

CONSECUENCIAS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA ECOFISIOLOGÍA VEGETAL DE UN BOSQUE TEMPLADO EN VERACRUZ*

CONSEQUENCES OF CLIMATE CHANGE ON THE PLANT ECOPHYSIOLOGY OF A TEMPERATE FOREST IN VERACRUZ

Víctor L. Barradas^{1§}, Luis Mario Tapia Vargas² y Juan Cervantes Pérez³

¹Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. ²Campo Experimental Uruapan. INIFAP. ³Centro de Ciencias de la Tierra y Facultad de Instrumentación Electrónica y Ciencias Atmosféricas. Universidad Veracruzana. Circuito exterior, Ciudad Universitaria. Distrito Federal, México. C. P. 04510. A. P. 70-275. [§]Autor para correspondencia: vbarrada@ecologia.unam.mx.

RESUMEN

El cambio climático global es un fenómeno en el que predomina mayormente la incertidumbre, debido a la complejidad y naturaleza controversial, por la no concordancia de las salidas de los diferentes modelos de cambio climático, generando con ello pronósticos muy confusos. Por consiguiente, el peligro que se enfrentan los seres vivos de nuestro planeta puede ser mayor del que se puede pensar. Paralelamente un cambio climático, no sólo involucra un cambio en la temperatura y la precipitación pluvial o las variables o índices de cambio climático que se relacionan con éstas, sino en todas las demás variables climáticas, ya que actúan en concierto. Por otro lado, el efecto del cambio climático en los organismos vivos se estudia a partir de modelos de distribución potencial de especies o de nicho que sólo toman en cuenta a los índices de cambio climático, que son complejos y poco precisos. Así, los resultados del efecto potencial del cambio climático sobre cualquier especie viviente, son mucho más controversiales e imprecisos, en los que prevalece solo la incertidumbre. En este estudio se presenta una abstracción de las posibles consecuencias que puede tener este fenómeno en la vegetación desde el punto de vista funcional. Para ello, se presentan algunos aspectos de un cambio climático en la región central del estado de Veracruz, México y su posible efecto en especies de pinos

ABSTRACT

Global climate change is a phenomenon in which uncertainty prevails, due to the complexity and controversial nature of the not-matching answers of different models of climate change, thereby, generating confusing forecasts. Therefore, the danger facing by our planet's living organisms could be greater than is thought. Similarly, climate change involves not only a change in temperature and precipitation or the variables or climate change indices that are related to these, but also in all climate variables; since they all act together. On the other hand, the effect of climate change on living organisms is studied using models of potential distribution of species or niche that only consider the rates of climate change which are complex and imprecise. Thus, the results of the potential effect of climate change on any living species are much more controversial and imprecise. This paper presents an abstraction of the possible consequences of this phenomenon in the vegetation, from a functional point of view. In order to perform this, some aspects of climate change in the central region of Veracruz, Mexico are presented and its possible effect on pine and oak species, using an ecophysiological model based on stomatal function and its dependence on microclimatic variables.

* Recibido: marzo de 2011
Aceptado: agosto de 2011

y encinos mediante un modelo ecofisiológico basado en la función estomática y su dependencia de las variables microclimáticas.

Palabras clave: conductancia estomática, ecofisiología vegetal, potencial hídrico, tendencias de precipitación.

INTRODUCCIÓN

Hay pocas regiones del planeta donde las condiciones ambientales son continuamente favorables, para todas las funciones fisiológicas de las plantas, lo frecuente es que a lo largo del año la variabilidad del clima sea evidente (Vázquez-Yanes, 1992). Las principales características de algunas regiones en los trópicos, es la restricción de la precipitación en algunos periodos del año, donde al menos 90% ocurre durante la estación lluviosa (Barradas *et al.*, 2004a). El crecimiento de las plantas en áreas de clima fuertemente estacional se confina a los períodos de condiciones favorables. En la mayor parte del país, las condiciones favorables ocurren durante los meses de verano, considerando que en áreas con pronunciada estación seca, el crecimiento es principalmente restringido al período de lluvias.

En un caso extremo, la adaptación de las plantas a diferentes altitudes es visto como una analogía de adaptación al clima (Hovenden y Brodribb, 2000), siendo de gran interés la influencia de la altitud en las variables ambientales, como la radiación fotosintéticamente activa, temperatura del aire, déficit de presión de vapor y precipitación pluvial; así como la influencia sobre la posibilidad de aclimatación y adaptación de las plantas a condiciones medioambientales particulares (Körner *et al.*, 1986; Friend *et al.*, 1989). Las pendientes altitudinales proporcionan la oportunidad de estudiar la fisiología como una respuesta de las plantas a las condiciones ambientales particulares (Cordell *et al.*, 1999); y con ello poder inferir si las plantas serán capaces de enfrentar un cambio climático local, regional o global.

No obstante, los modelos de cambio climático generan escenarios de dimensión global, aunque muchos de sus impactos se presenten a escala regional en combinación con modelos de mesoescala, además de presentar solo dos variables como la temperatura del aire y la precipitación pluvial, ya que no tienen la sensibilidad para generar las otras variables atmosféricas. Estas dos variables se

Key words: plant ecophysiology, precipitation trends, stomatal conductance, water potential.

INTRODUCTION

There are few regions of the world where the environmental conditions are continuously favorable for all physiological functions of plants; it is common that during the year, climate variability is evident (Vázquez-Yanes, 1992). One of the main features of some regions in the tropics is the restriction of precipitation at certain times of year, where at least 90% occurs during the rainy season (Barradas *et al.*, 2004a). The growth of plants in strongly seasonal climate areas is confined to periods of favorable conditions. In most parts of the country, favorable conditions occur during the summer months, whereas in areas with strong dry season, growth is restricted mainly to the rainy season.

In an extreme case, the adaptation of plants to different elevations is seen as an analogy for climate adaptation (Hovenden and Brodribb, 2000), being of great interest is the elevation influence on environmental variables such as photosynthetically active radiation, air temperature, vapor pressure deficit and rainfall; as well as the influence on the possibility of plants acclimation and adaptation to particular environmental conditions (Körner *et al.*, 1986; Friend *et al.*, 1989). Elevation slopes, provide the opportunity to study the physiology as a plant respond to a particular environmental conditions (Cordell *et al.*, 1999); and thereby infer whether the plants will be able to address local, regional or global climate change.

However, climate change models generate global dimension scenarios, although, many of its impacts are presented at regional level combined with meso-scale models, besides presenting only two variables such as air temperature and precipitation, as they do not have the sensitivity to generate other atmospheric variables. These two variables are in synergy with other elements of climate, such as solar radiation, air humidity, wind and evapotranspiration. I. e., when mentioning a climate change, it does not only refer to changes in precipitation and temperature, but also in all the other elements.

An increase or decrease of rainfall, involves a presumable decrease or increase in solar radiation through clouds, or an increase in air temperature leading to a higher saturation

encuentran en sinergia con otros elementos del clima como la radiación solar, la humedad del aire, el viento y la evapotranspiración. Es decir, al mencionar un cambio climático, éste no sólo se refiere que la precipitación y la temperatura cambien, sino también a todos los demás elementos.

Un aumento o disminución de la precipitación implica una probable disminución o aumento de la radiación solar vía nubosidad, o un aumento de la temperatura del aire induce una mayor saturación conteniendo una mayor cantidad de vapor de agua, con lo que se altera el déficit de presión de vapor, estableciéndose de esta manera una serie de retroalimentaciones que no son detectadas por los diferentes modelos de cambio climático.

Otras soluciones que se han dado para predecir una futura distribución de una especie o un conjunto de especies ante el cambio climático, son las del uso de modelos biológicos-ecológicos-climáticos, como el denominado genetic algorithm for rule-set production (GARP) y el Maximum Entropy Modeling MaxEnt. GARP, es un algoritmo que crea un modelo de nicho ecológico, para una especie que representa las condiciones ambientales donde dicha especie sería capaz de mantener su población.

GARP utiliza como entrada un conjunto de localidades (puntos), donde se sabe que la especie está presente y un grupo de coberturas geográficas que representan los factores ambientales que pueden potencialmente, limitar la capacidad de supervivencia de la especie (Stockwell, 1999; Stockwell y Peters, 1999). MaxEnt es un algoritmo que ha sido adaptado para la construcción de modelos de distribución potencial de organismos vivos (Phillips *et al.*, 2006), calculando la significancia estadística de una predicción, usando una prueba binomial de omisión dada por variables ambientales ordenadas, en función de un valor expresado en porcentaje.

Estos modelos son alimentados con futuros escenarios climáticos y generan la nueva distribución potencial de la especie de interés; no obstante, para especies animales, estos modelos pueden tener buen éxito, pero en las especies vegetales existen algunos factores que no son tomados en cuenta, como el síndrome de dispersión de las diferentes especies, el cual es muy importante para conocer la potencialidad de la especie para colonizar nuevas áreas.

containing a larger amount of water vapor, which alters the deficit vapor pressure, thus, establishing a series of feedbacks that are not detected by the different climate change models.

Other solutions for predicting the future distribution of a species or group of species against climate change are the use of biological-ecological-climate models, as the genetic algorithm for rule-set production (GARP) and the Maximum Entropy Modeling the MaxEnt. The GARP is an algorithm that creates ecological niche model for a species, which represents the environmental conditions where the species would be able to maintain its population.

GARP uses as input, a set of locations (points) where it is known that the species is present and a group of geographical coverage representing the environmental factors that could potentially limit the survival ability of the species (Stockwell, 1999; Stockwell and Peters, 1999). MaxEnt is an algorithm that has been adapted for the modeling of potential distribution of organisms (Phillips *et al.*, 2006), calculating the statistical significance of a prediction, using a binomial test of omission given by ordained environmental variables, depending of a value expressed in percentage.

These models are supplied with future climate scenarios and generate the new potential distribution of the interest species; however, these models can be successful for animal species, but in plants there are some factors that are not taken into account, as the dispersal syndrome of different species, which is very important for knowing the species potential to colonize new areas.

From the point of view of determining the vulnerability or fragility of the different ecosystems against climate change, it is required that models have a better spatial accuracy and to be capable of generating the variables mentioned above, which directly affect the plants. On the other hand, if the definition of functional groups is introduced, which is when a group of different species have a similar function; this provides an effective tool to analyze the diversity of ecophysiological responses in natural ecosystems (Lambers *et al.*, 1998). Also, indicator species are considered as functional groups, because it is unlikely that a species with wide distribution is limited by a single environmental factor in the entire range of its presence.

Desde el punto de vista de determinar la vulnerabilidad o la fragilidad de los diferentes ecosistemas ante el cambio climático, se requiere que los modelos tengan una mejor precisión espacial y generen aquellas variables, mencionadas anteriormente, que afectan directamente a las plantas. Por otro lado, si introducimos la definición de grupos funcionales, que es cuando un grupo de diferentes especies presentan una función semejante, ésta provee una herramienta efectiva para analizar la diversidad de respuestas ecofisiológicas en los ecosistemas naturales (Lambers *et al.*, 1998). Asimismo, también se consideran como grupos funcionales a las especies indicadoras, ya que es poco probable que una especie con amplia distribución sea limitada por un solo factor ambiental en todo el intervalo de presencia.

Sin embargo, mientras más pequeño y cercano sea el intervalo a las condiciones extremas para la vida, es más probable que un sólo factor climático determine los límites de distribución de las especies. De esta manera, ciertas especies pueden servir como especies indicadoras; pero debe considerarse que en las diferentes etapas del ciclo de vida, tanto de plantas como de animales, generalmente presentan diferentes tolerancias climáticas. Las mejores especies indicadoras climáticas son aquellas con amplias tolerancias edáficas (Heide-Jørgensen y Johnsen, 1998).

Una respuesta clave de las plantas al clima es el comportamiento estomático, ya que controla tanto la transpiración (estatus hídrico) como la asimilación de CO₂. Así, al determinar las respuestas estomáticas a los diferentes factores climáticos en conjunción con modelos que describan ese comportamiento, se es capaz de inferir los posibles efectos que pudiera tener un cambio climático involucrando todos los elementos cruciales para esta función.

Con esto se explora desde las respuestas fisiológicas que pueden tener las diferentes especies vegetales a las diferentes variables climáticas, hasta como las poblaciones pueden ser afectadas construyendo grupos funcionales resistentes o frágiles a estos cambios y se elucida sobre el posible efecto del cambio climático global. A manera de ejemplo, el objetivo de este trabajo es presentar el efecto que podría tener un cambio climático en una especie de encinos y otra de pinos de la región central montañosa del estado de Veracruz, México.

However, the smaller the interval and the closer to the extreme conditions for its life, the more likely that a single climatic factor would determine the limits of the species distribution. Thus, certain species may serve as indicator species; but it should be considered that at different stages of life, both, plants and animals generally show different climatic tolerances. The best climatic indicator species are those with large edaphic tolerances (Heide-Jørgensen and Johnsen, 1998).

The stomatal behavior is a key response of plants to climate, as it controls both, transpiration (water status) and CO₂ assimilation. Thus, when determining the stomatal response to different climatic factors in combination with models describing this behavior, the possible effects of climate change can be inferred, involving all the key elements for this function.

With this, from the physiological responses that may have different plant species to different climatic variables are explored, to how the populations can be affected by building resistant or fragile functional groups to these changes and the possible effect of global climate change is elucidated. As an example, the objective of this paper is to present the effect that climate change could have on an oak and pine species in the mountainous central region of Veracruz, Mexico.

MATERIALS AND METHODS

Climate change in the central mountain region of Veracruz

The region of the Great Mountains in Veracruz State is part of the mountain system where there is a contact zone between the eastern of Neovolcanic Ridge and the Sierra Madre Oriental. One of the main characteristics of this region is the topography, which is a characteristic of a pronounced elevation gradient, unique in the world, as in a distance of 100 km or less from the coast, there can be found elevations up to 5 500 m and from temperate and foggy forest communities to semi-arid and arid communities (Gómez-Pompa, 1978; Barradas, 1983; García-García and Montañez, 1991).

This region's climate is the result of a complex interaction of prevailing synoptic systems (tropical systems in summer and mid-latitude in winter by the displacement of the

MATERIALES Y MÉTODOS

El cambio climático en la región central montañosa del estado de Veracruz

La región de las Grandes Montañas en el Estado de Veracruz, es parte del sistema montañoso donde existe una zona de contacto entre la parte oriental del Eje Neovolcánico y la Sierra Madre Oriental. Una de las principales características de esta región es la topografía, característica de un gradiente altitudinal muy pronunciado único en el mundo, ya que en una distancia de 100 km ó menos de la costa se pueden encontrar altitudes de hasta 5 500 m y desde comunidades de bosques templados y de niebla hasta comunidades semiáridas y áridas (Gómez-Pompa, 1978; Barradas, 1983; García-García y Montañez, 1991).

El clima en esta región es el resultado de una interacción compleja de los sistemas sinópticos que predominan (sistemas tropicales en verano y de latitudes medias en invierno por el desplazamiento del anticiclón de Las Azores-Bermudas), de la topografía-orografía, de la interacción planta-atmósfera y de la gran cercanía al litoral del Golfo de México. La región también ha estado sujeta desde finales del siglo XIX a un cambio sistemático y extensivo de uso del suelo. Actualmente, estos cambios van desde un sistema forestal hasta un sistema de ganadería intensiva, pasando por los sistemas agrícolas extensivos (García-Romero *et al.*, 2010).

En la actualidad, se han realizado algunos estudios climáticos en esta región del estado de Veracruz, y se ha detectado un cambio climático donde la precipitación pluvial ha disminuido a barlovento pero ha aumentado a hacia el parteaguas (Altotonga, Veracruz, 1.1 mm año⁻¹) y a sotavento (Ciudad Serdán, Puebla, 0.4 mm año⁻¹; Tecamachalco, Puebla, 0.3 mm año⁻¹) del sistema montañoso; y muy similarmente la frecuencia de la niebla se ha visto disminuida en ciertos niveles (Coatepec, Perote, Las Minas, Los Pescados, Tembladeras y Teocelo, Veracruz) y aumentado (Altotonga, Atzalan, Huatusco, Jalacingo y Xalapa, Veracruz) en otros, donde es evidente que el nivel de condensación por ascenso ha aumentado de unos 200 a unos 400 m de altura (Barradas *et al.*, 2004a; Barradas *et al.*, 2010). Estos cambios, indudablemente tienen su efecto en otras variables climáticas como la radiación solar, la que se espera sea más intensa donde han disminuido tanto la precipitación como la frecuencia de las nieblas.

Azores-Bermudas anticyclone), topography-orography, plant-atmosphere interaction and great proximity to the coast of the Gulf of Mexico. The region has been subject since the late XIX century to a systematic and extensive change in land-use. Currently, these changes range from a forest system to intensive farming system, through extensive agricultural systems (García-Romero *et al.*, 2010).

Today, there have been performed some climate studies in this region of Veracruz and a climate change has been detected, where, rainfall has decreased to windward but has increased to watershed (Altotonga, Veracruz, 1.1 mm year⁻¹) and downwind (Serdan City, Puebla, 0.4 mm year⁻¹; Tecamachalco, Puebla, 0.3 mm year⁻¹) of the mountain system; and similarly, the frequency of fog has been diminished in some levels (Coatepec, Perote, Las Minas, Los Pescados, Tembladeras and Teocelo, Veracruz) and has increased (Altotonga, Atzalan, Huatusco Jalacingo and Xalapa, Veracruz) in others, where it is clear that the lifting condensation level has increased from about 200 to about 400 m height (Barradas *et al.*, 2004a; Barradas *et al.*, 2010). No doubt, these changes will have an effect on other climatic variables like solar radiation, which is expected to be most intense where both rainfall and the frequency of fog have decreased.

The method of envelope functions as an alternative of ecophysiological analysis related to climate

The effect that each climate variable has on the stomatal conductance (g_s), is determined from simple models that are referred as envelope functions. This method consists of selecting data of the probable upper limit of the function, represented by a cloud of points in each of the diagrams produced by plotting stomatal conductance as a function of any variable (edaphic and climate).

This method has three assumptions: 1) the envelope function represents the optimal stomatal response to the selected variable (photosynthetically active radiation), 2) the points below the selected function are the result of a change in any of the other vapor pressure deficit variables (VPD), air temperature (T_A) and 3) that there are not synergistic interactions (Jarvis, 1976; Fanjul and Barradas, 1985; Jones, 1992; Ramos-Vázquez and Barradas, 1998; Barradas *et al.*, 2004b).

Another recommended variable to add to this method is the g_s dependence of plant water status, known as water potential (Ψ), which is an ecophysiological variable that provides

El método de funciones envolventes como una alternativa de análisis ecofisiológico con relación al clima

El efecto que cada variable climática tiene sobre la conductancia estomática (g_s), se determina a partir de modelos sencillos que se denominan como funciones envolventes. Este método consiste en seleccionar los datos del probable límite superior de la función, representada por una nube de puntos en cada uno de los diagramas producidos al graficar la conductancia estomática como una función de cualquier variable (edáfica y climática).

Este método tiene tres supuestos: 1) que la función envolvente representa la respuesta óptima estomática a la variable seleccionada (radiación fotosintéticamente activa); 2) los puntos que se encuentran por debajo de la función seleccionada, son el resultado de un cambio en cualquiera de las otras variables déficit de presión de vapor (DPV), temperatura del aire, (T_A); y 3) que no existen interacciones sinérgicas (Jarvis, 1976; Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992; Ramos-Vázquez y Barradas, 1998; Barradas *et al.*, 2004b).

Otra variable que es recomendable añadir a este método es la dependencia de g_s del estatus hídrico de la planta, denominado como potencial hídrico (Ψ), variable ecofisiológica que proporciona mayor información tanto ambiental como fisiológica, que cuando se considera sólo la humedad del suelo. Las curvas utilizadas para cada variable ambiental que se ajustan a valores experimentales son de las siguientes formas (Figura 1).

Los valores envolventes de la conductancia estomática (g_s) en función de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) se ajustan a una función hiperbólica:

$$g_s = (aRFA/b + RFA) \quad (1)$$

Donde: a = valor asintótico de g_s ó g_{sMAX} ; b = sensibilidad de g_s a cambios en RFA.

La relación de g_s en función de la temperatura del aire (T_A), está dada por los valores envolventes que se ajustan a una ecuación cuadrática.

$$g_s = A + BT_A + CT_A^2 \quad (2)$$

Donde: A, B y C= constantes propias de la parábola, con la que es posible determinar la temperatura óptima a la que ocurre g_{sMAX} y las temperaturas cardinales (mínima y

more information both environmental and physiological, that when is only considered the soil moisture. The curves used for each environmental variable to fit experimental values have the following shapes (Figure 1).

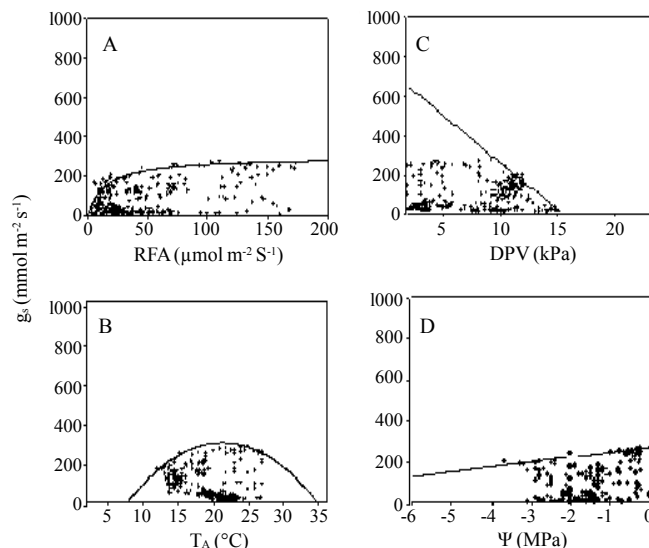


Figura 1. Diagramas de dispersión y función envolvente (línea continua) de la conductancia estomática (g_s) con relación a: A) radiación fotosintéticamente activa (RFA); B) temperatura del aire (T_A); C) déficit de presión de vapor (DPV); y D) potencial hídrico (Ψ) en *Quercus sartorii* en la época húmeda de la región central montañosa de Veracruz.

Figure 1. Scatterplots and envelope function (solid line) of stomatal conductance (g_s) regarding to: a) photosynthetically active radiation (PAR); b) air temperature (T_A); c) vapor pressure deficit (VPD); and D) water potential (Ψ) in *Quercus sartorii* in the wet season of the mountainous central region of Veracruz.

Envelope values of stomatal conductance (g_s) as a function of photosynthetically active radiation (PAR) are consistent with a hyperbolic function:

$$g_s = (aPAR/b + PAR) \quad (1)$$

Where: a = asymptotic value of g_s or g_{sMAX} ; b = g_s sensitivity to changes in PAR.

The relationship of g_s in terms of air temperature (T_A), is given by the envelope values that fit a quadratic equation.

$$g_s = A + BT_A + CT_A^2 \quad (2)$$

máxima) en las que la función estomática es nula. Mientras que la función de g_s en relación con el déficit de presión de vapor (DPV) genera una ecuación lineal simple.

$$g_s = a + bDPV \quad (3)$$

De manera similar la respuesta estomática al potencial hídrico también es una ecuación lineal simple:

$$g_s = \alpha + \beta \Psi \quad (4)$$

Donde: b y β = sensibilidad de g_s al DPV y a Ψ , respectivamente; a y α = corrimientos del cero.

Aplicación de las funciones envolventes en especies arbóreas de la región central montañosa del estado de Veracruz

Se realizó una serie de mediciones microambientales (RFA, T_A , HR, DPV) y ecofisiológicas (g_s , Ψ) en *Quercus sartorii* Liebm. y *Pinus patula* Schl. et Cham, en tres sitios de la región: Xaltepec, La Joya y Casa Blanca, en el área central montañosa del estado de Veracruz. Xaltepec se encuentra ubicada sobre las estribaciones orientales del Cofre de Perote (19° 35' latitud norte y 96° 56' longitud oeste) a 1 570 msnm; su clima es templado húmedo con una temperatura anual promedio de 18 °C y precipitación anual promedio de 1 509 mm.

La Joya se ubica en el municipio de Acajete (19° 36' latitud norte y 97° 01' longitud oeste) a 2 179 msnm; su clima es templado húmedo con una temperatura anual promedio de 16 °C y precipitación media anual de 1 000 mm. Casa Blanca se encuentra en 19° 38' latitud norte y 97° 08' longitud oeste y 2 462 msnm; con clima templado semi-húmedo, temperatura anual promedio de 12.4 °C y la precipitación media anual es 473.5 mm (García, 1964). Las mediciones se realizaron de abril 2005 a marzo 2008.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El efecto de la RFA en la conductancia estomática

De acuerdo con la ecuación 1, los valores de a ó $g_{s\text{MAX}}$ en *Quercus sartorii*, se mantuvieron bajos en la época húmeda (279.74; $r^2=0.88$) y en época seca (423.89; $r^2=0.63$) (Figura 1) en comparación con *Pinus patula*, que presentó valores bajos en la época húmeda (332.9; $r^2=0.71$) y en la época

Where: A, B and C= constants characteristic of the parable, with which it is possible to determine the optimum temperature at which $g_{s\text{MAX}}$ occurs and cardinal temperatures (minimum and maximum) in which stomatal function is zero. While the g_s function in relation to vapor pressure deficit (VPD) generates a simple linear equation.

$$g_s = a + bVPD \quad (3)$$

Similarly, the stomatal response to water potential is also a simple linear equation:

$$g_s = \alpha + \beta \Psi \quad (4)$$

Where: b and β = g_s sensitivity to the VPD and to Ψ , respectively; a and α = zero drift.

Application of the envelope functions in tree species of the mountainous central region of Veracruz

A series of micro-environmental measurements (PAR, T_A , HR, VPD) and ecophysiological (g_s , Ψ) was performed in *Quercus sartorii* Liebm. and *Pinus patula* Schl. et Cham, at three sites in the region: Xaltepec, La Joya and Casa Blanca in the central mountainous area of Veracruz State. Xaltepec is located on the eastern slopes of Cofre de Perote (19° 35' north latitude and 96° 56' west longitude) at 1 570 masl, the climate is temperate humid with an average annual temperature of 18 °C and average annual rainfall of 1 509 mm.

La Joya is located in the Acajete municipality (19° 36' north latitude and 97° 01' west longitude) at 2 179 masl, the climate is temperate humid with an average annual temperature of 16 °C and average annual rainfall of 1 000 mm. Casa Blanca is located at 19° 38' north latitude and 97° 08' west longitude and 2 462 masl, with semi-humid temperate climate, average annual temperature of 12.4 °C and average annual rainfall of 473.5 mm (García, 1964). The measurements were performed from April 2005 to March 2008.

RESULTS AND DISCUSSION

The effect of PAR in stomatal conductance

According to equation 1, the values of a or $g_{s\text{MAX}}$ in *Quercus sartorii*, remained low in the wet season (279.74; $r^2=0.88$) and in the dry season (423.89; $r^2=0.63$) (Figure 1) compared

seca (177.4; $r^2 = 0.79$). Mientras que los valores de b en *Quercus sartorii* fueron consistentemente más bajos en la época húmeda (8.35; $r^2=0.88$) en comparación con la época seca (25.00; $r^2=0.63$). El comportamiento en *Pinus patula* fue muy similar presentando valores de b bajos en la época húmeda (65.4; $r^2 = 0.71$) en comparación con la época seca (272.3; $r^2= 0.79$). Esto refleja una creciente sensibilidad de g_s a la RFA en ambas especies, de la época húmeda a la época seca (Cuadro 1).

with *Pinus patula*, which presented low values in the wet season (332.9; $r^2=0.71$) and in the dry season (177.4; $r^2=0.79$). While the values of b in *Quercus sartorii* were consistently lower in the wet season (8.35; $r^2=0.88$) compared to the dry season (25; $r^2=0.63$). The behavior of *Pinus patula* was very similar, with low values of b in the wet season (65.4; $r^2=0.71$) compared with the dry season (272.3; $r^2=0.79$). This reflects a growing sensitivity of the g_s to the PAR in both species, from the wet season to the dry season (Table 1).

Cuadro 1. Valores estimados de los parámetros a y b , valores asintótico y de sensibilidad de g_s a cambios en RFA, para *Quercus sartorii* y *Pinus patula* en las épocas húmeda y seca de la región central montañosa del estado de Veracruz.
Table 1. Estimated values of a and b parameters, asymptotic and g_s sensitivity values to changes in PAR, for *Quercus sartorii* and *Pinus patula* in the wet and dry seasons of the central mountain region of the Veracruz State.

Especies	Época húmeda			Época seca		
	a (mmol m ⁻² s ⁻¹)	b (mmol m ⁻² s ⁻¹)	r^2	a (mmol m ⁻² s ⁻¹)	b (mmol m ⁻² s ⁻¹)	r^2
<i>Q. sartorii</i>	279.74	8.35	0.88	223.89	25	0.63
<i>P. patula</i>	332.9	65.4	0.71	177.4	272.3	0.79

El efecto de T_A en la conductancia estomática

Las constantes de la ecuación 2 (A, B y C), fueron para *Quercus sartorii* de -448.34, 69.58 y -1.63 ($r^2=0.97$) en la época húmeda (Figura 1B) y de -923.86, 123.23 y -3.07 ($r^2=0.91$) en la época seca. Para *Pinus patula* los valores que se obtuvieron en la época húmeda fueron de -650.0, 225.5 y -7.2 ($r^2=0.79$) y en la época seca fueron de -950.31, 139.7 y -4.06 ($r^2=0.82$). Con el análisis de las curvas se determinaron las temperaturas óptimas (T_0), y las temperaturas cardinales (T_{MIN} y T_{MAX}), para la función de la g_s , en que los estomas tienden a cerrarse. Los estomas de *Quercus sartorii* fueron más sensibles a T_A en la época húmeda, aunque con una tendencia preferente (T_0) más alta en las dos épocas; mientras que en *Pinus patula* se refleja una T_0 preferente por las temperaturas bajas (Cuadro 2) en las dos épocas.

The effect of T_A in stomatal conductance

The constants of the equation 2 (A, B and C) were for *Quercus sartorii* of -448.34, 69.58 and -1.63 ($r^2=0.97$) in the wet season (Figure 1B) and of -923.86, 123.23 and -3.07 ($r^2=0.91$) in the dry season. For *Pinus patula* values obtained in the wet season were -650, 225.5 and -7.2 ($r^2=0.79$) and in the dry season were -950.31, 139.7 and -4.06 ($r^2=0.82$). Using the analysis of the curves, optimal temperatures (T_0) were determined, and also cardinal temperatures (T_{MIN} and T_{MAX}) for the g_s function, where the stomata tend to close. *Quercus sartorii* stomata were more sensitive to T_A in the wet season, but with a preferential tendency (T_0) higher in both periods; while *Pinus patula* reflects a preference T_0 for low temperatures (Table 2) in the two seasons.

Cuadro 2. Temperaturas óptima (T_0) y cardinales (T_{MIN} y T_{MAX}) de la función de g_s de *Quercus sartorii* y *Pinus patula* en la época húmeda y seca en la región central montañosa del estado de Veracruz.

Table 2. Optimum temperature (T_0) and cardinal (T_{MIN} and T_{MAX}) of the g_s function of *Quercus sartorii* and *Pinus patula* in the wet and dry season in the mountainous central region of Veracruz State.

Especies	Época húmeda			Época seca		
	T_{MIN} (°C)	T_{MAX} (°C)	T_0 (°C)	T_{MIN} (°C)	T_{MAX} (°C)	T_0 (°C)
<i>Q. sartorii</i>	12	27	23	14.2	30.2	22.2
<i>P. patula</i>	12	25.8	21	12.4	29.6	16

El efecto del DPV en la conductancia estomática

En la época húmeda se registraron valores bajos de DPV en ambas especies y valores altos en la época seca. En *Quercus sartorii* la conductancia estomática decreció linealmente al aumentar el DPV en la época húmeda ($b=733.53$ y $a=-47.64$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2=0.95$) (Figura 1B) y se mantiene la tendencia en la época seca ($b=785.56$ y $a=-39.19$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2=0.97$) mostrando un ligero aumento en la g_s al aumentar el DPV. En *Pinus patula* el comportamiento fue diferente, presentando valores de g_s altos en la época húmeda ($b=2235.66$ y $a=-165.2$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2=0.95$) y bajos en la época seca ($b=807.07$ y $a=-96.3$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2=0.87$) siendo esta especie más sensible a los cambios de DPV que *Q. sartorii*.

Efecto de Ψ en la conductancia estomática

Una relación lineal (ecuación 4) describió el efecto de Ψ sobre g_s , siendo la pendiente la sensibilidad de los estomas a los cambios de Ψ . El efecto de Ψ sobre g_s en *Quercus sartorii* no fue tan evidente en la época húmeda ($\beta=24$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, $r^2=0.94$) como en la época seca ($\beta=77$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, $r^2=0.98$), mostrando una correlación positiva consistente con el Ψ , donde los estomas tienden a abrirse al aumento de Ψ . Los estomas de *P. patula* en la época húmeda, mostraron una mayor sensibilidad ($\beta=217$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, $r^2=0.88$) a los cambios de Ψ ; sin embargo, en la época seca ($\beta=87$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, $r^2=0.91$) los estomas fueron menos sensibles que en la época húmeda (Figura 1).

Algunas implicaciones del cambio climático global en las especies estudiadas

Con el desarrollo de los modelos presentados, se pueden inferir los efectos de un posible cambio climático en la fisiología de estas especies y por tanto en su distribución. *P. patula* es una especie que podría desaparecer debido a su intervalo óptimo térmico restringido, que probablemente no le permitirá sobrevivir donde actualmente se encuentra; no obstante, esta especie podría acceder a sitios más favorables en altitudes superiores donde la temperatura fuera más adecuada para su desarrollo, pero esta migración depende principalmente del síndrome de dispersión de las semillas, en cuanto que algún vector fuera capaz de transportarlas a altitudes superiores a los sitios en los que actualmente se encuentra.

The effect of VPD on stomatal conductance

In the wet season there were low values of VPD in both species and high values in the dry season. In *Quercus sartorii* stomatal conductance decreased linearly when increasing VPD in the wet season ($b=733.53$ and $a=-47.64$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2=0.95$) (Figure 1B) and it keeps the same trend in the dry season ($b=785.56$ and $a=-39.19$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2=0.97$) showing a slight increase in the g_s with increased VPD. *Pinus patula* showed different behavior, with high g_s values in the wet season ($b=2235.66$ and $a=-165.2$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2=0.95$) and low in the dry season ($b=807.07$ and $a=-96.3$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$, $r^2=0.87$) this species was most sensitive to changes in VPD than *Q. sartorii*.

Effect of Ψ in stomatal conductance

A linear relationship (equation 4) described the effect of Ψ on g_s , the slope represented the stomatal sensitivity to changes in Ψ . The effect of Ψ on g_s in *Quercus sartorii* was not so evident in the wet season ($\beta=24$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, $r^2=0.94$) as it was in the dry season ($\beta=77$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, $r^2=0.98$), showing a consistent positive correlation with Ψ , where the stomata tend to open to the increase in Ψ . The stomata of *P. patula* in the wet season, showed a higher sensitivity ($\beta=217$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, $r^2=0.88$) to changes in Ψ ; but in the dry season ($\beta=87$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, $r^2=0.91$) stomata were less responsive than in the wet season (Figure 1).

Some implications of global climate change in the studied species

With the development of the presented models, the effects of possible climate change in the physiology of these species and therefore its distribution can be inferred. *P. patula* is a species that may disappear due to their restricted thermal optimum range, which probably will not let it survive where it is now; however, this species may have access to more favorable sites at higher elevation where the temperature is more suitable for its development; this migration will depend mainly on the seeds dispersion syndrome, if a vector will be capable of transporting them at elevations above the sites where it currently is.

Q. sartorii is a species associated with hot-humid climates, that may probably survive the increasing air temperature due to climate change; but this species does not tolerate

Q. sartorii es una especie asociada a climas cálido-húmedos, que probablemente pueda sobrevivir al aumentar la temperatura del aire como consecuencia de un cambio climático; sin embargo, esta especie no es tolerante a altas radiaciones, más bien es una especie de sombra (Figura 1A). Como se mencionó anteriormente, en esta región donde habita *Q. sartorii* se está incrementando la intensidad de la radiación solar al disminuir la frecuencia de nieblas y nubosidad (por la disminución de la precipitación pluvial y la menor probabilidad de formación de nieblas por el incremento de la temperatura), por esta razón esta especie también podría estar destinada a desaparecer.

En la Figura 2 se presenta la densidad relativa actual de las dos especies en estudio y de acuerdo con los registros obtenidos, se encontró que a lo largo del gradiente altitudinal en los sitios de Xaltepec (1 570 msnm), La Joya (2 179 msnm) y Casa Blanca (2 462 msnm), las poblaciones varían, registrando un mayor número de individuos en la parte baja y disminuyendo con la elevación. *Q. sartorii* presentó su mayor densidad en Xaltepec (16.8%) y al aumentar la altitud, el número de individuos fue disminuyendo con un 4.3% en La Joya y sin presencia alguna en Casa Blanca; similarmente, la población de *P. patula* disminuyó su densidad al aumentar la altitud: Xaltepec (8.9%), La Joya (29.3%), Casa Blanca (10.5%).

Esta distribución actual de las dos poblaciones de encino y pino, definitivamente cambiará frente a un cambio climático, disminuyendo en altitudes inferiores y aumentando, si existe un mecanismo de traslado (síndrome de dispersión) de las semillas, a altitudes superiores llevando consigo un cambio en la estructura y composición florística del bosque de pino encino en la región del estado de Veracruz.

CONCLUSIONES

Es evidente el efecto negativo del cambio climático en las poblaciones de las especies estudiadas del bosque templado en el área central montañosa del estado de Veracruz. Indudablemente la disminución de la precipitación y la formación de nieblas hablan de una aumento en la radiación solar, que afectará a todas aquellas especies como *Q. sartorii*, cambiando drásticamente el ecosistema actual. Por otro lado, el incremento de la temperatura del aire, afectará a todas aquellas especies que se encuentren en el mismo grupo funcional de *P. patula*.

high radiation, is rather a shadow species (Figure 1A). As mentioned above, in the region inhabited by *Q. sartorii* the intensity of solar radiation is increasing due to the reduction of fog and clouds frequency (by reduced rainfall and the lowest probability of fog formation by increasing the temperature), therefore this species may also be destined to disappear.

The Figure 2 shows the current relative density of the two studied species, and according to the obtained records, it was found, along the altitudinal gradient in Xaltepec (1570 masl), La Joya (2179 masl) and Casa Blanca (2462 masl) populations vary, recording a larger number of individuals in the low part and decreasing with elevation. *Q. sartorii* presented its highest density in Xaltepec (16.8%) and with increasing altitude, the number of individuals decreased with 4.3% in La Joya and without any presence in Casa Blanca; similarly, the population of *P. patula* decreased its density with increasing altitude: Xaltepec (8.9%), La Joya (29.3%) and Casa Blanca (10.5%).

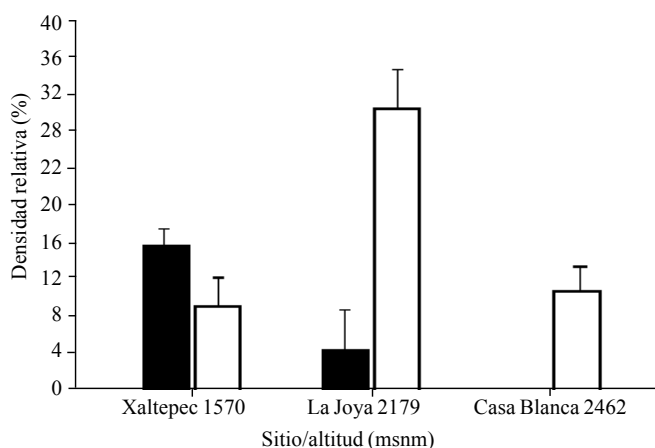


Figura 2. Densidad relativa de *Quercus sartorii* (■) y *Pinus patula* (□) a lo largo de un gradiente altitudinal en la región central montañosa del estado de Veracruz.
Figure 2. Relative density of *Quercus sartorii* (■) and *Pinus patula* (□) along an altitudinal gradient in the central mountain region of Veracruz.

The current distribution of two populations of oak and pine, definitely will change against climate change, decreasing at lower elevations and increasing, if there is a seed transfer mechanism (dispersion syndrome), to high elevations, carrying a change in the structure and floristic composition of pine-oak forest in the region of the Veracruz State.

El análisis de funciones envolventes a diferencia de los modelos GARP o MaxEnt, es un método sencillo y directo que permite determinar los posibles cambios en las poblaciones de las diferentes especies, ante un cambio climático en cualquier región de nuestro país e incluso del planeta.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo económico brindado por la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), mediante el proyecto SEMARNAT-2004-C01-332/A-1 "Modelación de los servicios ambientales hidrológicos, de captura de carbono y de biodiversidad en ecosistemas de la región central del estado de Veracruz".

LITERATURA CITADA

- Barradas, V. L. 1983. Capacidad de captación de agua a partir de la niebla en *Pinus montezumae* Lambert, de la región de las Grandes Montañas del Estado de Veracruz. *Biótica*. 8:427-431.
- Barradas, V. L.; Cervantes, P. J. y Puchet, A. C. 2004a. Evidencia de un cambio climático en la región de las grandes montañas del estado de Veracruz, México. *In*: García-Codrón, J. C.; Diego L. C.; Fernández, A. H. P.; Garmendia, P. C. y Rasilla, A. D. (eds.). *El clima entre el mar y la montaña*. Publicaciones de la Asociación Española de Climatología (AEC). Serie A. Núm. 4. Universidad de Cantabria, Santander, España. 213-219 pp.
- Barradas, V. L.; Ramos-Vázquez, A. y Orozco-Segovia, A. 2004b. Stomatal conductance in a tropical xerophilous shrubland at a lava substratum. *Int. J. Biometeorol.* 48:119-127.
- Barradas, V. L.; Cervantes-Pérez, J.; Ramos-Palacios, R.; Puchet-Anyul, C.; Vázquez-Rodríguez, P. and Granados-Ramírez, R. 2010. Meso-scale climate change in the central mountain region of Veracruz State, Mexico. *In*: Bruijnzeel, L. A.; Scatena, F. N. and Hamilton, L. S. (eds.). *Tropical Montane Cloud Forests*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 549-556 pp.

CONCLUSIONS

The negative effect of climate change on populations of the studied species of the temperate forest in the central mountainous area of Veracruz State is quite clear. Certainly, the decline in precipitation and fog formation talk about an increase in solar radiation that, will affect all those species such as *Q. sartorii*, dramatically changing the current ecosystem. On the other hand, the increase in air temperature will affect all species that are in the same functional group of *P. patula*.

The envelope function analysis, unlike GARP or MaxEnt models, is a straightforward method that allows to determining the possible changes in populations of different species against climate change in any region of our country and even the whole planet.

End of the English version



- Cordell, S.; Goldstein, G.; Meinzer, F. C. and Handley, L. L. 1999. Allocation of nitrogen and carbon in leaves of *Metrosideros polymorpha* regulates carboxylation capacity and $\delta^{13}\text{C}$ along an altitudinal gradient. *Functional Ecology*. 13:811-818.
- Fanjul, L. and Barradas, V. L. 1985. Stomatal behaviour of two heliophile understory species of a tropical deciduous forest in Mexico. *J. Appl. Ecol.* 22:943-954.
- Friend, A. D.; Woodward, F. I. and Switsur, V. R. 1989. Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and $\delta^{13}\text{C}$ along altitudinal gradients in Scotland. *Functional Ecology* 3:117-122.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. UNAM. Distrito Federal, México. 246 pp.
- García-García, F. y Montañez, R. A. 1991. Warm fog in eastern Mexico: a case study. *Atmósfera*. 4:53-64.
- Gómez-Pompa, A. 1978. *Ecología de la vegetación del estado de Veracruz*. CECOSA. México. 91 pp.
- García-Romero, A.; Montoya, R. Y.; Ibarra G. M. V. y Garza, M. G. G. 2010. Economía política en la evolución contemporánea de los usos del suelo y la deforestación en México: el caso del volcán Cofre de Perote. *Interciencia*. 35:321-328.

- Heide-Jørgensen, H. S. and Johnsen, I. 1998. Ecosystem vulnerability to climate change in Greenland and the Faroe islands. *Miljønyt* Núm. 33. Danish Environmental Protection Agency, Denmark. 266 pp.
- Hovenden, J. M. and Brodribb, T. 2000. Altitude of origin influences stomatal conductance and therefore maximum assimilation rate in southern Beech *Nothofagus cunninghamii*. *Aust. J. Plant Physiol.* 27:451-456.
- Jarvis, P. G. 1976. The interpretation of the variation in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B.* 273:593-610.
- Jones, H. G. 1992. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press. Cambridge. UK. 428 pp.
- Körner, Ch.; Bannister, P. and Mark, A. F. 1986. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant lifeforms in New Zealand. *Oecologia.* 69:577-588.
- Lambers, H.; Chapin III, F. S. and Pons, T. L. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer. NY, USA. 604 pp.
- Phillips, S. J.; Anderson, R. P. and Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.* 190:231-259.
- Ramos-Vázquez, A. y Barradas, V. L. 1998. El efecto del microambiente en la conductividad estomática de *Buddleia cordata* H. B. K., en la reserva del Pedregal de San Ángel. *Boletín de la Sociedad Botánica de México.* 62:63-71.
- Stockwell, D. R. B. 1999. Genetic algorithms II. *In*: Fielding, A. H. (ed.). *Machine learning methods for ecological applications*. Kluwer Academic Publishers. Boston, USA. 123-144 pp.
- Stockwell, D. R. B. and Peters, D. P. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. Geographic Information Systems.* 13:143-158.
- Vázquez-Yanes, C. 1992. La fisiología ecológica de plantas. *Ciencias.* 6:63-68.