



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO FORESTAL

DENDROFISIOLOGÍA DE *Taxodium mucronatum* Ten. EN EL CENTRO DE MÉXICO DURANTE EL ÚLTIMO SIGLO

CORREA DÍAZ ARIAN

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

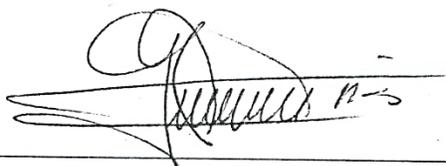
2014

La presente tesis titulada: DENDROFISIOLOGÍA DE *Taxodium mucronatum* Ten. EN EL CENTRO DE MÉXICO DURANTE EL ÚLTIMO SIGLO, realizada por el alumno ARIAN CORREA DÍAZ, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
FORESTAL

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



DR. ARMANDO GÓMEZ GUERRERO

ASESOR



DR. JOSÉ VILLANUEVA DÍAZ

ASESOR



DR. TOMÁS MARTÍNEZ TRINIDAD

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Enero de 2014

RESUMEN GENERAL

DENDROFISIOLOGÍA DE *Taxodium mucronatum* Ten. EN EL CENTRO DE MÉXICO DURANTE EL ÚLTIMO SIGLO

Arian Correa-Díaz

Colegio de Postgraduados, 2014

La evaluación del desempeño fisiológico en especies forestales sobre el tiempo (dendrofisiología), es importante debido a que permite conocer el comportamiento de la vegetación en una atmósfera de composición cambiante; tal como ha ocurrido en el último siglo. Este trabajo analiza la respuesta del ahuehuete (*Taxodium mucronatum* Ten.) ha cambios en la concentración de CO₂ en el último siglo. Se desarrollaron series dendrocronológicas de ancho de anillo de ahuehuete en el centro de México, para estudiar su correlación con el clima y cambios en la eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE). Los sitios fueron: San Felipe-Estado de México (SF), San Miguel-Querétaro (SM), Tasquillo-Hidalgo (TA) y Jantetelco-Morelos (JA); localizados en diferentes condiciones climáticas. Excepto por TA, todas las cronologías fueron significativas ($P < 0.01$). La mayor variación entre Índices de Ancho de Anillo (IAA) fue para SF ($\sigma = 2.66$) y la menor para JA ($\sigma = 0.97$). Se encontró una correlación significativa entre IAA y el Incremento en Área Basal (IAB) en todos los sitios, lo que indica que ambas variables son índices complementarios para medir el crecimiento arbóreo. El IAB del último siglo se ha mantenido estable en la mayoría de sitios; sin embargo, en SF, con arbolado más joven, se redujo en 85% después de 1970. Episodios climáticos extremos mostraron coincidencia; indicando que en el último siglo, los lapsos entre periodos húmedos se han alargado, mientras que los secos se han reducido. Los resultados indicaron un aumento significativo ($P \leq 0.05$) en iWUE para el último siglo. A partir de 1950 los incrementos en iWUE fueron cuatro veces más rápidos que los cambios en décadas previas. Una menor discriminación contra carbono 13 ($\Delta^{13}\text{C}$) y aumento de la concentración intercelular de CO₂ (Ci) confirman una modificación de la actividad estomática y por tanto modificación de iWUE. Efectos del régimen de humedad sólo se encontraron en $\delta^{13}\text{C}$ y Ci en dos y tres sitios, respectivamente. De acuerdo al

modelo conceptual de Scheidegger *et al.*, (2000), el incremento iWUE es principalmente el resultado de un ajuste proporcional de la intensidad fotosintética y conductancia estomática. Si aún especies riparias como *Taxodium mucronatum* aumentan su iWUE sin mostrar ganancia en productividad por efecto de fertilización de CO₂, indica que es necesario más estudios para comprender el desarrollo de ecosistemas forestales ante el cambio climático.

Palabras clave: *Índice de Ancho de Anillo, análisis dual de isótopos, cambio climático, ahuehuate.*

GENERAL SUMMARY

DENDROPHYSIOLOGY OF *Taxodium mucronatum* Ten. IN CENTRAL MEXICO DURING THE LAST CENTURY

Arian Correa-Díaz

Colegio de Postgraduados, 2014

The evaluation of the physiological performance in forest species over time (dendrophysiology) is important because help us to know the behavior of the vegetation in an atmosphere of changing composition as it has occurred in the last century. This work analyzed the response of Montezuma Baldcypress (*Taxodium mucronatum* Ten.) to changes in CO₂ concentrations in the last century. Dendrochronological series of ring width of Montezuma Baldcypress for Central Mexico were developed to study their correlation to climate and changes with the water use efficiency (iWUE). The study sites were: San Felipe-Estado de México (SF), San Miguel-Querétaro (SM), Tasquillo-Hidalgo (TA) y Jantetelco-Morelos (JA); located under different climatic conditions. Except for TA, all series were statistically significant ($P < 0.01$). The highest variation of ring width index (RWI) was for SF ($\sigma = 2.66$) and the lowest for JA ($\sigma = 0.97$). A significant correlation between RWI and basal area increment (BAI) was found for all sites indicating that both variables are complementary indexes to measure tree growth. In the last century BAI has been constant for most of the sites, however, in SF, with younger trees, showed an 85% reduction after 1970. Extreme episodes showed to be concurrent, indicating that in the last century the lag for wet periods is expanding while the lag for dry periods is decreasing. Results indicated a significant increase ($P \leq 0.05$) in iWUE in the last century. Starting from 1950 the increases in iWUE were four times faster than previous decadal changes. Lower discrimination against ¹³C ($\Delta^{13}\text{C}$) and an increase in the intercellular CO₂ concentration (Ci) confirm changes in the stomatal activity and then in iWUE. Moisture regime effects were significant in $\delta^{13}\text{C}$ and Ci for two and three sites respectively. According to the Scheidegger *et al.*, (2000), increases in iWUE derive from proportional adjustment in photosynthetic

intensity and stomatal conductance. If even riparian species like *Taxodium mucronatum* Ten. increase its iWUE with no gain in productivity by the CO₂ fertilization effect, this indicate that more studies are needed to understand the behavior of forest ecosystems against climate change.

Key words: *Ring width index, dual isotope analyses, climate change, Montezuma baldcypress.*

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico para el desarrollo de mis estudios de postgrado.

Al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECYT) por el financiamiento recibido a través de la Beca de Tesis de Postgrado 2013.

Al Colegio de Postgraduados, en especial al Programa Forestal por la oportunidad de estudiar en tan importante institución.

Al Dr. Armando Gómez Guerrero, por sus amplios conocimientos y tiempo que dedicó en la dirección de la presente tesis. Gracias por su paciencia, orientación y apoyo en este trabajo.

Al Dr. José Villanueva Díaz, por su excelente sentido profesional e inagotable labor de investigación. Gracias por compartir sus conocimientos para la mejora sustancial de este manuscrito.

Al Dr. Tomás Martínez Trinidad, por sus valiosas observaciones a este trabajo y consejos para mi formación profesional.

A todo el personal del Laboratorio de Dendrocronología-INIFAP, Durango por sus atenciones y apoyo brindados durante mi estancia.

A los integrantes del Comisariado Ejidal de San Felipe y Santa Cruz de Abajo, Texcoco, Estado de México por su apoyo brindado para la obtención de muestras.

Al personal del Comisariado Ejidal de San Miguel Galindo, San Juan del Río, Querétaro por las facilidades otorgadas para el muestreo.

A la Sra. Camila Novoa González, por sus finas atenciones y apoyo para el muestreo en Tasquillo, Hidalgo.

Al Ing. Humberto Sandoval Zamora por las facilidades y apoyo durante el muestreo en Jantetelco, Morelos.

DEDICATORIA

A mis padres, Víctor y Ana por su cariño, enseñanzas y consejos.

A mis hermanos, Omar y Erandy por su apoyo incondicional.

A Carmina por su cariño, e impulso para mejorar día a día.

A mis amigos, por su apoyo y amistad durante esta etapa.

CONTENIDO

RESUMEN GENERAL.....	ii
GENERAL SUMMARY.....	iv
AGRADECIMIENTOS.....	vi
DEDICATORIA.....	vii
CONTENIDO.....	viii
ÍNDICE DE CUADROS.....	xi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xii
CAPÍTULO I. ANÁLISIS DENDROCLIMÁTICO DE <i>Taxodium mucronatum</i> EN EL CENTRO DE MÉXICO.....	1
1.1. Resumen.....	1
1.2. Summary.....	2
1.3. Introducción.....	4
1.4. Materiales y Métodos.....	7
1.4.1. Área de Estudio.....	7
1.4.2. Descripción biofísica de los sitios.....	9
• San Felipe, Estado de México.....	9
• San Miguel, Querétaro.....	9
• Tasquillo, Hidalgo.....	9
• Jantetelco, Morelos.....	10
1.4.3. Muestreo dendrocronológico.....	11
1.4.4. Preparación de las Muestras.....	14
1.4.5. Fechado y Medición.....	15
1.4.6. Calidad del Fechado.....	16
1.4.7. Estandarización e Índice de Ancho de Anillo (IAA).....	16
1.4.8. Construcción de la curva suavizada o "Spline" del Índice de Ancho de Anillo (IAA).....	17
1.4.9. Incremento en Área Basal (IAB).....	17
1.4.10. Variables climáticas.....	18

1.4.11.	Correlación y Respuesta climática de <i>Taxodium mucronatum</i>	18
1.4.12.	Comparaciones con Cronología de Ancho de Anillo Base	19
1.5.	Resultados	20
1.5.1.	Cronologías y Cofechado.....	20
1.5.2.	Índices de Ancho de Anillo (IAA) y Spline	21
1.5.3.	Tendencia en Incremento en Área Basal	25
1.5.4.	Relación de los IAA y variables climáticas	28
1.5.5.	Comparaciones con Cronología de Ancho de Anillo Base	32
1.6.	Discusión.....	34
1.7.	Conclusiones	39
1.8.	Literatura citada	41

CAPÍTULO II. DENDROQUÍMICA Y EFICIENCIA DE USO DE AGUA (iWUE) EN <i>Taxodium mucronatum</i> EN LA ZONA CENTRO DE MÉXICO.....		45
2.1.	Resumen.....	45
2.2.	Summary.....	46
2.3.	Introducción	47
2.4.	Materiales y Métodos.....	50
2.4.1.	Área de Estudio.....	50
2.4.2.	Muestreo dendrocronológico.....	50
2.4.3.	Fecha y obtención del Índice de Ancho de Anillo (IAA)	51
2.4.4.	Determinación de periodos de baja frecuencia (periodos húmedos y secos).....	51
2.4.5.	Obtención de madera para muestra de isótopos (¹³ C y ¹⁸ O).....	52
2.4.6.	Análisis de isótopos (¹³ C y ¹⁸ O).....	53
2.4.7.	Discriminación de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$)	54
2.4.8.	Concentración intercelular de CO ₂ (C _i)	55
2.4.9.	Eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE)	55
2.4.10.	Análisis estadístico PROC MIXED	56
2.4.11.	Modelo conceptual de Scheidegger <i>et al.</i> , (2000).....	56

2.5.	Resultados	58
2.5.1.	Importancia de los periodos de baja frecuencia para el análisis de isótopos.....	58
2.5.2.	Tendencia en la composición de isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$)	59
2.5.3.	Tendencias en discriminación de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$)	64
2.5.4.	Presión parcial interna de CO_2 (C_i).....	65
2.5.5.	Tendencia en eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE)	68
2.5.6.	Correlación entre variables dendrofisiológicas	70
2.5.7.	Aplicación del modelo conceptual de Scheidegger <i>et al.</i> , (2000).....	71
2.6.	Discusión.....	76
2.7.	Conclusiones	80
2.8.	Literatura citada	81

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.1 Promedio de altura, diámetro, edad estimada para rodales de <i>Taxodium mucronatum</i> en el Centro de México.....	14
Cuadro 1.2 Estadísticos del Programa COFECHA para <i>Taxodium mucronatum</i> en el Centro de México	21
Cuadro 1.3 Correlaciones significativas ($\alpha=0.05$) calculadas con Dendroclim2002, entre Índice de Ancho de Anillo IAA y variables climáticas.....	30
Cuadro 1.4 Coeficientes de correlación entre Cronología Base y las elaboradas.....	33
Cuadro 1.5 Condiciones climáticas promedio y tipo de clima en los sitios de estudio.....	33
Cuadro 2.1 Recopilación de información de periodos secos y húmedos proveniente de anillos de árboles, documentos históricos y otras metodologías.....	59
Cuadro 2.2 Prueba de efectos fijos en la composición de $\delta^{13}\text{C}$ para cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i>	62
Cuadro 2.3 Prueba de efectos fijos en la composición de $\delta^{18}\text{O}$ en cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i>	63
Cuadro 2.4 Prueba de efectos fijos en la composición de $\Delta^{13}\text{C}$ en cuatro sitios de <i>Taxodium mucronatum</i>	65
Cuadro 2.5 Prueba de efectos fijos en la composición de C_i en cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i>	66
Cuadro 2.6 Test de efectos fijos en la composición de $i\text{WUE}$ en cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i>	69
Cuadro 2.7 Correlación entre las diferentes variables fisiológicas en cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i> en el centro de México.....	71
Cuadro 2.8 Resumen de los diferentes escenarios del modelo conceptual de Scheidegger <i>et al.</i> , (2000) en el centro de México.....	74

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1 Localización de poblaciones muestreadas de <i>Taxodium mucronatum</i> en el Centro de México: 1. San Felipe- Estado de México, 2. San Miguel-Querétaro, 3. Tasquillo-Hidalgo y 4. Jantetelco- Morelos.	8
Figura 1.2 Panorámicas de los sitios estudiados y su climograma (1. San Felipe-Estado de México, 2. San Miguel-Querétaro, 3. Tasquillo-Hidalgo y 4. Jantetelco-Morelos).	11
Figura 1.3 (A) Extracción de virutas con un taladro Pressler en ahuehuete (B) Muestras preparadas y colocadas en bases de madera.	15
Figura 1.4 Sistema de Medición VELMEX.....	15
Figura 1.5 Índice de Ancho de Anillo y Spline (1. San Felipe- Estado de México, 2. San Miguel-Querétaro, 3. Tasquillo-Hidalgo y 4. Jantetelco-Morelos).	24
Figura 1.6 Años comunes entre los IAA de cada sitio. Círculos azules representan años por arriba de la media (húmedos) y rojos por debajo de la media (secos).	25
Figura 1.7 Correlación entre Incremento en Área Basal e Índice de Ancho de Anillo (1. San Felipe-Estado de México, 2. San Miguel-Querétaro, 3. Tasquillo-Hidalgo y 4. Jantetelco-Morelos).	27
Figura 1.8 Correlación entre precipitación total e Índice de Ancho de Anillo en San Miguel para periodos de 20 años.....	31
Figura 1.9 Respuesta a periodos comunes entre Índice de Ancho de Anillo y variables climáticas. * correlación significativa ($\alpha=0.05$).	32
Figura 2.1 Periodos de muestreo en bloques de 6 años. Color negro representa presente (1: 2007-2012), naranja periodos secos (2: 1996-2001, 5: 1947-1952 y 7: 1895-1900) y azul periodos húmedos (3: 1988-1993, 4: 1965-1970 y 6: 1910-1915).	52
Figura 2.2 Diagrama para la obtención y encapsulado de madera (aserrín) en los periodos de interés.	53
Figura 2.3 Matriz de cambios isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (adaptado de modelo conceptual de Scheidegger et al., (2000)). Círculos negros representan cambios simultáneos en ambas variables; y círculos blancos cambios en una sola variable.	57
Figura 2.4 Valores de $\delta^{13}\text{C}$ en el tiempo en cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i> . Las barras indican errores estándar.....	60
Figura 2.5 Diferencias en tendencias en composición de carbono 13 ($\delta^{13}\text{C}$) con relación al régimen de humedad (Periodos secos o húmedos) en cuatro sitios de <i>Taxodium mucronatum</i> . Nótese que el periodo actual (2007-2012) se consideró como un periodo seco. Las barras indican errores estándar.	61

Figura 2.6 Valores de $\delta^{18}\text{O}$ en el tiempo para cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i> . Las barras indican errores estándar.....	63
Figura 2.7 Discriminación de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) en cuatro diferentes sitios de <i>Taxodium mucronatum</i> en el centro de México. Las barras indican errores estándar.	64
Figura 2.8 Diferencias en tendencias en presión parcial interna (C_i) con relación al régimen de humedad (Periodos secos o húmedos) en cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i> . Nótese que periodo actual (2007-2012) se consideró como un periodo seco. Las barras indican errores estándar.	67
Figura 2.9 Concentración intercelular de CO_2 (C_i) en cuatro diferentes sitios y concentración de CO_2 en la atmósfera (C_a) en <i>Taxodium mucronatum</i> . C_a está representado en la parte superior del gráfico y C_i en el inferior. Las barras indican errores estándar.	68
Figura 2.10 Eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE) en cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i> . Las barras indican errores estándar.	69
Figura 2.11 Aplicación del modelo conceptual de Scheidegger <i>et al.</i> , (2000), mediante diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ con respecto al periodo previo en cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i> . Las barras indican errores estándar.....	73
Figura 2.12 Relación entre $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en el promedio de los cuatro sitios con <i>Taxodium mucronatum</i> . Las barras indican errores estándar.....	75

CAPÍTULO I. ANÁLISIS DENDROCLIMÁTICO DE *Taxodium mucronatum* EN EL CENTRO DE MÉXICO

1.1. Resumen

Se desarrollaron series dendrocronológicas de anillo total de ahuehuete (*Taxodium mucronatum* Ten.) en el centro de México para estudiar su relación con el clima. Los sitios seleccionados fueron: San Felipe-Estado de México (SF), San Miguel-Querétaro (SM), Tasquillo-Hidalgo (TA) y Jantetelco-Morelos (JA); situados en condiciones climáticas diferentes. La amplitud mínima y máxima de las cronologías fluctuó de 109 a 260 años para SF y TA, respectivamente. Excepto por TA, todas las cronologías fueron significativas ($P < 0.01$). La mayor variación de Índices de Ancho de Anillo (IAA) fue para SF ($\sigma = 2.66$) y la menor para JA ($\sigma = 0.97$). Se encontró una correlación significativa entre IAA y el Incremento en Área Basal (IAB) en todos los sitios, lo que indica que ambas variables son complementarias para medir el crecimiento arbóreo. El IAB del último siglo se ha mantenido estable en la mayoría de sitios; sin embargo, en SF, con arbolado más joven, se redujo en 85% después de 1970. La reducción de la precipitación de enero a junio y abatimiento de mantos freáticos explica este resultado. Considerando las cronologías completas, no se encontró correlación significativa entre índices dendrocronológicos, pero en episodios extremos mostraron coincidencia; indicando que en el último siglo, los lapsos entre periodos húmedos se han alargado, mientras que los secos se han reducido. Este resultado demuestra científicamente el cambio de clima en el último siglo en el centro de México. El crecimiento del ahuehuete mostró mínima influencia de la precipitación de años previos; sin embargo, para el año actual de crecimiento, la precipitación enero-febrero fue determinante para su crecimiento. La correlación entre las variables del clima y crecimiento fue diferente para cada sitio, mientras en SM, la precipitación es significativa,

en SF, la temperatura está más correlacionada con el crecimiento. Para fines de reconstrucción y proyección climática, los anillos de crecimiento de ahuehuete de algunos sitios son adecuados para reconstruir el historial de temperatura y para otros la de precipitación.

Palabras clave: *Índice de Ancho de anillo, cronología, COFECHA, ahuehuete*

1.2. Summary

Dendrochronological series of ring width of Montezuma Baldcypress (*Taxodium mucronatum* Ten.) for Central Mexico were developed to study their correlation to climate. The study sites were: San Felipe-Estado de México (SF), San Miguel-Querétaro (SM), Tasquillo-Hidalgo (TA) y Jantetelco-Morelos (JA); located under different climatic conditions. The amplitude of the series ranged from 109 to 260 years for SF and TA, respectively. Except for TA, all series were statistically significant. The highest variation of ring width index (RWI) was for SF ($\sigma=2.66$) and the lowest for JA ($\sigma=0.97$). A significant correlation between RWI and basal area increment (BAI) was found for all sites indicating that both variables are complementary indexes to measure tree growth. In the last century BAI has been constant for most of the sites, however, in SF, with younger trees, showed an 85% reduction after 1970. Reduced precipitation and overexploitation of groundwater explain this result. There were no correlation for the whole series of the sites, but extreme episodes showed to be concurrent, indicating that in the last century the lag for wet periods is expanding while the lag for dry periods is decreasing. This result shows scientific evidence of climatic change in the last century in Central Mexico. Montezuma Baldcypress is minimally influenced by the precipitation of previous years, but the precipitation of January and February of the current year is critical for tree growth. The correlation between climate variables and tree growth varied with site; while the precipitation was

important for SM, temperature was critical for SF. For reconstruction purposes and climatic projection, tree rings of Montezuma Baldcypress are suitable to describe precipitation history of some sites and temperature history for other sites.

Key words: *Tree ring index, chronology, COFECHA, Montezuma Baldcypress*

1.3. Introducción

Las técnicas de dendrocronología han resurgido debido al interés de relacionar eventos del pasado con el clima y el crecimiento de los árboles. La dendrocronología es la ciencia que se encarga de estudiar y datar los anillos de los árboles. Una de sus subdisciplinas más avanzadas es la dendroclimatología que relaciona las condiciones climáticas en el que crecieron los árboles con las características y química de sus anillos de crecimiento (Cabrera y González, 2006). Actualmente, esta técnica ha ganado mayor importancia por su potencial para estudiar el cambio climático global, asociar la cronología de anillos con los patrones de circulación atmosférica, y su efecto en el ciclo hidrológico y del carbono (Cerano *et al.*, 2009). En México existen especies forestales adecuadas para estudios dendrocronológicos, entre las que destaca *Taxodium mucronatum*, que por el contraste de sus anillos anuales y su distribución natural asociada a reservorios de agua es útil para caracterizar efectos en la disponibilidad actual y futura de los recursos hídricos (Villanueva *et al.*, 2007a).

Los ahuehetes (*Taxodium mucronatum* Ten.) son los árboles más corpulentos y longevos que existen en el país, razón por lo cual es considerado como el árbol nacional de México (Luque, 1921). En la región Centro–Norte de México es común observar especímenes que sobrepasan los 300 años e inclusive los 1,500 años de edad. El ahuehete es una especie riparia que se distribuye en casi todo el territorio nacional (a excepción de la península de Baja California y Yucatán) siempre y cuando exista una fuente permanente o semipermanente de agua o bien, un manto freático superficial por lo que es común observarlos a orilla de ríos, manantiales, arroyos y canales, en altitudes entre 300 y 2 500 m. (Martínez, 1963; Rzedowski, 1978; Carranza, 1992).

En México, son pocas las especies que se han identificado por su potencial para estudios dendrocronológicos; entre ellas sobresalen *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco, *Taxodium mucronatum* Ten. y *Pinus cembroides* Zucc. (Villanueva *et al.*, 2007b; Constante *et al.*, 2009b). Los anillos de los árboles son utilizados por la dendrocronología como archivos o fuentes indirectas para determinar el clima del pasado. La capacidad para formar anillos de crecimiento anuales con una fuerte señal climática es conocida como potencial dendrocronológico; este varía de acuerdo a la especie y es reflejado a través de los cambios en grosor de dichos anillos (Fritts, 1976). Los anillos de *Taxodium mucronatum* muestran gran variación en sus crecimientos como resultado de la influencia de la variabilidad climática, por lo cual la especie es considerada idónea (adecuada sensibilidad) para estudiar los cambios de crecimiento arbóreo en función del clima; aunque para lograr dicho fin es necesario una selección cuidadosa del sitio e individuos para muestrear a fin de minimizar la presencia de crecimientos irregulares derivados de contrafuertes o pudriciones, problemas comunes de la especie (Constante *et al.*, 2010).

En la actualidad los problemas de contaminación, entubamiento de ríos, desviación de cauces y azolvamiento han desafortunadamente provocado la deshidratación de los suelos y abatimiento del manto freático; afectando severamente la permanencia de poblaciones de ahuehuate (Martínez, 1999; Ceballos *et al.*, 2009). A partir de la década de los setenta, el número de acuíferos sobreexplotados ha aumentado sustancialmente, pasando de 32 en 1975 a 101 en 2008. La zona centro de México; en particular la Región hidrológica-administrativa de Aguas del Valle de México y Sistema Cutzamala, presenta un 30% de acuíferos sobreexplotados y un 48% de sus aguas fuertemente contaminadas de acuerdo al indicador DBO₅ (CNA, 2010). La utilización de especies sensibles como el ahuehuate a los cambios en la dinámica del clima, ayudan a describir la modificación en patrones de crecimiento y presión sobre aguas subterráneas, a lo largo del Centro de México.

El objetivo del presente estudio fue realizar un análisis con los anillos de crecimiento mediante la generación de series de crecimiento anuales y su correlación con variables climáticas locales y regionales (temperaturas media, mínima, máxima y precipitación) para las poblaciones de ahuehuete en San Felipe (SF), Estado de México; San Miguel (SM), Querétaro; Tasquillo (TA), Hidalgo y Jantetelco (JA), Morelos ubicadas en el centro de México. Se seleccionaron estos sitios de México, debido a que las poblaciones de *Taxodium* del centro del país tienen mayor presión social para su desaparición, comparadas con otras regiones con menor densidad poblacional, de tal suerte, que si no se rescata a tiempo esta información valiosa para estudios de cambio climático se perderá sin aportar conocimiento para el entendimiento y proyección del cambio climático.

1.4. Materiales y Métodos

1.4.1. Área de Estudio

El estudio se desarrolló en cuatro poblaciones de *Taxodium mucronatum* ubicadas en el Centro de México, en los estados de México, Querétaro, Hidalgo y Morelos; pertenecientes a la zona fisiográfica del Eje Neovolcánico Transversal. La selección de las poblaciones se realizó con base en referencias bibliográficas y consultas con expertos; cumpliendo criterios como presencia de rodales sanos, apariencia longeva y de fácil acceso para su muestreo (Figura 1.1).

La población de ahuehete muestreada en el estado de México se localiza al Oeste del Municipio de Texcoco dentro del Ejido San Felipe en las coordenadas 19°30'14.4" Latitud Norte y 98°54'25.2" Latitud Oeste a una altitud promedio de 2330 m. El rodal muestreado en Querétaro está ubicado al Oeste del Municipio de San Juan del Río en la localidad de San Miguel (coordenadas 20°22'58.8" Latitud Norte, 100°05'38.4" Latitud Oeste; altitud 1950 m). La tercera población está ubicada al Este del Municipio de Tasquillo (coordenadas 20°33'00" Latitud Norte, 99°17'38.4" Latitud Oeste; altitud 1640 m). Finalmente, la población de Morelos se ubica al Este del Municipio de Jantetelco (coordenadas de 18°43'8.4" Latitud Norte, 98°44'06" Latitud Oeste; altitud 1400 m).

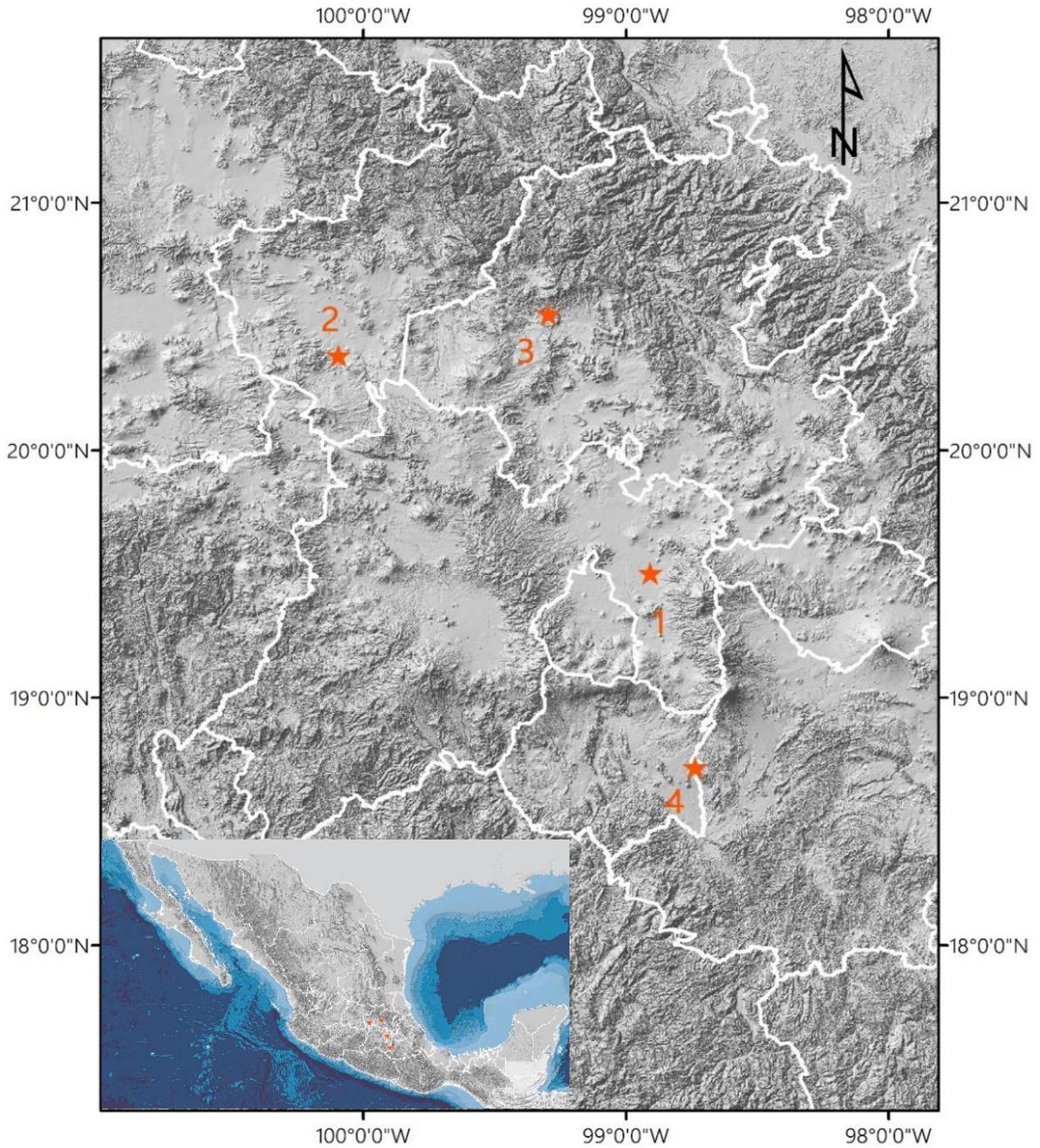


Figura 1.1 Localización de poblaciones muestreadas de *Taxodium mucronatum* en el Centro de México: 1. San Felipe- Estado de México, 2. San Miguel-Querétaro, 3. Tasquillo-Hidalgo y 4. Jantetelco- Morelos.

1.4.2. Descripción biofísica de los sitios

- San Felipe, Estado de México

El sitio se localiza en una zona plana con pendientes menores al 5%; rodeado principalmente por zonas con agricultura (Figura 1.2). El tipo de suelo de acuerdo a la FAO, (1988) es un Vertisol Crómico con textura fina. El clima presente es un templado subhúmedo con lluvias de verano C(w₀); la precipitación promedio anual es de 600 mm distribuidas principalmente en los meses de junio a septiembre. La temperatura media anual es 15.9°C, con máximas en mayo (27.7°C) y mínimas en enero (2.2°C)(INEGI, 2009d)

- San Miguel, Querétaro

Se localiza a los márgenes del arroyo Zúñiga, en donde da inicio la falla conocida como barranca de Amealco al Oeste del municipio de San Juan del Río. El tipo de suelo característico corresponde a Feozem Lúvico (FAO, 1988) con textura media. La precipitación se distribuye principalmente en los meses de junio a septiembre; con una media de 750 mm anuales (Figura 1.2). La temperatura media anual es 15.8°C, con máximas de 29.3°C en mayo y mínimas de 4.5°C en enero. El clima, al igual que en el sitio anterior, corresponde a un C(w₀); templado subhúmedo con lluvias de verano (INEGI, 2009a)

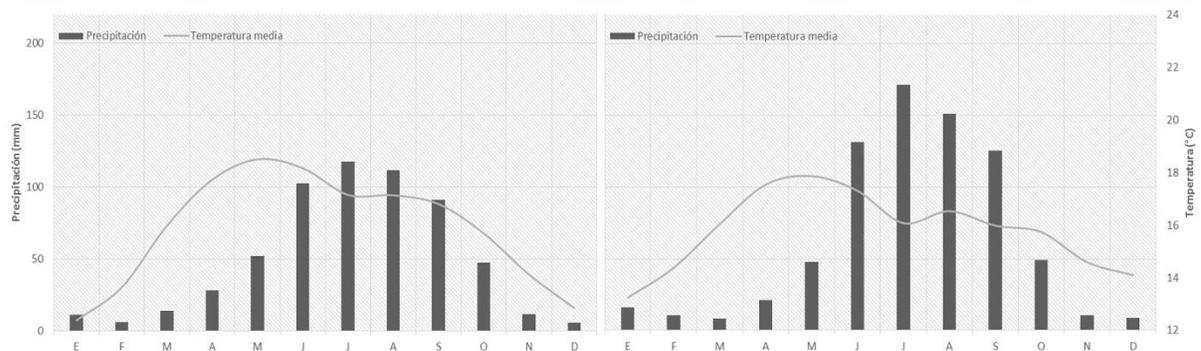
- Tasquillo, Hidalgo

El tercer sitio se ubica al costado del río Tula, muy cercano a la localidad de Tasquillo dentro de un lomerío con pendientes ligeras. El clima es árido, cálido con lluvias en verano (BS₀hw). Aproximadamente el 75% de la precipitación anual (360 mm) se concentra en los

meses de mayo a septiembre (Figura 1.2). La temperatura media anual es de 18.5° C, con máximas y mínimas de 31°C y 4.3°C; para los meses de mayo y enero, respectivamente. El tipo de suelo es Feozem cacarico (FAO, 1988) con textura fina y pendiente menor al 5% (INEGI, 2009c)

- Jantetelco, Morelos

El sitio se ubica dentro de una pequeña cañada formada a un costado del río Grande, límite entre el estado de Morelos y Puebla. El tipo de suelo es Feozem háplico (FAO, 1988) con textura media. La precipitación media anual es de 1035 mm, concentrándose la mayor parte de junio a septiembre. La temperatura media anual es de 20°C, con máximas en mayo (30.7°C) y mínimas en enero (9.5°C) (Figura 1.2). El tipo de clima corresponde a un Cálido subhúmedo, con lluvias en verano (Aw₀) (INEGI, 2009b).



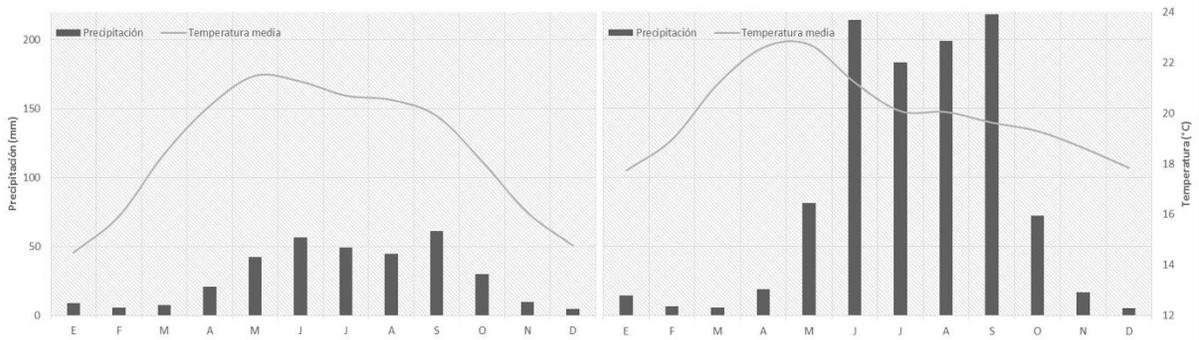


Figura 1.2 Panorámicas de los sitios estudiados y su climograma (1. San Felipe-Estado de México, 2. San Miguel-Querétaro, 3. Tasquillo-Hidalgo y 4. Jantetelco-Morelos).

1.4.3. Muestreo dendrocronológico

Para cada uno de los sitios se hizo un recorrido previo para conocer las condiciones del área y ubicar los árboles representativos de las poblaciones de *Taxodium mucronatum*. La selección de ejemplares se basó en una apariencia longeva, menor disturbio posible (incendios, ataque de plagas, enfermedades y daños físicos), y fustes preferentemente circulares para reducir el efecto de factores ajenos al clima y evitar crecimientos irregulares (Villanueva *et al.*, 2009). Para todos los sitios a excepción del localizado en Tasquillo, la toma de muestras se realizó en una visita; en Tasquillo fue necesario un remuestreo.

Se extrajeron entre dos y tres virutas (núcleos de crecimiento) por árbol en forma perpendicular a la pendiente con un taladro de Pressler marca HAGLOF, modelo BS009 de 12 mm de diámetro interno (Figura 1.3). El número promedio de árboles muestreados por sitio fue 9. La mayor parte de las virutas fue tomada a 1.30 m (DAP) sobre el nivel del suelo o a 2.3 m en caso de presencia de contrafuertes. A todos los árboles a los cuales se les extrajeron virutas se les midió y registró DAP, altura, condición fitosanitaria y posición geográfica. Las virutas colectadas se etiquetaron con el nombre del sitio, número de árbol muestreado, orientación, coordenadas, elevación y fecha de muestreo. Posteriormente se envolvieron en papel periódico y fueron colocadas en tubos de plástico, para facilitar su protección y traslado.

El número de árboles a muestrear por sitio fue variable dependiendo de la sensibilidad de la especie y la forma en que se desarrollan los crecimientos anuales; en el caso de *Taxodium mucronatum* tiene el inconveniente de fusionarse con sus propias ramas y/o árboles vecinos y formar contrafuertes por lo que el número recomendado varía entre 50 y 60 árboles (Villanueva *et al.*, 2009). Cabe señalar que, verificando la confiabilidad estadística de las cronologías se puede trabajar con un tamaño de muestra menor, lo que se hace cuando existen limitaciones de tiempo y presupuestales. Por ejemplo Leavitt, (2010) ha sugerido que para fines de la composición de isótopos en madera, que es el tema del capítulo dos de este estudio, una muestra de 4 a 6 árboles con cronologías significativas, puede representar la condición del lugar; no obstante, gran parte del tamaño de muestra se fundamenta en la Señal Expresada de la Población (EPS, por sus siglas en inglés), usada para cuantificar que tan eficientemente una cronología generada con un tamaño de muestra finito representa una cronología perfecta o hipotética fundamentada en un gran número de muestras (Wigley *et al.*, 1984). Tomando en cuenta lo anterior, el número de virutas para el sitio de San Felipe y San Miguel fue 14 cada uno, Tasquillo 31 y Jantetelco 17; formando un total de 76.

A continuación se detallan las características de la muestra y condición del sitio.

San Felipe, Estado de México. Se muestrearon 14 virutas de un total de 7 árboles. La condición general del rodal es perturbado; debido a la presión agrícola circundante, al paso de vehículos, ganado y paseantes en el lugar; aun así, el arbolado mantiene una condición fitosanitaria buena, con un número reducido de árboles dañados. No obstante, este sitio es muy importante por tener árboles de ahuehuete vivos que pueden emplearse en la técnica de datación cruzada (*crossdating*) con poblaciones cercanas que existieron hace varios siglos como es el caso de los ahuehuetes del Parque Nacional "El Contador" (Vélez, 1925; Roldan, 1931; Martínez, 1999). Las virutas o incrementos obtenidos para la datación no presentaron pudriciones, salvo en un caso. La altura y diámetro promedio fueron de 30.29 ± 1.06 m. y 1.32 ± 0.13 m., respectivamente (Cuadro 1.1). La edad estimada promedio fue 130.2 ± 2.1 años, es decir árboles provenientes de finales del siglo XIX; esto al considerar 10 años para obtener una altura de muestreo (1.3 m.) (Enríquez-Peña y Suzán-Azpiri, 2011).

San Miguel, Querétaro. La condición general del sitio es semiperturbado, limitado principalmente por el paso de ganado y quemas producidas por el descuido de paseantes, provenientes de localidades vecinas. A pesar de esto, se observan zonas con alta regeneración de *Taxodium mucronatum*. Se obtuvieron 14 virutas provenientes de 7 árboles de apariencia longeva. La edad estimada fue 237.6 ± 9.4 años. La altura promedio observada fue 15.43 ± 0.9 m. y un diámetro 1.1 ± 0.12 m. (Cuadro 1.1).

Tasquillo, Hidalgo. En una primera visita se recolectaron 14 virutas de 7 árboles, pero fueron desechadas debido a la baja intercorrelación entre ellas; lo anterior, observado en crecimientos uniformes a lo largo de los años, explicados principalmente por la buena calidad del sitio (suelos profundos, alto contenido de materia orgánica y fuente de agua

permanente). La segunda visita permitió obtener 17 virutas de 8 árboles, principalmente localizados en sitios de ladera y suelos pobres. La altura promedio para el segundo grupo fue 24.5 ± 0.57 m., un diámetro de 2.19 ± 0.18 m y edad de promedio de 248.5 ± 41.5 años (Cuadro 1.1).

Jantetelco, Morelos. Se obtuvieron 17 virutas de 8 árboles con apariencia longeva. La condición general del rodal es buena, debido al bajo grado de perturbación humana. Las virutas obtenidas para la datación presentaron dos casos de pudrición. La edad estimada promedio fue 292.1 ± 27.2 años para el rodal, convirtiéndose en el sitio muestreado más longevo.

Cuadro 1.1 Promedio de altura, diámetro, edad estimada para rodales de *Taxodium mucronatum* en el Centro de México

Sitio	Altura (m) ± Error estándar.	Diámetro (m) ± Error estándar	Edad estimada (años) ^a ± Error estándar	n (virutas)
San Felipe, Estado de México	30.29 ± 1.06	1.32 ± 0.13	130.2 ± 2.1	6
San Miguel, Querétaro	15.43 ± 0.90	1.10 ± 0.12	237.6 ± 9.4	8
Tasquillo, Hidalgo	24.50 ± 0.57	2.19 ± 0.18	248.5 ± 41.5	4
Jantetelco, Morelos	19.75 ± 0.75	1.90 ± 0.24	292 ± 27.2	8

^a Edad estimada $\Sigma = (Ni+Nf+Na)$; Ni= Núm. de anillos en la viruta, Nf= Núm. de anillos faltantes (extrapolación) y Na=Núm. de años para alcanzar la altura de muestreo de 1.3 m sobre el suelo (Años para DAP=10)

1.4.4. Preparación de las Muestras

En el laboratorio, las virutas se dejaron secar a temperatura ambiente por 5 días, posteriormente se montaron en secciones acanaladas de madera para facilitar su manejo. (Figura 1.3). Después se pulieron con una lijadora de banda con diversos grados de lija (80 a 600) y a mano con lijas más finas para resaltar los anillos de crecimiento, siguiendo el procedimiento descrito por Stokes and Smiley, (1968).



Figura 1.3 (A) Extracción de virutas con un taladro Pressler en ahuehuete (B) Muestras preparadas y colocadas en bases de madera.

1.4.5. Fechado y Medición

En el Laboratorio de Dendrocronología del INIFAP CENID-RASPA ubicado en Gómez Palacio, Durango se contaron y fecharon los anillos de crecimiento de cada viruta al año de su formación con ayuda con un estereoscopio trinocular de alta resolución. Posteriormente, se midió el ancho de anillo total con un sistema VELMEX con una precisión de 0.001 mm con la ayuda del software de medición MeasureJ2X para Windows (Figura 1.4) (Stokes y Smiley, 1968; Fritts, 1976; Robinson y Evans, 1980).



Figura 1.4 Sistema de Medición VELMEX

1.4.6. Calidad del Fechado

Una vez generada la base de datos con las mediciones para cada viruta por sitio, se verificó la calidad del fechado y exactitud de medición de cada anillo con el programa COFECHA, perteneciente a la Librería de Programas Dendrocronológicos de la Universidad de Arizona (DPL) (Holmes, 1994). Cada cronología individual fue corroborada con la cronología maestra para cada sitio; cuando los resultados en la correlación fueran menores o iguales al valor de referencia de 0.3281 en el sitio ($\alpha=0.01$) se procedió a cotejar de nuevo las muestras a fin de corregir la presencia de anillos falsos, dobles o ausentes (Constante *et al.*, 2009a).

1.4.7. Estandarización e Índice de Ancho de Anillo (IAA)

Las series de crecimiento generadas por COFECHA se estandarizaron con el programa ARSTAN; esto se logró al insertar a los valores de medición de ancho de anillo una curva exponencial negativa o línea recta y dividir cada valor anual de medición, entre el valor estimado por la curva. Este método permite generar una serie de índices normalizados con media de 1.0 y varianza homogénea. La estandarización permite eliminar las tendencias relacionadas con la edad de crecimiento y variables no relacionadas con el clima que son consideradas como ruido (Cerano *et al.*, 2009; Speer, 2010).

1.4.8. Construcción de la curva suavizada o “Spline” del Índice de Ancho de Anillo (IAA)

Una alternativa para resaltar eventos de baja frecuencia; como periodos húmedos y secos, es a través de una curva suavizada (*spline*). De acuerdo a la escala de los datos (100 años); el parámetro de ajuste fue de 10 años. Los cálculos fueron realizados con la información obtenida de ARSTAN, a través de la subrutina FMT dentro del DPL (Holmes, 1994; Villanueva *et al.*, 2010a).

1.4.9. Incremento en Área Basal (IAB)

Se estimó el Incremento en Área Basal en cada sitio, considerando sólo aquellos árboles que resultaron significativos para la construcción del Índice de Ancho de Anillo ($\alpha=0.01$), con fustes preferentemente circulares y obtenidos a una altura de 1.30 m (DAP). El IAB se calculó usando la ecuación (1).

$$IAB = \pi(R^2 - R_{n-1}^2) \quad (1)$$

Donde IAB es Incremento en Área Basal en cm^2 , R es el radio del árbol y n es el año de formación del anillo

Posteriormente, el IAB se correlacionó con el IAA para establecer el grado de asociación en cada sitio.

1.4.10. Variables climáticas

Para cada sitio de estudio, se recopiló la información climática disponible para las variables de temperatura máxima, temperatura media, temperatura mínima y precipitación en las estaciones más cercanas a los puntos de muestreo; considerando como deseables aquellas que tuvieran la menor distancia, condición climática similar y con información mayor o igual a 30 años. Para lo cual se utilizó la base climática ERIC III (Extractor Rápido de Información Climática) (IMTA, 2006). Posteriormente, se actualizaron las bases de datos con la información disponible en línea del portal del Servicio Meteorológico Nacional (SMN) (SMN, 2013). Finalmente, se promediaron los valores de cada estación para las variables mencionadas, a fin de construir una base de datos regional por sitio.

1.4.11. Correlación y Respuesta climática de *Taxodium mucronatum*

Se relacionó el IAA con el promedio calculado de temperatura máxima, temperatura media, temperatura mínima y precipitación regionales para cada sitio, a través de dos técnicas complementarias para probar el crecimiento de *Taxodium mucronatum* en respuesta al clima. El primer método fue a través del cálculo de un coeficiente de correlación de Pearson con el programa EXCEL, relacionando los promedios de las variables en cada mes con el Índice de Ancho de Anillo. El coeficiente incluyó el análisis mensual para los años en que se obtuvieron los datos. La segunda técnica se apoyó del software DENDROCLIM 2002; desarrollado por Biondi and Waikul, (2004). El beneficio de usar DENDROCLIM 2002, sobre otros programas como PRECON o EXCEL es que los intervalos de confianza son definidos por el método de remuestreo *bootstrap*; que asegura pruebas precisas para la significancia de las variables ($\alpha=0.05$).

1.4.12. Comparaciones con Cronología de Ancho de Anillo Base

Se compararon las cronologías elaboradas en el estudio con la desarrollada por Stahle *et al.*, (2011) para el estado de Querétaro. Esta cronología es considerada base en la zona Centro de México debido a su significancia obtenida ($r=0.5$, $P<0.01$) que incluye en su análisis el período de 771 a 2008. La razón de la comparación entre estas es analizar si existen patrones comunes de crecimiento a nivel regional y establecer el grado de similitud entre ellas.

La comparación se hizo a intervalos de 30 años, iniciando en 1870 a fin de tener un mayor periodo de análisis, para lo cual se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson que se obtuvo usando el programa MAT perteneciente a Librería de Programas Dendrocronológicos (DPL) (Holmes, 1994); posteriormente se evaluó su significancia en base a la longitud del periodo analizado ($\alpha=0.1$).

1.5. Resultados

1.5.1. Cronologías y Cofechado

La cronología desarrollada para San Felipe (SF), tiene una amplitud de 109 años, cubriendo el periodo de 1904 a 2012. De las 14 virutas extraídas, se cofecharon 6 (42%); debido a la presencia de crecimientos irregulares derivados probablemente de la perturbación del sitio. El número total de anillos analizados fue 492 y una longitud media de 98.4 anillos por viruta. La intercorrelación entre series fue 0.396 ($P < 0.01$) y sensibilidad media de 0.401 (Cuadro 1.2). El estadístico de autocorrelación presentó valores dentro de los intervalos para la especie (0.783); caso contrario a la desviación estándar donde se presentó un valor alto (2.7), explicado por anillos anchos para ciertos periodos y pequeños en otros.

En San Miguel (SM) se analizaron 8 núcleos de crecimiento (57% del total) con los cuales se desarrolló una cronología de anillo total con una extensión parcial de 143 años, que corresponde al periodo de 1870 a 2012. La extensión total se vio reducida debido a crecimientos irregulares, anillos falsos y ausentes, que provocaron ajustarla a un periodo de 100 años. Con base a este ajuste en la extensión, la cronología parcial mostró una intercorrelación alta ($r = 0.509$, $P < 0.01$). El número de anillos analizados fue 1036 y una longitud media de 129.5 anillos por viruta. La sensibilidad media fue 0.433, desviación estándar 1.171 y autocorrelación de 0.648.

Como se mencionó en párrafos anteriores, en Tasquillo se desecharon un total de 27 virutas provenientes de 2 muestreos; a pesar de esto se logró una correlación de 0.226, cercana al valor de referencia (0.3281). Por lo anterior se decidió dejar esta muestra como representativa del lugar. El periodo de la cronología abarca de 1753 a 2012 (260 años),

sensibilidad media de 0.384, desviación estándar igual a 1.725 y una autocorrelación de 0.730 (Cuadro 1.2).

Finalmente, la cronología en Jantetelco tuvo una extensión de 233 años (1780 a 2012). Al igual que en los sitios anteriores la extensión total fue reducida en aproximadamente 100 años, para mejorar la intercorrelación entre las series ($r=0.364$, $P<0.01$). El número de virutas incluidas fue 9, lo que representa el 53% de la muestra del sitio. Se analizaron 1159 anillos, promediando 128.8 anillos por viruta. La sensibilidad media fue de 0.344 (Cuadro 1.2), autocorrelación 0.642 y la desviación estándar más baja de los cuatro sitios (0.975), lo que indica una menor variación interanual en el grosor de los anillos y mayor complacencia.

Cuadro 1.2 Estadísticos del Programa COFECHA para *Taxodium mucronatum* en el Centro de México

Sitio	Periodo	Extensión (años)	Anillos totales	Intercorrelación entre series	Sensibilidad media	Desviación estándar.	Autocorrelación (Lag) ^a
S. Felipe, Edo. de Méx.	1904-2012	109	492	0.396*	0.401	2.695	0.783(1)
S. Miguel, Querétaro	1870-2012	143	1036	0.509*	0.433	1.171	0.648(1)
Tasquillo, Hidalgo	1753-2012	260	575	0.226	0.384	1.725	0.730(2)
Jantetelco, Morelos	1780-2012	233	1159	0.364*	0.344	0.975	0.642(1)

*Cronología significativa ($\alpha=0.01$)

^a Representa el número de orden de un proceso autoregresivo AR

1.5.2. Índices de Ancho de Anillo (IAA) y Spline

El programa ARSTAN generó tres cronologías por sitio (cronología estándar, residual y ARSTAN). Debido a un mayor ajuste con las variables climáticas, se decidió utilizar la cronología Estándar; en el cual los IAA son promediados estadísticamente, además de la estandarización con las funciones señaladas.

La cronología estándar desarrollada para San Felipe mostró un IAA con una media de 0.92 y una desviación estándar de 0.30. Pese a la escala temporal de poco más de 100 años, se distinguieron al menos tres periodos por debajo de la media utilizando el Spline; el primero, ubicado a mediados del siglo XX, el segundo una década después y finalmente un periodo prologado que inició a finales del siglo pasado. Los años en particular que destacan por presentar valores muy bajos en el IAA fueron; 1952 con 0.32, 1961 con 0.27, 1987 con 0.15 y finalmente en 2006 con 0.23. En la Figura 1.5 sólo se distingue un periodo claro por arriba de la media, el cual abarca aproximadamente de 1965 a 1975. Entre los años con altos valores de IAA se encuentran 1904, 1930, 1967-68 y 1989 (IAA 1.6, 1.4, 1.75 y 1.39, respectivamente).

En San Miguel, la cronología estándar muestra un IAA promedio de 0.95 y desviación estándar de 0.37. El Spline permitió detectar 4 periodos por debajo de la media (inicios de 1880, finales de 1890, década de 1930 a 1940 y el periodo de 1970 a 1990). Los años que enfatizan esta tendencia son 1881 (0.30), 1898 (0.25), 1930 (0.40), 1983 (0.25) y 1998 (0.18). Al igual se observaron 4 periodos por encima de la media, entre ellos se localizan el inicio de la década de 1870, 1905 a 1910, 1945 a 1955 y de 2003 a 2010. Los máximos IAA están representados con los años de 1870 (2.15), 1908 (2), 1949 (2) y 2007 (1.70).

Pese a que la significancia en el fechado de Tasquillo no fue alta, se elaboró su cronología estándar, a fin de rescatar dicha información. La media del IAA fue 0.94 y una desviación estándar de 0.35. Tomando como base el último siglo destacan los periodos de 1895-1905, 1945-1950 y 1980-1985 por estar por debajo de la media; con años clave como 1905 (0.39), 1946 (0.43) y 1982 (0.22). Entre los periodos por arriba de la media, se encuentran 1885-1890 y 1910-1920, representados por 1887 (1.5), 1916 (1.54), 1975 (1.5) y 1996 (1.42) (Figura 1.5).

Finalmente, en Jantetelco se encontraron IAA de 0.93 y 0.28, para la media y desviación estándar, respectivamente. Los periodos por arriba de la media que destacan en el último siglo son los comprendidos de 1930 a 1940, 1960 a 1964 y 1978 a 1983, con máximos en 1933 (1.7), 1965 (1.38) y 1981 (1.5). A finales del siglo XIX e inicios del siglo XX, se presenta un periodo por debajo de la media, al igual que a mediados del siglo XX y ligeramente al inicio de la década de los 70's del siglo pasado.

Al comparar los IAA de los diferentes sitios no se encontraron correlaciones significativas para periodos comunes; aun así se encontraron años donde dos o más series convergían (Figura 1.6). Los puntos comunes por arriba de la media (años húmedos) fueron 1880, 1890, 1909, 1965 y 1992; mientras que por debajo de la media (años secos) fueron 1896, 1926, 1948, 1969, 1983 y 1998.

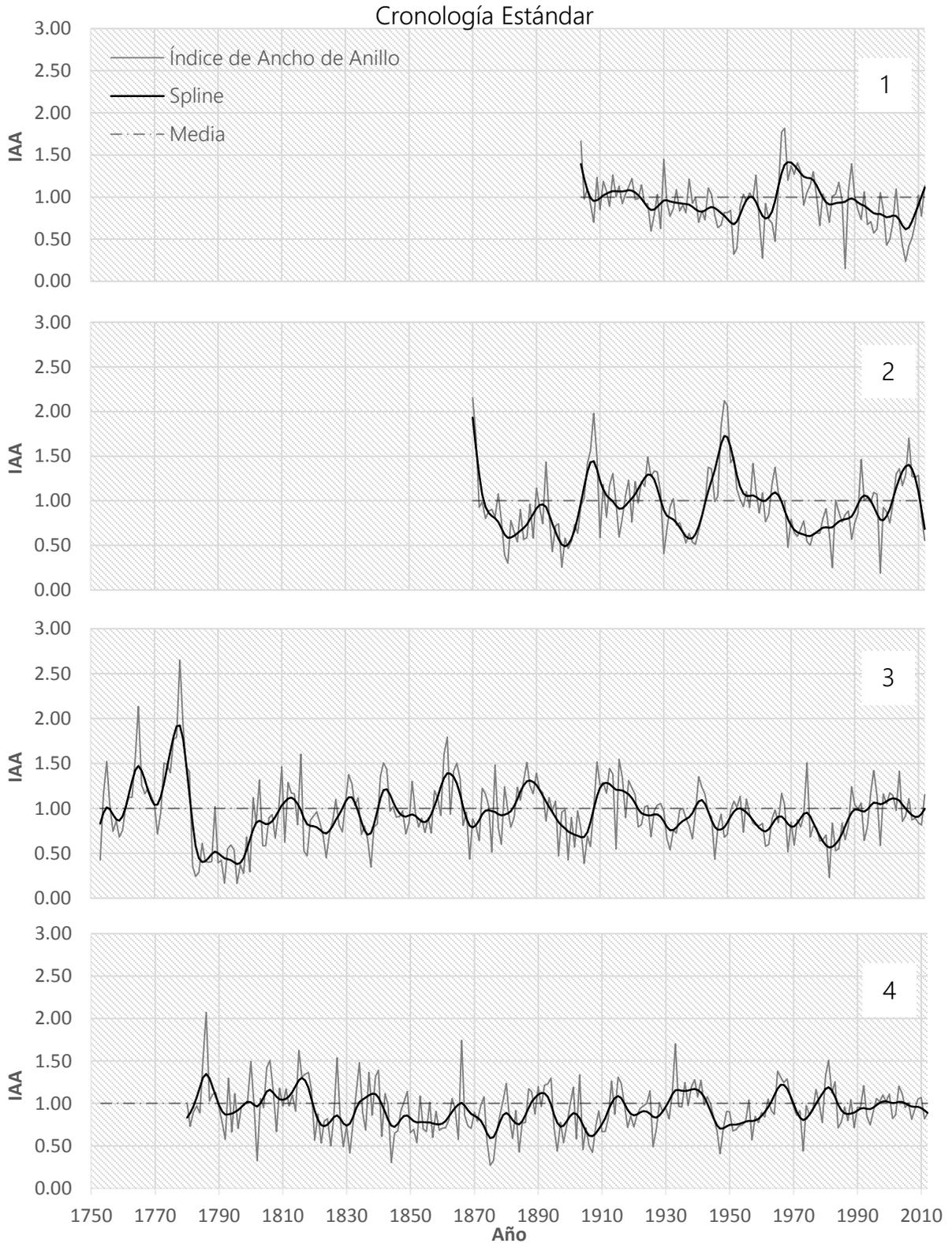


Figura 1.5 Índice de Ancho de Anillo y Spline (1. San Felipe- Estado de México, 2. San Miguel-Querétaro, 3. Tasquillo-Hidalgo y 4. Jantetelco-Morelos).

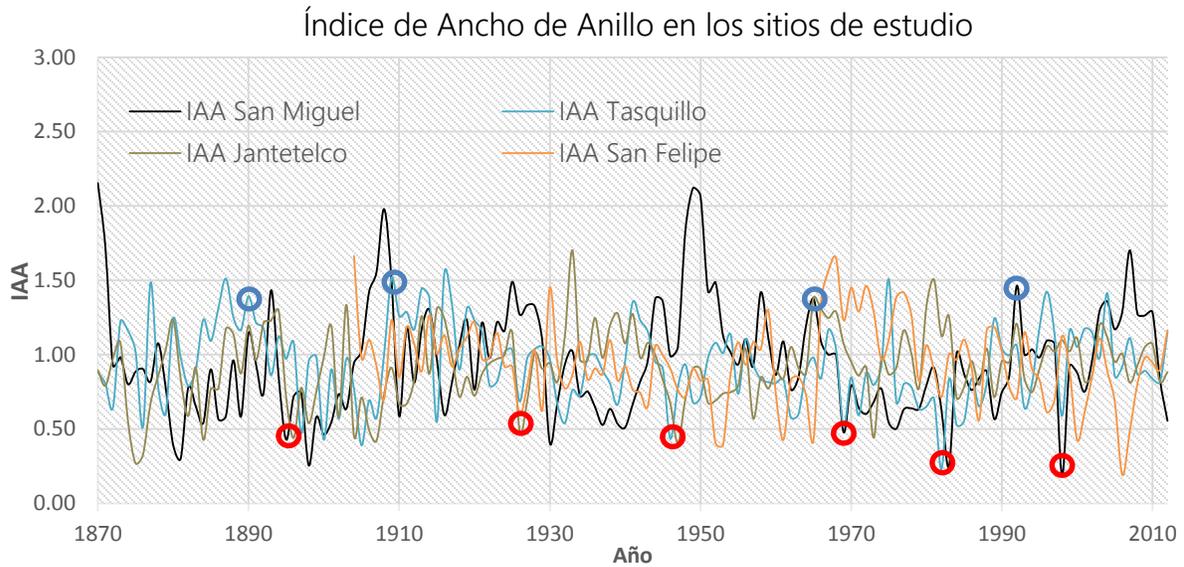


Figura 1.6 Años comunes entre los IAA de cada sitio. Círculos azules representan años por arriba de la media (húmedos) y rojos por debajo de la media (secos).

1.5.3. Tendencia en Incremento en Área Basal

En San Felipe se utilizaron las mediciones de 4 virutas para el periodo de 1920 a 2012 en el cálculo de Incremento en Área Basal (IAB). El Incremento promedio fue de $134.4 \text{ cm}^2 \text{ año}^{-1}$ con una desviación estándar de 80.06. La relación entre el IAA y IAB fue significativa ($r=0.54, \alpha=0.05$). La tendencia que se observó fue en decremento del IAB al paso de los años, con aumentos con cierta estacionalidad. Los ahuehuetes localizados en Querétaro mostraron un menor Incremento en Área Basal con respecto a San Felipe con un promedio de $58.15 \text{ cm}^2 \text{ año}^{-1}$ y desviación estándar de 30.73, el número de virutas utilizado fue de 7 para los años de 1870 a 2012. El coeficiente de correlación entre ambos parámetros fue 0.72 ($\alpha=0.05$). La tendencia del IAB se observó estable con ligeros incrementos en fechas recientes.

El promedio de Incremento de Área Basal en Tasquillo fue de $117.02 \text{ cm}^2 \text{ año}^{-1}$ y una desviación estándar de 63.13, con 2 virutas en su cálculo debido a la dificultad de encontrar árboles con sección transversal aproximada a una forma circular. Pese a esto su

coeficiente de correlación con el IAA fue aceptable ($r=0.48$, $\alpha=0.05$), lo que indica que los ritmos de crecimiento indicados con el IAA reflejan el crecimiento en área basal. Finalmente, para el periodo de 1830 a 2012 se calculó un IAB promedio de $128.02 \text{ cm}^2 \text{ año}^{-1}$ y desviación estándar de 46.25 en Jantetelco. La tendencia de IAB se observó alrededor de la media con aumentos en la última década. El número de virutas utilizado fue 4, arrojando un coeficiente de correlación de 0.58 ($\alpha=0.05$) (Figura 1.7).

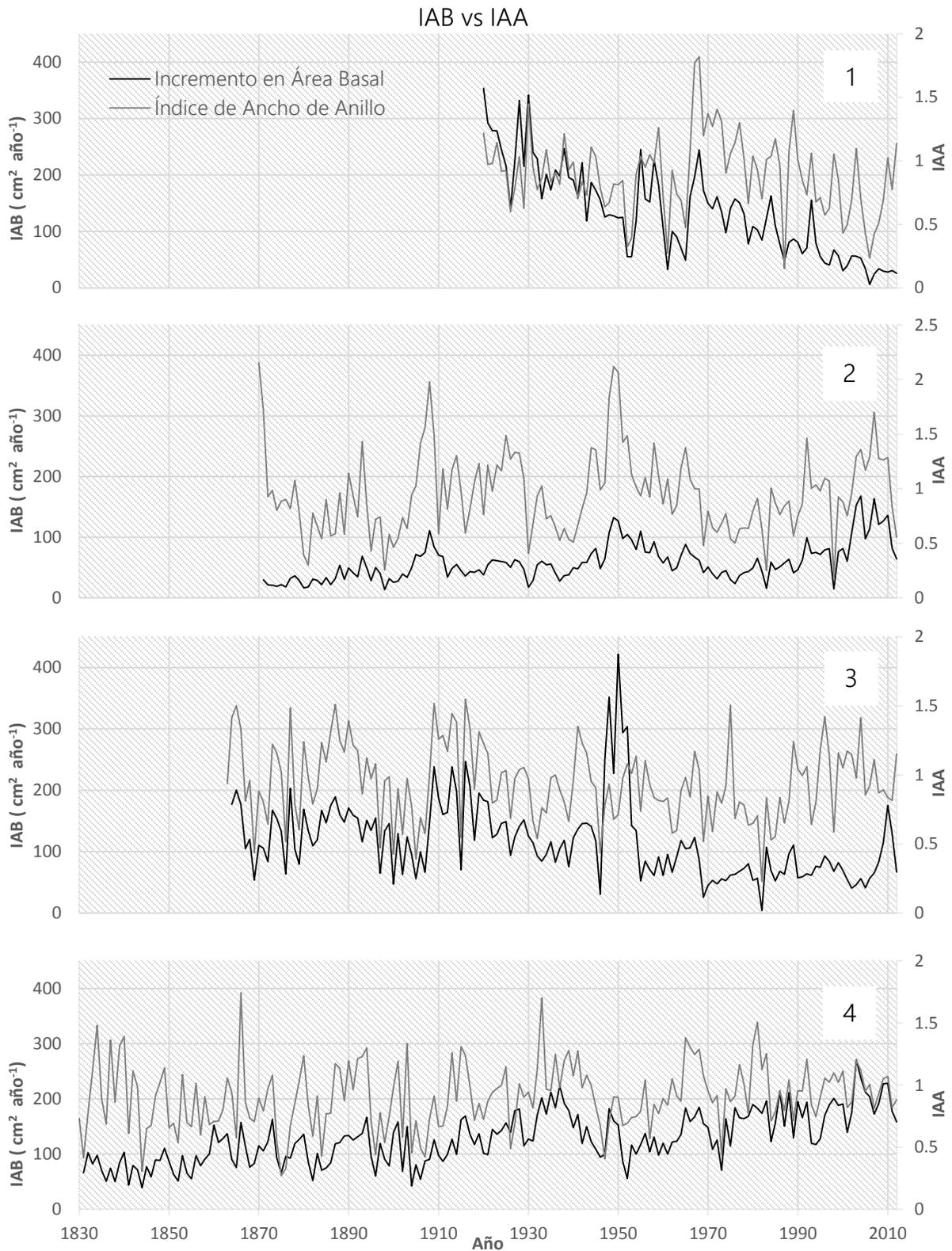


Figura 1.7 Correlación entre Incremento en Área Basal e Índice de Ancho de Anillo (1. San Felipe-Estado de México, 2. San Miguel-Querétaro, 3. Tasquillo-Hidalgo y 4. Jantetelco-Morelos).

1.5.4. Relación de los IAA y variables climáticas

Los dos métodos para analizar la respuesta climática de las cronologías, correlaciones calculadas con MS Excel y Dendroclim2002, generaron información similar, pero el segundo método es más conveniente por su rapidez y flexibilidad. El cálculo de la función respuesta incluyó todos los meses del año previo y los que integran al crecimiento actual (24 meses); de tal manera que se determinó si el crecimiento actual estaba influenciado por variables climáticas de años previos y no sólo por la variable climática actual. El intervalo de tiempo para el análisis fue diferente en cada sitio, variando de acuerdo a la disponibilidad y calidad de los datos. Para el sitio de San Felipe se utilizaron 5 estaciones del periodo de 1952 a 2010, San Miguel 2 estaciones para los años de 1944 a 2010, Tasquillo 3 estaciones para 1922 a 2011, excluyendo los años de 1932 a 1943; y Temoác 3 estaciones para los años de 1926 a 2011.

Los resultados de temperatura máxima por ambos métodos mostraron una correlación negativa entre IAA y los meses de enero a marzo, agosto a septiembre y para diciembre ($\alpha=0.05$) en el sitio de San Felipe. El coeficiente de correlación general (r), que incluyó todos los años fue de -0.34 (Cuadro 1.3). En la temperatura media se observó una correlación significativa para todos los meses del año a excepción de mayo, junio y octubre ($r=-0.36$). Finalmente, la temperatura mínima se correlacionó negativamente con el IAA para enero, febrero, abril-agosto, noviembre y diciembre ($\alpha=0.05$) y con el periodo invernal del año previo. En la precipitación sólo se encontró una correlación significativa para el mes de octubre ($r=0.24$) del año del crecimiento y una respuesta a las precipitaciones de enero y julio del año previo.

En el sitio de San Miguel se encontró una correlación positiva entre la temperatura máxima y el IAA, para los meses de febrero, agosto y septiembre del año del crecimiento

y con el periodo de julio a septiembre del año previo ($\alpha=0.05$ y $r=0.21$). La temperatura media no se correlacionó significativamente con ningún mes del año del crecimiento pero si con los meses de febrero, marzo y julio del año previo ($\alpha=0.05$). Para la temperatura mínima se encontró una correlación significativa negativa sólo para octubre ($r=-0.30$) y una asociación positiva con el mes de marzo del año previo. En el caso de la precipitación se encontraron dos patrones diferentes, al analizar todo el conjunto de datos (68 años) se encontró una correlación significativa con el periodo de lluvias (mayo-agosto) con signo negativo ($r=-0.33$), sin embargo al analizar los últimos 20 años se observa una correlación positiva entre la precipitación total anual y el IAA ($r=0.74$) (Figura 1.8).

El tercer sitio ubicado en Hidalgo no mostró ninguna correlación significativa con temperatura máxima para el año de crecimiento ($\alpha=0.05$), pero si con los meses de enero, febrero del año previo. De igual modo, la temperatura media de abril del año previo influyó el crecimiento actual (Cuadro 1.3). En el caso de la temperatura mínima esta se correlacionó positivamente con los meses de junio y noviembre ($r=0.27$ y 0.20 , respectivamente). La precipitación no manifestó ninguna asociación para el año de crecimiento, y si para un par de meses con baja lluvia del año anterior (febrero y abril).

Finalmente, en el último sitio se encontró una correlación negativa entre temperatura máxima y el IAA para diciembre del año previo y enero del año de crecimiento. Temperatura media mantuvo el mismo comportamiento, con relaciones significativas para noviembre del año previo y enero-febrero del año de análisis ($r=-0.36$ y -0.29 , respectivamente). El IAA estuvo influenciado por las temperaturas mínimas para el periodo de enero a marzo del año de análisis y por octubre y noviembre del año anterior (Cuadro 1.3). La precipitación manifestó una correlación positiva significativa para las lluvias de enero a marzo del año de crecimiento ($\alpha=0.05$).

Cuadro 1.3 Correlaciones significativas ($\alpha=0.05$) calculadas con Dendroclim2002, entre Índice de Ancho de Anillo IAA y variables climáticas.

Variable	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Precipitación																								
San Felipe	0.28	--	--	--	--	--	0.30	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.24	--	--
San Miguel	--	--	--	-0.28	--	-0.32	-0.29	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.23	-0.25	-0.36	-0.24	--	--	--	--
Tasquillo	--	0.22	--	0.24	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Jantetelco	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.30	0.24	0.25	--	--	--	--	--	--	--	--	--
T máxima																								
San Felipe	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.42	-0.38	-0.25	--	--	--	--	-0.26	-0.34	--	--	-0.26
San Miguel	--	0.33	--	--	--	--	0.24	0.30	0.30	--	--	--	--	0.23	--	--	--	--	--	0.26	0.28	--	--	--
Tasquillo	0.21	0.28	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Jantetelco	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.17	-0.29	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
T media																								
San Felipe	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.41	-0.39	-0.38	-0.30	--	--	-0.33	-0.34	-0.29	--	-0.25	-0.40
San Miguel	--	0.30	0.22	--	--	--	0.24	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Tasquillo	--	--	--	0.21	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Jantetelco	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.30	--	-0.38	-0.30	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
T mínima																								
San Felipe	-0.32	-0.32	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.28	-0.32	-0.43	--	-0.34	-0.23	-0.26	-0.32	-0.27	--	--	-0.26	-0.39
San Miguel	--	--	0.20	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.29	--	--
Tasquillo	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.31	--	--	--	--	0.17	--
Jantetelco	-0.25	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.22	-0.40	--	-0.35	-0.31	-0.27	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Valores en negrita son estadísticamente significativos ($\alpha=0.05$).

Letras minúsculas representan año previo y las mayúsculas el año de análisis.

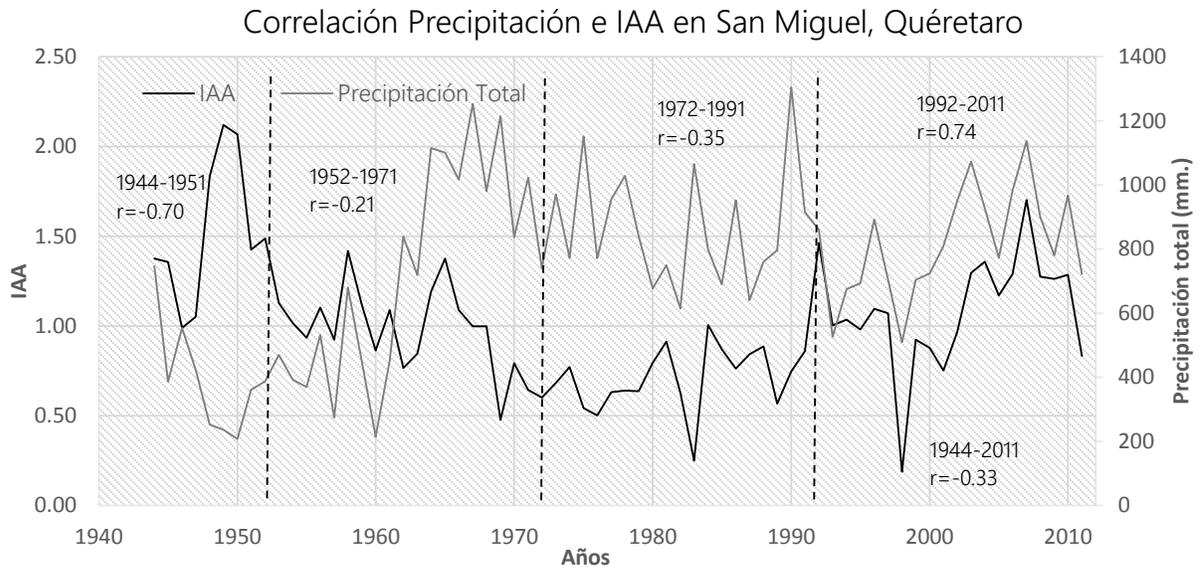


Figura 1.8 Correlación entre precipitación total e Índice de Ancho de Anillo en San Miguel para periodos de 20 años.

A partir de los datos obtenidos en el Cuadro 1.3 se analizó la correlación en periodos comunes para las diferentes variables climáticas; para el caso de la precipitación en el sitio de San Miguel se consideraron sólo los últimos 20 años debido a su mayor correlación con el IAA. En la precipitación, no se encontró ningún periodo común; la mayor asociación se encontró con la precipitación total anual y el IAA de San Miguel ($r=0.74$, $\alpha=0.05$). En la temperatura máxima se encontró una importante correlación negativa con el sitio de San Felipe durante gran parte del año; sugiriendo una disminución en el crecimiento conforme aumenta la temperatura máxima. Pese a que se encontró un periodo común de respuesta a la temperatura máxima (agosto-septiembre) este fue de signo contrario entre San Felipe y San Miguel. Para el caso de la temperatura media, se encontró un periodo común que va de enero a abril entre San Felipe y Tasquillo, con una mayor asociación entre los dos primeros meses ($r=-0.43$ y -0.29 , respectivamente). Finalmente en la temperatura mínima se observaron dos periodos comunes entre diferentes sitios. Se encontró una primera asociación entre el periodo enero-abril de San Felipe y Tasquillo; y un segundo entre San Felipe y San Miguel para los meses de octubre y diciembre; ambos casos con correlación negativa (Figura 1.9).

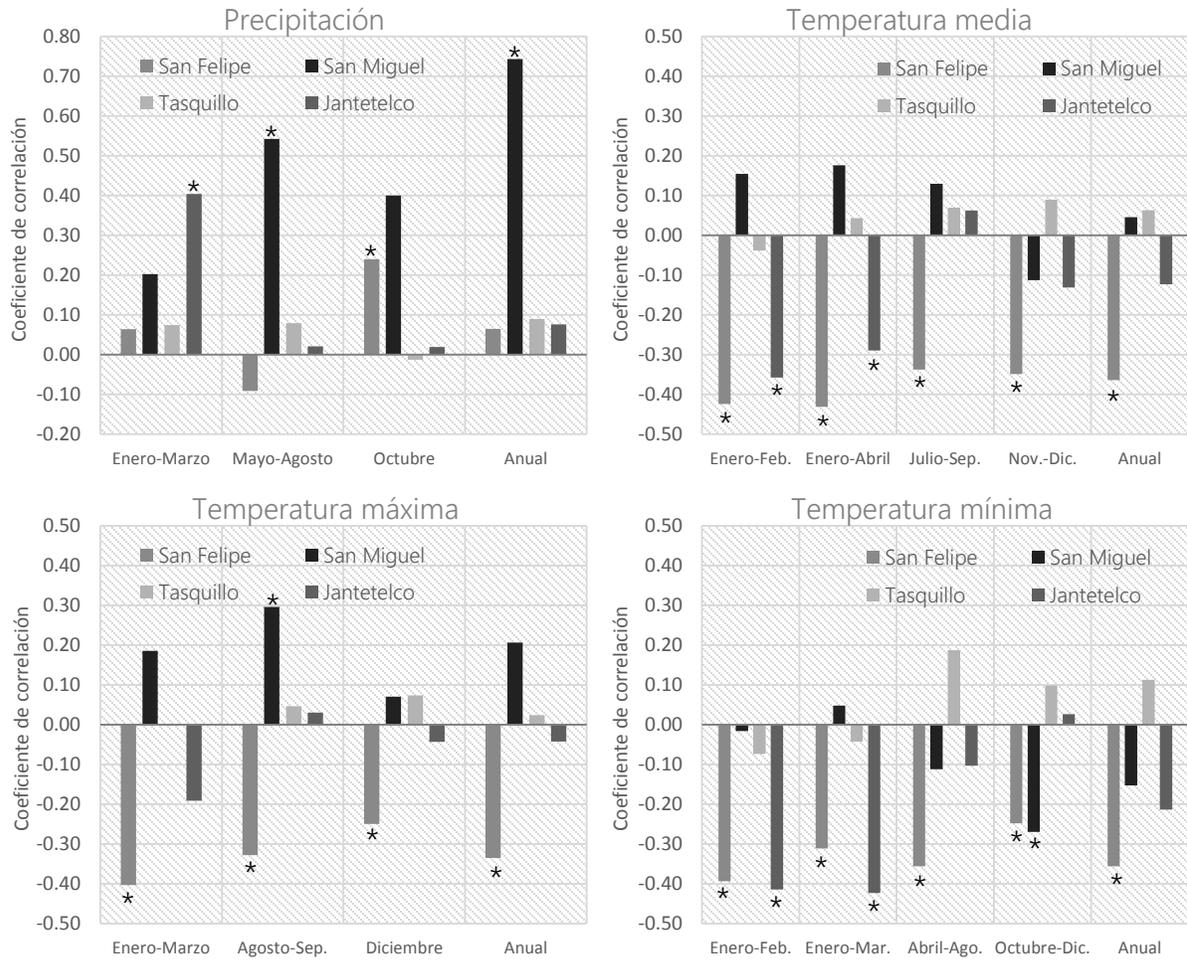


Figura 1.9 Respuesta a periodos comunes entre Índice de Ancho de Anillo y variables climáticas. * correlación significativa ($\alpha=0.05$).

1.5.5. Comparaciones con Cronología de Ancho de Anillo Base

Las comparaciones realizadas con el programa MAT fueron considerando segmentos de 30 años, para conocer el grado de similitud entre las distintas cronologías y diferenciar patrones locales de aquellos regionales. De esta forma, correlaciones significativas indicarán periodos en los cuales el crecimiento de los diferentes sitios está determinado por una señal climática común.

El Cuadro 1.4 muestra los coeficientes de correlación comparando las cronologías elaboradas con la cronología base. Es de notar la similitud entre la cronología de San

Miguel, Querétaro y la considerada como base; también desarrollada en la misma zona. En San Felipe, Estado de México se encontró que el periodo comprendido de 1991 a 2008 presento significancia ($r=-0.6$) con el desarrollado por Stahle *et al.*, (2011).

En Tasquillo se encontró similitud para el periodo de 1931 a 1960 ($r=0.38$) y ninguna similitud estadísticamente significativa entre la cronología base y la desarrollada para este mismo sitio. Hay que destacar las diferencias entre temperatura y precipitación entre los sitios de Estado de México y Querétaro con respecto a Hidalgo y Morelos, así como el tipo y zona climática al que corresponden (Cuadro 1.5).

Cuadro 1.4 Coeficientes de correlación entre Cronología Base y las elaboradas.

Periodo	GL	San Felipe, Edo de Méx.	San Miguel, Querétaro	Tasquillo, Hidalgo	Jantetelco, Morelos
1871-1900	28		0.08	0.17	0.12
1901-1930	28	0.01	0.17	0.14	0.07
1931-1960	28	0.09	0.20	0.38*	--
1961-1990	28	-0.08	0.72*	0.19	0.15
1991-2008	16	-0.60*	0.84*	0.37	-0.13
PROMEDIO		-0.14	0.40*	0.25	0.04

*Cronología significativa ($\alpha=0.1$)

Cuadro 1.5 Condiciones climáticas promedio y tipo de clima en los sitios de estudio.

Variable	San Felipe, Edo de Méx.	San Miguel, Querétaro	Tasquillo, Hidalgo	Jantetelco, Morelos
T. máx.(°C)	24.70	22.90	27.60	27.50
T. med. (°C)	15.85	15.79	18.49	19.99
T. min. (°C)	7.00	7.50	9.30	12.50
Precipitación (mm.)	599.44	749.80	339.07	1037.65
Clima	Templado Subhúmedo	Templado Subhúmedo	Árido	Cálido Subhúmedo
Zona Climática	Zona Centro	Zona Centro	Norte-Centro	Cuenca del Balsas

1.6. Discusión

Cronologías de los sitios estudiados

El ahuehuete es el árbol más longevo de México, tal como lo muestran las diversas cronologías que se han elaborado a lo largo del país (Stahle *et al.*, 2000; Villanueva *et al.*, 2007b; Cortés *et al.*, 2010; Villanueva *et al.*, 2011). Villanueva *et al.*, (2010b) sugieren que la edad de los ahuehuetes en los bosques de galería mexicanos fluctúan entre los 100 y 600 años. En el presente estudio se reafirmó esta situación al encontrar arbolado con una edad promedio de 250 años (Cuadro 1.1); a excepción del sitio de San Felipe, donde se encontró arbolado con aproximadamente 100 años menos. Cabe destacar, que este último sitio fue el único que no se encontró en un bosque de galería; aun así presentó los árboles más altos y con mejor desarrollo de copa; posiblemente características inherentes a la relativa juventud del arbolado y a la baja competencia dentro del rodal (Suzán-Azpiri *et al.*, 2007).

Aunque el ahuehuete es una especie con alto potencial dendrocronológico debido a su longevidad y sensibilidad al clima (Villanueva *et al.*, 2007b), los resultados indicaron que no todos los sitios son igualmente útiles para estudios dendrocronológicos; en especial para la reconstrucción de eventos climáticos, debido a la baja asociación entre los crecimientos y su respuesta a alguna variable climática. En este sentido, los estadísticos de intercorrelación, sensibilidad y desviación estándar permiten formarse una idea del éxito para asociar los crecimientos con las variables climáticas (Constante *et al.*, 2010). En el estudio, los sitios de San Miguel y San Felipe mostraron estadísticos más favorables (Cuadro 1.2), reflejado a su vez una mayor asociación entre el IAA y las variables climáticas. Estos sitios mostraron suelos más pobres y poca disponibilidad de agua, lo que permitió que la tasa de absorción y por ende el crecimiento, estuviera regulado por disponibilidad de agua en el perfil del suelo, que a su vez depende de la cantidad de lluvia (Villanueva

et al., 2009). Los resultados mostraron por el orden de intercorrelación que la cronología de San Miguel, Querétaro ($r=0.509$) fue el sitio más adecuado para estudios dendroclimáticos, seguido por San Felipe ($r=0.396$) y Jantetelco, Morelos ($r=0.364$). El muestreo debe ser más intensivo en Tasquillo, Hidalgo y con mayor control de los factores del sitio dado su baja intercorrelación ($r=0.226$).

Las dificultades encontradas con la especie estudiada para este estudio fueron la presencia de pudriciones en la parte central del tronco (San Miguel), presencia de anillos falsos y perdidos (todos los sitios), crecimientos concéntricos no circulares derivados de contrafuertes y de árboles relativamente jóvenes como el caso de San Felipe (130 años) que limitan las correlaciones amplias en el tiempo (Constante *et al.*, 2010). Es posible que en el caso de Tasquillo la baja intercorrelación de un ejemplar a otro sea consecuencia del gradiente de calidad de sitio que se observó a lo largo del río Tula, ambientes con exposiciones Sur dentro del sitio mostraron mejores correlaciones que aquellos árboles dominantes obtenidos en exposición cenital o Norte y condiciones climáticas constantes a lo largo de la fase de crecimiento (Villanueva *et al.*, 2009). Aun así, se identificaron varios ejemplares con diámetros normales mayores a 2 m y registros de anillos provenientes de 1750 que pueden considerarse para estudios futuros.

El crecimiento de los árboles esta función del clima, edad, características genotípicas, y en particular por los disturbios por agentes bióticos y abióticos que constituyen una fuente de variación que se refleja en los anillos de crecimiento (Speer, 2010). Los resultados en las cronologías indican que en futuros estudios se debe incluir un mayor número de virutas, en especial en especies como el ahuehuete. La selección de los individuos debe centrarse en obtenerse árboles sensitivos a los cambios en el clima incluyendo individuos que estén creciendo bajo distintas condiciones dentro del mismo sitio (Villanueva *et al.*, 2011).

Incremento en Área Basal

Las cronologías mostraron en todos los sitios una correlación estadísticamente significativa ($P \leq 0.05$) entre el Índice de Ancho de Anillo (IAA) y el Incremento en Área Basal (IAB). Esto indica que aun con las dificultades de circularidad propias de la especie, el IAA es una variable que indirectamente da información sobre el IAB.

Suzán-Azpiri *et al.*, (2007) sugieren que *Taxodium mucronatum* puede ser considerada una especie de lento crecimiento con alto potencial de detectar periodos de sequías. Los resultados mostraron que árboles con mejor calidad de sitio tuvieron un mayor incremento radial (San Felipe y Tasquillo), comparados con sitios de condiciones pobres como en San Miguel (Figura 1.7). Estudios realizados con ahuehuete en el estado de Querétaro muestran las mismas tendencias estables en IAB, con disminuciones con la presencia de sequias regionales (Suzán-Azpiri *et al.*, 2007; Enríquez-Peña y Suzán-Azpiri, 2011). Todos los sitios, con excepción de San Felipe mostraron tendencias estables en los incrementos. Este último, mostró tendencias a la baja en los últimos treinta años, posiblemente ligado al hecho de un mayor grado de perturbación y al abatimiento drástico de los mantos acuíferos en las últimas dos décadas (CNA, 2010).

Relación entre las cronologías y el clima

El ancho de anillos de los ahuehetes depende de la temperatura, disponibilidad de agua y eventos de inundación que pueden generar anoxia en el suelo (Enríquez-Peña y Suzán-Azpiri, 2011), pero la variable más relevante es la lluvia (Constante *et al.*, 2010). Las cronologías desarrolladas en el presente estudio se encuentran dentro de los valores estándar de sensibilidad propuestos por Grissino-Mayer, (2001) y con indicadores ligeramente más favorables que los reportados en otras cronologías de ahuehuete en Oaxaca, Querétaro y Estado de México. Las temperaturas máximas, medias y mínimas presentaron una correlación negativa con el crecimiento (IAA) en San Felipe y Jantetelco,

y correlaciones positivas con la precipitación en estos mismos sitios. Los sitios de San Miguel y Tasquillo, presentan correlaciones positivas con la temperatura. Todos los sitios, presentaron correlaciones positivas con precipitación (Figura 1.9). Caso especial es San Miguel, donde se observó una importante correlación entre el IAA y la precipitación en los últimos 20 años; y negativa para años más lejanos.

La mayor correlación con mediciones del año actual indican que el crecimiento del ahuehuete en los sitios es poco influenciado por años previos. Sin embargo, del año actual los dos meses con mayor relación en el crecimiento son enero y febrero (Cuadro 1.3). La relación del crecimiento de ahuehuete con variables climáticas depende de cada sitio, mientras en San Miguel se fue sensible a la precipitación; en San Felipe, las temperaturas medias, mínimas y máximas del año actual están más correlacionadas con el crecimiento.

Las correlaciones negativas del crecimiento de ahuehuete con la lluvia no son resultados esperados dado que el agua es un componente crítico para el crecimiento, tal como lo reporta Villanueva *et al.*, (2007b) para los ahuehetes de la barranca de Amealco. Posiblemente, esto pueda responder a dos situaciones, la primera es una baja calidad de datos de las estaciones climatológicas al inicio de su funcionamiento o bien la localización de los árboles muestreados sugiere que están sujetos a inundaciones provenientes del desfogue de la presa a finales de la temporada de lluvias induciendo a periodos prolongados de inundación, poco movimiento y saturación del suelo (Enríquez-Peña y Suzán-Azpiri, 2011). Aun así, este resultado indica que se deben realizar más estudios detallados sobre el sitio para explicar estas relaciones.

Considerado la relación que existe entre la lluvia y las fases fenológicas del ahuehuete, es de destacar que la formación de madera temprana ocurre durante los meses de abril, mayo y junio, periodo en el cual la precipitación y temperatura aumentan; mientras que

la formación de madera tardía generalmente se presente de julio a agosto cuando cesa el crecimiento radial (Villanueva *et al.*, 2013). Razón probable por la cual, pese a encontrarse una correlación significativa en Jantetelco y San Felipe, para las lluvias de enero-marzo y octubre, respectivamente; no se halló una asociación significativa entre el Índice de Ancho de Anillo y la precipitación total. Caso contrario en San Miguel, donde la precipitación de mayo a agosto influye directamente en el incremento radial de la especie (Figura 1.9).

Comparación con la cronología base

Una ventaja de la dendrocronología es el registro de estudios previos que se emplea para la confirmación de resultados. Los dos sitios más correlacionados con el estudio base de Stahle *et al.*, (2011) son San Miguel y San Felipe, en especial en las últimas décadas (Cuadro 1.4). En Tasquillo se presentó sólo una correlación significativa para el periodo de 1931 a 1960, lo que sugiere el fuerte impacto que tuvo el periodo de sequía a mediados del siglo XX (Therrel *et al.*, 2006; Cortés *et al.*, 2010; Sosa-Nájera *et al.*, 2010). Las correlaciones entre los diferentes sitios muestran que existen patrones climáticos locales que afectan en mayor grado a los crecimientos de los árboles, aunque la presencia de eventos meteorológicos de alta intensidad afectaron indistintamente las áreas de estudio. Como por ejemplo las sequias comprendidas en la década de 1950 y en el periodo de 1994 a 2005 que afectaron al norte y centro de México (Cerano *et al.*, 2009).

1.7. Conclusiones

El ahuehuete es una especie idónea para estudiar la influencia de la variación del clima, que requiere un mayor número de muestras para obtener una cronología confiable y de alta sensibilidad (mínimo 3 virutas por árbol). La mayor confiabilidad en las cronologías e influencia de una señal climática común (intercorrelación) se encontró en aquellos sitios con suelos pobres, fuente de agua variable a lo largo del año y menor disturbio. En todos los sitios a excepción de San Felipe, se encontró arbolado que supera los doscientos años e inclusive los trescientos años, lo que refuerza la importancia de esta especie para estudiar las variaciones del clima en México.

El Incremento en Área Basal tuvo una correlación significativa con el Índice de Ancho de Anillo para todos los sitios; esto pese a que la especie estudiada presenta fustes circulares con deformaciones. La tendencia en Incremento de Área Basal es constante para el periodo estudiado; con excepción de San Felipe que reflejó una tendencia a la baja en especial en los últimos treinta años.

Se encontraron correlaciones positivas entre precipitación e Índice de Ancho de Anillo en todos los sitios. La temperatura se correlacionó de manera negativa con los crecimientos en San Felipe y Jantetelco y de forma positiva en los sitios restantes. La mayor similitud entre las cronologías elaboradas en el estudio y la considerada como base, se halló en sitios con condiciones climáticas similares (temperatura y precipitación) para los últimos cincuenta años y en caso de eventos meteorológicos de alta intensidad.

La mayor correlación con mediciones del año actual indica que el crecimiento del ahuehuete es poco influenciado por años previos. Sin embargo, del año actual los dos meses con mayor relación en el crecimiento son enero y febrero. La relación del

crecimiento de ahuehuate con variables climáticas depende de cada sitio, mientras el sitio San Miguel fue muy sensible a precipitación, en San Felipe, las temperaturas medias, mínimas y máximas del año actual están más correlacionadas con el crecimiento. Lo anterior indica que para fines de reconstrucción climática, a partir de anillos de crecimiento algunos sitios son adecuados para relacionar la temperatura y otros la precipitación.

1.8. Literatura citada

- Biondi, F., and K. Waikul. 2004. DENDROCLIM2002: A C++ program for statical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers and Geosciences* 30: 303-311.
- Cabrera, J. F., and J. P. González. 2006. Reconstrucción Paleoclimática de las sequías en la Península Ibérica a través de Dendrocronologías. ETSI de Caminos, Canales y Puertos de la Universidad de Castilla la Mancha. 20 p.
- Carranza, E. 1992. Familia Taxodiaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes Fascículo 4. Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán. pp. 7
- Ceballos, G., R. List, G. Garduño, R. López C., M. J. Muñozcano Q., E. Collado, and J. San Román. 2009. La Diversidad biológica del Estado de México. Estudio de Estado. Colección Mayor. pp. 178-184.
- Cerano, P. J., J. Villanueva D., J. G. Arreola A., I. Sánchez C., R. D. Valdez C., and G. Herrera H. 2009. Reconstrucción de 350 años de precipitación para el suroeste de Chihuahua, México. *Madera y Bosques* 15(2):27-44.
- CNA, Comisión Nacional del Agua. 2010. Estadísticas del Agua en México, edición 2010. Coyoacán, México, DF. pp- 17-46.
- Constante, G. V., J. Villanueva D., J. Cerano P., and A. Estrada J. 2009a. Medición y calidad de fechado en anillos de árboles. Folleto Técnico No.14. INIFAP CENID-RASPA. Gómez Palacio, Durango. México 48 p.
- Constante, G. V., J. Villanueva D., J. Cerano P., E. H. Cornejo O., and S. Valencia M. 2009b. Dendrocronología de *Pinus cembroides* y reconstrucción de la precipitación estacional para el sureste del estado de Coahuila. *Ciencia Forestal* 34 (16):17-41.
- Constante, G. V., J. Villanueva D., J. Cerano P., and A. Estrada J. 2010. Parámetros para definir el potencial dendrocronológico. Folleto Técnico No.19. INIFAP CENID-RASPA. Gómez Palacio, Durango. México 40 p.
- Cortés, B. E., J. Villanueva D., J. Estrada A., C. Nieto de Pascual P., V. Guerra C., and O. Vázquez C. 2010. Utilización de *Taxodium mucronatum* Ten. para determinar la variación estacional de la precipitación en Guajaluato. *Rev. Mex.Cien. For.* Vol. 1 Núm. 1. pp. 113-120.

- Enríquez-Peña, E. G., and H. Suzán-Azpiri. 2011. Estructura poblacional de *Taxodium mucronatum* en condiciones contrastantes de perturbación en el estado de Querétaro, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 153-167.
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1988. Soil map of the world. Revised Legend of the FAO International Soil Reference and Information Center. Rome. 109 p.
- Fritts, H. C. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic, London. 567 p.
- Grissino-Mayer, H. D. 2001. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research* 57 (2):205-221.
- Holmes, R. L. 1994. DPL-Dendrochronology Program Library. University of Arizona, Tucson, AZ.
- IMTA, Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. 2006. Estaciones climáticas extraído de ERIC III (Extractor Rápido de Información Climática).1 CD. Intituto Mexicano de Tecnología del Agua-Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales-IMTA. Jiutepec, Mor.México.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2009a. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos San Juan del Río, Querétaro. Clave geoestadística 22016. 9 p.
- . 2009b. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos Jantetelco, Morelos. Clave geoestadística 17010. 9 p.
- . 2009c. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos Tasquillo, Hidalgo. Clave geoestadística 13058. 9 p.
- . 2009d. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos Texcoco, México. Clave geoestadística 15099. 9 p.
- Leavitt, S. W. 2010. Tree-ring C–H–O isotope variability and sampling. *Science of The Total Environment* 408, No. 22. pp. 5244-5253.
- Luque, E. 1921. Voto razonado para elegir el árbol nacional. *Sociedad Forestal Mexicana. Revista México Forestal* 1 (9-10):3.
- Martínez, A. 1999. El Ahuehuete. *Biodiversitas* 5(25):12-14.
- Martínez, M. 1963. *Las pinaceas mexicanas*. Universidad Autónoma de México. 345 p.

- Robinson, W. J., and R. Evans. 1980. A microcomputer-based tree-ring measuring system. *Tree-Ring Bulletin* 40:59-64.
- Roldan, A. 1931. La edad de los Ahuehuetes del Bosque "El Contador". *Revista México Forestal* Tomo IX. pp. 16-18.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F. 432 p.
- Saurer, M., R. T. W. Siegwolf, and F. H. Schweingruber. 2004. Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. *Global Change Biology*. Vol. 10. pp. 2109-2120. doi: 2110.1111/j.1365-2486.2004.00869.x.
- SMN, Servicio Meteorológico Nacional. 2013. Base de Datos Climatológica. . Servicio Meteorológico Nacional-Comisión Nacional del Agua-SMN. [En línea]. Disponible en :<http://smn.cna.gob.mx/climatologia/Diarios> (revisado el 26 de marzo de 2013).
- Sosa-Nájera, S., S. Lozano-García, P. D. Roy, and M. Caballero. 2010. Registro de sequías históricas en el occidente de México con base en el análisis elemental de sedimentos lacustres: El caso del lago de Santa María del Oro. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* Vol.62 Núm. 3. pp 437-451.
- Speer, J. H. 2010. *Fundamentals of tree-ring research*. University of Arizona Press. [En línea]. Disponible en: <http://books.google.com/books?id=3UZFAQAIAAJ> (revisado el 7 de diciembre de 2012).
- Stahle, D. W., M. D. Therrel, M. K. Cleaveland, and J. Villanueva D. 2000. *Stahle-El Vado-TAMU-ITRBD MEXI029* [En línea]. Disponible en :http://hurricane.ncdc.noaa.gov/pls/paleox/f?p=519:1:563006252576771:::P1_STUDY_ID:4849 (revisado el 22 de abril de 2013)
- Stahle, D. W., J. Villanueva D., D. J. Burnette, J. Cerano P., R. R. Heim Jr., F. K. Fye, R. Acuña S., M. D. Therrel, M. K. Cleaveland, *et al.* 2011. Major Mesoamerican droughts of the past millennium. *Geophysical Research Letters*. Vol. 38. pp. 4. doi:10.1029/2010GL046472.
- Stokes, M. A., and T. L. Smiley. 1968. *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press. Chicago, IL. USA. 73 p.
- Suzán-Azpiri, H., G. Enríquez-Peña, and G. Malda-Barrera. 2007. Population structure of the Mexican baldcypress (*Taxodium mucronatum* Ten.) in Queretaro, México. *Forest Ecology Management* 242: 243-249.

- Therrel, M. D., D. W. Stahle, J. Villanueva D., E. Cornejo O., and M. K. Cleaveland. 2006. Tree-ring reconstructed maize yield in central Mexico: 1474-2001. *Climate Change* 74:493-504.
- Vélez, D. M. 1925. El Bosque del "Contador". *Revista México Forestal* Tomo III. pp. 93-96
- Villanueva, D. J., D. W. Stahle, B. H. Luckman, J. Cerano P., M. D. Therrell, and M. K. Cleaveland. 2007a. Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast México. *Climate Change* 83. pp. 117-131.
- Villanueva, D. J., D. W. Stahle, B. H. Luckman, J. Cerano P., M. D. Therrell, R. Morán M., and M. K. Cleaveland. 2007b. Potencial dendrocronológico de *Taxodium mucronatum* Ten. y acciones para su conservación en México. *Ciencia Forestal* 32 (101):9-37.
- Villanueva, D. J., J. Cerano P., V. Constante G., L. E. Montes G., and L. Vazquez S. 2009. Muestreo Dendrocronológico: Colecta, preparación y procesamiento de núcleos de crecimiento y secciones transversales. Folleto Técnico No.13. INIFAP CENID-RASPA. Gómez Palacio, Durango. México 49 p.
- Villanueva, D. J., J. Cerano P., D. W. Stahle, V. Constante G., and J. Estrada A. 2010a. Estandarización y desarrollo de series dendrocronológicas en México. Folleto Técnico No.16. INIFAP CENID-RASPA. Gómez Palacio, Durango. México 55 p.
- Villanueva, D. J., J. Cerano P., D.W. Stahle, V. Constante G., L. Vazquez S., J. Estrada A., and J. D. Benavides S. 2010b. Árboles Longevos de México. Ensayo. *Revista Mexicana Ciencias Forestales* Vol.1 Núm. 2. pp 7-30.
- Villanueva, D. J., V. Constante G., J. Cerano P., M. M. Tostado P., J. Estrada A., and D.W. Stahle. 2011. Árboles longevos de sabino (*Taxodium mucronatum* Ten.) en el río San Pedro Mezquital. Folleto Técnico No.23. INIFAP CENID-RASPA. Gómez Palacio, Durango. México 23 p.
- Villanueva, D. J., V. Constante G., J. Cerano P., A. R. Martínez S., D. W. Stahle, and J. Estrada A. 2013. Fenología y crecimiento radial del Sabino (*Taxodium mucronatum* Ten.) en el río San Pedro Mezquital, Durango. Folleto Técnico No.27. INIFAP CENID-RASPA. Gómez Palacio, Durango. México 35 p.
- Wigley, T. M. L, R. Briffa, and P. D. Jones. 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate Applied Meteorology* 23: 201-213.

CAPÍTULO II. DENDROQUÍMICA Y EFICIENCIA DE USO DE AGUA (iWUE) EN *Taxodium mucronatum* EN LA ZONA CENTRO DE MÉXICO

2.1. Resumen

Los recientes cambios en la composición de la atmósfera influyen en el desempeño fisiológico de las especies vegetales, por lo que es fundamental evaluar y comprender las interacciones entre la atmósfera y vegetación ante escenarios de cambio climático. En este capítulo, se evaluó la variación en la eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE) a partir del análisis isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$, en anillos de crecimiento de ahuehuete (*Taxodium mucronatum* Ten.) en siete periodos contrastantes de régimen hídrico (eventos extremos secos y húmedos). Los resultados indicaron un cambio significativo ($P \leq 0.05$) en iWUE para el último siglo, donde a partir de 1950 se encontró un aumento en cuatro veces más a la tasa decenal que se venía presentando. Una menor discriminación contra carbono 13 ($\Delta^{13}\text{C}$) y aumento de la concentración intercelular de CO_2 (C_i) confirman una modificación de la actividad estomática y por tanto modificación de iWUE. Efectos del régimen de humedad sólo se encontraron en $\delta^{13}\text{C}$ y C_i en dos y tres sitios, respectivamente. De acuerdo al modelo conceptual de Scheidegger *et al.*, (2000), el incremento iWUE es principalmente el resultado de un ajuste proporcional de la intensidad fotosintética y conductancia estomática. Si aún especies rípiaras como *Taxodium mucronatum* Ten. aumentan su iWUE sin mostrar ganancia en productividad por efecto de fertilización CO_2 , esto significa que todavía se requieren más estudios para comprender el comportamiento de los ecosistemas forestales ante el cambio climático.

Palabras clave: *Isótopos estables, dendrocronología, cambio climático, ahuehuete*

2.2. Summary

Recent changes in the composition of the atmosphere influence the physiological performance of plant species; thus, it is very important to understand and evaluate the interactions between the atmosphere and vegetation under scenarios of climate change. This chapter evaluated the variation in the intrinsic water use efficiency (iWUE) from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ analyses in *Taxodium mucronatum* Ten. tree rings, in seven contrasting periods of moisture regimes (dry and humid extreme events). Four sites of central Mexico were studied using dendrochronology techniques and dual analyses of ^{13}C y ^{18}O . Results indicated significant increases ($P \leq 0.05$) in iWUE in the last century. Starting from 1950 the increases in iWUE were four time faster than previous decadal changes. Lower discrimination against ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$) and increases in the intercellular CO_2 concentration (C_i) confirm changes in the stomatal activity and then in iWUE. Moisture regime effects were significant in $\delta^{13}\text{C}$ and C_i for two and three sites respectively. According to the Scheidegger *et al.*, (2000), increases in iWUE derive from proportional adjustment in photosynthetic intensity and stomatal conductance. If even riparian species like *Taxodium mucronatum* Ten. increase its iWUE with no gain in productivity by CO_2 fertilization effect, this indicate that more studies are needed to understands the behavior of forest ecosystems to climate change.

Key words: *stable isotopes, dendrochronology, climate change, Montezuma Baldcypress*

2.3.Introducción

La composición de isótopos estables en anillos de crecimiento funcionan como un registro de información del estado hídrico y la eficiencia de uso de agua en especies vegetales (Switsur y Waterhouse, 1998; Trotter *et al.*, 2002; McCarroll y Loader, 2004; Barnard *et al.*, 2012; Gómez-Guerrero *et al.*, 2013). El carbono, hidrógeno y oxígeno, principales elementos que componen la biomasa vegetal, son asimilados e incorporados cada año y fijados por el árbol en su biomasa registrando pulsos del ambiente en los anillos de crecimiento. La información dendrocronológica refleja información sobre los procesos bióticos y abióticos en el ambiente expresados como pequeñas variaciones en la composición de isótopos, principalmente de ^{13}C , ^{18}O y ^2H (McCarroll y Loader, 2004).

Los isótopos son átomos que en su núcleo tienen el mismo número de protones pero diferente número de neutrones, dando lugar a diferente masa, pese a ser el mismo elemento. Aunque los isótopos de un elemento en específico tienen las mismas propiedades químicas debido a que tienen el mismo número de electrones, la variación en su masa, provoca que los procesos de difusión y equilibrio químico entre las diferentes fases (sólida, líquida y gaseosa) se vean afectados por procesos físicos y biológicos (Ellert y Rock, 2006). Debido a que la proporción de isótopos estables en la biomasa vegetal depende de procesos físicos (difusión) o bioquímicos (comportamiento selectivo de algunas enzimas), es posible emplear el "mercado natural" o "huella" de la composición de isótopos como indicador de algunos procesos específicos en los ecosistemas naturales (Dawson *et al.*, 2002). Por ejemplo, la caracterización de isótopos de carbono (^{13}C) en ecosistemas forestales ayuda a deducir procesos previos de estrés hídrico (sequía) en la vegetación; dado que existe una relación entre la asimilación de $^{13}\text{CO}_2$, transpiración y periodos de apertura de estomas. La composición de este isótopo permite obtener un registro histórico del estado hídrico de los árboles (García *et al.*, 2004). Por otro lado, el

isótopo ^{18}O proporciona información relativa a la fuente de agua, a los procesos de evapotranspiración y al estrés hídrico; ya que ^{16}O se evapora más rápido que la fracción pesada (Dawson *et al.*, 2002).

Para reconstruir el desempeño fisiológico de los árboles mediante series de anillos (Dendrofisiología), recientemente se ha recurrido a una estrategia dual de isótopos de carbono y oxígeno (Roden y Farquhar, 2012). La dinámica de ambos isótopos, ^{13}C y ^{18}O , depende del mecanismo estomático y los procesos de intercambio de gases entre la hoja y la atmósfera. No obstante, mientras que el ^{13}C está relacionado con los procesos de discriminación y fijación de carbono, el ^{18}O está ligado con la transpiración que a su vez es afectada por el gradiente de humedad entre la hoja y la atmósfera. Por la independencia que tienen ^{13}C y ^{18}O , su uso combinado aporta más información respecto a la fisiología de las especies forestales que cada uno por separado. El uso combinado de estos dos isótopos permite estudiar adecuadamente los cambios en las interacciones en la relación planta-atmósfera, causada por cambios en el clima y la composición de la atmósfera (Saurer *et al.*, 1997; Barnard *et al.*, 2012).

Los recientes cambios en la química de la atmósfera (incremento de 312 a 394 ppm [CO_2] 1950-2012) están modificando el funcionamiento estomático en especies vegetales e impactando la productividad de ecosistemas forestales (Silva *et al.*, 2009). Para predecir posibles cambios ambientales en el futuro, es fundamental entender y cuantificar como los bosques han respondido a las relaciones entre atmósfera, carbono, oxígeno y agua (Saurer *et al.*, 2004). Aunque se han realizado muchos estudios en ambientes controlados sobre la respuesta de plantas a ambientes enriquecidos en CO_2 con el fin de predecir la respuesta de la vegetación ante los cambios de la atmósfera, todavía se requieren más estudios para comprender la respuesta de los ecosistemas forestales ante el cambio climático (Huang *et al.*, 2007; Battipaglia *et al.*, 2013).

Estudios recientes basados en métodos dendrocronológicos y composición de isótopos muestran un aumento en la eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE), definida por la relación entre tasa de asimilación de CO₂ (A) sobre la conductancia estomática (g_s) (Farquhar y Richards, 1984; McCarroll y Loader, 2004; Silva *et al.*, 2009). La iWUE ha mostrado ser particularmente útil en este tipo de estudios, ya que permite inferir la relación entre carbono fijado por agua perdida en lapsos de tiempo amplios, permitiendo entender como ha respondido el arbolado a las concentraciones de CO₂ atmosférico (Leavitt *et al.*, 2003; Peñuelas *et al.*, 2008).

Debido a que iWUE puede aumentar o disminuir por dos vías (efecto de la fotosíntesis o la transpiración), Scheidegger *et al.*, (2000) desarrolló un modelo conceptual combinando el análisis de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ para definir si los cambios en iWUE (A/g_s) estimulados por una atmósfera enriquecida de CO₂ son resultado de aumentos en la capacidad de fotosíntesis del árbol (asimilación de carbono), cambios en la conductancia estomática o ajuste de ambos. Estudios recientes como el elaborado por Roden and Farquhar, (2012) demuestran la alta aplicación del modelo conceptual al observar una buena concordancia entre mediciones provenientes de sistemas de intercambio de gases y los predichos a partir de la firma de isótopos en los anillos de los árboles.

En este capítulo se analizó la composición de isótopos de carbono y oxígeno (¹³C y ¹⁸O) en madera para inferir la respuesta fisiológica de los árboles de ahuehuete a los cambios en el ambiente, particularmente al aumento de CO₂ en la atmósfera en cuatro sitios de la Zona Centro de México (San Felipe-Estado de México, San Miguel-Querétaro, Tasquillo-Hidalgo y Jantetelco-Morelos). Los objetivos específicos son: (i) determinar periodos de eventos extremos (secos y húmedos) del último siglo en series de anillos de crecimiento de ahuehuete, (ii) evaluar la composición de isótopos (¹³C y ¹⁸O) en los cuatro sitios, (iii) estimar c_i (concentración intercelular de CO₂), $\Delta^{13}\text{C}$ (discriminación contra carbono 13) y

iWUE (eficiencia de uso de agua intrínseca), a partir de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ y (iv) analizar la consistencia del modelo conceptual de Scheidegger *et al.*, (2000) para inferir cambios en iWUE a partir de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en la madera.

2.4. Materiales y Métodos

2.4.1. Área de Estudio

La zona de estudio comprende los siguientes sitios: San Felipe, Estado de México (SF); San Miguel, Querétaro (SM); Tasquillo, Hidalgo (TA) y Jantetelco, Morelos (JA) descritos en el capítulo 1.

2.4.2. Muestreo dendrocronológico

Se seleccionaron árboles con apariencia sana, longeva, y ubicados en lugares con el menor disturbio posible (sin incendios, ataque de plagas, enfermedades o daños físicos). Se procuró muestrear individuos con sección de fuste circular para lograr mediciones más aproximadas de Incremento en Área Basal (IAB). Se tomaron de dos a tres virutas (núcleos de crecimiento) por árbol en forma perpendicular al fuste con un taladro de Pressler marca HAGLOF, modelo BS009 de 12 mm de diámetro interno. Las virutas se tomaron a 1.30 m sobre el nivel del suelo (diámetro normal) y se dejaron secar a temperatura ambiente por 5 días, posteriormente se lijaron con diversos grados de lija (número 80 a 600) para resaltar las bandas de crecimiento anual.

2.4.3. Fechado y obtención del Índice de Ancho de Anillo (IAA)

Se contaron y fecharon los anillos de crecimiento de cada viruta con un estereoscopio trinocular de alta resolución. Posteriormente, se midió el ancho de anillo total con un sistema VELMEX de precisión 0.001 mm, con la ayuda del software de medición MeasureJ2X para Windows (Stokes y Smiley, 1968; Fritts, 1976; Robinson y Evans, 1980). Los detalles más específicos sobre el fechado y validación de muestra se describieron en el Capítulo 1 de esta tesis.

2.4.4. Determinación de periodos de baja frecuencia (periodos húmedos y secos)

Se consideraron los resultados de la curva suavizada flexible o *spline* y la correlación entre series de IAA para obtener periodos comunes de respuesta a crecimientos por debajo y arriba de la media. Se identificaron un total de 7 periodos de 6 años de amplitud, para obtener muestras de madera para el análisis de isótopos de ^{13}C y ^{18}O de al menos el último siglo. La combinación de madera de anillos contiguos es una práctica común en el análisis isotópico, lo cual permite una homogenización de la muestra, además de reducir tiempos y costos para su análisis (McCarroll y Loader, 2004; Leavitt, 2010). Posteriormente, los periodos propuestos fueron cotejados con eventos de baja frecuencia reportados previamente en reconstrucciones dendroclimáticas en el centro de México, para tener mayor seguridad del impacto e importancia de los mismos.

Los siete periodos seleccionados fueron: 1895-1900, 1947-1952 y 1996-2001; como periodos por debajo de la media y considerados periodos secos; 1910-1915, 1965-1970 y 1988-1993; como periodos húmedos, y finalmente el presente (2007-2012), que dadas sus condiciones ambientales recientes particulares (seco) es de interés para este tipo de análisis.

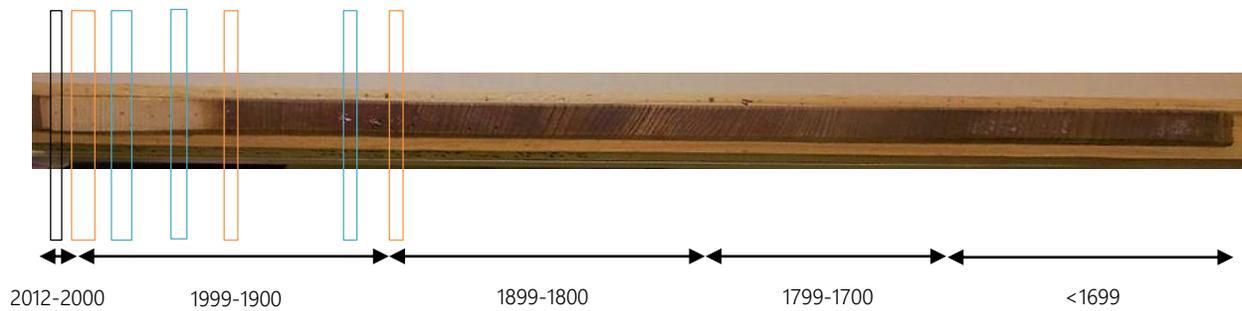


Figura 2.1 Periodos de muestreo en bloques de 6 años. Color negro representa presente (1: 2007-2012), naranja periodos secos (2: 1996-2001, 5: 1947-1952 y 7: 1895-1900) y azul periodos húmedos (3: 1988-1993, 4: 1965-1970 y 6: 1910-1915).

2.4.5. Obtención de madera para muestra de isótopos (^{13}C y ^{18}O)

Considerando los periodos comunes de baja frecuencia, se obtuvo aserrín de siete periodos en bloques de 6 años en tres virutas por cada sitio (158 muestras en total). De cada periodo se extrajo aserrín con ayuda de un micro-taladro de mano (Marathon, SDE-h35LSP). Para el análisis de $\delta^{13}\text{C}$ se pesó 1.1 mg y para $\delta^{18}\text{O}$ 0.5 mg con ayuda de una microbalanza (Sartorius, 0.01 mg), las cuales fueron colocadas en capsulas de estaño y plata, respectivamente (Elemental Microanalysis Limited, Okehampton, Devon, UK) (Figura 2.2).

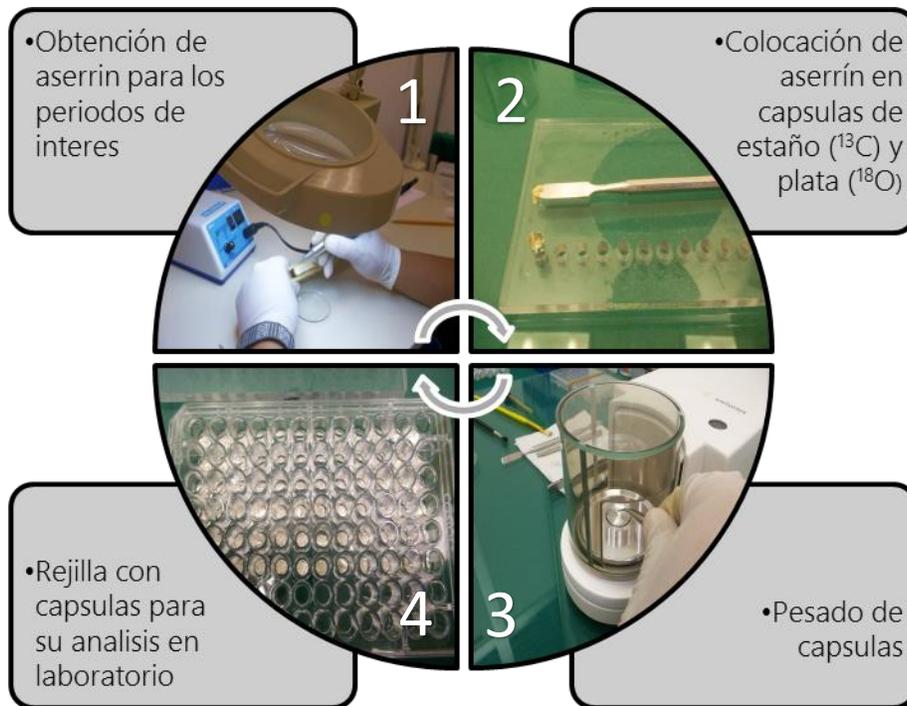


Figura 2.2 Diagrama para la obtención y encapsulado de madera (aserrín) en los periodos de interés.

2.4.6. Análisis de isótopos (^{13}C y ^{18}O)

El análisis de $\delta^{13}\text{C}$ se realizó con un analizador elemental (PDZ Europa ANCA-GSL) interconectado a un espectrómetro de masas (PDZ Europa 20-20) (Sercon, Cheshire, UK). Para el análisis de $\delta^{18}\text{O}$ se empleó un Analizador de Oxígeno Hekatech HT (Wegberg, Germany) interconectado a un espectrómetro de masas (PDZ Europa 20-20). Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ fueron expresados en términos de sus respectivos estándares, VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite) y VSMOW (Vienna Stardar Mean Ocean Water), respectivamente. Todos los análisis fueron realizados en el Centro de Isótopos Estables, de la Universidad de California, Davis.

2.4.7. Discriminación de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$)

Las moléculas de CO_2 tienen más de un isótopo estable en sus elementos, por ejemplo, el carbono tiene dos isótopos estables (^{12}C y ^{13}C). Las moléculas de CO_2 contienen estos isótopos en proporción de 98.89% y 1.11%, respectivamente. La composición de ^{13}C en tejidos vegetales es variable a la abundancia relativa de ^{13}C con respecto a ^{12}C y es expresada como valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Farquhar *et al.*, 1982):

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = (R_{\text{muestra}} / R_{\text{VPDB}} - 1) \times 1000 \quad (\text{ec. 1})$$

Donde R_{muestra} y R_{VPDB} son la proporción entre $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en la muestra y en el valor de referencia estándar VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite), respectivamente. Considerando la variabilidad atmosférica, la abundancia de ^{13}C en la biomasa de la planta puede ser expresada en términos relativos de la fuente a producto, definida como discriminación de carbono (Farquhar *et al.*, 1982):

$$\Delta^{13}\text{C} = (\delta^{13}\text{C}_{\text{aire}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{planta}}) / (1 + (\delta^{13}\text{C}_{\text{aire}}/1000)) \quad (\text{ec. 2})$$

Donde Δ es la discriminación contra ^{13}C , $\delta^{13}\text{C}_{\text{aire}}$ es la composición de isótopos de carbono en el aire (fuente) y $\delta^{13}\text{C}_{\text{planta}}$ es la composición de isótopos de carbono del producto (biomasa de la planta). La discriminación es comúnmente utilizada en fisiología ambiental, sobre todo para periodos de tiempo amplios, con cambios en la composición de ^{13}C en la atmósfera (época industrial) (McCarroll y Loader, 2004).

2.4.8. Concentración intercelular de CO₂ (C_i)

Algunos estudios reportan el uso de $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de los árboles, para reconstruir cambios a largo plazo en la concentración interna de CO₂ (C_i) (McCarroll y Loader, 2004):

$$C_i = C_a [(\delta^{13}\text{C}_{\text{planta}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{aire}} + a) / (b - a)] \quad (\text{ec. 3})$$

Donde a es la discriminación contra $^{13}\text{CO}_2$ durante la difusión a través de los estomas (4.4‰), b es la discriminación neta debido a la carboxilación (27‰), C_i y C_a son las concentraciones de CO₂ interna y del ambiente, respectivamente.

2.4.9. Eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE)

La proporción de isótopos de carbono, también puede ser expresada en términos de cambios de eficiencia de uso de agua, ya que la relación entre carbón fijado por agua transpirada, es controlada por la conductancia estomática y tasa de fotosíntesis (Farquhar *et al.*, 1982; Leavitt *et al.*, 2003). Para trasladar la información de isótopos a información fisiológica, la discriminación (Δ) de ^{13}C también puede ser expresada como:

$$\Delta^{13}\text{C} = a + (b - a) (C_i / C_a) \quad (\text{ec. 4.1})$$

Donde a , b , C_i y C_a son los parámetros definidos en la ecuación 3. Considerando la Primer Ley de Fick ($A = g\text{CO}_2 (C_i / C_a)$) esta ecuación se puede expresar de la siguiente forma:

$$\Delta^{13}\text{C} = a + (b - a) (1 - 1.6 A / C_a g\text{H}_2\text{O}) \quad (\text{ec. 4.2})$$

Donde A es la tasa de asimilación de CO_2 , $g\text{CO}_2$ es la conductancia estomática a CO_2 , y dado que $g\text{H}_2\text{O}$ o conductancia de la hoja a vapor de agua es $1.6 g\text{CO}_2$, los valores de $\Delta^{13}\text{C}$ pueden ser relacionados al cociente entre $A/g\text{H}_2\text{O}$ (Farquhar y Richards, 1984; McCarroll y Loader, 2004)

$$i\text{WUE} = A / g = C_a [1 - (C_i / C_a)] (0.625) \quad (\text{ec. 4.3})$$

Donde A es la tasa de asimilación de CO_2 , g es la conductancia estomática y C_i y C_a son las concentraciones de CO_2 definidas en la ecuación 3.

2.4.10. Análisis estadístico PROC MIXED

Los datos se analizaron con un análisis de muestras repetidas, con espaciado variable. Se empleó el módulo de PROC MIXED del paquete SAS (Versión 9). Los interceptos de los datos de cada árbol se consideraron aleatorios y se probó la significancia del tiempo, sitio de colecta y efecto del régimen de humedad del periodo (Seco o húmedo).

2.4.11. Modelo conceptual de Scheidegger *et al.*, (2000)

El modelo conceptual de Scheidegger *et al.*, (2000), ha mostrado ser una importante herramienta para derivar relaciones hídricas en las plantas con la ayuda de datos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$; permitiendo generar una idea acerca de la relación entre conductancia estomática (g) y capacidad fotosintética (A_{max}) resultante de limitantes ambientales y factores internos de la planta (Roden y Farquhar, 2012).

El modelo considera todas las posibles combinaciones en cambios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (mayor (\uparrow) menor (\downarrow) o similar (\approx)), y los expresa a través de la predicción del "caso más probable" para la respuesta en conductancia estomática y capacidad fotosintética en una matriz de cambios isotópicos (Figura 2.3).

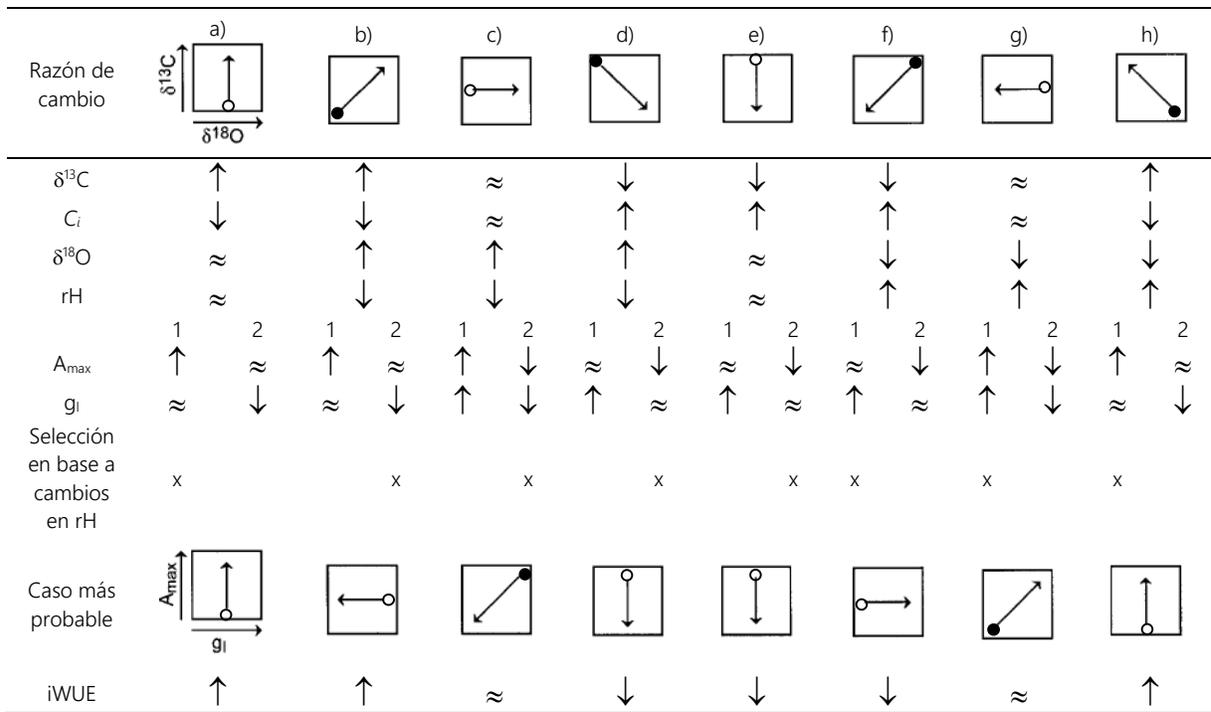


Figura 2.3 Matriz de cambios isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (adaptado de modelo conceptual de Scheidegger et al., (2000)). Círculos negros representan cambios simultáneos en ambas variables; y círculos blancos cambios en una sola variable.

2.5.Resultados

2.5.1. Importancia de los periodos de baja frecuencia para el análisis de isótopos

La revisión de eventos climáticos de baja frecuencia coincide con los periodos identificados en este estudio; principalmente para los periodos secos, lo que sustenta la selección de eventos de este trabajo. El historial analizado sobre eventos extremos se enfoca principalmente en eventos secos (Cuadro 2.1). Una razón por la cual en los periodos húmedos hay menor correspondencia, es porque la mayor parte de los autores se ha enfocado en eventos secos; que son los que han causado mayor disturbio y necesitan más tiempo de recuperación en los ecosistemas. Así mismo, los árboles registran con menor fidelidad los eventos húmedos; ya que una vez saturado el suelo, el agua escurre sin que pueda detectarlo el árbol, además de que estos eventos se presentan por lo común durante el verano, cuando el árbol está en el proceso de formación de madera tardía.

Cuadro 2.1 Recopilación de información de periodos secos y húmedos proveniente de anillos de árboles, documentos históricos y otras metodologías.

Este estudio	Cortés <i>et al.</i> , (2010)	Stahle <i>et al.</i> , (2011)	Therrel <i>et al.</i> , (2006)	Arreola-Ortiz and Návar-Cháidez, (2010)	Castroita, (2013)	Contreras-Servín, (2005)	Sosa-Nájera <i>et al.</i> , (2010)
Anillos de árboles <i>Taxodium mucronatum</i> Centro de México	Anillos de árboles <i>Taxodium mucronatum</i> Guanajuato	Anillos de árboles <i>Taxodium mucronatum</i> Querétaro	Anillos de árboles <i>Pseudotsuga menziesii</i> Puebla	Anillos de árboles <i>Pseudotsuga menziesii</i> Nuevo León	Anillos de árboles <i>Pseudotsuga menziesii</i> Chihuahua	Registros históricos Archivo General de la Nación Todo el país	Concentración de titanio y calcio Cuerpo de agua Nayarit
Periodo Seco							
I (1895-1900)	√	√	√	√	√	√	√
II (1947-1952)	√		√	√	√		√
III (1996-2001)	√		√	√	√		
Periodo Húmedo							
I (1910-1915)	√	√				√	
II (1965-1970)	√	√				√	
III (1988-1993)	√					√	
Presente							
I (2007-2012)							

√ Indica consistencia de la información de acuerdo a otras referencias.

2.5.2. Tendencia en la composición de isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$)

La composición de isótopos en los cuatro sitios se ha mantenido relativamente estable durante el último siglo. Considerando los cuatro sitios de muestreo, no hubo significancia del tiempo y sitio. Es de notar, una gran similitud entre los sitios de Tasquillo y Jantetelco (Figura 2.4). San Felipe tuvo la firma más concentrada en ^{13}C durante el último siglo y junto con Tasquillo y Jantetelco una tendencia a disminuir después de 1990. Llama la atención que, excepto por los últimos eventos en las muestras analizadas; no se refleja el efecto de dilución que se ve generalmente en otros estudios, causado por el uso de combustibles fósiles (McCarroll y Loader, 2004).

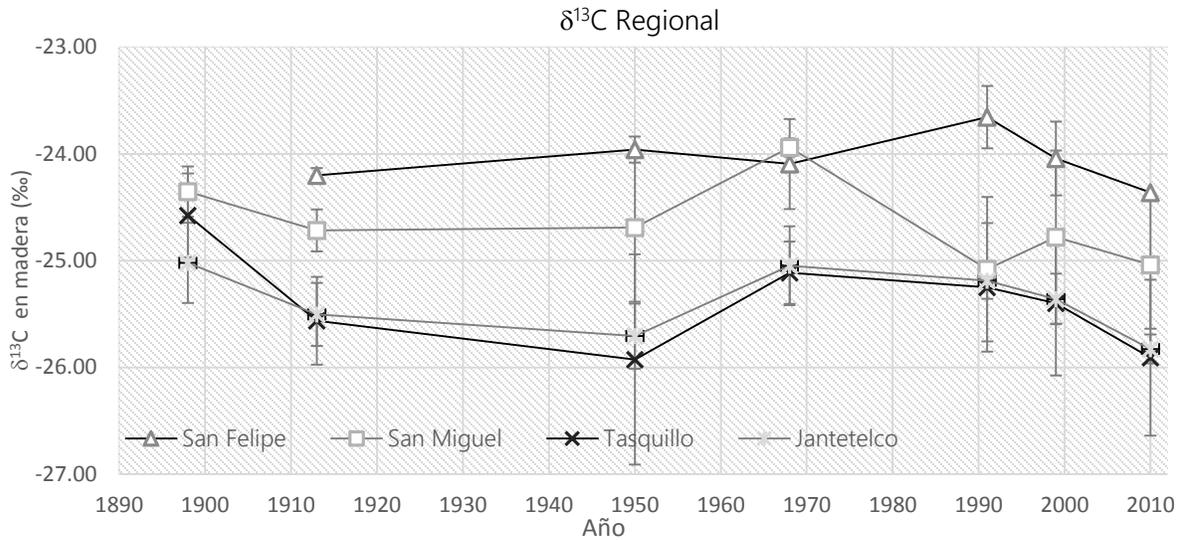


Figura 2.4 Valores de $\delta^{13}\text{C}$ en el tiempo en cuatro sitios con *Taxodium mucronatum*. Las barras indican errores estándar.

A nivel de sitio el análisis estadístico no indicó cambios significativos en el tiempo, pero sí con respecto al régimen de humedad (periodos secos o húmedos) en dos de los cuatro sitios. En San Felipe, hubo un efecto marginal del régimen y su interacción en el tiempo pese a no ser significativo ($P=0.08$). Para Tasquillo y Jantetelco el efecto de régimen y su interacción fueron significativos ($P \leq 0.05$) (Cuadro 2.2). El efecto del régimen sobre la firma en ^{13}C , es un resultado consistente que refleja dilución (valores más negativos) en los periodos secos y un efecto inverso en los húmedos (Figura 2.5).

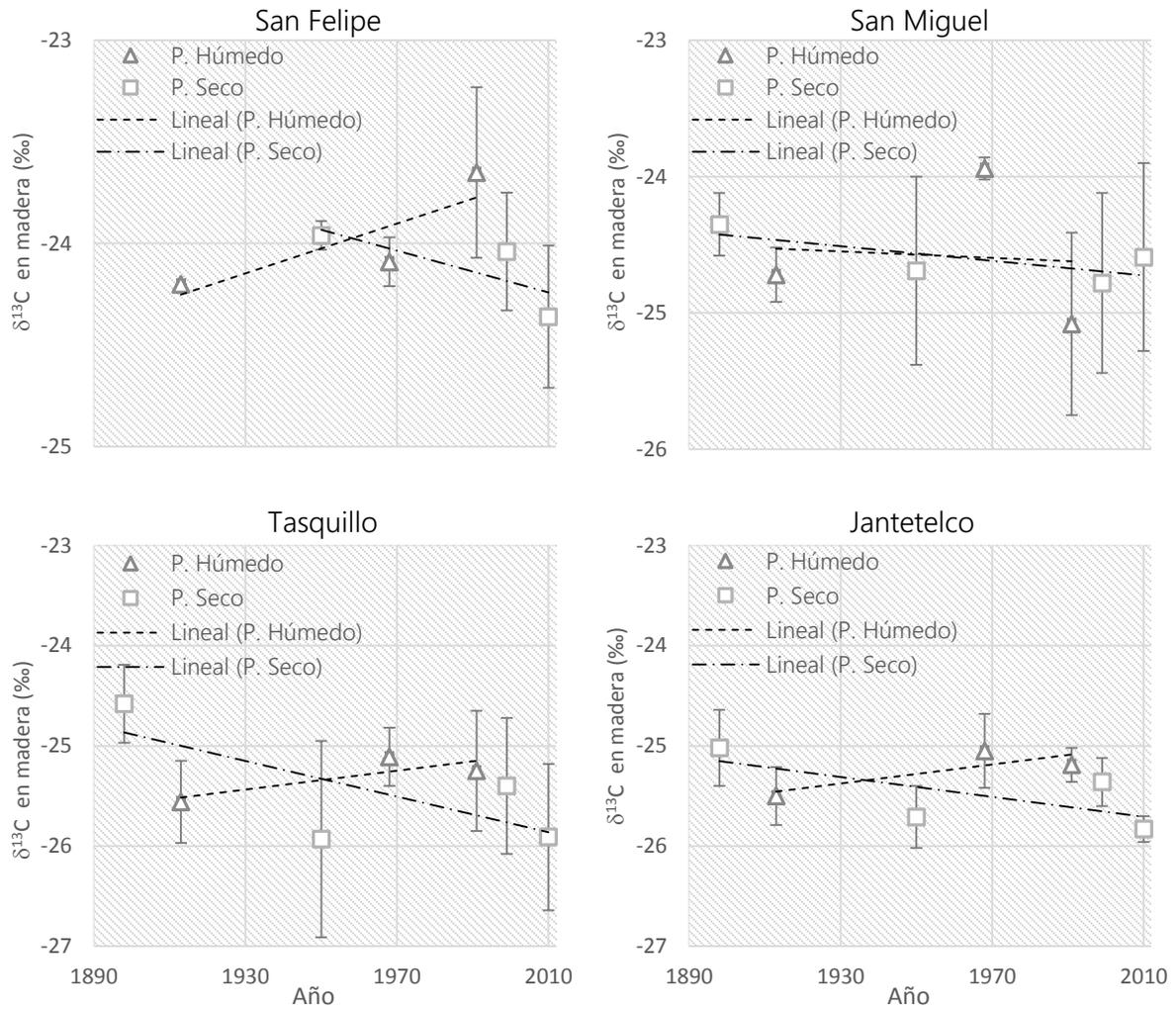


Figura 2.5 Diferencias en tendencias en composición de carbono 13 ($\delta^{13}\text{C}$) con relación al régimen de humedad (Periodos secos o húmedos) en cuatro sitios de *Taxodium mucronatum*. Nótese que el periodo actual (2007-2012) se consideró como un periodo seco. Las barras indican errores estándar.

Cuadro 2.2 Prueba de efectos fijos en la composición de $\delta^{13}\text{C}$ para cuatro sitios con *Taxodium mucronatum*.

Sitio	Efecto	GL	F-Valor	Pr > F
San Felipe	Tiempo	8	0.29	0.604
	Régimen	8	4.01	0.080*
	Tiempo x Régimen	8	4.07	0.078*
San Miguel	Tiempo	12	0.3	0.593
	Régimen	12	0.06	0.807
	Tiempo x Régimen	12	0.06	0.806
Tasquillo	Tiempo	13	0.48	0.500
	Régimen	13	5.23	0.040
	Tiempo x Régimen	13	5.29	0.039
Jantetelco	Tiempo	13	0	0.981
	Régimen	13	6.13	0.028
	Tiempo x Régimen	13	6.28	0.026

Números en negrita presentan significancia ($P < 0.05$), * significancia marginal.

Con relación a $\delta^{18}\text{O}$, no hubo diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre sitios o régimen de humedad, pero si hay evidencia estadística que en la región que abarca los cuatro sitios, la composición de ^{18}O se ha incrementado 4.0‰ promedio. Comparando los sitios, se observó una similitud en tendencia entre San Miguel y Jantetelco, aunque $\delta^{18}\text{O}$ es menor en Jantetelco en casi 2.7‰ promedio. San Felipe y Tasquillo, también muestran similitud en casi todos los periodos; a excepción del primer periodo húmedo donde los valores de $\delta^{18}\text{O}$ tienen una importante variación (Figura 2.6). Los sitios que mostraron mayores incrementos de $\delta^{18}\text{O}$ en el tiempo fueron Jantetelco, con una diferencia de 4.5‰, seguido por San Miguel, y Tasquillo (3.6‰ y 0.7‰, respectivamente).

A nivel sitio, $\delta^{18}\text{O}$ mostró cambios significativos en el tiempo; con un mayor efecto en Jantetelco y menor en San Felipe. En ningún sitio hubo efecto del régimen de humedad y su interacción con el tiempo en $\delta^{18}\text{O}$, lo que corresponde con la tendencia paralela de los cuatro sitios.

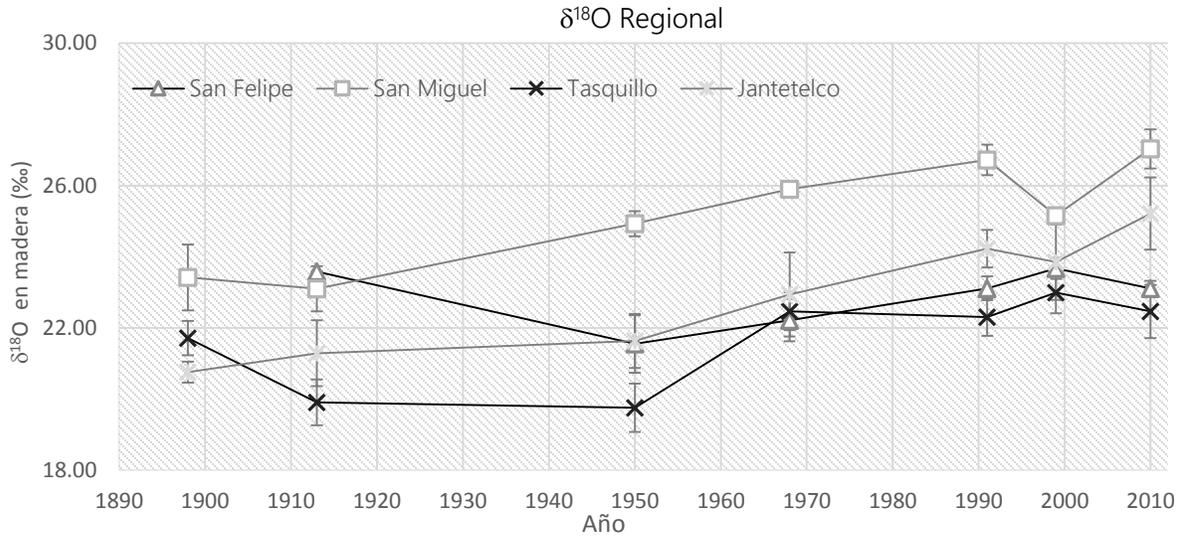


Figura 2.6 Valores de $\delta^{18}\text{O}$ en el tiempo para cuatro sitios con *Taxodium mucronatum*. Las barras indican errores estándar.

Cuadro 2.3 Prueba de efectos fijos en la composición de $\delta^{18}\text{O}$ en cuatro sitios con *Taxodium mucronatum*.

Sitio	Efecto	GL	F-Valor	Pr > F
San Felipe	Tiempo	8	6.24	0.037
	Régimen	8	3.36	0.104
	Tiempo x Régimen	8	3.33	0.105
San Miguel	Tiempo	12	9.03	0.011
	Régimen	12	0.02	0.901
	Tiempo x Régimen	12	0.01	0.909
Tasquillo	Tiempo	13	10.43	0.007
	Régimen	13	1.89	0.192
	Tiempo x Régimen	13	1.89	0.193
Jantetelco	Tiempo	13	45.29	<.0001
	Régimen	13	0.02	0.878
	Tiempo x Régimen	13	0.02	0.886

Números en negrita presentan significancia ($P < 0.05$).

2.5.3. Tendencias en discriminación de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$)

A nivel regional, no se encontraron diferencias significativas ($P \geq 0.05$) entre sitio o régimen de humedad, pero si a través del tiempo. La disminución en $\Delta^{13}\text{C}$ ha sido más notoria después de 1950 en todos los sitios (Figura 2.7). A nivel local, a excepción por el tiempo, tampoco hubo efectos significativos del régimen de humedad o la interacción régimen-tiempo (Cuadro 2.4).

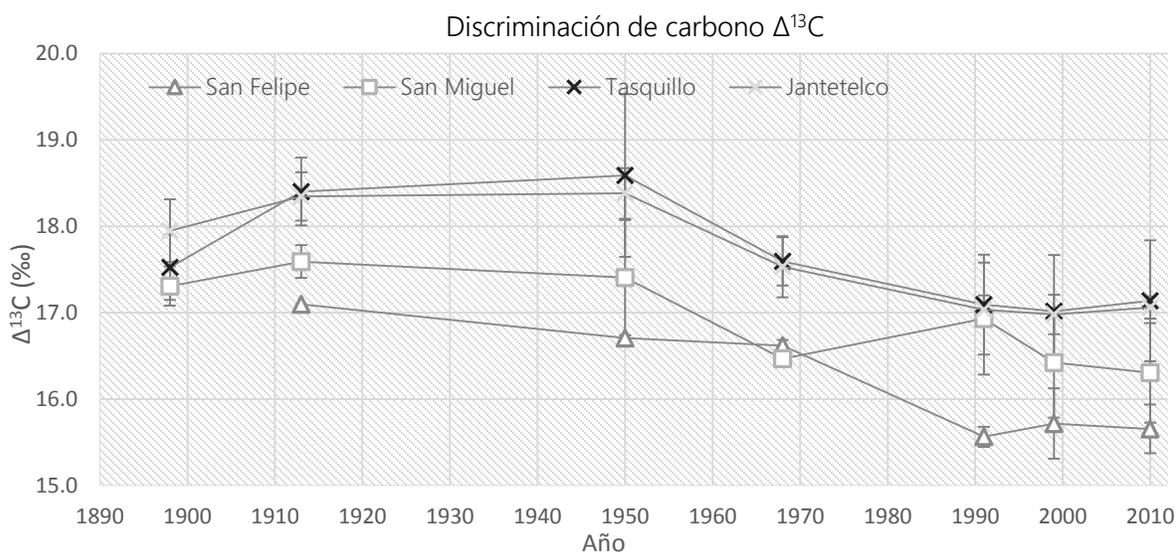


Figura 2.7 Discriminación de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) en cuatro diferentes sitios de *Taxodium mucronatum* en el centro de México. Las barras indican errores estándar.

Tasquillo y Jantetelco presentaron tendencias similares en $\Delta^{13}\text{C}$, con variaciones menores a 0.1 ‰. La media de los sitios fue 17.6 ‰ y varianzas de 0.40‰ en Tasquillo y 0.36‰ en Jantetelco. San Felipe y San Miguel presentaron menor discriminación de ^{13}C que los sitios restantes, ya que mientras en San Miguel se encontró una media de 16.9‰, en San Felipe fue 0.7 ‰ menor. San Miguel presentó similitud con Tasquillo y Jantetelco para gran parte de los periodos analizados, aunque con un menor valor en $\Delta^{13}\text{C}$.

Cuadro 2.4 Prueba de efectos fijos en la composición de $\Delta^{13}\text{C}$ en cuatro sitios de *Taxodium mucronatum*.

Sitio	Efecto	GL	F-Valor	Pr > F
San Felipe	Tiempo	8	27.38	0.001
	Régimen	8	0.21	0.660
	Tiempo x Régimen	8	0.21	0.656
San Miguel	Tiempo	12	8.44	0.013
	Régimen	12	0.01	0.937
	Tiempo x Régimen	12	0.01	0.930
Tasquillo	Tiempo	13	10.16	0.007
	Régimen	13	1.97	0.184
	Tiempo x Régimen	13	1.96	0.185
Jantetelco	Tiempo	13	28.89	0.0001
	Régimen	13	1.58	0.231
	Tiempo x Régimen	13	1.59	0.229

Números en negrita presentan significancia ($P < 0.05$).

2.5.4. Presión parcial interna de CO_2 (C_i)

Considerando la información de C_i de los cuatro sitios, hubo efectos estadísticamente significativos del tiempo, régimen y su interacción ($P \leq 0.05$). Esto indica que C_i ha cambiado a través del tiempo y la tasa de cambio ha sido diferente entre periodos secos y húmedos.

A nivel local, se confirmó el efecto significativo del tiempo y régimen (Cuadro 2.5). El sitio con el cambio más notable fue Tasquillo, donde se encontró un incremento de 0.43 ppm CO_2 año⁻¹; es decir un aumento en 25% en la concentración de CO_2 interno con respecto a la media, mientras que el sitio con menor variación fue San Felipe, con un cambio de 0.25 ppm CO_2 año⁻¹. Los estadísticos reflejaron efecto del régimen (periodo seco vs húmedo) y la interacción tiempo-régimen en todos los sitios a excepción de San Miguel.

Cuadro 2.5 Prueba de efectos fijos en la composición de *Ci* en cuatro sitios con *Taxodium mucronatum*.

Sitio	Efecto	GL	F-Valor	Pr > F
San Felipe	Tiempo	8	13.52	0.006
	Régimen	8	6.99	0.030
	Tiempo x Régimen	8	7.1	0.029
San Miguel	Tiempo	12	13.92	0.003
	Régimen	12	0.16	0.696
	Tiempo x Régimen	12	0.17	0.690
Tasquillo	Tiempo	13	38.48	<.0001
	Régimen	13	7.73	0.0156
	Tiempo x Régimen	13	7.91	0.0147
Jantetelco	Tiempo	13	55.38	<.0001
	Régimen	13	8.51	0.012
	Tiempo x Régimen	13	8.8	0.011

Números en negrita presentan significancia ($P < 0.05$).

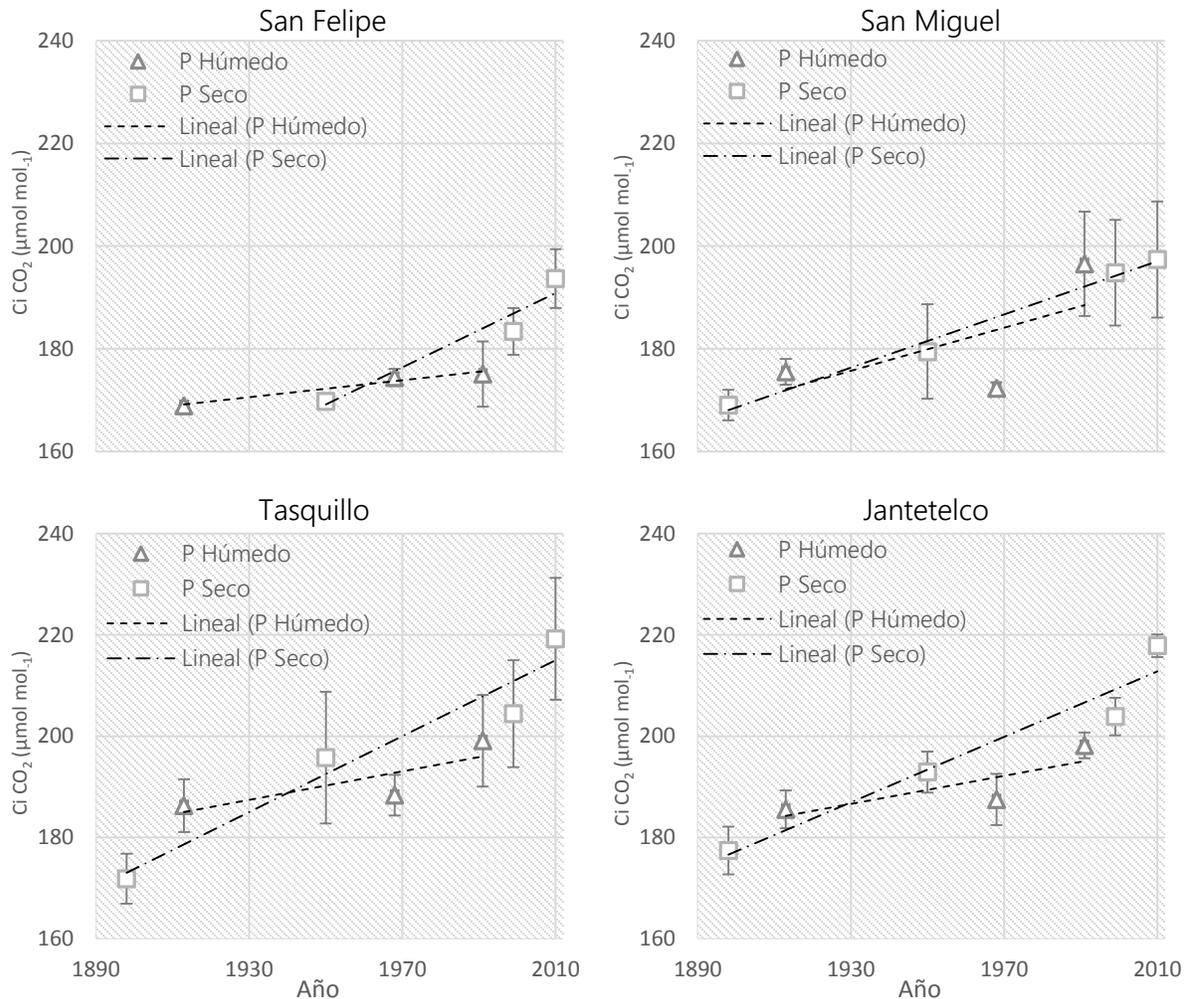


Figura 2.8 Diferencias en tendencias en presión parcial interna (C_i) con relación al régimen de humedad (Periodos secos o húmedos) en cuatro sitios con *Taxodium mucronatum*. Nótese que periodo actual (2007-2012) se consideró como un periodo seco. Las barras indican errores estándar.

Las tendencias en conjunto muestran un comportamiento similar entre Tasquillo, Jantetelco y San Miguel, aunque la mayor similitud se presentó entre los dos primeros sitios. Por su parte San Felipe presentó los valores internos de CO₂ más bajos (Figura 2.9). Tanto el sitio de Jantetelco como el de Tasquillo presentaron una misma tasa de incremento en C_i antes de 1950, como después de esta fecha ($0.4 \text{ ppm} \times \text{año}^{-1}$), mientras que en San Felipe y San Miguel se encontró un incremento menor antes de 1950 ($0.1 \text{ ppm} \times \text{año}^{-1}$) e igual para fechas posteriores ($0.4 \text{ ppm} \times \text{año}^{-1}$).

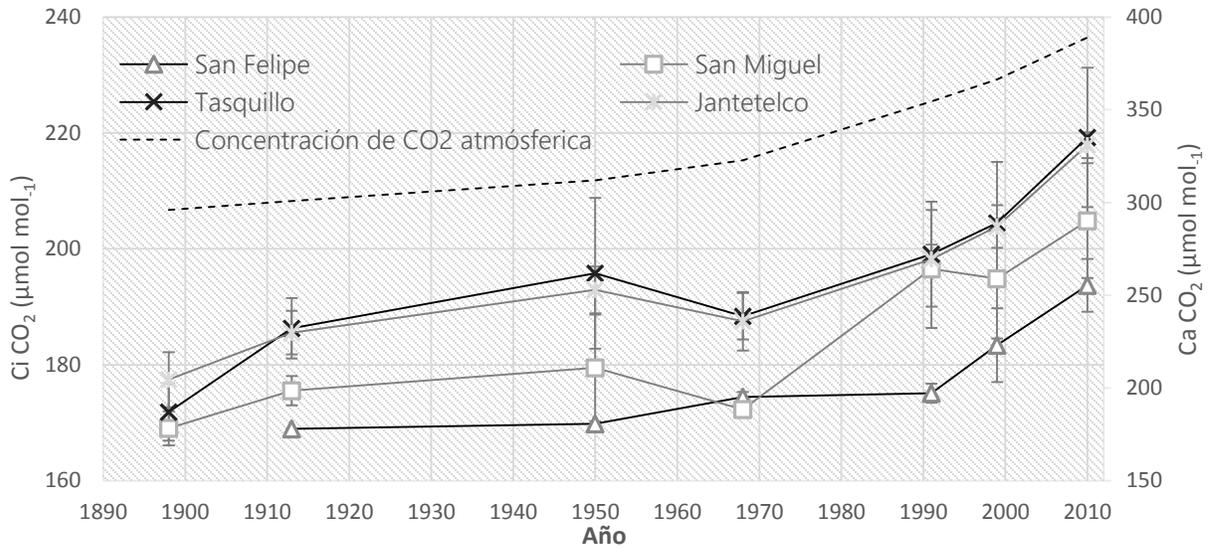


Figura 2.9 Concentración intercelular de CO₂ (*C_i*) en cuatro diferentes sitios y concentración de CO₂ en la atmósfera (*C_a*) en *Taxodium mucronatum*. *C_a* está representado en la parte superior del gráfico y *C_i* en el inferior. Las barras indican errores estándar.

2.5.5. Tendencia en eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE)

En los cuatro sitios se observó un cambio significativo ($P \leq 0.05$) en la eficiencia de uso de agua en el último siglo; en promedio se observó un cambio de 77 a 114 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, lo que indica una tasa aproximada de aumento en 0.33 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{año}^{-1}$. Los sitios con mayor cambio fueron San Felipe y San Miguel con incrementos de 0.39 y 0.36 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{año}^{-1}$ respectivamente. Aunque no hubo un efecto significativo del sitio o régimen, los datos mostraron evidencia significativa del cambio de iWUE regionalmente a través del tiempo (Figura 2.10).

A nivel de sitio, se confirmó la significancia del tiempo en el incremento de iWUE, pero no así para el régimen de humedad (Cuadro 2.6). A partir de 1950 se encontró un aumento de iWUE en casi cuatro veces más a la tasa de que se estaba presentando antes del periodo ($\approx 3.5\%$); así para San Miguel el aumento fue en 13.5%, Tasquillo 15.7% y Jantetelco 13.65%. En San Felipe este efecto se retrasó para el siguiente periodo de análisis con un

incremento de 21% de 1968 a 1991. En la Figura 2.7 se puede ver este efecto a partir del año 1950.

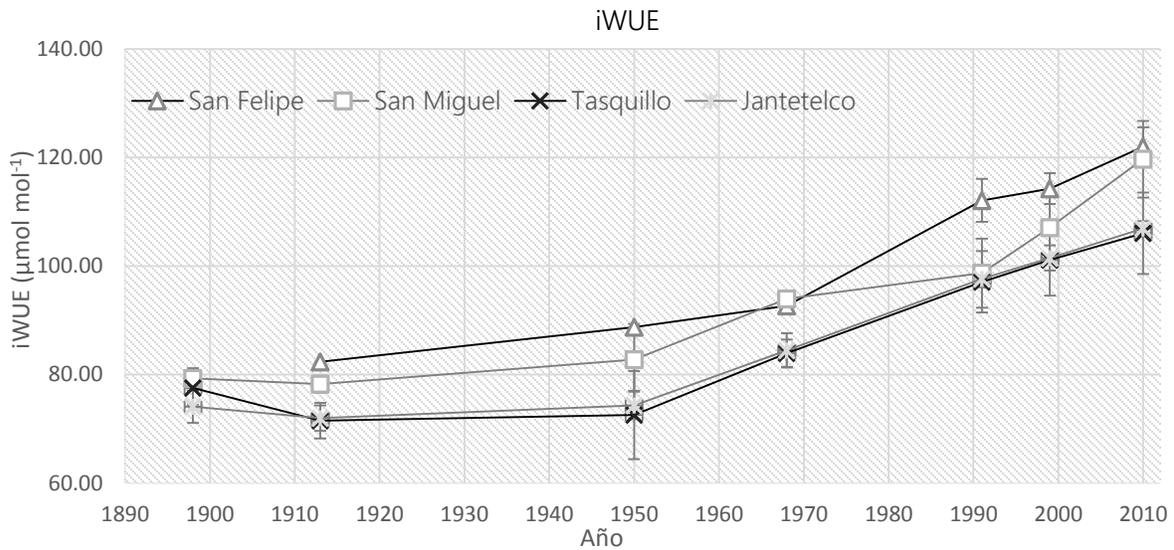


Figura 2.10 Eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE) en cuatro sitios con *Taxodium mucronatum*. Las barras indican errores estándar.

Tanto el análisis por sitio, como el análisis regional no mostraron efecto del régimen, sitio y sus interacciones ($P \geq 0.05$); pero si en el tiempo donde fue altamente significativo.

Cuadro 2.6 Test de efectos fijos en la composición de iWUE en cuatro sitios con *Taxodium mucronatum*.

Sitio	Efecto	GL	F-Valor	Pr > F
San Felipe	Tiempo	8	86.39	<.0001
	Régimen	8	2.14	0.182
	Tiempo x Régimen	8	2.15	0.180
San Miguel	Tiempo	12	45.4	<.0001
	Régimen	12	0.51	0.490
	Tiempo x Régimen	12	0.54	0.476
Tasquillo	Tiempo	13	39.49	<.0001
	Régimen	13	0.13	0.728
	Tiempo x Régimen	13	0.11	0.741
Jantetelco	Tiempo	13	73	<.0001
	Régimen	13	0	0.982
	Tiempo x Régimen	13	0	0.995

Números en negrita presentan significancia ($P < 0.05$).

2.5.6. Correlación entre variables dendrofisiológicas

El análisis de correlación entre las diferentes variables analizadas fue muy similar en todos los sitios; $\delta^{13}\text{C}$ mostró una relación significativa ($P \leq 0.05$) inversa con $\Delta^{13}\text{C}$ y C_i en toda la región del centro de México. La discriminación contra ^{13}C presentó una asociación negativa con $\delta^{18}\text{O}$, C_a e $i\text{WUE}$ en San Felipe y Jantetelco; y para alguna de ellas en los sitios restantes. Por su parte la concentración de CO_2 atmosférico se correlacionó positivamente con $\delta^{18}\text{O}$, C_i e $i\text{WUE}$ en todos los sitios. La concentración intercelular de CO_2 (C_i) presentó una correlación positiva con $\delta^{18}\text{O}$ y/o $i\text{WUE}$ en todos los sitios, a excepción de Tasquillo donde no existió ninguna correlación significativa (Cuadro 2.7). La $i\text{WUE}$ presentó una correlación positiva con $\delta^{18}\text{O}$ en San Felipe, Tasquillo y Jantetelco (Cuadro 2.7). Finalmente no se encontró correlación entre los dos isótopos en ningún sitio.

Cuadro 2.7 Correlación entre las diferentes variables fisiológicas en cuatro sitios con *Taxodium mucronatum* en el centro de México.

Sitio	San Felipe						San Miguel					
	$\delta^{13}\text{C}$	$\Delta^{13}\text{C}$	C_a	C_i	iWUE	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\Delta^{13}\text{C}$	C_a	C_i	iWUE	$\delta^{18}\text{O}$
$\delta^{13}\text{C}$	1	-0.545	-0.138	-0.748	0.163	0.218	1	-0.750	-0.159	-0.830	0.319	-0.397
Prob > r		0.029	0.610	0.001	0.547	0.418		0.000	0.503	<.0001	0.171	0.083
$\Delta^{13}\text{C}$		1	-0.755	-0.146	-0.915	-0.525		1	-0.533	0.259	-0.865	-0.026
Prob > r			0.001	0.590	<.0001	0.037			0.016	0.270	<.0001	0.913
C_a			1	0.758	0.954	0.435			1	0.677	0.884	0.547
Prob > r				0.001	<.0001	0.092				0.001	<.0001	0.013
C_i				1	0.529	0.136				1	0.254	0.626
Prob > r					0.035	0.615					0.279	0.003
iWUE					1	0.504					1	0.321
Prob > r						0.047						0.168
$\delta^{18}\text{O}$						1						1
			Tasquillo						Jantetelco			
$\delta^{13}\text{C}$	1	-0.813	-0.186	-0.848	0.400	0.058	1	-0.504	-0.226	-0.673	0.072	0.137
Prob > r		<.0001	0.421	<.0001	0.072	0.803		0.020	0.324	0.001	0.756	0.553
$\Delta^{13}\text{C}$		1	-0.420	0.384	-0.858	-0.387		1	-0.727	-0.297	-0.898	-0.763
Prob > r			0.058	0.086	<.0001	0.083			0.000	0.192	<.0001	<.0001
C_a			1	0.674	0.824	0.554			1	0.871	0.955	0.758
Prob > r				0.001	<.0001	0.009				<.0001	<.0001	<.0001
C_i				1	0.138	0.270				1	0.685	0.503
Prob > r					0.552	0.236					0.001	0.020
iWUE					1	0.536					1	0.819
Prob > r						0.012						<.0001
$\delta^{18}\text{O}$						1						1

Números en negrita presentan significancia ($P < 0.05$).

2.5.7. Aplicación del modelo conceptual de Scheidegger *et al.*, (2000)

Se aplicó el modelo conceptual de Scheidegger *et al.*, (2000) en los cuatro sitios, considerando los cambios en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ entre periodos sucesivos; es decir, en orden cronológico, asumiendo cambios lineales entre periodos. En San Felipe y San Miguel, el modelo conceptual sugiere que el principal incremento en iWUE (1968 a 1991 y 1950 a

1968, respectivamente) fue influenciado por una disminución de la conductancia estomática (g_l) y menor variación en la capacidad fotosintética (A_{max}) (escenario b). En el primer sitio (SF), los otros dos escenarios más frecuentes fueron c y g; ambos definidos por un ajuste proporcional de ambas variables; mientras que en San Miguel el escenario c presentó una mayor ocurrencia.

En Tasquillo y Jantetelco los dos principales incrementos en $iWUE$ ocurrieron en dos periodos consecutivos, el primero de 1950 a 1968 produjo un aumento de 11.39 y 10.15 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ y el segundo de 1968 a 1991 presentó un incremento en 13.18 y 13.20 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, respectivamente (Figura 2.11). Aunque en ambos sitios y periodos se reflejó un aumento similar de $iWUE$, los mecanismos que controlaron los procesos fueron diferentes. En el primer caso de Tasquillo, pese a que el modelo conceptual sugiere un ajuste proporcional a la baja de A_{max} y g_l ; fue necesario la predominancia de alguno de ellos para un incremento en $iWUE$; es decir un aumento del denominador o una disminución del denominador. El segundo periodo fue regido por un aumento en la capacidad fotosintética y una conductancia estomática sin cambios. Finalmente, el incremento de $iWUE$ para el periodo de 1950 a 1968 en Jantetelco fue originado al igual que en San Felipe y San Miguel, por una disminución de la conductancia estomática (g_l) y una capacidad fotosintética sin cambios (A_{max}) (escenario b), mientras que el último fue muy similar al primer caso de Tasquillo.

El periodo de 1898 a 1913 presentó el único caso de disminución de $iWUE$ en San Miguel, Tasquillo y Jantetelco; pese a que el escenario no es el mismo para los diferentes sitios, el aumento en la conductancia estomática posiblemente fue el mecanismo que controló el proceso (Cuadro 2.8).

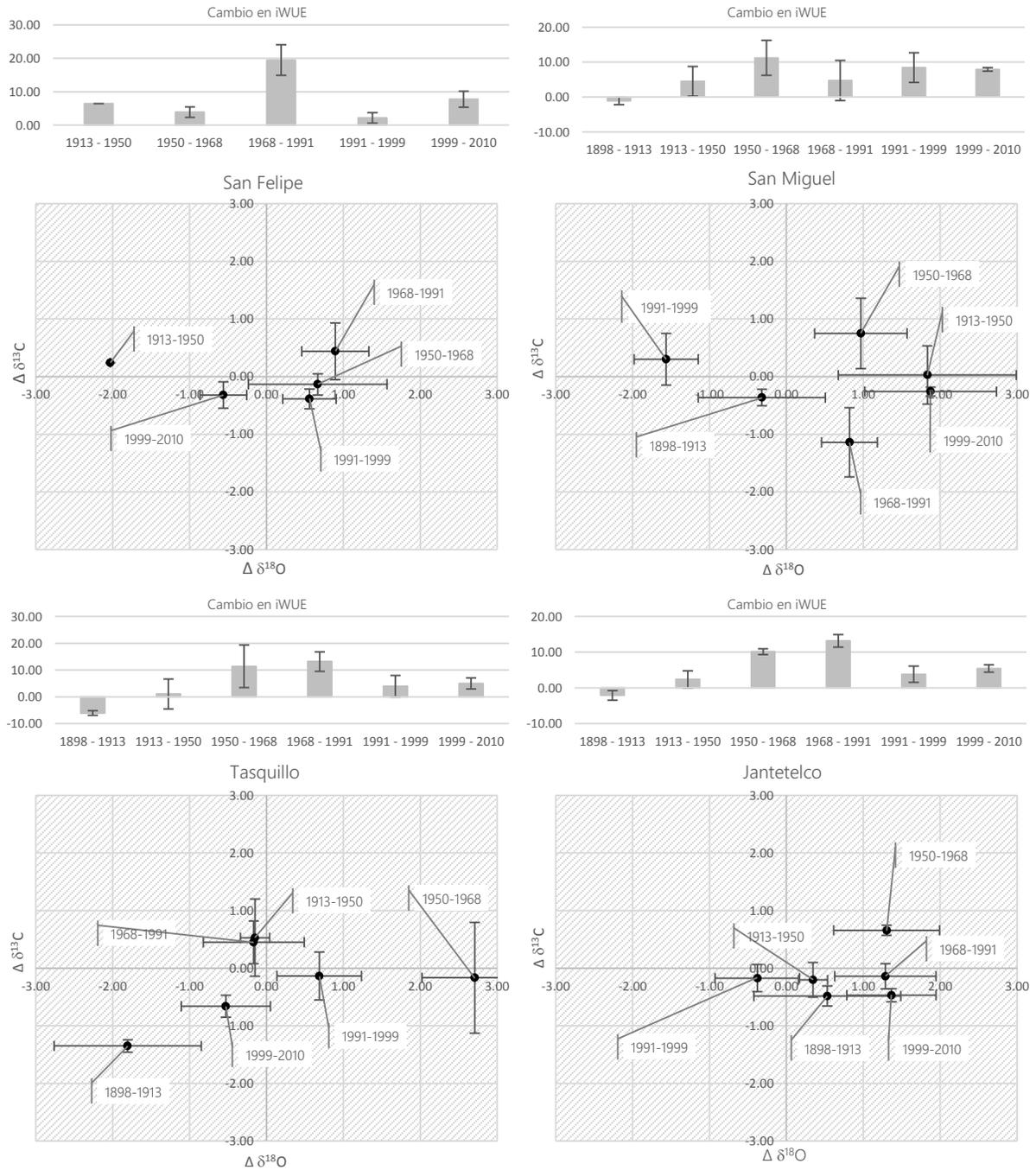


Figura 2.11 Aplicación del modelo conceptual de Scheidegger *et al.*, (2000), mediante diferencias en $\delta^{13}C$ y $\delta^{18}O$ con respecto al periodo previo en cuatro sitios con *Taxodium mucronatum*. Las barras indican errores estándar.

El Cuadro 2.8 presenta un condensado de la aplicación del modelo conceptual en los sitios de estudio, es de notar que existen casos donde posiblemente exista una interacción

entre dos escenarios y por ende en los mecanismos de fotosíntesis y conductancia estomática.

Cuadro 2.8 Resumen de los diferentes escenarios del modelo conceptual de Scheidegger *et al.*, (2000) en el centro de México.

Sitio	San Felipe						San Miguel					
	$\Delta \delta^{13}\text{C}$	$\Delta \delta^{18}\text{O}$	$\Delta i\text{WUE}$	Escenario	A_{max}	g_l	$\Delta \delta^{13}\text{C}$	$\Delta \delta^{18}\text{O}$	$\Delta i\text{WUE}$	Escenario	A_{max}	g_l
1898 a 1913							-0.36	-0.32	-1.08	e y f	↓/≈	≈/↑
1913 a 1950	0.24	-2.03	6.43	g	↑	↑	0.03	1.83	4.51	c	↓	↓
1950 a 1968	-0.13	0.67	3.87	c	↓	↓	0.75	0.97	11.22	b	≈	↓
1968 a 1991	0.44	0.90	19.47	b	≈	↓	-1.14	0.82	4.74	d y e	↓	≈
1991 a 1999	-0.39	0.56	2.16	c y d	↓	≈/↓	0.30	-1.56	8.42	g	↑	↑
1999 a 2010	-0.32	-0.56	7.75	g y f	↑/≈	↑	-0.26	1.88	7.92	c	↓	↓
	Tasquillo						Jantetelco					
	$\Delta \delta^{13}\text{C}$	$\Delta \delta^{18}\text{O}$	$\Delta i\text{WUE}$	Escenario	A_{max}	g_l	$\Delta \delta^{13}\text{C}$	$\Delta \delta^{18}\text{O}$	$\Delta i\text{WUE}$	Escenario	A_{max}	g_l
1898 a 1913	-1.35	-1.80	-6.06	f	≈	↑	-0.48	0.53	-2.10	d	↓	≈
1913 a 1950	0.53	-0.15	1.04	a	↑	≈	-0.20	0.35	2.37	c	↓	↓
1950 a 1968	-0.17	2.71	11.39	c	↓	↓	0.66	1.30	10.15	b	≈	↓
1968 a 1991	0.45	-0.17	13.18	a	↑	≈	-0.14	1.29	13.20	c	↓	↓
1991 a 1999	-0.14	0.69	4.00	c	↓	↓	-0.17	-0.38	3.80	g	↑	↑
1999 a 2010	-0.66	-0.53	4.96	f	≈	↑	-0.47	1.37	5.42	d y c	↓	≈/↓

Delta mayúscula (Δ) representa diferencias con respecto al periodo anterior.

Al considerar el promedio de las composiciones de isótopos en todos los sitios (Figura 2.12) agrupando periodos secos y húmedos, se encontró una tendencia a aumentar la $\delta^{18}\text{O}$ independientemente del régimen de humedad; aunque el sentido de la pendiente es contraria en ambos regímenes. Mientras en los periodos secos la pendiente es negativa, es decir conforme aumenta $\delta^{18}\text{O}$ e incluso el tiempo, $\delta^{13}\text{C}$ tiende a disminuir (valores más negativos); en los periodos húmedos el aumento de $\delta^{18}\text{O}$, conlleva un aumento en $\delta^{13}\text{C}$ (valores menos negativos).

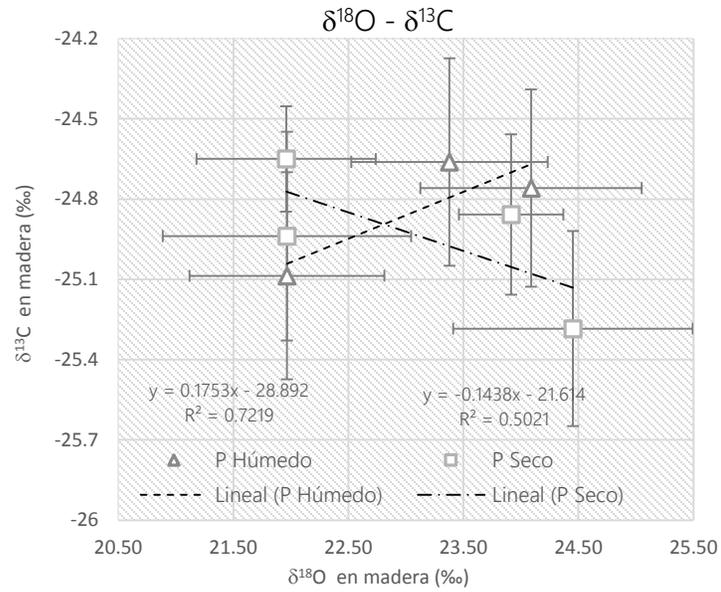


Figura 2.12 Relación entre $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en el promedio de los cuatro sitios con *Taxodium mucronatum*. Las barras indican errores estándar.

2.6. Discusión

Tendencias y efecto del régimen de humedad en la composición de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$

La firma de ^{13}C en los anillos de crecimiento es controlada principalmente por la diferencia entre la concentración de CO_2 en la atmósfera y el árbol; por lo que el $\delta^{13}\text{C}$ depende de la tasa de fotosíntesis (carboxilación) y la conductancia estomática (McCarroll y Loader, 2004; Holzkämper *et al.*, 2008). En este estudio, no se encontraron diferencias significativas de cambios en $\delta^{13}\text{C}$ en el tiempo entre los diferentes sitios. En Tasquillo y Jantetelco se encontraron valores muy similares en $\delta^{13}\text{C}$ pese a la distancia (211 Km) y la diferencia en precipitación (350 mm y 1000 mm, respectivamente), posiblemente esto se deba a la cercanía en ambos sitios a fuentes de agua superficial; ya que se ha demostrado que la distancia a fuentes permanentes de agua mejora el estatus hídrico de los árboles y conduce a una mayor discriminación de ^{13}C (Figura 2.4)(Saurer *et al.*, 1997).

El efecto de dilución encontrado en $\delta^{13}\text{C}$ causado por la quema de combustibles fósiles desde inicio de la época industrial no fue tan evidente como en otros estudios, donde a partir de mediados del siglo XX se ha observado una tendencia de dilución (valores más negativos)(Francey *et al.*, 1999; Silva *et al.*, 2009). Excepto por San Miguel, todos los sitios muestran una dilución de ^{13}C a partir de la última década del siglo pasado; esto indica que ecosistemas con ahuehuate en el centro de México, el reflejo de los cambios de $\delta^{13}\text{C}$ del aire sobre la madera inició hace aproximadamente dos décadas. Este reflejo depende de la especie y ubicación geográfica, por ejemplo, *Larix gmelinii* Rupr. ubicado en latitudes norte de 70° muestran este cambio desde hace cuatro décadas (Sidorova *et al.*, 2010).

En tres de los cuatro sitios el régimen de humedad indicó que con el paso del tiempo la firma de $\delta^{13}\text{C}$ se incrementa en los periodos húmedos y baja en los periodos secos. Aparentemente es un resultado contradictorio pero aún no consideran los cambios en

$\Delta^{13}\text{C}$ de la atmósfera. Sin embargo, la significancia del régimen indica comportamiento distinto entre periodos secos y húmedos con relación al intercambio de CO_2 .

El valor ^{18}O en los árboles depende de la firma de oxígeno en la fuente de agua (i.e. precipitación), humedad relativa y temperatura durante la precipitación (evapotranspiración) (Kohn y Welker, 2005), así como procesos adicionales en el suelo y árbol. Por ejemplo, la evaporación en el suelo y la transpiración de las acículas, conduce a un enriquecimiento de ^{18}O con respecto a ^{16}O (Holzkämper *et al.*, 2008). En el estudio, se encontró que todos los sitios presentaron un incremento en $\delta^{18}\text{O}$ de la madera con respecto al tiempo. Excepto por el sitio de San Felipe, los cambios en $\delta^{18}\text{O}$ empezaron en a partir de 1950. Debido a la falta de información meteorológica no se puede concluir si este dato está relacionado con incrementos en temperatura que provoquen mayor transpiración y enriquecimiento de $\delta^{18}\text{O}$ o por cambios en la exploración de fuentes distintas de agua del subsuelo. Al considerar los datos disponibles de temperatura se ha visto un incremento en la temperatura máxima en 1.3°C de 1955 a 2010 en San Felipe. Por lo que es probable que exista un efecto combinado y asimismo dependa de las condiciones particulares de cada sitio. Por ejemplo, en San Felipe, los árboles no están establecidos en una fuente de agua superficial, pero el abatimiento de agua subterránea si ha sido documentado (Escobar, 2009) .

Variaciones significativas en la firma de un sólo isótopo ($\delta^{13}\text{C}$) en el tiempo han sido documentados; por ejemplo, Barnard *et al.*, (2012) encontraron que $\delta^{13}\text{C}$ en madera temprana y tardía no ha variado en la primera década del siglo XXI con *Pseudotsuga menziesii* en Oregon, USA; caso contrario a $\delta^{18}\text{O}$ donde si observaron cambios. La disminución en $\delta^{13}\text{C}$ y aumento en $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa después de 1950, puede indicar una reducción en la capacidad fotosintética y conductancia estomática, además de un desarrollo de episodios de sequía, esto según en la teoría de fraccionamiento isotópico

(Scheidegger *et al.*, 2000). Al mismo tiempo de los cambios en las condiciones climáticas, el incremento en CO₂ deber ser considerado, ya que a medida que la capacidad fotosintética no mejora, la concentración de CO₂ a nivel interno incrementa conforme aumenta en la atmósfera. Entonces, el incremento de $\Delta^{13}\text{CO}_2$ se ve reflejado en una continua disminución de $\delta^{13}\text{C}$. Como $\delta^{13}\text{C}$ disminuye debido al incremento de CO₂ en la atmósfera, la reducción de la conductancia estomática puede ser detectada en un aumento de $\delta^{18}\text{O}$ (Sidorova *et al.*, 2010). Finalmente, no se encontró correlación entre los dos isótopos en ningún sitio, tal como lo muestran los trabajos previos de Ferrio and Voltas, (2005) y Holzkämper *et al.*, (2008).

Tendencias de las variables fisiológicas en el último siglo

Cuando se ajustan los valores de $\delta^{13}\text{C}$ por cambios en la composición de la atmósfera, todos los sitios muestran que a partir de 1950, la discriminación de ^{13}C en los árboles decreció. Esto indica que por los cambios de la atmósfera los ahuehuetes modificaron su actividad estomática (Figura 2.9) y por tanto se modificó la eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE) (Figura 2.10). El aumento de C_i también es evidencia de la respuesta de los árboles a los cambios de la atmósfera. El cambio promedio para los cuatro sitios es de 170 a 210 ppm CO₂, que considerando el tiempo de la cronología, equivale a una tasa de 0.36 ppm CO₂ año⁻¹. Este resultado contrasta con el de las especies tropicales donde los cambios han sido de 0.5 ppm año⁻¹ (Nock *et al.*, 2011). Los cambios de C_i también fueron consistentes con el régimen de humedad de cada periodo. La concentración interna de CO₂ se incrementa en el tiempo para los periodos secos y húmedos, pero la tasa de incremento es mayor en los eventos secos. Posiblemente esto indica que al cerrar los estomas por estrés, los árboles incrementaron la concentración de CO₂ interna y la tasa de fotosíntesis no incrementa. Respuesta similares han sido reportadas en especies tropicales en el oeste de Tailandia (Nock *et al.*, 2011).

El incremento en iWUE ha sido reportado por diversos autores para varias especies forestales, por ejemplo Silva *et al.*, (2009) reporta un incremento del 30% en las últimas décadas en *Araucaria angustifolia* en bosques y pastizales del sur de Brasil; mientras que Peñuelas *et al.*, (2008) reporta un incremento en casi el 50% en bosques de *Fagus sylvatica* al noreste de España para el último siglo. En este estudio, el incremento en iWUE comienza a inicio del siglo pasado, no obstante la tendencia más evidente es a partir de 1950, donde el incremento fue en un 43% promedio para todos los sitios. Algunos otros autores que han encontrado este incremento en anillos de crecimiento son Feng and Epstein, (1995), Bert *et al.*, (1997), Feng, (1999) y Gómez-Guerrero *et al.*, (2013).

La variable iWUE ha mostrado una importante correlación con el CO₂ atmosférico, esto debido a que es función de la concentración interna (C_i) y externa de CO₂ (C_a) como lo muestra la ecuación 4.3. Además de esto, Silva *et al.*, (2009) encontró que valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$ tuvieron una mayor $\Delta^{13}\text{C}$ y un menor valor de eficiencia de uso de agua (iWUE), tal como se observó en este estudio (Figura 2.4, 2.7 y 2.10). Probablemente, un disminución en $\delta^{13}\text{C}$ se traduce en un aumento de C_i , causado por cambios en la conductancia estomática o la reducción en la capacidad fotosintética (Scheidegger *et al.*, 2000). La relación entre ^{13}C y iWUE existe porque la discriminación del isótopo por parte de las plantas esta linealmente relacionado con el cociente C_i/ C_a (Farquhar *et al.*, 1982).

En el estudio no se encontró efecto del régimen de humedad en el incremento de iWUE, esto indica que el cociente entre la tasa de asimilación de CO₂ (A) y la conductancia estomática (g) se ha modificado independientemente de la existencia de un periodo seco o uno húmedo.

2.7. Conclusiones

Los anillos de *Taxodium mucronatum* registran las fluctuaciones hidroclimáticas más importantes en el centro de México, esto confirmado por la concordancia en la identificación de periodos de baja frecuencia (principalmente secos) en estudios similares.

La composición de ^{13}C en madera de *Taxodium mucronatum* no reflejó el efecto de dilución visto en otras especies forestales. Sin embargo, al considerar los cambios en ^{13}C en la atmósfera y la discriminación de la hoja; hay una tendencia a menor discriminación contra carbono 13 ($\Delta^{13}\text{C}$) a través del tiempo, la cual ha iniciado a partir de 1950. A partir de esta fecha, el incremento en la eficiencia de uso de agua (iWUE) ha sido evidente en todos los sitios muestreados. De acuerdo al modelo conceptual de Scheidegger *et al.*, (2000), el incremento iWUE es principalmente el resultado de un ajuste proporcional de la intensidad fotosintética y conductancia estomática.

A pesar de que se han presentado periodos húmedos en el último siglo, estos no han sido suficientes para restaurar el estado hídrico en los árboles. La presión parcial interna de CO_2 en la hoja (C_i) ha incrementado con el tiempo indicando efecto de las concentraciones de CO_2 en la atmósfera sobre la actividad estomática. El hecho de que en los periodos secos los incrementos en C_i son mayores comparados con los húmedos muestra consistencia fisiológica en los resultados.

La combinación de la dendrocronología y técnicas de isótopos estables constituyen una herramienta para la reconstrucción del desempeño fisiológico (dendrofisiología) y el comportamiento de las especies forestales ante el cambio climático.

2.8.Literatura citada

- Barnard, H.R., J.R. Brooks, and B.J. Bond. 2012. Applying the dual-isotope conceptual model to interpret physiological trends under uncontrolled conditions. *Tree Physiology* Vol. 32: 1183-1198.
- Battipaglia, G., M. Saurer, P. Cherubini, C. Calfapietra, H. R. McCarthy, R. J. Norby, and M. Francesca Cotrufo. 2013. Elevated CO₂ increases tree-level intrinsic water use efficiency: insights from carbon and oxygen isotope analyses in tree rings across three forest FACE sites. *New Phytologist* 197: 544-554.
- Bert, G. D., S. W. Leavitt, and J. L. Dupouey. 1997. Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of *Abies alba* (Mill.) during the last century. *Ecology* Vol. 78: 1588-1596.
- Dawson, T.E., S. Mambelli, A.H. Plamboeck, P.H. Templer, and K.P. Tu. 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 507-559.
- Ellert, B. H., and L. Rock. 2006. Chapter 54: Stable Isotopes in Soil and Environmental Research. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. 20 p.
- Escobar, V. B. S. 2009. Análisis de la sobre-explotación del acuífero de Texcoco. Disertación de Doctorado en Ciencias del Departamento de Hidrociencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 138 p.
- Farquhar, G. D., and R. A. Richards. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with WUE of wheat genotypes. *Australian Journal Plant Physiology* 11: 539-552.
- Farquhar, Graham D., M.H. O'Leary, and J.A. Berry. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121-137.
- Feng, X., and S. Epstein. 1995. Carbon isotopes of trees from arid environments and implications for reconstructing atmospheric CO₂ concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta* Vol. 59: 2599-2608.
- Feng, X. 1999. Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100-200 years: a response to atmospheric CO₂ concentrations. *Geochimica et Cosmochimica Acta* Vol. 63. pp. 1891-1903.
- Ferrio, J. P., and J. Voltas. 2005. Carbon and oxygen isotope ratios in wood constituents of *Pinus halapensis* as indicators of precipitation, temperatura and vapour pressure deficit. *Tellus* 57B:164-173.

- Francey, R.J., C.E. Allison, D.M. Etheridge, C.M. Trudinger, I.G. Enting, M. Leuenberger, R.L. Langenfelds, E. Michel, and L.P. Steele. 1999. A 1000-year high precision record of $\delta^{13}\text{C}$ in atmospheric CO_2 . *Tellus* 51B:170-193.
- Fritts, H. C. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic, London. 567 p.
- García, G. R., A. Gómez, J. López U., J. J. Vargas H., and W. R. Horwarth. 2004. Tree growth and $\delta^{13}\text{C}$ among populations of *Pinus greggii* Engelm. at two contrasting sites in central México. *Forest Ecology and Management* 198. pp. 237-247.
- Gómez-Guerrero, A., L.C. R. Silva, M. Barrera-Reyes, B. Kishchuk, A. Velázquez-Martínez, T. Martínez-Trinidad, F. O. Plascencia-Escalante, and W. R. Horwarth. 2013. Growth decline and divergent tree ring isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) contradict predictions of CO_2 stimulation in high altitudinal forests. *Global Change Biology*. Vol. 19: 1748-1758
- Holzkämper, S., P. Kuhry, S. Kultti, Gunnarson B., and E. Sonninen. 2008. Stable isotopes in tree rings as proxies for winter precipitation changes in the russian arctic over the past 150 years. *Geochronometria* Vol. 32. pp. 37-46.
- Huang, J. G., Y. Bergeron, B. Denneker, F. Berninger, and J. Tardif. 2007. Response of forest trees to increased atmospheric CO_2 . *Critical Reviews in Plant Sciences* 26, No. 5-6. 265-283.
- Kohn, M. J., and J. M. Welker. 2005. On the temperature correlation of $\delta^{18}\text{O}$ in modern precipitation. *Earth and Planetary Science Letters* 231 (1-2):87-96.
- Leavitt, S. W., S. B. Idso, B. A. Kimball, J. K. Burns, A. Sinha, and L. Stott. 2003. The effect of long-term atmospheric CO_2 enrichment on the intrinsic water-use efficiency of sour oranges trees. *Chemosphere*. Vol. 50. pp. 217-222.
- Leavitt, S. W. 2010. Tree-ring C–H–O isotope variability and sampling. *Science of The Total Environment* 408, No. 22. pp. 5244-5253.
- McCarroll, D., and N. J. Loader. 2004. Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews* 23, No. 7–8. pp. 771-801.
- Nock, C. A., P. J. Baker, W. Wanek, A. Leis, M. Grabner, S. Bunyavejchewin, and P. Hietz. 2011. Long-term increases in intrinsic water-use efficiency do not lead to increased stem growth in a tropical monsoon forest in western Thailand. *Global Change Biology* Vol. 17. pp. 1049-1063.

- Peñuelas, J., J. M. Hunt, R. Ogaya, and A. S. Jump. 2008. Twentieth century changes of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ at the southern range-edge of *Fagus sylvatica*: increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. *Global Change Biology* Vol. 14. pp. 1076-1088.
- Robinson, W. J., and R. Evans. 1980. A microcomputer-based tree-ring measuring system. *Tree-Ring Bulletin* 40:59-64.
- Roden, J. S., and G. D. Farquhar. 2012. A controlled test of the dual-isotope approach for the interpretation of stable carbon and oxygen isotope ratio variation in tree rings. *Tree Physiology* 32:490-503.
- Saurer, M., K. Aellen, and R. Siegwolf. 1997. Correlating $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in cellulose of trees. *Plant, Cell and Environment* Vol. 20. pp. 1543-1550.
- Saurer, M., R. T. W. Siegwolf, and F. H. Schweingruber. 2004. Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. *Global Change Biology*. Vol. 10. pp. 2109-2120. doi: 2110.1111/j.1365-2486.2004.00869.x.
- Scheidegger, Y., M. Saurer, M. Bahn, and R. Siegwolf. 2000. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia*. Vol. 125. No 3. pp. 350-357.
- Sidorova, O. V., R. Siegwolf, M. Saurer, M. Naurzbaev, A. V. Shashkin, and E. A Vaganov. 2010. Spatial patterns of climatic changes in the Eurasian north reflected in Siberian larch tree-ring parameters and stable isotopes. *Global Change Biology* Vol. 16. pp. 1003-1018.
- Silva, L. C. R., M. Anand, J. M. Oliveira, and V. D. Pillar. 2009. Past century changes in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. *Global Change Biology*. pp. 2387-2396.
- Stokes, M. A., and T. L. Smiley. 1968. An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press. Chicago, IL. USA. 73 p.
- Switsur, R., and J. Waterhouse. 1998. Stable isotopes in tree ring cellulose. *Stable isotopes, integration of biological, ecological and geochemical processes*. BIOS Scientific Publishers Ltd. 303-321.
- Trotter, R. T., N. S. Cobb, and T. G. Whitham. 2002. Herbivory, plant resistance, and climate in the tree ring record: Interactions distort climatic reconstructions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America PNAS* Vol. 99 No.15. pp. 6.