

CRECIMIENTO DEL BROTE APICAL DE *Pinus hartwegii* LINDL. EN LA MONTAÑA TLÁLOC, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

GROWTH OF THE APICAL SHOOT OF *Pinus hartwegii* LINDL. IN TLALOC MOUNTAIN, TEXCOCO, STATE OF MEXICO

Eddy Ventura-Palomeque¹, Carlos Ramírez-Herrera^{1*}, Norma Beatriz Mendoza-Hernández¹, Víctor David Cibrián-Llenderal¹ y Armando Equihua-Martínez²

¹Colegio de Postgraduados (CP), Posgrado en Ciencias Forestales, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ²CP, Posgrado en Fitosanidad, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia (kmcramcolpos@gmail.com)

RESUMEN

Pinus hartwegii crece aproximadamente entre 3000 y 4200 msnm en el límite de la vegetación arbórea en las montañas de México y América Central. Es importante analizar el hábito de crecimiento de los árboles y la posibilidad para adaptarse a los cambios ambientales. De acuerdo con lo anterior, el objetivo del presente estudio fue comparar el crecimiento del brote apical de plantas de *P. hartwegii* en unidades de muestreo en tres altitudes en la montaña Tláloc por un año. Se establecieron tres unidades de muestreo de 1000 m² a 3629, 3824 y 4012 msnm en esta montaña en Texcoco, Estado de México. Se midieron el diámetro y longitud de los brotes apicales de las plantas menores de 2.5 m de altura cada 30 días. Se registró el crecimiento del brote entre mayo de 2021 y mayo de 2022. Se detectaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre altitudes para las características estudiadas. Los diámetros promedio de los brotes variaron entre 15.14 ± 0.59 y 22.65 ± 0.73 mm. Las longitudes promedio de los brotes fueron de 10.87 ± 0.93 a 19.53 ± 2.37 cm. Los brotes apicales iniciaron el crecimiento, en promedio, entre los 74 ± 2.20 y 101 ± 6.60 días del año, y finalizaron, en promedio, entre los 214 ± 6.57 y 263 ± 9.71 días del año. El periodo de crecimiento varió en promedio entre 125 ± 13.86 y 177 ± 9.80 días. La correlación entre el diámetro del brote y la precipitación media anual fue moderada ($r = 0.605$, $P \leq 0.0001$). La longitud promedio y diámetro promedio del brote fueron mayores a los 4021 msnm. El brote apical inició el crecimiento primero en las plantas a los 3629 msnm y finalizó el crecimiento al último en las plantas a los 4021 msnm donde el periodo de crecimiento fue mayor.

Palabras clave: *Pinus hartwegii*, altitud, inicio de crecimiento, periodo de crecimiento, variables ambientales.

SUMMARY

Pinus hartwegii grows approximately between 3000 and 4200 masl at the limit of tree vegetation in the mountains of Mexico and Central America. It is important to analyze growth habits of trees and the possibility to adapt to environmental changes. Accordingly, the aim of this study was to compare the growth of the apical shoot of *P. hartwegii* plants in sampled units at three altitudes in the Tlaloc Mountain for one year. Three sampling units of 1000 m² were established at 3629, 3824 and 4021 masl in this mountain, in Texcoco, State of Mexico, Mexico. Diameter and length of apical shoots of plants less than 2.5 m tall were measured every 30 days. Shoot growth was recorded between May 2021 and May 2022. Significant differences ($P \leq 0.05$) were detected between altitudes for the studied traits. Average diameter of shoots varied between 15.14 ± 0.59 and 22.65 ± 0.73 mm. Average shoot length

ranged from 10.87 ± 0.93 to 19.53 ± 2.37 cm. The apical shoots started growing, on average, between the 74 ± 2.20 and 101 ± 6.60 days of the year and ended, on average, from the 214 ± 6.57 y 263 ± 9.71 days of the year. The length of the growth period varied on average from 125 ± 13.86 to 177 ± 9.80 days. The correlation between the shoot diameter and mean annual rainfall was moderate ($r = 0.605$ $P \leq 0.0001$). The average length and diameter of the shoot were the largest at 4021 masl. The apical shoot began growing first in plants at 3629 masl and lastly in plants at 4021 masl where the growth period was greater.

Index words: *Pinus hartwegii*, elevation, environmental variables, growth beginning, growth period.

INTRODUCCIÓN

La temperatura y precipitación son factores del clima que pueden interferir en el desarrollo de los organismos vivos, y específicamente en los árboles (Körner, 2007). El aumento en la temperatura y fluctuaciones en la cantidad y periodicidad de precipitación en algunos ecosistemas ocasiona una disminución en la salud de las especies, poniendo en riesgo de extinción a las poblaciones de dichas especies (Allen *et al.*, 2015; Martínez-Berdeja *et al.*, 2019; Matías, 2012); sin embargo, el cambio climático puede aumentar el periodo de crecimiento de algunas especies, por lo que esto se puede reflejar en un aumento en productividad de especies adaptadas a ambientes fríos (Menzel, 2000).

Pinus hartwegii es una especie que se distribuye en las montañas de mayor altitud en México, tales como la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Neovolcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y en las montañas de Centro América (Farjon *et al.*, 1997; Perry, 1991). En la montaña Tláloc se pueden encontrar árboles de esta especie desde los 3000 msnm en asociación con *Abies religiosa* Kunth Schltdl. et Cham y forma bosques puros entre 3500 y 4100 msnm. En México, esta es la única especie del género *Pinus* que está adaptada para

crecer a 4300 msnm, donde las bajas temperaturas y los vientos fuertes son frecuentes a lo largo del año (Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017; Farjon *et al.*, 1997; Perry, 1991). El crecimiento de las plantas de *P. hartwegii* está influenciado por condiciones climáticas locales como variación en temperatura, disponibilidad de humedad e intensidad y frecuencia del viento, como en otras especies que crecen en ecosistemas de altas elevaciones en las zonas montañosas (Case y Duncan, 2014). La temperatura cumple un papel importante en la fenología y crecimiento de las especies de árboles dominantes y en consecuencia en la estructura y función de los bosques de coníferas en zonas frías y templadas (Li *et al.*, 2021). El cambio climático influye en eventos fenológicos de las plantas, como en el periodo de crecimiento, fecha de rompimiento de latencia de las yemas en primavera y terminación de crecimiento de los brotes en verano (Jeong *et al.*, 2011; Shen *et al.*, 2014). Tasas menores de crecimiento se esperan en poblaciones ubicadas en las altitudes mayores de una montaña y a latitudes mayores, debido a la presencia de condiciones ambientales extremas (Rapp *et al.*, 2012).

Conocer las causas que promueven cambios en la iniciación del crecimiento de brotes apicales de árboles es importante para entender el cambio que pueden sufrir las comunidades vegetales como una consecuencia de cambios ambientales (Montgomery *et al.*, 2020), por lo que en el presente estudio se plantea el objetivo de comparar el crecimiento del brote apical de las plantas de *P. hartwegii* en unidades de muestreo en tres altitudes en la montaña Tláloc en el centro de México por un año. La hipótesis fue que el crecimiento inicial del brote apical tendrá mayor longitud y diámetro en un periodo mayor de crecimiento en las altitudes menores como consecuencia de condiciones ambientales favorables.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Tres unidades de muestreo se establecieron en un diseño de muestreo aleatorio en transecto-un punto aproximadamente cada 200 m de altitud en rodales de *Pinus hartwegii* en la montaña Tláloc (Cuadro 1, Figura 1) (de Gruijter *et al.*, 2007). Las dimensiones de cada unidad de muestreo fueron 20 x 50 m (1000 m²) formando un rectángulo. Un punto se marcó con una estaca, y una brújula se usó para colocar las otras tres estacas en cada vértice del rectángulo. La distancia de cada lado se midió con cinta de 30 m de longitud. El clima de la montaña Tláloc es templado con lluvias en verano con base en las variables ambientales que se obtuvieron a través del modelo Spline Model (Rehfeldt, 2006) (Cuadro 2). Este modelo se construyó con datos ambientales obtenidos

de 6000 estaciones meteorológicas ubicadas en latitud norte entre 13° 54' N y 33° N, y en longitud oeste entre 74° O y 117° O en los Estados Unidos de América, Canadá y México para el periodo 1961-1990 (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). La precipitación media anual es 1159 mm, la mayor precipitación se da entre abril y mayo, mientras que, la temperatura promedio anual es 6.2 °C.

Levantamiento de información

Se etiquetaron todas las plantas de altura menor a 2.5 m con una laminilla de aluminio dentro de la unidad de muestreo. Se contó el número de verticilos de cada una de las plantas. La edad de las plantas se estimó como el número de verticilos y adicionando dos años que es el tiempo que toma en promedio una planta de *P. hartwegii* para romper el estado cespitoso (Viveros-Viveros *et al.*, 2009). Se midió la altura total (m) con un flexómetro marca Truper®. Mensualmente, se midió la longitud y diámetro del brote apical de cada planta en las unidades de muestreo con un flexómetro (Truper®) y vernier (Truper®) de mayo a diciembre de 2021 y de enero a mayo de 2022; también, se registró el inicio y fin del crecimiento del brote apical.

Análisis estadístico

Los datos de todas las variables se analizaron con la prueba de Shapiro-Wilk para probar el supuesto de normalidad con el procedimiento PROC UNIVARIATE del programa SAS® PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute, 2012). La distribución de los datos de la mayoría de las variables, con excepción de diámetro del brote apical, no cumplió con el supuesto de normalidad, por lo que el análisis estadístico se hizo con la prueba de Kruskal-Wallis con el procedimiento PROC NPAR1WAY del programa SAS® PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute, 2012); posteriormente, se realizó la comparación entre altitudes con la prueba de pares Dwass-Steel-Critchlow-Fligner (DSCF) (SAS Institute, 2012). Por otro lado, los datos para diámetro del brote apical se analizaron con el procedimiento PROC GLIMMIX del programa SAS®/PC para Windows versión 9.4 (SAS Institute, 2012) con el modelo:

$$Y_{ij} = \mu + Alt_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde Y_{ij} es la variable respuesta, μ es la media poblacional, Alt_i es la i -ésima altitud y ε_{ij} es el error de muestreo.

Posterior al análisis de varianza de los datos de diámetro del brote se realizó una comparación de medias para altitudes con la prueba de Tukey-Kramer con el procedimiento LSMEANS-SAS/PC para Windows versión

9.4 (SAS Institute, 2012). Se calculó el coeficiente de correlación de Pearson con el procedimiento PROC CORR del programa de SAS para Windows versión 9.4 (SAS Institute, 2012).

RESULTADOS

Se detectaron diferencias ($P = 0.0037$) entre altitudes para el número de verticilos y edad. Específicamente, estas diferencias se presentaron entre la altitud de 3824 msnm y las otras dos altitudes; las plantas a los 3842 msnm presentaron el menor número de verticilos y menor edad (Cuadro 3).

Se encontraron diferencias ($P \leq 0.0001$) entre altitudes para altura de las plantas. La altura de las plantas de los 3824 msnm fue diferente ($P \leq 0.0001$) de la de 3629 y 4021 msnm. Las plantas con la altura promedio mayor se localizaron a los 3629 y 4021 msnm, mientras que las plantas con la altura promedio menor se ubicaron a los 3824 msnm (Cuadro 3). También se encontraron diferencias estadísticas ($P \leq 0.0001$) entre altitudes para diámetro del brote. Las plantas a los 4021 msnm presentaron el diámetro promedio mayor, mientras que las plantas a los 3824 msnm presentaron el valor promedio menor para esta variable (Cuadro 3).

Cuadro 1. Ubicación geográfica de las unidades de muestreo en rodales de *Pinus hartwegii* en tres altitudes en la Montaña Tláloc, México.

Unidades de muestro	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud (msnm)	Número de plantas
1	19° 24' 06"	98° 44' 09"	3629	49
2	19° 24' 17"	98° 43' 31"	3824	26
3	19° 24' 40"	98° 43' 02"	4021	20

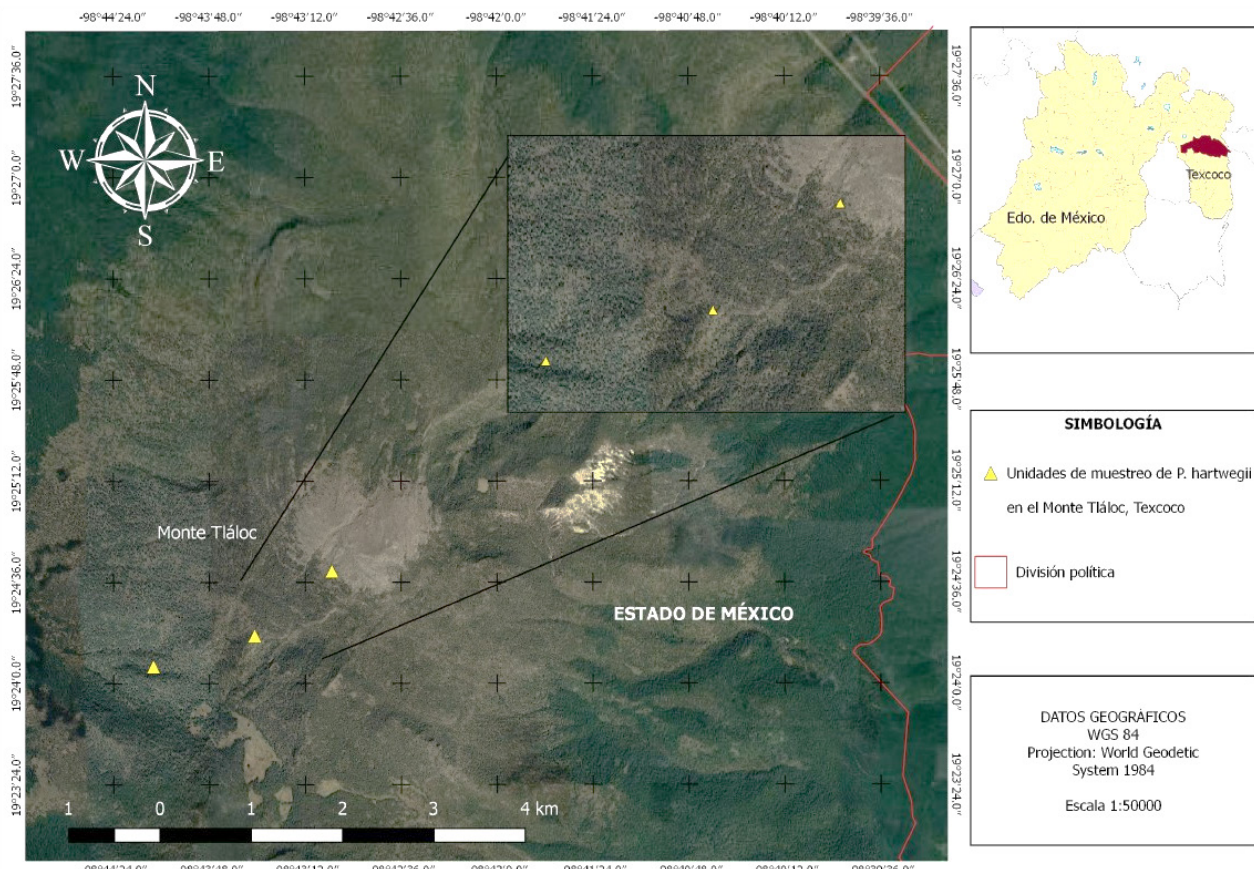


Figura 1. Ubicación de las unidades de muestreo de *Pinus hartwegii* en tres altitudes en la Montaña Tláloc.

Se detectaron diferencias ($P = 0.0225$) entre altitudes para la longitud del brote apical. La diferencia ($P = 0.0164$) para esta característica se dio entre las plantas de las altitudes de 3824 msnm y 4021 msnm. La longitud del brote después del día 200 del año fue mayor en las plantas a los 4021 msnm que en las plantas en las otras altitudes (Figura 2). Al final del periodo de evaluación, el mayor crecimiento del brote apical se dio en las altitudes menor y mayor (Cuadro 3, Figura 2). También, se observaron diferencias ($P = 0.0002$) entre altitudes para inició del desarrollo del brote apical. La diferencia para esta característica se dio entre las plantas de la altitud a los 3629 msnm con las de las otras dos altitudes (Cuadro 3). El desarrollo del brote apical inició primero en las plantas a los 3629 msnm (Figura 2). El crecimiento de los brotes inició alrededor del 13 de marzo en esta altitud, mientras que en las otras altitudes empezó hasta la primera y segunda semana de abril. De la

misma forma, se detectaron diferencias ($P = 0.0031$) entre altitudes para el número de días en que finalizó el periodo de crecimiento (Cuadro 3) y, se registraron diferencias ($P = 0.0138$) en el periodo de crecimiento de las plantas de *P. hartwegii*. Las plantas tuvieron el mayor periodo de crecimiento en la altitud de 4021 msnm (Cuadro 3).

Las correlaciones de longitud del brote con las variables ambientales fueron muy bajas y no significativas (Cuadro 4), mientras que aquellas del diámetro del brote con las variables ambientales fueron bajas, excepto con la precipitación promedio anual, la cual fue moderada, positiva y significativa (Cuadro 4); además, se registraron correlaciones bajas del inicio, finalización y periodo de crecimiento del brote apical con todas las variables ambientales (Cuadro 4).

Cuadro 2. Variables ambientales en tres altitudes en la Montaña Tláloc, México.

Variables ambientales	Altitud (msnm)		
	3629	3824	4021
Precipitación media anual (mm)	1117	1117	1243
Precipitación en abril-septiembre (mm)	964	1013	1063
Temperatura media anual (°C)	7.2	6.2	5.3
Temperatura media mínima mes más frío (°C)	-2	-2.4	-2.6
Temperatura media máxima mes más caliente (°C)	15.8	14.3	12.7
Última helada en primavera (día del año)	154	159	164
Primera helada en otoño (día del año)	261	258	257
Periodo libre de heladas (Número de días)	107	102	88

Cuadro 3. Valores promedios (\pm errores estándar) de variables de plantas de *Pinus hartwegii* en tres altitudes en el Montaña Tláloc, México.

Variable	Altitud (msnm)		
	3629	3824	4021
Número de verticilos	9.23 \pm 0.36 a [†]	4.55 \pm 0.86 b	7.95 \pm 0.77 a
Edad promedio de las plantas	11.23 \pm 0.36 a	6.25 \pm 0.86 b	9.95 \pm 0.77 a
Altura de las plantas (m)	1.37 \pm 0.08 a	0.70 \pm 0.14 b	1.39 \pm 0.15 a
Diámetro del brote apical (mm)	17.49 \pm 0.51 b	15.14 \pm 0.59 c	22.65 \pm 0.73 a
Longitud del brote apical (cm)	13.99 \pm 1.21 ab	10.87 \pm 0.93 b	19.53 \pm 2.37 a
Inicio del crecimiento (número de días)	74 \pm 2.20 b	101 \pm 6.60 a	86 \pm 2.34 a
Fin del crecimiento (número de días)	214 \pm 6.57 b	226 \pm 11.09 ab	263 \pm 9.71 a
Periodo del crecimiento (número de días)	140 \pm 6.93 b	125 \pm 13.86 b	177 \pm 9.80 a

[†]Medias con letras diferentes en las hileras son significativamente diferentes (Prueba DSCF, $P \leq 0.05$). La prueba de Tukey-Kramer se aplicó a los datos de diámetro del brote.

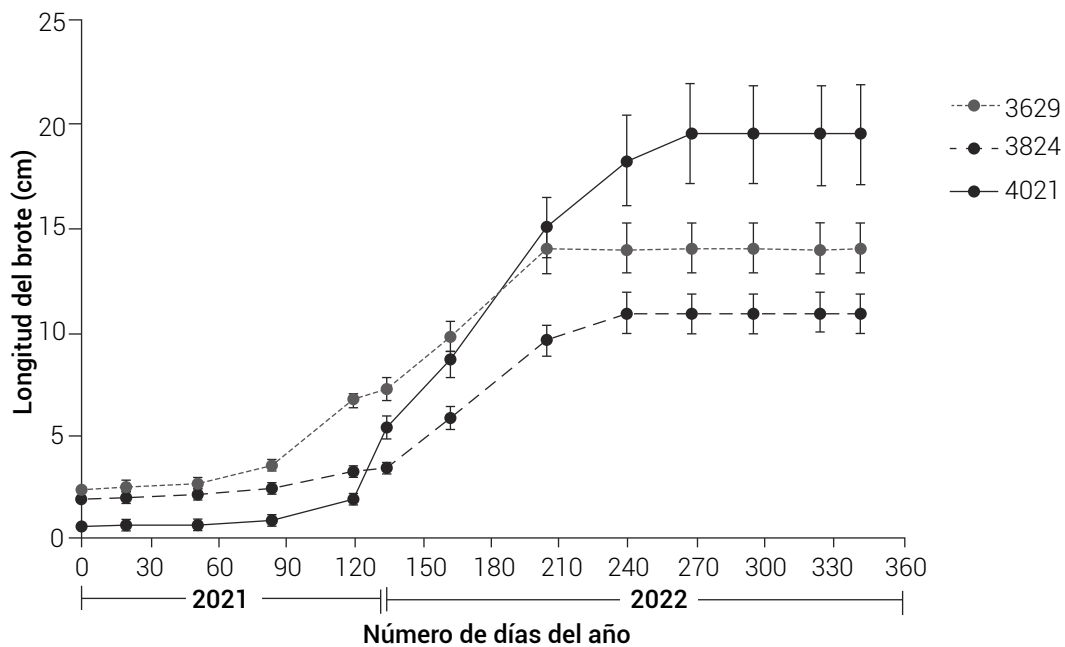


Figura 2. Desarrollo del brote apical de plantas de *Pinus hartwegii* en tres altitudes en la montaña Tláloc.

Cuadro 4. Coeficiente de correlación (significancia estadística en paréntesis) entre las variables dasométricas y fenológicas de brotes en plantas de *Pinus hartwegii* y variables ambientales en la Montaña Tláloc, México.

Variables ambientales	Brote		Periodo de crecimiento		
	Longitud	Diámetro	Inicio	Finalización	Longitud
Precipitación promedio anual	0.192 (0.0622)	0.605 (0.0001)	0.292 (0.0040)	0.351 (0.0005)	0.194 (0.0594)
Precipitación abril-septiembre	0.086 (0.0711)	0.380 (0.0002)	0.300 (0.0031)	0.348 (0.0005)	0.189 (0.0668)
Temperatura media anual	-0.176 (0.0882)	-0.361 (0.0005)	-0.313 (0.0020)	-0.344 (0.0006)	-0.180 (0.0810)
Temperatura mes más caliente	-0.190 (0.0657)	-0.387 (0.0002)	-0.295 (0.0037)	-0.350 (0.0005)	-0.192 (0.0623)
Temperatura mes más frío	-0.132 (0.2066)	-0.277 (0.0085)	-0.362 (0.0003)	-0.324 (0.0005)	-0.140 (0.1756)
Última helada de primavera	0.084 (0.0736)	0.377 (0.0003)	0.302 (0.0029)	0.348 (0.0006)	0.187 (0.0689)
Primera helada de otoño	-0.105 (0.3107)	-0.230 (0.0301)	-0.386 (0.0001)	-0.309 (0.0023)	-0.117 (0.2577)

DISCUSIÓN

El número de verticilos es un estimador de la edad de las plantas de *P. hartwegii* debido a que las especies del género *Pinus* emiten un verticilo por año en climas templados con una estación de lluvias bien definidas (Viveros-Viveros *et al.*, 2009); sin embargo, hay especies de este género en las que las plántulas no emiten verticilos en los primeros años de vida, debido a que presentan estado cespitoso, que se caracteriza por latencia de la yema apical del brote principal

de las plantas (Perry, 1991). La mayoría de las plantas de *P. hartwegii* rompen el estado cespitoso después de dos años de que las semillas germinan (Viveros-Viveros *et al.*, 2009). La mayoría de las plantas en la altitud de 3824 msnm presentaron una edad promedio menor que las plantas en las otras altitudes (Cuadro 3), por lo que la edad de las plantas puede ser una de las razones por la que éstas tienen una altura menor en esta altitud con respecto a las plantas en las otras dos altitudes incluidas en el presente estudio. También, los disturbios naturales pudieron afectar

el desarrollo de las plantas en esta unidad de muestreo debido a que en 2017 se presentó un incendio forestal en el rodal donde se estableció la unidad de muestreo en la altitud a los 3824 msnm.

Se esperaba que el diámetro y longitud del brote alcanzaran mayores dimensiones en las altitudes menores como consecuencia de condiciones ambientales más favorables que en los lugares ubicados a mayor altitud (Rehfeldt *et al.*, 2014); sin embargo, en la presente investigación, el diámetro del brote apical fue mayor en las plantas que crecieron en la altitud de 4021 msnm, donde la temperatura promedio y la del mes más frío fueron menores, aun cuando se encontraron bajos valores de asociación entre diámetro del brote apical y estas variables ambientales. El crecimiento mayor y la formación de bosques monoespecíficos reafirman que *P. hartwegii* está adaptado a crecer en clima frío (Chávez-Aguilar *et al.*, 2022; Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007; Manzanilla-Quiñones *et al.*, 2019). Por consiguiente, el aumento de la temperatura como producto del cambio climático puede ser un problema para *P. hartwegii* debido a que otras especies de árboles pueden moverse hacia mayores elevaciones en las montañas y dominar los ecosistemas que actualmente están ocupados por *P. hartwegii* (Sáenz-Romero *et al.*, 2010).

Otra razón para el mayor crecimiento del brote apical de las plantas en la altitud de 4021 msnm es por presentar un mayor periodo de crecimiento del brote apical, aun cuando se encontró que el crecimiento empieza y finaliza posteriormente en dicha altitud que en las otras dos; además, la probabilidad de que se presenten heladas tardías en primavera es mayor en la altitud de 4021 m, y el periodo libre de heladas es menor en ecosistemas ubicados a una altitud mayor (Cuadro 2). La baja asociación entre la presencia de heladas tardías y tempranas con el crecimiento de las plantas de *P. hartwegii* indica que las plantas de esta especie pueden continuar creciendo por un periodo más largo. Con base en lo antes descrito, puede afirmarse que esta especie tiene gran adaptabilidad para crecer en ambientes con probabilidad alta de heladas, ésta puede ser una de las razones para constituirse en la especie arbórea dominante en los ecosistemas de alta montaña en México y Centro América (Correa-Díaz *et al.*, 2021; Endara-Agramont *et al.*, 2013; Pérez-Suárez *et al.*, 2022).

La variación en la iniciación (27 días) del crecimiento del brote en *P. hartwegii* fue mayor que la variación en la iniciación (15 días) del periodo de crecimiento del brote de árboles de *P. albicaulis* Engelm., una especie que crece en

el oeste de Estados Unidos de América y Canadá (Warwell y Shaw 2018). También, la variación en la finalización del periodo de crecimiento del brote fue mayor en *P. hartwegii* con respecto a la de *P. albicaulis* (22 días) (Warwell y Shaw 2018). La finalización tardía de la estación de crecimiento puede representar una desventaja para los brotes debido a la probabilidad mayor de sufrir daños por heladas tempranas (Lindner *et al.*, 2010). Los árboles de *P. hartwegii* en el presente estudio tuvieron un periodo promedio de crecimiento similar al de los árboles de *P. sylvestris* L. *mongolica* (151 días) en las montañas Hinggan en China (Li *et al.*, 2021), pero mayor al de los árboles de *P. halepensis* Mill. (125 días) en el sur de Cataluña, España (Camarero *et al.*, 2022). Un periodo mayor de crecimiento puede ser ventajoso para un desarrollo mayor de los brotes de los árboles de una especie.

La descripción del alargamiento, diámetro, así como el inicio y finalización del crecimiento anual del brote terminal de *P. hartwegii* es una aportación útil para entender la dinámica de cambio de las poblaciones de esta especie y la posibilidad de adaptarse si se presentan cambios ambientales drásticos como temperaturas extremas o escasez de precipitación. También, esta información es importante para establecer estrategias de conservación y manejo de esta especie; sin embargo, es recomendable seguir buscando explicación sobre el comportamiento del crecimiento de *P. hartwegii* en la montaña Tláloc.

Es importante mencionar que los árboles adultos con mayores dimensiones en altura y diámetro de esta especie se encuentran entre los 3500 y 3800 msnm, mientras que árboles de porte bajo crecen entre los 3900 y 4100 msnm en la montaña Tláloc, por lo que la presente investigación genera algunas preguntas que se recomienda seguir investigando; por ejemplo, el hecho de que el mayor crecimiento del brote en *P. hartwegii* se diera en la altitud mayor (4021 msnm) ¿Es efecto del cambio climático? En futuras investigaciones se deben considerar otras variables ambientales como la temperatura diaria, frecuencia y velocidad del viento, cantidad de radiación solar, nutrimentos en el suelo, densidad arbórea, y la constitución genética de los árboles debido a que estas variables pudieran influir en la elongación y velocidad de crecimiento de los brotes de los árboles de esta especie; por ejemplo, la temperatura del viento es un factor que influye en el rompimiento de la yema e iniciación del crecimiento de brotes vegetativos de *Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenburg (Turcotte *et al.*, 2009); además, la radiación influye en el crecimiento del brote apical de *Pinus greggii* Engelm (Mendizabal-Hernández *et al.*, 2020).

CONCLUSIONES

El crecimiento anual del brote apical de las plantas de *Pinus hartwegii* fue mayor en la altitud con mayor elevación en la Montaña Tláloc, México. El crecimiento del brote inició primero en las plantas de *P. hartwegii* en la altitud menor y finalizó más tarde en la altitud mayor. El periodo de crecimiento del brote fue mayor en la elevación mayor. La relación entre las características de crecimiento, iniciación, finalización y longitud del periodo de crecimiento fue baja con las características ambientales, excepto entre el diámetro del brote y la precipitación promedio anual.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al CONAHCYT por la beca recibida durante los estudios de posgrado. También, se agradece al Colegio de Postgraduados por el apoyo económico para el desarrollo de la investigación. Un especial reconocimiento a la Candidata a doctora en ciencias Karem Arlette Andrade Gómez por el apoyo en la toma de datos; además, se agradece a los ejidos San Pablo Ixayoc, Tequexquinahuac, Nativitas, San Dieguito y San Miguel Tlaixpan del municipio de Texcoco, Estado de México por las facilidades brindadas para realizar la presente investigación.

BIBLIOGRAFÍA

- Alfaro-Ramírez F. U., J. T. Arredondo-Moreno, M. Pérez-Suárez y Á. R. Endara-Agramont (2017) Ecotono del límite superior del bosque de *Pinus hartwegii* Lindl.: estructura y límites altitudinales en el Nevado de Toluca, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 23:261-273, <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2016.10.055>
- Allen C. D., D. D. Breshears and N. G. McDowell (2015) On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6:1-55, <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Case B. S. and R. P. Duncan (2014) A novel framework for disentangling the scale-dependent influences of abiotic factors on alpine treeline position. *Ecography* 37:838-851, <https://doi.org/10.1111/ecog.00280>
- Camarero J. J., F. Campelo, M. Colangelo, C. Valeriano, A. Knorre, G. Solé and A. Rubio-Cuadrado (2022) Decoupled leaf-wood phenology in two pine species from contrasting climates: Longer growing seasons do not mean more radial growth. *Agricultural and Forest Meteorology* 327:109223, <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.109223>
- Chávez-Aguilar G., G. V. Campos-Ángeles y M. Pérez-Suárez (2022) Estructura y composición del bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. en su distribución altitudinal en el Nevado de Toluca. *Revista Mexicana de Ciencias forestales* 13: 54-76, <https://doi.org/10.29298/rmcf.v13i74.1257>
- Correa-Díaz A., A. Gómez-Guerrero and E. Velasco-Bautista (2021) A close up of daily temperature and moisture in two Mexican high-elevation forests. *Madera y Bosques* 7:e2732206, <https://doi.org/10.21829/myb.2021.2732206>
- Endara-Agramont A. R., R. Calderón-Contreras, G. Nava-Bernal and S. Franco-Maass (2013) Analysis of fragmentation processes in high-mountain forests of the centre of Mexico. *American Journal of Plant Sciences* 4:697-704, <https://doi.org/10.4236/ajps.2013.43A088>
- Farjon A., A. Pérez de la Rosa and B. T. Styles (1997) Field Guide to the Pines of México and Central America. Royal Botanic Gardens. Kew, UK. 151 p.
- Gómez-Mendoza L. and L. Arriaga (2007) Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biology* 21:1545-1555, <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00814.x>
- de Guijter J., D. Brus, M. Bierkens and M. Knotters (2007) Sampling for Natural Resources Monitoring. Springer. Dordrecht, the Netherlands. 332 p.
- Jeong S. J., C. H. Ho, H. J. Gim and M. E. Brown (2011) Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982-2008. *Global Change Biology* 17:2385-2399, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02397.x>
- Körner C. (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Li J., F. Song, Y. Jin, R. Yun, Z. Chen, Z. Lyu, ... and D. Cui (2021) Critical temperatures controlling the phenology and radial growth of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* on the southern margin of a cold temperate coniferous forest. *Ecological Indicators* 126:107674, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107674>
- Lindner M., M. Maroschek, S. Netherer, A. Kremer, A. Barbati, J. García-Gonzalo, ... and M. Marchetti (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259:698-709, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023>
- Manzanilla-Quiñones U., O. A. Aguirre-Calderón, J. Jiménez-Pérez, E. J. Treviño-Garza y J. I. Yerena-Yamalle (2019) Distribución actual y futura del bosque subalpino de *Pinus hartwegii* Lindl. en el Eje Neovolcánico Transversal. *Madera y Bosques* 25:e2521804, <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2521804>
- Martínez-Berdeja A., J. A. Hamilton, A. Bontemps, J. Schmitt and J. W. Wright (2019) Evidence for population differentiation among Jeffrey and Ponderosa pines in survival, growth and phenology. *Forest Ecology and Management* 434:40-48, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.009>
- Matías L. (2012) Cambios en los límites de distribución de especies arbóreas como consecuencia de las variaciones climáticas. *Ecosistemas* 21:91-96, <https://doi.org/10.7818/ECOS.2012.21-3.12>
- Mendizabal-Hernández L. C., J. Alba-Landa, J. Márquez R., E. O. Ramírez-García, H. Cruz J. y N. Martínez D. (2020) Crecimiento vegetativo de *Pinus greggii* Engelm. en Cerro de León, Villa Aldama, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 22:17-24.
- Menzel A. (2000) Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *International Journal of Biometeorology* 44:76-81, <https://doi.org/10.1007/s004840000054>
- Montgomery R. A., K. E. Ricea, A. Stefanskia, R. L. Richa and P. B. Reich (2020) Phenological responses of temperate and boreal trees to warming depend on ambient spring temperatures, leaf habit, and geographic range. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117:10397-10405, <https://doi.org/10.1073/pnas.1917508117>
- Pérez-Suárez M., J. E. Ramírez-Albores, J. J. Vargas-Hernández and F. U. Alfaro-Ramírez (2022) A review of the knowledge of Hartweg's Pine (*Pinus hartwegii* Lindl.): current situation and the need for improved future projections. *Trees* 36:25-37, <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02221-9>
- Perry J. P. (1991) The Pines of Mexico and Central America. Timber Press. Portland, Oregon, USA. 231 p.
- Rapp J. M., M. R. Silman, J. S. Clark, C. A. J. Girardin, D. Galiano and R. Tito (2012) Intra- and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology* 93:2061-2072, <https://doi.org/10.1890/11-1725.1>
- Rehfeldt G. E. (2006) A spline model of climate for the Western United States. General Technical Report RMRS-GTR-165. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Fort Collins, Colorado, USA. 21 p, <https://doi.org/10.2737/RMRS-GTR-165>
- Rehfeldt G. E., L. P. Leites, J. B. St. Clair, B. C. Jaquish, C. Sáenz-Romero, J. López-Upton and D. G. Joyce (2014) Comparative genetic

- responses to climate in the varieties of *Pinus ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii*: clines in growth potential. *Forest Ecology and Management* 324:138-146, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.041>
- Sáenz-Romero C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu and B. A. Richardson (2010) Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102:595-623, <https://doi.org/10.1007/s10584-009-9753-5>
- SAS Institute (2012) Guide for SAS® 9.4 Foundation for Microsoft Windows for x64. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, USA. 47 p.
- Shen M., Y. Tang, J. Chen, X. Yang, C. Wang, X. Cui, ..., and N. Cong (2014) Earlier-season vegetation has greater temperature sensitivity of spring phenology in Northern hemisphere. *PLoS ONE* 9:e88178, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088178>
- Turcotte A., H. Morin, C. Krause, A. Deslauriers and M. Thibeault-Martel (2009) The timing of spring rehydration and its relation with the onset of wood formation in black spruce. *Agricultural and Forest Meteorology* 149:1403-1409, <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.03.010>
- Viveros-Viveros H., C. Sáenz-Romero, J. J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, G. Ramírez-Valverde and A. Santacruz-Varela (2009) Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology and Management* 257:836-842, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.021>
- Warwell M. V. and R. G. Shaw (2018) Phenotypic selection on growth rhythm in whitebark pine under climatic conditions warmer than seed origins. *Journal of Evolutionary Biology* 31:1284-1299, <https://doi.org/10.1111/jeb.13301>