



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Factores asociados a la fenología de *Pinus
hartwegii* Lindl.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Fernando Franquiz Domínguez

Director de Tesis

Dra. Susana Guillén Rodríguez

Tlaxcala, Tlax.

Diciembre de 2018



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Factores asociados a la fenología de *Pinus
hartwegii* Lindl.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

P r e s e n t a

Fernando Franquiz Domínguez

Comité Tutorial

Dra. Susana Guillén Rodríguez

Dr. José Luis Martínez y Pérez

Dr. Lázaro Rafael Sánchez Velázquez

Dr. Leonel López Toledo

Tlaxcala, Tlax.

Diciembre de 2018

Financiamiento

Programa de Infraestructura Científica y Tecnológica 2016, proyecto “Dinámica de la regeneración de bosques de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* en el Parque Nacional La Malinche” (clave 268720).

Beca de maestría CONACYT (Número: 790841).



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado
Posgrado en Ciencias Biológicas



COORDINACIÓN POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Fernando Franquiz Domínguez** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: **“Factores asociados a la Fenología de *Pinus hartwegii* Lind”**.


Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., 7 DICIEMBRE DE 2018


DRA. SUSANA GUILLEN RODRIGUEZ

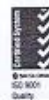

DR. JOSE LUIS MARTINEZ Y PEREZ


DR. LÁZARO RAFAEL SÁNCHEZ VELÁSQUEZ


DR. HÉCTOR VIVEROS VIVEROS


DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA

Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:
ISO 9001:2015-NMX-CC-9001-IMNC-2015



Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala por mi formación académica.

Al consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada durante la maestría (790841).

A los miembros del comité tutorial Dra. Susana Guillén Rodríguez, Dr. José Luis Martínez y Pérez, Dr. Lázaro Rafael Sánchez Velázquez, Dr. Leonel López Toledo por su tiempo y dedicación para que este proyecto fuera posible.

Agradecimientos a título personal

A mi familia, por el apoyo incondicional que siempre me ha brindado en cualquier decisión y proyecto que inicio.

A mi director de tesis Dra. Susana Guillén Rodríguez quien siempre me motivo a superarme y sin su apoyo y guía esto no hubiera sido posible.

A mi comité tutorial, que guiaron este proyecto y mi formación académica.

A Erik Gutiérrez Mesa y Don Vidal por su apoyo en campo y por su amistad.

A los compañeros de generación por los momentos compartidos en clase, por su compañerismo y amistad.

Resumen

Pinus hartwegii es el único pino en México que se desarrolla en altitudes que oscilan entre 2,800 y 4000 msnm. Esta especie conforma bosques que albergan una alta biodiversidad, sin embargo, también son afectados por diversos disturbios naturales y antropogénicos, por lo que registran una importante disminución en la producción y calidad de las semillas que ha tenido como consecuencia baja regeneración natural. El cambio climático representa una amenaza adicional para estos bosques que podría tener efectos negativos muy rápidos. En las altas montañas la variación ambiental presente a lo largo del gradiente altitudinal tiene efectos en el rendimiento general de los individuos, así, podemos esperar cambios en las condiciones de estrés e inversión reproductiva. Nuestro objetivo fue describir y caracterizar los patrones fenológicos de *Pinus hartwegii* en un gradiente ambiental en La Malinche. En las laderas norte y sur se determinaron tres pisos altitudinales donde se eligieron 24 individuos en los que se observó y monitoreo la fenología vegetativa, masculina (liberación de polen) y femenina (receptividad de polen y liberación de semillas) y las condiciones ambientales durante un año. La ladera norte es la más húmeda y fría, y las altitudes altas de ambas laderas son las más frías y secas de las tres elevaciones monitoreadas. La liberación de polen presenta la mayor sincronía en la parte norte (abril y mayo), destacando en este aspecto las altitudes altas de ambas laderas. En la ladera sur la receptividad de polen presenta la mayor sincronía (mayo) presentando los valores más altos en las altitudes altas para ambas laderas. La liberación de semillas presenta la mayor sincronía en la ladera sur (noviembre, diciembre, enero) y la altitud media es la más sincrónica en ambas laderas. Las condiciones de temperatura y humedad adecuadas para el rendimiento reproductivo de las poblaciones *P. hartwegii* podrían estar ascendiendo debido al cambio climático.

Palabras clave: Alta montaña, Faja Volcánica Transmexicana, gradiente ambiental, Parque Nacional La Malinche.

Índice

1. Introducción	1
2. Antecedentes	5
2.1 Fenología reproductiva.....	5
2.2 Fenología en gradientes ambientales.....	7
2.3 Inversión reproductiva.....	10
2.3 Adaptación y cambio climático.....	12
2.4 Especie de estudio	15
2.5 La Malinche, problemática actual	17
3. Justificación.....	19
4. Objetivos	20
5. Hipótesis.....	21
6. Metodología	22
6.1 Área de estudio.....	22
6.1.1 Sitios de estudio	24
6.2 Selección de los individuos de estudio.....	25
6.3 Caracterización del desarrollo de los eventos fenológicos.....	26
6.3.1 Vegetativo	26
6.3.2 Fase reproductiva masculina	27
6.3.3 Fase reproductiva femenina	28
6.5 Sincronía reproductiva	30
Categoría de sincronía.....	30
Descripción	30
6.6 Comparación de los periodos de duración de las etapas reproductivas en diferentes altitudes....	31
6.7 Monitoreo de las condiciones ambientales.....	31
6.8 Análisis estadístico.....	32
7. Resultados	33
8. Discusión.....	54
9. Conclusiones	60
10. Recomendaciones.....	61
11. Referencias.....	62

Índice de figuras

Figura 1. Individuo de <i>P. hartwegii</i> en su límite de distribución altitudinal superior.....	16
Figura 2. Ubicación geográfica del PNLM entre los estados de Puebla y Tlaxcala.	22
Figura 3. Ubicación de los pisos altitudinales seleccionados en la ladera Norte y Sur en el PNLM para el estudio de la fenología de <i>Pinus hartwegii</i>	25
Figura 4. Etapas del desarrollo vegetativo de <i>Pinus hartwegii</i> , (a) Vi: inicio, (b) Vii: desarrollo, y (c) Viii: maduración.....	26
Figura 5. Etapas de la fase reproductiva masculina de <i>Pinus hartwegii</i> , (a) EMi: inicio, (b) EMii: liberación de polen, y (c) EMiii: fin de la liberación de polen.....	27
Figura 6. Etapas de la fase reproductiva femenina, (a) EFi Inicio, (b) EFii desarrollo, y (c) EFiii maduración.....	28
Figura 7. Dataloggers HOBO con cubierta y ubicado en una copa de <i>Pinus hartwegii</i>	31
Figura 8. Temperaturas en las diferentes altitudes de las laderas norte y sur del PNLM. Tem: temperatura promedio, Max: temperatura máxima, Min: temperatura mínima, A: altitud alta (azul), M: altitud media (verde) y B: altitud baja (amarillo).....	34
Figura 9. Humedad relativa en las diferentes altitudes de las laderas norte y sur del PNLM. Hum: humedad promedio, Max: humedad máxima, Min: humedad mínima, A: altitud alta (azul), M: altitud media (verde) y B: altitud baja (amarillo).	36
Figura 10. Ciclo fenológico de <i>P. hartwegii</i> de dos años. Fase vegetativa en color verde (etapas Vi: inicio, Vii: desarrollo y Viii: maduración); Fase masculina en color azul (etapas Mi: inicio, Mii: desarrollo y Miii: maduración) y; Fase femenina en color rosa (etapas Fi: inicio, Fii: desarrollo y Fiii: maduración).....	37
Figura 11. Línea del tiempo que representa la fenología vegetativa de <i>P. hartwegii</i> observado en el año 2017 en la ladera norte y sur del PNLM. La intensidad del color representa las diferentes etapas observadas claro: inicio, intermedio: desarrollo, e intenso: fin de la etapa.	40
Figura 12. Línea del tiempo que representa la fenología masculina de <i>P. hartwegii</i> observado en el año 2017 en la ladera norte y sur del PNLM. La intensidad del color representa las diferentes etapas observadas claro: inicio, intermedio: desarrollo, e intenso: fin de la etapa.	41
Figura 13. Línea del tiempo que representa la fenología femenina de <i>P. hartwegii</i> observado en el año 2017 en la ladera norte y sur del PNLM. La intensidad del color representa las diferentes etapas observadas claro: inicio, intermedio: desarrollo, e intenso: fin de la etapa.	42
Figura 14. Promedio de número de días y E.E. en que ocurren las fases reproductivas masculina y femenina desde el 3 de marzo de 2017 en la ladera norte y sur en tres altitudes en el PNLM. Altitudes, azul: alta, verde: media y amarillo: baja.	44
Figura 15. Promedio de número de días y E.E. en que ocurren las fases reproductivas masculina y femenina por DAP desde el 3 de marzo de 2017 en la ladera norte y sur en tres altitudes en el PNLM. Altitudes, azul: alta, verde: media y amarillo: baja. Clases diamétricas, DAPi: clase uno, DAPii: clase dos y DAPiii: clase tres.....	45
Figura 16. Intensidad (número de individuos) con la que se observaron las diferentes fenofases a través del tiempo en tres altitudes (A: alta, M: media; B: baja) de la ladera norte y sur en el PNLM. Verde: inicio del crecimiento vegetativo, amarillo: inicio del crecimiento de conos masculinos, azul: liberación de polen, rosa: receptividad de polen, y café: liberación de semillas. Individuos en los que se presenta la etapa, α: 1-25%, β: 26-50%, γ: 51-75% y δ: 76-100%.....	48

Figura 17. Intensidad (número de individuos) con la que se observaron las diferentes fenofases a través del tiempo en cuanto a DAP (DAP1 : diámetro 1, DAP2 : diámetro 2; DAP3 : diámetro 3) de la ladera norte y sur en el PNLM. Verde : inicio del crecimiento vegetativo, amarillo : inicio del crecimiento de conos masculinos, azul : liberación de polen, rosa : receptividad de polen y café : liberación de semillas. Individuos en los que se presenta la etapa, α : 1-25%, β : 26-50%, γ : 51-75% y δ : 76-100%	49
Figura 18. Sincronía en la fenología masculina (liberación de polen) y femenina (receptividad al polen) en tres pisos altitudinales de las laderas norte y sur del PNLM en los meses de abril, mayo y junio.....	50
Figura 19. Ubicación espacial de las variables. LibS , liberación de semillas; veg , estructuras vegetativas; LibP , liberación de polen; RecP , receptibilidad de polen; Tmi , temperatura mínima; Tmx , temperatura máxima; Hmi , humedad mínima; Hmx , humedad máxima; S , ladera sur; N , ladera norte; A , altitud alta; M , altitud media y B , altitud baja.....	53

Índice de tablas

Tabla 1. Pisos altitudinales térmicos para la región Puebla-Tlaxcala. Tomado de Lauer y Stiehl, 1973.	23
Tabla 2. Colores asignados a diferentes etapas fenológicas para describir cambios porcentuales en tiempo.	30
Tabla 3. Categoría que mide la sincronía del estado reproductivo en una población. Tomado de Vázquez-Ramírez, 2014.	30
Tabla 4. Análisis de varianza la temperatura en promedio, máxima y mínima registrada en las diferentes altitudes de la ladera norte y sur en el PNLM, periodo 2017-2018.	33
Tabla 5. Análisis de varianza de la humedad relativa promedio, máxima y mínima registrada en las diferentes altitudes de la ladera norte y sur en el PNLM, periodo 2017-2018.	35
Tabla 6. Análisis de devianza del periodo de duración de las etapas fenológicas de surgimiento de los estróbilos masculinos, liberación de polen y respectividad de <i>P. hartwegii</i> en individuos de tres diferentes clases diamétricas ubicados en tres altitudes de las laderas norte y sur del PNLM.	43
Tabla 7. Estadísticos del análisis de correspondencia de diferentes variables que influyen en la fenología de <i>P. hartwegii</i> en el PNLM.	51

1. Introducción

En México los bosques de pino están ampliamente distribuidos. Se encuentran desde el extremo norte de Baja California hasta las Sierras de Chiapas cruzando el país a través de las cadenas montañosas que conforman la Sierra Madre Occidental, el Eje Volcánico Transversal (EVT), la Sierra Madre de Sur y la Sierra Norte de Oaxaca; abarcando 17 estados y una superficie de 21 millones de hectáreas (CONAFOR 2013). Se estima que en México se distribuyen más del 50% del total de especies del género *Pinus* registradas en el mundo (Challenger y Soberón 2008) de las que 85% son endémicas y/o tienen una distribución muy reducida (Farjon y Styles 1997). En el país, la mayoría de la masa forestal conformada por pinos se desarrolla entre 1,500 y 3,000 m snm, sin embargo, algunas especies llegan a desarrollarse a elevaciones mayores. Entre estas especies se encuentra *Pinus hartwegii* cuyos individuos constituyen el único tipo de bosque en México que alcanza el límite superior de la vegetación arbórea que se ubica aproximadamente a los 4,000 m de altitud (Beaman 1962). Por las elevaciones en las que llega a desarrollarse, esta especie es comúnmente conocida como “pino de las alturas”, se desarrolla en altitudes que oscilan entre los 2,800 y los 4,000 m aunque algunos individuos han sido registrados hasta a los 4,200 m (Farjon y Styles 1997).

Pinus hartwegii es muy importante desde el punto de vista ecológico porque conforma bosques que albergan una biodiversidad importante, por ser el hábitat y fuente de alimento para la fauna silvestre, principalmente. También proveen a las poblaciones humanas de importantes servicios ecosistémicos entre los que destacan la captura de carbono y la regulación del ciclo hidrológico (Musálem y Solís 2000, García y González 2003, Ramírez-Herrera *et al.* 2005), y tienen un alto valor económico porque constituyen una fuente importante de madera y leña, además de recursos forestales no maderables como los hongos comestibles. *P. hartwegii* se distribuye en ecosistemas de alta montaña, que en el territorio mexicano ocupan solamente el 1%. A pesar de su alta importancia, estos ecosistemas han sido afectados por diferentes disturbios que tienen su origen en las actividades humanas, de manera que la mayoría de las poblaciones del “pino de las alturas” se encuentran fragmentadas y/o aisladas. Además, para *P. hartwegii* como para otras especies que se distribuyen en las

montañas el cambio climático representa una amenaza adicional que por la velocidad con la que está ocurriendo podría tener efectos negativos muy rápidos sobre sus poblaciones (Allen 2009, Valdés-Ramírez 2011). En diferentes cadenas montañosas del país en los últimos años se ha registrado una importante declinación forestal en diferentes tipos de bosque incluyendo a los de *P. hartwegii* donde ya es posible observar defoliación, ataques de plagas (muérdago) y enfermedades, baja producción de semillas y disminución en el reclutamiento de individuos, esto podría estar asociado con el cambio climático (Iglesias *et al.* 1999, Solís 2002, Endara *et al.* 2013, Portillo 2017).

Con el cambio climático se espera que ocurra un desequilibrio a todos los niveles de organización ecológica. A nivel poblacional se esperan cambios en la distribución latitudinal y altitudinal de los individuos, a nivel de comunidades podría cambiar la composición de las especies, y esto a su vez, propiciará cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (McCarthy 2001). Se prevé que al ocurrir modificaciones en el equilibrio dinámico de los bosques la abundancia relativa de especies cambie, y con ello que la biodiversidad decline (Williams 2007).

Globalmente se está detectando un número creciente de episodios de mortalidad forestal debido a que cada vez son más frecuentes los períodos largos de sequía y/o de calor extremos asociados claramente al cambio climático (Allen *et al.* 2010). Se estima que entre el 60 y el 70% de los bosques templados en México podrían resultar afectados por este fenómeno (Zuñiga y Peña 2009). Además en estos ecosistemas el desarrollo y crecimiento de las plantas están determinados por rangos de temperatura específicos, de manera que al cambiar las condiciones climáticas pueden ocurrir desfases fenológicos que podrían tener graves consecuencias. En este contexto los estudios fenológicos son una herramienta importante que puede proveer de conocimiento clave que puede ser incorporado en los modelos predictivos de cambio climático (IPCC 2014).

En las montañas, las condiciones ambientales difieren a lo largo del gradiente altitudinal (Körner 2007), por esta razón la ocurrencia de especies a través del gradiente también difiere. Cada especie ha desarrollado lentamente algunas adaptaciones que le permiten sobrevivir dentro de rangos específicos de condiciones, al distribirse en un gradiente altitudinal

encuentran sus niveles óptimos en la parte media de distribución y las condiciones más estresantes en los extremos, por lo que la estructura de las poblaciones asimismo también cambia a través del gradiente altitudinal (Mátyás *et al.* 2010, Quiroga y Premoli 2013). Estudios realizados en ecosistemas de montaña han registrado que las zonas de baja altitud presentan mayor temperatura y estrés hídrico respecto a las zonas de mayor elevación (Sáenz-Romero *et al.* 2006). Ante las variaciones climáticas las especies vegetales arbustivas y arbóreas pueden responder con cambios fenológicos y en algunos casos llegan a presentarse diferencias genéticas entre poblaciones (Vera 1995, Olivas *et al.* 2014, Premoli y Mathiasen 2011). Específicamente en coníferas se ha encontrado que las diferencias ambientales que se experimentan a lo largo del gradiente altitudinal ocasionan cambios fenotípicos hasta cierto límite debido a la plasticidad fenotípica y diferencias genéticas entre poblaciones (Sáenz-Romero *et al.* 2012). Estos procesos ocurren lentamente sin comprometer la permanencia de las poblaciones a lo largo del tiempo como sí ocurre con el cambio climático.

En ecosistemas de montaña, al haber variaciones climáticas drásticas en distancias relativamente cortas (Körner 2007) se espera que los desplazamientos de las especies inducidos por el cambio climático posiblemente tiendan a ser hacia diferente altitud u orientación en la misma región montañosa (Sáenz-Romero *et al.* 2009). Algunas proyecciones de cambio climático para México establecen que las condiciones actuales de precipitación y temperatura se ubicarán a altitudes al menos 175 m por arriba de lo encontrado actualmente, por lo que se espera la expansión de encinares arbustivos a expensas del bosque templado y la extinción de especies de pisos altitudinales elevados (Zacarías y Castillo 2010) como *P. hartwegii*.

Una manera de explorar los efectos potenciales del cambio climático en las especies forestales es determinar los rasgos de rendimiento reproductivo de las poblaciones en el gradiente altitudinal (Viveros-Viveros *et al.* 2009, Alberto *et al.* 2011). En las altas montañas esto es posible observarlo debido a la variación ambiental presente a lo largo del gradiente altitudinal teniendo diferentes efectos en el rendimiento general de los individuos (Ruiz-Talonia *et al.* 2014). Así, podemos esperar cambios en las condiciones de estrés e inversión reproductiva de los individuos (Leal-García 2013, López-Toledo 2017).

La baja producción de semillas tiene repercusiones graves para la regeneración natural de los bosques, debido a que esta última depende totalmente de los procesos en que están involucradas las semillas, es decir, desde los procesos de desarrollo de las estructuras reproductivas (primordios florales) hasta procesos subsecuentes como la dispersión, sus niveles y tipos de depredación, la formación de bancos de semillas, su latencia y su capacidad para germinar, además de la supervivencia de las plántulas durante su establecimiento hasta la etapa juvenil (Montenegro y Vargas 2008). Todos los procesos fisiológicos relacionados con la regeneración natural dependen de las condiciones ambientales, debido a que estas marcan el inicio y final de sus ciclos fenológicos y de las interacciones bióticas. Algunos estudios realizados con coníferas confirman la importancia del clima en las fases claves de la maduración del cono, limitando o aumentando la producción de semillas (Calama *et al.* 2011, Keyes y Manso 2015, Mutke *et al.* 2005). Asimismo, ocurre con otros procesos fenológicos como la producción de polen y la receptividad, que están estrechamente relacionados con la producción de semillas, por lo tanto, el clima debe ser uno de los factores a analizar en los estudios fenológicos.

La reproducción en las plantas tiene altos costos energéticos, tomando en cuenta que en el gradiente altitudinal el nivel de estrés de los individuos difiere, entonces se puede esperar variación en el desempeño de los individuos en términos de inversión (Bazzaz 1997, Obeso 2002). Dentro del rango de distribución de las especies se ha encontrado que los individuos de las poblaciones marginales (extremos inferiores y superiores) se encuentran fuera de sus rangos óptimos presentando valores bajos de producción de semillas, tasas de germinación y crecimiento como resultado de la exposición periódica a eventos climáticos extremos como sequías en el límite altitudinal inferior, también llamado límite xérico de acuerdo con Mátyás *et al.* (2010) y las heladas (en el límite superior) en comparación con las poblaciones centrales (Gonzalo-Turpin y Hazard 2009, Quiroga y Premoli 2013, López-Toledo 2017).

Por su orografía, la montaña La Malinche es un área idónea para realizar estudios fenológicos en un gradiente altitudinal y ambiental. En La Malinche se distribuye de manera natural *Pinus hartwegii* en cuyas poblaciones se ha registrado que la regeneración es poco frecuente y con variaciones en las diferentes laderas y pisos altitudinales (Portillo 2017), por lo que diferentes

factores bióticos y abióticos podrían estarla afectando. Además, para la especie y para el Parque Nacional La Malinche (PNLM) no se tienen estudios ecológicos (floración, dispersión de semillas, banco de semillas y plántulas, germinación, sobrevivencia y establecimiento) que ayuden a entender su dinámica de regeneración, las adaptaciones locales que pudieran tener las diferentes poblaciones a través de un gradiente altitudinal y la plasticidad fenotípica de la especie. Este tipo de estudios son cruciales para contribuir en el manejo y conservación de la especie.

2. Antecedentes

2.1 Fenología reproductiva

La fenología estudia los eventos biológicos que se presentan periódicamente acomodados a ritmos estacionales y que tienen relación con el clima y el curso anual del tiempo atmosférico en un determinado lugar (Cara y Mestre 2006). A través del estudio de la fenología, se tratan de establecer las posibles causas de la presencia o ausencia de determinados eventos y su relación con factores bióticos y abióticos (Talora y Morellato 2000, Vílchez y Rocha 2004). En las especies vegetales se ha determinado que entre los factores abióticos que tienen mayor influencia en la variación temporal de los eventos reproductivos están el periodo temporal de incidencia de radiación solar, la humedad relativa, la temperatura y la precipitación (Vílchez y Rocha 2004). Estos mismos factores se ha observado en bosques latifoliados y de coníferas que influyen en la formación y desarrollo de estróbilos femeninos y masculinos (Owens y Blake 1985).

Dentro del ciclo de vida de las plantas los eventos fenológicos son divididos de acuerdo a su naturaleza y se reconocen dos tipos: los vegetativos y los reproductivos que incluyen el crecimiento y caída de las hojas y la floración y fructificación, respectivamente (Williams-Linera y Meave 2002). El estudio de la floración y fructificación se realiza a partir de observar directamente a los individuos en campo y reconocer las fenofases o etapas de desarrollo, i.e. el crecimiento de las yemas florales o la maduración de los frutos. La presencia de las fenofases

se puede definir de una forma cuantitativa (i.e. el número de frutos de una rama), semi-cuantitativa (i.e. el 50% de la copa con frutos) o de una forma cualitativa (i.e. presencia o ausencia de frutos) (Vázquez-Ramírez 2014).

El manejo y conservación de los ecosistemas pueden mejorar de manera significativa con un mayor entendimiento de los factores que disparan, regulan y controlan los ciclos de las plantas y sus diferencias entre especies, poblaciones y comunidades (Polgar y Primack 2011). A pesar de que existe una fuerte conexión entre fenología y el cambio climático (IPCC 2014), su relevancia e implicaciones para la conservación y el manejo son poco entendidas. Las implicaciones ante los escenarios previstos de cambio climático incluyen la asincronía entre floración y polinización o fructificación y dispersión, y con ello se puede perder la conectividad y el flujo génico a través del polen y el movimiento de semillas entre poblaciones, generando paisajes fragmentados con cambios importantes en los procesos ecosistémicos (González-Maya *et al.* 2010).

Las fenofases de un árbol no son independientes entre sí, aunque la polinización, la dispersión y la germinación de semillas sean procesos que habitualmente se tratan por separado. La floración antecede el desarrollo y formación de semillas, su dispersión y germinación. De modo semejante, la foliación y la floración pueden estar correlacionadas (Costa 2002). Al analizar registros de floración de 89 especies herbáceas y arbustivas con floración bianual por un periodo de 30 años Abu-Asab *et al.* (2001) observaron la ampliación del periodo de floración, la primera floración (primavera) mostró un adelanto de 3.2 a 46 días, en tanto que la segunda (otoño) se retardó de 3.1 a 10.4 días y esto está correlacionado directamente con el incremento local de las temperaturas mínimas. Por su parte Menzel y Fabian (1999) asimismo al analizar los registros fenológicos en especies herbáceas, arbustivas y árboles europeos durante 30 años reportan una ampliación del periodo correspondiente al crecimiento siendo de 6 y 4.8 días en primavera y otoño, respectivamente; estas observaciones llevan a la necesidad de ajustar los programas de manejo forestal periódicamente, tanto para la producción maderera como para los programas de restauración, reforestación y conservación.

2.2 Fenología en gradientes ambientales

A lo largo de gradientes altitudinales las condiciones abióticas cambian en distancias muy cortas, siendo los límites inferior y superior altamente estresantes para las plantas por presentar condiciones extremas (Körner 2003). Dentro de las condiciones que varían destacan la alta radiación, las bajas temperaturas, la corta estacionalidad de crecimiento y la inestabilidad del sustrato como las que tienen mayor repercusión negativa en las plantas y con mayor presencia en los límites de distribución (Körner 2003, Molina-Montenegro *et al.* 2005, Cavieres *et al.* 2006).

Algunos estudios han mostrado que las plantas modifican su morfología a lo largo del gradiente altitudinal como estrategia para mitigar las condiciones climáticas limitantes. La reducción en la estatura de las plantas es la más notable alteración morfológica observada (Cavieres 2000, Körner 2003), sin embargo también ocurren otras modificaciones, entre las más comunes están las variaciones mecánicas, como la del ángulo foliar (Ikeda y Matsuda 2002) y la orientación floral (Patiño y Grace 2002, Patiño *et al.* 2002); las variaciones estructurales externas, como la del área foliar y la densidad de estomas y pigmentos (Filella y Peñuelas 1999, Cavieres 2000, Körner 2003, Wagner *et al.* 2004); y las variaciones estructurales internas, que incluyen la de las características del tejido meristemático, pubescencias foliares y el tamaño celular (Prock y Körner 1996, Cavieres 2000). Algunos estudios explican que las modificaciones morfológicas permiten a las plantas mitigar las condiciones extremas que se presentan a lo largo de gradientes altitudinales (Körner 2003).

Hasta hace poco tiempo la mayoría de las investigaciones realizadas en montañas se concentraban en establecer las relaciones entre la altitud y la variación morfológica de las especies vegetales (Körner 1989). Sin embargo, en las últimas décadas se ha comenzado a evaluar las consecuencias de estas variaciones morfológicas desde una perspectiva funcional (Chandra 2004, Levizou *et al.* 2004), i.e. se ha encontrado que las condiciones microclimáticas como las que están presentes a lo largo de un gradiente altitudinal, afectan a la conformación y estructura interna de las hojas que, en conjunto, determinan la actividad fisiológica (Körner 2003), repercutiendo finalmente en el éxito reproductivo (Arntz *et al.* 2000).

Los estudios de la fenología vegetativa tienen doble implicación para la conservación. Primero la fenología de las hojas está directamente relacionada con los procesos ecosistémicos (Polgar y Primack 2011) y segundo, la producción de nuevas hojas y la senescencia están relacionadas con el crecimiento de la planta, y como tal, esto es crucial para entender las relaciones hídricas de la planta y la productividad primaria de los ecosistemas, las tasas de intercambio de gases, los ciclos biogeoquímicos y las dinámicas de secuestro de carbono (Polgar y Primack 2011). Investigar el tiempo en que ocurre la producción de hojas y la senescencia es importante para definir la duración de la producción y crecimiento de hojas y los patrones estacionales de la fotosíntesis (Morissette *et al.* 2009).

En muchas especies las consecuencias del estrés ambiental se observan después de un tiempo, es decir los efectos del estrés se observan con cierto retraso. En muchas especies arbóreas las condiciones ambientales que la planta experimenta durante el año de la formación de las yemas llegan a tener efecto sobre la longitud de la yema que crecerá al siguiente año. La formación de yemas en los árboles frecuentemente es un proceso de dos años que incluye el desarrollo de la yema durante el primer año y la extensión de los órganos dentro del segundo año (Bréda *et al.* 2006).

Se sabe que las condiciones ambientales marcan el inicio y final de diferentes procesos fenológicos y al ser variables las condiciones ambientales a lo largo de un gradiente altitudinal las plantas experimentan un gradiente ambiental, sin embargo no se sabe qué tanta variación fenológica puede haber entre las poblaciones de diferentes altitudes. En especies arbustivas la floración se retrasa conforme aumenta la elevación y en otras, del género *Calluna* (familia Ericaceae), la floración se adelanta en las altitudes superiores de su distribución (Vera 1995). En estudios de trasplante recíproco en el género *Nothofagus* (familia Nothofagaceae) realizados por Premoli y Mathiasen (2011) describieron que las plantas provenientes de menor altitud tienen las mayores tasas de crecimiento relativo y mayor variación genética. En árboles del género *Maclura* (familia Moraceae) de tres sitios altitudinales Olivas *et al.* (2014) encontraron diferencias significativas en el porcentaje de hojas, rebrotes y frutos, sin embargo no se encontraron diferencias en la floración. En cambio un estudio similar realizado en el género *Enterolobium* (familia Fabaceae) mostró diferencias significativas en el porcentaje de

hojas y rebrotes, sin embargo en la floración y fructificación tampoco se encontraron diferencias significativas (Olivas *et al.* 2014), indicando que la fenología de las poblaciones y las especies responden de manera diferente en un gradiente ambiental. En robles y hayas (*Quercus* y *Fagus*, respectivamente) se ha observado un retraso en la aparición del brote meristemático vegetativo a medida que aumenta la altitud (Vitasse *et al.* 2009). Se tienen registros de variación en la producción de semillas y su tamaño a lo largo del gradiente altitudinal y esto podría estar relacionado con diferencias fenológicas (Vitasse *et al.* 2009).

Diversos estudios han encontrado que las condiciones ambientales en las que se desarrollan los pinos pueden tener influencia en la producción de semillas. Al respecto, según lo expuesto por Little (1962), las características estructurales de los conos son las menos afectadas por el ambiente (es por eso que constituyen un carácter taxonómico importante en la clasificación de las especies del género *Pinus*). Sin embargo, en un estudio realizado por Iglesias Andreu y Tivo Fernández (2006) se encontró una marcada influencia ambiental (temperatura y precipitación) sobre algunos de los caracteres del cono como el peso, largo, ancho del ápice y de la base del cono. Por otro lado, en un estudio también realizado en especies del género *Pinus*, Valladares (2004) indicó que en conjunto las variables climáticas afectan significativamente las fases de maduración de las semillas, la temperatura parece que controla el crecimiento primario del cono y que la ausencia de precipitación limita el crecimiento secundario mientras que su presencia parece dificultar la maduración final del cono.

Por otro lado, se ha encontrado en el género *Pinus* una asociación entre la disminución del peso y el tamaño de los conos con las condiciones deficientes de humedad del suelo, y que su grosor disminuye al aumentar la precipitación (López 1993). Algunos autores han encontrado que la longitud del cono se correlaciona con la altitud y el clima, es decir, los conos más largos se encuentran en las altitudes más bajas o cálidas (Pérez 1984), pero en relación con el peso de la semilla no se muestra una asociación definida por el ambiente (López 1993). Se sabe que la maduración de conos para casi todas las especies de pinos es diferente, pero para la mayoría de las especies de México esta ocurre de octubre a febrero, aunque se pueden adelantar o atrasar en función de la latitud, altitud y otros factores ambientales (Patiño 1973). Es conocido que los árboles forestales no producen semillas regularmente, sino más bien en periodos

variables de años (años semilleros) que pueden ser desde uno hasta siete años y que esta característica puede estar correlacionada con algunos factores del clima y la madurez del árbol (Cain y Shelton 2000, Koenig y Knops 2000), la edad de estos árboles esta mejor relacionada con sus diámetros que con sus alturas (Ferreyra *et al.* 2010). Franco y Sarukhán (1981) estimaron la producción anual de semillas por árbol por clase de edad y asumieron que la producción de conos se inicia a los 30 años.

En otros casos, se han reportado diferencias fenológicas asociadas a la procedencia de las poblaciones, i.e. Ruiz-Farfán *et al.* (2015) describieron que en *Pinus greggii* var. *australis* existe variación significativa entre sitios de procedencia, entre familias, entre árboles de la misma familia y entre estratos en cuanto a la cantidad de estructuras reproductivas producidas y en los periodos de tiempo en que estas alcanzan la madurez. Las diferencias fenológicas probablemente están relacionadas con las diferencias ambientales que experimentan los individuos en los sitios en los que se desarrollan.

2.3 Inversión reproductiva

En coníferas se han realizado estudios enfocados en comparar el vigor de plántulas de diferente procedencia altitudinal y han encontrado diferencias asociadas con la altitud de procedencia de las poblaciones y se ha planteado la hipótesis que las diferencias podrían estar asociadas con diferencias en la inversión de recursos para la reproducción, i. e. para *Pinus patula* y *P. oocarpa* se encontró que las poblaciones que proceden de bajas elevaciones producen semillas que dan origen a plántulas de mayor altura y con mayor peso seco aéreo respecto a las plántulas producidas por semillas de la procedencia altitudinal más alta (Sáenz-Romero *et al.* 2006, 2011). Se plantea que las diferencias encontradas podrían deberse a la continua presión de selección actuando localmente a lo largo del tiempo generando diferencias a nivel genético expresadas en un mayor tamaño de las semillas. Al respecto, *Pinus devoniana* exhibe un patrón de variación genética a lo largo del gradiente altitudinal que se expresa en diferencias fenotípicas asociadas al vigor de las plántulas, registrándose que las que proceden

de sitios de mayor elevación presentan mayor tolerancia a las heladas (Sáenz-Romero y Tapia-Olivares 2008).

Los recursos que los individuos asignan hacia la reproducción parecen estar relacionados con la disponibilidad de recursos y con las condiciones ambientales del hábitat donde se desarrollan los individuos. Leal-García (2013) realizó un estudio donde analizó el crecimiento vegetativo e inversión reproductiva en individuos de *Quercus pyrenaica* en poblaciones ubicadas en diferentes altitudes y latitudes, documentando que la inversión reproductiva presentó mayor variación que el crecimiento vegetativo entre las poblaciones analizadas. En las cotas bajas fue menor la producción de bellotas y esto está asociado con las condiciones de mayor estrés hídrico y térmico que experimentan los individuos respecto a las de las cotas cercanas al límite superior de la distribución. También se encontraron diferencias asociadas con la latitud que son explicadas por el estado de madurez de las poblaciones, siendo mayor la asignación de recursos para crecimiento vegetativo en las poblaciones con individuos más jóvenes debido al costo-beneficio (trade-off) entre el crecimiento y la reproducción.

El estado de salud de los individuos está directamente relacionado con el grado de estrés al que los individuos estén expuestos y a su vez esto repercute en la inversión de recursos hacia la reproducción. Al explorar los cambios en el estado de salud e inversión reproductiva de *Pinus pseudostrobus* a lo largo de un gradiente altitudinal se encontró que los individuos de la población de menor altitud presentaron altos índices de estrés, sin embargo este reduce (hasta 4.8 veces) conforme aumenta la altitud. También se encontró que las poblaciones de altitudes intermedias presentaron los valores más altos de inversión reproductiva (López-Toledo 2017) indicando que en estas partes es donde el mayor número de individuos experimenta condiciones óptimas. La inversión reproductiva se expresa en la cantidad de semillas producidas, Alba-Landa *et al.* (2003) compararon la producción de semillas de *P. hartwegii* en dos áreas naturales protegidas (Cofre de Perote y La Malinche) y describen un potencial de producción de semillas menor para La Malinche en comparación con la producción del Cofre de Perote. Sin embargo, el porcentaje de semillas desarrolladas fue mayor para La Malinche (75.93%) que para el Cofre de Perote (68.89%), detectándose problemas en el desarrollo de las semillas para este último sitio.

2.3 Adaptación y cambio climático

A pesar de la alta importancia ecológica, económica y social que tienen los bosques de pino en México, estos se encuentran seriamente amenazados debido principalmente al cambio de uso de suelo, tala ilegal y degradación de su estructura, estos problemas son contundentes aún en Áreas Naturales Protegidas (ANPs) donde los programas de manejo no son los más idóneos para la promoción de la conservación y el desarrollo de las comunidades humanas aledañas. Además de estos problemas, el cambio climático global representa otra amenaza para los bosques que se espera que tenga efectos aún más importantes y devastadores por la velocidad con la que está ocurriendo. Aunado al manejo inadecuado y la falta de oportunidades, muchos de los bosques en México podrían estar amenazados o degradados por la simplificación de su estructura y con potencial a ser más vulnerables ante los escenarios de clima global que se predicen. En general, se predice que en los próximos 10-30 años los cambios en el clima serán principalmente aumentos graduales de temperatura y disminución de la precipitación. Esto se reflejará en cambios en las condiciones ambientales y tendrá fuerte influencia en la composición y distribución de especies a distintas escalas geográficas (Sáenz-Romero *et al.* 2010). Diversos estudios sugieren que a escala nacional habrá cambios en la abundancia y distribución de las especies y a escala regional el cambio se detectará en gradientes altitudinales. Las proyecciones de los modelos de cambio climático global indican que debido al aumento en temperatura, el clima contemporáneo presente a determinada altitud se recorrerá hacia altitudes mayores, y en latitud, podría haber un movimiento hacia los polos teniendo efecto sobre la distribución de las especies y como consecuencia afectar de manera importante la biodiversidad local y regional, los servicios ambientales y la industria forestal. Se ha encontrado que el cambio climático potencialmente causaría que los árboles sean más susceptibles al ataque de plagas, reduciría su crecimiento y eventualmente podría ocasionarles la muerte (Allen *et al.* 2010). Además, las temperaturas extremas pueden afectar la germinación y/o el reclutamiento de nuevos individuos en la población, afectando seriamente los procesos de regeneración natural de las poblaciones. Por estas razones, actualmente los estudios fenológicos han tomado una mayor importancia. Conocer los factores que afectan los procesos biológicos como el éxito reproductivo expresado en función de la fenología podría

generar información importante con la cual se podría mejorar la precisión de los modelos de predicción de la distribución futura de las especies (Chuine y Beaubien 2001).

En particular, la fenología reproductiva ha mostrado ser muy sensible ante las condiciones climáticas, de tal manera que se han observado variaciones en los periodos reproductivos de las especies ya sea retrasando o adelantando la producción de semillas (Sherry *et al.* 2007). Sin embargo, a la producción de semillas le anteceden varios procesos como la formación de las estructuras reproductivas, la polinización y el desarrollo de las semillas, si estos procesos no ocurren sincrónicamente dentro de las poblaciones o si simplemente no ocurren se esperaría que en las poblaciones haya una baja producción de semillas y esto podría impactar en la regeneración natural de las especies.

Debido a la velocidad con la que ocurre el cambio climático, se espera que haya diferentes respuestas en las poblaciones dependiendo de la especie de que se trate. Las posibles respuestas de las especies ante los futuros escenarios de cambio climático serán la migración o la adaptación. En áreas montañosas europeas ya se ha confirmado el ascenso altitudinal de especies de flora y fauna, aunque la migración altitudinal es difícil para especies sésiles y con ciclos de vida largos (Valladares 2004). Los procesos microevolutivos de adaptación no son operativos para especies longevas y de lento crecimiento como pinos y encinos (Rice y Emery 2003) y menos aun cuando los cambios ambientales están ocurriendo rápidamente. La respuesta a las perturbaciones para estas especies dependerá de su capacidad de aclimatación y su plasticidad fenotípica. Se ha encontrado que la plasticidad fenotípica en sistemas adversos (zonas áridas o pobres en nutrientes o con condiciones climáticas extremas) no ha sido maximizada debido a que en estas condiciones las especies tienden a realizar un uso conservativo de los recursos, lo que implica una plasticidad moderada (Moller y Swaddle 1997). Por ello se ha planteado la hipótesis de que la capacidad de ajuste fisiológico y morfológico está limitada para ciertas especies y poblaciones de alta montaña y de suelos oligotróficos (Valladares 2005).

Existen ejemplos de deterioro forestal repentino atribuible a los cambios climáticos que han tenido lugar en los últimos años, en algunos casos, los efectos han sido devastadores. Un

declive forestal masivo destruyó 12,000 km² de *Pinus edulis* en el suroeste de los Estados Unidos durante el periodo de sequía del 2000-2003 (Breshears *et al.* 2005), esto mismo ocurrió en poblaciones de *Populus tremuloides* en las Montañas Rocosas del mismo país (Rehfeldt *et al.* 2009), en *Cedrus atlantica* en la cordillera del Atlas Medio, Marruecos (Mátyás 2010) y en *Fagus sylvatica* en el sudoeste de Hungría (Mátyás *et al.* 2010). En Cataluña, en el noreste de España, las especies en declive ya están siendo reemplazadas por especies más tolerantes a la sequía, como *F. sylvatica* que está siendo sustituido por *Quercus ilex* (Peñuelas *et al.* 2007). El deterioro de la salud de los individuos ha sido observado principalmente, en el límite altitudinal bajo o en el límite superior de distribución de las especies.

Se sabe que las especies forestales que habitan en regiones montañosas comúnmente exhiben adaptaciones en morfología y fisiología a lo largo del gradiente altitudinal en el que se distribuyen además de algunas otras características relacionadas con la resistencia a patógenos y factores ambientales limitantes como temperatura extrema o baja precipitación (Rehfeldt 1988, Vitasse *et al.* 2011). En los bosques templados se ha encontrado que las interacciones edafo-climáticas actúan como factor de presión de selección, ocasionando que las poblaciones se adapten localmente a ciertas condiciones y se diferencien genéticamente a lo largo de un gradiente altitudinal, esto se ha observado en *Pinus contorta* en California y en el norte de México (Rehfeldt 1988). De tal manera que las poblaciones están adaptadas a un intervalo particular de condiciones ambientales y factores locales estresantes presentes en el ambiente, por lo que al experimentar condiciones extremas repentinas podrían estar en estado estrés afectando diversos aspectos del ciclo de vida como la reproducción, crecimiento y sobrevivencia, dependiendo de qué tan extremas son las condiciones ambientales a las que las plantas están adaptadas. Para conocer la vulnerabilidad de las especies es substancial conocer si existe adaptación local de las poblaciones. *Festuca eskia* (planta herbácea alpina), exhibe adaptación local a lo largo del gradiente altitudinal a pesar de que hay un elevado flujo de genes entre las poblaciones (Héloïse y Hazard 2009). Por lo que, sabiendo que las especies alpinas son las especies más vulnerables al cambio climático (Rehfeldt *et al.* 2012), la estimación del potencial de adaptación de las poblaciones de *P. hartwegii* es de vital

importancia para las medidas de su conservación y manejo y esto dependerá de la diferenciación genética altitudinal entre poblaciones, en combinación con el flujo de genes, así como de la plasticidad fenotípica de las características que sean seleccionadas y la variación de la interacción entre el gradiente, la variación genética y el ambiental (Héloïse y Hazard 2009).

2.4 Especie de estudio

Pinus hartwegii es la especie de pino que se distribuye a mayor altitud en el mundo (Perry 1991), al estar adaptado a temperaturas bajas extremas se distribuye de manera principal en las cimas de las montañas más altas, desde Nuevo León en el noreste de México hasta El Salvador (Calderón de Rzedowski y Rzedowski 2005, Perry 1991). La distribución natural de *P. hartwegii* es discontinua y está restringida a sitios de gran altitud como el Nevado de Colima, el Pico de Tancítaro, Nevado de Toluca, Ajusco, Popocatepetl, Iztaccíhuatl, Pico de Orizaba y La Malinche, donde constituye el límite altitudinal de la vegetación arbórea (Calderón de Rzedowski y Rzedowski 2005, Vera-Vilchis y Rodríguez-Trejo 2007), formando muchas veces masas puras donde por la altitud ya no prosperan otras especies de pinos (Solís 1994). Representa comunidades clímax y en las partes más bajas alcanza entre 15 y 20 metros de altura, pero hacia los 4000 m snm el bosque es bajo y abierto, ya que los individuos que lo constituyen alcanzan alturas de 5-8 m (Rzedowski 1983). Entre los 3700 y los 4200 m snm, *P. hartwegii* domina el estrato arbóreo debido a que esta mejor adaptado a las bajas temperaturas, a la pobreza del suelo y a que no tiene competencia con el estrato arbustivo y muy poco con el herbáceo (Figura 1).



Figura 1. Individuo de *P. hartwegii* en su límite de distribución altitudinal superior.

Aunque esta especie es altamente tolerante a las bajas temperaturas (Viveros-Viveros *et al.* 2007, 2009) en las mayores altitudes su crecimiento está limitado principalmente por las condiciones ambientales predominantes de baja temperatura y escasa precipitación (Hernández *et al.* 2005), al igual que otras especies alpinas *P. hartwegii* se encuentra entre las más susceptibles de ser afectadas por el calentamiento global (Hernández *et al.* 2005). Para México se calcula un aumento de la temperatura promedio anual de 1.5 °C para el 2030, 2.3 °C en el 2060 y 3.7 °C en el 2090, y un decremento de la precipitación anual de 6.7 %, 9.0 % y 18.2 %, respectivamente (Sáenz-Romero *et al.* 2009); además, una disminución del hábitat de *P. hartwegii* hasta en 42 % (Arriaga y Gómez 2004), por lo que se podrían perder las

poblaciones localizadas en las mayores elevaciones (Viveros-Viveros *et al.* 2009, Sáenz-Romero *et al.* 2010). El aumento de la temperatura en los 100 años recientes ha causado una reducción de 10.6 % en el crecimiento relativo de la especie (Ricker *et al.* 2007).

Las poblaciones de esta especie se encuentran afectadas debido al bajo porcentaje de germinación (menos de un 10%) y el elevado número de semillas vacías (>50%) (Solís 2002, Iglesias *et al.* 2006), esto parece constituir manifestaciones del fenómeno de depresión endogámica a nivel embrional, común en especies de coníferas (Williams y Savolainen 1996, Remington y O'Malley 2000). Todo ello está ocasionando una sensible disminución en la producción y calidad de las semillas de estas poblaciones (Iglesias *et al.* 1999). A pesar de que los bosques se encuentran por encima de los límites superiores de las comunidades y los campos de cultivo, están sometidos a una gran presión debido a las actividades antrópicas, lo que lleva a una fragmentación local de sus bosques asociada con el pastoreo excesivo, los incendios forestales y la extracción de árboles (Endara-Agramont *et al.* 2013). Además, se han hecho numerosas observaciones acerca de la presencia de muérdagos enanos donde se reporta, i.e. la reducción del crecimiento y la baja fecundidad en estos pinos atacados por estas plantas (Madrigal *et al.* 2007), y la dinámica sucesional indica que *A. religiosa* tiende a ocupar espacios previamente poblados por *P. hartwegii*, cuya población ha disminuido, favoreciendo la proliferación de *A. religiosa* y sustituyendo al “ocote blanco” (García 2000).

2.5 La Malinche, problemática actual

El Parque Nacional La Malinche o montaña "Matlalcuéyatl" es un Área Natural Protegida que cuenta con un Programa de Manejo Ambiental (López-Domínguez 2005). Sin embargo, presenta serios problemas de disturbio principalmente antropogénico destacando la extracción ilegal de madera, esto aunado a la baja regeneración natural ha propiciado áreas altamente deterioradas y aisladas afectando de esta manera a varios recursos asociados y la prestación de servicios ecosistémicos como los suelos y la recarga de los mantos freáticos. Esta acción se ha observado principalmente en la cara oeste y suroeste de la montaña. En el parque existe una alta incidencia de incendios forestales, en su mayoría provocados con fines agropecuarios,

indicando que existe una gran presión social en la generación de siniestros para la apertura de nuevas áreas para pastoreo y cultivos además de que existe un manejo inadecuado del fuego. Otro factor que ha fragmentado las poblaciones es la apertura de caminos para actividades agrícolas. Todos los disturbios mencionados han provocado erosión del suelo provocando la formación de cárcavas en áreas con pendientes pronunciadas que en el pasado sufrieron alguna afectación quedando desprovistos de vegetación, esto se presenta en las principales veredas utilizadas por los turistas, como en el acceso norte a la cima de la montaña (CONAFOR 2013).

De acuerdo con lo anteriormente documentado, es decir, variaciones biológicas y ambientales a lo largo de una gradiente altitudinal, existe una razón suficiente para pensar que de la misma manera puede haber cierta relación entre la fenología y la altitud de origen de las poblaciones de *P. hartwegii*, por lo tanto nos planteamos las siguientes preguntas: ¿Cuáles son los periodos en los que ocurren los eventos más importantes dentro del ciclo reproductivo de *P. hartwegii*? ¿Cuál es el periodo de tiempo en el que se presentan las diferentes fenofases y su duración? ¿Cómo las características ambientales generadas por un gradiente altitudinal influyen en la fenología reproductiva de *P. hartwegii*? ¿Qué factores ambientales influyen en la sincronía reproductiva de las poblaciones de *P. hartwegii*?

3. Justificación

La fenología de las especies arbóreas incluye a las fenofases vegetativa y reproductivas femenina y masculina, que en conjunto determinan la eficiencia reproductiva de la especie, por lo que su caracterización es muy importante para la conservación y el manejo forestal. El estudio de la fenología adquiere mayor importancia cuando se estudia la respuesta de las especies en un gradiente ambiental porque se puede conocer si existen barreras temporales al flujo génico que podrían estar limitando la producción de semillas y con ello la regeneración natural. También se puede tener información importante acerca de los efectos que podría tener el cambio climático sobre las especies. Por las características de distribución de *P. hatrwegii* limitada a los ecosistemas de alta montaña y tomando en cuenta las predicciones de desaparición de las especies alpinas debido al cambio climático, hacen que esta especie sea vulnerable y debe ser estudiada desde diferentes enfoques metodológicos para diseñar un plan adecuado de manejo.

4. Objetivos

Objetivo general

Describir y caracterizar los patrones fenológicos de *Pinus hartwegii* en tres pisos altitudinales en el PNLM.

Objetivos particulares

- Describir los patrones fenológicos de diferentes poblaciones de *P. hartwegii* ubicadas en tres pisos altitudinales en las laderas norte y sur del PNLM.
- Evaluar la intensidad y sincronía reproductiva entre las diferentes poblaciones de *P. hartwegii* ubicadas en diferentes pisos altitudinales y laderas.
- Determinar si hay correlación entre las diferentes fenofases con variables ambientales.

5. Hipótesis

En los sistemas de montaña la altitud determina las condiciones ambientales. Las especies distribuidas en un gradiente altitudinal encuentran las condiciones óptimas en la parte central de su distribución mientras que en los límites superior e inferior experimentan estrés. Si las condiciones ambientales dadas por la altitud determinan la fenología de las especies coníferas, entonces, habrá diferencias en la intensidad y sincronía de los eventos fenológicos a lo largo del gradiente altitudinal que consisten en la ocurrencia de las etapas reproductivas con mayor intensidad en las poblaciones centrales respecto a los límites superior e inferior.

Ho: No hay diferencias en la intensidad y sincronía de los eventos reproductivos en las poblaciones de *P. hartwegii* en diferentes altitudes.

Ha: La intensidad y sincronía de los eventos reproductivos es mayor en las poblaciones de *P. hartwegii* de altitudes intermedias.

6. Metodología

6.1 Área de estudio

El PNLM se localiza en la zona centro-oriental de México entre los 19° 06' 04" y 19° 20' 06" de latitud Norte y 97° 55' 41" y 98° 10' 52" de longitud Oeste y forma parte de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT). Conforman una superficie total de 46,093 ha, de las que 33,161 pertenecen al estado de Tlaxcala y 12,938 al estado de Puebla (Figura 2). La altura de la montaña La Malinche es de 4,461 m snm, siendo el quinto volcán más alto de la FVT. El intervalo altitudinal de la montaña va de los 2,300 m snm, que es considerando la altura media del valle, hasta la cúspide de la montaña (López-Domínguez y Acosta 2005).

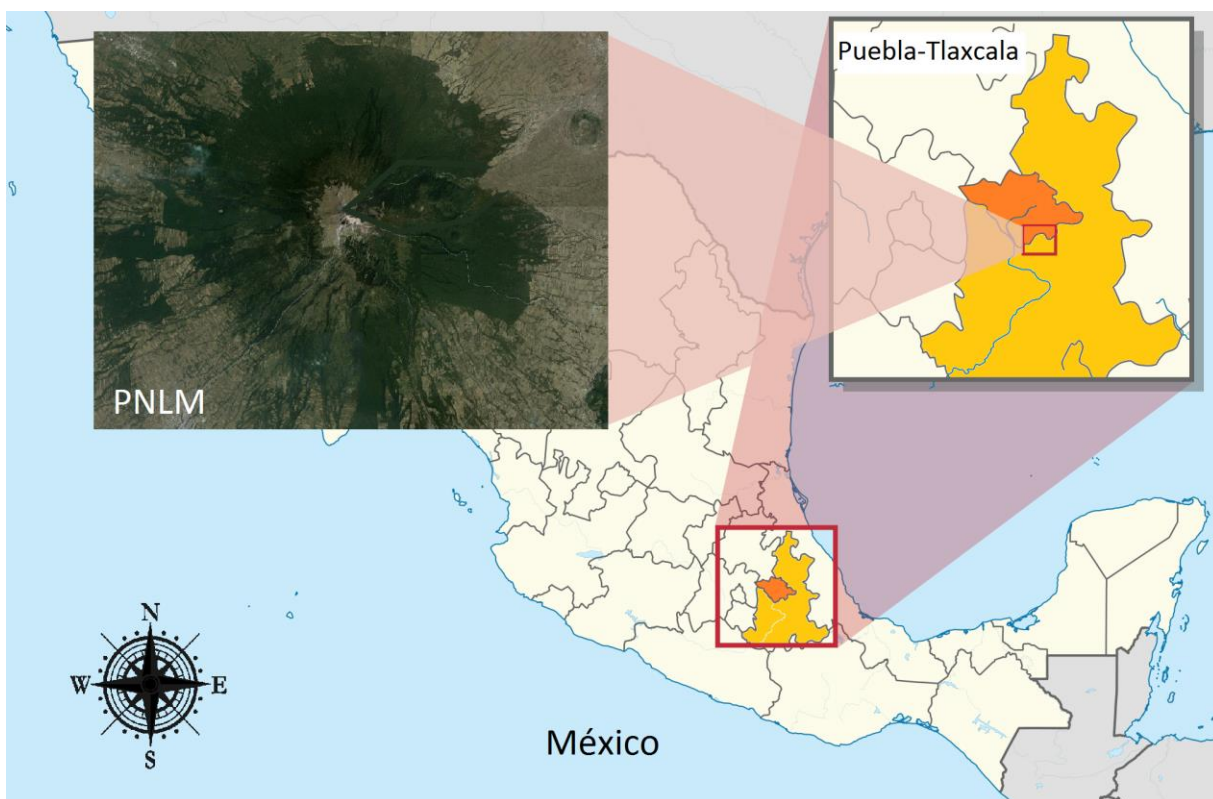


Figura 2. Ubicación geográfica del PNLM entre los estados de Puebla y Tlaxcala.

De acuerdo con Lauer y Stiehl (1973) en la región Puebla-Tlaxcala se presenta un gradiente de temperaturas que está asociado con la altitud. Estos autores realizaron una caracterización de la temperatura en ocho diferentes pisos altitudinales. De acuerdo con esto, las temperaturas más cálidas se presentan en las partes bajas y estas van disminuyendo conforme aumenta la altitud. En esta montaña el tipo de vegetación también cambia de acuerdo a las condiciones climáticas que se experimentan en cada altitud (Tabla 1). Para Lauer y Stiehl los climas que están presentes en el volcán son el frío, helado y subnevado.

Tabla 1. Pisos altitudinales térmicos para la región Puebla-Tlaxcala. Tomado de Lauer y Stiehl, 1973.

Piso térmico (°C)	Altitud aproximada	Descripción	Vegetación
1	4800	Nevado	Límite climático de nieves
5	4000	Subnevado	Zacatonales
Límite de árboles			
9	3300	Helado	Bosque de <i>Pinus hartwegii</i>
Límite de bosques			
13	2700	Frío	Bosque de pinos y oyameles
15	2400	Semifrío	Bosque de pinos y encinos
17	<2100	Fresco	Bosque mixto de pino y encino
19	1800	Templado	Bosque de encino, enebro
Límite medio de heladas			
21	1500	Semicálido	Vegetación trópicos cálidos

De acuerdo con la clasificación climática para México de García (1964), a la región Puebla-Tlaxcala, que incluye al área del PNLM, le corresponde un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, siendo estas más intensas entre junio y septiembre. Los meses que presentan registros bajos de lluvia van de noviembre a marzo, teniendo en promedio menos de 20 mm de lluvia (Castillo 2006).

En el PNLM se establecen diferentes comunidades vegetales, según la clasificación de Rzedowski (1981) la vegetación del área está conformada por bosque de encino, bosque mixto

de pino y encino, bosque de *Alnus*, bosque mixto de *Pinus-oyamel*, bosque de *Abies*, bosque de *Pinus hartwegii* y zacatonal.

El bosque de *Pinus hartwegii* se distribuye desde los 3400 hasta el límite de la vegetación arbórea que para esta área es a los 4000 m snm siendo en estas zonas un bosque monoespecífico (Villers-Ruiz *et al.* 2006). Una característica muy distintiva del estrato herbáceo de este tipo de bosque es la presencia abundante de gramíneas como *Trisetum altijugum* y *Festuca tolucensis* (Musalem y Solís 2000, Villers *et al.* 2006). *Pinus hartwegii* es una especie boreal típica de las zonas altas y templadas de México y es la única especie arbórea que se encuentra formando el límite de la vegetación arbórea en el país (Lauer 1978); es considerado como el pino mejor adaptado a las heladas comunes del clima de alta montaña en México (Farjon y Styles 1997).

6.1.1 Sitios de estudio

Dentro del PNLN, los sitios de estudio se establecieron en las laderas norte (Huamantla, Tlaxcala) y sur (San Miguel Canoa, Puebla) de la montaña. Por cada ladera se determinaron tres pisos altitudinales (alto, medio y bajo), esto dependió de la distribución natural de la especie en cada ladera (Figura 3). Para la ladera sur los pisos altitudinales establecidos desde el más bajo al más alto fueron: 3486, 3695 y 3962; y en la ladera norte fueron: 3430, 3650 y 3934.



Figura 3. Ubicación de los pisos altitudinales seleccionados en la ladera Norte y Sur en el PNLM para el estudio de la fenología de *Pinus hartwegii*.

6.2 Selección de los individuos de estudio

Para el estudio de la fenología se eligieron árboles focales de diferente diámetro a la altura del pecho (DAP), estableciendo las clases diamétricas: (1) ≤ 80 , (2) 81-160, y (3) ≥ 161 cm. Por cada altitud se seleccionaron 8 árboles de cada una de las clases diamétricas contempladas, teniendo un total de 24 árboles por altitud. Con la finalidad de evitar el parentesco entre los individuos, durante el muestreo se aseguró que los árboles seleccionados tuvieran una separación de al menos 30 m entre ellos. En la ladera sur, en la altitud baja no se encontraron individuos de la clase diamétrica “3” (por la tala que predomina en la zona), por lo tanto, se tomaron 8 árboles extras de la clase diamétrica “2” para tener un total de 8 aboles de la clase “1” y 16 de la clase “2”. Una vez identificados y seleccionados los árboles focales, estos se marcaron y enumeraron de acuerdo a su clase diamétrica.

6.3 Caracterización del desarrollo de los eventos fenológicos

En todos los árboles focales seleccionados se hizo un seguimiento mensual y continuo durante un año de su desarrollo fenológico. Los eventos fenológicos que se siguieron fueron el vegetativo y el reproductivo masculino y femenino, la identificación de la ocurrencia de cada evento se realizó con base al trabajo realizado por Mantilla-Blandón (2006). Para cada evento se identificaron las etapas que a continuación se describen.

6.3.1 Vegetativo

Al comenzar el nuevo crecimiento foliar, los meristemos se hinchan hasta surgir nuevas yemas envueltas en un recubrimiento, conocido como escama. Las escamas al paso del tiempo se elongan hasta romperse para liberar los primordios foliares que en ese momento son de color verde-amarillento. Para este proceso se identificaron las etapas de **(a) Inicio (Vi)**, en el ápice de las ramas empieza a observarse la presencia de una estructura de color café de la que surgirán brotes nuevos de follaje o acículas de consistencia tierna (Figura 4 a); **(b) Desarrollo (Vii)**, las acículas se desarrollan y elongan tornándose de un color verde claro (Figura 4 b); y **(c) Maduración (Viii)**, las acículas crecen al máximo a nivel de los meristemos apicales y laterales, después su crecimiento se detiene y se observa un cambio de coloración de verde brillante a café, siendo esta una señal de que hay procesos de lignificación (Figura 4 c).

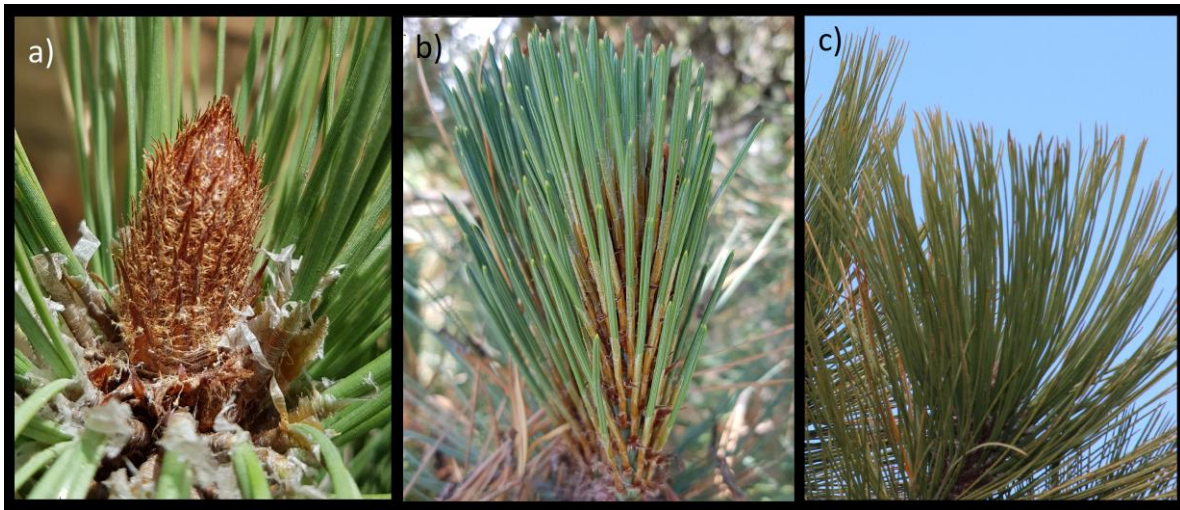


Figura 4. Etapas del desarrollo vegetativo de *Pinus hartwegii*, (a) Vi: inicio, (b) Vii: desarrollo, y (c) Viii: maduración.

6.3.2 Fase reproductiva masculina

Los estróbilos masculinos o de polen se desarrollan desde la parte media de la copa hacia abajo. Al surgir, se observan de color violeta y durante su desarrollo cambian a tonalidades amarillas para finalmente tornarse de color ocre rojizo hasta oscurecer. Para este proceso se identificaron las etapas de (a) **Inicio (EMi)**, los estróbilos masculinos surgen en el ápice de las ramas, al principio están cubiertos por hojas modificadas reducidas llamadas catáfilos. Los estróbilos crecen lentamente hasta que rompen la cubierta de catáfilos. En esta etapa los estróbilos son redondeados y se les puede observar de color violeta (Figura 5 a); (b) **Desarrollo (EMii)**, una vez que han surgido, los estróbilos se elongan rápidamente, presentando una tonalidad de color amarillo debido a la liberación de los granos de polen (Figura 5 b); y (c) **Maduración (EMiii)**, la etapa concluye al finalizar la liberación de polen, después de la cuál algunos estróbilos comienzan a desprenderse, en esta fase son de color ocre (Figura 5 c).



Figura 5. Etapas de la fase reproductiva masculina de *Pinus hartwegii*, (a) EMi: inicio, (b) EMii: liberación de polen, y (c) EMiii: fin de la liberación de polen.

6.3.3 Fase reproductiva femenina

Los estróbilos femeninos surgen en el ápice de las ramas que se localizan en la porción más alta de la copa del árbol, en general, al surgir son de color violeta presentando sus brácteas abiertas, indicando que están receptivas al polen. Después de que ocurre la polinización, las brácteas se cierran, el estróbilo continua elongándose hasta que finalmente se lignifica para liberar las semillas. Las principales etapas que se identificaron para esta fase son **(a) Inicio (EFi)**, al igual que los estróbilos masculinos, los femeninos cuando empiezan a surgir están cubiertos por catáfilos desde donde crecen un poco, en esta etapa se observan de color violeta y presentan las brácteas abiertas (periodo de receptividad de polen), posterior a la polinización las brácteas se cierran (Figura 6 a); **(b) Desarrollo (EFii)**, en esta etapa los estróbilos llegan a su estado máximo de desarrollo o crecimiento, presentan las brácteas cerradas y como aún están inmaduros se observan de una tonalidad violácea indicando inmadurez en sus semillas (Figura 6 b); y **(c) Maduración (EFiii)**, los estróbilos se observan de color morado indicando la madurez de sus semillas, y con ello, la culminación de la fructificación. Después, empiezan a deshidratarse y lignificarse tomando una tonalidad café, posteriormente las brácteas se abren y las semillas se liberan (Figura 6 c).



Figura 6. Etapas de la fase reproductiva femenina, (a) EFi Inicio, (b) EFii desarrollo, y (c) EFiii maduración.

Para realizar las observaciones se utilizaron binoculares (Bushnell, EU) y una cámara digital (Canon, lentes 18-55mm y 75-300mm) para tener registros visuales de los cambios fenológicos de los individuos focales.

6.4 Intensidad del evento fenológico a través del tiempo

Para establecer la intensidad con la que se presentaron los eventos fenológicos a través del tiempo, se realizó una evaluación mensual semi-cuantitativa (en porcentaje) siguiendo la metodología propuesta por Fournier (1974) que establece cinco categorías de cuantificación (0-4) con un intervalo de 25% entre cada categoría. Para determinar la magnitud del evento a cada árbol se le asignó un número de acuerdo a las siguientes observaciones: 0. Ausencia total del evento observado; 1. Presencia del evento con magnitud entre 1 y 25%. 2. Presencia del evento con magnitud entre 25 y 50%, 3. Presencia del evento con magnitud entre 51 y 75%, y 4. Presencia del evento con magnitud entre 76 y 100%.

En cada una de las observaciones mensuales la suma de los valores correspondientes al total de árboles muestreados, se dividió entre el máximo valor alcanzable, que es 4 en este caso, y se multiplica por 100. Esto se realizó para permitir establecer cambios porcentuales del evento fenológico observado, que en este caso fueron el surgimiento de la yema vegetativa, el desarrollo de los estróbilos masculinos, la liberación de polen, la receptividad de los estróbilos femeninos y la liberación de semillas. Con los porcentajes obtenidos se construyeron tablas en las que a cada etapa se le asignó un color, mismo que aumentó en intensidad conforme el porcentaje iba en aumento (Tabla 2). Se construyeron tablas de las diferentes laderas, altitudes y clases diamétricas analizadas.

Tabla 2. Colores asignados a diferentes etapas fenológicas para describir cambios porcentuales en tiempo.

	Categoría	Surgimiento yema	Formación estróbilo ♂	Liberación polen ♂	Estróbilos receptivos ♀	Liberación semillas ♀
0 %	-					
1 a 25 %	α					
26 a 50 %	β					
51 a 75 %	γ					
76 a 100 %	δ					

6.5 Sincronía reproductiva

Las sincronía reproductiva se obtuvo con las categoría propuesta por Vázquez-Ramírez (2014) (Tabla 3), esto se consiguió calculando el porcentaje de individuos que presentaban las fases reproductivas “liberación de polen” y “receptividad de polen” en las poblaciones de cada altitud y ladera.

Tabla 3. Categoría que mide la sincronía del estado reproductivo en una población. Tomado de Vázquez-Ramírez, 2014.

Categoría de sincronía	Descripción
Asincronía	Menos del 20% de los individuos presentan estructuras reproductivas.
Baja	Del 21-60% de los individuos presentan estructuras reproductivas.
Alta	Más del 61% de los individuos presentan estructuras reproductivas.

Se graficaron los datos obtenidos para comparar las diferentes poblaciones y determinar cuáles presentan una mayor sincronía por fase (masculina y femenina) y la suma de ambos fenómenos.

6.6 Comparación de los periodos de duración de las etapas reproductivas en diferentes altitudes

Para comparar el periodo de duración de las etapas reproductivas durante el año de seguimiento (2017), por árbol se contabilizaron los días que pasaron desde el inicio de las observaciones (3 de marzo) hasta la ocurrencia de las fenofases: formación de estróbilo masculino, liberación de polen, receptividad de polen y liberación de semillas, por ladera y altitud.

6.7 Monitoreo de las condiciones ambientales

Durante el periodo en que se realizaron las observaciones, con la finalidad de discernir la diferencia en temperatura y humedad relativa entre las altitudes y laderas estudiadas, las condiciones ambientales se monitorearon constantemente por intervalos de una hora diariamente. El monitoreo se realizó con ayuda de dataloggers para exteriores HOBO (Onset Computer Corporation, Pocasset, MA) (Figura 9).



Figura 7. Dataloggers HOBO con cubierta y ubicado en una copa de *Pinus hartwegii*.

6.8 Análisis estadístico

Datos de temperatura y humedad relativa

Con la finalidad de conocer sí las condiciones ambientales son diferentes entre laderas y altitudes, los datos de temperatura y humedad relativa del periodo febrero de 2017 a mayo de 2018 se analizaron con un ANOVA factorial utilizando el programa estadístico R versión 3.4.0 (2018). Las variables categóricas analizadas fueron *Ladera* y *Altitud* y las variables dependientes *Temperatura promedio*, *Máxima*, y *Mínima*, *Humedad promedio*, *Máxima* y *Mínima*.

Duración de las diferentes fenofases

Para analizar la diferencia entre los períodos de duración de los eventos reproductivos masculino y femenino entre laderas, altitudes y clase diamétrica se construyó un Modelo Lineal Generalizado (GLM por sus siglas en inglés) con error tipo Poisson y función de vínculo logarítmica. Los modelos fueron realizados con el programa estadístico R versión 3.4.0 (2018).

Sincronía reproductiva

Con los datos de sincronía reproductiva se construyeron tablas de contingencia y se empleó la *chi cuadrada* (X^2) para determinar su asociación y significancia estadística de la altitud, ladera y clase diamétrica. Se consideró como significativa cuando la *chi cuadrada* resultó con un valor de $p < 0.05$ con el programa estadístico R versión 3.4.0 (2018).

Correlación entre las variables climáticas sobre la fenología de *Pinus hartwegii*

Para establecer la correlación entre las fenofases y las condiciones climáticas y geográficas (temperatura promedio, máxima y mínima, humedad promedio máxima y mínima, ladera y altitud) se realizó un Análisis de Correspondencia Múltiple (ACM) utilizando el programa estadístico R versión 3.4.0 (2018). Se realizó un gráfico de dos dimensiones para mostrar la relación entre la fenología el gradiente altitudinal y latitudinal y las variables ambientales.

7. Resultados

Temperatura y humedad relativa de las laderas Norte y Sur del PNLM.

Las condiciones ambientales fueron monitoreadas por 16 meses (febrero 2017 a mayo 2018). En general las temperaturas promedio mensuales fueron más altas en la ladera sur que en la norte ($F(1,30)807,300$; $P=.001$), las altitudes difieren estadísticamente entre ellas ($F(1,30) 529,252$; $P=.001$) ya que los pisos altitudinales más bajos son cálidos en contraste a los más elevados. Las altitudes que registraron las temperaturas más altas fueron la media y la baja para ambas laderas, pero fueron más extremas en las altitudes de la sur ($F(1,30) 279,459$; $P=.001$), el mes que registro la temperatura promedio más elevada fue mayo para ambas laderas (norte: alta 7.71 media 8.10 y baja 8.87 °C y sur: altitud alta 7.53, media 9.53 y baja 10.39 °C). Las altitudes altas de ambas laderas registraron las temperaturas mínimas, siendo más bajas en la altitud alta de la ladera norte ($F(1,30) 578,071$; $P=.001$), en ambas laderas la temperatura promedio con los valores más bajos se registró en el mes de enero (norte: alta 2.55, media 2.88 y baja 3.24 °C y sur: alta 3.38, media 5.25 y baja 6.93 °C), la temperatura mínima registrada en este mes para la norte fue de -7.8 °C y para la sur fue de -4.0 °C. (Figura 8, Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de varianza la temperatura en promedio, máxima y mínima registrada en las diferentes altitudes de la ladera norte y sur en el PNLM, periodo 2017-2018.

Factor	gl	Promedio	Máxima	Mínima
<i>Ladera</i>	1	807,300 ***	745,993 ***	657,919 ***
<i>Altitud</i>	2	529,252 ***	279,459 ***	578,071 ***
<i>Tiempo</i>	15	120,763 ***	38,146 ***	222,015 ***
<i>Laderas * Altitud</i>	2	95,730 ***	171,554 ***	119,658 ***
<i>Laderas * Tiempo</i>	15	11,578 ***	11,914 ***	7,346 ***
<i>Altitud * Tiempo</i>	30	1,899 ***	6,011 ***	2,028 ***
<i>Laderas * Altitud * Tiempo</i>	30	2,160 ***	8,321 ***	2,359 ***

NS, No significativo; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

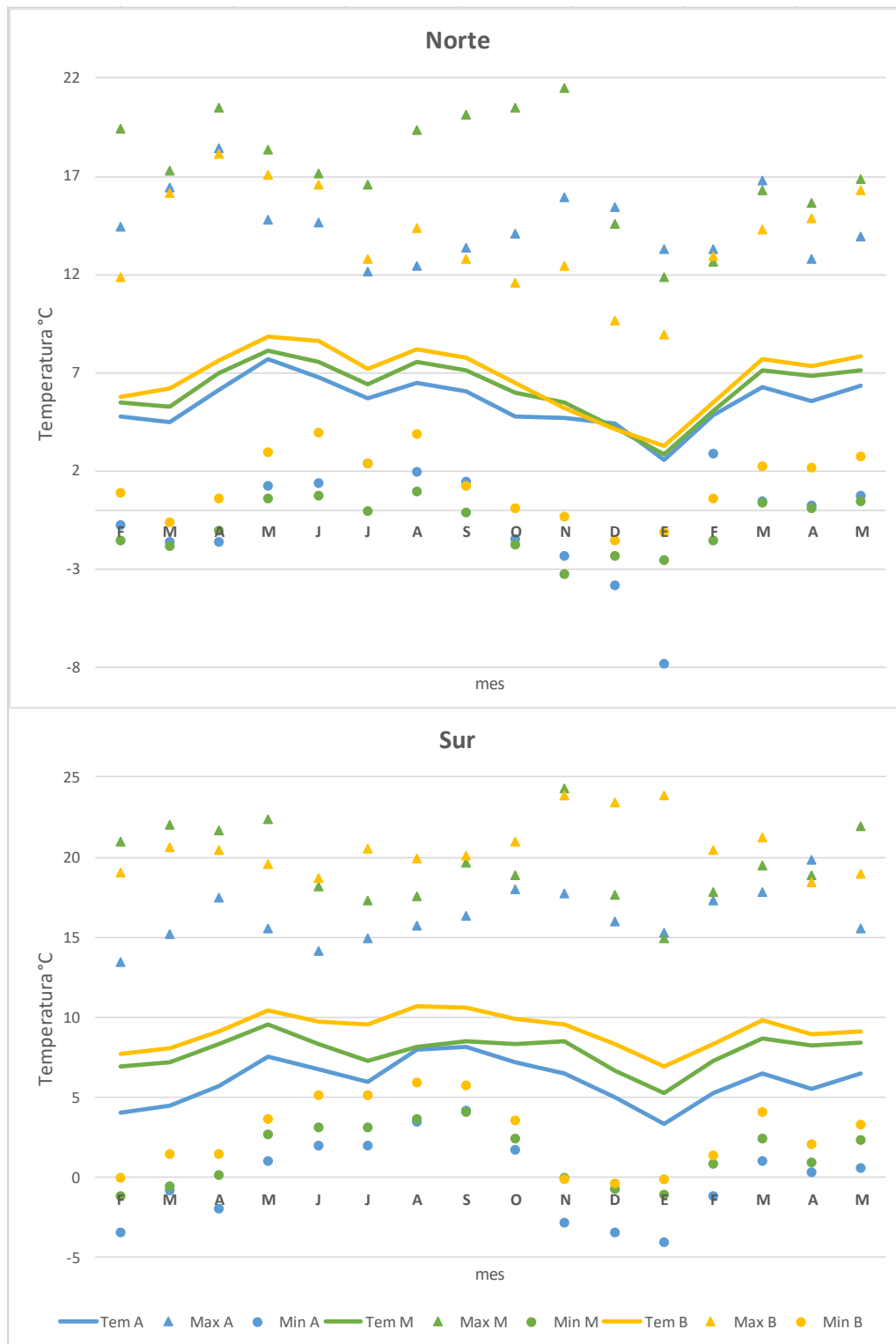


Figura 8. Temperaturas en las diferentes altitudes de las laderas norte y sur del PNLM. **Tem:** temperatura promedio, **Max:** temperatura máxima, **Min:** temperatura mínima, **A:** altitud alta (azul), **M:** altitud media (verde) y **B:** altitud baja (amarillo).

La humedad promedio mensual fue más alta en la ladera norte que en la sur ($F(1,30)$ 43,229; $P=.001$), las altitudes difieren estadísticamente ($F(1,30)$ 5,808; $P=.001$), la altitud baja en la ladera norte es más húmeda y en la ladera sur es la altitud alta la que presenta los valores más altos de porcentaje de humedad. Las altitudes media y alta de ambas laderas presenta los valores máximos ($F(1,30)$ 8,148; $P=.001$) pero estas altitudes también presentaron los porcentajes más bajos de humedad a lo largo del año ($F(1,30)$ 36,889; $P=.001$), los meses que presentaron el menor porcentaje de humedad en la ladera sur fueron agosto y mayo (1%) en las altitudes baja y media respectivamente, en la ladera norte la altitud alta fue la que presento el menor valor (3.8%) en el mes de diciembre (Figura 9, Tabla 5).

Tabla 5. Análisis de varianza de la humedad relativa promedio, máxima y mínima registrada en las diferentes altitudes de la ladera norte y sur en el PNLM, periodo 2017-2018.

Factor	gl	Promedio	Máxima	Mínima
<i>Ladera</i>	1	43,229 ***	0,145 ^{NS}	80,122 ***
<i>Altitud</i>	2	5,808 ***	8,148 ***	36,889 ***
<i>Tiempo</i>	15	137,301 ***	70,219 ***	139,720 ***
<i>Ladera * Altitud</i>	2	26,060 ***	4,878 **	46,590 ***
<i>Ladera * Tiempo</i>	15	1,034 ^{NS}	1,031 ^{NS}	2,069 **
<i>Altitud * Tiempo</i>	30	0,776 ^{NS}	0,615 ^{NS}	0,743 ^{NS}
<i>Ladera * Altitud * Tiempo</i>	30	0,233 ^{NS}	0,249 ^{NS}	0,587 ^{NS}

NS, No significativo; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$



Figura 9. Humedad relativa en las diferentes altitudes de las laderas norte y sur del PNLM. **Hum:** humedad promedio, **Max:** humedad máxima, **Min:** humedad mínima, **A:** altitud alta (azul), **M:** altitud media (verde) y **B:** altitud baja (amarillo).

Caracterización del ciclo fenológico de *Pinus hartwegii*

Con las observaciones realizadas se determinó que las fases vegetativa, masculina y femenina tienen diferentes periodos de duración y se presentan anual o bianualmente (Figura 10). Cada fase se consideró en etapa de inicio desde que fue observada en los primeros individuos. Así se pudo determinar que la fase vegetativa es anual y que su etapa inicial ocurre de diciembre a abril, el desarrollo de abril a septiembre y la maduración de septiembre a diciembre (Figura 10).

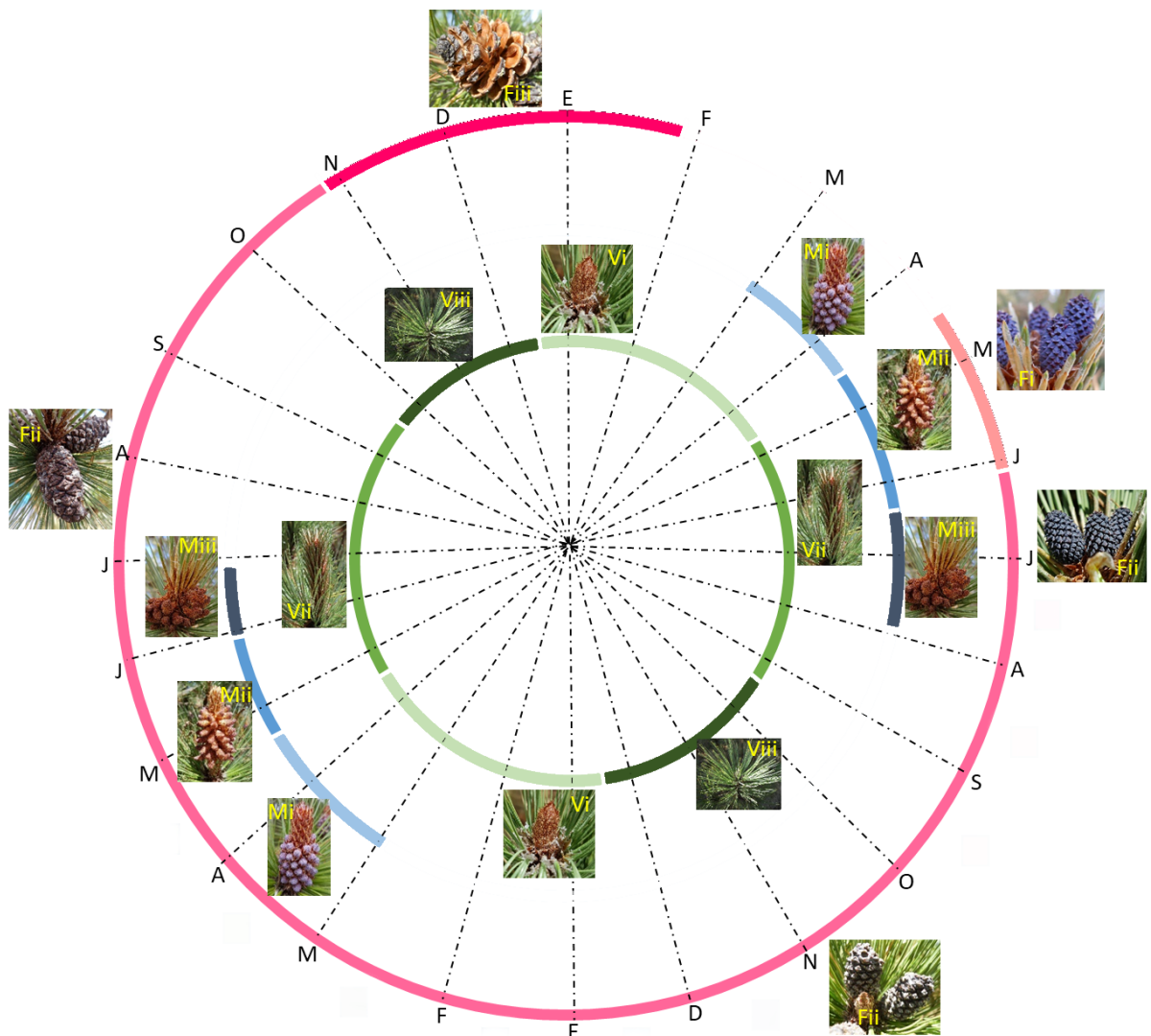


Figura 10. Ciclo fenológico de *P. hartwegii* de dos años. Fase vegetativa en color verde (etapas **Vi**: inicio, **Vii**: desarrollo y **Viii**: maduración); Fase masculina en color azul (etapas **Mi**: inicio, **Mii**: desarrollo y **Miii**: maduración) y; Fase femenina en color rosa (etapas **Fi**: inicio, **Fii**: desarrollo y **Fiii**: maduración).

La fase masculina también ocurre anualmente de marzo a julio, la etapa inicial se presenta de marzo a abril, el desarrollo o liberación de polen desde abril hasta los primeros días de junio, y la maduración de junio a julio (Figura 10). La fase femenina tiene un periodo de duración de dos años, la etapa inicial o de receptividad de polen se presenta en la última semana de abril y finaliza con el mes de mayo, el desarrollo es la etapa que abarca un periodo de tiempo mayor siendo de 17 meses aproximadamente iniciando con junio y culminando en octubre del año próximo y la etapa de maduración o liberación de semillas ocurre desde noviembre hasta enero del año siguiente contando a partir de que ocurre la polinización (Figura 10). En un mismo individuo se pueden observar estróbilos en diferentes procesos de maduración.

Variación de los eventos fenológicos entre laderas

Al comparar los periodos de desarrollo de los eventos fenológicos entre las laderas evaluadas se observaron algunas diferencias. La fenología vegetativa comienza su desarrollo en el mes de diciembre para ambas laderas (Figura 11), sin embargo la etapa de plenitud ocurre antes (abril) en la norte que en la sur (mayo) y finalmente la etapa de maduración de las acículas ocurre en los meses de septiembre y octubre en ambas laderas.

En el desarrollo de los estróbilos masculinos se pudieron observar desfases de las etapas entre laderas. Los estróbilos inician su crecimiento primero en el norte (marzo-abril) y después en el sur (abril-mayo), sin embargo la etapa de liberación de polen (plenitud) ocurre en un periodo más amplio en la ladera norte (abril-mayo) que en la sur (mayo) y, posteriormente el desprendimiento de los conos masculinos (fin de la etapa) ocurre en el mes de junio para ambas laderas (Figura 12).

En la fase femenina también se pudieron observar algunos desfases entre laderas. La receptividad del polen anticipa su inicio por dos semanas en la ladera sur (mediados de abril) y está presente durante todo el mes de mayo al igual que en la ladera norte (Figura 13). Finalmente la maduración de los conos (plenitud) tarda dos años para completarse y se presenta desde junio hasta septiembre u octubre del siguiente año que da paso a la liberación de

semillas (fin de la etapa) que en la ladera norte se presenta de noviembre a enero mientras que en la ladera sur esto ocurre desde octubre hasta enero (Figura 13).

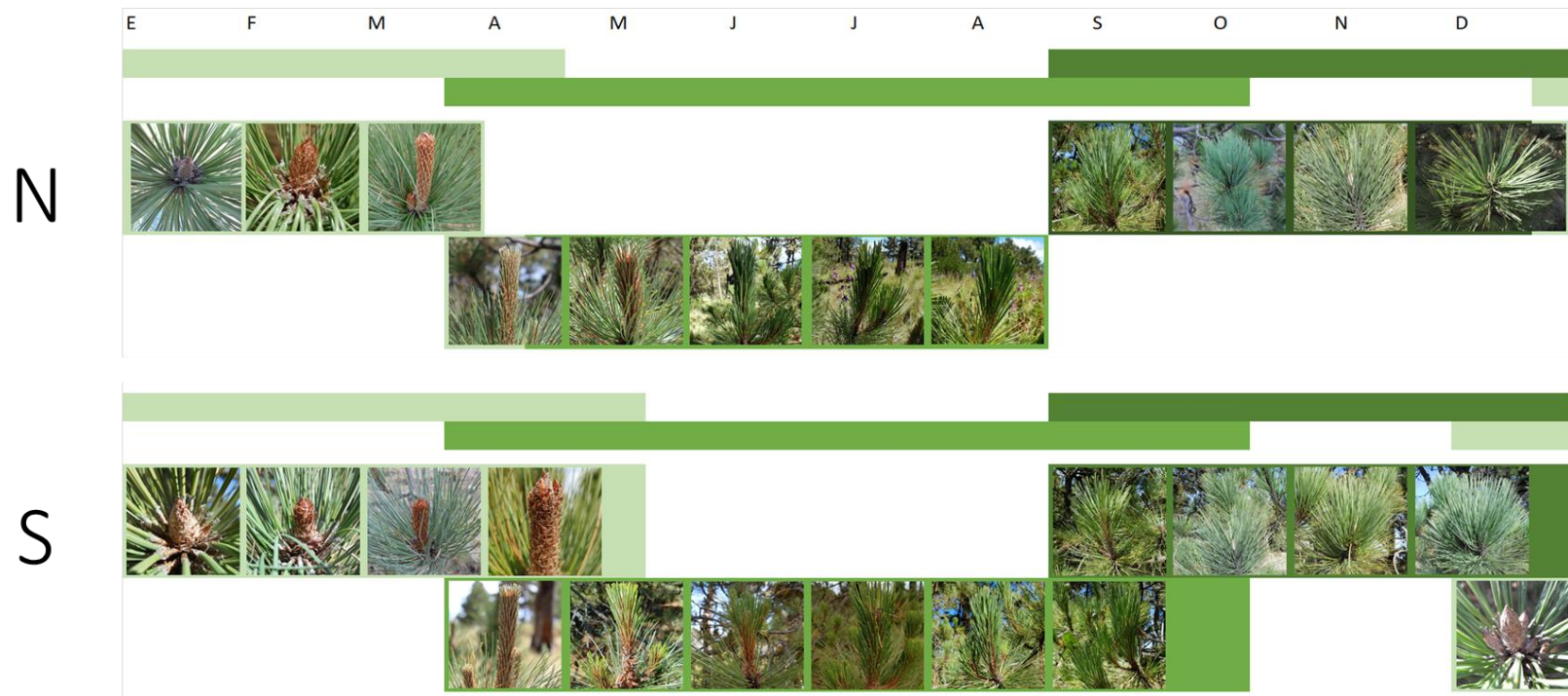


Figura 11. Línea del tiempo que representa la fenología vegetativa de *P. hartwegii* observado en el año 2017 en la ladera norte y sur del PNLM. La intensidad del color representa las diferentes etapas observadas **claro:** inicio, **intermedio:** desarrollo, e **intenso:** fin de la etapa.

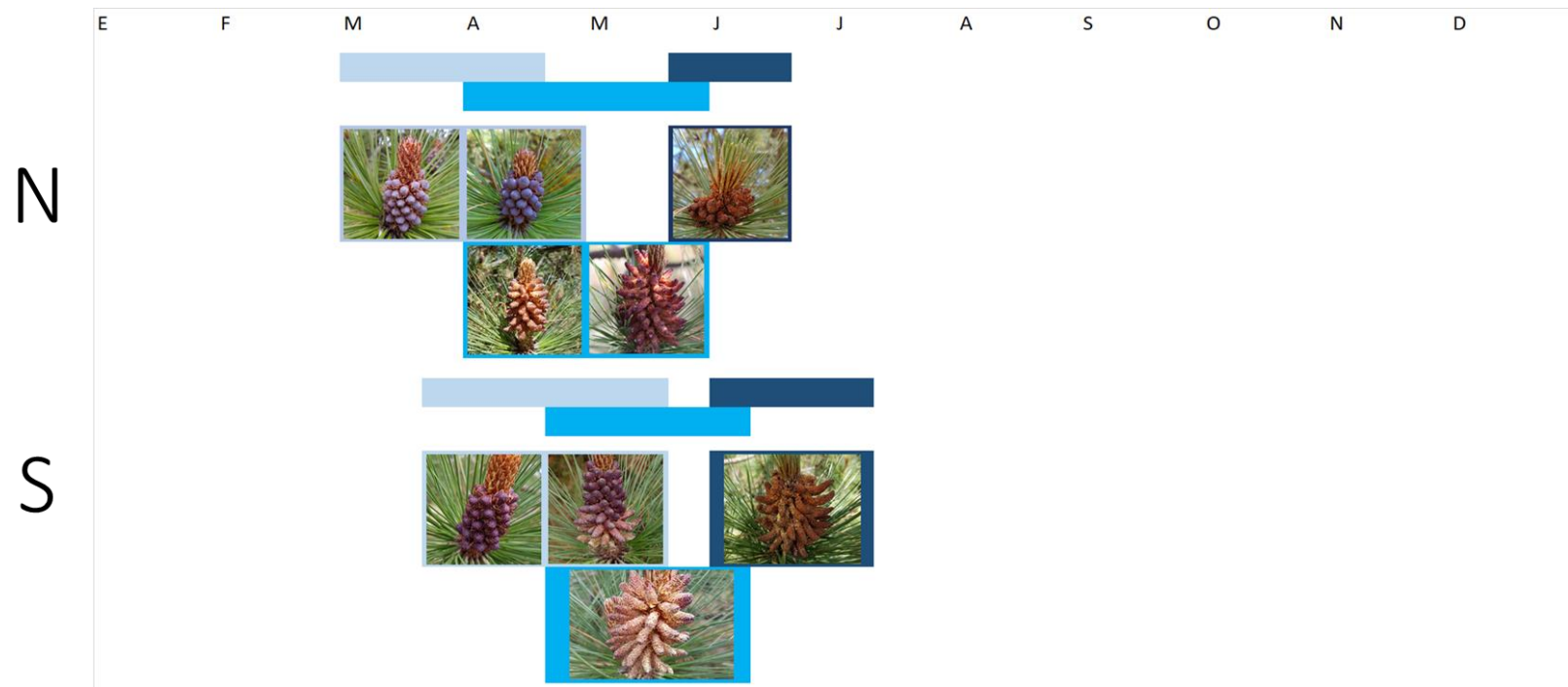


Figura 12. Línea del tiempo que representa la fenología masculina de *P. hartwegii* observado en el año 2017 en la ladera norte y sur del PNLM. La intensidad del color representa las diferentes etapas observadas **claro:** inicio, **intermedio:** desarrollo, e **intenso:** fin de la etapa.

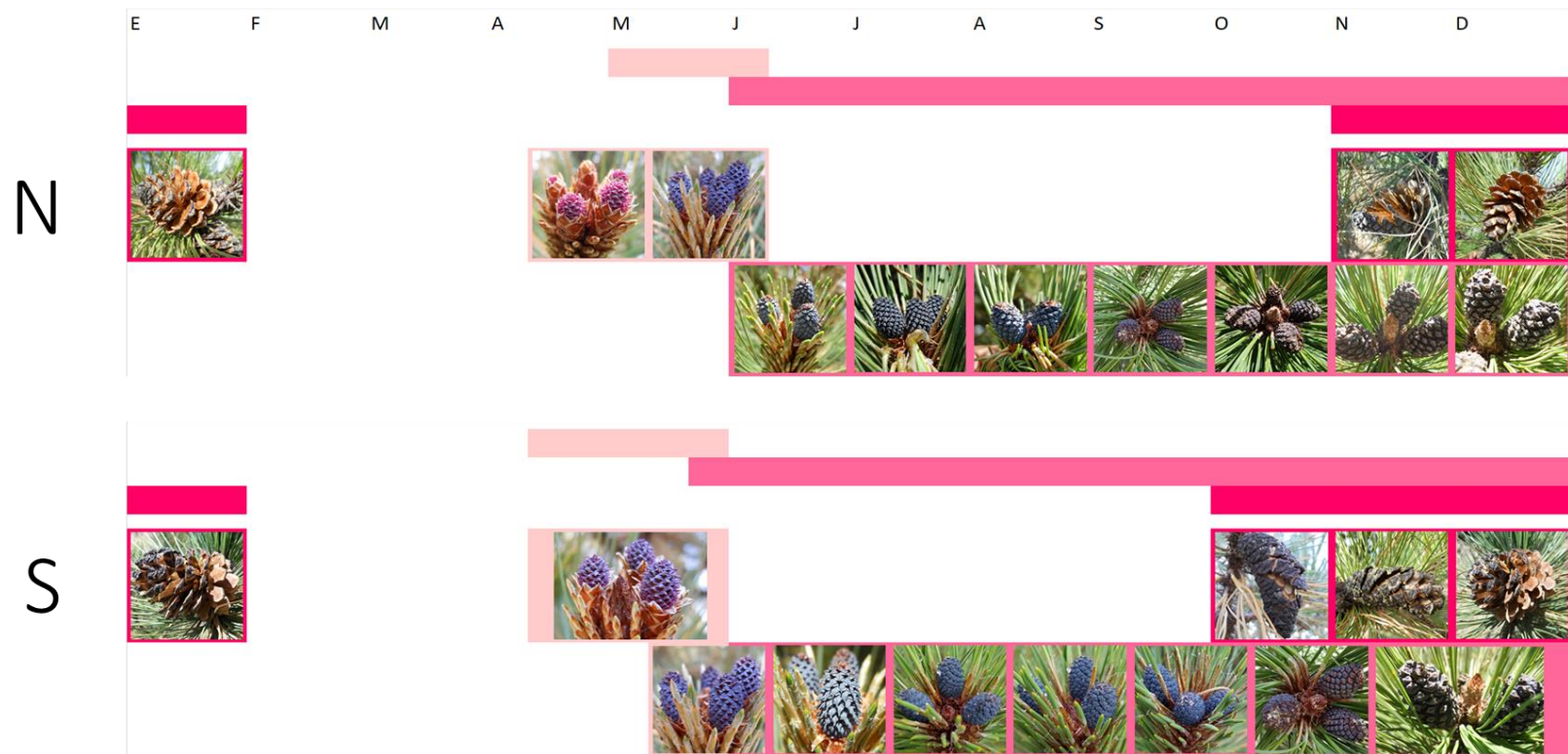


Figura 13. Línea del tiempo que representa la fenología femenina de *P. hartwegii* observado en el año 2017 en la ladera norte y sur del PNLM. La intensidad del color representa las diferentes etapas observadas **claro:** inicio, **intermedio:** desarrollo, e **intenso:** fin de la etapa.

Periodo de duración de las fenofases reproductivas

Un análisis de devianza mostró una alta diferencia significativa entre los periodos de duración de las etapas masculinas de surgimiento de estróbilos y liberación de polen entre individuos de las diferentes altitudes y clases diamétricas. Para ambos eventos la interacción *Ladera x Altitud* mostró diferencias significativas y sólo para el surgimiento de los estróbilos las interacciones *Altitud x Clase diamétrica* y *Ladera x Altitud x Clase diamétrica* mostró diferencias significativas (Tabla 6, Figura 14 a y 15). En la fase femenina de receptividad al polen el análisis sólo mostró diferencias significativas en el periodo de duración de esta fase entre los individuos de las dos laderas (Figura 14 b).

Tabla 6. Análisis de devianza del periodo de duración de las etapas fenológicas de surgimiento de los estróbilos masculinos, liberación de polen y receptividad de *P. hartwegii* en individuos de tres diferentes clases diamétricas ubicados en tres altitudes de las laderas norte y sur del PNLM.

Factor	Fenofase masculina			Fenofase femenina
	gl	Surgimiento de estróbilos	Liberación polen	Receptividad al polen
<i>Ladera</i>	1	142 ^{NS}	1,019 ^{NS}	1,681 [*]
<i>Altitud</i>	2	3,198 ^{**}	3,041 ^{**}	2,103 ^{NS}
<i>Clase diamétrica</i>	2	3,693 ^{**}	3,713 ^{**}	1,736 ^{NS}
<i>Ladera x Altitud</i>	2	1,611 [*]	4,960 ^{***}	1,880 ^{NS}
<i>Altitud x Clase diamétrica</i>	4	3,328 [*]	1,740 ^{NS}	1,998 ^{NS}
<i>Ladera x Altitud x Clase diamétrica</i>	4	2,908 [*]	2,241 ^{NS}	2,168 ^{NS}

NS, No significativo; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

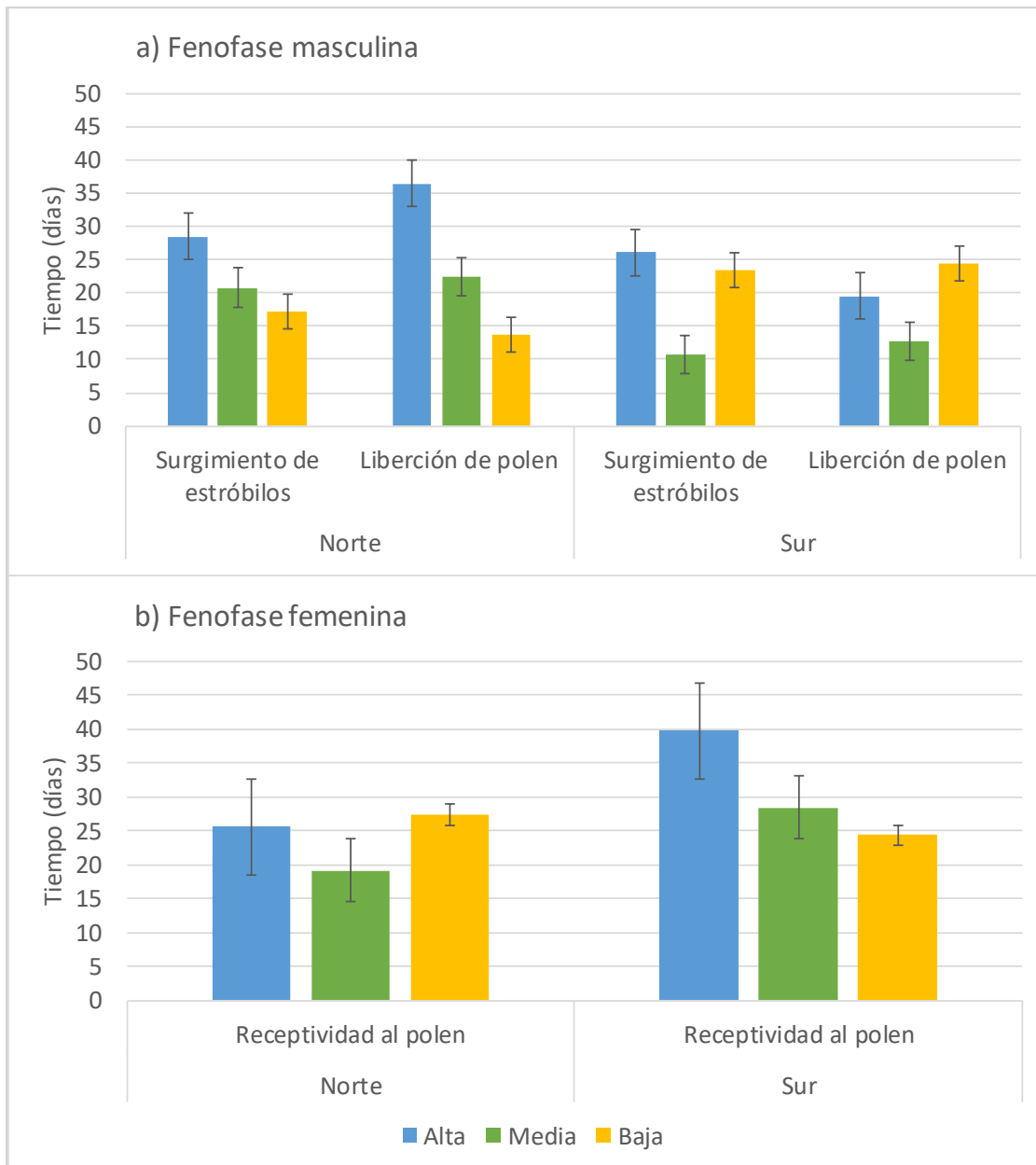


Figura 14. Promedio de número de días y E.E. en que ocurren las fases reproductivas masculina y femenina desde el 3 de marzo de 2017 en la ladera norte y sur en tres altitudes en el PNLM. Altitudes, **azul:** alta, **verde:** media y **amarillo:** baja.

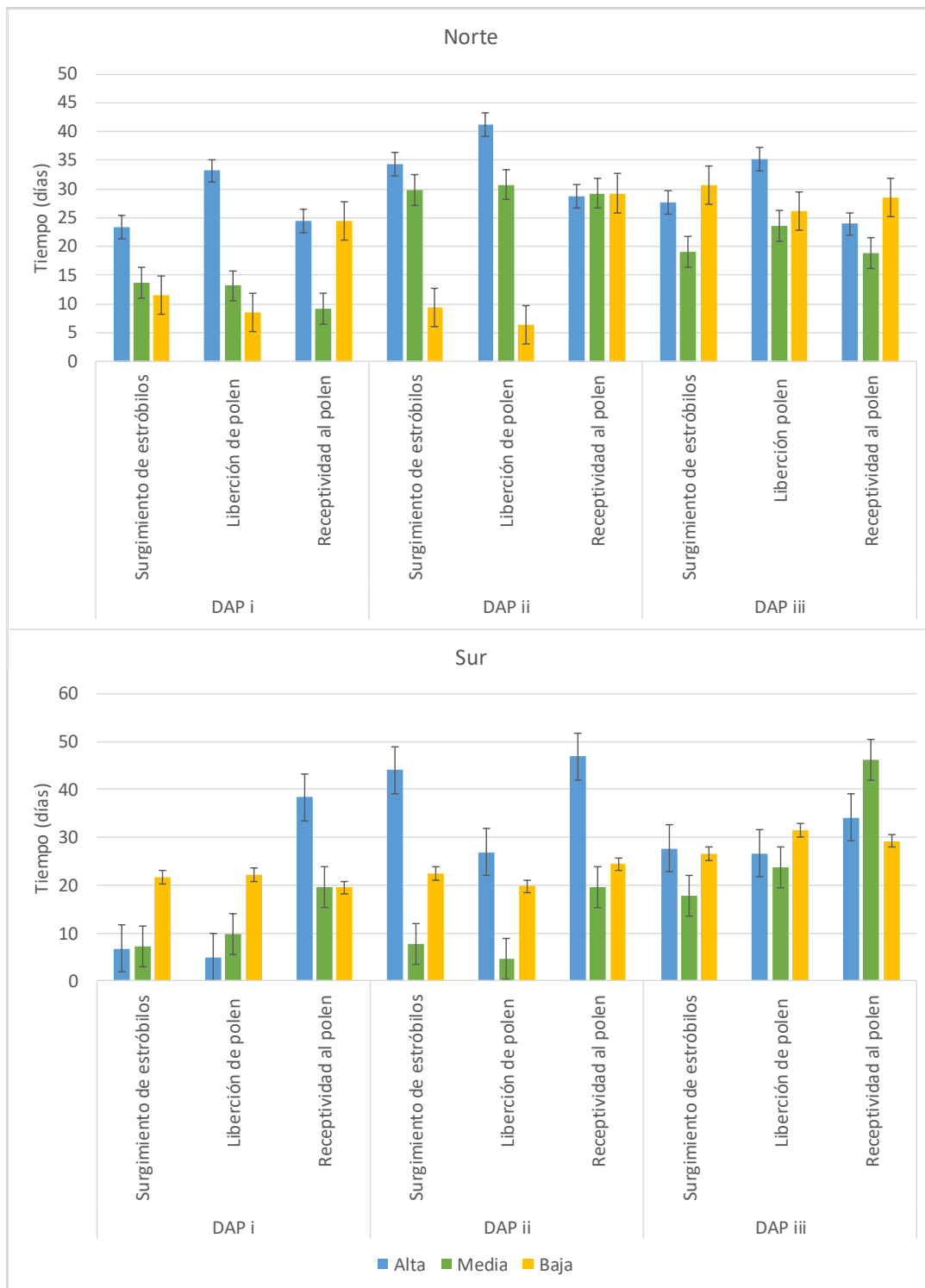


Figura 15. Promedio de número de días y E.E. en que ocurren las fases reproductivas masculina y femenina por DAP desde el 3 de marzo de 2017 en la ladera norte y sur en tres altitudes en el PNLM. Altitudes, **azul:** alta, **verde:** media y **amarillo:** baja. Clases diamétricas, **DAPi:** clase uno, **DAPii:** clase dos y **DAPiii:** clase tres.

Intensidad (número de individuos) con que se presentan las fenofases a través del tiempo

Fase vegetativa

De febrero a marzo del año 2017 se pudo observar que la etapa vegetativa de surgimiento de las yemas foliares se presentó en más del 76% de los individuos en las tres altitudes de las dos laderas. En abril esta etapa continua presente en un alto número de individuos de las altitudes altas de ambas laderas y en la parte media de la ladera sur, al comparar ambas laderas se observó que este evento continua presente por más tiempo y en un alto número de individuos en la ladera sur. De junio a octubre el evento no se presenta e inicia a observarse en menos del 25% de los individuos y en noviembre en la ladera norte en las elevaciones baja y media (Figura 16).

En cuanto a las diferencias asociadas al DAP, de febrero a mayo en la ladera norte no se observaron diferencias en el porcentaje de individuos en etapa de surgimiento de las yemas foliares asociadas al DAP, sin embargo, de noviembre a enero el evento pudo iniciar con mayor lentitud en los individuos con mayores diámetros, esto mismo también se observó en la ladera sur (Figura 17).

Fase masculina

La fase de surgimiento o formación del estróbilo masculino se presentó de marzo a mayo y alargándose hasta junio sólo en la latitud alta de la ladera sur. El evento estuvo presente en pocos individuos (<25%), sin embargo en abril se observó en un mayor número de individuos (26-50%) pero sólo en la altitud alta de la ladera norte y en la baja de la ladera sur. La liberación de polen empezó a observarse en muy pocos individuos (<25%) desde marzo en la parte media de la ladera norte, mientras que en el sur empezó en abril. En mayo aumentó el número de individuos en que se presentó el evento, en este mismo mes, en la ladera norte el número de individuos liberando polen aumentó con la altitud, llegando hasta el 75% de los individuos en la parte alta, mientras que en la ladera sur en el mismo mes el mayor número de individuos (<50%) liberando polen se observó en la parte baja (Figura 16).

En cuanto a las diferencias asociadas al DAP, en la formación del estróbilo masculino y la liberación del polen, en la ladera norte el evento se presentó entre el 26-50 % de los individuos con los DAPs mayores, mientras que en el sur no se observaron diferencias asociadas al DAP (Figura 17).

Fase femenina

La receptividad de los estróbilos femeninos al polen inició a observarse en el mes de abril aunque en pocos individuos (<25%). Mayo fue el mes donde el evento fue más común entre los individuos, sin embargo hubo diferencias entre laderas, en la ladera norte se presentó en menos del 50% de los individuos en las tres altitudes, mientras que en la altitud alta de la ladera sur se observó el evento en más del 76% de los individuos. El mes en el que ocurre la receptividad al polen coincide con el de la liberación de polen, aunque ambos eventos ocurren en un periodo de tiempo muy corto (Figura 16).

La liberación de semillas se observó primero en la ladera sur en el mes de octubre, aunque fue en menos del 25% de los individuos, después el número de individuos liberando semillas aumentó (<50%) en diciembre, en la ladera norte no aumentó el número de individuos liberando semillas (Figura 16).

En cuanto a diferencias asociadas al DAP, la receptividad de los estróbilos al polen inició el evento primero en los individuos con menores diámetros de la ladera norte y en la ladera sur no hubo diferencias en los tiempos de inicio del evento entre los diferentes DAPs, sin embargo más del 76% de los individuos receptivos pertenecían a la categoría de mayor diámetro, asimismo ocurrió en la liberación de semillas siendo mayor en la ladera sur (Figura 17).

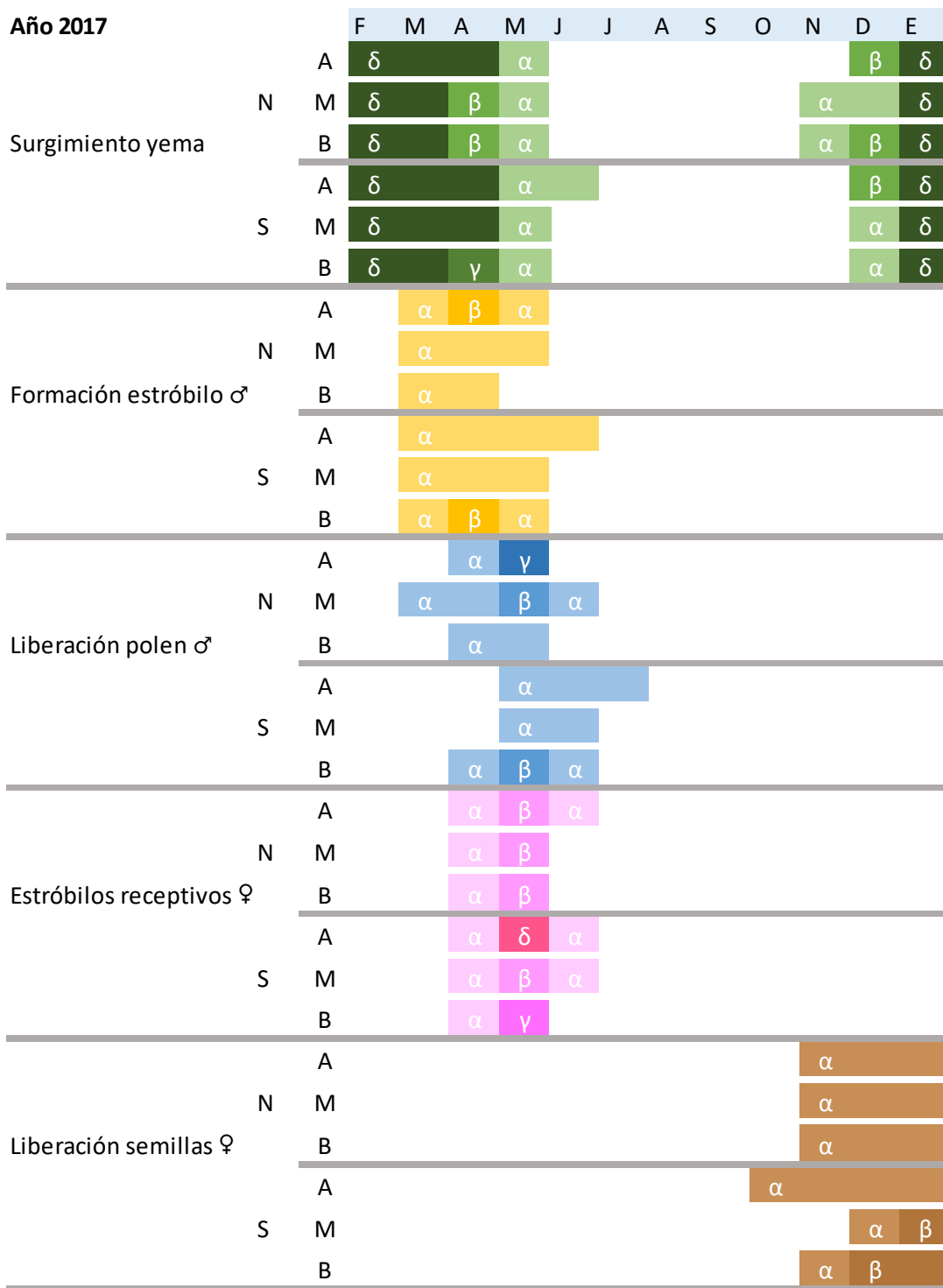


Figura 16. Intensidad (número de individuos) con la que se observaron las diferentes fenofases a través del tiempo en tres altitudes (**A**: alta, **M**: media; **B**: baja) de la ladera norte y sur en el PNLM. **Verde**: inicio del crecimiento vegetativo, **amarillo**: inicio del crecimiento de conos masculinos, **azul**: liberación de polen, **rosa**: receptividad de polen, y **café**: liberación de semillas. Individuos en los que se presenta la etapa, **α**: 1-25%, **β**: 26-50%, **γ**: 51-75% y **δ**: 76-100%.

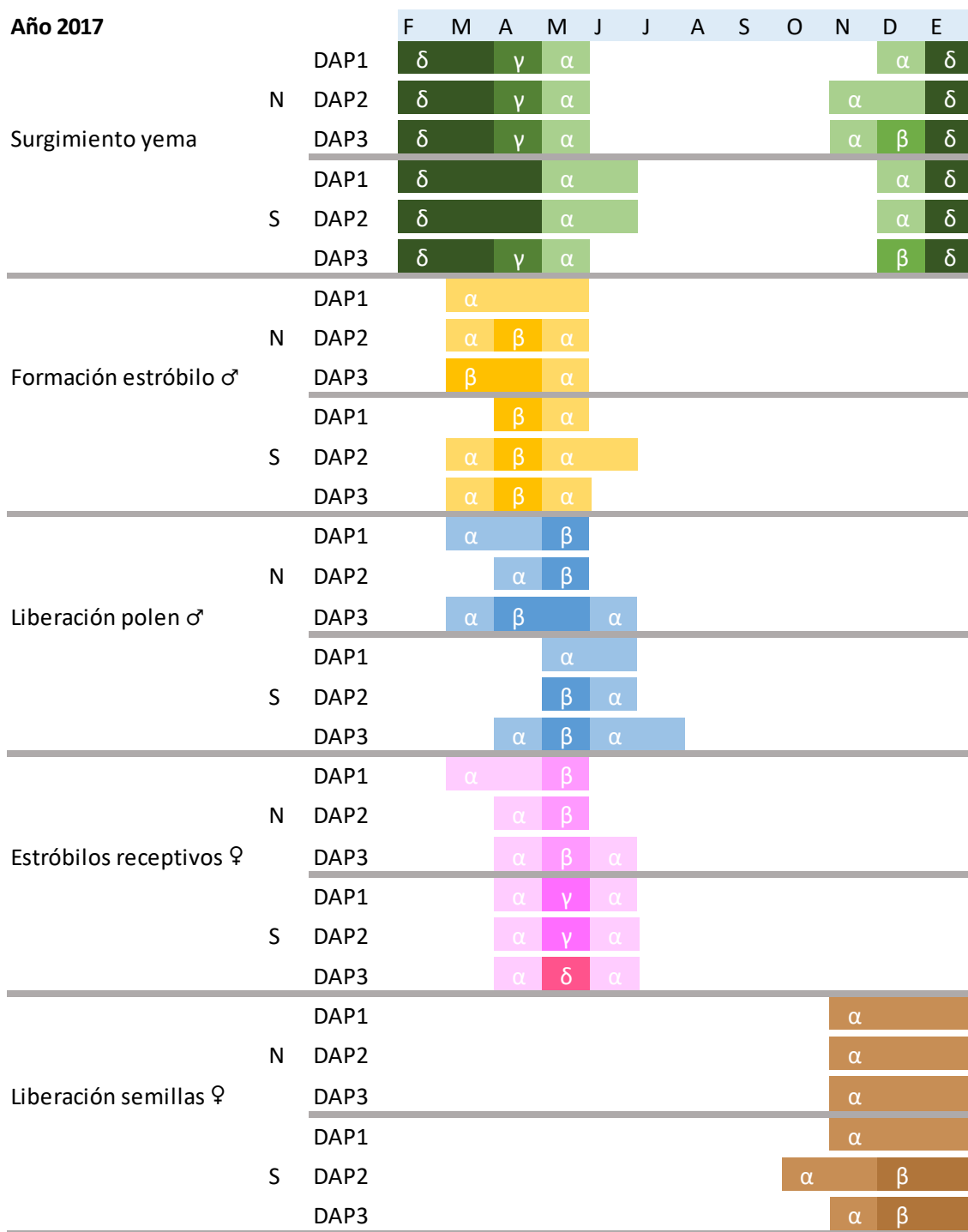


Figura 17. Intensidad (número de individuos) con la que se observaron las diferentes fenofases a través del tiempo en cuanto a DAP (**DAP1**: diámetro 1, **DAP2**: diámetro 2; **DAP3**: diámetro 3) de la ladera norte y sur en el PNLM. **Verde**: inicio del crecimiento vegetativo, **amarillo**: inicio del crecimiento de conos masculinos, **azul**: liberación de polen, **rosa**: receptividad de polen y **café**: liberación de semillas. Individuos en los que se presenta la etapa, **α**: 1-25%, **β**: 26-50%, **γ**: 51-75% y **δ**: 76-100%.

La sincronía reproductiva entre poblaciones de *P. hartwegii* ubicadas en diferentes pisos altitudinales y laderas.

Al evaluar el número de individuos en etapa reproductiva, o bien, la sincronía con que se presentan las etapas de receptividad al polen y liberación de polen en las diferentes poblaciones, se observó que en mayo ambas etapas están presentes en un alto número de individuos, disminuyendo desde la parte alta hacia la baja. En las elevaciones altas, de acuerdo a las categorías que previamente se establecieron, se estimó sincronía de media (<58%) a alta (<88%) en estas poblaciones. Al evaluar la sincronía separando la fase masculina de la femenina y para el mes de mayo que fue el más activo, se observó que en la ladera sur más individuos presentaron la fase femenina (>58%) que la fase masculina (>33%) en las tres altitudes. En el norte predominó el número de individuos en fase masculina en la altitud alta (71%), mientras que en la media (37%) y baja (67%) predominó la fase femenina, en estos sitios también fue donde se observó el menor número de individuos liberando polen. Un análisis de χ^2 solo muestra diferencias significativas en la liberación de polen entre las altitudes de ambas laderas ($\chi^2(1, N=144)=0.03, p<.05$).

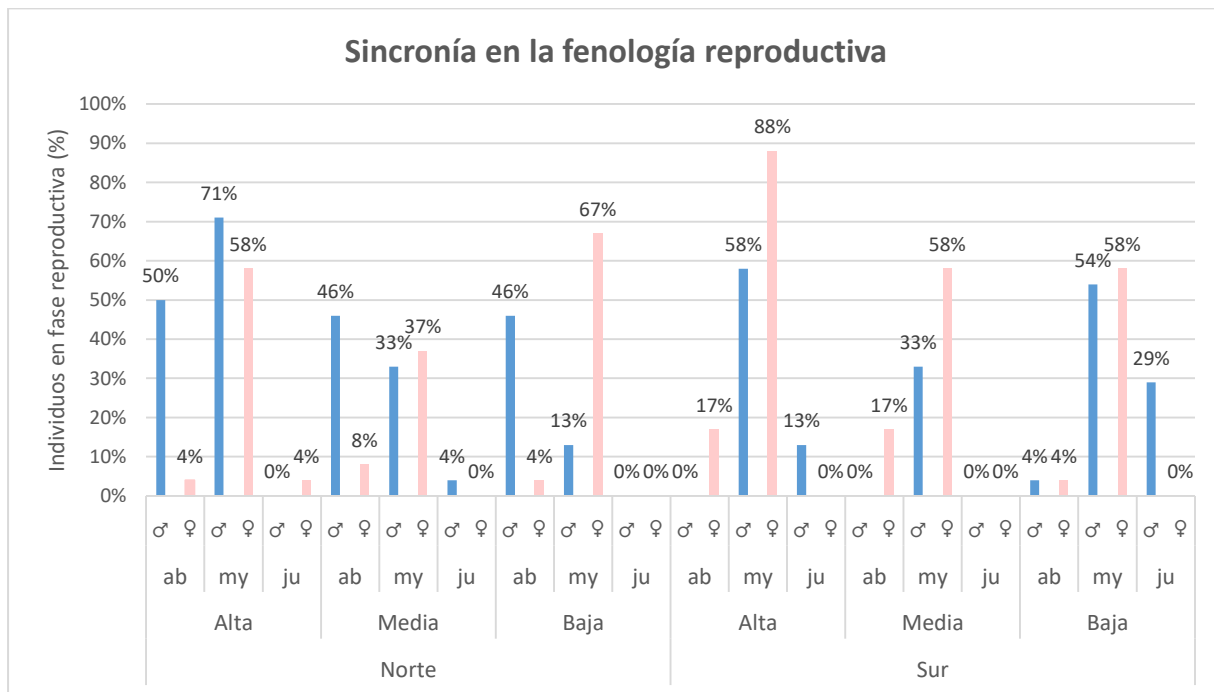


Figura 18. Sincronía en la fenología masculina (liberación de polen) y femenina (receptividad al polen) en tres pisos altitudinales de las laderas norte y sur del PNLM en los meses de abril, mayo y junio.

Correlación entre las variables ambientales y los eventos fenológicos

En la tabla 8 se observa que la variable que presentó mayor contribución a la inercia total fue la receptividad de polen (0.27), seguida de las variables de temperatura máxima y humedad máxima (0.19 y 0.20, respectivamente) y la liberación de polen (0.10) que también muestra una buena contribución a la inercia total, aunque sus masas son relativamente pobres. El surgimiento de las yemas vegetativas tuvo la mayor masa (0.32) y humedad máxima la mayor calidad (0.37). La tabla 8 también muestra que la "humedad máxima" explica casi el 62% de la variación en la primera dimensión y con el 90% para la segunda, contribuyendo considerablemente a la ocurrencia de las etapas de "liberación de polen" "receptividad al polen". La posición de la "humedad máxima" muestra que cuando esta disminuye se presentan las otras fenofases, sin dejar de asociarse con las temperatura máxima y mínima y la humedad mínima (Figura 23).

Tabla 7. Estadísticos del análisis de correspondencia de diferentes variables que influyen en la fenología de *P. hartwegii* en el PNLM.

Variables	Masa ^a	Calidad ^b	Contribución a la inercia total ^c	Contribuciones parciales de los puntos a la inercia de cada eje	
				Eje 1	Eje 2
Alta	0.04	0.02	0.01	0.03	-0.14
Media	0.04	0.02	0.01	-0.03	0.22
Baja	0.04	0.01	0.00	-0.01	0.05
Temperatura Máxima	0.03	0.14	0.19	0.24	-0.30
Temperatura Mínima	0.09	0.05	0.06	-0.08	-0.05
Humedad Máxima	0.01	0.37*	0.20	0.62*	0.90*
Humedad Mínima	0.12	0.02	0.01	-0.03	0.00
Sur	0.07	0.03	0.01	-0.01	0.32
Norte	0.06	0.03	0.01	0.01	-0.30
Yema Vegetativa	0.32*	0.02	0.05	-0.04	-0.12
Liberación de Polen	0.04	0.09	0.10	0.16	-0.22
Receptibilidad de Polen	0.05	0.13	0.27*	0.22	0.23
Liberación de Semillas	0.08	0.06	0.08	-0.08	0.40

^aMasa: ponderación de los puntos. ^bCalidad: representación de cada punto en las dimensiones = suma de cosenos cuadrados en las primeras dimensiones (aporte de una variable a la explicación de una dimensión o eje). ^cInercia: Coeficiente medio cuadrático de contingencia de Pearson, calculado en las tablas de frecuencias, medida de ajuste, entre las frecuencias observadas y frecuencias relativas ajustadas por el modelo. * Valores significativos.

En la figura 23 se expresa la asociación de las variables en dos dimensiones. El primer eje que tiene la propiedad de maximizar la asociación de los datos (fenofases y parámetros climáticos y geográficos), al explicar casi 91.3% de ella y el segundo, 8.3%, le dan una connotación casi unidimensional al fenómeno.

Las etapas de "liberación de polen" y "receptividad al polen" presentaron la mejor correlación con la variable ambiental "temperatura máxima", esto se puede relacionar con los meses de abril, mayo y junio que además de ser los más cálidos y en los que se alcanzaron las temperaturas máximas es cuando estas fenofases se presentan. La etapa de "liberación de polen" se correlaciona con las variables "altitud alta" y "orientación norte" porque en esta altitud y ladera fue en donde se observó el mayor porcentaje de individuos en esta etapa. La "liberación de semillas" se correlaciona con las variables "temperatura mínima", "altitud media" y "orientación sur" porque fue en esta altitud y ladera donde se observó al mayor porcentaje de individuos presentando esta etapa y los meses que se presenta son los más fríos. El "surgimiento de las yemas vegetativas" esta correlacionado con la "humedad mínima", "temperatura mínima" y "altitud baja" porque se observó que ocurría predominantemente en los meses de enero, febrero, marzo y abril (Figura 23).

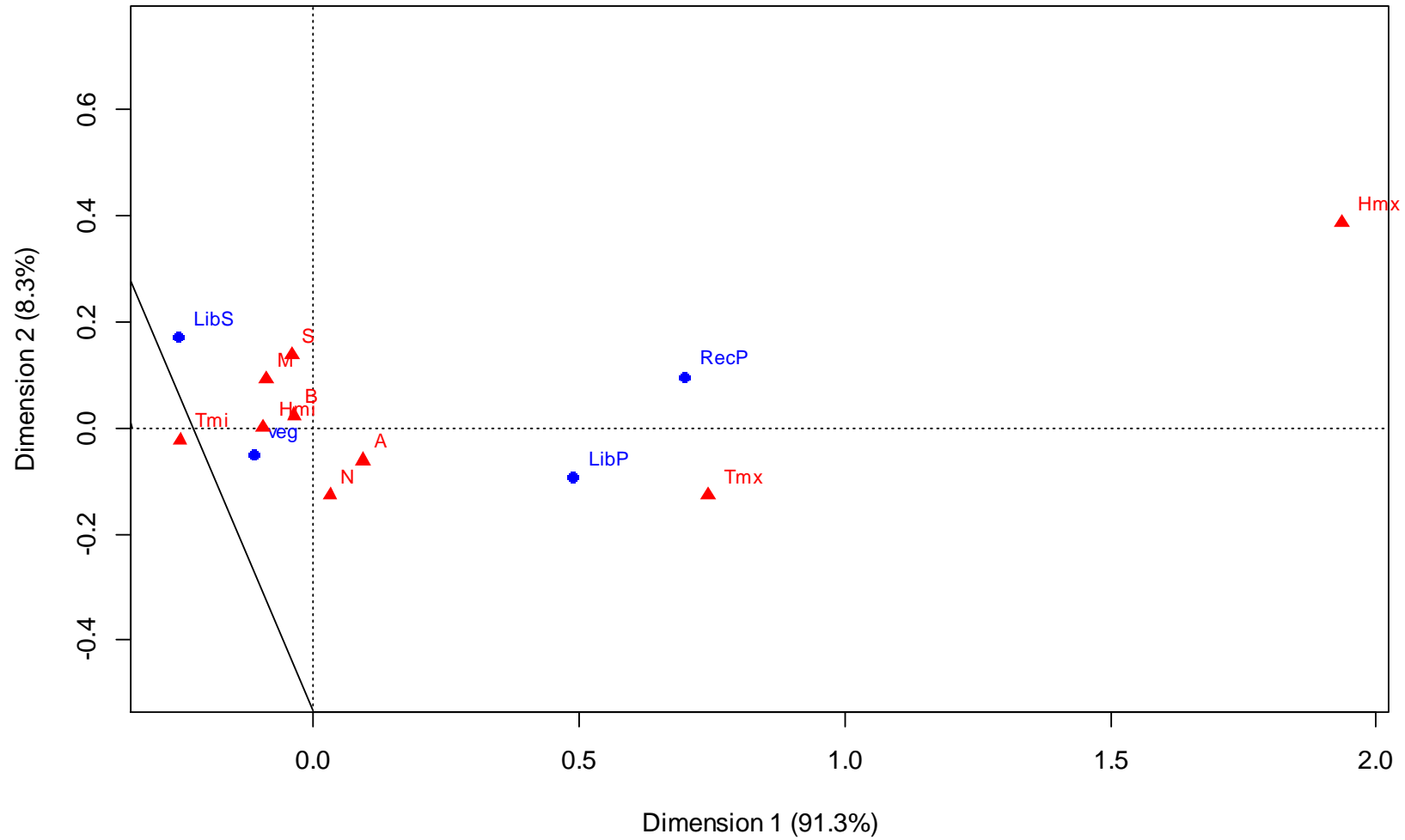


Figura 19. Ubicación espacial de las variables. **LibS**, liberación de semillas; **veg**, estructuras vegetativas; **LibP**, liberación de polen; **RecP**, receptibilidad de polen; **Tmi**, temperatura mínima; **Tmx**, temperatura máxima; **Hmi**, humedad mínima; **Hmx**, humedad máxima; **S**, ladera sur; **N**, ladera norte; **A**, altitud alta; **M**, altitud media y **B**, altitud baja.

8. Discusión

Para poder realizar propuestas de conservación y manejo de las poblaciones de *Pinus hartwegii* es necesario contar con información ecológica sobre el estado actual de sus poblaciones, además de un conocimiento detallado de los factores (bióticos y abióticos) que promueven diferentes respuestas fisiológicas en los individuos de las diferentes poblaciones de esta especie.

El estudio de los gradientes altitudinales presenta una gran oportunidad, ya sea directa o indirectamente para evaluar el impacto del cambio climático en las poblaciones forestales (Allen *et al.* 2010, Pottier *et al.* 2013, Rubin-Aguirre *et al.* 2015). En general, las zonas de bajas elevaciones se caracterizan con un mayor número de eventos de sequía y estrés hídrico, que conducen a cambios fenotípicos a nivel de individuo y cambios demográficos a nivel de la población (Aitken *et al.* 2008). En La Malinche el deteriorado estado de salud de los árboles de *P. hartwegii*, así como el bajo nivel reproductivo en las poblaciones de distribución altitudinal baja (Portillo 2016), son problemas que parecen estar relacionados de manera principal con las condiciones prevalecientes de estrés por temperaturas extremas y sequía en el límite xérico de distribución de la especie. Si además se consideran las predicciones de los modelos de aumento de las temperaturas medias anuales (Sáenz-Romero *et al.* 2012), esto podría desencadenar otros problemas como la expansión de plagas que pondría en riesgo aún mayor la permanencia a las poblaciones de *P. hartwegii*, lo que generaría altos costos ecológicos a nivel regional (Alfaro *et al.* 2014).

La heterogeneidad ambiental es un factor que determina fuertemente diferencias en las respuestas fisiológicas de las especies vegetales (López-Toledo 2017, Quiroga y Premoli 2013, Sáenz-Romero *et al.* 2012, Cortés-Flores 2011). En el PNLM se puede experimentar una elevada heterogeneidad ambiental, generada principalmente por su pronunciado gradiente altitudinal y la posición latitudinal de sus laderas, esto genera que a lo largo del gradiente altitudinal las condiciones de humedad y temperatura sean muy diferentes, y también, que estas mismas condiciones presenten variaciones entre las diferentes laderas de la montaña, por

la exposición al sol que cada ladera tiene. Las poblaciones de *P. harwegii* están respondiendo de manera diferida a estas condiciones, presentando diferencias en el tiempo de surgimiento y su permanencia de las estructuras reproductivas entre laderas, altitudes dentro de una misma ladera y altitudes de diferentes laderas. En nuestro estudio al registrar y evaluar las condiciones ambientales en diferentes laderas y pisos altitudinales observamos que las altitudes del límite superior es donde las temperaturas son más frías y las altitudes inferiores son cálidas conforme a lo observado en otros sistemas montañosos (Körner 2003, 2007). En las montañas el nivel de humedad no tiene patrones claros bien definidos debido a que esta condición depende de la fisiografía de la zona (Körner 2003, 2007). En La Malinche se encontró que la humedad en la altitud alta de la ladera sur fue mayor respecto a las elevaciones bajas, esto podría explicarse por los altos niveles de tala ilegal presentes en esa zona, que genera grandes claros y por lo tanto una mayor incidencia de radiación, en esas áreas la tala podría en principio estar dirigida hacia los individuos de mayores tallas, debido a que dominan árboles jóvenes, sin embargo, en los últimos meses se ha observado que los individuos juveniles ya están siendo removidos (George-Miranda, obs. pers).

En el PNLM el ciclo fenológico de *Pinus hartwegii* tiene una duración de dos años, siendo el desarrollo de los estróbilos femeninos el que requiere del mayor periodo de tiempo para completar este proceso debido a que incluye la maduración de las semillas. El desarrollo y madurez de los estróbilos masculinos para el “pino de las alturas” requiere de un periodo de tiempo corto de cuatro meses, sin embargo, es prolongado si se compara al tiempo requerido por otras especies de pinos como *Pinus greggi* en el que esta etapa dura aproximadamente dos meses o *Pinus patula* que dura tres meses (Ruiz-Farfán 2015, Hernández *et al.* 2016). Respecto a la fase vegetativa se ha encontrado que generalmente los brotes vegetativos se desarrollan en un corto período de tiempo, esto en las zonas templadas; sin embargo la duración del desarrollo varía mucho, incluso, entre árboles de un mismo género (Kozlowski 1971, Guerrero *et al.* 1998), en nuestra especie de estudio las acículas culminan su desarrollo en un año y la fase de desarrollo, para alcanzar la maduración de las acículas, tarda seis meses aproximadamente. La caracterización detallada de la fenología de *P. hartwegii* realizada en el presente estudio es información relevante con la que no se contaba pues la información

existente relacionada con los aspectos fenológicos solo se enfoca en los periodos de producción de semillas (Musálem y Solís 2000).

En este estudio encontramos que en las poblaciones de la distribución superior es donde los individuos permanecen durante más tiempo en los procesos reproductivos de receptibilidad y liberación de polen, y también, en estas elevaciones es donde se registró al mayor el número de individuos que invierten en la producción de estructuras reproductivas, esto podría ser debido a que esta especie está adaptada a condiciones de baja temperatura y humedad (Hernández *et al.* 2005, Viveros-Viveros *et al.* 2007, 2009), y que estas, actualmente dominan las altitudes superiores de su distribución, y por lo tanto en estas altitudes los individuos no presentan estrés derivado de las condiciones climáticas adversas para la especie. El número de individuos en que se presentan las etapas masculinas y femeninas difiere entre laderas, siendo la ladera sur donde se registró el mayor número de individuos con la presencia de estructuras femeninas y en la ladera norte fue mayor el número de individuos con estructuras masculinas, esto podría deberse a que las condiciones de humedad y temperatura difieren entre laderas y esto podría marcar el inicio de procesos que inducen el desarrollo de ambas estructuras, siendo las condiciones de temperaturas bajas y humedad elevada para las masculinas (Muñoz-Gutiérrez *et al.* 2017) y temperaturas más cálidas y humedad escasa para las femeninas.

En nuestro estudio encontramos que el diámetro del arbolado influyó en el número de individuos que presentaron estructuras reproductivas o que invirtieron recursos en reproducción, los árboles más mayores diámetros fueron los que registraron el mayor número de individuos con la presencia de las diferentes etapas reproductivas, en el caso de los estróbilos masculinos el tiempo de permanecía fue mayor para estos individuos, esto coincide con Muñoz-Gutiérrez *et al.* (2017) quienes describen que en individuos de *Pinus patula* de mayor diámetro la producción de polen es mayor, sin embargo difiere con Torimaru *et al.* (2009) que mencionan que los individuos de *Pinus sylvestris* de menor diámetro se adelantan en el tiempo en cuanto a la dispersión de polen porque el cono masculino crece antes y en nuestro estudio encontramos que los de mayor diámetro presentaban este adelanto en el tiempo. Para las etapas femeninas también registramos que estuvieron presentes en mayor número en los individuos mayor diámetro; esto difiere con Calleros *et al.* (2016) quienes

mencionan que los individuos de menor diámetro de *Pinus pseudostrobus* son los que mayor inversión de recursos hacen para la producción de semillas, pero coincide con lo expuesto por González-Avalos *et al.* (2006) que al estudiar la producción de conos femeninos y la edad de los individuos encontró que entre mayor es la edad del arbolado mayor la producción de conos en *Pinus cembroides*.

De acuerdo a nuestros resultados la sincronía reproductiva en los pisos altitudinales de la ladera norte y sur indicaron un elevado porcentaje de individuos en estado reproductivo en las distribuciones altitudinales superiores, tanto para las estructuras masculinas como femeninas, es posible que condiciones elevadas de estrés que experimentan los individuos de *P. hartwegii* en las elevaciones bajas influya en la baja sincronía, esto por la incidencia de estrés ambiental e invasión de plagas en las altitudes inferiores impuesta por temperaturas más altas y menor precipitación en relación con los sitios de mayor altitud y teniendo en cuenta que las proyecciones climáticas indican condiciones aún más adversas para el futuro (menor precipitación y mayores temperaturas, olas de calor más frecuentes e intensas; Sáenz-Romero *et al.* 2010, IPCC 2014), podemos esperar que una reducción en la inversión reproductiva puede contribuir al desplazamiento o eliminación de las poblaciones de *P. hartwegii* desde su límite más bajo de distribución y es probable que sea reemplazado por otras especies que limitan con su distribución más baja como *Abies religiosa* (Loya-Rebollar *et al.* 2013, Gutiérrez y Trejo 2014). La respuesta de la especie ante el cambio climático dependerá de su plasticidad fenotípica y diversidad genética para sobrevivir en el diferentes altitudes de su distribución, o también, en su capacidad de dispersión (Soja *et al.* 2007, Sáenz-Romero 2013, Viveros-Viveros *et al.* 2010).

Las variables geográficas y climáticas que influyen en cada una de las etapas reproductivas de *Pinus hartwegii* cambia, de manera que el surgimiento de las yemas vegetativas está influenciado por temperaturas bajas y una escasa humedad (enero, febrero y marzo), bajo estas condiciones se ha registrado que esto también ocurre en otras especies de coníferas del género *Pinus* como *P. gregii*, *P. montezumae*, *P. patula*, entre otros; (Ruiz-Farfán 2015, Garcidueñas 1987, Goche-Télles 2003). La observación de un mayor número de individuos con surgimiento de yemas vegetativas en las altitudes inferiores, podría ser debido a que en estas

zonas los individuos encuentran las condiciones necesarias sólo para el crecimiento vegetativo por lo que podrían estar invirtiendo solo recursos para la producción de hojas y podrían no tener los suficientes recursos para invertir en estructuras reproductivas por las condiciones climáticas adversas que se presentan para los individuos en estas altitudes como se ha observado en otras coníferas como *P. pseudostrobus* (Leal-Garcia 2013, López-Toledo 2017) especie que en las altitudes menores disminuye la inversión de recursos en la reproducción y los individuos solo pueden permanecer (sobrevivir).

En *Pinus hartwegii* la etapa de liberación de polen es favorecida por temperaturas elevadas que ocurren en los meses más cálidos (abril, mayo y junio), esto mismo también se ha observado para otras especies de coníferas del género *Pinus* como *P. greggi*, *P. pseudostrobus*, *P. michoacana*, *P. leiophylla* entre otros (Ruiz-Farfán 2015, Santillán 1991, Zamora 1981). Además, esta etapa también está influenciada por la orientación de la ladera y la altitud, pues en la ladera norte y en la parte alta es dónde más individuos se observaron en esta etapa, esto podría ser debido a que en estas altitudes es donde los individuos de *P. hartwegii* experimentan las condiciones óptimas para tener un mayor rendimiento reproductivo, sin embargo, estos resultados difieren con otros estudios (Leal-Garcia 2013, López-Toledo 2017) donde se menciona que las condiciones óptimas para una especie distribuida en un gradiente altitudinal se encontraría en las zonas intermedias de su distribución ya que describen que los extremos de sus distribuciones el estrés ambiental es mayor y por lo tanto la inversión reproductiva disminuye considerablemente.

La receptibilidad de polen también está influenciada por temperaturas elevadas, pero también la orientación de la ladera influye, así como ocurre con las estructuras masculinas, los conos femeninos también se observó que tienen mayor presencia en las altitudes superiores, esto difiere a lo que se esperaba pues es en las distribuciones intermedias donde se han encontrado las condiciones óptimas para que los individuos presenten estas estructuras reproductivas.

La liberación de semillas de *Pinus hartwegii* en La Malinche se presenta en los meses de noviembre, diciembre y enero, esto coincide con lo observado por Velázquez y Musálem (1985) en el Iztaccíhuatl, aunque estos autores solo mencionan que la liberación ocurre en el mes de diciembre cuando las temperaturas son las más bajas y la humedad disminuye, en la

ladera que más se presenta esta etapa en La Malinche es en la sur, sin embargo, esta etapa se presenta en las altitudes intermedias de ambas laderas conforme a lo que se esperaría de mayor éxito reproductivo en estas altitudes, por lo tanto podría ser que los individuos de *P. hatwegii* están invirtiendo de forma exitosa en la reproducción en las altitudes intermedias pero las condiciones están ascendiendo conforme a lo esperado por el cambio climático, por lo tanto podríamos observar en un futuro que también la liberación de semillas sea más intensa en las altitudes más altas del gradiente altitudinal. La humedad máxima es la que menos relación tiene con las diferentes fenofases, ya que en los meses de precipitación las etapas masculinas y el inicio de las etapas femeninas han concluido.

9. Conclusiones

Las condiciones de temperatura y humedad difieren entre laderas y altitudes, en ambas laderas las altitudes elevadas son las más frías y menos húmedas. El mes más cálido para ambas laderas es mayo y el más frío es enero, las temperaturas máximas se registraron en las altitudes medias y bajas para ambas laderas.

Entre laderas el surgimiento y periodo de permanencia de las etapas de la fenología reproductiva difieren, adelantándose el surgimiento de cada etapa, favoreciendo la orientación de la ladera sur a la fase femenina y la orientación norte a la masculina.

La influencia de los factores climáticos sobre la fenología de *P. hartwegii* es contundente ya que muestra un patrón claro asociado con la elevación de las poblaciones naturales dentro del intervalo altitudinal.

El tiempo que los individuos permanecen con las diferentes etapas fenológicas es mayor en las altitudes superiores asociado a condiciones de temperatura y humedad idóneo para *P. hartwegii*.

La intensidad con que se presentan las etapas reproductivas varía entre altitudes, presentándose una mayor intensidad en las elevaciones superiores, pero esta intensidad es diferente entre laderas para cada etapa fenológica.

La clase diamétrica influye en la intensidad con la que se presenta para cada etapa reproductiva, los árboles con diámetros mayores son los individuos que tienen mayor inversión para estas etapas fenológicas.

En las altitudes superiores se presentan un mayor porcentaje de individuos liberando polen y receptibles de polen, esto posiblemente a que presentan menos estrés derivado de un clima idóneo y una menor proliferación de plagas a diferencia de las altitudes inferiores, donde el clima es más cálido y por lo tanto las condiciones son más adversas para estos individuos.

10. Recomendaciones

Nuestro estudio tuvo la limitante del tiempo de muestreo, ya que solo duro año y medio de observación, se sugiere realizar posteriores trabajos donde las observaciones se realicen en periodos más largos y que las observaciones sobre la fenología reproductiva se realicen en salidas a campo de máximo una semana, por el tiempo que se presentan estas estructuras.

La variabilidad genética de las poblaciones podría ser otro factor a tomar en cuenta, se sugiere realizar estudios tomando en cuenta esta variable y sus implicaciones en la fenología reproductiva.

El mejor desempeño en la fenología reproductiva se presentó en las poblaciones de las elevaciones más altas, por lo tanto estudios de germinación y sobrevivencia podrían explicar mejor el éxito reproductivo por población en diferentes pisos altitudinales tomando en cuenta nuestros resultados.

Una migración asistida podría ser la solución para la permanencia de la especie a futuro, ya que las condiciones ambientales en las altitudes bajas presentan temperatura más elevadas y periodos de menor precipitación, y con los escenarios del cambio climático estos aspectos se agudizaran teniendo implicaciones negativas en la fenología reproductiva y por lo tanto en la regeneración.

11. Referencias

- Abu-Asab MS, Peterson PM, Shetler SG y Orli SS. 2001. Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodiversity and Conservation*, 10: 597-612.
- Aitken SN, Yeaman S y Holliday JA. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations: climate change outcomes for tree populations. *Evol Appl* 1:95–111.
- Alfaro RI, Fady B y Vendramin GG. 2014. The role of forest genetic resources in responding to biotic and abiotic factors in the context of anthropogenic climate change. *For Ecol Manag* 333:76–87.
- Alonso RH, Fortea, VP, Camarero JJ, Moreno RM y Peña GS. 2005. Efectos de la defoliación inducida por la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) sobre el crecimiento y la supervivencia de *Pinus nigra* e interacciones con el clima durante el periodo 1992-2004. In *Congresos-CARGA FINAL*.
- Allen CD. 2009. Muerte regresiva del bosque inducida por el clima: ¿un fenómeno mundial en aumento?. *Unasylva* 60: 43–49
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M y Gonzalez P. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management* 259: 660-684.
- Arntz AM, de Lucia EH y Jordan N. 2000. From fluorescence to fitness: variation in photosynthetic rate affects fecundity and survivorship. *Ecology* 81: 2567-2576.
- Arriaga L y Gómez L. 2004. Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México. En: Martínez J y Fernández-Bremauntz A. (comps.). *Cambio Climático: una Visión desde México*. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAT. México, D. F. pp. 255-265.

- Bazzaz FA. 1997. Allocation of resources in plants: state of the science and critical questions. In: Bazzaz FA, Grace J (eds) Plant resource allocation. Academic Press, New York
- Breshears DD., Cobb NS, Rich PM, Price KP, Allen CD, Balice RG y Anderson JJ. 2005. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102(42), 15144-15148.
- Cain MD y Shelton MG. 2000. Revisiting the relationship between common weather variables and loblolly-shortleaf pine seed crops in natural stands. New Forests 19: 187-204.
- Calderón de Rzedowski G y Rzedowski J. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Michoacán, México: INECOL-CONABIO.
- Calleros PAD, de Jesús Navar-Chaidez J, Pompa-García M y Treviño-Garza EJ. 2016. Producción de conos y semillas de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en Nuevo León, México. Foresta Veracruzana, 18(2), 29-36.
- Cavieres LA. 2000. Variación morfológica de *Phacelia secunda* J.F. GMEL. (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. Gayana Botánica 57: 89-96.
- Challenger A y Soberón J. 2008. Los ecosistemas terrestres, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, pp. 87-108.
- Chandra S. 2004. Effects of altitude on energy exchange characteristics of some alpine medicinal crops from central Himalayas. Journal of Agronomy y Crops Science 190: 13-20.
- Chuine I y Beaubien EG. 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. Ecology Letters, 4(5), 500-510.
- Cortés-Flores J, Cornejo-Tenorio G y Ibarra-Manríquez G. 2011. Fenología reproductiva de las especies arbóreas de un bosque neotropical. Interciencia, 36(8).
- Costa FAPL. 2002. Fenologia de árvores tropicais. La Insignia. Brasil. <http://lainsignia.org>.

- De Cara JA y Mestre A. 2006. La observación fenológica en agrometeorología y climatología. Revista del Aficionado a la Meteorología No. 45. <http://www.meteored.com/ram/2764/la-observacin-fenolgica-en-agrometeorologa-y-climatologa/#more-2764>.
- Endara-Agramont AR, Calderón-Contreras R, Nava-Bernal G y Franco-Maass S. 2013. Analysis of fragmentation processes in high-mountain forests of the centre of Mexico. American Journal of Plant Sciences, 4(03), 697.
- Farjon A y Styles BT. 1997. *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica Monograph 75. New York, NY: The New York Botanical Garden.
- Filella I, y Peñuelas J. 1999. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. Plant Ecology 145: 157-165.
- Franco BM y Sarukhan KJ. 1981. Un modelo de simulación de la productividad forestal de un bosque de pino. Secretaria de Agricultura y Recursos Hirdráulicos. Subsecretaria Forestal y de Fauna. Unidad de Apoyo Técnico No. 1. Serie Premio Nacional Forestal. pp.71.
- García AA y González MS. 2003. Pináceas de Durango. Instituto de Ecología, A.C. Comisión Nacional Forestal. México. pp.187.
- García RG. 2000. Comportamiento de la dinámica sucesional de *Abies religiosa* (hbk) Schl. et Cham., y *Pinus hartwegii* Lindl., en la estación forestal experimental Zoquiapan, Estado de México. Universidad Autonoma de Chapingo. Chapingo, Texcoco, Edo. De México.
- González-Ávalos J, García-Moya E, Vargas-Hernández JJ, Trinidad-Santos A, Romero-Manzanares A y Cetina-Alcalá VM. 2006. Evaluación de la producción y análisis de conos y semillas de *Pinus cembroides* Zucc. Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente, 12(2).
- González-Maya JF, Cepeda A, Pérez RR, Cajína MJ y González RM. 2010. Categoría V- Paisajes Protegidos de UICN: una herramienta para el manejo de zonas de amortiguamiento neotropicales. Revista Latinoamericana de Conservación| Latin American Journal of Conservation, 1(1).

- Gonzalo-Turpin H y Hazard L. 2009. Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *J Ecol* 97:742–751.
- Guerrero-Campo J, Camarero JJ y Gutiérrez E. 1998. Crecimiento estacional y caída de acículas en *Pinus sylvestris* y *P. uncinata*. *Forest Systems*, 7(1), 155-172.
- Gutiérrez E y Trejo I. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(1), 179-188.
- Héloïse GT y Hazard L. 2009. Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *Journal of Ecology*, 97(4), 742-751.
- Hernández ZO, López UJ, Vargas HJJ y Jiménez CM. 2016. Variación clonal de la fenología reproductiva en un huerto semillero de *Pinus patula*. *Bosque (Valdivia)*, 37(2), 255-264.
- Iglesias L, Alba-Landa J y Enríquez JL. 1999. Estrategias para la conservación de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. en la región del Cofre de Perote, Veracruz. *Monte Bravo* 4-5: 20-22.
- Iglesias Andreu LG y Tivo Fernández YAMILET. 2006. Caracterización morfométrica de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Ra Ximhai*, 2(002).
- Ikeda T, y Matsuda R. 2002. Effects on soyabean leaflet inclination on some factors related to photosynthesis. *Journal of Agriculture Science* 138: 367-373.
- Koenig WD y Knops JDH. 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. *The American Naturalist* 155(1): 59-69.
- Körner C. 2003. *Plant Alpine Life*. Springer-Verlag, Berlin.
- Körner, C. 2007. The use of “altitude” in ecological research. *Trends in ecology y evolution*, 22(11), 569-574.

- Lauer W y Stiehl E. 1973. La Clasificación del clima en la región Puebla-Tlaxcala. Comunicaciones 7: 31-35.
- Leal-García J. 2013. Análisis del crecimiento vegetativo e inversión reproductiva de *Quercus pyrenaica* willd. en tres localidades de sierra nevada. Máster universitario en conservación, gestión y restauración de la biodiversidad. Universidad de Granada, España.
- Leal-García J. 2013. Análisis del crecimiento vegetativo e inversión reproductiva de *Quercus pyrenaica* willd. en tres localidades de Sierra Nevada. Máster Universitario en Conservación, Gestión y Restauración de la Biodiversidad. Universidad de Granada.
- Little FT. 1962. Key to the Mexican species of pines. Caribbean Forester 23(2): 72-81.
- Levizou E, Drilias P, Psaras G, y Manetas Y. 2004. Nondestructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance measurements may be misleading when changes in trichome density co-occur. New Phytologist 165: 463-472.
- López-Domínguez JC y Acosta R. 2005. Descripción del Parque Nacional La Malinche. Fernández JA y López JC (Compiladores), Biodiversidad del Parque Nacional La Malinche. Coordinación General de Ecología, Gobierno del Estado de Tlaxcala, México, 3-24.
- Lopez-Toledo L, Heredia-Hernández M, Castellanos-Acuna D, Blanco-García A y Sáenz-Romero C. 2017. Reproductive investment of *Pinus pseudostrobus* along an altitudinal gradient in Western Mexico: implications of climate change. New Forests, 1-15.
- Loya-Rebollar E, Sáenz-Romero C, Lindig-Cisneros RA, Lobit P, Villegas-Moreno JA, y Sánchez-Vargas NM. 2013. Clinal variation in *Pinus hartwegii* populations and its application for adaptation to climate change. Silvae Genetica, 62(1-6), 86-95.
- Madrigal S, Vázquez I y Velasco E. 2007. Obtención de parámetros dasométricos para evaluar efecto causado por *Arceuthobium vaginatum* en *Pinus hartwegii* del Nevado de Colima. Memorias del VII Congreso Mexicano de Recursos Forestales. 28 al 31 de octubre de 2005. Morelia, Michoacán. pp. 1-7.

- Mantilla-Blandón MR. 2006. Fenología del género *Abies* (Pinaceae) el occidente del Estado de Jalisco, México. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.
- Mátyás C. 2010. Forecasts needed for retreating forests. *Nature*, 464(7293), 1271-1271.
- Mátyás C, Berki I, Czúcz B, Gálos B, Móricz N y Rasztoivits E. 2010. Future of beech in Southeast Europe from the perspective of evolutionary ecology. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*, 6, 91-110.
- McCarthy JP. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation biology* 15: 320-331.
- Menzel A y Fabian P. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature*, 397(6721), 659-659.
- Molina-Montenegro MA, Badano EI, Inostroza P, Cavieres LA. 2005. Intercambio gaseoso en dos especies alto andinas de Chile central: efecto de la asociación a plantas en cojín. *Ecología Austral* 15: 49-58.
- Montenegro AL y Vargas O. 2008. Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Rev. Biol. Trop*, 56(3), 1543-1556.
- Muñoz-Gutiérrez L, Vargas-Hernández JJ, López-Upton J, Ramírez-Herrera C, Jiménez-Casas M, Aldrete A y Díaz-Ruíz R. 2017. Variación espacial y temporal en la dispersión de polen en un huerto semillero y en rodales naturales cercanos de *Pinus patula*. *Bosque* (Valdivia), 38(1), 169-181.
- Musálem S, M A, y Solís AM. 2000. Monografía de *Pinus hartwegii*. SAGAR.INIFAP.Cirpe. Campo experimental Valle de México. Libro Técnico No. 3, Chapingo, Estado de México. pp. 96.
- Obeso JR. 2002. The cost of reproduction in plants. *Tansley review no. 139. New Phytol* 155:321–348

- Olivas MLH, Calderón BLM, Briones AMF, Rodríguez JTU y Benavides KL. 2014. Comportamiento Fenológico en tres rangos altitudinales de las especies *Enterolobium cyclocarpum*, *Maclura tinctoria*. Esteli, Nicaragua. Revista Científica de FAREM-Esteli, (11), 81-90.
- Owens NJ. y Blake MD. 1985. Forest Tree Seed Production. Canadian Forest Service, Petawawa National Forestry Institute, Chalk River, Ontario, Canada. Information Report PI-X-53. pp.161.
- Patiño VF. 1973. Floración, fructificación y recolección de conos y aspectos sobre semillas de pinos mexicanos. Revista Bosques y Fauna, 10(4): 20-30.
- Patiño S y Grace J. 2002. The cooling of convolvulaceous flowers in a tropical environments. Plant, Cell and Environment 25: 41-51.
- Patiño S, Jeffree C y Grace J. 2002. The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. Oecologia 130: 373-379.
- Peñuelas J, Ogaya R, Boada M y Jump SA. 2007. Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). Ecography, 30(6), 829-837.
- Perry JPJr. 1991. The pines of Mexico and Central America. Portland, USA: Timber Press.
- Portillo CI. 2017. Estructura vertical y horizontal de bosques de *Pinus hartwegii* Lindl. en el Parque Nacional La Malinche: análisis de la regeneración natural y los factores que la afectan. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tlaxcala, México.
- Pottier J, Dubuis A, Pellissier L. 2013. The accuracy of plant assemblage prediction from species distribution models varies along environmental gradients: climate and species assembly predictions. Global Ecol Biogeogr 22:52–63.
- Premoli AC y Mathiasen P. 2011. Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montaña: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparó los Andes australes. Ecología austral, 21(3), 251-269.

- Prock S. y Körner C. 1996. A cross-continental comparison of phenology, leaf dynamics and dry matter allocation in arctic and temperate zone herbaceous plant from contrasting altitudes. *Ecological Bulletins* 45: 93-103.
- Quiroga MP y Premoli AC. 2013. El rol de las poblaciones marginales en la conservación del acervo genético de la única conífera del sur de Yungas en Argentina y Bolivia, *Podocarpus parlatorei* (Podocarpaceae). *Ecol Boliv* 48:4–16
- Ramírez-Herrera C, Vargas-Hernández JJ. y López-Upton J. 2005. Distribución y conservación de las poblaciones naturales de *Pinus greggii*. *Acta Botánica Mexicana* 72: 1-16.
- Rehfeldt GE. 1988. Ecological Genetics of *Pinus contorta* from the Rocky Mountains (USA). *Silvae Genetica*, 37, 3-4.
- Rehfeldt GE, Ferguson DE y Crookston NL. 2009. Aspen, climate, and sudden decline in western USA. *Forest Ecology and Management*, 258(11), 2353-2364.
- Remington DL y O'Malley DM. 2000. Whole genome characterization of embryonic state inbreeding depression in a selfed loblolly pine family. *Genetics* 155: 337-348.
- Ricker M, Gutiérrez-García G, y Daly DC. 2007. Modeling long-term tree growth curves in response to warming climate: test cases from a subtropical mountain forest and a tropical rainforest in México. *Can. J. For. Res.* 37: 977-989.
- Rubin-Aguirre A, Saenz-Romero C y Lindig-Cisneros R. 2015. Bark beetle pests in an altitudinal gradient of a Mexican managed forest. *For Ecol Manag* 343:73–79.
- Ruiz-Farfán DDG, López-Upton J, Ramírez-Herrera C y Rodríguez-Trejo DA. 2015. Fenología reproductiva en un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *australis*. *Revista fitotecnia mexicana*, 38(3), 285-296.
- Sáenz-Romero C, Lamy JB, Loya-Rebollar E, Plaza-Aguilar A, Burlett R, Lobit P y Delzon S. 2013. Genetic variation of drought-induced cavitation resistance among *Pinus hartwegii* populations from an altitudinal gradient. *Acta physiologiae plantarum*, 35(10), 2905-2913.

- Sáenz-Romero C, Rehfeldt GE, Soto-Correa JC. 2012. Variación genética altitudinal entre poblaciones de *Pinus pseudostrobus* de Michoacán, México: resultados de ensayo en casas de sombra en dos localidades. *Rev Fitotec Mex* 35:111–121
- Sáenz-Romero C, Rehfeldt GE, Crookston NL, Duval P, St-Amant R, Beaulieu J y Richardson BA. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change*, 102(3-4), 595-623.
- Sáenz-Romero C. 2009. Guía para mover altitudinalmente semillas y plantas de *Pinus oocarpa*, *P. devoniana* (= *P. michoacana*), *P. pseudostrobus*, *P. patula* y *P. hartwegii* para restauración ecológica, conservación, plantaciones comerciales, y adaptación al cambio climático. Versión 4.0.
- Sáenz-Romero C, Guzmán-Reyna RR y Rehfeldt GE. 2006 Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico. *For Ecol Manag* 229:340–350.
- Soja AJ, Tchebakova NM y French NHF. 2007. Climate-induced boreal forest change: predictions versus current observations. *Glob Planet Change* 56:274–296.
- Torimaru T, Wang XR, Fries A, Andersson B y Lindgren D. 2009. Evaluation of pollen contamination in an advanced Scots pine seed orchard. *Silvae Genetica* 58: 262-269.
- Valdés-Ramírez M. 2011. El cambio climático y el estado simbiótico de los árboles del bosque. *Rev Mex Cienc For* 2:05–13
- Valladares, F. (Ed.). 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Organismo Autónomo de Parques Naturales, Madrid, Spain: Ministerio de Medio Ambiente. pp. 163-190.
- Vázquez-Ramírez J. 2014. Fenología reproductiva de las comunidades vegetales del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz, México, Universidad Veracruzana. Xalapa Veracruz, México.

- Velázquez MA y Musálem SMA. 1985. Algunas características de conos y semillas de *Pinus hartwegii* Lindl. Zoquiapan, México. Reunión Nacional sobre Plantaciones Forestales, Publicación Especial, (48), 88-114.
- Vera ML. 1995. Efecto de la altitud en la fenología de la floración en especies arbustivas del norte de España. *Lagascalia*, 18(1), 3-14.
- Vera-Vilchis V y Rodríguez-Trejo DA. 2007. Survival and height increment of *Pinus hartwegii* two years after prescribed burns and experimental forest fires. *Agrociencia*, 41, 219–230.
- Vílchez B y Rocha O. 2004. Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 1(1), 47-60.
- Villers Ruiz L, García FR y Lezama PT. 2006. *Guía Botánica Del Parque Nacional Malinche. Tlaxcala-puebla. UNAM.*
- Vitasse Y, Delzon S, Bresson CC, Michalet R y Kremer A. 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(7), 1259-1269.
- Viveros-Viveros H, Tapia-Olivares BL, Sáenz-Romero C, Vargas-Hernández JJ, López-Upton J, Santacruz-Varela A y Ramírez-Valverde G. 2010. Variación isoenzimática de *Pinus hartwegii* Lindl. en un gradiente altitudinal en Michoacán, México. *Agrociencia*, 44(6), 723-733.
- Viveros-Viveros, Sáenz-Romero C, López-Upton J y Vargas-Hernández JJ. 2007. Growth and frost damage variation among *Pinus pseudostrobus*, *P. moctezumae* and *P. hartwegii* tested in Michoacán, México. *Forest Ecol. Manag.* 253: 81-88.
- Viveros-Viveros H, Sáenz-Romero C, Vargas-Hernández JJ 2009. Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: height growths, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *For Ecol Manag* 257:836–842.

- Williams CG y Savolainen O. 1996. Inbreeding depression in conifers: implications for breeding strategy. *Forest Science* 42: 102-117.
- Williams-Linera G y Meave J. 2002. Patrones fenológicos. En: Guariguata M y Kattan G. (Ed). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Libro Universitario Regional. San José, Costa Rica. pp. 407- 431.
- Williams LG. 2007. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. *CONABIO*. México. pp. 204.
- Zacarías-Eslava Y y Castillo RFD. 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (87), 13-28.
- Zúñiga I y Peña A. 2009. Retos y oportunidades del sector forestal ante el cambio climático. *Nota Informativa No. 23 del CCMSS*. Editorial CCMSS. pp. 6.