

INFLUENCIA CLIMÁTICA EN EL RECLUTAMIENTO DE *Pinus hartwegii* Lindl. DEL ECOTONO BOSQUE-PASTIZAL ALPINO EN MONTE TLÁLLOC, MÉXICO

THE INFLUENCE OF CLIMATE ON *Pinus hartwegii* Lindl. RECRUITMENT AT THE ALPINE TREE LINE ECOTONE IN MONTE TLALOC, MEXICO

Claudia C. Astudillo-Sánchez¹, José Villanueva-Díaz², Angel R. Endara-Agramont^{1*}, Gabino E. Nava-Bernal¹, Miguel Á. Gómez-Albores³

¹Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR), Universidad Autónoma del Estado de México (UAEMex). Unidad El Cerrillo Piedras Blancas, Estado de México. 50090. Toluca, Estado de México. México. ²Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Centro Nacional de Investigación Disciplinaria Relación Agua-Suelo-Planta-Atmósfera (INIFAP-CENID-RASPA). Margen Derecha del Canal Sacramento Km 6.5. 35140. Gómez Palacio, Durango. México. ³Centro Interamericano de Recursos del Agua (CIRA), Facultad de Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de México (UAEMex). Carretera Toluca-Atacomulco Km. 14.5, Unidad San Cayetano. 50200. Toluca, Estado de México. México. (arendaraa@uaemex.mx)

RESUMEN

El límite superior arbóreo de sitios elevados de México se espera que sea sensible al cambio climático. Por tal motivo se analizó el reclutamiento de *Pinus hartwegii* en el ecotono bosque-pastizal alpino de Monte Tlalóc en el Estado de México, para detectar un posible avance del intervalo altitudinal de la especie a consecuencia del incremento en la temperatura. Para explorar la influencia del clima en el patrón de reclutamiento, se comparó la frecuencia de edades de *P. hartwegii* con relación a la temperatura y la precipitación; además, este impacto se analizó con la variación interanual en el grosor de anillos de crecimiento y su relación con los índices de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS). La frecuencia de edades se fundamentó en un tamaño de muestra de 269 árboles, cuyos anillos de crecimiento se fecharon al año de su formación. El reclutamiento de *P. hartwegii* ha incrementado desde finales de la década de 1970, lo cual coincide con un aumento en la temperatura, en particular durante episodios El Niño. Esta situación se reflejó en un incremento radial inferior a la media en árboles ubicados por debajo del límite superior arbóreo. La detección de periodos húmedos en años previos a los de mayor reclutamiento podría implicar que no sólo bastan condiciones óptimas de temperatura a mayor altitud para promover un avance en la amplitud de la distribución de la especie, pero, además, el aporte de humedad debe ser suficiente para optimizar su desarrollo. La ausencia de sincronía entre el reclutamiento y el crecimiento radial de árboles

ABSTRACT

The upper timberline in Mexico is expected to be sensitive to climate change. Therefore, *Pinus hartwegii* recruitment at Monte Tlalóc's tree line ecotone, in the Estado de Mexico, was analyzed, in order to detect a possible progress in the altitude interval of the species, as a result of higher temperatures. To explore the influence of climate in the recruitment pattern, we compared the age frequency of *P. hartwegii* with temperature and rainfall; additionally, we analyzed this impact on the basis of the year to year change in the thickness of their growth rings and its relationship with the El Niño-Southern Oscillation (ENSO). The age frequency was based on a 269 trees sample; their growth rings were dated a year after they were formed. *P. hartwegii* recruitment has increased since the late 1970s, which matches the rise in temperature, especially during El Niño events. This situation was made evident by a lower radial increase than the mean of trees found below the upper timberline. The wet periods detected in the years before the greater recruitment years could imply that optimal temperature conditions at greater altitude are not enough to promote a progress in the wider distribution of the species, but that the wetness level must be enough to optimize its development. The lack of synchrony between the recruitment and the radial growth of trees established at lower altitudes suggests an opposite climate impact in the species' growth, which implies a possible long-term withdrawal of the altitude extent.

* Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: abril, 2016. Aprobado: noviembre, 2016.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 51: 105-118. 2017.

Key words: Growth rings, climate change, Mexico's central region, upper timberline, El Niño-Southern Oscillation (ENOS), *Pinus hartwegii*.

establecidos a menor altitud, sugiere un efecto contrario del clima en el crecimiento de la especie, lo que implica un posible retraimiento de la amplitud altitudinal a largo plazo.

Palabras clave: Anillos de crecimiento, cambio climático, región centro de México, límite superior arbóreo, El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), *Pinus hartwegii*.

INTRODUCCIÓN

Dados los cambios recientes en el clima global (IPCC, 2007), hay un comportamiento nuevo en la fenología, el crecimiento y la dinámica poblacional de diversas especies arbóreas (Parmesan y Yohe, 2003; Parmesan, 2006). Estos cambios ecológicos se pueden reflejar en los límites de su distribución, donde las condiciones ambientales se tornan extremas y donde es probable que las consecuencias sean más severas, debido a una sensibilidad mayor de estas especies ante el calentamiento global (Hampe y Petit, 2005; Kullman, 2005).

En función de las zonas arbóreas afectadas por el aumento de la temperatura global, se espera un frente de avance en los límites superiores de zonas montañosas y en el límite norte de su distribución, donde las temperaturas bajas dejan de ser limitantes. Además, se vislumbra un frente de retroceso en las cotas más bajas de las montañas o en el límite meridional de su distribución, donde las condiciones de temperatura tienden a ser más elevadas y las sequías más frecuentes y con mayor intensidad (Matías, 2012).

En el límite superior del bosque, específicamente en las zonas de transición como el ecotono bosque-pastizal alpino, existe evidencia de un avance del límite arbóreo debido al aumento en la temperatura (Kullman, 1990; Körner y Paulsen, 2004; Körner, 2012), y una de las respuestas más claras es el reclutamiento de plántulas nuevas e incremento de brinzales (Juntunen y Neuvonen, 2006). Puesto que el reclutamiento es un factor determinante en el control de la dinámica poblacional en el límite forestal (Rickebusch *et al.*, 2007), el aumento detectado en la tasa de reclutamiento de algunas especies arbóreas a lo largo de su límite altitudinal o latitudinal de distribución, puede indicar un avance en su distribución (Stöcklin y Körner, 1999; Kullman, 2002; Harsch *et al.*, 2009; Kullman, 2010).

Los modelos para diferentes escenarios climáticos sugieren aumento en la temperatura y decremento en

INTRODUCTION

Given the recent global climate changes (IPCC, 2007), a new behavior in the phenology, growth, and population dynamics of various tree species has been reported (Parmesan and Yohe, 2003; Parmesan, 2006). These ecological changes can be observed at their distribution limits, where the environmental conditions become extreme and where their consequences are likely to be more severe, as a result of a greater sensitivity of these species to global warming (Hampe and Petit, 2005; Kullman, 2005).

According to the tree areas affected by the increase of global temperature, an advance is expected in the upper limits of mountain areas and in the northern limit of their distribution, where low temperatures are no longer a limitation. Additionally, we can observe a recession in the lower mountain heights or in the southern limit of its distribution, where temperature conditions tend to be higher and droughts are more frequent and more intense (Matías, 2012).

In the upper timberline, specifically in transition areas like the Alpine tree line ecotone, evidence of a progress in the timberline as a result of the increase of temperature was found (Kullman, 1990; Körner and Paulsen, 2004; Körner, 2012), and one of the clearer answers is the recruitment of new seedlings and the increase of saplings (Juntunen and Neuvonen, 2006). Since recruitment is a key factor in the population dynamics control at the timberline (Rickebusch *et al.*, 2007), the increase detected in the recruitment rates of some tree species, lengthways their altitude or latitude distribution limit, can indicate a progress in their distribution (Stöcklin and Körner, 1999; Kullman, 2002; Harsch *et al.*, 2009; Kullman, 2010).

The different climate scenarios models suggest increase of temperature and decrease in rainfall in the central region of México (Villers and Trejo, 2004; IPCC, 2007; Seager *et al.*, 2009; Stahle *et al.*, 2012; Stahle *et al.*, 2016). These scenarios would impact the country's high mountain forests, which are distributed above 3500 m, along the Transmexican volcanic belt, the dominion of *Pinus hartwegii* Lindl. (Arriaga and Gómez, 2004; Franco *et al.*, 2006; Ricker *et al.*, 2007; Endara *et al.*, 2013).

Pinus hartwegii's annual growth rings formation enables their use for climatic reconstructions and the analysis of drought or wet periods in Mexico's central area, due to the relationship between radial growth

la precipitación en la región centro de México (Villers y Trejo, 2004; IPCC, 2007; Seager *et al.*, 2009; Stahle *et al.*, 2012; Stahle *et al.*, 2016). Estos escenarios impactarían a los bosques de alta montaña del país, los cuales se distribuyen sobre 3500 m, se encuentran a lo largo del Sistema Volcánico Transmexicano y se caracterizan por el dominio de *Pinus hartwegii* Lindl. (Arriaga y Gómez, 2004; Franco *et al.*, 2006; Ricker *et al.*, 2007; Endara *et al.*, 2013).

La formación de anillos de crecimiento anual en *P. hartwegii* permite su uso en reconstrucciones climáticas y el análisis de periodos de sequía o periodos húmedos en la zona centro de México, a través de la relación entre el crecimiento radial y factores climáticos (Biondi, 2001; Biondi *et al.*, 2009; Villanueva *et al.*, 2015; Astudillo *et al.*, 2016); lo cual confiere a esta especie una importancia singular en el estudio del cambio climático.

Los eventos de sequía o lluvia extrema se relacionan con las anomalías de la temperatura superficial en el Océano Pacífico Tropical, que son moduladas por fuerzas oceánico-atmosféricas de gran escala como El Niño-Oscilación del Sur (ENOS). El ENOS en su fase cálida causa sequías extremas en el centro y el sur de México, pero en su fase fría ocasiona un efecto contrario (Stahle *et al.*, 1998; Méndez y Magaña 2010; Stahle *et al.*, 2012). Otros estudios para la misma zona geográfica muestran que la temperatura del aire también se modifica, y aumenta durante eventos ENOS de fase cálida, para disminuir en la fase fría (Enfield, 1996; Giannini *et al.*, 2001; Karmalkar *et al.*, 2011).

Dado que el límite superior arbóreo en los bosques de alta montaña son sensibles a la temperatura, es necesario generar información científica acerca de la influencia de esta variable climática sobre los árboles que lo conforman, tales como proporcionar evidencia de su posible avance como respuesta al incremento de la temperatura. Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue evaluar los cambios en el frente de avance de *P. hartwegii* en el ecotono bosque-pastizal alpino, fundamentado en el patrón de reclutamiento de la especie y su relación con el clima, a través del uso de registros meteorológicos, series de anillos de crecimiento e índices de ENOS. La hipótesis fue que el incremento en el reclutamiento de *P. hartwegii* más allá del límite arbóreo, está ligado al aumento reciente de la temperatura en la región.

and climate factors (Biondi, 2001; Biondi *et al.*, 2009; Villanueva *et al.*, 2015; Astudillo *et al.*, 2016); therefore, this species is of particular importance for the study of climate change.

Extreme drought or rainfall events are related to superficial temperature anomalies in the tropical Pacific Ocean; which, in turn, are modulated by large-scale atmospheric and oceanic forces, such as El Niño-Southern Oscillation (ENSO). During its warm phase, ENSO causes extreme droughts in central and southern Mexico, while, during its cold phase, it has the opposite effect (Stahle *et al.*, 1998; Méndez and Magaña 2010; Stahle *et al.*, 2012). Other studies of the same geographic area show that air temperature is likewise modified and that it increases during warm-phase ENOS events, and decreases during the cold phase (Enfield, 1996; Giannini *et al.*, 2001; Karmalkar *et al.*, 2011).

Since the high mountain forest's upper timberline is temperature-sensitive, we must generate scientific data about the influence of this climate variable on the trees that they are made of (including evidence of its possible progress, as an answer to the increase of temperature). Therefore, the aim of this study was to assess the changes in *P. hartwegii*'s progress in the Alpine tree line ecotone, on the basis of the species' recruitment pattern and its relationship with climate, through the use of meteorological records, growth rings series, and ENSO indexes. The hypothesis was that *P. hartwegii*'s increased recruitment beyond the timberline is linked with the recent increase of temperature in the region.

MATERIALS AND METHODS

Field of study

The data for this study was obtained at Monte Tláloc, an elevation found in the Transmexican volcanic system; the mountain's central part is located approximately at 19° 24' 54" N and 98° 42' 51" W, at an altitude of 4125 m. It is located in the State of Mexico and it borders the states of Puebla and Tlaxcala (Figure 1).

Monte Tláloc, where *P. Hartwegii* is the dominant element of the tree greenery, has a semi-cold weather with rainfalls during the summer (García, 2004). The climate records of the weather station closer to the site indicate an average temperature of 16.4 (maximum: 25.1; minimum: 7.7 °C), as well as an annual average rainfall of 621 mm (Figure 2).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los datos para el estudio se obtuvieron de Monte Tlaloc, elevación que forma parte del Sistema Volcánico Transmexicano, la ubicación aproximada de la parte central de la montaña es 19° 24' 54" N y 98° 42' 51" O con una altitud de 4125 m, se encuentra en el Estado de México y colinda con los estados de Puebla y Tlaxcala (Figura 1).

El clima en Monte Tlaloc donde *P. hartwegii* es el componente dominante de la vegetación arbórea, es semifrío y con lluvia en verano (García, 2004). Los registros climáticos de la estación meteorológica más cercana al sitio, indican una temperatura media de 16.4, máxima de 25.1 y mínima de 7.7 °C, así como una precipitación promedio anual de 612 mm (Figura 2).

El tipo de suelo dominante en Monte Tlaloc es el andosol, con cantidad de humus adecuado para el desarrollo de bosques

Andosol is the predominant type of soil in Monte Tlaloc, with appropriate quantity of humus for the development of temperate coniferous forests, currently composed of *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. and Cham., as well as *P. hartwegii*. However, at higher altitudes, *P. hartwegii* becomes the dominant species, forming pure stands above 3500 m (Endara, *et al.*, 2012). The soil is shallow at this altitude and is classified as litosol; the herbaceous vegetation is made of bunchgrasses of the *Calamagrostis* and *Festuca* genera, which are typical of the Alpine grassland (Montero, 2002); whereas the bushy vegetation is made of scattered *Juniperus monticola* Mart individuals (Giménez and Escamilla, 1999; Villanueva *et al.*, 2016).

Sampling and data compilation procedure

In order to obtain data from trees established in recent times and to determinate their age, we chose the Alpine tree line ecotone; this tree line is equivalent to the one defined by Körner

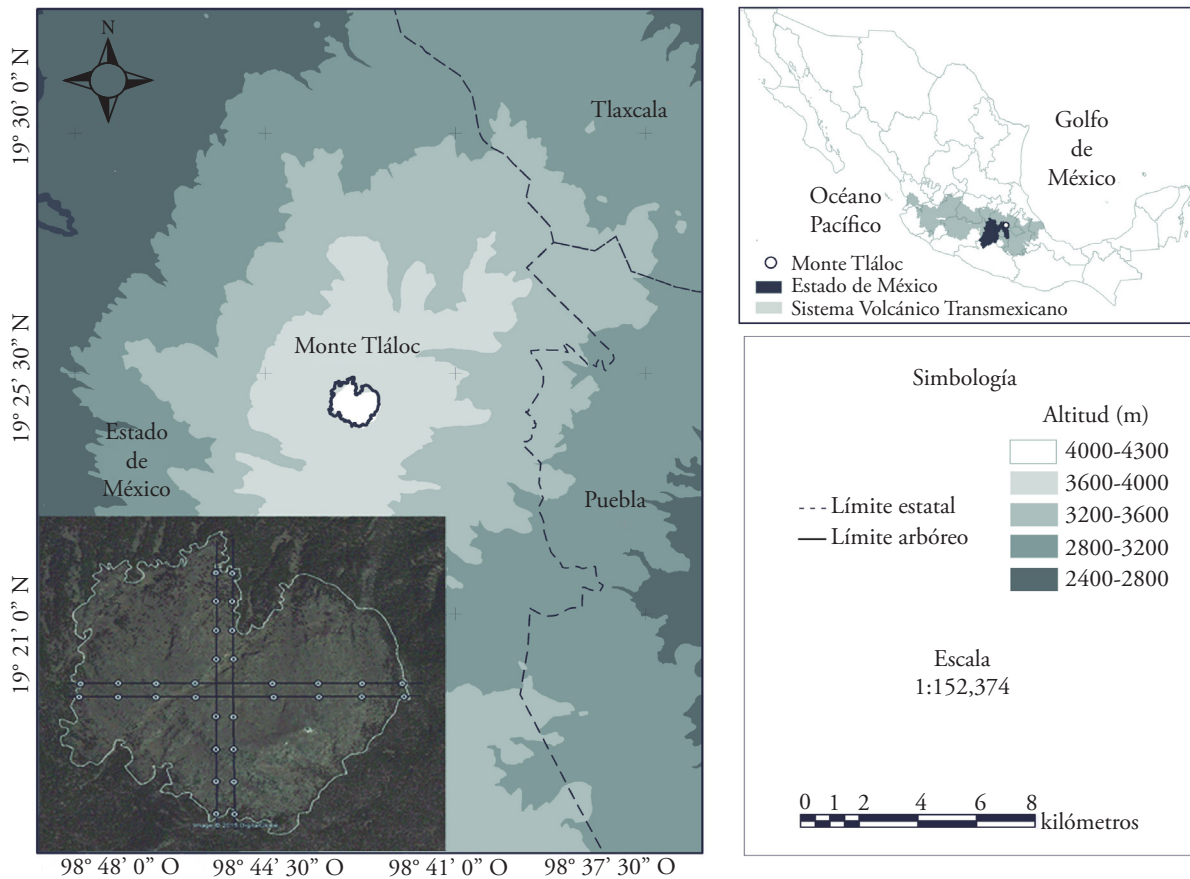


Figura 1. Localización geográfica de Monte Tlaloc en el Sistema Volcánico Transmexicano. La imagen en el ángulo inferior izquierdo corresponde al muestreo por encima del límite arbóreo (4000 m).

Figure 1. Geographic location of Monte Tlaloc in the Transmexican volcanic system. The image in the lower left corner indicates that the samples were taken above the timberline (4000 m).

templados de coníferas, compuestos por *Abies religiosa* (Kunth) Schldl. y Cham. y *P. hartwegii*. Sin embargo, en altitudes mayores *P. hartwegii* es la especie dominante formando rodales puros sobre 3500 m (Endara, *et al.*, 2012). En esa altitud, el suelo es poco profundo y de tipo litosol, donde la vegetación herbácea está compuesta por gramíneas amacolladas del género *Calamagrostis* y *Festuca*, las cuales son características del pastizal alpino (Montero, 2002); mientras que la vegetación arbustiva se compone de individuos dispersos de *Juniperus monticola* Mart. (Giménez y Escamilla, 1999; Villanueva *et al.*, 2016).

Procedimiento de muestreo y obtención de datos

Con el propósito de obtener datos de árboles establecidos en tiempo reciente y determinar su edad, se eligió el ecotono bosque-pastizal alpino, equivalente al definido por Körner y Paulsen (2004); zona de la montaña que implica una invasión reciente de *P. hartwegii* y en consecuencia, el muestreo de árboles jóvenes permitiera el análisis de la influencia climática sobre el reclutamiento de la especie a una resolución anual.

El muestreo se realizó en octubre y noviembre de 2013. Los datos se recolectaron en las exposiciones de ladera Norte, Este, Sur, y Oeste. En cada exposición se definieron dos líneas de muestreo a una distancia una de otra de 100 m. En cada línea se establecieron cuatro parcelas circulares de 18 m de radio por encima del límite arbóreo (4000 m), y se distribuyeron sistemáticamente en sitios con mayor elevación a una separación de 200 m de distancia entre los puntos centrales de cada parcela (puntos de muestreo). Los puntos de muestreo se derivaron de su diseño previo sobre una imagen satelital para la zona (Google Inc., 2013), estas se cargaron en un Geoposicionador Satelital (GPS) y se ubicaron en campo; de esta manera se muestrearon 32 parcelas en una superficie de 3.2 ha (Figura 1).

Para cada árbol en las parcelas de muestreo se registraron datos de altura y diámetro basal. Una submuestra de árboles de las clases dominantes se tomó para determinar la edad, las cuales se recolectaron considerando dos núcleos de crecimiento o un número mayor en caso de no obtener el centro del árbol. Para los árboles con diámetro basal mayor a 10 cm, los núcleos se recolectaron lo más cercano a la base del fuste con un taladro de Pressler de 5 mm de diámetro interno, y para los árboles con diámetro menor a 10 cm se cortaron con un serrucho manual para obtener una sección transversal, lo más cercano a la superficie del suelo.

Los núcleos de crecimiento se montaron, lijaron y fecharon acorde a técnicas dendrocronológicas convencionales (Stokes y Smiley, 1968; Fritts, 1976). Las muestras se fecharon al año exacto de su formación y la calidad del fechado se corroboró con el programa COFECHA (Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001). En muestras jóvenes con poca variación interanual en crecimiento,

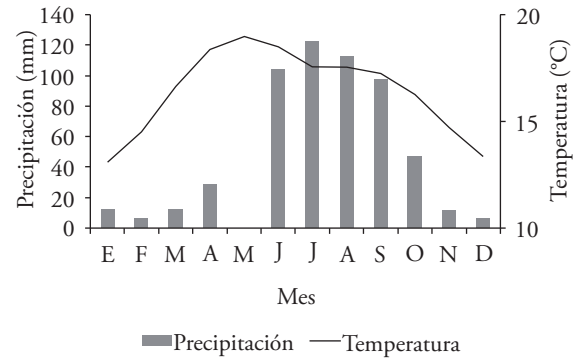


Figura 2. Distribución mensual promedio de temperatura y precipitación registrada en la estación meteorológica Chapingo, México (19.5° N, 98.9° O, 2250 m), periodo 1955 a 2009 (CLICOM, 2015).

Figure 2. Average monthly temperature and rainfall distribution registred at Chapingo's weather station, Mexico (19.5° N, 98.9° W, 2250 m), 1955 to 2009 (CLICOM, 2015).

and Paulsen (2004). In that mountain area, there was a recent invasion of *P. Hartwegii*, therefore, the sampling of young trees would allow us to analyze the climate influence on the species recruitment, on a yearly basis.

The sampling was carried out in October and November, 2013. The data was collected in the northern, eastern, southern and western hillsides. Two sampling lines were defined for each side, separated 100m from each other. Four 18-m diameter plots were established for each line above the timberline (4000 m) and they were distributed systematically in higher elevation sites; the centers of each plot were separated 200 m from each other (sampling points). The sampling points were taken from a previous design based on a satellite image of this area (Google Inc, 2013); these images were uploaded to a Global Positioning System (GPS) and they were located in the field; therefore, samples were collected from 32 plots, in a 3.2 ha area (Figure 1).

For each tree in the sampling plots, height and basal diameter were recorded. In order to determine their age, we carried out a subsampling of the dominant tree types; these subsamples were collected taking into consideration two (or more) growth cores (depending on whether or not we got the tree core). For trees with a 10cm+ basal diameter, the cores were collected as close as possible to the wood base, using a 5 mm Pressler drill (inner diameter); trees with <10cm diameter were cut with a manual saw, in order to obtain a transversal section, as close as possible to the soil surface.

The growth cores were mounted, sanded off and dated according to conventional dendrochronology techniques (Stokes and Smiley, 1968; Fritts, 1976). The samples were dated, using

se realizó un conteo de anillos con un microscopio estereoscópico para determinar la fecha de su establecimiento. Para mejorar la estimación del año de establecimiento de los árboles, se realizaron correlaciones simples entre diámetro de fuste contra edad y altura contra edad. Así, se fecharon 100 de 269 árboles muestreados (37 %) y dado que la relación entre el diámetro y la edad fue mayor ($r=0.80$, $p\leq 0.01$) a la obtenida entre la altura y la edad ($r=0.70$, $p\leq 0.01$), la primera correlación se utilizó para generar una ecuación de regresión y estimar la edad de los árboles no fechados. La distribución de edades de *P. hartwegii* consideró a todos los árboles muestreados en las cuatro laderas de Monte Tlaloc.

Influencia del clima en el reclutamiento

La influencia climática sobre el reclutamiento se analizó a través del registro de datos climáticos de la estación Chapingo (1955-2009). Para ello se generó una serie climática de temperatura promedio, máxima y mínima, así como una de precipitación; además se usó la cronología de ancho de anillo de *P. hartwegii* (1947-2012) procedente de árboles ubicados por debajo del límite superior arbóreo de la zona de estudio (Astudillo *et al.*, 2016). La variación interanual y multianual de los índices de crecimiento de dicha cronología se utilizó como referencia para comparar periodos de reclutamiento por encima del límite arbóreo.

Dado que ENOS tiene una influencia significativa en la variabilidad interanual y multianual del clima en México (Magaña *et al.*, 1999; Méndez y Magaña, 2010), se analizaron datos del Índice de Oscilación del Sur (IOS) obtenidos de la NOAA (2015) como indicador de ENOS. Estos índices describen las diferencias de presión a nivel del mar entre las islas de Tahití y Darwin, Australia (Trenberth y Hoar, 1997). Periodos con valores negativos (positivos) del IOS coinciden con aguas anormalmente cálidas (o frías) a lo largo del oeste del Océano Pacífico Tropical, típico de episodios de El Niño y La Niña (NOAA 2014a, b).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El reclutamiento de árboles del periodo 1947 a 1979 incluyó sólo 7 % de los individuos fechados. El reclutamiento mayor ocurrió desde finales de la década de 1970 a 2012 (93 %), con tasa promedio de reclutamiento anual de 5 % en ese periodo (Figura 3A).

Los registros climáticos de la estación Chapingo señalan un incremento en la temperatura máxima de dos 2 °C desde 1955 y una disminución en la precipitación de 62 mm (Figura 3B). De estas dos variables, la temperatura tendría una mayor influencia

the exact year of their formation and the quality of the dating was verified using the COFECHA software (Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001). In order to determine the date of their establishment, young samples that showed little change from year to year were used to carry out a ring-counting with a stereoscopic microscope. In order to improve our estimate of the year in which the trees were established, we carried out simple correlations, between the wood diameter versus its age, as well as its height versus age. Thus, 100 out of 269 sampled trees were dated (37 %) and, given that the relationship between diameter versus age was greater ($r=0.80$, $p\leq 0.01$) than the one obtained between height versus age ($r=0.70$, $p\leq 0.01$), the first correlation was used to generate a regression equation and estimate the age of non-dated trees. The age distribution of *P. hartwegii* considered all sampled trees in the four hillsides of Monte Tlaloc.

Climate influence on recruitment

Climate influence on recruitment was analyzed through the data climate records of Chapingo's weather station (1955-2009). For that purpose, a mean, maximum, and minimum climate series temperature was generated, as well as a rainfall series. Additionally, *P. hartwegii's* dendrochronology (1947-2012) was used; that data came from trees placed below the upper timberline in the area under study (Astudillo *et al.*, 2016). The year-on-year multiannual changes in the growth index of the said chronology were used as reference to compare recruitment periods above the timberline.

Given that ENSO has a significant influence on the year-on-year and multiannual climate changes in Mexico (Magaña *et al.*, 1999; Méndez and Magaña, 2010), we analyzed the Southern Oscillation Index (SOI) data which were obtained by NOAA (2015) as an ENSO indicator. These indexes describe the difference between sea-level pressure between Tahiti and Darwin Island (Trenberth and Hoar, 1997). SOI negative (positive) value periods coincide with abnormally warm (or cold) waters along the western tropical Pacific Ocean, which is typical of El Niño and La Niña episodes (NOAA 2014a, b).

RESULTS AND DISCUSSION

Tree recruitment from 1947 to 1979 only included 7 % of the dated individuals. However, the greater recruitment happened from the late 1970s to 2012 (93 %), which implies a yearly 5% average recruitment rate for this period (Figure 3A).

The climate records of Chapingo's weather station indicate a 2 °C increase in maximum temperature and a 62 mm decrease in rainfall since 1955 (Figure

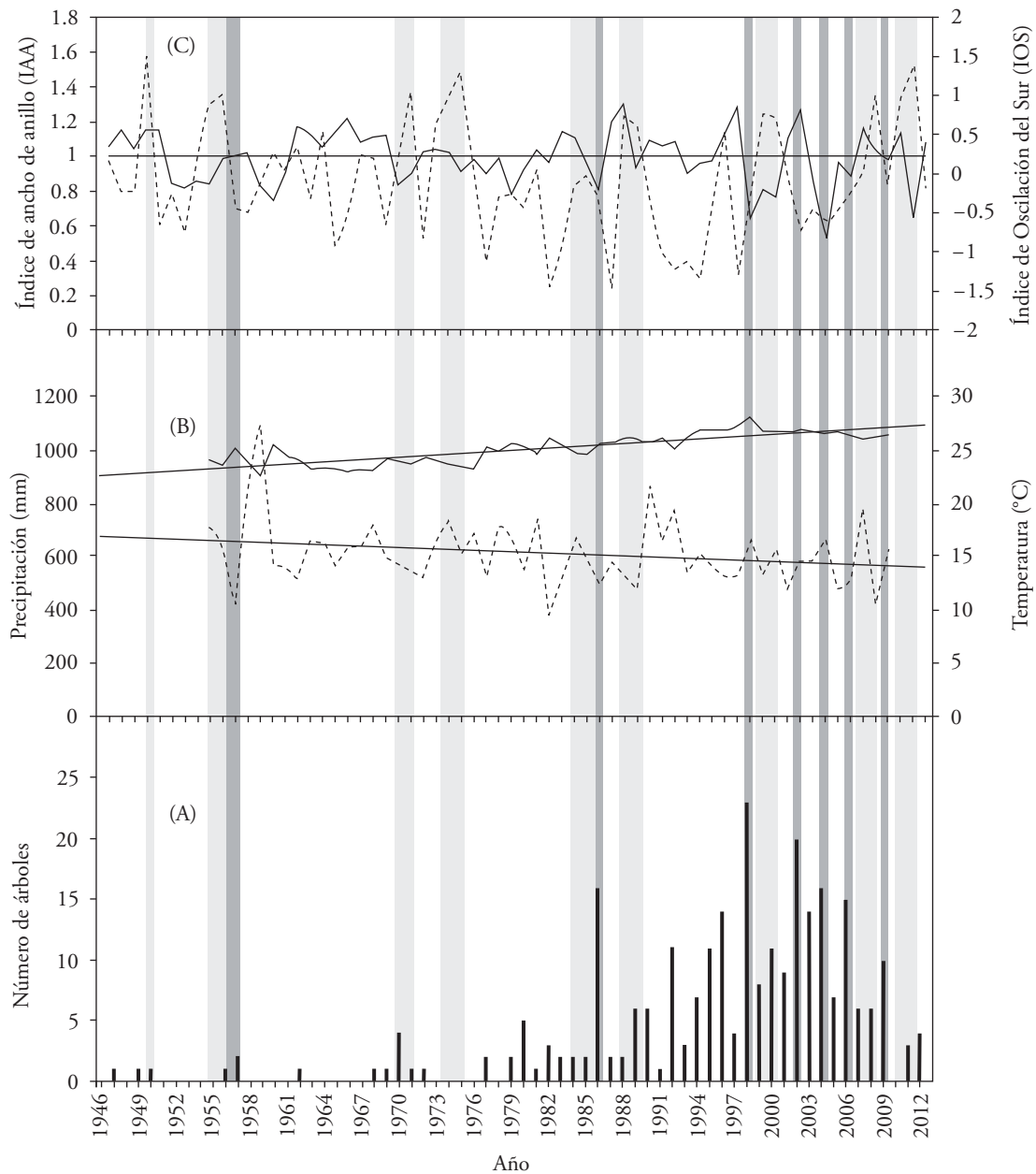


Figura 3. Comparación del reclutamiento de árboles, temperatura máxima anual, serie de anillo total, e Índice de Oscilación del Sur (IOS). (A) Reclutamiento anual de *P. hartwegii* en el ecotono bosque-pastizal alpino. Las barras en gris intenso marcan los pulsos en el reclutamiento, las barras en gris tenue marcan un reclutamiento menor. (B) Promedio de precipitación (línea punteada) y temperatura máxima (línea sólida) en la estación Chapingo 1955 a 2009. (C) Serie de Índice de Ancho de Anillo (IAA) de *P. hartwegii* (línea sólida) e IOS (línea discontinua), periodo 1947-2012; la línea gris horizontal indica el promedio del IAA; los valores negativos del IOS constituyen episodios de El Niño; valores positivos indican episodios de La Niña.

Figure 3. Comparison between tree recruitment, maximum annual temperature, overall ring series, and Southern Oscillation Index (SOI). (A) Annual *P. hartwegii* recruitment in the Alpine tree line ecotone. Dark grey bars show recruitment pulses; light grey lines indicate less recruitment. (B) Average rainfall (dotted line) and maximum temperature (continuous line) in Chapingo's weather station (1955-2009). (C) Ring-width index (RWI) series for *P. hartwegii* (continuous line) and SOI (dotted line), for 1947-2012; horizontal grey lines show the average RWI; negative SOI values indicate El Niño episodes; positive values indicate La Niña episodes.

sobre el reclutamiento de *P. hartwegii* y, en particular, la temperatura máxima con un aumento de 3 °C (23 a 26 °C) desde finales de la década de 1970 hasta el 2009, con un valor de 28 °C en 1998. Estos años coinciden con el mayor reclutamiento de individuos de *P. hartwegii* (Cuadro 1).

La influencia de ENOS ocasionó reclutamiento mayor de *P. hartwegii* durante episodios intensos El Niño (como en 1957, 1986, 1998, 2004, 2006 y 2009) cuando el crecimiento radial de los árboles presentes a menor altitud fue menor al promedio (Figura 3C). Durante episodios La Niña, (como en 1950, 1955 a 1956, 1964, 1970 a 1971, 1974 a 1975, 1984 a 1985, 1988 a 1989, 1999 a 2000, 2007 a 2008 y 2010 a 2011), hay un decremento consistente en el número de árboles sobrevivientes, excepto en 1970, cuando en la mayoría de los casos el crecimiento radial de los árboles a menor altitud fue superior al promedio (Figura 3C).

De acuerdo con nuestra hipótesis un incremento en la temperatura favoreció un reclutamiento mayor de *P. hartwegii*. Esta evidencia es consistente con estudios relacionados con el cambio de la posición del límite superior arbóreo en el mundo y la invasión de árboles a mayor altitud con temperaturas más elevadas (Körner, 1998; Harsch *et al.*, 2009; Kullman, 2010). En México, las temperaturas bajas han restringido la colonización y crecimiento de *P. hartwegii* sobre los 4000 m en las principales elevaciones volcánicas de la región central del país, de acuerdo con los estudios de Beaman (1962) y Lauer (1978). Por lo tanto, el reclutamiento exitoso por encima de este límite altitudinal en Monte Tlalóc probablemente indique un cambio hacia temperaturas más elevadas en esta zona.

Aunque en nuestro estudio la precipitación no tuvo influencia significativa en los años de mayor reclutamiento, la presencia de humedad en años previos (La Niña) podría ser importante en la abundancia de árboles reclutados para el año siguiente, una vez que la humedad queda almacenada en el suelo y las temperaturas son óptimas (Kullman, 2002; Harsch, 2009). Una excepción a este razonamiento son los años previos a 1998 y 2004, cuando no se registran episodios La Niña. No obstante, para el caso de Monte Tlalóc, en dichos años, además de temperaturas altas, también hubo lluvias sobre el promedio histórico en el verano.

La presencia de incendios, en particular superficiales o de baja intensidad, es un factor favorable para

Cuadro 1. Correlación entre la temperatura promedio, máxima, mínima y la precipitación con el número de árboles establecidos, periodo 1955-2009.

Table 1. Correlation between mean, maximum, and minimum temperatures and rainfall versus the number of established trees (1955-2009).

Variable climática		r	p
Número de árboles	Temperatura promedio (°C)	0.73	<0.01
	Temperatura máxima (°C)	0.74	<0.01
	Temperatura mínima (°C)	0.58	<0.01
	Precipitación (mm)	-0.18	0.19

3B). Out of these two variables, temperature would have a greater influence on *P. hartwegii* recruitment, particularly, maximum temperature, which underwent a 3 °C increase (from 23 to 26 °C), from the late 1970s to 2009, reaching 28°C in 1998. These years coincide with the greatest recruitment of *P. hartwegii* individuals (Table 1).

ENOS' influence generated greater *P. hartwegii* recruitment during severe El Niño episodes (as in 1957, 1986, 2004, 2006, and 2009), when the trees' radial growth at lower altitudes was below average (Figure 3c). During La Niña episodes (as in 1950, 1955-1956, 1964, 1970-1971, 1974-1975, 1984-1985, 1988-1989, 1999-2000, 2007-2008, and 2010-2011), the number of surviving trees underwent a consistent decrease, except in 1970, when in most cases the trees' radial growth at lower altitudes was above average (Figure 3C).

According to our hypothesis, an increase of temperature contributed to greater recruitment of *P. hartwegii*. This evidence is consistent with studies about the change in the global upper timberline and the tree invasion at higher altitudes, as temperature increases (Körner, 1998; Harsch *et al.*, 2009; Kullman, 2010). In Mexico, low temperatures have restricted the colonization and growth of *P. hartwegii* above 4000 m in the main volcanic elevations of the country's central region, according to Beaman (1962) and Lauer (1978). Therefore, successful recruitment above this altitude limit in Monte Tlalóc will likely point to a change towards higher temperatures in this area.

Although rainfall did not have a significant influence in years of greater recruitment, the presence of humidity in previous years (La Niña) could be significant for the abundance of recruited trees the following year, once humidity had been stored in the

el reclutamiento de plántulas de *P. hartwegii* porque elimina la competencia física con los zacatonales y aporta más nutrientes al suelo mediante la ceniza (Rodríguez *et al.*, 2004), pero este beneficio sería posible sólo con el aporte de humedad adicional. En nuestro estudio, el pulso de reclutamiento más importante corresponde a 1998 y coincide con el año en el que se registraron más incendios forestales en la región centro de México (Rodríguez y Pyne, 1999; Duncan *et al.*, 2003), aún en montañas altas como el Pico de Orizaba, donde se documentó incendios forestales en 1998 por medio de las marcas por fuego en árboles de *P. hartwegii* (Yocom y Fulé, 2012). Tales incendios es probable que sucedieran en Monte Tlaloc durante la primavera (marzo-mayo) de 1998, periodo que coincide con episodios cálidos de ENSO, pero no en el verano del mismo año, cuando las condiciones fueron contrarias (La Niña) (NOAA, 2015). Por lo tanto, es probable que una lluvia abundante después de un incendio en la zona de estudio, haya favorecido el establecimiento de plántulas.

El mismo principio de incendios previos, los cuales probablemente sucedieron durante las sequías intensas registradas para la región centro del país en 1953 y 1982 (Florescano, 1980; Metcalfe, 1987; Duncan *et al.*, 2003), seguido por años húmedos y posterior reclutamiento, podría aplicarse en los pulsos de 1957 y 1986. Los pulsos en el reclutamiento en 2002, 2004, 2006 y 2009, es poco probable que se atribuyan a incendios previos en el área, pues no existen registros de condiciones que los favorecieran; de haber existido incendios en esos años y por encima del límite arbóreo, las plántulas establecidas habrían sucumbido ante tal siniestro, al ser más susceptibles al fuego en esta etapa de desarrollo (Velázquez *et al.*, 1986; Vélez, 2009).

Los resultados aportan evidencia adicional sobre el reclutamiento de árboles en el ecotono estudiado, pues se determinó que este tiene mayor éxito cuando se combinan condiciones de mayor temperatura y humedad disponible en el suelo. Por lo anterior, este hallazgo sugiere que no sólo bastan condiciones óptimas de temperatura a mayor elevación, sino que también es crucial un aporte de humedad suficiente que se almacene en el perfil del suelo, previo al inicio de la estación de crecimiento, para promover el desarrollo de los árboles.

Dado que el aumento en la temperatura tiene asociación directa con una mayor evapotranspiración, la

soil and temperature were optimum (Kullman, 2002; Harsch, 2009). An exception to this reasoning was the years before 1998 and 2004, when no La Niña episodes were recorded. Nevertheless, during those years, besides high temperatures, there were also rains in Monte Tlaloc that exceeded the historical summer average.

Fires, particularly surface or low-intensity fires, are a favorable factor to the recruitment of *P. hartwegii*'s seedling, as they eliminate physical competition (pastures) and ash provides more nutrients to the soil (Rodríguez *et al.*, 2004); however this benefit would only be possible if additional humidity was available. In our study, we found out that the most important recruitment pulse took place in 1998, the year in which more forest fires were recorded in central Mexico (Rodríguez and Pyne, 1999; Duncan *et al.*, 2003), even in extremely high mountains, such as Pico de Orizaba, where forest fires were documented in 1998, based on fire marks in *P. hartwegii* trees (Yocom and Fulé, 2012). It is likely that such fires happened in Monte Tlaloc during the spring (March-May) of 1998, a period that was simultaneous with ENSO's heat episodes, but not during the summer of the same year, when the conditions were the opposite (La Niña) (NOAA, 2015). Therefore, abundant rain, after a fire in the zone under study, is likely to have favored the establishment of seedlings.

The same principle, that previous fires, which probably happened during the intense droughts recorded in the country's central region in 1953 and 1982 (Florescano, 1980; Metcalfe, 1987; Duncan *et al.*, 2003), were followed by wet years and subsequent recruitment, could be applied to the 1957 and 1986 pulses. Previous local fires are unlikely to be the cause of the 2002, 2004, 2006, and 2009 recruitment pulses, because there are no records of conditions that favored those events; if there had been fires above the timberline during those years, established seedlings would have succumbed to the said disaster, because they are more susceptible to fire during this development stage (Velázquez *et al.*, 1986; Vélez, 2009).

Results provide additional evidence about tree recruitment in the ecotone under study: they allowed us to determine that recruitment is more successful when higher temperature and soil humidity conditions are combined. Therefore, this finding suggests that optimum temperature conditions are

combinación de estos factores estresantes resulta en poca productividad fotosintética (Marino, 2002), lo cual ejerce un efecto negativo en el crecimiento y supervivencia de los árboles (Camarero y Gutiérrez, 2004; McDowell *et al.*, 2010). Además, los suelos pobres y altamente permeables, como los que prevalecen en el ecotono bosque-pastizal alpino de Monte Tlaloc, tienden a secarse rápidamente y esto afecta a los árboles más jóvenes en el mismo sentido (Holtmeier *et al.*, 2003; Holtmeier y Broll, 2005). De esta forma, cabe esperar que el estrés hídrico sea más severo en el ecotono estudiado y aumente la ocurrencia de incendios. Incendios frecuentes en el límite superior arbóreo de *P. hartwegii* reducen población (Miranda y Hernández, 1985; Rodríguez *et al.*, 2004), lo que inhibiría su colonización sobre 4000 m, ya fuese por ausencia de germoplasma, o al eliminar directamente las plántulas establecidas.

La falta de consistencia entre el reclutamiento de árboles y la presencia de lluvia implica que durante episodios La Niña, aunque favorece un aumento en la precipitación para la región centro de México (Magaña *et al.*, 2003), las temperaturas bajas extremas fueron dominantes incluso hasta finales de la primavera (Karmalkar *et al.*, 2011; NOAA, 2014b). Por lo tanto, la probabilidad de presentarse heladas intensas y caída de nieve en Monte Tlaloc durante estos episodios fue elevada, e implicaría la causa de mortalidad en las plántulas, como se deduce del establecimiento escaso de árboles en tales años.

La mortalidad de árboles jóvenes a altitudes elevadas, probablemente influenciada por heladas intensas y caída de nieve hasta finales de la primavera, limita el periodo de crecimiento (Hofgaard *et al.*, 2009), pero además, repercute negativamente al producir daños en los tejidos de la planta, lo que afecta su desarrollo (Holtmeier, 2009; Körner, 2012). Además, durante estos episodios, los árboles en etapas tempranas de desarrollo son más susceptibles a sufrir infecciones por hongos (Stöcklin y Körner, 1999), lo que resulta en una densidad poblacional limitada.

La comparación entre el reclutamiento de *P. hartwegii* y los índices de ancho de anillos de la misma especie, establecidos debajo del límite arbóreo, sugiere que los árboles jóvenes en el ecotono bosque-pastizal alpino no responden de igual forma a un aumento de temperatura, comparados con árboles maduros ubicados a menor altitud. Esta ausencia de sincronía, indicaría que el aumento de la temperatura, aparejada

not enough at higher elevations, but that enough humidity stored in the soil's profile is crucial to promote tree growth, before the growth season starts.

Since an increase of temperature is directly linked with greater evapotranspiration, combining these stress factors results in low photosynthetic productivity (Marino, 2002), which has a negative effect in trees' growth and survival (Camarero and Gutiérrez, 2004; McDowell *et al.*, 2010). Besides, poor and highly permeable soils, such as the ones that thrive in Monte Tlaloc's Alpine tree line ecotone, tend to dry fast and this has a similar impact on younger trees (Holtmeier *et al.*, 2003; Holtmeier and Broll, 2005). In this way, water stress is expected to be harsher and fire incidents to increase in the ecotone under study. Frequent fires in *P. hartwegii*'s upper timberline diminishes its population (Miranda and Hernández, 1985; Rodríguez *et al.*, 2004), therefore inhibiting their colonization above 4000 meters, either as a result of the absence of germplasm or the direct elimination of already established seedlings.

The lack of consistency between tree recruitment and the presence of rainfall implies that, although La Niña episodes favor increased rainfalls in Mexico's central region (Magaña *et al.*, 2003), extremely low temperatures were dominant, even until late spring (Karmalkar *et al.*, 2011; NOAA, 2014b). Therefore, this would mean that a high likelihood of intense frost and snowfall in Monte Tlaloc during these episodes would be the cause of the seedlings' mortality, as can be inferred from the scarce establishment of trees during those years.

Young trees' mortality at high altitudes, likely influenced by intense frosts and snowfall until late spring, limits the growth period (Hofgaard *et al.*, 2009), but it also has a negative repercussion on the plant's development, as it harms its tissues (Holtmeier, 2009; Körner, 2012). Additionally, trees in their early development stages are more susceptible to fungal infections during these episodes (Stöcklin y Körner, 1999), resulting in a limited population density.

The comparison between *P. hartwegii*'s recruitment and the ring width rate of the same species, established under the timberline, suggests that young trees in the Alpine tree line ecotone do not respond in the same way to an increase of temperature, compared with mature trees at a lower altitude. This lack of synchrony might point out

con una disminución en la precipitación en Monte Tláloc, impacta negativamente el crecimiento radial de *P. hartwegii* en las cotas más bajas. Esta situación es consistente con datos para otras especies en bosques en el límite superior arbóreo (Barber *et al.*, 2000; Lloyd y Fastie, 2002; D' Arrigo *et al.*, 2004; Jolly *et al.*, 2005; Sidor *et al.*, 2015).

La disminución en la precipitación puede reducir el crecimiento radial en forma progresiva (Bogino *et al.*, 2009; Sánchez *et al.*, 2012) y, además, la presencia de varios años de sequía reduce la capacidad de recuperación del arbolado después de un episodio extremo (Martínez *et al.*, 2012). Este debilitamiento general de los individuos puede derivar en una mayor sensibilidad y muerte del arbolado ante el ataque de plagas e incendios, los cuales también se incrementan con una mayor temperatura (Villers y Trejo 1998; Bigler *et al.*, 2006; PROBOSQUE, 2010).

Las temperaturas altas y las sequías más frecuentes en Monte Tláloc pueden afectar el proceso de establecimiento de nuevos individuos por debajo del límite arbóreo, ya que las fases de plántula y juvenil son más sensibles a la carencia de humedad en el ciclo ontogenético de los árboles. Entonces es posible que aumente la tasa de mortalidad en estas zonas del bosque, y llegar incluso a una carencia de reclutamiento en los veranos con menor lluvia (Castro *et al.*, 2004; Mendoza *et al.*, 2009), lo que se traduce en la presencia de poblaciones envejecidas. Así, a largo plazo, puede disminuir su densidad poblacional y propiciar una contracción en el intervalo de menor altitud de la distribución de la especie.

CONCLUSIONES

La tendencia en el reclutamiento de *P. hartwegii* en el ecotono bosque-pastizal alpino de Monte Tláloc fue posible por la combinación de un aumento en la temperatura máxima anual y la presencia de humedad, detectada con registros climáticos de los 66 años recientes, y fue más evidente a finales de la década de 1970 a 2009. El mayor reclutamiento de *P. hartwegii* ocurrió durante la fase cálida de ENOS; además, las condiciones buenas de humedad en años La Niña o en un año previo, favorecieron este establecimiento.

El avance del bosque hacia cotas más altas de la montaña ocurre por la tendencia a un aumento en la temperatura. Sin embargo este proceso no está garantizado, por la tendencia a una disminución de la

that increases of temperature —which go along with diminished rainfall in Monte Tláloc— has a negative impact in *P. hartwegii*'s radial growth at lower heights. This situation is consistent with data for other forest species in the upper timberline (Barber *et al.*, 2000; Lloyd and Fastie, 2002; D' Arrigo *et al.*, 2004; Jolly *et al.*, 2005; Sidor *et al.*, 2015).

Diminished precipitation can lead to a progressive reduction of the radial growth (Bogino *et al.*, 2009; Sánchez *et al.*, 2012); additionally, several years of drought diminish the woodland's recovery capacity after an extreme episode (Martínez *et al.*, 2012). This overall weakening of the individuals can result in a greater sensitivity and death of the woodlands, if they are subject to pests and fire, which are also increased by higher temperatures (Villers and Trejo 1998; Bigler *et al.*, 2006; PROBOSQUE, 2010).

The increasingly frequent high temperatures and droughts in Monte Tlaloc can affect the establishment of new individuals under the timberline, since the seedling and juvenile phases are more sensitive to the lack of humidity in the trees' ontogenetic cycle. Therefore, the mortality rate in these forest areas will likely increase and even reach a recruitment shortage during the less rainy summers (Castro *et al.*, 2004; Mendoza *et al.*, 2009), resulting in the presence of aged populations. On the long run, its population density may decrease and favor a contraction in the lower altitude interval for the species' distribution.

CONCLUSIONS

P. hartwegii's recruitment trend in Monte Tlaloc's Alpine tree line ecotone was made possible by the combination of an increased yearly maximum temperature and the presence of humidity, detected in the climate records of the past 66 years, and became clear since of the late 1970s to 2009. The greatest recruitment of *P. hartwegii* occurred during ENOS' warm phase; additionally, good humidity conditions during La Niña years (or a year before that) contributed to its establishment.

There is a trend in the increase of temperature, which results in the forest reaching greater mountain heights. However, this process is not guaranteed, due to a trend of diminished rainfall, particularly, when new seedlings lack an extensive root system that allows them to cover a great soil volume and meet their water requirement.

precipitación en especial cuando las plántulas nuevas no tienen un sistema radical extenso que les permita explorar un mayor volumen de suelo y satisfacer su requerimiento hídrico.

Si estas condiciones climáticas continúan, es probable la contracción de las poblaciones de la especie en las cotas más bajas del bosque, como fue verificado en nuestro estudio con los crecimientos radiales observados.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue posible gracias al apoyo brindado por el Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales de la Universidad Autónoma del Estado de México (ICAR-UAEMéx) y el Laboratorio de Dendrocronología del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Centro Nacional de Investigación Disciplinaria Relación Agua-Suelo-Planta-Atmósfera (INIFAP-CENID-RASPA). Los autores agradecen a Noé Antonio Aguirre-González y Juan Carlos Arrocena-López por su invaluable colaboración en el trabajo de campo y el análisis de laboratorio; y a Raymundo Sierra-Ordoñez por su asesoría en el manejo de los datos climáticos.

LITERATURA CITADA

- Arriaga, L., y L. Gómez. 2004. Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México. *In*: Martínez, J., y A. Fernández-Bremauntz. (comps). Cambio Climático: Una Visión desde México. INE/SEMARNAT. México, D.F. pp: 255-265.
- Astudillo S., C.C., J. Villanueva D., A. R. Endara A., G. Nava B., and M. A. Gómez A. 2016. Climatic variability at the treeline of Monte Tlaloc, Mexico: a dendrochronological approach. *Trees*. DOI 10.1007/s00468-016-1460-z.
- Barber, V., G. P. Juday, and B. Finney. 2000. Reduced growth of Alaska white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature* 405: 668-672.
- Beaman, J. H. 1962. The timberlines of Iztaccihuatl and Popocatepetl, Mexico. *Ecol.* 43: 377-385.
- Bigler, C., O. U. Bräker, H. Bugmann, M. Dobbertin, and A. Rigling. 2006. Drought as an inciting mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9: 330-343.
- Biondi, F. 2001. A 400-year tree-ring chronology from the tropical treeline of North America. *Ambio* 30: 162-166.
- Biondi, F., P. Hartsough, and I. G. Galindo E. 2009. Recent warming at the tropical treeline of North America. *Front. Ecol. Environ.* 7: 463-464.
- Bogino, S., M. J. Fernández-Nieto, and F. Bravo. 2009. Climate effect on radial growth of *Pinus sylvestris* at its southern and western distribution limits. *Silva Fenn.* 43: 609-623.
- Camarero, J. J., and M. Gutiérrez. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climate Change* 63: 181-200.

If these climate conditions continue, the populations of this species will likely contract in the forest's lower heights, as we were able to verify in the root growths under observation.

—End of the English version—



- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar, and J. M. Gómez. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *J. Ecol.* 92: 266-277.
- CLICOM (Clima Computarizado). 2015. Base de datos climáticos diarios. <http://clicom-mex.cicese.mx>. (Consulta: Octubre 2015).
- D'Arrigo, R. D., R. K. Kaufmann, N. Davi, G. C. Jacoby, C. Lasowski, R. B. Myneni, and P. Cherubini. 2004. Thresholds for warming induced growth decline at elevational tree line in the Yukon Territory Canada. *Glob. Biogeochem. Cycle* 18: GB3021.
- Duncan, B. N., R.V. Martin, A. C. Staudt, R. Yevich, and J. A. Logan. 2003. Interannual and seasonal variability of biomass burning emissions constrained by satellite observations. *J. Geophys. Res.* 2: 1-13.
- Endara A., A. R., G. Nava B., H. H. Regil G., y S. Franco M. 2012. Por los senderos de Tlaloc: el bosque y la montaña. *In*: Gobierno del Estado de México y Universidad Autónoma del Estado de México. Monte Tlaloc II, la casa del Dios del Agua. Dirección de Difusión y Promoción de la Investigación y los Estudios Avanzados (SIEA), UAEM. México. pp: 89-108.
- Endara A., A. R., R. Calderón C., G. Nava B., y S. Franco M. 2013. Analysis of fragmentation processes in high mountain forest of the centre of Mexico. *Am. J. Plant Sci.* 4: 697-704.
- Enfield, D. B. 1996. Relationships of inter-American rainfall to tropical Atlantic and Pacific SST variability. *Geophys. Res. Lett.* 23: 3305-3308.
- Florescano, E. (ed). 1980. Análisis Histórico de las Sequías en México. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Comisión del Plan Nacional Hidráulico. México, D.F. 158 p.
- Franco, S., H. H. Regil, y J. A. Ordoñez. 2006. Dinámica de perturbación-recuperación de las zonas forestales en el Parque Nacional Nevado de Toluca. *Madera y Bosques* 12: 17-28.
- Fritts, H. C. 1976. *Tree Rings and Climate*. London Academic Press. New York, NY, USA. 565 p.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. 5a. ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 90 p.
- Giannini A., Y. Kushnir, and M. A. Cane. 2001. Seasonality in the impact of ENSO and the North Atlantic High on Caribbean rainfall. *Phys. Chem. Earth Part B* 26:143-147.
- Giménez de Azcárate, J., y M. Escamilla. 1999. Las comunidades edafoferófilas (enebrales y zacatonales) en las montañas del centro de México. *Phytocoenología* 29: 449-468.

- Google Inc. 2013. Google Earth, Imagen de satélite. <https://www.google.com/earth/> (Consulta: Enero 2013).
- Grissino-Mayer, H. D. 2001. Evaluating crossdating, accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Res.* 57: 205-221.
- Hampe, A., and R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climatic change: the rear edge matters. *Ecol. Lett.* 8: 461-467.
- Harsch, M. A., P. E. Hulme, M. S. McGlone, and R. P. Duncan. 2009. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecol. Lett.* 12: 1040-1049.
- Hofgaard, A., L. Dalen, and H. Hytteborn. 2009. Tree recruitment above the tree line and potential for climate-driven tree line change. *J. Veg. Sci.* 20: 1133-1144.
- Holmes, R. L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 43:69-78.
- Holtmeier, F. K. 2009. Mountain Timberlines. *Ecology, Patchiness and Dynamics. Advances in Global Change Research* 36. 2nd. ed. Springer. USA. 448 p.
- Holtmeier, F. K., and G. Broll. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecol. Biogeogr.* 14: 395-410.
- Holtmeier, F. K., G. Broll, K. Anschlag, and A. Mütterthies. 2003. Regeneration of trees in the treeline ecotone: Northern Finnish Lapland. *Fennia* 1981: 103-128.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Climate Change, in 2007. The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 996 p.
- Jolly, W. M., M. Dobbertin, N. E. Zimmermann, and M. Reichstein. 2005. Divergent vegetation growth response to the 2003 heat wave in the Swiss Alps. *Geophys. Res. Lett.* 32: L18409.
- Juntunen, V., and S. Neuvonen. 2006. Natural regeneration of Scots pine and Norway spruce close to the timberline in northern Finland. *Silva Fenn.* 40: 443-458.
- Karmalkar, A.V., R. S. Bradley, and H. F. Diaz. 2011. Climate change in Central America and Mexico: Regional climate model validation and climate change projections. *Clim. Dynam.* 37: 605-629.
- Körner, C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445-459.
- Körner, C. 2012. *Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits.* Springer, Basel. Heidelberg New York Dordrecht London. 220 p.
- Körner, C., and J. Paulsen. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *J. Biogeogr.* 31: 713-732.
- Kullman, L. 1990. Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review. *Norsk Geogr. Tidsskrift* 44: 103-116.
- Kullman, L. 2002. Rapid recent-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *J. Ecol.* 90: 68-77.
- Kullman, L. 2005. Pine (*Pinus sylvestris*) treeline dynamics during the past millennium- a population study in west-central Sweden. *Ann. Botanici Fennici* 42: 95-106.
- Kullman, L. 2010. A richer, greener and smaller Alpine World: Review and projection of warming-induced plant cover change in the Swedish Scandes. *Ambio* 39: 159-169.
- Lauer, W. 1978. Timberline studies in Central Mexico. *Arct. Alp. Res.* 10: 383-396.
- Lloyd, A. H., and C. L. Fastie. 2002. Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. *Climatic Change* 52: 481-509.
- Magaña, V. O., J. L. Vázquez, J. L. Pérez, and J. B. Pérez. 2003. Impact of El Niño on precipitation in Mexico. *Geofísica Int.* 42: 313-330.
- Magaña, V., J. L. Pérez, J. L. Vázquez, E. Carrizosa, y J. Pérez. 1999. El Niño y el clima. *In: Magaña, V. (ed). Los Impactos del Niño en México.* SEP-CONACYT. México, pp: 23-68.
- Marino C., H. 2002. Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de altamontaña. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 625-637.
- Martínez V., J., B. C. López, L. Loepfe, and F. Lloret, 2012. Stand and tree-level determinants of the drought response of Scots pine radial growth. *Oecologia* 168: 877-888.
- Matías, L. 2012. Cambios en los límites de distribución de especies arbóreas como consecuencia de las variaciones climáticas. *Ecosistemas* 21: 91-96.
- McDowell, N. G., C. D. Allen, and L. Marshall. 2010. Growth, carbon-isotope discrimination, and drought-associated mortality across a *Pinus ponderosa* elevational transect. *Glob. Change Biol.* 16: 399-415.
- Méndez, M., and V. Magaña. 2010. Regional aspects of prolonged meteorological droughts over Mexico and Central America. *J. Climate* 23: 1175-1188.
- Mendoza, I., L. Gómez-Aparicio, R. Zamora, and L. Matías. 2009. Recruitment limitation of forest communities in a degraded Mediterranean landscape. *J. Veg. Sci.* 20: 367-376.
- Metcalf, S.E. 1987. Historical data and climatic change in Mexico-a review. *Geogr. J.* 2: 211-222.
- Miranda, F., y E. Hernández-Xolocotzi. 1985. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *In: Hernández-X. E. (ed). Xolocotzia. Tomo I. Revista de Geografía Agrícola.* Chapingo, Estado de México. pp: 41-162.
- Montero, I. 2002. Atlas Arqueológico de la Alta Montaña Mexicana. SEMARNAT-CONAFOR. México. 180 p.
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), 2015. Southern Oscillation Index (SOI). <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/soi>. (Consulta: Octubre 2015).
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). 2014a. Climate Variability: Southern Oscillation Index. <http://www.climate.gov/news-features/understanding-climate/climate-variability-southern-oscillation-index>. (Consulta: Julio 2014).
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). 2014b. El Niño/Southern Oscillation (ENSO). Episodios históricos ELNINO/LA NINA (1950 al presente). Changes in the Oceanic Niño Index (ONI). *In: Center for weather and climate prediction.* http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml. (Consulta: Julio 2014).
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 37: 637-669.
- Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- PROBOSQUE (Proteccion de Bosques). 2010. Inventario Forestal del Estado de México. México. 222 p.

- Rickebusch, S., H. Lischke, H. Bugmann, A. Guisan, and N. E. Zimmermann. 2007. Understanding the low-temperature limitations to forest growth through calibration of a forest dynamics model with tree-ring data. *Forest Ecol. Manag.* 246: 251-263.
- Ricker, M., G. Gutiérrez G., and D. C. Daly. 2007. Modeling long-term tree growth curves in response to warming climate: test cases from a subtropical mountain forest and a tropical rainforest in Mexico. *Can. J. Forest Res.* 37: 977-989.
- Rodríguez T., D. A., H. C. Martínez H., y V. Ortega B. 2004. Ecología del fuego en bosques de *Pinus hartwegii*. In: Villers-Ruiz, L., y J. López-Blanco (eds). Incendios forestales en México. Métodos de Evaluación. Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp: 103-120.
- Rodríguez T., D. A., and S. J. Pyne. 1999. Mexican fires of 1998. *Int. For. Fires News* 20: 61-63.
- Sánchez S., R., R. M. Navarro C., T. W. Swetnam, and M. A. Zavala. 2012. Is drought the main decline factor at the rear edge of Europe? The case of southern Iberian pine plantations. *Forest Ecol. Manag.* 271: 158-169.
- Seager, R., M. Ting, M. Davis, M. Cane, N. Nike, J. Nakumara, C. Lie, E. Cook, and D. Stahle. 2009. Mexican drought: an observational modeling and tree ring study of variability and climate change. *Atmosfera* 22: 1-31.
- Sidor, C. G., I. Popa, R. Vlad, and P. Cherubini. 2015. Different tree-ring responses of Norway spruce to air temperature across an altitudinal gradient in the Eastern Carpathians (Romania). *Trees* 29: 985-997.
- Stahle, D. W., E. R. Cook, D. J. Burnette, J. Villanueva, J. Cerano, J. N. Burns, D. Griffin, B. I. Cook, R. Acuña, M. C. A. Torbenson, P. Sjezner, and J. M. Howard. 2016. The Mexican Drought Atlas: Tree-ring reconstructions of the soil moisture balance during the late pre-Hispanic, colonial, and modern eras. *Quat. Sci. Rev.* 149: 34-60.
- Stahle, D. W., D. J. Burnette, J. Villanueva D., R. R. Heim Jr., F. K. Fye, J. Cerano P., R. Acuña S., and M. K. Cleaveland. 2012. Pacific and Atlantic influences in Mesoamerica over the past millennium. *Clim. Dynam.* 39: 1431-1446.
- Stahle, D. W., R. D. D'Arrigo, P. J. Krusic, M. K. Cleaveland, E. R. Cook, R. J. Allan, J. E. Cole, R. B. Dunbar, M. D. Threlkoff, D. A. Gay, M. D. Moore, M. A. Stokes, B. T. Burns, J. Villanueva D., and L. G. Thompson. 1998. Experimental dendroclimatic reconstruction of the Southern Oscillation. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 79: 2137-2152.
- Stokes, M. A., and T. L. Smiley, 1968. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. University of Chicago Press. Chicago, USA. 73 p.
- Stöcklin, J., and C. Körner. 1999. Recruitment and mortality of *Pinus sylvestris* near the arctic tree line: the role of climatic change and herbivory. *Ecol. Bull.* 47: 168-177.
- Trenberth, K. E., and T. J. Hoar. 1997. El Niño and climate change. *Geophys. Res. Lett.* 24: 3057-3060.
- Velázquez M., A., S. Musálem, M. A. Keyes, M. R., y L. G. Zárate. 1986. Influencia del tratamiento en el suelo y la condición de apertura del dosel en el establecimiento inicial de la regeneración natural de *Pinus hartwegii* Lindl. *Agrociencia* 64: 147-170.
- Vélez, R. 2009. *La Defensa Contra los Incendios Forestales, Fundamentos y Experiencias*. 2a. ed. McGraw Hill. España. 840 p.
- Villanueva D., J., L. Vázquez S., A. Gómez G., J. Cerano P., N. A. Aguirre G., y O. Franco R. 2016. Potencial dendrocronológico de *Juniperus monticola* Martínez en el Monte Tláloc, México. *Rev. Fitotec. Mex.* 39: 175-185.
- Villanueva D., J., J. Cerano P., L. Vázquez S., D. W. Stahle, P. Z. Fulé, L. L. Yocom, O. Franco R., y J. A. Ruiz C. 2015. Red dendrocronológica del pino de altura (*Pinus hartwegii* Lindl.) para estudios dendroclimáticos en el noreste y centro de México. *Invest. Geogr. Bull. Inst. Geogr. UNAM* 86: 5-14.
- Villers R., L., and I. Trejo V. 1998. Climate change on Mexican forest and natural protected areas. *Glob. Environ. Change* 8: 141-157.
- Villers R., L., e I. Trejo V. 2004. Evaluación de la vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. In: Martínez, J., y A. Fernández-Bremauntz. (comps). *Cambio Climático: Una Visión desde México*. INE/SEMARNAT. México, D.F. pp: 239-254.
- Yocom, L. L. and P. Z. Fulé. 2012. Human and climate influences on frequent fire in a high-elevation tropical forest. *J. Appl. Ecol.* 49: 1356-1364.