

Polibotánica

ISSN electrónico: 2395-9525

polibotanica@gmail.com

Instituto Politécnico Nacional

México

<http://www.polibotanica.mx>

**VARIACIÓN CLINAL DE
CARACTERES FENOTÍPICOS Y
FISIOLÓGICOS EN *Pinus hartwegii*
Lindl. PARA LA ESTACIÓN
FORESTAL EXPERIMENTAL
ZOQUIAPAN, MÉXICO**

**CLINAL VARIATION OF
PHENOTYPIC AND PHYSIOLOGICAL
CHARACTERS IN *Pinus hartwegii* Lindl.
FOR THE ZOQUIAPAN EXPERIMENTAL
FOREST STATION, MEXICO**

López López, Adrián; María Isabel Palacios Rangel; Cuauhtémoc Sáenz Romero;
Antonio Villanueva Morales y Victoria Pacheco Almaraz

VARIACIÓN CLINAL DE CARACTERES FENOTÍPICOS Y FISIOLÓGICOS EN *Pinus*

hartwegii Lindl. PARA LA ESTACIÓN FORESTAL EXPERIMENTAL ZOQUIAPAN, MÉXICO

CLINAL VARIATION OF PHENOTYPIC AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERS IN *Pinus*

hartwegii Lindl. FOR THE ZOQUIAPAN EXPERIMENTAL FOREST STATION, MEXICO



Variación clinal de caracteres fenotípicos y fisiológicos en *Pinus hartwegii* Lindl. para la Estación Forestal Experimental Zoquiapan, México

Clinal variation of phenotypic and physiological characters in *Pinus hartwegii* Lindl. for the Zoquiapan Experimental Forest Station, Mexico

López López, Adrián;
María Isabel Palacios Rangel;
Cuauhtémoc Sáenz Romero;
Antonio Villanueva Morales y
Victoria Pacheco Almaraz

VARIACIÓN CLINAL DE
CARACTERES FENOTÍPICOS Y
FISIOLÓGICOS EN *Pinus*
hartwegii Lindl. PARA LA
ESTACIÓN FORESTAL
EXPERIMENTAL ZOQUIAPAN,
MÉXICO

CLINAL VARIATION OF
PHENOTYPIC AND
PHYSIOLOGICAL
CHARACTERS IN *Pinus*
hartwegii Lindl. FOR THE
ZOQUIAPAN EXPERIMENTAL
FOREST STATION, MEXICO

POLIBOTÁNICA
Instituto Politécnico Nacional

Núm. 56: 61-79. Julio 2023

DOI:
10.18387/polibotanica.56.4

Adrián López López

María Isabel Palacios Rangel / marisa@ciestaam.edu.mx

División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo,
Km 38.5 carretera México-Texcoco, Chapingo, Estado de México. C. P. 56230.

Cuauhtémoc Sáenz Romero

Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales.
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Av. San Juanito Itzícuaro s/n,
Col. Nueva Esperanza, Morelia, Michoacán, 58337, México.

Antonio Villanueva Morales

División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo, Km 38.5 carretera
México-Texcoco, Chapingo, Estado de México. C. P. 56230.

Victoria Pacheco Almaraz

Centro de Investigaciones Económicas Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y la
Agricultura Mundial. Universidad Autónoma Chapingo, Km 38.5
carretera México-Texcoco, Chapingo, Estado de México. C. P. 56230.

RESUMEN: En México, las bajas tasas de supervivencia de planta en reforestaciones merman los esfuerzos de restauración ecológica, a pesar de ser una actividad clave en la recuperación de hábitats, de biodiversidad o de servicios ecosistémicos. Una de las razones es el uso de procedencias inadecuadas. Esto influye en la resistencia a frío y sequía, o en la velocidad de crecimiento, por lo que el germoplasma utilizado en reforestaciones debería ser (si es posible) de la misma zona geográfica y altitudinal o de menor altitud que el sitio a reforestar, para compensar los efectos del cambio climático y aumentar la probabilidad de éxito en el establecimiento de individuos. Los objetivos del trabajo se centraron en determinar la variación que existe entre procedencias para rasgos fenotípicos de conos, semillas y acículas; en identificar si esto obedece a un clíne ambiental, y en delimitar las zonas provisionales para el abastecimiento de germoplasma. El muestreo se realizó en ocho procedencias naturales de *Pinus hartwegii*, originadas cada 50 m de diferencia altitudinal, a lo largo de un transecto altitudinal (de 3265 metros a 3650 metros), en el cerro "El Papayo", Ixtapaluca, Estado de México, México. Se analizó la variación entre procedencias y su patrón altitudinal. De las características analizadas (largo y ancho de semilla, largo de cono y longitud mayor de acícula; capacidad y velocidad germinativas) solo el *largo de semilla* ($p = 0.0058$) y la *capacidad germinativa* ($p < 0.0001$) indicaron diferencias entre procedencias. El patrón de distribución altitudinal resultó ser cuadrático para el *largo de semilla* ($p = 0.0144$ y un $r^2 = 0.88$) y para la *capacidad germinativa* ($p = 0.0456$ y un $r^2 = 0.7865$). Se delimitaron dos zonas para el abastecimiento y movimiento de germoplasma con anchos de 200 m de altitud y 1 °C de temperatura media anual. Se estimó un incremento en la temperatura media anual de 2.3 °C para el año 2060 con un RCP de 6.0 y un movimiento altitudinal ascendente de las poblaciones de 400 m para compensarlo. Finalmente se sugieren lineamientos para el movimiento de germoplasma dentro y entre zonas con y sin considerar el cambio climático.

Palabras clave: Zonificación, cambio climático, movimiento de germoplasma, supervivencia de planta.

ABSTRACT: In Mexico, low plant survival rates in reforestations undermine ecological restoration efforts, despite being a key activity in the recovery of habitats, biodiversity or ecosystem services. One of the reasons is the use of unsuitable provenances. This influences resistance to cold and drought, or the speed of growth, so the germplasm used in reforestations should be (if possible) from the same geographical and altitudinal zone or lower altitude than the site to be reforested, to compensate for the effects of climate change and increase the probability of success in the establishment of individuals. The objectives of the work focused on determining the variation that exists among provenances for phenotypic traits of cones, seeds and needles, on identifying whether this is due to an environmental cline, and on delimiting provisional zones for germplasm supply. Sampling was carried out in eight natural provenances of *Pinus hartwegii*, originated every 50 m of altitudinal difference, along an altitudinal transect (from 3265 m to 3650 m), in the hill "El Papayo", Ixtapaluca, State of Mexico, Mexico. Variation among provenances and their altitudinal pattern was analyzed. Of the characteristics analyzed (seed length and width, cone length and aculeus length, germination capacity and speed), only seed length ($p = 0.0058$) and germination capacity ($p < 0.0001$) indicated differences between provenances. The altitudinal distribution pattern was quadratic for seed length ($p = 0.0144$ and $r^2 = 0.88$) and germination capacity ($p = 0.0456$ and $r^2 = 0.7865$). Two zones were delimited for germplasm supply and movement with widths of 200 m altitude and 1 °C mean annual temperature. An increase in mean annual temperature of 2.3 °C was estimated for the year 2060 with an RCP of 6.0 and an upward altitudinal movement of the populations of 400 m to compensate for it. Finally, guidelines for germplasm movement within and between zones with and without considering climate change are suggested.

Key words: Zonation, climate change, germplasm movement, plant survival.

INTRODUCCIÓN

Uno de los pasos esenciales durante los proyectos de restauración es la selección de las especies a utilizar (Vargas Ríos, 2011). En México algunos aspectos tomados en cuenta durante la restauración de ecosistemas terrestres han sido, entre otros, favorecer la regeneración natural, así como la selección de material biológico nativo (Méndez-Toribio *et al.*, 2018). Sin embargo, a pesar de esto las bajas tasas de supervivencia del material vegetativo integrado, después del primer año de haber sido plantado, empañan este tipo de opciones como las únicas preferentes.

Aunque existen diversos factores sociales y económicos que pueden mermar la persistencia del material vegetativo utilizado en programas de reforestación u otras acciones de restauración forestal, en el ámbito técnico las posibles razones de la baja supervivencia observada es la utilización de especies y procedencias inadecuadas, por lo que se ha sugerido diversificar las especies y procedencias producidas en viveros, así como establecer ciertos criterios encaminados a mejorar los niveles de ajuste de los genotipos a los ambientes, y realizar acciones encaminadas a mejorar la conservación de los recursos genéticos forestales (Sáenz-Romero & Linding-Cisneros, 2004).

En particular, preocupa la conservación de los recursos genéticos derivados del *Pinus hartwegii*. Esto está relacionado con diversos efectos causados por el cambio climático que han afectado, significativamente, a la distribución de hábitats adecuados para ésta, y otras especies de coníferas, situación que se según Gómez-Pineda *et al.*, (2020) afectará de forma más alarmante, hacia finales de este siglo.

En la actualidad se ha reportado que existe una importante diferenciación genética entre poblaciones de *P. hartwegii*, a lo largo de gradientes ambientales heterogéneos. En ese sentido, Viveros-Viveros *et al.*, (2009) reportaron variación genética en el crecimiento de plántulas de esta especie, provenientes de poblaciones distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal en el Pico de Tancítaro, Michoacán. También, Loya-Rebollar *et al.*, (2013) encontraron diferencias en varios caracteres entre procedencias, indicando la presencia de un patrón de diferenciación

genética atribuido a la altitud, y por tanto al clima. Al respecto Aparicio-Rentería *et al.*, (2020), plantean que resulta necesario realizar investigaciones sobre la variación de los atributos morfológicos (conos, semillas y acículas), ya que esto podría ayudar a delimitar zonas provisionales para el aprovisionamiento y movimiento de germoplasma.

El presente trabajo se centra en el estudio de la relación de caracteres fisiológicos de semillas y fenotipos de *P. hartwegii* asociados con un gradiente altitudinal útil para delimitar zonas preliminares de suministro de germoplasma, con el propósito de que esto sirva de referencia en las actividades de reforestación y conservación de recursos genéticos forestales. La investigación base que da origen al trabajo se realizó en la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ) de la Universidad Autónoma Chapingo, ubicada en el Estado de México. Tiene como objetivo determinar el nivel de variación de los caracteres fenotípicos y fisiológicos entre las procedencias (diferentes altitudes) de *Pinus hartwegii* para el tamaño de la semilla, tamaño del cono, longitud de la acícula, capacidad y velocidad de germinación de la semilla, y definir si existe un patrón de variación clinal para estos caracteres en la EFEZ. A la par, se buscó establecer zonas altitudinales para el suministro y movimiento de germoplasma según la variación clinal.

MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se estableció en la EFEZ, estación de investigación perteneciente a la Universidad Autónoma Chapingo (Fig. 1), ubicada en el municipio de Ixtapaluca, Estado de México, entre las coordenadas 19° 12' 30" y 19° 20' 00" de latitud norte y 98° 42' 30" y 98° 30' 00" de longitud oeste. Su clima es templado subhúmedo con lluvias en verano y estación seca en invierno; presenta una temperatura media anual de 11 °C y una precipitación media anual de 964 mm. La vegetación predominante es bosque de pino, bosque de oyamel, bosque de aile y pastizales (Universidad Autónoma Chapingo, 2020).

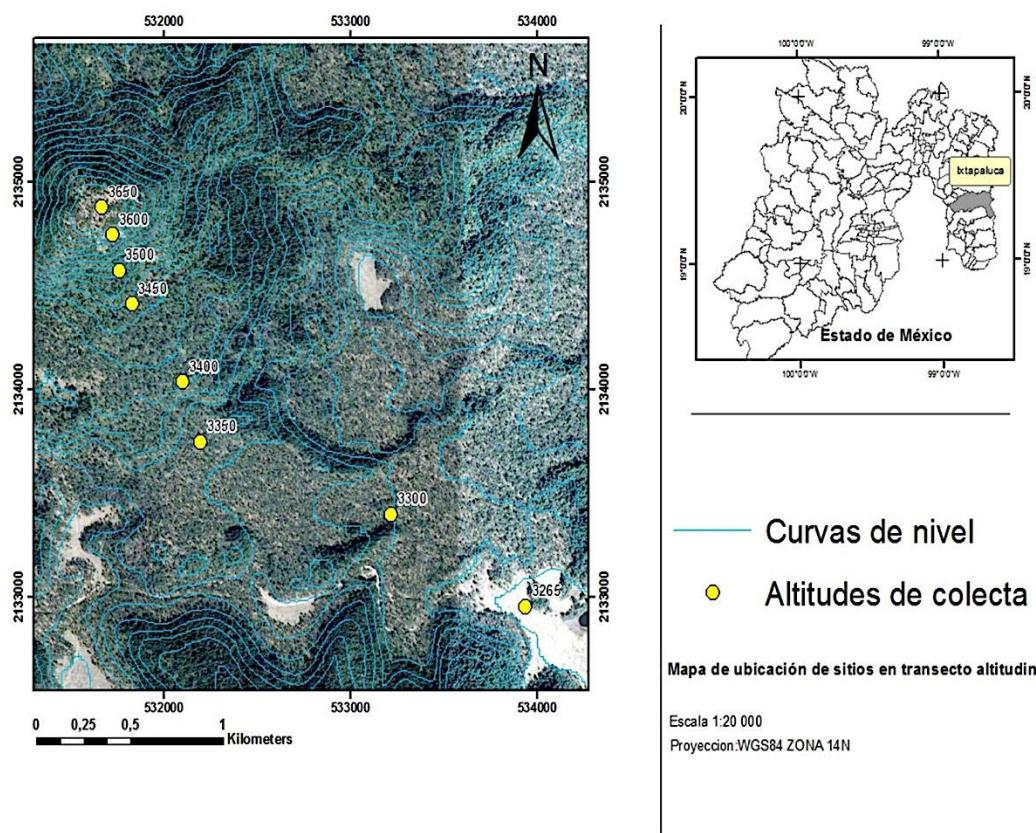


Fig. 1. Ubicación del área de estudio y transecto altitudinal.

Diseño de muestreo

Entre los meses de marzo y mayo de 2022, de forma aleatoria se recolectó material biológico consistente en cinco conos femeninos, maduros y sanos por árbol, de la misma manera se cortaron de la mitad inferior de copa cinco ramas con fascículos maduros (con un ciclo de crecimiento), de las cuales se eligió un fascículo por cada una, al que se le midió la acícula más larga, en un transecto altitudinal (de 3265 a 3650 msnm) que incluyó la variación existente entre las procedencias de *Pinus hartwegii*, en el polígono seleccionado. Se consideró como exposición cardinal promedio la sudeste y una zona en la cual la especie se distribuye de manera natural en el cerro nombrado localmente como “El Papayo”.

Con ayuda de un Sistema de Posicionamiento Global (GPS) (GARMIN, Map 78s), se ubicaron las procedencias recolectadas en promedio cada 50 m de altitud (Tabla 1). Se muestrearon ocho procedencias, excepto la procedencia de 3550 m de altitud, por tener baja densidad de árboles, pocos estróbilos femeninos maduros y ser de difícil acceso. En cada procedencia, se seleccionaron al azar de cinco a 10 árboles, con una distancia mínima de 30 m entre ellos para reducir la probabilidad de parentesco (Erickson & Adams, 1989).

Tabla 1. Localización geográfica en UTM de ocho procedencias muestreadas de *P. hartwegii* en la EFEZ, Ixtapaluca, Estado de México, México.

Procedencia	Altitud (m)	Latitud (norte)	Longitud (oeste)	No. de árboles
1	3650	19.307481	-98.698560	10
2	3600	19.306261	-98.698033	7
3	3500	19.304712	-98.697707	5
4	3450	19.303265	-98.697050	9
5	3400	19.299849	-98.694478	7
6	3350	19.297305	-98.693561	6
7	3300	19.294050	-98.683872	10
8	3265	19.290031	-98.676982	7

Toma de datos

Variables morfológicas

Las variables morfológicas evaluadas fueron: longitud de conos, longitud de acículas, largo y ancho de semillas. Con la ayuda de un vernier digital (STEREN, HER-411) se midieron los conos desde la base hasta la punta; de esta forma se obtuvo la longitud de cada cono por árbol y por procedencia. Igualmente, con la ayuda de una regla graduada, se midió la acícula más larga de cada uno de los cinco fascículos de cada árbol y se ordenaron por procedencia. En cuanto a las semillas, en cada procedencia se recogió la semilla obtenida de sus respectivos árboles y se mezclaron las semillas de los árboles de cada procedencia. De ésta se seleccionaron 90 semillas llenas (obtenida a partir de flotación en agua, donde las semillas sumergidas se consideraron llenas y las que flotaron vanas) al azar de cada procedencia. Las semillas seleccionadas se midieron tanto en largo (de la base a la punta) como en anchura (parte más ancha) con la ayuda del vernier digital.

Prueba de germinación

La prueba de germinación se realizó en una cámara de germinación, acondicionada con bombillas eléctricas domésticas de diferentes voltajes para ajustar la temperatura a una media de $25^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$. En recipientes de plástico de 30 cm de largo por 20 cm de ancho por 15 cm de alto se vertió perlita como sustrato, que fue previamente desinfectada con el fungicida-bactericida OxiDate 2.0® (BioSafe Systems, LLC, USA) a una dosis de 1 ml/l de agua, se agitó la solución con el sustrato y se dejó reposar durante 3 días con el recipiente tapado. La semilla se remojó durante 24 h en agua corriente y luego se desinfectó con el fungicida CAPTANE 50 PH® (Agroquímica Tridente S.A de C.V., México) a una dosis de 3 g/l de agua filtrada durante 30 minutos.

Se utilizó un total de 100 semillas por procedencia, mediante un Diseño experimental en bloques completos al azar, se consideró a 25 semillas en cada bloque una réplica, por lo que en total fueron cuatro bloques en los cuales la semilla se sembró al azar dentro de una franja (el bloque contuvo ocho franjas, una para cada procedencia).

El ensayo tuvo una duración de 40 días en los que la lectura de la germinación se realizó diariamente durante dos semanas (tiempo en el que se presentó una germinación constante), y posteriormente cada tercer día, ya que la germinación fue esporádica. El criterio para considerar una semilla germinada fue el agronómico (emergencia y desarrollo de una plántula) (Pita-Villamil & Pérez-García, 1998). Los datos de *capacidad germinativa (%)* fueron obtenidos con

la siguiente fórmula, y la *velocidad de germinación* contando los días necesarios para alcanzar el 50% de la capacidad germinativa, ambos para cada procedencia.

$$cg = (sg \times 100) \div ts$$

Donde:

cg = capacidad germinativa en porcentaje.

sg = número de semillas germinadas.

ts = total de semillas sembradas.

Procesamiento y análisis de datos

Para análisis de los datos de las variables morfológicas, capacidad *germinativa* y *velocidad de germinación* se empleó el software estadístico SAS (versión 9.4; SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). Para la velocidad de germinación se realizó una comparación de medias utilizando el programa IBM SPSS Statistics© versión 25.

Variables morfológicas

Para determinar la existencia de variación entre procedencias se realizó un análisis de varianza con el procedimiento Proc Mixed de SAS, para cada una de las variables fenotípicas (*longitud de la acícula*, *longitud del cono*, *largo y ancho de la semilla*), usando un nivel de significancia $\alpha = 0.05$, donde el modelo utilizado fue:

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + A(P)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} = valor de la ijk-ésima observación

μ = media general del experimento

P_i = efecto de la i-ésima procedencia

$A(P)_{ij}$ = efecto del j-ésimo árbol anidado en la i-ésima procedencia

ε_{ijk} = término de error aleatorio

El mismo procedimiento se utilizó para obtener los componentes de la varianza en los efectos considerados como aleatorios (árbol anidado en la procedencia y error aleatorio). Posteriormente, para visualizar qué procedencias diferían entre sí, se realizó la comparación de medias con el método de Tukey-Kramer, usando en este caso un nivel de significancia de 0.2 (valor de α considerado para determinar la zonificación descrita posteriormente).

Diseño experimental para la prueba de germinación

El modelo estadístico de análisis utilizado fue:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + \varepsilon_{ij}$$

Donde:

Y_{ijk} = valor de la ijk-ésima observación

μ = media general del experimento

B_i = efecto del i-ésimo bloque

P_j = efecto de la j-ésima procedencia (altitud)

ε_{ij} = término de error aleatorio

Para estimar la variación entre procedencias se utilizó el procedimiento de SAS Proc Glimmix para la variable *capacidad germinativa*, y Proc Freq (para obtener la prueba no paramétrica de Friedman) para la variable *velocidad de germinación* usando un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$. Asimismo, para esta variable se realizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon, que permitió la comparación de medias entre procedencias con un $\alpha = 0.1$.

Posteriormente, para observar el posible comportamiento clinal a lo largo del transecto altitudinal, se realizaron diagramas de dispersión de los porcentajes medios de *capacidad*

germinativa y de los valores medios de *velocidad de germinación* frente a sus respectivas altitudes de origen, ajustando un modelo de regresión a los datos según su significación ($\alpha = 0.05$) y su coeficiente de determinación (r^2).

Zonificación

Zonificación altitudinal

Para los análisis de varianza de las variables morfológicas en los que existió diferencia significativa entre procedencias se calculó la Diferencia Mínima Significativa, DMS (Least Significant Difference: LSD) entre medias correspondiente a un $\alpha = 0.2$. Para observar si existía un patrón altitudinal de la variación entre procedencias, se realizó una regresión entre las medias por procedencia y su altitud de origen. Finalmente, con base en la variable *largo de semilla* se realizó una zonificación altitudinal provisional considerando un clima contemporáneo (promedio 1961-1990), basado en transferir la DMS entre procedencias a su equivalente en altitud y climática (Sáenz-Romero, 2004).

Zonificación para clima contemporáneo y clima futuro (RCP 6.0)

El clima contemporáneo (temperatura) de referencia utilizado fue el promedio de los años 1961 a 1990. El clima futuro fue el centrado en la década de 2060, estimado por un ensamblaje de modelos-escenarios, spline para todo Norte América, con una Vía de Concentración Representativa o RCP, con un forzamiento radiactivo de 6.0 W/m^2 . Ambos fueron obtenidos de la plataforma online de Investigación sobre el Cambio Climático Forestal: <http://charcoal.cnre.vt.edu/climate/>. La información proporcionada por esta plataforma se generó a partir de datos originados por el Laboratorio de Ciencias Forestales de Moscow del Servicio Forestal en Idaho, USA, del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, USDA.

Una vez obtenidos los datos climáticos puntuales, se repitió el procedimiento descrito en el apartado "Zonificación altitudinal", pero ahora se cambiaron los datos del eje de abscisas por la temperatura media anual del clima contemporáneo (1961-1990) correspondiente a cada una de las altitudes de origen, obteniendo así una zonificación para el clima contemporáneo. Para la zonificación del clima futuro, también se repitió el procedimiento, pero, los datos del eje de abscisas se cambiaron por la temperatura climática media anual estimada para la década de 2060 (Ortiz-Bibian *et al.*, 2017; Sáenz-Romero *et al.*, 2012).

Una vez definida la zonificación, se sugirieron directrices para la toma de decisiones en el movimiento de germoplasma dentro de las zonas y entre ellas, según se consideraran o no los efectos del cambio climático (Loya-Rebollar *et al.*, 2013).

RESULTADOS

Variables morfológicas

El análisis de la varianza indicó que de las cuatro variables analizadas sólo el *largo de semilla* mostró diferencia significativa entre procedencias a un $\alpha = 0.05$. (Tabla 2) muestra los *P*-valores correspondientes al ANOVA de cada variable.

Tabla 2. *P*-valores asociados al análisis de varianza para procedencias originadas a diferentes altitudes, considerando una significancia de 0.05 y porcentaje de contribución a la varianza total.

Variables	<i>P</i> -valor	Porcentaje de contribución a la varianza total (%)		
		Procedencia	Árbol (Procedencia)	Error
Longitud de cono	0.1054	6.49	56.61	36.89
Longitud de acícula	0.0910	8.25	62.52	29.23
Ancho de semilla	0.2671	2.56	57.06	62.52
Largo de semilla	0.0058	16.82	44.46	38.71

La comparación de pares de medias entre procedencias para el *largo de semilla* indicó que las procedencias ubicadas aproximadamente en la mitad del transecto altitudinal difieren en el valor promedio con respecto a las procedencias ubicadas en los extremos del mismo transecto (Tabla 3), no existiendo diferencias entre las demás comparaciones de pares de medias.

Tabla 3. Comparación de Procedencias originadas a diferentes altitudes que resultaron significativamente diferentes para el Largo de semilla según la prueba de Tukey-Kramer ($\alpha = 0.2$).

Altitud de origen (msnm) / media ajustada (mm)	<i>P</i> -valor
3650 / 4.49	3400 / 5.09
3650 / 4.49	3350 / 5.33
3400 / 5.09	3265 / 4.37
3350 / 5.33	3265 / 4.37

Germinación

El factor procedencia tuvo un efecto altamente significativo ($p < 0.0001$) para la variable respuesta *capacidad germinativa*. En el análisis de regresión, se observó un patrón de variación cuadrático (significativo con la omisión de una procedencia atípica) de los valores medios de germinación contra su altitud de origen ($r^2 = 0.7865$; $p = 0.0456$), reforzando así la existencia de variación clinal en la especie para el *largo de la semilla*.

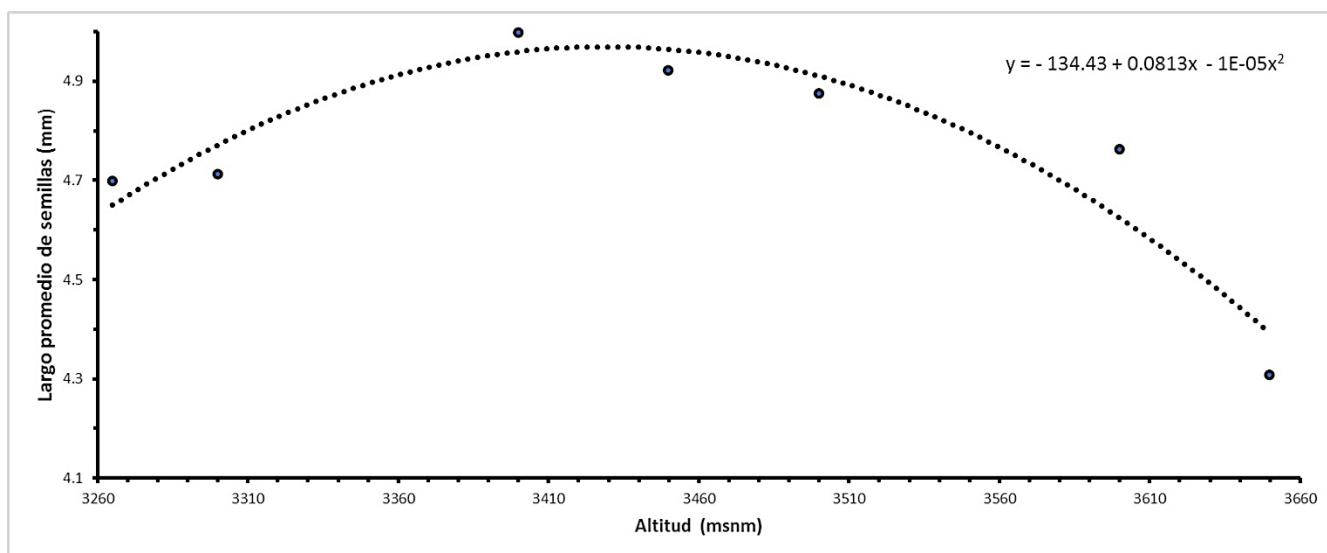
Sin embargo, para la *velocidad de germinación* se encontró una débil variación significativa ($p = 0.0556$) entre procedencias. La comparación de pares de medias indicó que existe una débil diferencia estadística entre las procedencias 4 (3450 m) y 3 (3500 m) con una $p = 0.059$, 8 (3265 m) y 3 (3500 m) con $p = 0.066$, 5 (3400 m) y 4 (3450 m) con $p = 0.066$ y, 8 (3265 m) y 7 (3300 m) con $p = 0.068$, pero sin un patrón aparente de distribución altitudinal. En la Tabla 4 se muestran los valores obtenidos para las variables fisiológicas de la semilla.

Tabla 4. Valores observados para las variables fisiológicas de la semilla por procedencia.

Procedencia	Altitud (msnm)	Capacidad germinativa (%)	Velocidad de germinación (días)
1	3650	22	14.25
2	3600	65	16.00
3	3500	78	13.25
4	3450	68	15.75
5	3400	90	13.00
6	3350	18	12.33
7	3300	69	14.50
8	3265	34	18

Zonificación altitudinal

El valor de la DMS obtenida considerando un alfa de 0.2 para la variable *largo de semilla* fue de 0.27 mm, que por razones prácticas se redondeó a 0.3 mm. El modelo de regresión cuadrática ($r^2 = 0.88$, $p = 0.0144$) entre la media por procedencia para *largo de semilla* contra su altitud de origen fue el que mejor se ajustó, sin tener en cuenta una altitud atípica (por tener un desempeño muy distinto a la tendencia general) a 3350 msnm (Fig. 2).

**Fig. 2.** Comportamiento del *largo promedio de semilla* de *P. hartwegii* respecto a la altitud de origen de siete procedencias en la EFEZ.

Posteriormente, a partir del valor de la DMS, se delimitaron tres zonas altitudinales para el aprovisionamiento y movimiento de germoplasma a lo largo del transecto altitudinal. Debido a que la zona altitudinal más alta cubría un rango muy pequeño (aproximadamente 70 m de diferencia altitudinal), se decidió fusionar las tres zonas en sólo dos zonas, partiendo de una altitud inferior fija de 3250 m como punto de partida. Este punto inicial arbitrario sigue perteneciendo a la distribución altitudinal natural de la especie (Tabla 5).

Tabla 5. Límites altitudinales y climáticos de dos zonas fijas para el aprovisionamiento y movimiento de germoplasma con clima contemporáneo.

Zona	Elevación (m)				Zona	Media anual de temperatura (°C)				
	Límite (m)		Rango (m)	Intervalo (±)		Límite (°C)		Rango (°C)	Intervalo (±)	
	Inferior	Superior				Inferior	Superior			
1	3250	3450	200	100	1	8.0	9.0	1.0	0.5	
2	3450	3650	200	100	2	7.0	8.0	1.0	0.5	

Zonificación para clima contemporáneo y clima futuro (RCP 6.0)

Bajo el mismo razonamiento de simplificación realizado para la zonificación en base a la altitud, para la zonificación climática, la zona número tres (parte más alta del transecto altitudinal) tenía un rango muy estrecho (0.3 °C), por lo que, se decidió fusionarlas dejando solo dos zonas (ver Tabla 5).

En cuanto a la zonificación para el clima proyectado al año 2060, comparando con los límites de las zonas fijas con el clima contemporáneo, se estimó a qué altitudes se tendrían que desplazar las poblaciones para reacomodarse a las temperaturas para las cuales están adaptadas actualmente, pero que ocurrirán a mayor altitud debido al cambio climático. Se estimó que las temperaturas que conforman los límites de las zonas fijas de germoplasma se desplazan altitudinalmente hacia arriba aproximadamente 400 m (Fig. 3).

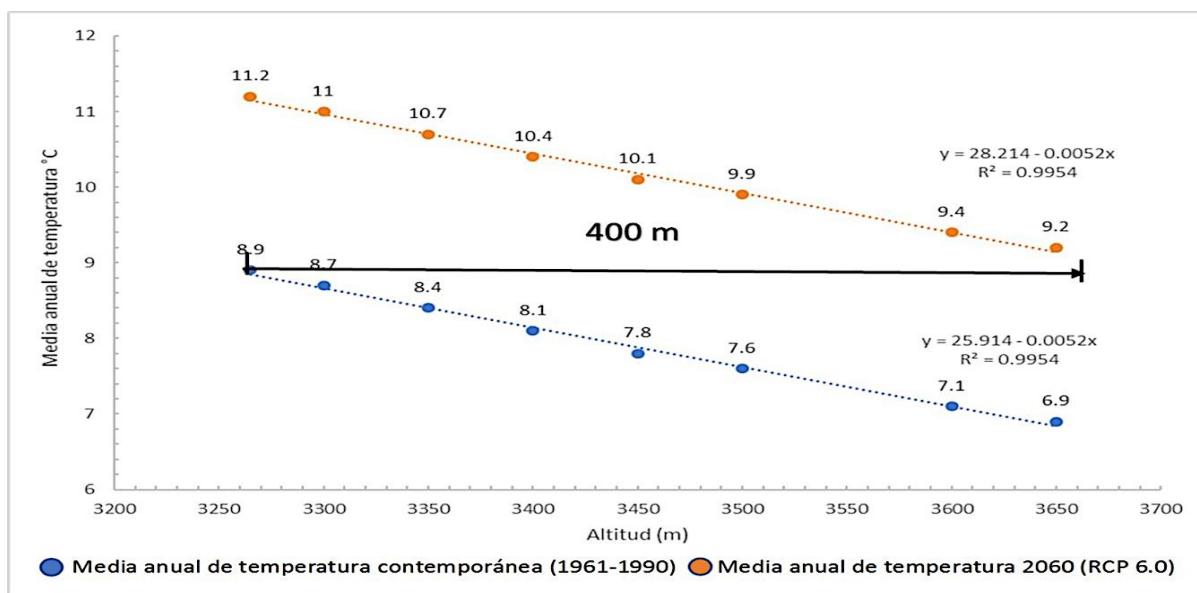


Fig. 3. Proyección del desplazamiento de temperatura contemporánea.

En consecuencia, se esperaría que en aproximadamente cuatro décadas (década centrada en 2060), las zonas climáticas fijas actuales estarían fuera de los límites altitudinales del cerro "El Papayo" (Tabla 6).

Tabla 6. Límites altitudinales y climáticos para dos zonas fijas de germoplasma considerando un clima proyectado al año 2060, RCP 6.0.

Zona	Elevación (m)				Media anual de temperatura (°C)			
	Límite (m)		Rango (m)	Intervalo (±)	Límite (°C)		Rango (°C)	Intervalo (±)
	Inferior	Superior			Inferior	Superior		
1 ₂₀₆₀	3650	3850	200	100	8.0	9.0	1.0	0.5
2 ₂₀₆₀	3850	4050	200	100	7.0	8.0	1.0	0.5

Lineamientos para el movimiento de germoplasma

Las directrices para el abastecimiento y movimiento de germoplasma que se utilizará en actividades de reforestación o restauración ecológica, con base en lo planteado por Loya-Rebollar *et al.*, (2013) serían:

- 1) Sin considerar los inminentes efectos del cambio climático:
 - a) Obtención de germoplasma de una de las zonas fijas, producir plantas en vivero y plantarlas dentro de la misma zona (delimitada ya sea por intervalos altitudinales o climáticos) donde se recolectó el material de propagación.
 - b) Recolectar germoplasma a una altitud **cualquiera dentro del rango natural de distribución de la especie en la región**, producir plantas y plantarlas a intervalos de \pm la mitad del ancho de una zona fija (ver Tabla 5); es decir, ± 100 m hacia arriba o hacia abajo con respecto a la altitud de recolección o ± 0.5 °C con respecto a la temperatura media anual del punto de recolección (zonas de punto focal).
- 2) Si se tienen en cuenta los efectos del cambio climático en la dinámica de las poblaciones de *P. hartwegii*, se debe considerar que las temperaturas actuales a las que se establecen naturalmente las poblaciones se moverán aproximadamente 400 m más arriba (ver Figura 3). Así, los límites climáticos que determinan las zonas fijas para determinar el sitio de plantación se situarán fuera del límite altitudinal del cerro "El Papayo" (3650 m).
- 3) Si se considera que los intervalos climáticos y altitudinales de las zonas futuras₂₀₆₀ son los mismos que los de las zonas contemporáneas, y con el objetivo de realinear poblaciones de *P. hartwegii* a un clima al que actualmente están adaptadas, pero que debido al calentamiento global se espera su desplazamiento a 400 m de altitud más arriba, se recomienda:
 - a) Recolectar germoplasma en una zona contemporánea, producción de planta en vivero y plantarla a 400 m de altitud en promedio más arriba, lo que implica recolectar germoplasma de la zona 1 contemporánea y plantar en la zona 1 futura del año 2060; para la zona 2 contemporánea se debe repetir el proceso descrito para la zona 1.

Cabe mencionar que si las zonas climáticas fijas contemporáneas se desplazaran altitudinalmente fuera de los límites altitudinales del cerro "El Papayo", aún existe la posibilidad de que en el futuro existan condiciones de temperatura adecuadas en el área para las poblaciones de *P. hartwegii* que actualmente se desarrollan a altitudes menores a las consideradas en el transecto altitudinal utilizado en este estudio, y para las cuales podrían transponerse los límites altitudinales o de zona climática aquí delimitados.

DISCUSIÓN

Variables morfológicas

El *largo promedio de semilla* (4.9 mm) encontrado para *P. hartwegii* en este estudio es similar al reportado por Iglesias *et al.*, (2012) y Niembro-Rocas (1992) de 4.9 mm y valores entre 3.4 a 5.4 mm respectivamente. En cuanto al *ancho promedio de semilla* (3.5 mm), éste fue similar al

reportado por Iglesias *et al.*, (2012) de 3.4 mm. Asimismo, estuvo dentro del rango de valores reportado por Niembro-Rocas (1992) de 2 mm a 3.7 mm.

La *longitud promedio del cono* (8.59 cm) fue similar al mostrado por Iglesias *et al.*, (2012) de 7.82 ± 1.1 cm. Asimismo, estuvo dentro del rango de valores descrito por Iglesias-Andreu & Tivo-Fernández (2006) quienes reportaron valores entre 4.2 a 11.7 cm para esta característica. Por su parte, Farjon *et al.*, (1997) los situaron en el rango de 8 a 12 cm.

En cuanto a la *longitud promedio de la acícula más larga* (18.63 cm) fue ligeramente superior al descrito en Guízar-Nolazco (2014) quien indica valores entre 10 y 17 cm, y contrastado drásticamente por lo publicado por Iglesias-Andreu & Tivo-Fernández (2006) quienes indican valores medios para la especie, pero en poblaciones del Cofre de Perote en Veracruz, México de 8.4 ± 1.71 cm, aunque Farjon *et al.* (1997) indican valores de hasta 22 cm de longitud.

En cuanto a la variación morfológica de caracteres con posible valor adaptativo como los estudiados, se plantea que se debe a la plasticidad fenotípica o a la adaptación a diferentes condiciones ambientales o incluso a ambas, como se observó en un estudio realizado en México, relacionado con la variación del tamaño de las hojas para *Quercus rugosa* Nee (Uribe-Salas *et al.*, 2008). Al respecto, se considera que esto podría explicar la variación encontrada en el tamaño de las acículas en el presente estudio con respecto a otros publicados sobre esta especie.

Ahora bien, la diferenciación encontrada entre procedencias para el *largo de semilla* en *P. hartwegii*, también fue reportada por Iglesias *et al.*, (2012) entre las poblaciones del Cofre de Perote y Pico de Orizaba en el estado de Veracruz, México. Cabe decir, a diferencia de ellos en el presente estudio, no se encontraron diferencias significativas en las variables *longitud de acícula más larga* y *longitud de cono* ($p \leq 0.05$).

Germinación

La existencia de diferencias significativas en la *capacidad germinativa* entre las procedencias de *P. hartwegii* encontradas en este estudio también se han reportado en otras especies de coníferas. Al respecto Ortiz-Bibian *et al.* (2019) para *Abies religiosa*, en Michoacán, México, donde a lo largo de un gradiente altitudinal las procedencias del centro presentaron mayor capacidad germinativa y viabilidad; coincidiendo con este estudio para la *capacidad germinativa* (donde las procedencias de 3400 y 3500 msnm presentaron un 90% y 78% de germinación media respectivamente y una *velocidad de germinación* media de 13 y 13.25 días, respectivamente), siendo las procedencias situadas en los extremos del transecto las de menor porcentaje de germinación media. Estos autores también coinciden con el patrón de variación altitudinal encontrado para la capacidad de germinación, sugiriendo que se debe a las condiciones ambientales que prevalecen en los extremos altitudinales de distribución de la especie, como estrés por heladas (en la parte alta) y eventualmente sequía (en la parte baja).

Montero-Nava (2020) también reportó los valores más altos de germinación en *P. hartwegii* a una altitud de 3400 m (89%), para un transecto altitudinal en Puebla, indicando que los valores de capacidad germinativa disminuían a medida que aumentaba la altitud a partir de esta ubicación (55% a 4000 m), lo que también coincide con lo hallado en el presente estudio (tendencia de menor *capacidad germinativa* promedio).

Cabe mencionar que en el presente estudio se observó que las procedencias de los extremos altitudinales presentaban una menor densidad de árboles de la especie en estudio, lo que podría repercutir en el proceso de polinización, y, por lo tanto, en el desarrollo de las semillas, así como en el proceso de germinación, aunque esto debe tomarse con reserva ya que no se realizaron correlaciones con la densidad de árboles.

Zonificación altitudinal y climática

El patrón de variación altitudinal del *largo promedio de semilla*, indica la existencia de una tendencia (cuadrática) específicamente para el cerro "El Papayo". Según López-Ríos (2009) el óptimo ecológico existente para las especies forestales se sitúa en la parte media de la distribución altitudinal, por lo que hablando de temperatura los valores ecológicos máximos y mínimos se situarían en los extremos altitudinales inferior y superior, respectivamente.

En cuanto a la temperatura se considera que tiene una alta correlación negativa con la altitud, (Fig. 3).

Teniendo en cuenta que los factores ambientales pueden influir en el desarrollo de los individuos en función de la capacidad genética que poseen los taxones en los rangos de tolerancia, se podría inferir que la plasticidad fenotípica de *P. hartwegii* se expresa en este caso, influenciada por la variación de la temperatura a lo largo del gradiente altitudinal, un patrón que ha sido reportado para árboles (Thomas, S. C. 2011), y que posiblemente denote que existe una diferenciación genética entre las procedencias atribuida a la presión de selección ejercida por el mismo cline de temperatura a lo largo del gradiente altitudinal, aunque, no es el único aspecto que influye, ya que hay más factores además de la temperatura que podrían estar interviniendo. Sin embargo, esto último tendría que ser verificado con pruebas que incluyan rasgos cuantitativos con valor adaptativo como lo hicieron Loya-Rebollar *et al.* (2013), quienes determinaron diferencias genéticas entre poblaciones de *P. hartwegii* para diferentes rasgos como: alargamiento total, tasa de alargamiento, altura final de la plántula, diámetro basal, peso seco de acículas, ramas, tallo y peso seco total; mismos que se agruparon en un componente principal y reflejaron un patrón de variación (modelo cuadrático) a lo largo de un gradiente climático-altitudinal.

Asimismo, se reportó que la temperatura media anual, entre otros elementos a considerar, fue una variable climática que resultó significativa debido a que permite predecir los valores medios por población del primer componente principal antes mencionado, lo que coincide con lo encontrado en este trabajo, con un modelo cuadrático ($r^2 = 0.84$, $p = 0.0251$) para el *largo promedio de semilla* por procedencia frente a la temperatura media anual.

Thomas S.C. (2011) indica que las especies arbóreas comúnmente presentan cambios morfológicos y fisiológicos dramáticos cuando se distribuyen a lo largo de gradientes altitudinales, siendo la disminución de la temperatura y su relación con el aumento de altitud el factor que posiblemente más impacta directamente a los procesos fisiológicos de las plantas, ya que con el aumento de altitud se ha encontrado un importante incremento en valores de la fotosíntesis saturada de luz, la conductancia estomática, el nitrógeno foliar, así como la masa foliar por área, y comúnmente el tamaño de las hojas disminuye.

Estos clines climáticos-altitudinales significativos han sido reportados para diferentes especies de coníferas en atributos morfológicos y rasgos cuantitativos, tales como *Pinus devoniana* en Michoacán (Castellanos-Acuña *et al.*, 2013; Sáenz-Romero *et al.*, 2012), *Abies religiosa* (Castellanos-Acuña *et al.*, 2014; Ortiz-Bibian *et al.*, 2017, 2019), *P. patula* en Oaxaca (Viveros-Viveros *et al.*, 2013) y en Veracruz (Aparicio-Rentería *et al.*, 2020).

En este sentido, el rango de altitud y temperatura media anual correspondiente a cada una de las dos zonas delimitadas en este estudio coincidió con el determinado por Loya-Rebollar *et al.* (2013) para la misma especie, y fue el mismo que se especificó por Ruiz-Talonia *et al.* (2014) en *P. patula*, para la altitud. En ambos casos, las zonificaciones se basaron en la diferenciación genética de rasgos cuantitativos, lo cual es similar a lo planteado por Castellanos-Acuña *et al.*, (2014) para *A. religiosa* (250 m).

Lineamientos para movimiento de germoplasma

Una premisa aceptada por la comunidad de investigadores forestales es que la adaptación de las poblaciones arbóreas a ambientes heterogéneos (tanto en el espacio como en el tiempo) depende

de la variación genética que éstas posean, así como de la capacidad que tienen para modificar el fenotipo (a nivel individual) en relación con el ambiente (Chambel *et al.*, 2005). En ese sentido, se considera que cuando el material de propagación disminuye su capacidad de adaptación al enfrentar determinadas condiciones desfavorables presentes en los lugares de plantación, se da una alta mortalidad antes de que los individuos alcancen la edad reproductiva; así como un crecimiento reducido y un descenso en la producción de semillas, e incluso la pérdida de competitividad entre individuos (Thomas *et al.*, 2014).

Bajo el supuesto de que las poblaciones naturales de árboles ocupan su espacio de distribución actual porque están adaptadas a las condiciones ambientales del mismo, como resultado de un largo proceso evolutivo, entonces las directrices sobre el movimiento de germoplasma, sin considerar el cambio climático dentro de la misma zona fija o considerando las zonas de puntos focales, son opciones que se ajustarían al supuesto, ya que se consideran las zonas que proporcionan a las poblaciones arbóreas las condiciones a las que están adaptadas. En consecuencia, el establecimiento de individuos bien adaptados en actividades de reforestación o restauración es más probable que ocurra con más éxito en cada zona, por lo que su uso puede ser una herramienta útil en la gestión forestal.

Por otro lado, no se pueden ignorar los efectos inminentes y potencialmente desastrosos del cambio climático sobre las poblaciones de árboles. En ese sentido, se ha previsto un aumento del fenómeno de la sequía, que afecta el funcionamiento fisiológico de los árboles y por consiguiente los debilita (Del-Val & Sáenz-Romero, 2017; Gómez-Pineda *et al.*, 2022). En el mismo sentido, el aumento proyectado de temperatura media anual promedio para la zona de estudio fue de 2.3 °C (año 2060), lo que puede en un futuro, dificultar los procesos de establecimiento y crecimiento de las plantas, ya que de acuerdo con E. Thomas *et al.* (2014), la presión de selección aumenta cuando el clima es más inhóspito.

La estimación mundial del aumento de la temperatura y su relación con la desviación del lugar de distribución de las poblaciones de varias especies arbóreas ha generado incertidumbre sobre su adaptación a temperaturas más cálidas (Hammond *et al.*, 2022). En México, las coníferas no están exentas de esta situación, en ese sentido, Gómez-Pineda *et al.* (2020) reportaron que para finales de siglo (año 2090) especies como *P. oocarpa* sufrirán una reducción de su hábitat climático propicio de 67%, *P. devoniana* de 58%, *Abies religiosa* de 88%, *P. hartwegii* de 87% con respecto a su área de distribución actual (año 1961-1990) a nivel nacional. Así, para *P. hartwegii* se prevé que para el año 2060 su clima favorable desaparecerá en varias de las montañas donde se distribuye actualmente, y éste aparecerá en montañas que superan los 4300 msnm, como el Nevado de Colima, Nevado de Toluca, Popocatépetl, Iztaccíhuatl, Pico de Orizaba y el Cofre de Perote.

Otros autores como Manzanilla-Quiñones *et al.* (2019) reportaron proyecciones de incrementos de temperatura media anual para el Eje Neovolcánico Transversal para el periodo 2041-2060 de entre 0.7 °C y 1.5 °C, con pérdidas del bosque subalpino de *P. hartwegii* de entre 11.7% y 18.3% y, 1.1 °C y 2.1 °C con pérdidas de entre el 18.3% y el 26.9% respecto a su distribución actual, lo que sugiere que para el mismo periodo de tiempo la especie se vería obligada a ascender altitudinalmente entre 100-500 m, lo que coincide con los hallazgos de este estudio, con un desplazamiento de la especie de aproximadamente 400 m para que las poblaciones actuales se vuelvan a acoplar a las condiciones de temperatura a las que están adaptadas.

La migración natural de las poblaciones de algunas especies arbóreas a mayores alturas como posible efecto del cambio climático se ha dado por sentada en México, por ejemplo, para el oyamel (Romahn-Hernández *et al.*, 2020). En el caso de *P. hartwegii*, Alfaro-Ramírez *et al.* (2017) informan que no está claro si la especie podrá migrar altitudinalmente por encima de su límite altitudinal superior, debido a las condiciones ambientales adversas a las que está expuesta la especie en esas alturas.

Sin embargo, aunque las poblaciones pueden migrar altitudinalmente, las tasas de migración pueden ser superadas por las tasas de aumento de la temperatura (Peñuelas *et al.*, 2007), por lo que la migración asistida puede servir como una herramienta con el propósito de reacoplar las poblaciones con sus climas favorables que en el futuro aparezcan en altitudes mayores. Este tipo de acciones han sido probadas en lugares como Canadá (Marris, 2009) y han sido sugeridas en otros lugares para diferentes especies (Carbajal-Navarro *et al.*, 2019; Loya-Rebollar *et al.*, 2013); donde el uso de plantas nodrizas como las del género *Lupinus* en sitios de reforestación a mayor altitud podría ser una estrategia para ayudar al establecimiento de individuos procedentes de áreas fijas ubicadas a menor altitud (Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009).

CONCLUSIONES

En la Estación Forestal Experimental Zoquiapan, México, se observa una diferenciación fenotípica (rasgos con posible valor adaptativo) para el largo de semilla, que mostró diferencias entre las procedencias por su altitud dentro de esta población de *P. hartwegii* originadas a lo largo de su transecto natural de distribución altitudinal, donde las procedencias centrales difieren significativamente de las ubicadas en los extremos del transecto climático-altitudinal.

La presencia de un patrón de distribución clinal significativo en los atributos fenotípicos (*largo de semilla* y *capacidad germinativa*) de *P. hartwegii* con respecto al transecto climático-altitudinal en el cerro “El Papayo”, puede ser utilizado para la delimitación de zonas fijas para el aprovisionamiento y movimiento de germoplasma en actividades de reforestación local.

Se sugiere el uso de las zonas delimitadas con un ancho de 200 m altitudinales o de 1 °C, para actividades de recolección de germoplasma, sin considerar al cambio climático. También, se sugiere un movimiento altitudinal de 400 m hacia arriba de las fuentes de semilla, considerando el cambio climático proyectado al año 2060.

El aumento previsto de la temperatura media anual de 2.3 °C para la década centrada en el año 2060 en la zona de estudio, indica que las poblaciones de *P. hartwegii*, siempre y cuando exista el espacio y las condiciones del suelo lo permitan, necesitarán ayuda para migrar altitudinalmente hacia zonas más altas. Esto no significa necesariamente la desaparición de la especie en la zona, pero sí una mayor presión de selección para las poblaciones actuales que podrían: a) desarrollarse en condiciones menos favorables, con el costo que ello conlleva: menor crecimiento y mayor susceptibilidad al ataque de plagas y enfermedades, o b) la presión de selección eventualmente dejaría sólo a los individuos con la constitución genética adecuada para superar las nuevas condiciones.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Javier López Upton por su apoyo para realizar la prueba de germinación. Al Dr. Ángel Leyva Ovalle por las facilidades otorgadas para realizar el muestreo en la EFEZ y al Ing. Isaac Ramírez Barraza por la ayuda otorgada durante la estancia en la EFEZ.

LITERATURA CITADA

Alfaro-Ramírez, F. U.- Arredondo-Moreno, J. T., Pérez-Suárez, M., y Endara-Agramont, Á. R. (2017). *Pinus hartwegii* Lind. Treeline ecotone: structure and altitudinal limits al Nevado de Toluca, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 261-273.

- Aparicio-Rentería, A., Viveros-Viveros, H., Hernández-Villa, J., Sáenz-Romero, C., Ruiz-Montiel, C., y Pineda Posadas, J. A. (2020). Zonificación altitudinal de *Pinus patula* a partir de conos y semillas en la sierra de Huayacocotla, Veracruz, México. *Madera y bosques*, 26(2), 1-12.
- Carbajal-Navarro, A., Navarro-Miranda, E., Blanco-García, A., Cruzado-Vargas, A. L., Gómez-Pineda, E., Zamora-Sánchez, C., Pineda-García, O'Neill, G., Gómez-Romero, M., Linding-Cisneros, R., Johnsen, K. H., Lobit, P., Lopez-Toledo, L., Herrerías-Diego, Y., y Sáenz-Romero, C. (2019). Ecological restoration of *Abies religiosa* forest using nurse plants and assisted migration in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7(421), 1-16.
- Castellanos-Acuña, D., Linding-Cisneros, R. A., Silva-Farias, M. Á., y Sáenz-Romero, C. (2014). Zonificación altitudinal provisional de *Abies religiosa* en un área cercanaa la Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca, Michoacán. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, XX(2), 215-225.
- Chambel, M. R., Climent, J., Alia, R., y Valladares, F. (2005). Phenotypic plasticity. A useful framework for understanding adaptations in forest species. *Investigación Agraria*, 14(3), 334-344.
- Del-Val, E. & Sáenz-Romero, C. (2017). Insectos descortezadores (Coleoptera: Curculionidae) y cambio climático: problemática actual y perspectivas en los bosques templados. *TIP. Revista Especializada en Ciencias Químico Biológicas*, 20(2), 53-60.
- Erickson, V. J. & Adams, W. T. (1989). Mating success in a coastal Douglas fir seed orchard as affected by distance and floral phenology. *Can. J. For. Res.*, 19(10), 1248-1255.
- Farjon, A. P., Peréz de la Rosa, J. A., y Styles, B. T. (1997). Guía de campo de los pinos de México y América Central (Primera). *Continental Printing Belgica*.
- Gómez-Pineda, E., Sáenz-Romero, C., Ortega-Rodríguez, J. M., Blanco-García, A., Madrigal-Sánchez, X., Lindig-Cisneros, R., Lopez-Toledo, L., Pedraza-Santos, M. E., y Rehfeldt, G. E. (2020). Suitable climatic habitat changes for mexican conifers along altitudinal gradients under climatic change scenarios. *Acological Applications*, 30(2), 1-17.
- Gómez-Pineda, E., Hammond, W. M., Trejo-Ramírez, O., Gil-Fernández, M., Allen, C. D., Blanco-García, A., Sáenz-Romero, C. (2022). Drought years promote bark beetle outbreaks in Mexican forests of *Abies religiosa* and *Pinus pseudostrobus*. *Forest Ecology and Management*, 505, (119944), 1-11.
- Guizar-Nolazco, E. (2014). *Manual para identificación de botánica forestal mexicana (Primera)*. Universidad Autónoma Chapingo.
- Hammond, W. M., - Williams, A. P., Abatzoglou, J. T., Adams, H. D., Klein, T., López, R., Sáenz-Romero, C., Hartmann, H., Breshears, D. D., y Allen, C. D. (2022). Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for earth's forest. *Nature Communications*, 13(1761), 1-11.
- Iglesias, L. S., Solís-Ramos, L., y Viveros-Viveros, H. (2012). Variación morfométrica en dos poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* Lindl. del estado de Veracruz. *Revista Internacional de Botánica Experimental*, 81, 239-246.
- Iglesias-Andrea, L. G., y Tivo-Fernández, Y. (2006). Caracterización morfométrica de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Ra Ximhai*, 2(2), 449-468.
- López Ríos, G. F. (2009). *Ecofisiología de árboles (Segunda)*. Universidad Autónoma Chapingo.
- Loya-Rebollar, E. , Sáenz-Romero, C., Lindig-Cisneros, R. A., Lobit, P., Villegas-Moreno, J. A., y Sánchez-Vargas, N. M. (2013). Clinal Vriation in *Pinus hartwegii* populations and its application for adaptation to climate change. *Silvae genetica*, 62(3), 86-95.
- Manzanilla-Quiñones, U., Aguirre-Calderón, Ó. A., Jiménez-Pérez, J., Treviño-Garza, E. J., y Yerena-Yamallel, J. I. (2019). Distribución actual y futura del bosque subalpino de *Pinus hartwegii* Lindl en el Eje Neovolcánico Transversal. *Madera y Bosques*, 25(2), 1-16.
- Marris, E. (2009). Planting the forest of the future. *Nature*, 459, 906-908.

- Méndez-Toribio, M., Martínez-Garza, C., Ceccon, E., y Guariguata, M. R. (2018). la restauración de ecosistemas terrestres en México: estado actual, necesidades y oportunidades. *Center for International Forestry Research (CIFOR)*.
- Montero-Nava, R. M. (2020). *Diferenciación de los indicadores reproductivos, sobrevivencia y crecimiento de plántulas de Pinus hartwegii procedentes de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional La Malinche*. [Tesis de Maestría]. Tlaxcala: Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Niembro-Rocas, A. (1992). Variación dimensional y características morfológicas de semillas de 36 especies y variedades de pinos mexicanos. *La Ciencia y el Hombre*, 11, 107-143.
- Ortiz-Bibian, M. A., Blanco- García, A., Linding - Cisneros, R. A., Gómez-Romero, M., Castellanos-Acuña, D., Herrerías - Diego, Y., Sánchez-Vargas, N. M., y Sáenz-Romero, C. (2017). Genetic variation in *Abies religiosa* for quantitative traits and delineation of elevational and climatic zoning for maintaining monarch butterfly overwintering sites in Mexico, considering climatic change. *Silvae Genetica*, 66(1), 14-23.
- Ortiz-Bibian, M. A., - Castellanos-Acuña, D., Gómez-Romero, M., Lindig-Cisneros, R., Silva-Farías, M. Á., y Sáenz-Romero, C. (2019). Variación entre poblaciones de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham a lo largo de un gradiente altitudinal. I. Capacidad germinativa de la semilla. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 42(3), 301-308.
- Peñuelas J., Ogaya, R., Boada, M., y S. Jump, A. (2007). Migration, invation and decline: Changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecografy*, 30(6), 829-837.
- Pita-Villamil, J. M.-G. (1998). *Germinación de Semillas (1a. Ed.)*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- Ramírez-Contreras, A. y Rodríguez-Trejo, D. A. (2009). Plantas nodrizas en la reforestación con *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 15(1), 43-48.
- Romahn-Hernández, L. F. Rodríguez-Trejo, D. A., Villanueva-Morales, A., Monterroso-Rivas, A. I., y Pérez-Hernández, M. de J. (2020). Rango altitudinal: factor de vigor forestal y determinante en la regeneración natural del oyamel. En *Entreciencias: Diálogos en la sociedad del conocimiento* 8(22), 1-17.
- Ruiz-Talonia, L. F. Sánchez-Vargas, N. M., Bayuelo-Jiménez, J. S., Lara-Cabrera, S. I., & Sáenz-Romero, C. (2014). Altitudinal genetic variation among native *Pinus patula* provenances: performance in two locations, seed zone delineation and adaptation to climate change. *Silvae Genetica*, 63(4), 139-149.
- Sáenz-Romero, C. y Linding-Cisneros, R. (2004). Evaluación y propuestas para el programa de reforestación en Michoacán, México. *Ciencia Nicolaita*, 37(16), 107-122.
- Sáenz-Romero, C. Rehfeldt, G. E., Soto-Correa, J. C., Aguilar-Aguilar, S., Zamarripa-Morales, V., y y-Upton, J. (2012). Altitudinal genetic variation among *Pinus pseudostrobus* populations from Michoacán, México. Two location shadehouse test results. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 35(2), 111-120.
- Thomas, E. Jalonen, R., Loo, J., Boshier, D., Gallo, L., Cavers, S., Bordács, S., Smith, P., & Bozzano, M. (2014). Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. *Forest Ecology and Management*, 333, 66-75.
- Thomas, S. C. (2011). Genetic vs. Phenotypic responses of trees to altitude. *Tree Physiology*, 31, 1161-1163.
- Universidad Autónoma Chapingo, U. A. (2020). *Estación Forestal Experimental Zoquiapan*. Universidad Autónoma Chapingo.
- Uribe-Salas, D. Sáenz-Romero, C., González-Rodríguez, A., Téllez-Valdés, O., & Oyama, K. (2008). Foliar morphological variation in the white oak *Quercus rugosa* Née (Fagaceae) along a latitudinal gradient in Mexico: Potential implications for management and conservation. *Forest Ecology and Management*, 256(12), 2121-2126.
- Vargas Ríos, O. (2011). Restauración ecológica: biodiversidad y conservación . *Acta Biológica Colombiana*, 16, 221-246.

Recibido:
5/octubre/2022

Aceptado:
8/marzo/2023

- Viveros-Viveros, H., Camarillo-Luna, A. R., Sáenz-Romero, C., & Aparicio-Rentería, A. (2013). Variación altitudinal en caracteres morfológicos de *Pinus patula* en el estado de Oaxaca (México) y su uso en la zonificación. *Bosque*, 34(2), 11-12.
- Viveros-Viveros, H. S.- Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., Ramírez-Valverde, G., & Santacruz-Varela, A. (2009). Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: Height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology Management*, 257(3), 836-842.