las  $NR$  estimadas también mostró una amplia variación entre árboles en todas las poblaciones muestreadas (Figura 2.8); sin embargo, el valor promedio de  $R^2$  para las  $NR_p$  y  $NR_n$  de los componentes del anillo mostraron tendencias distintas entre montañas. Por ejemplo, en Orizaba y Tláloc, el valor de  $R^2$  de  $NR_p$  fue generalmente mayor que el de  $NR_n$  para ATA y ALW en los dos extremos altitudinales, pero no para DTA y DMA, mientras que en Perote no se observa ese patrón en ninguno de los componentes. En Orizaba el valor promedio de  $R^2$  aumentó ligeramente del extremo inferior al superior excepto en las  $NR_n$  para ATA y DTA, mientras que en Perote se presentó la tendencia opuesta, excepto en las  $NR_n$  para ATA y ALW. En Tláloc, el valor de  $R^2$  mostró un patrón similar al de Orizaba únicamente en las  $NR_p$  para DTA y DMA y en las  $NR_n$  para ATA y ALW (Figura 2.8), aunque en la mayoría de los casos las diferencias entre los extremos altitudinales no fueron significativas, excepto en las  $NR_n$  para DTA en Orizaba.



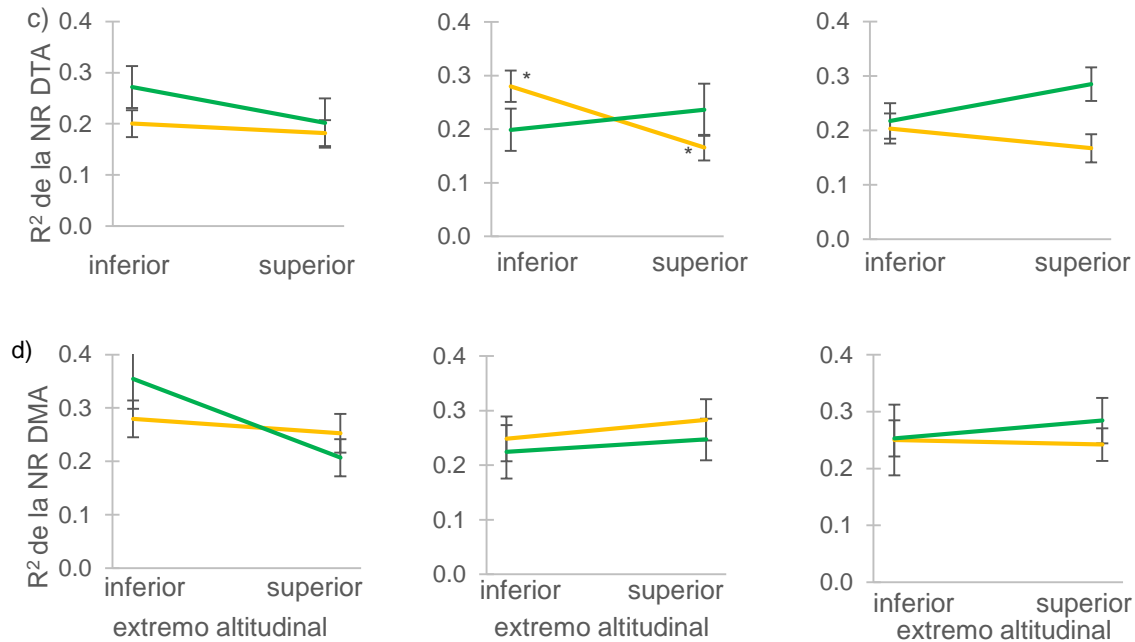


Figura 2.8 Valor promedio ( $\pm$  ee) de  $R^2$  de las NR con pendiente positiva (línea verde) y negativa (línea amarilla), para ATA (a), ALW (b), DTA (c) y DMA (d) con respecto a  $T_{med}$  en el extremo inferior y superior de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote, Pico de Orizaba y Monte Tláloc. El asterisco indica diferencias significativas entre extremos altitudinales. El significado de las variables ATA, ALW, DTA y DMA se indica en la Figura 2.2.

## 2.6 DISCUSIÓN

### 2.6.1 Diferencias entre variables climáticas en las NR de los componentes del anillo

Los componentes del anillo de crecimiento de *Pinus hartwegii* presentaron una relación más fuerte con la temperatura que con la precipitación en la estimación de NRs. En particular, la proporción de árboles con NRs con  $T_{max}$  y  $T_{med}$  fue más del doble que con  $P_t$ . Estas variables de temperatura fueron muy similares entre sí, casi redundantes, aunque con un ajuste ligeramente mejor con  $T_{med}$  para todos los componentes del anillo en las diferentes montañas. Estos resultados confirman las tendencias observadas en el Capítulo 1 de esta tesis, en donde las características de los anillos de crecimiento de *P. hartwegii* mostraron una relación más fuerte con la variación interanual en temperatura que con la precipitación.

Estudios que relacionen variables del anillo de crecimiento en árboles con variables climáticas para la construcción de NR a nivel individuo son escasos, relativamente recientes y la mayoría se han enfocado en la anchura del anillo. Por ejemplo, Fallour-Rubio *et al.*, (2009) evaluaron la PF en anillos de crecimiento de *Cedrus atlantica* Manetti con NR individuales en relación con la temperatura y precipitación; ellos encontraron que la precipitación durante el verano fue la variable con mayor predicción de la anchura del anillo de crecimiento, con una amplia variación intra-poblacional en PF, pero no presentan datos sobre la proporción de árboles con NR<sub>s</sub>. Sánchez-Vargas *et al.* (2007) y Martínez-Meier *et al.* (2009) también evaluaron la PF de algunos componentes de los anillos de crecimiento en *Pinus pinaster* Ait. y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco con respecto a variables climáticas, pero ellos utilizaron la fluctuación intra-anual en estas características para construir las NR en relación con la respuesta de los árboles a la sequía y la disponibilidad de agua. De Luis *et al.* (2013) analizaron la PF en la anchura del anillo de crecimiento en *Pinus halepensis* Miller. con respecto a la fluctuación inter-anual en temperatura y precipitación, pero a nivel de poblaciones. Más recientemente, Escobar-Sandoval *et al.* (2021) analizaron la PF en los componentes de anchura y densidad del anillo en poblaciones de *Larix decidua* Mill. situadas en un gradiente altitudinal, en relación con la precipitación y la temperatura para la construcción de NR a nivel individuo; en ese estudio se encontraron resultados similares a los de *Pinus hartwegii*, en donde la fluctuación interanual en temperatura fue más importante que la precipitación para estimar NR<sub>s</sub> a nivel individuo.

### **2.6.2 Variación intra-poblacional en NR y PF**

En todas las poblaciones de *Pinus hartwegii* muestreadas se encontró una amplia variación entre individuos en las NR estimadas para los diferentes componentes del anillo. En todas ellas, la mayoría de los árboles (i.e., 86%) presentaron NR<sub>s</sub> con respecto a  $T_{med}$  para al menos uno de los componentes del anillo de crecimiento, y más de 70% de los árboles para dos o más componentes en forma simultánea. En Perote y Orizaba el mayor porcentaje de árboles con NR<sub>s</sub> para tres y cuatro componentes del anillo se encontró en el extremo altitudinal inferior, mientras que en Tláloc fue en el superior. Sin embargo, en las tres montañas se encontró una

amplia variación entre árboles en el signo y valor de la pendiente de la NR para cada uno de los componentes del anillo de crecimiento, lo cual dificulta la identificación de inter-relaciones en las NR de los componentes a nivel árbol. Esta variabilidad sugiere que árboles distintos en una población, expuestos a fluctuaciones similares de temperatura, pueden responder de manera distinta en términos de PF de sus componentes del anillo de crecimiento (i.e., una NR con pendiente positiva, negativa o nula para distintos componente del anillo), lo cual muestra la complejidad señalada por Arnold *et al.* (2019), en la interpretación de NR a nivel individuos en una población. Esta variación es común y refleja el proceso fisiológico específico asociado con las características fenotípicas involucradas (Pélabon *et al.*, 2013); Sin embargo, la variación intra-poblacional en NR también puede deberse a variación genética (i.e., diferentes individuos con diferente NR al factor ambiental), efectos micro-ambientales (i.e., variación micro-espacial en la temperatura y otros factores ambientales) o el efecto de otros factores intrínsecos o extrínsecos a los individuos que modulen el efecto de la temperatura en la NR de la característica fenotípica. Por ejemplo, Escobar-Sandoval *et al.* (2021) menciona que la variabilidad en NR (con pendiente positiva o negativa) en distintos componentes del anillo de un individuo podría indicar efectos compensatorios entre el crecimiento radial y la densidad del anillo, como resultado de procesos evolutivos a diferentes condiciones ambientales (Topaloğlu *et al.*, 2016). Otros autores que han estudiado la pendiente de las NR en la PF para animales señalan que también puede estar asociada a efectos de variación en la edad (Smoliński *et al.*, 2020), a variación micro-ambiental (Diamond y Kingsolver, 2012; Tammaru y Teder, 2012) o a variación genética intra-poblacional, como se menciona en *Gentianella campestris* (L.) Börner (PF en tolerancia al ramoneo) (Juenger *et al.*, 2000; Arnold *et al.*, 2019).

Por otro lado, en la estimación de las NR en *Pinus hartwegii* se supuso que éstas son lineales, lo cual podría no cumplirse, como lo señala Chevin y Lande (2011). Suponer que las NR tienen una respuesta lineal a la temperatura simplifica el análisis (Valladares *et al.*, 2006), y puede justificarse cuando se utiliza un intervalo reducido en fluctuación inter-anual de  $T_{med}$  ( $\approx 5$  °C), como en este caso, pero la

forma lineal de la NR podría cambiar a una curva si se utiliza un intervalo de  $T_{med}$  más amplio, para explorar los límites de la respuesta del individuo al factor ambiental (Arnold *et al.*, 2019; Escobar-Sandoval *et al.*, 2021). En ese sentido, caracterizar la forma de las NR como funciones no lineales es más realista e informativo que suponer NR lineales (Stinchcombe y Kirkpatrick, 2012), pero introduce mayor complejidad y dificultad para cuantificar la PF (Valladares *et al.*, 2006). De acuerdo con lo señalado por Escobar-Sandoval *et al.* (2021), la variación en signo y magnitud de la pendiente de las NR entre árboles de *Pinus hartwegii* de una misma población (incluyendo las NR nulas) podrían ser simplemente el reflejo de que cada uno de ellos se encuentra en diferente punto o posición a lo largo de su curva de respuesta al factor ambiental. Arnold *et al.* (2019) señalan que es lógico esperar que la NR de la mayoría de los rasgos fenotípicos de las plantas en un intervalo amplio de temperaturas sea curvilínea. Los individuos con NR nula (no significativa) no necesariamente tienen una pendiente plana, simplemente no se puede estimar su PF con los datos disponibles (Fusco y Minelli, 2010). En ese sentido, la variabilidad intra-poblacional en NR (pendiente positiva, negativa o nula) para un rasgo adaptativo puede reflejar una diversidad genética importante (Arnold *et al.*, 2019), relacionada con variación en estrategias de adaptación individuales, pero también puede reflejar diferentes segmentos de NR no lineales (Escobar-Sandoval *et al.*, 2021).

### **2.6.3 Efecto de la elevación y montaña en la magnitud de PF**

A diferencia del patrón descrito para las poblaciones de *Larix* decidua a lo largo de un gradiente altitudinal (Escobar-Sandoval *et al.*, 2021), en *Pinus hartwegii* no se encontró una diferencia clara entre los dos extremos del gradiente altitudinal de la especie en la proporción de árboles con  $NR_p$  y  $NR_n$  para los diferentes componentes del anillo de crecimiento, con excepción de ATA y DMA en Tláloc. Al parecer, la proporción de árboles con  $NR_p$  y  $NR_n$  en los extremos altitudinales dependió más de las condiciones particulares de cada montaña, especialmente en el extremo inferior del gradiente donde se observó una mayor variación en los diferentes componentes del anillo (Figura 2.6). De manera consistente con los resultados obtenidos a nivel de población en el capítulo anterior, Tláloc generalmente mostró



una tendencia opuesta a las otras montañas en el patrón altitudinal de la proporción de árboles con  $NR_p$  y  $NR_n$  para los diferentes componentes del anillo. Se requiere información adicional para interpretar y explicar las diferencias entre montañas en el comportamiento altitudinal de la proporción de árboles con  $NR_p$  y  $NR_n$

A pesar de lo anterior, se encontró un mayor efecto altitudinal, consistente entre montañas, en la magnitud de la PF de los componentes del anillo, especialmente en ATA, ALW y DTA. El valor absoluto de la pendiente media de  $NR_p$  y  $NR_n$  fue generalmente mayor en el extremo inferior del gradiente de las tres montañas, lo que implica mayor PF promedio de los árboles en esta elevación que en el extremo superior. Estos resultados son consistentes con los datos encontrados en las poblaciones de *Larix decidua* por Escobar-Sandoval *et al.* (2021) en donde el valor absoluto de la pendiente de las  $NR_n$  es mayor en el extremo inferior, aunque en árboles con  $NR_p$  ocurre lo contrario; en ese estudio atribuyen las diferencias en PF promedio de las poblaciones a la alta variabilidad fenotípica en las NR individuales, implicando una amplia variabilidad genética, importante como mecanismo amortiguador del impacto ambiental. Al mismo tiempo, la variabilidad en  $NR_n$  y  $NR_p$  indicaría estrategias individuales de adaptación ante las condiciones ambientales, o la posición de los individuos en diferentes segmentos de NR no lineales.

La mayor PF promedio en los componentes del anillo de crecimiento detectada en el extremo inferior del gradiente altitudinal de *Pinus hartwegii* puede deberse a las diferencias en  $T_{med}$  que existen en los dos extremos del gradiente, al efecto de otros factores ambientales o reflejar diferente posición media de la población con respecto a una NR no lineal (Arnold *et al.*, 2019). Aunque el intervalo de fluctuación interanual en  $T_{med}$  durante el periodo de estudio es similar en los dos extremos del gradiente ( $\approx 2-3$  °C), en el extremo inferior  $T_{med}$  es en promedio  $\approx 3$  °C mayor que en el extremo superior y en los sistemas biológicos es común que la tasa de cambio (i.e. la pendiente de la línea de regresión) aumente con la temperatura (Camarero y Gutiérrez, 2004; Körner, 2012). Por otro lado, aunque en ambientes alpinos la temperatura es el principal factor limitante en el extremo superior del gradiente altitudinal (Körner y Diemer, 1987; Körner, 2012), existen otros factores que pueden

restringir la respuesta de los componentes del anillo de crecimiento a la fluctuación de temperatura, ocasionando una menor PF en ellos que en el extremo inferior del gradiente, donde las condiciones ambientales son menos restrictivas (Körner, 2007; Tecco *et al.*, 2016; Lanza *et al.*, 2018). Es importante destacar, sin embargo, que este patrón de respuesta altitudinal no se observó en la PF de Tlálóc con DMA, con un valor promedio de PF similar en los dos extremos del gradiente.

La amplia variación en los valores de  $R^2$  de las NR estimadas y la ausencia de un patrón común entre montañas y extremos altitudinales para los diferentes componentes del anillo apoyan la hipótesis del efecto de otros factores ambientales (i.e, variación temporal y espacial) oscureciendo la respuesta plástica a la temperatura (Körner, 2012). Sin embargo, en algunos componentes, como ATA y ALW el ajuste de las NR fue generalmente mayor para  $NR_p$  que para  $NR_n$  y en otros casos el ajuste de las NR fue ligeramente mayor en el extremo superior del gradiente que en el inferior. Un mayor valor promedio de  $R^2$  indica una mayor calidad de ajuste de la NR e implica que la variable ambiental (en este caso  $T_{med}$ ) explica en mayor medida la variabilidad en la característica fenotípica, actuando como control principal de su expresión. Por lo tanto, un mayor valor promedio de  $R^2$  en las NR en el extremo superior del gradiente altitudinal apoya la hipótesis de  $T_{med}$  como principal factor de expresión fenotípica de los componentes del anillo de crecimiento, a diferencia del extremo inferior donde el efecto interactivo de otros factores modifica la influencia de la temperatura en los componentes del crecimiento radial (Latreille *et al.*, 2017; Canham *et al.*, 2018), sin embargo en Perote vemos un patrón contrario, al tener valores de  $R^2$  más altos en el extremo inferior, posiblemente al ser la montaña con menor elevación (3500m) la  $T_{med}$ , se vuelve el principal factor limitante para la expresión de la PF en contraste con el extremo inferior.

Al no haber una diferenciación clara en la proporción de árboles con  $NR_p$  y  $NR_n$  entre los extremos del gradiente altitudinal, podemos asumir que esta respuesta depende de las condiciones particulares de cada montaña, existiendo una buena cantidad de flujo genético a lo largo del gradiente, por lo cual aún no se distingue un

patrón claro de comportamiento en cada extremo del gradiente en las proporciones en las NR, tal como lo describe Roff (1995), donde la gran variación fenotípica se asocia a menudo con una gran variación genética. Esta variación podría fungir como un mecanismo de amortiguamiento del impacto climático (Escobar-Sandoval *et al.*, 2021). Los valores más altos en la pendiente de las NR en el extremo inferior del gradiente altitudinal indican una mayor PF en ambientes más cálidos, lo que sugiere que estas poblaciones enfrentan una fuerte presión de selección forzada por el actual cambio climático, mostrando patrones en la diversidad de la especie para adaptarse ante condiciones extremas.

A pesar la alta variabilidad de las relaciones entre clima y componentes de los anillos, el resultado más relevante de este estudio es la importancia de la temperatura. Las células del cambium son altamente dependientes de los cambios en temperatura (Begun *et al.*, 2018). De hecho, pueden darse periodos de reactivación de cambium si la temperatura presenta un segundo ciclo favorable en el mismo año (Plomion *et al.*, 2001). Los extremos de temperatura para un mismo día en la elevación de 3900 m en Tláloc llegan a ser de hasta 40°C en los meses de Octubre-Noviembre (Correa-Díaz *et al.*, 2021)

La precipitación tiene un patrón muy definido entre los meses de junio a septiembre, periodo en que se concentra hasta 80% de la precipitación anual, por lo tanto, es probable que dada la alta regularidad de la lluvia sobre las montañas estudiadas explique la menor correlación de los componentes del anillo de crecimiento con la precipitación anual.

## 2.7 CONCLUSIONES

Los resultados confirman la temperatura como la variable más importante que determina los componentes del anillo de crecimiento y por lo tanto de la formación de la madera en *Pinus hartwegii*. La amplia variabilidad encontrada en la proporción de árboles con NR significativas y pendiente de la NR de los componentes de anillo en los extremos del gradiente altitudinal a nivel de las tres montañas, apunta a que existen otros factores diferentes a la  $T_{med}$  (edad de los individuos, procesos evolutivos, variación genética, o posible efecto compensatorio) que ocasionan esta

variabilidad. Sin embargo, la mayor pendiente promedio encontrada en las NR de algunos componentes del anillo en el extremo inferior del gradiente señala que los individuos se están ajustando a las condiciones cálidas, por lo que los resultados indican que la respuesta a cambio climático de los bosques alpinos de México puede ser muy variable tanto espacial como temporalmente.

## 2.8 LITERATURA CITADA

- Adams, H. D., Zeppel, M. J. B., Anderegg, W. R. L., Hartmann, H., Landhäusser, S. M., Tissue, D. T., Huxman, T. E., Hudson, P. J., Franz, T. E., Allen, C. D., Anderegg, L. D. L., Barron-Gafford, G. A., Beerling, D. J., Breshears, D. D., Brodribb, T. J., Bugmann, H., Cobb, R. C., Collins, A. D., Dickman, L. T., ... McDowell, N. G. (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution*, 1(9), 1285–1291. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0248-x>
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95–111. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>
- Arnold, P. A., Kruuk, L. E. B., & Nicotra, A. B. (2019). How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *New Phytologist*, 222(3), 1235–1241. <https://doi.org/10.1111/nph.15656>
- Babst, F., Poulter, B., Trouet, V., Tan, K., Neuwirth, B., Wilson, R., Carrer, M., Grabner, M., Tegel, W., Levanic, T., Panayotov, M., Urbinati, C., Bouriaud, O., Ciais, P., & Frank, D. (2013). Site and species specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 706–717. <https://doi.org/10.1111/geb.12023>
- Begum, S., Kudo, K., Rahman, M. H., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Nabeshima, E., ... & Funada, R. (2018). Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. *Trees*, 32(1), 3-15. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1587-6>
- Cailleret, M., Dakos, V., Jansen, S., Robert, E. M. R., Aakala, T., Amoroso, M. M., Antos, J. A., Bigler, C., Bugmann, H., Caccianaga, M., Camarero, J.-J., Cherubini, P., Coyea, M. R., Čufar, K., Das, A. J., Davi, H., Gea-Izquierdo, G., Gillner, S., Haavik, L. J., ... & Martínez-Vilalta, J. (2019). Early-warning signals of individual tree mortality based on annual radial growth. *Frontiers in Plant Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01964>
- Camarero, J. J., & Gutiérrez, E. (2004). Pace and pattern of recent treeline

- dynamics: response of ecotones to climatic variability in the spanish Pyrenees. *Climatic Change*, 63(1/2), 181–200. <https://doi.org/10.1023/B:CLIM.0000018507.71343.46>
- Canham, C. D., Murphy, L., Riemann, R., McCullough, R., & Burrill, E. (2018). Local differentiation in tree growth responses to climate. *Ecosphere*, 9(8). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2368>
- Cerano Paredes, J., Villanueva Díaz, J., Fulé, P. Z., Arreola Ávila, J. G., Sánchez Cohen, I., & Valdez Cepeda, R. D. (2016). Reconstrucción de 350 años de precipitación para el suroeste de Chihuahua, México. *Madera y Bosques*, 15(2), 27–44. <https://doi.org/10.21829/myb.2009.1521189>
- Chevin, L. M., & Lande, R. (2011). Adaptation to marginal habitats by evolution of increased phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(7), 1462–1476. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02279.x>
- Copenheaver, C. A., & Zink-Sharp, A. (2014). fundamentals of tree-ring research fundamentals of tree-ring research [Speer, J. H. : University of Arizona Press, 368 pp., 2010; ISBN: 978-0-8165-2684-0]. *Tree-Ring Research*, 70(2), 161–162. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-70.2.161>
- Correa-Díaz, A., Gómez-Guerrero, A., & Velasco-Bautista, E. (2021). A close up of daily temperature and moisture in two Mexican high-elevation forests. *Madera y Bosques* (aceptado para publicación).
- Crews, D. P. (2005). Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches. *American Journal of Human Biology*, 17(1), 124–125. <https://doi.org/10.1002/ajhb.20088>
- D'Orangeville, L., Houle, D., Duchesne, L., Phillips, R. P., Bergeron, Y., & Kneeshaw, D. (2018). Beneficial effects of climate warming on boreal tree growth may be transitory. *Nature Communications*, 9(1), 3213. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05705-4>
- Dawson, B., & Spannagle, M. (2009). The complete guide to climate change. Routledge, New York, USA. 436 pp.
- De Luis, M., Čufar, K., Di Filippo, A., Novak, K., Papadopoulos, A., Piovesan, G., Rathgeber, C. B. K., Raventós, J., Saz, M. A., & Smith, K. T. (2013). Plasticity in dendroclimatic response across the distribution range of aleppo pine (*Pinus halepensis*). *PLOS ONE*, 8(12), e83550. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083550>
- Diamond, S. E., & Kingsolver, J. G. (2012). Host plant adaptation and the evolution of thermal reaction norms. *Oecologia*, 169(2), 353–360. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2206-7>

- Eiga, S., & Sakai, A. (1984). Altitudinal variation in freezing resistance of Saghalien fir (*Abies sachalinensis*). *Canadian Journal of Botany*, 62(1), 156–160. <https://doi.org/10.1139/b84-025>
- Escobar-Sandoval, M., Pâques, L., Fonti, P., Martinez-Meier, A., & Rozenberg, P. (2021). Phenotypic plasticity of European larch radial growth and wood density along a 1,000 m elevational gradient. *Plant-Environment Interactions*, 2(2), 45–60. <https://doi.org/10.1002/pei3.10040>
- Esper, J., Cook, E. R., Krusic, P.J., Peters, K., Schweingruber, F.H. (2003). Tests of the RCS method for preserving low-frequency variability in long tree-ring chronologies. *Tree-Ring Research* 59(2):81-98. <https://repository.arizona.edu/handle/10150/262573>
- Fallour-Rubio, D., Guibal, F., Klein, E. K., Bariteau, M., & Lefevre, F. (2009). Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(3), 553–563. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01662.x>
- Fusco, G., & Minelli, A. (2010). Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1540), 547–556. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0267>
- Gauchat, M. E. (2011). Phenology of wood formation and its genetic variability in larch: A step towards a better understanding of wood formation in relation to climate. Agricultural sciences. AgroParisTech English. ffNNT: 2011AGPT0037ff. ffpastel-00741764f <https://pastel.archives-ouvertes.fr/pastel-00741764>
- Gavilán, R. G. (2008). La vegetación de alta montaña. In avances en biogeografía, M. Redondo, M. Palacios, F. López, T. Santamaría y D. Sánchez (eds.). Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Geografía e Historia, Madrid. p. 165-174.
- Gianoli, E. (2004). Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences*, 165(5), 825–832. <https://doi.org/10.1086/422050>
- Gianoli, E., & González-Teuber, M. (2005). Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary Ecology*, 19(6), 603–613. <https://doi.org/10.1007/s10682-005-2220-5>
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 56–61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)

- Izem, R., & Kingsolver, J. G. (2005). Variation in continuous reaction norms: quantifying directions of biological interest. *The American Naturalist*, 166(2), 277–289. <https://doi.org/10.1086/431314>
- Juenger, T., Lennartsson, T., & Tuomi, J. (2000). The evolution of tolerance to damage in *Gentianella campestris*: natural selection and the quantitative genetics of tolerance. *Evolutionary Ecology*, 14(4–6), 393. <https://doi.org/10.1023/A:1010908800609>
- Klesse, S., Babst, F., Lienert, S., Spahni, R., Joos, F., Bouriaud, O., Carrer, M., Di Filippo, A., Poulter, B., Trotsiuk, V., Wilson, R., & Frank, D. C. (2018). A combined tree ring and vegetation model assessment of european forest growth sensitivity to interannual climate variability. *Global Biogeochemical Cycles*. <https://doi.org/10.1029/2017GB005856>
- Körner, C. (2007). The use of altitude in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Körner, C. (2012). Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 45:3, 420-421, DOI: 10.1657/1938-4246-45.3.420
- Korner, C., & Diemer, M. (1987). In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*, 1(3), 179. <https://doi.org/10.2307/2389420>
- Lanza, M. G., Chartier, M. P., & Marcora, P. I. (2018). Relación clima-crecimiento radial de *Polylepis australis* en un gradiente altitudinal en las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral*, 28(1bis), 278–290. <https://doi.org/10.25260/ea.18.28.1.1.620>
- Latreille, A., Davi, H., Huard, F., & Pichot, C. (2017). Variability of the climate-radial growth relationship among *Abies alba* trees and populations along altitudinal gradients. *Forest Ecology and Management*, 396, 150–159. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.012>
- Lauer, W., & Klaus, D. (1975). Geoecological investigations on the timberline of Pico de Orizaba, Mexico. *Arctic and Alpine Research*, 7(4), 315. <https://doi.org/10.2307/1550176>
- Marchand, W., Girardin, M. P., Gauthier, S., Hartmann, H., Bouriaud, O., Babst, F., & Bergeron, Y. (2018). Untangling methodological and scale considerations in growth and productivity trend estimates of Canada's forests. *Environmental Research Letters*, 13(9), 093001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aad82a>
- Martínez, M. (1948). Los pinos mexicanos, segunda edición. Universidad Nacional Autónoma de México, Ediciones Botas, México, D. F. 361 p
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Gallo, L., Pastorino, M., & Rozenberg, P. (2009). Ring density record of phenotypic plasticity and



- adaptation to drought in Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 860–867. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.021>
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Pastorino, M., Gallo, L., & Rozenberg, P. (2008). What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *Forest ecology and management*, 256(4), 837–843. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.041>
- Mothe, F., Duchanois, G., Zannier, B., & Leban, J.M. (1998). Analyse microdensitométrique appliquée au bois: méthode de traitement des données utilisée à l'Inra-ERQB (programme Cerd). *Annales Des Sciences Forestières*, 55(3), 301–313. <https://doi.org/10.1051/forest:19980303>
- Nadezda, M. T., Gerald, E. R., & Elena, I. P. (2006). Impacts of climate change on the distribution of *Larix* spp. and *Pinus sylvestris* and their climatotypes in Siberia. *Mitigation and adaptation strategies for global change*, 11(4), 861–882. <https://doi.org/10.1007/s11027-005-9019-0>
- Olguin, F. Y., Moretti, A. P., Pinazo, M., Gortari, F., Vera Bahima, J., & Graciano, C. (2020). Morphological and physiological plasticity in seedlings of *Araucaria angustifolia* and *Cabralea canjerana* is related to plant establishment performance in the rainforest. *Forest Ecology and Management*, 460, 117867. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117867>
- Pélabon, C., Osler, N. C., Diekmann, M., & Graae, B. J. (2013). Decoupled phenotypic variation between floral and vegetative traits: Distinguishing between developmental and environmental correlations. *Annals of Botany*, 111(5), 935–944. <https://doi.org/10.1093/aob/mct050>
- Plomion, C., Leprovost, G., & Stokes, A. (2001). Wood formation in trees. *Plant physiology*, 127(4), 1513–1523. <https://doi.org/10.1104/pp.010816>
- Rehfeldt, G. E. (1985). Ecological genetics of *Pinus contorta* in the Lower Snake River Basin of Central Idaho. USDA For. Serv. Res. Note INT-354.
- Rehfeldt, G. E. (1988). Ecological genetics of *Pinus contorta* from the Rocky Mountains (USA): a synthesis. *Silvae Genetica* 37, 131–135.
- Rehfeldt, G. E. (1989). Genetic variances and covariances in freezing tolerance of lodgepole pine during early winter acclimation. *Silvae Genetica* 38, 133–137.
- Rehfeldt, G. E. (2004). Interspecific and intraspecific variation in *Picea engelmannii* and its congeneric cohorts: biosystematics, genecology, and climate change. <https://doi.org/10.2737/RMRS-GTR-134>
- Rehfeldt, G. E. (2006). A spline model of climate for the Western United States. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-165. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 21 p. <https://doi.org/10.2737/RMRS-GTR-165>



- Rehfeldt, G. E., Wykoff, R. A., & Ying, C.C. (2001). Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate in *Pinus contorta*. *Climatic Change* 50:355–376.
- Roff, D. A. (1995). The estimation of genetic correlations from phenotypic correlations: a test of Cheverud's conjecture. *Heredity*, 74(5), 481–490. <https://doi.org/10.1038/hdy.1995.68>
- Roff, D. A. (1999). Phenotypic evolution. A reaction norm perspective. *Heredity*, 82(3), 344–344. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6885352>
- Rossi, S., Girard, M.-J., & Morin, H. (2014). Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production. *Global Change Biology*, 20(7), 2261–2271. <https://doi.org/10.1111/gcb.12470>
- Rozenberg, P., Chauvin, T., Escobar-Sandoval, M., Huard, F., Shishov, V., Charpentier, J.-P., Sergent, A.-S., Vargas-Hernandez, J. J., Martinez-Meier, A., & Pâques, L. (2020). Climate warming differently affects *Larix decidua* ring formation at each end of a French Alps elevational gradient. *Annals of Forest Science*, 77(2), 54. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00958-w>
- Rozenberg, P., Sergent, A.-S., Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Marin, S., Ruiz-Diaz, M., Bastien, J.-C., Sanchez, L., & Bréda, N. (2012). Analyse rétrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas. *Schweizerische Zeitschrift Fur Forstwesen*, 163(3), 88–95. <https://doi.org/10.3188/szf.2012.0088>
- Rushforth, K. (1992). REVIEWS, *Forestry: An International Journal of Forest Research* 65(2), 224–225. <https://doi.org/10.1093/forestry/65.2.224>
- Sánchez-Vargas, N. M., Sánchez, L., & Rozenberg, P. (2007). Plastic and adaptive response to weather events: a pilot study in a maritime pine tree ring. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(11), 2090–2095. <https://doi.org/10.1139/X07-075>
- SAS Institute. (2003). *The SAS System for Windows 9.0*. SAS Institute, Inc. Cary, NC, USA.
- Schweingruber, F., Fritts, H., Bräker, O., Drew, L.G., & Schär, E. (1978). The X-ray technique as applied to dendroclimatology. *Tree-ring Bulletin*.
- Smoliński, S., Deplanque-Lasserre, J., Hjørleifsson, E., Geffen, A. J., Godiksen, J. A., & Campana, S. E. (2020). Century-long cod otolith biochronology reveals individual growth plasticity in response to temperature. *Scientific Reports*, 10(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73652-6>
- Soja, A. J., Tchebakova, N. M., French, N. H. F., Flannigan, M. D., Shugart, H. H., Stocks, B. J., Sukhinin, A. I., Parfenova, E. I., Chapin, F. S., & Stackhouse, P. W. (2007). Climate-induced boreal forest change: Predictions versus

- current observations. *Global and Planetary Change*, 56(3–4), 274–296. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2006.07.028>
- Stelzer, C. P. (2002). Phenotypic plasticity of body size at different temperatures in a planktonic rotifer: mechanisms and adaptive significance. *Functional Ecology*, 16(6), 835–841. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00693.x>
- Stinchcombe, J. R., & Kirkpatrick, M. (2012). Genetics and evolution of function-valued traits: understanding environmentally responsive phenotypes. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(11), 637–647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.00>
- Tammaru, T., & Teder, T. (2012). Why is body size more variable in stressful conditions: an analysis of a potential proximate mechanism. *Evolutionary Ecology*, 26(6), 1421–1432. <https://doi.org/10.1007/s10682-012-9557-3>
- Tecco, P. A., Pais-Bosch, A. I., Funes, G., Marcora, P. I., Zeballos, S. R., Cabido, M., & Urcelay, C. (2016). Mountain invasions on the way: are there climatic constraints for the expansion of alien woody species along an elevation gradient in Argentina? *Journal of Plant Ecology*, 9(4), 380–392. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv064>
- Topaloğlu, E., Ay, N., Altun, L., & Serdar, B. (2016). Effect of altitude and aspect on various wood properties of oriental beech (*Fagus orientalis* lipsky) wood. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 40(3), 397–406. <https://doi.org/10.3906/tar-1508-95>
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., & Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94(6), 1103–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Vargas-Hernández, J. J., Bermejo Velázquez, B., & Ledig, F. T. (2004). Manejo de recursos genéticos forestales, Segunda Edición. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México, y Comisión Nacional Forestal, Zapopan, Jalisco 110p. [https://www.fs.fed.us/global/nafc/genetics/2005/manejo%20forestal\\_CON\\_3.pdf](https://www.fs.fed.us/global/nafc/genetics/2005/manejo%20forestal_CON_3.pdf)
- Villanueva-Díaz, J., Stahle, D. W., Luckman, B. H., Cerano-Paredes, J., Therrell, M. D., Cleaveland, M. K., & Cornejo-Oviedo, E. (2007). Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast Mexico. *Climatic Change*, 83(1–2), 117–131. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9144-0>
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., Ramírez-Valverde, G., & Santacruz-Varela, A. (2009). Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: Height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology and Management*, 257(3), 836–842. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.021>

Wang, T., Hamann, A., Spittlehouse, D., & Carroll, C. (2016). Locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for North America. *PLOS ONE*, 11(6), e0156720. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156720>

## CONCLUSIONES GENERALES

Como resultado del calentamiento global que está ocurriendo en el planeta, se pronostica que en las próximas décadas la temperatura continuará en aumento, con un cambio de 2-3°C en la temperatura media anual y una disminución de la precipitación anual de 18-20% a finales del siglo XXI en México. Estos cambios pueden ocasionar serias repercusiones en los ecosistemas alpinos, los cuales son más vulnerables a la fluctuación climática por las condiciones particulares de su hábitat, por lo que podrían mostrar un pronto declive.

El estudio realizado utiliza los componentes de los anillos de crecimiento anual en un enfoque retrospectivo para analizar el efecto de la fluctuación climática en el crecimiento radial de *Pinus hartwegii* en los extremos de su distribución altitudinal en tres montañas del Centro-Oriente de México (Cofre de Perote, Pico de Orizaba y Monte Tláloc), con el propósito de evaluar la respuesta de las poblaciones de la especie que están en condiciones extremas de su gradiente ambiental altitudinal en estas montañas, e identificar posibles mecanismos que les permitan adaptarse al cambio climático.

Los resultados mostraron un efecto contrastante en el crecimiento radial y los valores promedio de los componentes de los anillos de crecimiento en las últimas seis décadas entre los dos extremos del gradiente altitudinal en las tres montañas. Aunque la temperatura fue la variable climática que presentó una mayor correlación con la fluctuación anual de los componentes del anillo de crecimiento durante el periodo de estudio, la tendencia de estos componentes no fue homogénea en los dos extremos del gradiente altitudinal ni entre las montañas, lo cual indica que otros factores tanto climáticos como intrínsecos a los árboles están modificando la respuesta de la especie a la fluctuación interanual en temperatura. Un estudio y

análisis más detallado de estos factores de los sitios de estudio podrían dar información adicional sobre la respuesta de la especie ante el cambio climático. A pesar de lo anterior, el estudio mostró que la inclusión de los componentes densitométricos del anillo de crecimiento en el análisis del crecimiento radial permite detectar posibles efectos de interacción y compensación entre los componentes, por lo que proporciona información complementaria al grosor del anillo sobre los mecanismos adaptativos de los árboles ante la modificación en las condiciones climáticas, aspecto de crucial importancia en los ecosistemas de alta montaña.

Como consecuencia del aumento de la temperatura, el patrón de crecimiento en el extremo inferior de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* presento una tendencia negativa en Perote y Orizaba, y las correlaciones de los componentes con la temperatura fueron generalmente negativas, mientras que en Tláloc el aumento de la temperatura parece favorecer el crecimiento radial, al menos en el extremo inferior. Por lo tanto, los efectos del calentamiento global, y las respuestas de las poblaciones a este fenómeno, podrían diferir entre las montañas, en función de sus condiciones ambientales particulares; al parecer, condiciones locales de suelo más favorables en Monte Tláloc permiten una respuesta positiva en el crecimiento radial ante el aumento de temperaturas de las últimas décadas.

La tendencia observada en los componentes del crecimiento radial de *Pinus hartwegii* a nivel de población en estas montañas se asoció a una amplia variación intra-poblacional en la plasticidad fenotípica de los componentes del anillo de crecimiento en respuesta a la fluctuación inter-anual de la temperatura. En todas las poblaciones, más de 85% de los árboles presentaron al menos un componente del anillo con una Norma de Reacción significativa ( $NR_s$ ) a la temperatura y más de 70% de los árboles presentaron  $NR_s$  para dos o más componentes del anillo, pero con algunas excepciones, generalmente no se encontraron diferencias notorias entre los extremos altitudinales en la proporción de árboles con  $NR_s$ , ya sea con pendientes positivas ( $NR_p$ ) o negativas ( $NR_n$ ) para alguno de los componentes en las tres montañas.

En general, los árboles de las poblaciones en el extremo inferior del gradiente altitudinal en todas las montañas presentaron un mayor valor promedio de plasticidad fenotípica (PF), con base en el valor de la pendiente estimada de las  $NR_p$  y  $NR_n$ , aunque solo en algunos de los componentes las diferencias entre los extremos del gradiente fueron significativas. El tamaño de muestra en cada población (i.e., el número de árboles con  $NR_p$  y  $NR_n$ ) pudo haber influido en la capacidad para detectar un mayor número de diferencias significativas en la magnitud de PF entre los extremos altitudinales y montañas. De cualquier manera, los resultados del estudio señalan la presencia de una amplia variabilidad intra-poblacional en la PF estimada a través de las NR de los componentes del anillo de crecimiento en respuesta a la fluctuación inter-anual en la temperatura de las últimas décadas en estas montañas. Esta variación individual puede deberse a variación genética asociada a diferentes estrategias adaptativas y/o efectos compensatorios entre los componentes del anillo, a variación micro-espacial en la temperatura y otros factores ambientales que modifican el efecto de la temperatura en el crecimiento radial, o a otras condiciones intrínsecas de los árboles. Por otro lado, la reducida diferenciación en PF detectada entre los dos extremos altitudinales de una misma montaña puede ser resultado de un flujo genético abundante entre las poblaciones de la especie a lo largo del gradiente altitudinal en estas montañas.

Los resultados del estudio muestran una respuesta compleja del crecimiento radial de los árboles a la fluctuación de los factores climáticos de temperatura y precipitación, pero la amplia variación detectada en las NR de los componentes del anillo de crecimiento indican que la plasticidad fenotípica de estas características puede jugar un papel importante en la respuesta, resiliencia y capacidad de adaptación de las poblaciones de *Pinus hartwegii* al cambio climático que continuara en las próximas décadas. Los resultados también indican que la respuesta de los bosques alpinos de México al cambio climático puede ser muy diversa, tanto espacial como temporalmente.

El análisis de la dinámica interanual de los componentes de los anillos de crecimiento y su relación con las variables climáticas proporciona nuevos

conocimientos sobre la manera en que los bosques de ambientes alpinos modulan los procesos de xilogenésis para hacer frente al cambio climático y asegurar su supervivencia. Estos análisis también permiten entender la dinámica de los procesos asociados con la formación de la madera y su repercusión en la productividad, funcionamiento hidráulico y permanencia de las especies leñosas de ambientes alpinos, en un contexto de variabilidad climática.