



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

PROGRAMA DE POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

**CRECIMIENTO RADIAL Y DENSIDAD DE
MADERA DE *Pinus hartwegii* Lindl. BAJO
DIFERENTE ALTITUD Y EXPOSICIÓN**

GI SELA MORGADO GONZÁLEZ

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2018

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe Gisela Morgado González, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser participe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor Armando Gómez Guerrero, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis Crecimiento radial y densidad de madera de Pinus hartwegii Lindl. bajo diferente altitud y exposición y de los productos de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre el colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 06 de febrero de 2018



Firma del
Alumno (a)



Armando Gómez Guerrero

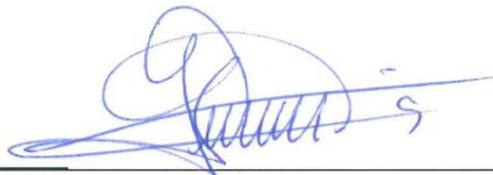
Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: “Crecimiento radial y densidad de madera de *Pinus hartwegii* Lindl. bajo diferente altitud y exposición”. Realizada por la alumna **Gisela Morgado González** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS
FORESTALES

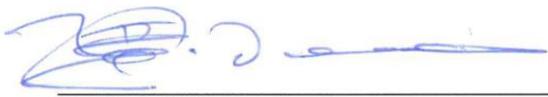
CONSEJO PARTICULAR

Consejero:
(Director de Tesis)



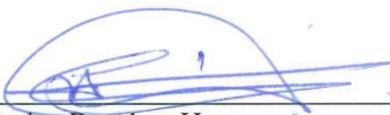
Dr. Armando Gómez Guerrero

Asesor:



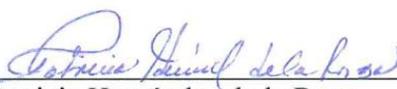
Dr. José Villanueva Díaz

Asesor:



Dr. Carlos Ramírez Herrera

Asesora:



Dra. Patricia Hernández de la Rosa

Montecillo, Texcoco, Estado de México, febrero de 2018

Crecimiento radial y densidad de madera de *Pinus hartwegii* Lindl. bajo diferente altitud y exposición

Gisela Morgado González, M. C.
Colegio de Postgraduados, 2018

RESUMEN

En ecosistemas alpinos la elevación y las bajas temperaturas afectan la tasa y duración del proceso de formación de madera (xilogenesis) y los efectos se reflejan en las propiedades estructurales de la madera. La densidad de la madera y el número de células por anillo de crecimiento son rasgos adaptativos directamente correlacionados con la temperatura. La temperatura a su vez varía con los cambios de altitud y exposición.

Los objetivos de este estudio fueron determinar la densidad de madera (DM) en muestras de anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* Lindl. mediante tomografía computarizada de rayos X (TCRX) y analizar el número total de traqueidas a nivel anual (TT) y estacional, considerando las maderas temprana (NTt) y tardía (NTtd), en sitios contrastantes con dos niveles altitudinales y dos de exposición, con el propósito de evidenciar el efecto de la altitud, exposición y temporalidad. La fase de análisis de laboratorio en las muestras fue en dirección de la medula a la corteza. Estadísticamente la DM se analizó, con un factorial 2²; dos niveles de altitud, 3500 y 3900 msnm, y dos de exposición, NO y SO y se incluyó como covariable transformada la anchura de anillo. Mientras que el análisis del TT, NTt y NTtd se hizo con Kruskal-Wallis, Wilcoxon. Se encontraron diferencias significativas entre sitios para las variables DM, TT, NTt y NTtd. El sitio con altitud de 3500 m y exposición NO mostró mayor DM, TT y NTtd. En el caso del TT, NTt y NTtd se encontraron diferencias significativas entre décadas, las variables TT y NTt mostraron una tendencia de descenso, contrario a la variable NTtd que mostró tendencia de incremento sobre el tiempo. Las características anatómicas de la madera; DM, TT y NTtd

tuvieron relación negativa con la altitud y estas variables se favorecieron en la exposición NO. El NTt no fue sensible a los factores de altitud y exposición. Con el análisis de anatomía del anillo a nivel anual e intra-anual se pudo relacionar a DM, TT y NTtd. con procesos fisiológicos tales como la seguridad y eficiencia de la conductividad hidráulica y los posibles ajustes compensatorios de *Pinus hartwegii* ante las variantes climáticas.

Palabras claves: Anatomía del anillo, bosque alpino, factores topográficos, tomografía computarizada, madera tardía, rasgo adaptativo.

Radial growth and wood density of *Pinus hartwegii* Lindl. under different levels of altitude and aspect

Gisela Morgado González, M. C.
Colegio de Postgraduados, 2018

ABSTRACT

In alpine ecosystems, the elevation and associated low temperatures affect the rate and duration of wood formation (xylogenesis) and the effects are reflected in the structural properties of the wood. The density of the wood and number of cells in tree-ring growth are adaptive features directly correlated with temperature. The temperature in turn varies with changes in altitude and aspect.

The objectives of this study were to determine wood density (DM) in tree-rings of *Pinus hartwegii* Lindl. using X-ray computerized tomography (TCRX) and to analyze the total number of tracheids at annual (TT) and seasonal levels, considering the early (NTt) and late (NTtd) wood, in sites with contrasting altitude and aspect, in order to test the variation in altitude, exposure and time. The analyses performed in the samples were from pith to bark. Statistically the DM was analyzed, with a 2 x 2 factorial; two altitude levels, 3500 and 3900 meters above sea level, and two exposure levels, NW and SO, and the tree-ring width was included as a covariate. The analysis of TT, NTt and NTtd was done with Kruskal-Wallis, Wilcoxon. Significant differences were found between sites for the DM, TT, NTt and NTtd variables. The site with altitude of 3500 m and NW exposure showed higher DM, TT and NTtd. In the case of TT, NTt and NTtd significant differences were found between decades, the variables TT and NTt showed a tendency of decrease, contrary to the NTtd variable that showed tendency of increase over time. The anatomical characteristics of wood; DM, TT and NTtd were negatively related to altitude and these variables were favored in the NW exposure. The NTt was not sensitive to

altitude and exposure factors. The analysis of the tree-ring anatomy at the annual and intra-annual levels allowed to relate DM, TT and NTtd. with physiological processes such as safety and efficiency of hydraulic conductivity and possible compensatory adjustments of *Pinus hartwegii* to climate variability.

Keywords: *adaptive trait, alpine forest, computed tomography, latewood, topographic factors, tree-ring anatomy.*

DEDICATORIA

A todas los que están en mi corazón les quiero dedicar este trabajo:

A Dios por ser mi compañero durante toda la vida siempre ayudándome a ser feliz.

A mi familia:

A mis padres porque con este trabajo demuestro que todos sus sacrificios y esfuerzos no han sido
en vano.

A mis hermanos porque sé que cada logro que uno de nosotros tenga, es un logro que tenemos
todos.

A mis abuelos y tíos porque siempre me han brindado su ayuda, amor y cariño.

A mis queridos amigos y maestros porque sin ellos no hubiese tenido la fuerza para sacar
adelante el presente escrito.

A todos aquellos que me han ayudado he inspirado y, quieran recibir este trabajo como parte de
mi gratitud.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por cuidar de mis seres queridos, además por poner en el camino a buenas personas y situaciones que enriquecen mi alma.

A mi familia por amarme:

A mi madre por todo lo que significa, también por enseñarme a nunca rendirme.

A mi padre por su amor, consejos, sabiduría y por su forma de tomar las cosas con calma.

A mis hermanos: Aurora, Antonio, Flor y José Alberto; todos con cualidades que hacen que la familia funcione con amor.

A mis amigos, todos y cada uno tiene su participación en esto; gracias por el apoyo.

A los miembros de mi comité:

Al Dr. Armando Gómez Guerrero por su tolerancia, dedicación y por ser mi guía en esta etapa. A mis asesores y profesores: Dra. Patricia Hernández de la Rosa, Dra. Teresa Terrazas Salgado, Dr. José Villanueva Díaz, Dr. Carlos Ramírez Herrera, por su tiempo y disposición en la revisión de la investigación,

A todos mis profesores por ser personas admirables.

Al MC. Jorge M. Valdez Carrasco, por su apoyo y paciencia en la toma de imágenes de alta resolución.

A los millones de mexicanos (as) que pagan impuestos, quienes, a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y el Colegio de Postgraduados, han financiado parte de mi formación como profesional y también como persona.

CONTENIDO

RESUMEN.....	iv
ABSTRACT.....	vi
DEDICATORIA.....	viii
AGRADECIMIENTOS.....	ix
CONTENIDO.....	x
LISTA DE CUADROS.....	xii
LISTA DE FIGURAS.....	xiii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
LITERATURA CITADA.....	4
CAPITULO 1. Densidad de la madera de <i>Pinus hartwegii</i> Lind. en dos niveles altitudinales y de exposición.....	6
1.1. RESUMEN.....	6
1.2. INTRODUCCIÓN.....	7
1.3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
1.3.1. Área de Estudio.....	9
1.3.2. Selección de sitios.....	9
1.3.3. Muestras de anillos de crecimiento.....	10
1.3.4. Determinación de la densidad.....	11
1.3.5. Manejo de las imágenes.....	13
1.3.6. Factores de estudio.....	13
1.3.7. Análisis estadístico.....	14
1.4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	14
1.4.1. Parámetros medios por sitio y perfiles de densidad.....	14
1.4.2. Efecto de la altitud y exposición.....	16
1.4.3. Proporción de madera tardía.....	19

1.4.4. Resultados de la tomografía computarizada	20
1.5. CONCLUSIONES.....	23
1.6. LITERATURA CITADA	24
CAPITULO 2. Variación radial del número de traqueidas de <i>Pinus hartwegii</i> Lind. en diferente altitud y exposición	28
2.1. RESUMEN.....	28
2.2. INTRODUCCIÓN	29
2.3. MATERIALES Y MÉTODOS	31
2.3.1. Área de Estudio	31
2.3.2. Selección de sitios	31
2.3.3. Muestras de anillos de crecimiento.....	32
2.3.4. Tinción de los dos primeros anillos anuales por década.....	33
2.3.5. Captura y manejo de las imágenes	33
2.3.6. Conteo del número de traqueidas por anillo anual.....	34
2.3.7. Factores de estudio	35
2.3.8. Análisis estadístico	35
2.4. RESULTADOS	36
2.4.1. Número de traqueidas por anillo anual (TT)	36
2.4.2. Número de traqueidas de maderas temprana (NTt) y tardía (NTtd)	37
2.4.3. Número de traqueidas por década.....	41
2.5. DISCUSIÓN	44
2.5.1. Número de traqueidas por anillo anual (TT)	44
2.5.2. Número de traqueidas de maderas temprana (NTt) y tardía (NTtd)	45
2.5.3. Número de traqueidas por década.....	46
2.6. CONCLUSIONES.....	48
2.7. LITERATURA CITADA	49
CONCLUSIÓN GENERAL.....	53

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.1. Características de los sitios de muestreo establecidos en el Cerro Tláloc establecidos en 2016.	10
Cuadro 1.2. Valores medios de las variables de las muestras de los anillos de crecimiento de <i>Pinus hartwegii</i> en los sitios muestreados en el Cerro Tláloc.	15
Cuadro 1.3. Efectos de los factores de estudio sobre la variación de la densidad de la madera de <i>Pinus hartwegii</i>	17
Cuadro 2.1. Características climáticas y dasométricas de los sitios de muestreo establecidos en 2016 en el Cerro Tláloc en el bosque de <i>Pinus hartwegii</i>	32
Cuadro 2.2. Variación intra-anual de traqueidas de <i>Pinus hartwegii</i> en los diferentes sitios establecidos en el Cerro Tláloc.	40

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Variación radial de la densidad de la madera de <i>Pinus hartwegii</i>	16
Figura 1.2. Valores medios de densidad de la madera de <i>Pinus hartwegii</i>	17
Figura 1.3. Tendencias de densidad de la madera (DM); A, B, C y D. Proporción de madera tardía con respecto a la anchura de anillo total (PMT) y Anchura de anillo total (Aa) por sitio).	22
Figura 2.1. Valores medios y análisis de la prueba de Kruskal-Wallis; Wilcoxon para el número total de traqueidas (TT) anuales de <i>Pinus hartwegii</i> . r.	37
Figura 2.2. Valores medios y análisis de Kruskal-Wallis; Wilcoxon para el número total de traqueidas anuales en madera temprana (NTt) de <i>Pinus hartwegii</i>	38
Figura 2.3. Valores medios y análisis de Kruskal-Wallis; Wilcoxon para el número total de traqueidas anuales en madera temprana (NTt) de <i>Pinus hartwegii</i>	39
Figura 2.4. Tendencias radiales del número de traqueidas de <i>Pinus hartwegii</i> , derivadas del conteo promedio de los dos primeros anillos de crecimiento de cada década.	42
Figura 2.5. Tendencias radiales del número de traqueidas de <i>Pinus hartwegii</i> , derivadas del conteo promedio de los dos primeros anillos de crecimiento de cada década.	43

INTRODUCCIÓN GENERAL

La variación de las características anatómicas en la xilogenesis, evolutivamente hablando, son el resultado de estrategias estructurales adaptativas de los árboles para lograr un equilibrio óptimo entre las necesidades competitivas de soporte, almacenamiento y transporte de agua y nutrientes, bajo cambios ambientales y restricciones filogenéticas (Chave *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2011; Ruiz *et al.*, 2014). El nivel de plasticidad fenotípica varía de acuerdo al genotipo y su heredabilidad (Ruiz *et al.*, 2014), al ambiente y tiempo disponible para modificar sus estructuras (Alberto *et al.*, 2013).

Las especies que forman anillos de crecimiento anual, integran archivos naturales igual de extensos a la edad del árbol, a partir de los cuales se pueden estudiar los efectos de la variación del clima sobre el crecimiento anual y estacional (Bouriaud *et al.*, 2005, Grace, Berninger y Nagy, 2002); Rathgeber *et al.*, 2005; Villanueva-Diaz *et al.*, 2007). La dendrocronología se utiliza para extraer señales paleoclimáticas, sin embargo, a partir del siglo XX se encontró divergencia con los registros climáticos en latitudes y altitudes altas (Briffa *et al.*, 1998; D'Arrigo *et al.*, 2008), por ello es necesario el estudio de escalas estacional o subestacional.

Por lo anterior, el reciente enfoque de anatomía del anillo combina a la dendrocronología y la anatomía de la madera y permite evaluar rasgos anatómicos como; el número de las células funcionales; número de traqueidas, diámetro de lumen, densidad de la madera, grosor de la pared celular, entre otras (Fonti *et al.*, 2010). Tales características descritas a lo largo de una serie temporal de anillos de crecimiento y analizadas en resolución anual o estacional (a nivel intra y/o interanual, o espacios cortos determinados), ayudan a comprender los ajustes fisiológicos de los árboles en respuesta a los factores ambientales (Camarero, Olano y Parras, 2010; Fonti *et al.*, 2010; Ziaco, Biondi y Heinrich, 2016).

En ecosistemas alpinos la elevación y las bajas temperaturas afectan negativamente la tasa y duración de la xilogenesis (Dufour y Morin, 2010) e influyen en las propiedades estructurales de la madera; anchura de anillo (expresado en número de células), madera tardía, densidad de la madera, entre otras. (Gindl, Grabner y Wimmer, 2001; (Gričar *et al.*, 2015). Dado que la densidad de la madera se correlaciona principalmente con la temperatura (Fan *et al.*, 2009), y esta es directamente proporcional a la cantidad de material celular disponible por unidad de volumen (Rathgeber, Decoux y Leban, 2006). Entonces, la densidad y las células son rasgos adaptativos (Ruiz *et al.*, 2014). idóneos para explicar la respuesta arbórea de estos ecosistemas ante los cambios climáticos

Pinus hartwegii Lindl. es una especie cuya distribución natural se limita a las altas montañas de México y define el límite altitudinal arbóreo, formando bosques monoespecíficos combinados con pastizal de altura que hacen de este ecosistema un escenario alpino apto para la investigación sobre cambio climático (Gómez-Guerrero *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2015).

Los objetivos de este estudio fueron determinar la densidad de madera en muestras de anillos de crecimiento de crecimiento de *Pinus hartwegii* Lindl. mediante Tomografía computarizada de rayos X (TCRX) y analizar el número de traqueidas a nivel anual y estacional, considerando la madera temprana y tardía, en sitios de topografía contrastante con dos niveles altitudinales y dos de exposición. La hipótesis central del estudio fue que la densidad de la madera y el número de traqueidas en series de anillos de crecimiento varían de acuerdo a la altitud y exposición del sitio y temporalmente. Esta información es importante para deducir si la variabilidad climática reciente muestra algún efecto sobre número de traqueidas (crecimiento anual) y densidad de madera en referencia al efecto sobre la dinámica de biomasa en ecosistemas alpinos.

Esta tesis consta de dos manuscritos científicos relacionados con la variación de la densidad de la madera y número de traqueidas, tomando como marco de estudio el límite arbóreo altitudinal del Monte Tláloc, México, donde se distribuye *Pinus hartwegii*, y además considera variaciones en altitud y exposición.

LITERATURA CITADA

- Alberto, F. J. *et al.* (2013) Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations, *Global Change Biology*, 19(6), pp. 1645–1661. doi: 10.1111/gcb.12181.
- Bouriaud, O. *et al.* (2005) Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce, *Tree Physiology*, 25(6), pp. 651–660. Available at: <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/25.6.651>.
- Briffa, K. R. *et al.* (1998) Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes, *Nature*. Macmillan Magazines Ltd., 391, p. 678. Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/35596>.
- Camarero, J. J., Olano, J. M. and Parras, A. (2010) Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates, *New Phytologist*. Blackwell Publishing Ltd, 185(2), pp. 471–480. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03073.x.
- Chave, J. *et al.* (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum, *Ecology Letters*. Blackwell Publishing Ltd, 12(4), pp. 351–366. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x.
- D'Arrigo, R. *et al.* (2008) On the “Divergence Problem” in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes, *Global and Planetary Change*, 60(3), pp. 289–305. doi: <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.03.004>.
- Dufour, B. and Morin, H. (2010) Tracheid production phenology of *Picea mariana* and its relationship with climatic fluctuations and bud development using multivariate analysis, *Tree physiology*. doi: 10.1093/treephys/tpq046.
- Fan, Z.-X. *et al.* (2009) Tree ring density-based summer temperature reconstruction for the central Hengduan Mountains in southern China, *Global and Planetary Change*, 65(1), pp. 1–11. doi: <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2008.10.001>.
- Fonti, P. *et al.* (2010) Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings, *New Phytologist*, 185(1), pp. 42–53. Available at: <http://opus.bibliothek.fh-aachen.de/frontdoor/index/index/docId/6768>.
- Gindl, W., Grabner, M. and Wimmer, R. (2001) Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce, *Canadian Journal of Botany*. NRC Research Press, 79(7), pp. 815–821. doi: 10.1139/b01-060.
- Gómez-Guerrero, A. *et al.* (2013) Growth decline and divergent tree ring isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) contradict predictions of CO₂ stimulation in high altitudinal forests, *Global Change Biology*, 19(6), pp. 1748–1758. doi: 10.1111/gcb.12170.
- Grace, J., Berninger, F. and Nagy, L. (2002) Impacts of Climate Change on the Tree Line, *Annals of Botany*. Oxford University Press, 90(4), pp. 537–544. doi: 10.1093/aob/mcf222.
- Gričar, J. *et al.* (2015) Plasticity in variation of xylem and phloem cell characteristics of Norway spruce under different local conditions, *Frontiers in Plant Science*. Frontiers Media S.A., 6, p. 730. doi: 10.3389/fpls.2015.00730.
- Rathgeber, C. B. K. *et al.* (2005) Bioclimatic model of tree radial growth: application to the

- French Mediterranean Aleppo pine forests, *Trees*, 19(2), pp. 162–176. doi: 10.1007/s00468-004-0378-z.
- Rathgeber, C. B. K., Decoux, V. and Leban, J.-M. (2006) Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), *Ann. For. Sci.*, 63(7), pp. 699–706. Available at: <https://doi.org/10.1051/forest:2006050>.
- Ruiz Diaz Britez, M. *et al.* (2014) Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), *Trees*, 28(5), pp. 1289–1304. doi: 10.1007/s00468-014-1003-4.
- Silva, L. C. R. *et al.* (2015) Isotopic and nutritional evidence for species- and site-specific responses to N deposition and elevated CO₂ in temperate forests, *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(6), pp. 1110–1123. doi: 10.1002/2014JG002865.
- Villanueva-Diaz, J. *et al.* (2007) Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast Mexico, *Climatic Change*, 83(1), pp. 117–131. doi: 10.1007/s10584-006-9144-0.
- Zhang, S.-B. *et al.* (2011) Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment, *Global Ecology and Biogeography*. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00582.x.
- Ziaco, E., Biondi, F. and Heinrich, I. (2016) Wood Cellular Dendroclimatology: Testing New Proxies in Great Basin Bristlecone Pine, *Frontiers in Plant Science*. Frontiers Media S.A., 7, p. 1602. doi: 10.3389/fpls.2016.01602.

CAPITULO 1. Densidad de la madera de *Pinus hartwegii* Lind. en dos niveles altitudinales y de exposición

1.1.RESUMEN

La densidad de la madera en especies forestales que forman anillos de crecimiento anuales representa un archivo natural relacionado con cambios en la distribución componentes celulares. En este trabajo se obtuvieron perfiles de densidad de la madera de *Pinus hartwegii* Lind. mediante tomografía computarizada de rayos X de un equipo médico (TCRX). Se probaron combinaciones de altitud y exposición en un diseño factorial 2²; dos niveles de altitud, 3500 y 3900 msnm, y dos de exposición, NO y SO. La variable de anchura de anillo total se incluyó como covariable. Los resultados mostraron diferencias estadísticamente significativas entre sitios ($P > 0.001$). La interacción Altitud*Exposición fue significativa ($P > 0.001$) indicando que los cambios en densidad de la madera son influenciados por la altitud pero el nivel de cambio depende de la exposición considerada. En la exposición NO el efecto de la altitud sobre la densidad de la madera fue positivo; mientras que en la exposición SO no hubo efecto de la altitud. El sitio con exposición NO y altitud 3500 m presentó mayor densidad de madera. La anchura de anillo como variable transformada ayuda a explicar significativamente parte de la varianza de la densidad radial de madera entre sitios. La tomografía computarizada de rayos X permitió estudiar la variación de la densidad de la madera y deducir los cambios atribuibles a la variación climática reciente en forma confiable y precisa.

Palabras claves: *Bosque alpino, densidad de madera, Pinus hartwegii, factores topográficos, tomografía computarizada.*

1.2.INTRODUCCIÓN

El análisis de la densidad de la madera empezó en la industria forestal para evaluar sus propiedades físico-mecánicas y la calidad de productos forestales (Fritts, 1976a; Schweingruber *et al.*, 1978; Wei *et al.*, 2011; Jacquin *et al.*, 2017). Los primeros métodos para la determinación de la densidad de la madera fueron destructivos. Sin embargo, debido al avance reciente de métodos no destructivos (Jacquin, Longuetaud *et al.*, 2017) esta característica se considera en estudios variados como cambio climático (Briffa *et al.*, 2004; Dũthorn *et al.*, 2016), ciclo del carbono (Pompa-García and Venegas-González, 2016), mecanismo de transporte de agua (Fromm *et al.*, 2001), demografía poblacional (Poorter *et al.*, 2008), detección histórica de actividad volcánica (Esper *et al.*, 2015) y velocidad de descomposición de la madera (Hervé *et al.*, 2014). La densidad de la madera es el resultado de las condiciones fisiológicas y ambientales en las que crecen los árboles; por esta razón, en las especies que forman anillos de crecimiento anual se integran registros naturales a partir de los cuales se pueden inferir los efectos de la variación del clima sobre el crecimiento (Grace *et al.*, 2002; Bouriaud *et al.*, 2005; Rathgeber *et al.*, 2005; Villanueva-Diaz *et al.*, 2007).

La densidad de la madera se correlaciona principalmente con la temperatura (Fan *et al.*, 2009) y su variación se explica por cambios en la anchura de anillos, tamaño de traqueidas, proporción de madera temprana y tardía y la transición de madera juvenil a madura (Schweingruber *et al.*, 2007). Aunque las características físico-mecánicas de la madera están determinadas por factores genéticos, los factores ambientales también influyen en dichas características (Schweingruber, Börner *et al.*, 2007).

La densidad de la madera de *Pinus hartwegii* Lindl., una especie de ecosistemas alpinos podría ser un indicador indirecto de los efectos de la variación climática sobre la productividad

primaria neta. Por otro lado, dado que la altitud influye en la temperatura y la exposición en la radiación solar neta, se espera que la densidad de la madera presente variación de acuerdo a la combinación de estos factores; y que por lo tanto los efectos de cambio climático sobre el crecimiento de los arboles estén determinados por la ubicación topográfica de los terrenos forestales (van der Maaten *et al.*, 2012; Diaconu *et al.*, 2016; Topaloğlu *et al.*, 2016). Los bosques de *Pinus hartwegii* al ubicarse en el límite arbóreo de la alta montaña, ofrecen un escenario para investigación sobre cambio climático muy particular para deducir si los incrementos en la concentración de CO₂ atmosférico se traducen en un efecto de fertilización o reducción del crecimiento en ecosistemas alpinos (Gomez-Guerrero *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2015).

La tomografía computarizada de rayos X (TCRX), derivada de equipo médico, es un procedimiento no destructivo para evaluar la densidad de la madera en muestras de anillos de crecimiento (Freyburger *et al.*, 2009; Steffenrem *et al.*, 2014). Aunque los equipos médicos actuales no igualan la resolución los equipos basados en radiografía y uso de micro-densitómetros, constituyen una alternativa rápida para estimar la densidad media de muestras de madera sin preparación previa (Jacquin, Longuetaud *et al.*, 2017).

El objetivo del presente trabajo fue analizar la densidad de madera en muestras de anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* mediante de TCRX. Para analizar el efecto de variables topográficas del sitio se consideraron dos niveles altitudinales y dos de exposición. La hipótesis central del estudio fue que la densidad de la madera en *P. hartwegii* varía de acuerdo con la altitud y la exposición. Esta información es importante para establecer una línea base de la ganancia de biomasa en tejido leñoso y en estudios futuros medir los efectos netos de cambio climático en las regiones alpinas.

1.3.MATERIALES Y MÉTODOS

1.3.1. Área de Estudio

El área de estudio se localiza en el Cerro Tláloc ubicado al oriente del Estado de México con una altitud máxima de 4,120 m. Es parte de la Faja Volcánica Transversal y sus coordenadas se ubican entre 19°23'43" y 19°28'37" de latitud norte y entre 98°42'51" y 98°48'12" de longitud oeste. El clima es templado húmedo, con lluvias en verano, la temperatura media anual oscila de 5 a 7 °C, mientras que la precipitación anual varía de 900 a 1000 mm (García, 2004). Los suelos son de origen volcánico, clasificados como Andosoles húmicos y umbricos. Las seis asociaciones vegetales que se identifican en el perfil altitudinal de 2500 a 4000 msnm son: encinar arbustivo, bosque de encino, bosque mixto, bosque de oyamel, bosque de pino y zacatonal alpino (Sánchez González *et al.*, 2006).

1.3.2. Selección de sitios

Para elegir los sitios de estudio se consideraron dos niveles altitudinales, 3500 y 3900 m y dos exposiciones, Suroeste (SO) y Noroeste (NO) en las que existieran rodales maduros *P. hartwegii*. La ubicación de sitios en el área de estudio se hizo con ayuda del Modelo Digital de Elevación (INEGI, 2015) y se corroboró mediante recorridos de campo. En cada sitio se instaló un datalogger (HOBO Pro V2) para tomar mediciones de temperatura y humedad relativa cada cuatro horas. El Cuadro 1.1. muestra valores medios de estas variables del periodo de septiembre 2016 a septiembre de 2017.

Cuadro 1.1. Características de los sitios de muestreo establecidos en el Cerro Tláloc establecidos en 2016.

Sitio	Superficie ha	Latitud N	Longitud O	Temperatura Media °C	Humedad Relativa Media (%)
1. NO3900	7.35	19° 25' 27.6"	98°43'28.3"	6.1 ± 5.7	71.4 ±23.1
2. SO3900	6.91	19° 24' 36.7"	98°43'31.4"	6.9 ± 5.4	69.6 ±23.4
3. NO3500	5.78	19° 26' 8.5"	98°44'33.8"	7.3 ± 4.7	72.7 ±21.7
4. SO3500	5.12	19° 24' 16.0"	98°44'31.2"	8.5 ± 5.4	67.4 ±22.8

Los prefijos NO y SO corresponden a las exposiciones noroeste y suroeste. El número corresponde a la altitud.

Datos obtenidos con dataloggers HOBO® Pro V2 en el periodo de septiembre de 2016 a septiembre de 2017. Los valores con ± corresponden a la desviación estándar.

1.3.3. Muestras de anillos de crecimiento

En cada sitio de estudio se tomaron muestras de anillos de crecimiento de 12 árboles, a 1.3 m sobre el nivel del suelo. Se seleccionaron árboles sanos y libres de daño mecánico, procurando elegir tres árboles por cada cuadrante a partir del centro del sitio. De cada árbol se extrajo una viruta de corteza a corteza pasando por la médula, con un taladro de Pressler de 12 mm de diámetro interno (HAGLOF®, Suiza). Las muestras se secaron al aire libre, se montaron en bases de madera y se lijaron para mejorar la identificación de anillos. Posteriormente, se realizaron las mediciones de anchura de anillo y se fecharon con las técnicas dendrocronológicas convencionales (Stokes and Smiley, 1968; Fritts, 1976b), en el Laboratorio de Dendrocronología del INIFAP-CENID-RASPA INIFAP, ubicado en Gómez-Palacio Durango. La calidad del fechado se verificó con el paquete COFECHA (Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001) y se tomaron como válidas sólo las series con correlación > 0.3281 ($P < 0.01$) como lo sugiere

Holmes (1983). Con la anchura de madera temprana y anillo total se calculó el porcentaje de madera temprana.

1.3.4. Determinación de la densidad

La medición de la densidad se realizó mediante tomografía computarizada de rayos X, que es un método no destructivo que no requiere preparación previa de muestras. El principio de la TCRX se basa en la ley de Beer-Lambert que establece que la intensidad de rayos X atenuados ($I_{(x)}$) depende de la intensidad inicial (I_0), un coeficiente de atenuación lineal (μ) y del espesor de la muestra (x) (Ramírez Giraldo *et al.*, 2008). La relación entre estas variables es de tipo exponencial de acuerdo a la siguiente expresión:

$$I_{(x)} = I_0 e^{-\mu x}$$

Con la TCRX se hacen estimaciones del coeficiente de atenuación en volúmenes (voxels) de menos de un mm^3 , dependiendo de la resolución de la toma y el espesor de rastreo. Los coeficientes de atenuación estimados con el tomógrafo de rayos X son proporcionales a la densidad del material y se representan en una escala de grises en imágenes 2D (Calzado and Geleijns, 2010). Los equipos médicos se calibran con coeficientes de atenuación para el agua y para el aire. Los valores medidos en agua tienen un valor de 0 y los del aire de -1000 (Lindgren, 1991). En la imagen de la tomografía los valores del pixel corresponden a valores relativos al coeficiente de atenuación del agua, los cuales se conocen como unidades Hounsfield (HU) (Calzado and Geleijns, 2010). La estandarización de valores de coeficiente de atenuación en unidades Hounsfield es de acuerdo a la siguiente expresión:

$$UH_{mat} = \frac{\mu_{mat} - \mu_{agua}}{\mu_{agua}} \times 1000$$

Donde: HU_{mat} = Unidades Hounsfield del material; μ_{mat} = coeficiente de atenuación del material; μ_{agua} = coeficiente de atenuación del agua.

De las 12 muestras extraídas de cada sitio se seleccionó, con una tabla de números aleatorios, una submuestra de tres virutas, de las que se obtuvo una tomografía con un equipo médico (Philips MX8000 Dual®), con campo visual máximo de 500 mm. Las muestras mayores a 500 mm de longitud se escanearon en dos partes con área de traslape. Después de varias pruebas preliminares se encontró que las muestras se leyeron mejor con el filtro de reconstrucción para cuello, con voltaje de 120 kVp e intensidad de 275mA y grosor del corte de 0.6 mm. De cada sección se obtuvieron 20 imágenes, convertidas a una matriz de 512 x 512 píxeles, con tamaño medio de pixel de 900 μ m. De cada muestra se obtuvieron 20 imágenes lo que corresponde a un voxel de aproximadamente 0.486 mm³ (0.9 x 0.9 x 0.6 mm).

Para validar la utilidad de las imágenes se hizo una calibración paralela que consistió en la obtención de tomografías de 15 muestras de madera de pino, encino y tropicales, con densidad conocida entre 635 y 1045 kg m⁻³. La correlación entre las UH y la densidad de la madera fue estadísticamente significativa ($r=0.95$, $n=15$, $p>0.001$) y generó la siguiente ecuación:

$$\rho = 1136.2 + 1.11782 * (UH)$$

Donde: ρ = densidad de la madera en kg m⁻³, HU = Unidades Hounsfield.

1.3.5. Manejo de las imágenes

Debido a que el formato de las imágenes que generan los equipos médicos es DICOM (Digital Imaging and Communications in Medicine), un formato diseñado más bien para fines de visualización de órganos humanos más que para el análisis estadístico de píxeles, las imágenes se importaron en el paquete Image J, que es un paquete más flexible para el análisis de píxeles.

De las 20 imágenes por muestra generadas con el tomógrafo, se seleccionaron siete (35% de intensidad de muestreo) con una tabla de números aleatorios y se obtuvieron los valores promedio de pixel. Sobre cada imagen se insertó una línea horizontal con dirección de la médula hacia la corteza y con la herramienta “*Multipoint*” se marcaron todos los píxeles que la intersectaron. Con la función de análisis “*Measure*” se extrajo el valor de cada pixel. Es muy importante aclarar que la importación de imágenes en J-image genera números positivos; y dado que el valor más bajo en formato DICOM es el del aire (-1000 UH), al importar las imágenes en ImageJ los píxeles tenían 1000 unidades más. Por lo anterior, antes de aplicar la ecuación de densidad a partir de los valores en UH, se hizo la corrección correspondiente. Los datos extraídos se trabajaron en Excel® y la densidad de madera estimada se empató con la edad de los anillos en forma manual.

1.3.6. Factores de estudio

Con la combinación de factores de altitud y exposición de cada sitio se obtuvo un diseño experimental factorial 2^2 ; cada factor con dos niveles (Cuadro 1.1.). Aunque, en los ecosistemas forestales se dificulta establecer diseños factoriales perfectos, los datos climatológicos del Cuadro 1.1. mostraron una separación lógica de acuerdo a los factores de estudio.

1.3.7. Análisis estadístico

Para el análisis estadístico además de considerar los factores de estudio se tomó en cuenta la anchura del anillo total como co-variable transformada de acuerdo al siguiente modelo estadístico

$$DM = \beta_0 + \beta_1(\text{Altitud}) + \beta_2 (\text{Exposición}) + \beta_3 (\text{Altitud} \times \text{Exposición}) + \beta_4 (\text{Log} (\text{Anchura de anillo} + c) + \epsilon_i$$

Donde: DM = densidad de la madera; β_0 = intercepto, β_1 , β_2 , β_3 , β_4 = parámetros de ajuste para los factores de estudio y ϵ_i = error experimental.

Con el módulo GLM del paquete SAS se probó el modelo estadístico y se verificó que la distribución de los residuales se ajustara a una distribución normal. La variable anchura de anillo se transformó a $\ln + c$; donde c representa una constante que en este caso fue igual a la unidad. Lo anterior para cumplir con los fundamentos básicos del análisis de varianza respecto a la distribución normal de los residuales (Lindgren, 1991).

1.4.RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1.4.1. Parámetros medios por sitio y perfiles de densidad

El Cuadro 1.2. muestra los valores medios de los parámetros evaluados en las muestras de anillos de crecimiento para cada sitio de estudio. En la Figura 1.1. se presenta la variación de la densidad de la madera de la médula a la corteza para los cuatro sitios y con respecto a la edad cambial. La mayoría de sitios mostraron un efecto juvenil que se reflejó en una tendencia de disminución de la densidad de la médula hasta aproximadamente 15 años de edad cambial, posteriormente la densidad aumenta hacia la corteza en todos los sitios. Estas tendencias son similares a las reportadas para otras especies con *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham (Adlard *et al.*, 1979), *Fagus sylvatica* (Diaconu, Wassenberg *et al.*, 2016), *Quercus petraea*

Liebl (Hamada *et al.*, 2016) y *Pinus cooperi* C.E. Blanco (Pompa-García and Venegas-González, 2016).

Cuadro 1.2. Valores medios de las variables de las muestras de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* en los sitios muestreados en el Cerro Tláloc.

Sitio	Núm. Obs.	Ext. Cro.	Ecam. (años)	Aat (mm)	PMT (%)	DM (kg m ⁻³)	DN (cm)
NO3900	838	257	96 ± 74	1.3 ± 1.1	21.0±15.5	557.1 ±86.4	44.1±2.1
SO3900	794	138	67±38	1.2±0.7	21.4±11.0	583.2±77.7	36.5±1.1
NO3500	420	75	36±21	3.2±2.0	28.0±12.7	603.6±109.2	59.5±6.8
SO3500	462	97	41±25	3.3±2.2	19.0±10.2	584.1±90.7	58.7±4.8

Los prefijos NO y SO corresponden a las exposiciones noroeste y suroeste, respectivamente. Los números des pues del prefijo corresponden a la altitud. Núm. Obs.=Número de observaciones de pixel. Ext. Cro=Extensión de la cronología, Ecam=Edad cambial, Aat=Anchura anillo total, PMT=Proporción de madera tardía, DM=Densidad de la madera, DN=Díámetro normal. Los valores ± son la desviación estándar.

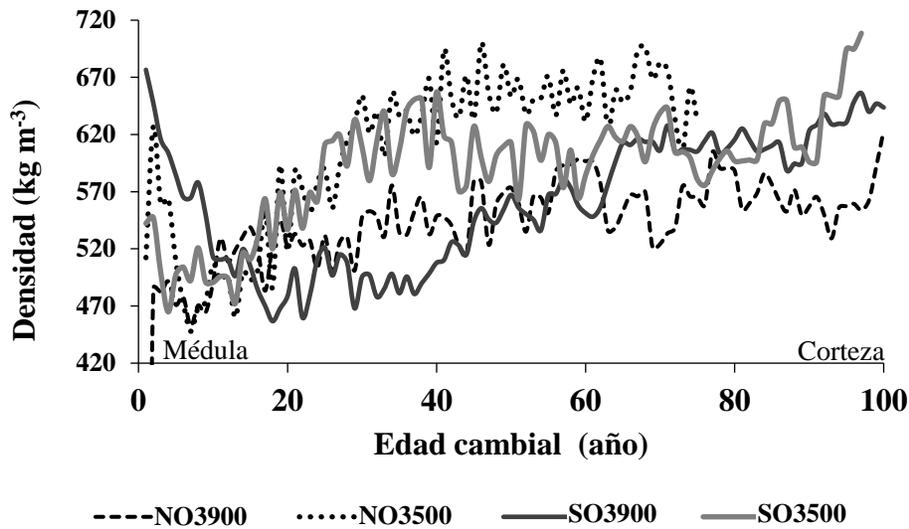


Figura 1.1. Variación radial de la densidad de la madera de *Pinus hartwegii*. Los prefijos NO y SO corresponden a las exposiciones noroeste y suroeste, respectivamente. Los números después del prefijo corresponden a la altitud.

Los árboles fueron más jóvenes y con mayores diámetros en la altitud 3500 m, lo que se relaciona también con mayor anchura de anillo total en la altitud mas baja.

1.4.2. Efecto de la altitud y exposición

La significancia de los factores de estudio y de la variable anchura de anillo transformada se resume en el Cuadro 1.3. y en la Figura 1. 2. se muestran los valores medios de la densidad de la madera por sitio. El efecto de la interacción Altitud x Exposición fue altamente significativo ($P > 0.001$), lo que indicó que la densidad de la madera varió con la altitud, pero la tendencia fue dependiente de la exposición. Cuando la exposición fue NO el efecto de cambio de altitud es positivo; mientras que si la exposición fue SO no hubo efecto de la altitud. La densidad de la madera también está significativamente correlacionada y de forma negativa ($P > 0.001$) con la variable transformada de anchura de anillo. La significancia de la variable ancho de anillo total se

explica porque la densidad de la madera depende del número y del tamaño de traqueidas por unidad de volumen (voxel en este caso).

Cuadro 1.3. Efectos de los factores de estudio sobre la variación de la densidad de la madera de *Pinus hartwegii*.

Fuente de variación	GL	Cuadrados medios	Valor de F	P
Altitud	1	1631524.2	232.6	<0.0001
Exposición	1	5361.2	0.8	0.3821
Altitud x Exposición	1	328481.6	46.8	<0.0001
Log ((Anchura de anillo total) +1)	1	2218627.1	316.3	<0.0001

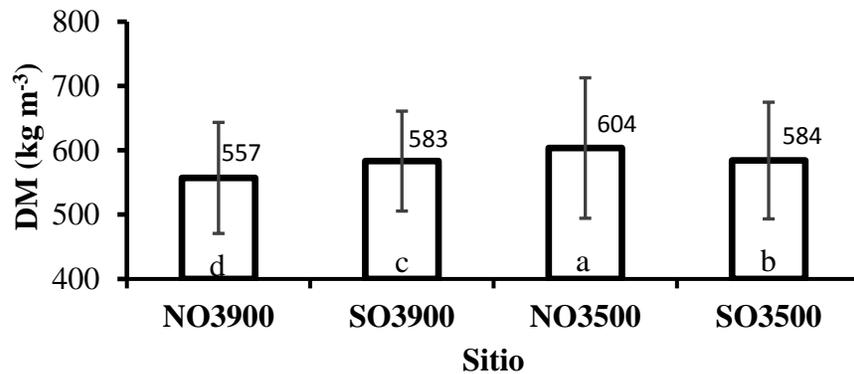


Figura 1.2. Valores medios de densidad de la madera de *Pinus hartwegii*. Las medias con una letra común no son significativamente diferentes ($P > 0.05$). Los prefijos NO y SO corresponden a las exposiciones noroeste y suroeste, respectivamente. Los números después del prefijo corresponden a la altitud. Las barras indican desviación estándar.

Los cambios de altitud pudieron haber sido positivos en la exposición NO debido a que en tales condiciones existe mayor humedad que permite mejor crecimiento y posiblemente una mayor acumulación de pared secundaria en las traqueidas que se reflejó en mayor densidad. García y Ruíz (2016) encontraron densidades menores a las de este estudio en la madera de *Pinus harwegii*, pero con mayores valores en las exposiciones N ($517 \text{ kg m}^{-3} \pm 4.9$) que en las SO ($475 \text{ kg m}^{-3} \pm 3.0$), tendencia consistente con respecto la exposición encontrada en este estudio. Para *Fagus orientalis* Lipsky, Topaloğlu, Ay *et al.* (2016) encontraron que en términos de altitud la densidad de la madera tiene un óptimo en altitudes intermedias, mientras que en altitudes extremas disminuye y esto se explicó por mejores condiciones ambientales para el crecimiento en altitudes medias. van der Maaten, van der Maaten-Theunissen *et al.* (2012) estudiaron el efecto de la exposición en la densidad de madera de *F. sylvatica* L. y concluyeron que la humedad del sitio es el factor determinante en la formación de la madera. Diaconu, Wassenberg *et al.* (2016) también probaron el efecto de la exposición en la densidad de la madera de *F. sylvatica* y aunque encontraron densidades de madera mayores en exposiciones NO con respecto a la SO, concluyen que más que la exposición o la anchura de anillo, el factor más importante fue la edad del cámbium. Este estudio también mostró que la densidad de la madera varía con la edad cambial estabilizándose en la medida que el árbol envejece.

La falta de efecto de la altitud sobre la densidad de la madera cuando se mantuvo constante la exposición NO podría explicarse por la mayor temperatura en esta exposición ya que en las regiones del límite arbóreo el factor determinante de la fotosíntesis y de la formación de madera es la temperatura (Grace, Berninger *et al.*, 2002; Rossi *et al.*, 2007). Lo anterior fue congruente con los valores medios de temperatura que se registraron en los sitios del presente estudio (Cuadro 1.1.).

En el sitio NO3500 con condiciones más favorables de temperatura y humedad relativa para el crecimiento la densidad de madera y la anchura de anillo total tienden a ser mayores como se ha confirmado en *Pinus sylvestris* L. (Wodzicki, 1971) y *Picea marina* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenburg (Dufour and Morin, 2010). Lo anterior refuerza el argumento de la temperatura y humedad como factores importantes de la densidad de la madera (Fan, Bräuning *et al.*, 2009).

1.4.3. Proporción de madera tardía

La Figura 1.3. muestra la variación de la proporción de madera temprana, densidad y anchura de anillo con respecto a la edad cambial. La relación que destaca es que el sitio NO3500 que mostró mayor densidad muestra también una tendencia de mayor proporción de madera tardía y mayor anchura de anillo. A pesar de tener mayor anchura de anillos, la organización de estructuras celulares es diferente de tal forma que supera en densidad al resto de los sitios. La proporción de madera tardía en algunos bosques boreales se mantiene constante con una proporción del 30% (Düthorn, Schneider *et al.*, 2016) a pesar de que si existen variaciones en anchura de anillo a nivel regional; sin embargo, los resultados de este estudio denotan un efecto significativo a nivel topográfico determinado por la altitud y exposición.

La menor densidad de madera en el sitio NO3900 puede ser un reflejo de la influencia del clima en el proceso de formación de madera. Se sabe que una disminución de la proporción de madera tardía en anillos más estrechos en mayores altitudes (menor temperatura), afectan negativamente la densidad, probablemente porque la necesidad de resistencia en la madera tardía se vuelva menos crucial que el crecimiento en diámetro (Rao *et al.*, 1997; Park and Spiecker, 2005). Mientras que los sitios con baja elevación tienen anillos más anchos y mayor pared celular que los sitios con altitudes altas que presentan paredes secundarias más delgadas y menor densidad. Otro factor que influye es los cambios en la estructura de los anillos es la

compensación con mayor cantidad de lignina para mantener la estructura mecánica del xilema (Gindl *et al.*, 2001), y por esa razón en el sitio NO3500 se combinó buen crecimiento radial y mayor densidad.

1.4.4. Resultados de la tomografía computarizada

La medición de la densidad de la madera a partir de TCRX mostró ser un procedimiento viable ya que generó perfiles distintos de densidad en cada sitio, sustentando el efecto significativo de la interacción Altitud*Exposición (Cuadro 1.3.). Aunque los valores de densidad obtenidos en este estudio fueron mayores a los que han reportado otros autores por métodos gravimétricos. Por ejemplo, García y Ruíz (2016) determinaron valores de medios de 497 kg m^{-3} en muestras de madera de *Pinus hartwegii*. Otros autores han reportado valores de 480 kg m^{-3} para la especie en estudio (Echenique Manrique and Becerra Martínez, 1981). Las diferencias en parte podrían deberse a la variación natural de la especie en los diferentes sitios donde crece o bien a que en los métodos destructivos las muestras se llevan a peso anhidro y se relacionan con el volumen en verde. Las muestras de este estudio secadas al aire libre tenían un contenido de humedad promedio del 8%, que pudo haber influido en los resultados, aunque no considerablemente. Por ejemplo, se ha visto que con TCRX en *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, hay un aumento en la densidad de madera estimada del 4.6 %, cuando las muestras cambian su humedad del cero al 8.9% (Osborne *et al.*, 2016). Tomando como referencia los resultados de estos autores, las mediciones de este trabajo se ajustarían en no más del 5%. De Ridder *et al.* (2010) compararon la medición de la densidad de la madera de *Terminalia superba* Engl. & Diels mediante métodos de rayos X y gravimétricos, aunque las muestras sometidas a radiografía se secaron al aire y tenían una humedad entre el 12 y 15%, esto no afectó los resultados entre los dos métodos que no fueron estadísticamente diferentes. Lo anterior sugiere

que para usar TCRX, se podría hacer un ajuste aproximado del -5% si las muestras secadas al aire libre contienen de 8-10% de humedad.

Los parámetros, filtro de reconstrucción para cuello, voltaje de 120 kVp e intensidad de 275mA empleados en este estudio fueron adecuados para detectar la variación en densidad y aunque no son exactamente iguales a los de algún autor específico, si son combinaciones probadas por algunos de ellos, lo que resalta la importancia de hacer calibraciones de acuerdo a la marca y equipo médico empleado (Lindgren, 1991; Freyburger, Longuetaud *et al.*, 2009; Uner *et al.*, 2009; Steffenrem, Kvaalen *et al.*, 2014; Osborne, Høibø *et al.*, 2016).

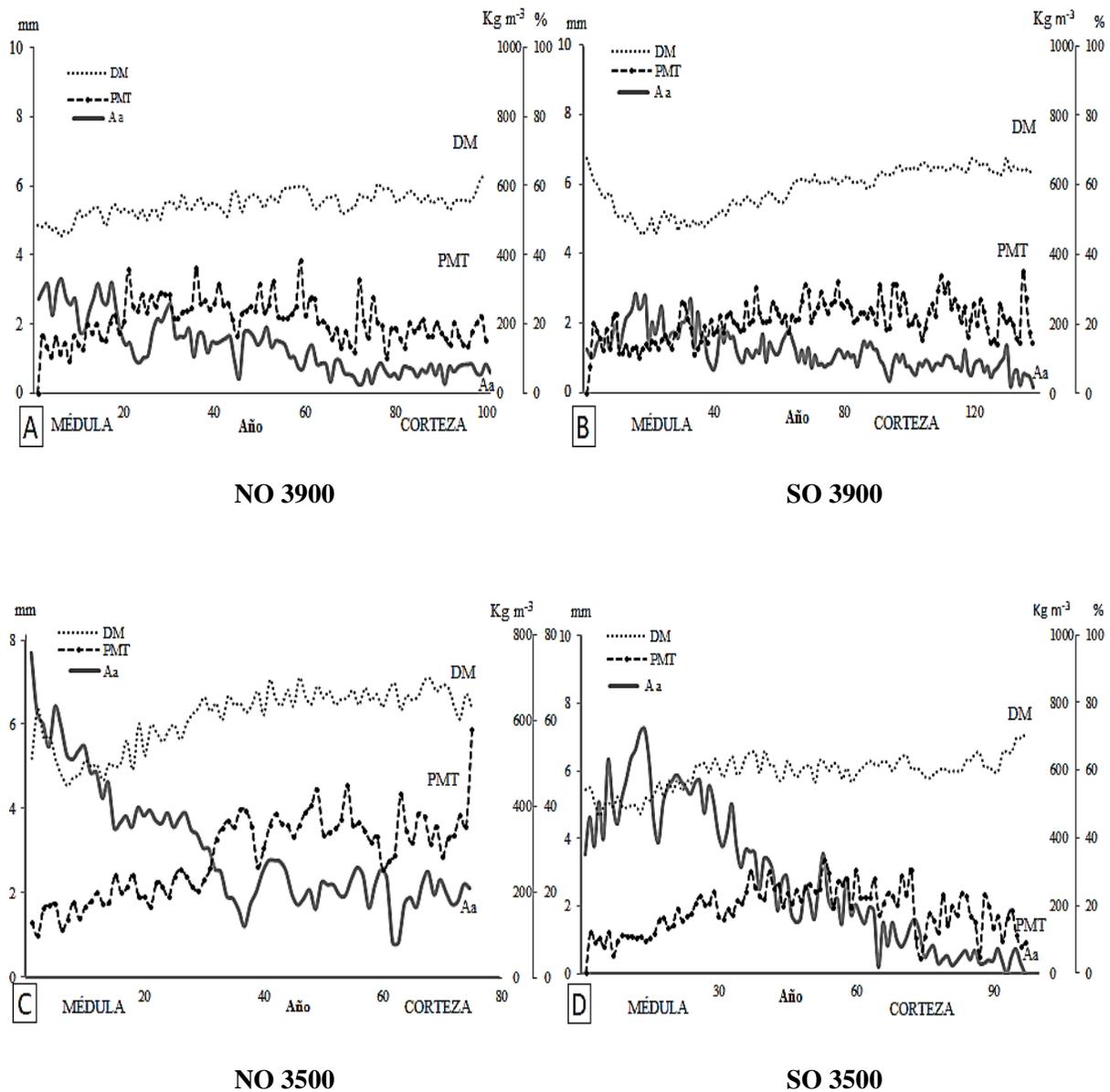


Figura 1.3. Tendencias de densidad de la madera (DM); A, B, C y D. Proporción de madera tardía con respecto a la anchura de anillo total (PMT) y Anchura de anillo total (Aa) por sitio. El prefijo NO significa noroeste y SO es suroeste, mientras que 3900 y 3500 corresponden a niveles de altitud.

1.5.CONCLUSIONES

El equipo médico de tomografía computarizada de rayos X permitió diferenciar los cambios en la densidad de la madera entre sitios con diferente altitud y exposición. Aun cuando los valores de densidad de madera que se midieron con este método son superiores a los reportados por métodos gravimétricos, hubo evidencia estadística de las diferencias entre sitios. Se encontró un efecto de interacción Altitud*Exposición que indicó que cuando la exposición fue NO el efecto de cambio de altitud sobre la densidad de la madera fue positivo; mientras que si la exposición fue SO no hubo efecto de la altitud. Este resultado se explica por mejores condiciones para el crecimiento en las exposiciones NO y en particular a una altitud de 3500 m. El ancho de anillo como variable transformada ayuda a explicar significativamente parte de la varianza de la densidad de madera entre sitios.

1.6.LITERATURA CITADA

- Adlard, P., C. G. Bailey and S. Austin. 1979. Wood density variation in plantation-grown *Pinus patula* from the Viphya Plateau, Malawi. Department of Forestry Commonwealth Institute, University of Oxford. C.F.I. Ocasional papers 5: 1-27.
- Bouriaud, O., J.-M. Leban, D. Bert and C. Deleuze. 2005. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiol.* 25: 651-660.
- Briffa, K., T. Osborn and F. Schweingruber. 2004. Large-scale temperature inferences from tree rings: a review. *Glob. Planet. Change* 40: 11-26.
- Calzado, A. and J. Geleijns. 2010. Tomografía computarizada. Evolución, principios técnicos y aplicaciones. *Revista de Física Médica* 11: 163-180.
- De Ridder, M., J. Van den Bulcke, D. Vansteenkiste, *et al.* 2010. High-resolution proxies for wood density variations in *Terminalia superba*. *Ann. Bot.* 107: 293-302.
- Diaconu, D., M. Wassenberg and H. Spiecker. 2016. Variability of European beech wood density as influenced by interactions between tree-ring growth and aspect. *For. Ecosystems* 3: 1-9.
- Dufour, B. and H. Morin. 2010. Tracheid production phenology of *Picea mariana* and its relationship with climatic fluctuations and bud development using multivariate analysis. *Tree Physiol.* 30: 853-865.
- Düthorn, E., L. Schneider, B. Günther, S. Gläser and J. Esper. 2016. Ecological and climatological signals in tree-ring width and density chronologies along a latitudinal boreal transect. *Scand. J. For. Res.* 31: 750-757.
- Echenique Manrique, R. and J. Becerra Martínez. 1981. Algunas características fisicomecánicas de la madera de tres especies de la Cordillera Neovolcánica. Nota Técnica Número 27. INIF. México. 61 pp.
- Esper, J., L. Schneider, J. E. Smerdon, B. R. Schöne and U. Büntgen. 2015. Signals and memory in tree-ring width and density data. *Dendrochronologia* 35: 62-70.
- Fan, Z.-X., A. Bräuning, B. Yang and K.-F. Cao. 2009. Tree ring density-based summer temperature reconstruction for the central Hengduan Mountains in southern China. *Glob. Planet. Change* 65: 1-11.
- Freyburger, C., F. Longuetaud, F. Mothe, T. Constant and J.-M. Leban. 2009. Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. *Ann. For. Sci.* 66: 804.
- Fritts, H. C. 1976a. Chapter 2 - Growth and Structure. *Tree Rings and Climate*. Academic Press. pp. 55-117.
- Fritts, H. C. 1976b. *Tree rings and climate*. Academic Press. 567 pp.

- Fromm, J. H., I. Sautter, D. Matthies, J. Kremer, P. Schumacher and C. Ganter. 2001. Xylem water content and wood density in spruce and oak trees detected by high-resolution computed tomography. *Plant Physiol.* 127: 416-425.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Quinta Edición ed. Instituto de Geografía UNAM. México D.F. 98 pp.
- García, F. R. and L. V. Ruíz. 2016. Comparación de dos métodos para estimar la densidad de la madera de *Pinus hartwegii* Lindl. del Volcán La Malinche. *Madera y Bosques* 11: 63-71.
- Gindl, W., M. Grabner and R. Wimmer. 2001. Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce. *Can. J. Bot.* 79: 815-821.
- Gomez-Guerrero, A., L. C. R. Silva, M. Barrera-Reyes, B. Kishchuk, A. Velazquez-Martinez, T. Martinez-Trinidad, F. Ofelia Plascencia-Escalante and W. R. Horwath. 2013. Growth decline and divergent tree ring isotopic composition (^{13}C and ^{18}O) contradict predictions of CO_2 stimulation in high altitudinal forests. *Global Change Biol.* 19: 1748-1758.
- Grace, J., F. Berninger and L. Nagy. 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Ann. Bot.* 90: 537-544.
- Grissino-Mayer, H. D. 2001. Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Res.* 57: 205-221
- Hamada, J., A. Pétrissans, F. Mothe, J. Ruelle, M. Pétrissans and P. Gérardin. 2016. Variations in the natural density of European oak wood affect thermal degradation during thermal modification. *Ann. For. Sci.* 73: 277-286.
- Hervé, V., F. Mothe, C. Freyburger, E. Gelhaye and P. Frey-Klett. 2014. Density mapping of decaying wood using X-ray computed tomography. *Int. Biodeterior. Biodegradation* 86: 358-363.
- Holmes, R. L. 1983. Computer- assisted quality control in tree- ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 44: 69-78.
- INEGI. 2015. Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (CEM 3.0). <http://www.inegi.org.mx>.
- Jacquín, P., F. Longuetaud, J.-M. Leban and F. Mothe. 2017. X-ray microdensitometry of wood: A review of existing principles and devices. *Dendrochronologia* 42: 42-50.
- Lindgren, L. 1991. Medical CAT-scanning: X-ray absorption coefficients, CT-numbers and their relation to wood density. *Wood Sci. Technol.* 25: 341-349.
- Osborne, N. L., Ø. A. Høibø and D. A. Maguire. 2016. Estimating the density of coast Douglas-fir wood samples at different moisture contents using medical X-ray computed tomography. *Comput. Electron. Agr.* 127: 50-55.

- Park, Y.-I. and H. Spiecker. 2005. Variations in the tree-ring structure of Norway spruce (*Picea abies*) under contrasting climates. *Dendrochronologia* 23: 93-104.
- Pompa-García, M. and A. Venegas-González. 2016. Temporal variation of wood density and carbon in two elevational sites of *Pinus cooperi* in relation to climate response in Northern Mexico. *PLoS one* 11: e0156782.
- Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, *et al.* 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89: 1908-1920.
- Ramírez Giraldo, J. C., C. Arboleda Clavijo and C. H. McCollough. 2008. Tomografía computarizada por rayos X: fundamentos y actualidad. *Revista Ingeniería Biomédica* 2: 54-66.
- Rao, R., D. Aebischer and M. Denne. 1997. Latewood density in relation to wood fibre diameter, wall thickness, and fibre and vessel percentages in *Quercus robur* L. *IAWA J.* 18: 127-138.
- Rathgeber, C. B., L. Misson, A. Nicault and J. Guiot. 2005. Bioclimatic model of tree radial growth: application to the French Mediterranean Aleppo pine forests. *Trees* 19: 162-176.
- Rossi, S., A. Deslauriers, T. Anfodillo and V. Carraro. 2007. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia* 152: 1-12.
- Sánchez González, A., L. López Mata and H. Vibrans. 2006. Composición y patrones de distribución geográfica de la flora del bosque de oyamel del Cerro Tláloc, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 79: 67-78.
- Schweingruber, F. H., A. Börner and E.-D. Schulze. 2007. Atlas of woody plant stems: evolution, structure, and environmental modifications. Springer Science & Business Media.
- Schweingruber, F. H., H. C. Fritts, O. U. Bräker, L. G. Drew and E. Schär. 1978. The X-Ray Technique as Applied to Dendroclimatology. *Tree-Ring Bull.* 38: 61-91.
- Silva, L. C., A. Gomez-Guerrero, T. A. Doane and W. R. Horwath. 2015. Isotopic and nutritional evidence for species- and site-specific responses to N deposition and elevated CO₂ in temperate forests. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 120: 1110-1123.
- Steffenrem, A., H. Kvaalen, K. S. Dalen and O. A. Høibø. 2014. A high-throughput X-ray-based method for measurements of relative wood density from unprepared increment cores from *Picea abies*. *Scand. J. For. Res.* 29: 506-514.
- Stokes, M. A. and T. L. Smiley. 1968. An Introduction to Tree-Ring Dating. Chicago, IL. USA. 73 pp.

- Topaloğlu, E., N. Ay, L. Altun and B. Serdar. 2016. Effect of altitude and aspect on various wood properties of Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) wood. Turk. J. Agric. For. 40: 397-406.
- Uner, B., O. Oyar, A. Var and O. Altnta. 2009. Effect of thinning on density of *Pinus nigra* tree using X-ray computed tomography. J. Environ. Biol. 30: 359-362
- van der Maaten, E., M. van der Maaten-Theunissen and H. Spiecker. 2012. Temporally resolved intra-annual wood density variations in European beech (*Fagus sylvatica* L.) as affected by climate and aspect. Ann. For. Res. 55: 3.
- Villanueva-Diaz, J., D. W. Stahle, B. H. Luckman, J. Cerano-Paredes, M. D. Therrell, M. K. Cleaveland and E. Cornejo-Oviedo. 2007. Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast Mexico. Clim. Change 83: 117-131.
- Wei, Q., B. Leblon and A. La-Rocque. 2011. On the use of X-ray computed tomography for determining wood properties: a review. This article is a contribution to the series The Role of Sensors in the New Forest Products Industry and Bioeconomy. Can. J. Forest. Res. 41: 2120-2140.
- Wodzicki, T. J. 1971. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. J. Exp. Bot. 22: 670-687.

CAPITULO 2. Variación radial del número de traqueidas de *Pinus hartwegii* Lind. en diferente altitud y exposición

2.1. RESUMEN

La variación de los rasgos anatómicos en la xilogenesis, difiere entre especies, intra-especie y depende del clima y del tiempo disponible para modificarse. Los bosques alpinos son vulnerables al cambio climático. Con el objetivo de evidenciar el efecto de la altitud y la exposición en la xilogenesis de estos ecosistemas, se analizó el número de traqueidas totales anuales (TT), en madera temprana (NTt) y madera tardía (NTtd), en muestras de anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii*. El estudio se realizó en cuatro sitios contrastantes con dos niveles de altitud, 3500 y 3900 m, y dos exposiciones, NO y SO, ubicados en el monte Tláloc, municipio de Texcoco, México. Las muestras se tiñeron con Floroglucinol y HCl al 10%. Se tomaron fotografías a 140X con un Estereocopio discovery® V20 Stereo Zeiss Fibel-lite MI-150 adaptado con una cámara Canon® y se contabilizó con el software Image J®. La comparación de medias entre sitios y décadas se realizó con la prueba de Kruskal-Wallis, Wilcoxon. El sitio con altitud de 3500 m y exposición NO mostró mayor TT y NTtd. El NTt no fue un rasgo sensible a los factores de altitud y exposición. Se encontraron diferencias significativas entre décadas para TT, NTt y NTtd. TT y NTt disminuyeron a través del tiempo, NTtd mostró una tendencia aumento. El factor principal de variación en el número de traqueidas fue la altitud, lo que sugiere que el análisis de la xilogenesis y sus rasgos anatómicos son indicadores de línea base para estudios de cambio climático.

Palabras claves: *actividad cambial, anatomía del anillo, bosque alpino, madera tardía, rasgos adaptativos.*

2.2. INTRODUCCIÓN

La xylogenesis o el proceso de formación de la madera está influenciado tanto por factores genéticos como ambientales (Güney *et al.*, 2015 Coccozza, *et al.*, 2016). Sin embargo, la base genética es la que domina y en segundo plano influyen las características ambientales locales (Schweingruber *et al.*, 2007). La variación evolutiva en las características anatómicas de la madera, es el resultado de estrategias estructurales adaptativas de los árboles para lograr un equilibrio óptimo entre las necesidades competitivas de soporte, almacenamiento y transporte de agua y nutrientes, bajo cambios ambientales y restricciones filogenéticas (Chave *et al.*, 2009; Ruiz *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2010).

Las características estructurales de la madera varían de acuerdo a la especie (Rossi *et al.*, 2016), y aún dentro de la misma especie pueden existir diferencias por el entorno ambiental en el que crecen los árboles (Bailey & Tupper, 1918; Dufor & Morin, 2010; Gričar *et al.*, 2015), y por tanto, muestran cierta adaptación local o plasticidad fenotípica. Por ejemplo, especies como *Picea abies* (L.) Karsten (Coccozza *et al.*, 2016), *Juniperus thurifera* L. (Camarero *et al.*, 2010) y *Cedrus libani* A. Rich (Güney *et al.*, 2015) presentan plasticidad fenotípica en el xilema lo que les ha permitido tener un rango de distribución geográfico amplio. El nivel de plasticidad fenotípica varía de acuerdo al genotipo y su heredabilidad (Ruiz *et al.*, 2014), al ambiente y tiempo disponible para modificar sus estructuras (Alberto *et al.* 2013).

Las especies que forman anillos de crecimiento anuales, integran archivos naturales igual de extensos a la edad del árbol, a partir de los cuales se pueden estudiar los efectos de la variación del clima sobre el crecimiento anual y estacional (Bouriaud *et al.*, 2005, Grace *et al.*, 2002, Rathgeber *et al.*, 2005, Villanueva-Diaz *et al.*, 2007).

Aunque algunas variables como la madera temprana son específicas del genotipo (Gričar *et al.*, 2015), hay otras como la proporción de madera temprana y tardía, que juegan un papel destacado en el estudio de cambio climático y la reconstrucción del clima (IPCC, 2007, Jones *et al.*, 2009).

El enfoque de la anatomía del anillo es el uso combinado de la dendrocronología y la anatomía de la madera que permiten evaluar rasgos anatómicos como el número de las células funcionales de la conductividad hidráulica el número de traqueidas, el diámetro de lumen, la densidad de la madera y el grosor de la pared celular, entre otras. Tales características descritas a lo largo de una serie temporal de anillos de crecimiento y analizadas en resolución anual o estacional (a nivel intra y/o interanual) ayudan a comprender los ajustes fisiológicos y el comportamiento de los árboles en respuesta a los factores ambientales (Camarero *et al.*, 2010; Fonti *et al.*, 2010; Ziaco *et al.*, 2016).

En ecosistemas alpinos la elevación y las bajas temperaturas afectan la tasa y duración de la xilogenesis (Dufor *et al.*, 2010). Es decir, que indirectamente los factores topográficos influyen en las propiedades estructurales de la madera; la anchura de anillo (expresado en número de células), la madera tardía y la densidad de la madera, entre otras variables (Gindl *et al.*, 2001; Gričar *et al.*, 2015).

Pinus hartwegii Lindl. es una especie cuya distribución natural se limita a las altas montañas de México y define el límite altitudinal arbóreo, formando bosques monoespecíficos combinados con pastizal de altura que hacen de este ecosistema un escenario apto para la investigación sobre cambio climático (Gómez-Guerrero *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2015). Los objetivos de este estudio fueron analizar el número de traqueidas a nivel anual y estacional, considerando la madera temprana y tardía, en sitios de topografía contrastante con dos niveles altitudinales y dos de

exposición. La hipótesis central del estudio fue que el número de traquiedas en series de anillos de crecimiento varía de acuerdo a la altitud y exposición del sitio y de manera temporal. Esta información es importante para deducir si la variabilidad climática reciente muestra algún efecto sobre el número de traqueidas (crecimiento anual) en ecosistemas alpinos.

2.3. MATERIALES Y MÉTODOS

2.3.1. Área de Estudio

El área de estudio se localiza en el Cerro Tláloc ubicado al oriente del Estado de México con una altitud máxima de 4,120 m. Es parte de la Faja Volcánica Transmexicana y sus coordenadas se ubican entre 19°23'43" y 19°28'37" de latitud norte y entre 98°42'51" y 98°48'12" de longitud oeste. El clima es templado húmedo, con lluvias en verano, la temperatura media anual oscila de 5 a 7 °C, mientras que la precipitación anual varía de 900 a 1000 mm (García, 2004). Los suelos son de origen volcánico, clasificados como Andosoles húmicos y umbricos. Las seis asociaciones vegetales que se identifican en el perfil altitudinal de 2500 a 4000 m son: encinar arbustivo, bosque de encino, bosque mixto, bosque de oyamel, bosque de pino y zacatonal alpino (Sánchez González *et al.*, 2006).

2.3.2. Selección de sitios

Para elegir los sitios de estudio se consideraron dos niveles altitudinales, 3500 y 3900 m y dos exposiciones, Suroeste (SO) y Noroeste (NO) en las que existieran rodales maduros de *P. hartwegii*. La ubicación de sitios en el área de estudio se hizo con ayuda del Modelo Digital de Elevación (INEGI, 2015) y se corroboró mediante recorridos de campo. En cada sitio se instaló un datalogger (HOBO Pro V2) para tomar mediciones de temperatura y humedad relativa cada

cuatro horas. La cuadro 2.1 muestra valores medios de estas variables del periodo de septiembre 2016 a septiembre de 2017.

Cuadro 2.1. Características climáticas y dasométricas de los sitios de muestreo establecidos en 2016 en el Cerro Tláloc en el bosque de *Pinus hartwegii*.

Sitio	Sup. (ha)	Latitud N	Longitud O	TM (°C)	HRM (%)	DN (cm)	Altura (cm)
1. NO3900	7.4	19° 25' 27.6"	98° 43' 28.3"	6.1 ± 6	71.4 ±23	44.1±2	14.9±3
2. SO3900	6.9	19° 24' 36.7"	98° 43' 31.4"	6.9 ± 5	69.6 ±23	36.5±1	14.8±1
3. NO3500	5.8	19° 26' 8.5"	98° 44' 33.8"	7.3 ± 5	72.7 ±22	59.5±6	20.5±2
4. SO3500	5.1	19° 24' 16.0"	98° 44' 31.2"	8.5 ± 5	67.4 ±23	58.7±5	15.6±3

Los prefijos NO y SO corresponden a las exposiciones noroeste y suroeste. El número corresponde a la altitud.

TM= temperatura media, HRM=humedad relativa media, DN=diámetro normal. Datos obtenidos con dataloggers HOBO® Pro V2 en el periodo de septiembre de 2016 a septiembre de 2017. Los valores con ± corresponden a la desviación estándar.

2.3.3. Muestras de anillos de crecimiento

En cada sitio de estudio se tomaron muestras de anillos de crecimiento de 12 árboles, a 1.3 m sobre el nivel del suelo. Se seleccionaron árboles sanos y libres de daño mecánico, procurando elegir tres árboles por cuadrante a partir del centro del sitio. De cada árbol se extrajo una viruta de corteza a corteza pasando por la médula, con un taladro de Pressler de 12 mm de diámetro interno (HAGLOF®, Suiza). Las muestras se secaron al aire libre, se montaron en bases de madera y se lijaron para mejorar la identificación de anillos.

Posteriormente, se realizaron las mediciones de anchura de anillo y se fecharon con técnicas dendrocronológicas convencionales (Stokes y Smiley, 1968; Fritts, 1976b) en el Laboratorio de Dendrocronología del INIFAP-CENID-RASPA, ubicado en Gómez-Palacio, Durango. La

calidad del fechado se verificó con el paquete COFECHA (Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001) y se tomaron como válidas sólo las series con correlación > 0.3281 ($p < 0.01$) como lo sugiere Holmes (1983). Con la anchura de madera temprana y anillo total se calculó el porcentaje de madera temprana.

2.3.4. Tinción de los dos primeros anillos anuales por década

De las 12 muestras de cada sitio se seleccionó, con una tabla de números aleatorios, una submuestra de tres virutas. Con las virutas ya fechadas, se delimitaron los dos primeros anillos de cada década, se lijaron nuevamente con lijas de agua de 120 a 500 de grano y se sopletearon uniformemente para quitar el polvillo microscópico que dificulta ver nítidamente la muestras.

Las muestras se tiñeron directamente con Floroglucinol y HCl (reactivo Wiesner) al 10%; sobre los dos anillos marcados se aplicaron unas gotas de Floroglucinol de forma que se cubriera el área delimitada, una vez que la solución se evaporó y la madera cambió de color, se vertió el HCL al 10%, segundos después las muestras se enjuagaron con agua corriente y se secaron al aire libre. La lignina que forma parte de la pared celular de la traqueidas, ayudó a que con la tinción se mejorara el contraste y a que se definiera mejor el límite transversal de cada traqueida, dando así una coloración de tonos rojo-rosa en las membranas lignificadas.

2.3.5. Captura y manejo de las imágenes

Con un Estereoscopio discovery® V20 Stereo Zeiss Fibel-lite MI-150 High intensity illuminatus; y el programa de análisis darktable 2.0.7 adaptado con una cámara Canon® EOS 50D se tomaron las fotografías necesarias para abarcar los dos primeros anillos por década. En anillos grandes, se aseguró en todos los casos que la imágenes tuvieran área de traslape cuando el

campo visual era menor al ancho de anillo. Las tomas se capturaron a 140 aumentos y se unieron con Autostich®, en los casos en que las imágenes fueron numerosas y muy grandes se redimensionaron al 50% en IrfanView® y finalmente se unieron. Se evitó tomar imágenes de secciones con daños en la madera o con características anormales; madera de reacción (Güney et al., 2015).

2.3.6. Conteo del número de traqueidas

Se contó el número de traqueidas de los dos primeros anillos anuales de cada década con el software Image J® a lo largo de tres filas aleatorias de células radiales por anillo de crecimiento; distribuidas uniformemente en las dimensiones gráficas de cada imagen; en las filas de traqueidas interferidas por canales resiníferos el conteo se continuó en la línea inferior inmediata del canal resinífero, una vez librado el canal resinífero se regresó a contar sobre la línea original

En cada anillo anual se diferenció el número de células de madera temprana y madera tardía. Las traqueidas de madera tardía se definieron de acuerdo con la primera interpretación de Denne (1988) de la definición de Mork (1928); es decir, cuando el ancho del lumen de la celda era más pequeño que el doble del espesor de la pared celular. Se calcularon valores medios del número de células diferenciadas en madera temprana y tardía por anillo anual, y el número total anual. Así se obtuvo un valor promedio de anillo anual por cada década.

2.3.7. Factores de estudio

Los sitios bajo estudio incluyen dos niveles de altitud y dos de exposición. Aunque, en los ecosistemas forestales se dificulta establecer diseños experimentales perfectos, los datos climatológicos medidos durante la investigación mostraron una separación congruente de acuerdo a los factores ambientales (Cuadro 2.1).

2.3.8. Análisis estadístico

Los datos de conteo obtenidos se examinaron por medio de un análisis de varianza (ANOVA). La altitud y exposición se consideraron fuentes de variación en el modelo estadístico y se verificó el supuesto de normalidad de los residuales. Debido a que no se cumplió dicho supuesto de normalidad se empleó un procedimiento no paramétrico basado en el análisis de varianza de Kruskal-Wallis; Wilcoxon. Se probaron diferencias significativas entre los sitios y entre décadas. Una vez obtenidos los rangos por la prueba de Kruskal-Wallis; Wilcoxon, estos se compararon con la prueba de Tukey-Kramer. La comparación entre décadas fue complicada por el número de medias y el número de contrastes a probar. Por lo anterior, se hizo un análisis cualitativo y se relacionó con la proporción de traqueidas de madera tardía (PTtd).

2.4. RESULTADOS

2.4.1. Número de traqueidas por anillo anual (TT)

El número de traqueidas totales por anillo anual (TT) para cada sitio se muestra en la Figura 1. Aunque la variación fue muy alta entre sitios, el análisis estadístico indicó que el número de TT fue mayor en el sitio NO3500 con 147 ± 112 traqueidas año⁻¹. El segundo lugar en TT correspondió al sitio SO3500 con 92 ± 57 traqueidas año⁻¹, mientras que los sitios NO3900 (42 ± 29) y SO3900 (40 ± 23) presentaron el menor número de TT, sin reflejar diferencias significativas entre ellos (Fig. 2.1A). Una diferencia estadística notable está relacionada con la altitud, ya que los sitios de altitud más baja (3500 m) presentaron mayor número de TT que los sitios de mayor altitud (3900 m) (Fig. 2.1B).

El sitio NO3500 presentó el mayor número de traqueidas, pero tuvo mayor coeficiente de variación de los datos (CV=76.04). En contraste, el sitio SO3900 tuvo menor número de TT, pero con menor variación (CV=56.27).

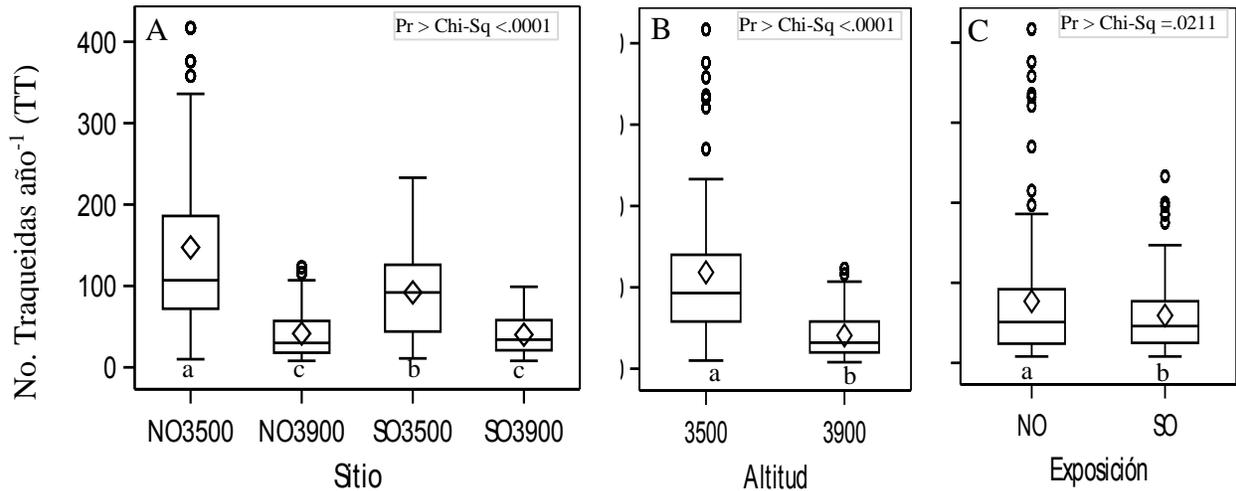


Figura 2.2. Valores medios y análisis de la prueba de Kruskal-Wallis; Wilcoxon para el número total de traqueidas (TT) anuales de *Pinus hartwegii*. Las medias con una letra común no son significativamente diferentes ($P > 0.05$). Los prefijos NO y SO corresponden a las exposiciones noroeste y suroeste, respectivamente. Los números después del prefijo corresponden a la altitud. Las barras indican desviación estándar.

2.4.2. Número de traqueidas de maderas temprana (NTt) y tardía (NTtd)

El número total de traqueidas anuales de madera temprana (NTt) por milímetro; a escala intra-anual, presentó diferencias altamente significativas ($P < 0.0001$) entre los sitios NO3900 y SO3500, mientras que los sitios SO3900 y NO3500 no mostraron diferencia significativa ($P \geq 0.05$) entre ellos pero sí con los demás sitios ($P < 0.0001$) (Fig. 2.2A). En altitudes mayores se observó mayor número de traqueidas de madera temprana, mientras que para la exposición no se encontró alguna tendencia figura 2.2C.

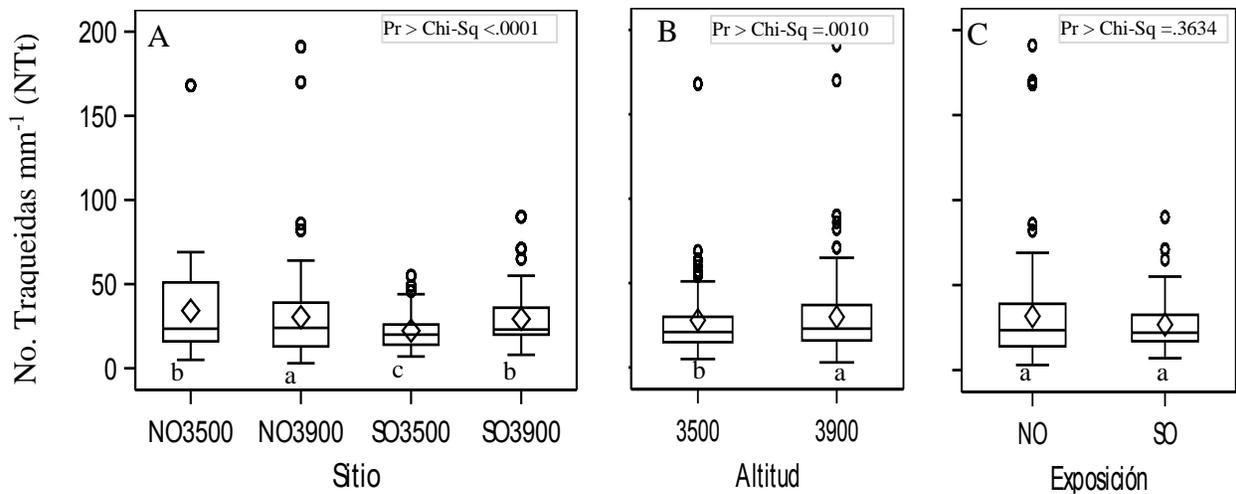


Figura 2.3. Valores medios y análisis de Kruskal-Wallis; Wilcoxon para el número total de traqueidas anuales en madera temprana (NTt) de *Pinus hartwegii*. Las medias con una letra común no son significativamente diferentes ($P > 0.05$); Los prefijos NO y SO corresponden a las exposiciones noroeste y suroeste, respectivamente. Los números después del prefijo corresponden a la altitud. Las barras indican desviación estándar.

Se encontraron diferencias significativas ($P < 0.0001$) en el número total de traqueidas anuales de madera tardía (NTtd) entre los sitios NO3500 y SO3900, mientras que los sitios SO3500 y NO3900 no mostraron evidencia de ser estadísticamente diferentes ($P \geq 0.05$) entre ellos; pero si con respecto a los demás sitios ($P < 0.0001$) (Fig. 2.3.A). Tanto la altitud como la exposición mostraron una tendencia con relación a NTtd. El número de NTtd fue mayor en la altitud 3500 m (Fig. 2.3.B)., independientemente de la exposición, la exposición NO tuvo los mayores valores de NTtd (Fig 2.3.C).

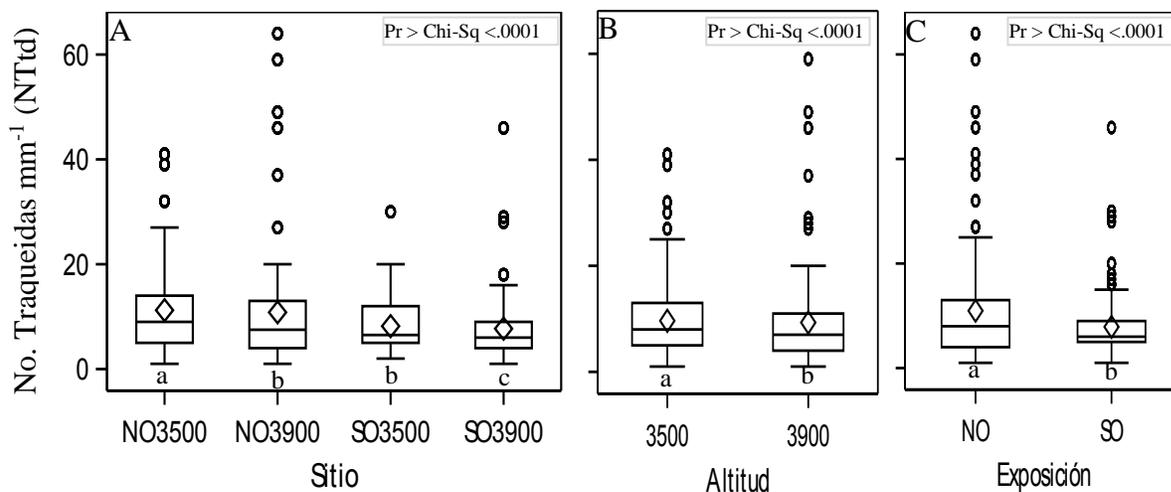


Figura 2.3. Valores medios y análisis de Kruskal-Wallis; Wilcoxon para el número total de traqueidas anuales en madera temprana (NTt) de *Pinus hartwegii*. Las medias con una letra común no son significativamente diferentes ($P > 0.05$); Los prefijos NO y SO corresponden a las exposiciones noroeste y suroeste, respectivamente. Los números después del prefijo corresponden a la altitud. Las barras indican desviación estándar.

El mayor número de traqueidas y menor variación ($CV=73$) correspondió a la madera temprana. Mientras que en las traqueidas de la madera tardía el número de células fue menor y la variación mayor ($CV=82$) (Cuadro 2.2). A nivel de sitios, la variación en número de traqueidas fue en el orden $NO3900 > NO3500 > SO3900 > SO3500$; es decir, la exposición SO fue menos variable que la NO (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Variación intra-anual de traqueidas de *Pinus hartwegii* en los diferentes sitios establecidos en el Cerro Tlálloc.

Sitio	NTt mm	CV NTt	NTtd mm	CV NTtd
NO3900	30.4±29	96	10.8±12	110
SO3900	29.3±17	58	7.7±6	75
NO3500	34.3±31	91	11.2±9	82
SO3500	22.3±11	48	8.2±5	61
NO	31.7±30	94	11.0±11	101
SO	26.8±15	58	7.9±6	70
3900	29.9±24	80	9.3±10	103
3500	28.00±24	84	9.6±7	77
Promedio		76		85

Los prefijos NO y SO corresponden a las exposiciones noroeste y suroeste, respectivamente. Los números después del prefijo corresponden a la altitud. NTt=número total de traqueidas anuales de madera temprana, NTtd=número total de traqueidas anuales de madera tardía, CV=coeficiente de variación. Los valores ± son la desviación estándar.

2.4.3. Número de traqueidas por década

Se encontraron diferencias significativas ($P < 0.0001$) entre las décadas de cada sitio para las tres variables; TT, NTt, NTtd.

Excepto por el sitio SO3900, todos los sitios mostraron una disminución de TT de la médula a la corteza (Figuras 2.4 y 2.5). El sitio SO3900 mostró una reducción en el número de TT en el periodo de 1870 a 1910, posteriormente ascendió el número de TT de 13 a 68 en 1920, y a continuación disminuyó hasta 13 en la década reciente.

El Sitio NO3900 tuvo un pico de NTt en la década de 1870-1880 y decreció bruscamente en la siguiente década, a partir de ahí su tendencia general fue de ascenso, mientras que NTtd se incrementó a menor tasa pero de manera constante.

En el SO3900 NTt tuvo una tendencia general de descenso de la década de 1870 a la década del 2000, a partir de ese punto tendió a incrementarse, esto a diferencia de NTtd que se mostró en ascenso constante pero con baja tasa de incremento.

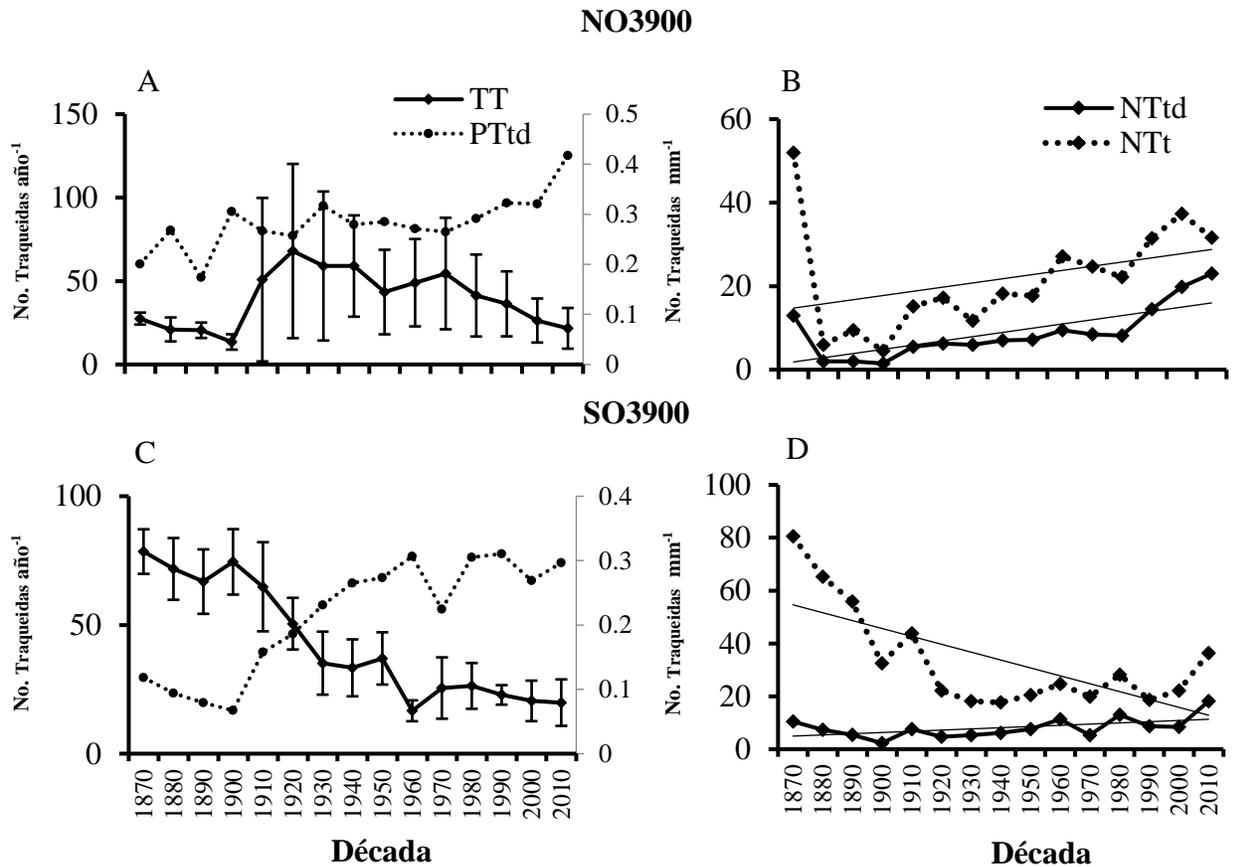


Figura 2.4. Tendencias radiales del número y proporción de traqueidas de *Pinus hartwegii*; A, B, C y D. El prefijo NO significa noroeste y SO es suroeste, mientras que 3900 corresponde al nivel de altitud. TT es el número de traqueidas totales anuales, mientras que NTt es el número total de traqueidas anuales de madera temprana y NTtd es tardía. Las barras indican desviación estándar.

En el sitio NO3500, el número total de traqueidas anuales de madera temprana (NTt mm⁻¹) presentó su mayor pico en la década de 1960-1970 y a partir de ahí descendió. En contraste, las traqueidas totales anuales de madera tardía (NTtd mm⁻¹) mostraron una tendencia de incremento en el tiempo. El sitio SO3500 presentó su mayor pico de NTt en los últimos 5 años 2010-2015, aunque la tendencia general fue una ligera disminución en el tiempo. El número de células de NTtd fue generalmente uniforme en toda la serie y con una tendencia de ascenso en años

reciente, 2010-2015. Por último, en todos los sitios la PTtd tuvo una tendencia de aumento con mayores valores en años recientes del 2010-2015.

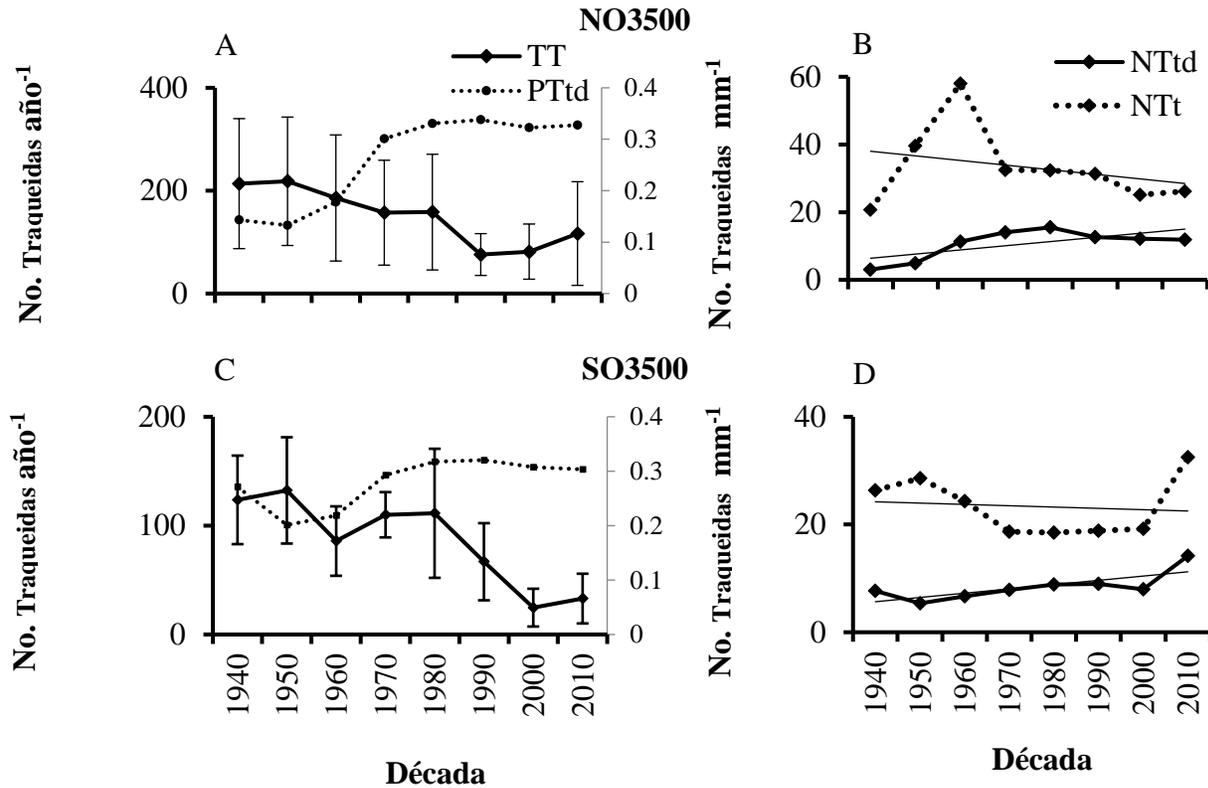


Figura 2.5. Tendencias radiales del número y proporción de traqueidas de *Pinus hartwegii*; A, B, C y D. El prefijo NO significa noroeste y SO es suroeste, mientras que 3500 corresponden al nivel de altitud. TT es el número de traqueidas totales anuales, mientras que NTt es el número de traqueidas de madera temprana y NTtd es tardía. Las barras indican desviación estándar.

2.5. DISCUSIÓN

2.5.1. Número de traqueidas por anillo anual (TT)

Los resultados de este trabajo confirman que las características estructurales de la madera varían dentro de la misma especie pueden existir diferencias por el entorno ambiental en el que crecen los árboles (Dufor *et al.*, 2010; Gričar *et al.*, 2015). En el presente estudio *Pinus hartwegii* Lindl. mostró diferencias significativas entre el número de traqueidas totales (TT) en los diferentes sitios de estudio, lo que coincide con la influencia a nivel de micro-sitio señalada por Camarero *et al.*, 2010; Güney *et al.*, 2015 y Cocozza *et al.*, 2016.

Aislando la exposición NO, se encontró mayor cantidad de TT en sitios con altitud de 3500 (118 año⁻¹), que en los sitios de 3900 (41 año⁻¹). De acuerdo con el estudio de Bernal, (2004) en sitios de 3300 m a 3500 m de altitud encontró que la actividad cambial de *Pinus hartwegii* dura aproximadamente 340 días, de tal forma que si se divide el número de TT entre 340 días de actividad cambial, la tasa de producción en la altitud 3500 fue de 0.35 traqueidas/día, mientras que a mayor altitud (3900) fue de 0.12 traqueidas/día.

La tendencia de correlación negativa de la tasa de producción de traqueidas con la altitud es congruente con lo encontrado por Gindl *et al.* (2001), para *Picea abies* (L.) Karst. quienes encontraron que a una altitud de 580 m la tasa fue de 0.6 traqueidas/día, mientras que a 1260 m la tasa de producción se redujo y fue de 0.4 traqueidas/día. No obstante, que la altitud del estudio señalado fue menor al de la presente investigación, pero en contraposición, la latitud fue superior (47°25'N vs 19°23'N).

En ecosistemas alpinos la temperatura es un factor limitante de la actividad cambial (Dufour *et al.*, 2010; Dühorn *et al.*, 2016; Rossi *et al.*, 2016). La altitud tiene una relación negativa con la temperatura, es decir; a mayor altitud menor temperatura y menor longitud del periodo de

actividad cambial (Camarero *et al.*, 2010; Rossi *et al.*, 2016), por lo tanto menor producción de traqueidas totales (Gričar *et al.*, 2015). Los resultados de este trabajo son congruentes con los estudios referidos, ya que para el sitio NO3500 con mayor producción de TT se tuvo una temperatura de 7.3 °C, a diferencia del sitio SO3900 con menor número de TT que tuvo una temperatura más baja (6.9 °C) (Cuadro 2.1).

Sin embargo, es importante mencionar que el número TT en ecosistemas alpinos no depende únicamente de la temperatura, sino también intervienen otros factores topográficos que determinan el microclima de un sitio. Posiblemente, a menores altitudes la mayor profundidad del suelo, mayor temperatura y suficiente humedad en el suelo, favorecen una mayor tasa de producción de traqueidas, lo que se reflejó en la anchura de anillo como se ha visto para otras coníferas como *Pinus sylvestris* L. (Wodzicki, 1971) y *Picea marina* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenburg (Dufour y Morin, 2010).

2.5.2. Número de traqueidas de maderas temprana (NTt) y tardía (NTtd)

De acuerdo a la literatura la selección de los caracteres adaptativos para explicar la reacción de los árboles al clima deben de ser fáciles de medir, comparables y sensibles a los cambios ambientales e indicadores en varios tipos de climas (Ruiz *et al.*, 2014). En este sentido los resultados de este estudio muestran que la relación de caracteres adaptativos con el ambiente es muy compleja. La correlación positiva entre la altitud y el número total de traqueidas anuales de madera temprana (NTt) no es consistente con los resultados obtenidos por Dufour *et al.* (2010) y Rossi *et al.* (2016), quienes encontraron una tendencia opuesta.

No se encontró una tendencia específica con la exposición y la variación en NTt (CV=76%) fue menor que la de NTtd (CV=85%). Estos resultados sugieren que los cambios en NTt son más

estables, tal vez explicados por una alta prioridad de asignación de fotosintatos y por ello NTt es menos sensible a las condiciones climáticas (Park y Spiecker, 2005; Gričar *et al.*, 2015), mientras que el NTtd, es más variable de acuerdo a las condiciones ambientales (CV=85%) lo que coincide con lo encontrado por Fonti *et al.*, 2009; Gričar *et al.*, 2015.

La diferencia significativa entre sitios de la variable NTtd, además de una correlación negativa con la altitud si corresponde a lo encontrado por otros autores como Dufour *et al.*, (2010) y Rossi *et al.* (2016). La explicación de mayor número de células en la exposición NO puede estar relacionada con mejores condiciones de humedad en el suelo y por lo tanto condiciones más favorables para el crecimiento (Cuadro 2.1). Estudios realizados con *P. hartwegii* han determinado que, aunque la temperatura es un factor limitante en el incremento radial de la especie, la precipitación y por ende el contenido de humedad en el suelo previo al inicio de la estación de crecimiento es el factor que mejor explica el incremento anual y por ende el número de traqueidas generadas (Astudillo *et al.*, 2017; Villanueva *et al.* 2015).

En el presente estudio el NTtd fue menor en anillos más angostos y a mayores altitudes lo que coincide con Gindl *et al.*, 200; Gricar 2015, quienes mencionan que la pared secundaria delgada es compensada con un alto contenido de lignina, para ayudar a mantener la integridad mecánica del xilema, y debido a que en este estudio el criterio utilizado fue el criterio de Mork para diferenciar entre madera temprana y tardía, puede ser que la regionalización que se hizo en este, sea un poco inexacta y se deba complementar con más criterios para mejorarla.

2.5.3. Número de traqueidas por década

Las diferencias significativas entre las décadas mostraron que el número de traqueidas varía a través del tiempo, lo que coincide con Dufour *et al.* (2010). Sin embargo, no coincide con lo encontrado por Camarero *et al.* (2010) y Gricar *et al.* (2015). Este último autor encontró

variación entre años sólo en madera tardía, lo que se explicó por la alta sensibilidad climática de las especies estudiadas. De hecho en algunos casos puede verse un efecto de memoria con correlaciones altamente significativas entre la temperatura y precipitación de los años previos con el número de traqueidas del año actual (Gricar *et al.*, 2015).

Una disminución gradual en las TT y un incremento en NTtd sugiere que con la edad del árbol y con un diámetro cada vez mayor los anillos se hacen más angostos y con una mayor proporción de traqueidas de madera tardía. Sin embargo, algunos estudios como el de Dũthorn *et al.* (2016), han encontrado que independientemente de la edad del árbol la relación entre la madera temprana y la madera tardía se mantiene constante ($\sim 0.7/0.3$). Los cambios en la proporción de madera temprana y tardía podrían atribuirse también al aumento de divisiones anticlinales a medida que incrementa la circunferencia y la edad del árbol (Bannan, 1964).

Domec y Gartner (2002) sugieren que la proporción de madera temprana y tardía puede ser una tendencia adaptativa relacionada con la conductividad hidráulica. Si la relación de madera temprana/tardía se mantiene constante pero el número de traqueidas varía, entonces la madera temprana y tardía son funcionalmente distintas. La madera temprana con el lumen más ancho (Rathberber *et al.*, 2005) es mejor en la eficiencia de la conductividad hidráulica, mientras que la madera tardía es importante para la seguridad y almacén de agua (Domec y Gartner, 2002). Esto se puede reflejar en el hecho de que la conductividad hidráulica es proporcional a la cuarta potencia del xilema conductor. Por lo anterior, aun una reducción mínima en la proporción de traqueidas de madera temprana tendrá un impacto importante en la conductividad hidráulica; lo que sugiere que la función de seguridad mecánica es prioritaria sobre la función de conducción, al mismo tiempo que el riesgo de cavitación se reduce. Sin embargo, esto no es definitivo ya que algunas especies con traqueidas de paredes celulares anchas; resistentes a la cavitación solo

reducen ligeramente su lumen minimizando el impacto en la conductividad hidráulica (Bouche *et al.*, 2014; Gleason *et al.*, 2015). Por lo anterior, es importante considerar las dimensiones de medir varios rasgos anatómicos a nivel intra-anual para llegar a conclusiones más asertivas.

2.6. CONCLUSIONES

Se observó plasticidad fenotípica, que se expresa a través de la variación local significativa entre sitios y entre décadas. El número total de traqueidas por anillo anual fue un carácter sensible a las condiciones ambientales, lo que permitió vislumbrar diferencias en la tasa de producción diaria de traqueidas, además de que se pudo inferir efectos negativos de la altitud sobre la duración de la actividad cambial.

El análisis a nivel intraanual diferenciado en madera temprana y tardía, e indica que la madera temprana fue poco sensible a los cambios ambientales, a diferencia de la madera tardía que fue altamente sensible lo que resulta en un buen rasgo adaptativo indicador de cambio climático. Sin embargo, la relación madera temprana/tardía sí se puede considerar como un buen indicador de cambios.

El enfoque de anatomía del anillo a nivel anual e intra-anual para el presente estudio constituye una buena técnica de análisis del efecto de la altitud, exposición sobre el número de traqueidas, además de que permitió vislumbrar variaciones en el número de traqueidas a través del tiempo. Lo que sin duda puede relacionarse con procesos fisiológicos tales como la conductividad hidráulica.

2.7. LITERATURA CITADA

- Alberto, F. J., Aitken, S. N., Alía, R., González-Martínez, S. C., Hänninen, H., Kremer, A., Savolainen, O. (2013). Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19(6), 1645–1661. <https://doi.org/10.1111/gcb.12181>
- Astudillo-Sánchez, C.C., Villanueva-Díaz, J., Endara-Agramont, A.R. et al. *Trees* (2017) 31: 441. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1460-z>.
- Bailey, I. W., & Tupper, W. W. (1918). Size Variation in Tracheary Cells: I. A Comparison between the Secondary Xylems of Vascular Cryptogams, Gymnosperms and Angiosperms. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 54(2), 149-204. doi:10.2307/20025747
- Bannan, M. W. (1964). Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of *Pseudotsuga*. *Canadian Journal of Botany*, 42(5), 603–631. <https://doi.org/10.1139/b64-057>
- Bernal Salazar, I. (2004). *El papel de las variables ambientales y los contaminantes y los contaminantes atmosféricos en la actividad cambial*. (Tesis de doctorado). Colegio de Postgraduados, Programa Botánica, Texcoco, México. 99p.
- Bouche, P. S., Larter, M., Domec, J.-C., Burlett, R., Gasson, P., Jansen, S., & Delzon, S. (2014). A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers. *Journal of Experimental Botany*, 65(15), 4419-4431. doi:10.1093/jxb/eru218
- Bouriaud, O., Leban, J.-M., Bert, D., & Deleuze, C. (2005). Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiology*, 25(6), 651-660. doi.org/10.1093/treephys/25.6.651
- Camarero, J. J., Olano, J. M., & Parras, A. (2010). Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates. *New Phytologist*, 185(2), 471-480. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.03073.x
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Cocozza, C., Palombo, C., Tognetti, R., La Porta, N., Anichini, M., Giovannelli, A., & Emiliani, G. (2016). Monitoring intra-annual dynamics of wood formation with microcores and dendrometers in *Picea abies* at two different altitudes. *Tree Physiology*, 36(7), 832–846. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpw009>.
- Cyrille, B. K. R., Valérie, D., & Jean-Michel, L. (2006). Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Ann. For. Sci.*, 63(7), 699-706.
- Denne M.P., Definition of latewood according to Mork (1928), IAWA Bull. 10 (1988) 59–62.

- DeSoto, L., De la Cruz, M., & Fonti, P. (2011). Intra-annual patterns of tracheid size in the Mediterranean tree *Juniperus thurifera* as an indicator of seasonal water stress. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(6), 1280-1294. doi:10.1139/x11-045
- Domec, J., & Gartner, B. L. (2002). How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *Journal of Experimental Botany*, 53(379), 2369–2379. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erf100>
- Dufour, B., & Morin, H. (2010). Tracheid production phenology of *Picea mariana* and its relationship with climatic fluctuations and bud development using multivariate analysis. *Tree Physiology*, 30(7), 853-865. doi:10.1093/treephys/tpq046
- Düthorn, E., Schneider, L., Günther, B., Gläser, S., & Esper, J. (2016). Ecological and climatological signals in tree-ring width and density chronologies along a latitudinal boreal transect. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 31(8), 750-757.
- Fonti, P., von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U. G. W., Gärtner, H., & Eckstein, D. (2010). Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185(1), 42-53.
- Gindl, W., Grabner, M., & Wimmer, R. (2001). Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce. *Canadian Journal of Botany*, 79(7), 815-821. doi:10.1139/b01-060
- Fritts, H. C. (1976). Chapter 1 - Dendrochronology and Dendroclimatology. In *Tree Rings and Climate* (pp. 1-54): Academic Press.
- Gomez-Guerrero, A., Silva, L. C. R., Barrera-Reyes, M., Kishchuk, B., Velazquez-Martinez, A., Martinez-Trinidad, T., . . . Horwath, W. R. (2013). Growth decline and divergent tree ring isotopic composition (¹³C and ¹⁸O) contradict predictions of CO₂ stimulation in high altitudinal forests. *Global Change Biology*, 19(6), 1748-1758. doi:10.1111/gcb.12170
- Grace, J., Berninger, F., & Nagy, L. (2002). Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany*, 90(4), 537-544.
- Gričar, J., Prislan, P., de Luis, M., Gryc, V., Hacurová, J., Vavrčík, H., & Čufar, K. (2015). Plasticity in variation of xylem and phloem cell characteristics of Norway spruce under different local conditions. *Frontiers in Plant Science*, 6, 730. doi:10.3389/fpls.2015.00730
- Grissino-Mayer, H. D. (2001). Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*, 57(2), 205-221
- Güney, A., Kerr, D., Sökücü, A., Zimmermann, R., & Küppers, M. (2015). Cambial activity and xylogenesis in stems of *Cedrus libani* A. Rich at different altitudes. *Botanical Studies*, 56(1), 20. doi:10.1186/s40529-015-0100-z

- Holmes, R. L. (1983). Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 1983(43), 51-67.
- INEGI. 2015. Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (CEM 3.0). <http://www.inegi.org.mx>.
- IPCC 2007. *Climate change 2007: the physical science basis*. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Jones, P. D., Briffa, K. R., Osborn, T. J., Lough, J. M., Ommen, T. D. van, Vinther, B. M., Xoplaki, E. (2009). High-resolution palaeoclimatology of the last millennium: a review of current status and future prospects. *The Holocene*, 19(1), 3–49. <https://doi.org/10.1177/0959683608098952>
- Linares, J. C., Camarero, J. J., & Carreira, J. A. (2009). Plastic responses of *Abies pinsapo* xylogenesis to drought and competition. *Tree Physiology*, 29(12), 1525-1536. doi:10.1093/treephys/tpp084
- Gleason, S. M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U., B Pratt, R., . . . E Zanne, A. (2015). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, 209: 123–136. doi: 10.1111/nph.13646
- Park, Y.-I., & Spiecker, H. (2005). Variations in the tree-ring structure of Norway spruce (*Picea abies*) under contrasting climates. *Dendrochronologia*, 23(2), 93-104. doi:<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2005.09.002>
- Pittermann, J., Choat, B., Jansen, S., Stuart, S. A., Lynn, L., & Dawson, T. E. (2010). The Relationships between Xylem Safety and Hydraulic Efficiency in the Cupressaceae: The Evolution of Pit Membrane Form and Function. *Plant Physiology*, 153(4), 1919-1931. doi:10.1104/pp.110.158824
- Rathgeber, C. B., Misson, L., Nicault, A., & Guiot, J. (2005). Bioclimatic model of tree radial growth: application to the French Mediterranean Aleppo pine forests. *Trees*, 19(2), 162-176.
- Rossi S, Anfodillo T, Čufar K et al. . (2016) Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the northern hemisphere. *Glob Chang Biol* . 22:3804–3813.
- Ruiz Diaz Britez, M., Sergent, A.-S., Martinez Meier, A., Bréda, N., & Rozenberg, P. (2014). Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Trees*, 28(5), 1289-1304. doi:10.1007/s00468-014-1003-4
- Sánchez González, A., López Mata, L., & Vibrans, H. (2006). Composición y patrones de distribución geográfica de la flora del bosque de oyamel del Cerro Tláloc, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*(79), 67-78.

- Schweingruber, F. H., Börner, A., & Schulze, E.-D. (2007). Atlas of woody plant stems: evolution, structure, and environmental modifications. *Springer Science & Business Media*.
- Sperry, J. S., Hacke, U. G., & Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93(10), 1490-1500.
- Stokes, M. A., & Smiley, T. L. (1968). *An Introduction to Tree-Ring Dating*. Chicago, IL. USA.
- Silva, L. C., A. Gomez-Guerrero, T. A. Doane and W. R. Horwath. 2015. Isotopic and nutritional evidence for species-and site-specific responses to N deposition and elevated CO2 in temperate forests. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 120: 1110-1123.
- Villanueva-Diaz, J., Stahle, D. W., Luckman, B. H., Cerano-Paredes, J., Therrell, M. D., Cleaveland, M. K., & Cornejo-Oviedo, E. (2007). Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast Mexico. *Climatic Change*, 83(1-2), 117-131. doi:10.1007/s10584-006-9144-0
- Villanueva DJ, PJ Cerano, SL Vázquez, DW Stahle, PZ Fulé, LL Yocom, OF Ramos, CJA Ruiz. 2015. Red dendrocronológica del pino de altura (*Pinus hartwegii* Lindl.) para estudios dendroclimáticos en el noreste y centro de México. Investigaciones Geográficas, *Boletín del Instituto de Geografía*, UNAM 86: 5-14.
- Zhang, S.-B. *et al.* (2011) Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment, *Global Ecology and Biogeography*. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00582.x.
- Ziaco, E., Biondi, F., & Heinrich, I. (2016). Wood Cellular Dendroclimatology: Testing New Proxies in Great Basin Bristlecone Pine. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1602. doi:10.3389/fpls.2016.01602.

CONCLUSIÓN GENERAL

Se observó variación local significativa entre sitios y entre décadas, es decir se observó plasticidad fenotípica. La densidad de la madera y el número total de traqueidas por anillo anual fueron rasgos sensibles a las condiciones ambientales de este ecosistema alpino, lo que permitió vislumbrar diferencias en la tasa de producción diaria de traqueidas, además de que se pudo inferir efectos negativos de la altitud sobre la duración de la actividad cambial, lo cual ocasionó negativos en la densidad de la madera.

Se encontró un efecto de interacción Altitud*Exposición que indicó que cuando la exposición fue NO el efecto de cambio de altitud sobre la densidad de la madera fue positivo; mientras que si la exposición fue SO no hubo efecto de la altitud. Este resultado se explica por mejores condiciones para el crecimiento en las exposiciones NO y en particular a una altitud de 3500 m.

El análisis a nivel intranual diferenciado en madera temprana y tardía permitió observar que la madera temprana es poco sensible a los cambios ambientales, a diferencia de la madera tardía que es altamente sensible, así se pudo diferenciar un buen rasgo adaptativo indicador de cambios climáticos de otro no importante para estas condiciones.

El enfoque de anatomía del anillo a nivel anual e intra-anual reforzado con el análisis de la densidad resultaron ser un buen conjunto de análisis del efecto de la altitud, lo que sin duda pudo relacionarse con procesos fisiológicos tales como la seguridad y eficiencia de la conductividad hidráulica y los posibles ajustes compensatorios de esta especie. Además, permitió aclarar qué la variación de los caracteres anatómicos de la madera en los ecosistemas alpinos es diferente a otros ecosistemas, dado que el principal factor limitante del crecimiento es la temperatura, lo que sugiere que el análisis de la xilogenesis y sus rasgos anatómicos son indicadores de línea base para estudios de cambio climático.