

RESPUESTA FISIOLÓGICA DE *Taxodium mucronatum* Ten. A LOS INCREMENTOS ATMOSFÉRICOS DE CO₂ Y TEMPERATURA DEL ÚLTIMO SIGLO

PHYSIOLOGICAL RESPONSE OF *Taxodium mucronatum* Ten. TO THE INCREASES OF ATMOSPHERIC CO₂ AND TEMPERATURE IN THE LAST CENTURY

Arian Correa-Díaz¹, Armando Gómez-Guerrero^{1*}, José Villanueva-Díaz², Lucas C. R. Silva³, William R. Horwath⁴,
Luis U. Castruita-Esparza¹, Tomás Martínez-Trinidad¹, Javier Suárez-Espinoza¹

¹Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. Carretera México-Texcoco km 36.5, 56230. Montecillo, Estado de México, México. (agomezg@colpos.mx). ²Laboratorio de Dendrocronología, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. INIFAP. km 6.5 Margen Derecha del Canal Sacramento, 35140. Gómez Palacio, Durango, México. ³Environmental Studies Program, Department of Geography, Institute of Ecology and Evolution, University of Oregon. Columbia Hall 248, Eugene, OR 97403, USA. ⁴Biogeochemistry and Nutrient Cycling Lab. Department of Land Air and Water Resources. University of California, Davis. One Shields Avenue. Davis CA, 95616, USA.

RESUMEN

El incremento de CO₂ atmosférico puede influir en el crecimiento de la vegetación provocando cierre estomático, cambios en la eficiencia de uso de agua o un efecto de fertilización que lleva a mayor crecimiento. Sin embargo, la respuesta de la vegetación depende de las condiciones ambientales y de la fisiología de cada especie. El objetivo del presente estudio fue evaluar composición de isótopos de carbono y oxígeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$), discriminación neta de ¹³C ($\Delta^{13}\text{C}$), tasa de crecimiento en área basal (IAB) y eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE) de *Taxodium mucronatum* Ten. en los últimos 100 años en tres regiones del centro de México. Las hipótesis fueron: 1) la respuesta fisiológica de *T. mucronatum* Ten. a la variación climática es diferente entre regiones; 2) los cambios en la tasa de crecimiento en área basal y variables fisiológicas de ahuehuete sugieren efectos de fertilización en el último siglo. Las regiones estudiadas fueron: Estado de México (MEX), Querétaro (QRO) y Morelos (MOR) con precipitación de 600, 750 y 1038 mm. En cada sitio se muestrearon nueve árboles para construir una cronología común. En los anillos de crecimiento se analizó $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ para estimar la discriminación ($\Delta^{13}\text{C}$), concentración interna de CO₂ (C_i) y la iWUE en el último siglo. Los datos se analizaron como muestras repetidas en el tiempo con espaciado variable. La diferencia entre sitios se probó con un análisis multivariado de la varianza (MANOVA) y pruebas de contrastes. El $\delta^{13}\text{C}$ en la madera y C_i variaron con el régimen de humedad en MEX y MOR. En las últimas cinco décadas, $\delta^{18}\text{O}$ y la temperatura

ABSTRACT

The increase of atmospheric CO₂ can influence the growth of vegetation causing stomatal closure, changes in the water-use efficiency, or a fertilization effect that leads to greater growth. However, the response of vegetation depends on the environmental conditions and physiology of each species. The objective of this study was to evaluate the composition of carbon and oxygen isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$), the net discrimination of ¹³C ($\Delta^{13}\text{C}$), the growth rate in basal area (IAB) and the intrinsic water-use efficiency (iWUE) of *Taxodium mucronatum* Ten. (Montezuma baldcypress) over the last 100 years in three regions of central Mexico. The hypotheses were: 1) the physiological response of *T. mucronatum* Ten. to climatic variation is different among regions; 2) changes in the growth rate in basal area and physiological variables of the Montezuma baldcypress tree suggest that fertilization effects took place in the last century. The regions under study were: Estado de México (MEX), Querétaro (QRO), and Morelos (MOR), with 600, 750, and 1038 mm rainfall. Nine trees per site were sampled to build a common chronology. In the growth rings, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ were analyzed to estimate discrimination ($\Delta^{13}\text{C}$), internal CO₂ concentration (C_i), and iWUE in the last century. The data were analyzed as samples repeated over time with variable spacing. The difference between sites was tested with a multivariate analysis of variance (MANOVA) and contrasts tests. The $\delta^{13}\text{C}$ on wood and C_i varied according to the moisture regime in MEX and MOR. In the past five decades, $\delta^{18}\text{O}$ increased by 4 ‰ and the average annual temperature (AAT) increased from 1.2 to 1.4 °C. Since 1950, $\Delta^{13}\text{C}$ decreased by 1.1 ‰ and iWUE increased by 50 %. The increase in C_i , iWUE, and AAT was related to the IAB decrease in MEX site, and a slight IAB increase in QRO and MOR,

*Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: mayo, 2016. Aprobado: junio, 2017.

Publicado como ARTÍCULO en Agrociencia 52: 129-149. 2018.

media anual (TMA) aumentaron 4 ‰ y de 1.2 a 2.4 °C, respectivamente. Desde 1950, $\Delta^{13}\text{C}$ decreció en 1.1 ‰ y la iWUE aumentó 50 %. El incremento en Ca, iWUE y TMA se relacionó con la disminución de IAB en el sitio MEX, y aumento pequeño en IAB en QRO y MOR, lo que indica un efecto diferente de fertilización de CO_2 de acuerdo con el gradiente de humedad.

Palabras clave: ahuehuete, estrés hídrico, isótopos estables, cambio climático.

INTRODUCCIÓN

El incremento de CO_2 atmosférico (C_a) influye en las relaciones de energía de la atmósfera y la fisiología de las plantas (Saurer *et al.*, 2004; Huang *et al.*, 2007; Battipaglia *et al.*, 2013). El intercambio pasivo de gases entre la hoja y la atmósfera sugiere que el aumento de C_a puede reflejarse en el crecimiento mayor de la vegetación, pues el CO_2 es un insumo de la fotosíntesis (A) (Goetz *et al.*, 2011; Pieter y Scott, 2011). Sin embargo, el intercambio de gases entre la vegetación y la atmósfera es complejo y se requiere investigación detallada para explicar los efectos de incremento de C_a en el crecimiento arbóreo en condiciones ambientales diferentes y especies diversas (Silva *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2009; Roden *et al.*, 2011).

Los experimentos controlados indican que al aumentar C_a las plantas tienden a cerrar los estomas y reducir su conductancia estomática (g_s). Este efecto se traduce en un ahorro de agua, que puede conducir al aumento en la eficiencia de uso de agua (A/g_s), aunque esto no se refleja necesariamente en crecimiento mayor (Saurer *et al.*, 2004; Lammertsma *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2014). El movimiento de CO_2 , de la atmósfera a las hojas, involucra dos procesos de fraccionamiento isotópico; el primero debido al proceso de difusión a través de los estomas y el segundo por la carboxilación de la enzima RUBISCO. Así, el cierre parcial de estomas, causado por un incremento en C_a , también limita la fotosíntesis y modifica la composición de isótopos de carbono y oxígeno en la madera (Farquhar *et al.*, 1989; Mc Carroll y Loader, 2004). De acuerdo con las especies y las condiciones ambientales, el aumento de C_a puede influir de manera positiva o negativa en el crecimiento (Saurer *et al.*, 2004; Peñuelas *et al.*, 2011; Silva *et al.*, 2015).

indicating a different CO_2 fertilization effect depending on the moisture gradient.

Keywords: Montezuma baldcypress, hydric stress, stable isotopes, climate change.

INTRODUCTION

The increase of atmospheric CO_2 (C_a) influences on the energy relations of the atmosphere and the physiology of plants (Saurer *et al.*, 2004; Huang *et al.*, 2007; Battipaglia *et al.*, 2013). The passive gas exchange between the leaf and the atmosphere suggests that increased C_a can be reflected in increased growth of vegetation, because CO_2 is an element of photosynthesis (A) (Goetz *et al.*, 2011; Pieter and Scott, 2011). However, the gas exchange between the vegetation and the atmosphere is complex, and further research is required to explain the effects of increased C_a in tree growth in different environmental conditions and various species (Silva *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2009; Roden *et al.*, 2011).

Controlled experiments indicate that when C_a increases, plants tend to close their stomata and reduce their stomatal conductance (g_s). This effect results in water saving, which can increase water-use efficiency (A/g_s), although this is not necessarily reflected in higher growth (Saurer *et al.*, 2004; Lammertsma *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2014). The movement of CO_2 from the atmosphere to the leaves involves two isotopic fractionation processes: the first one as a result of the diffusion process through the stomata; and the second due to the carboxylation of RuBisCO enzyme. Partial stomatal closure, caused by an increase in C_a , also limits photosynthesis and modifies the isotope composition of carbon and oxygen in the wood (Farquhar *et al.*, 1989; Mc Carroll and Loader, 2004). According to the species and environmental conditions, the increase in C_a can have a positive or negative influence in growth (Saurer *et al.*, 2004; Peñuelas *et al.*, 2011; Silva *et al.*, 2015).

Carrying out direct studies of gas exchanges between forest species and the atmosphere in natural environments is difficult; therefore, researchers usually resort to stable isotopes techniques in combination with the analysis of tree-rings (Silva *et al.*, 2015; Dietrich *et al.*, 2016). The composition of stable

El estudio directo del intercambio de gases entre las especies forestales y la atmósfera en ambientes naturales es difícil, por lo que es común recurrir a técnicas de isótopos estables en combinación con el análisis de anillos de crecimiento (Silva *et al.*, 2015; Dietrich *et al.*, 2016). La composición de isótopos estables en anillos de crecimiento es una huella natural que sirve como un registro de información del estado hídrico y de la eficiencia de uso de agua en especies forestales que crecieron en décadas o siglos pasados (Mc Carroll y Loader, 2004; Barnard *et al.*, 2012; Gómez-Guerrero *et al.*, 2013).

Dado que el carbono y oxígeno son dos elementos integrados a la madera, el análisis de la composición de sus isótopos estables, paralelo con el estudio de los anillos de crecimiento, permite dilucidar los efectos de C_a sobre el crecimiento y estado hídrico histórico en especies forestales. Mientras que el ^{13}C en los anillos de crecimiento ayuda a identificar eventos pasados de estrés hídrico (sequías) y cambios netos de discriminación de ^{13}C de la atmósfera hacia la hoja, el ^{18}O está relacionado con el proceso de evapotranspiración y apertura estomática (Dawson *et al.*, 2002; Barnard *et al.*, 2012). En tanto que las series de anillos de crecimiento proveen información de periodos favorables o desfavorables durante el crecimiento de los árboles (Fritts, 1976; Cook y Holmes, 1984).

Por la independencia de ^{13}C y ^{18}O , con relación a procesos fisiológicos de las plantas, para reconstruir el desempeño fisiológico de los árboles, se ha recurrido a una estrategia dual de isótopos de ^{13}C , ^{18}O y el análisis de crecimiento del árbol (Barnard *et al.*, 2012; Roden y Farquhar, 2012). La eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE, sus siglas en inglés) estimada desde la composición de isótopos carbono en la madera, es un indicador fisiológico importante que permite entender como responden las especies forestales a los cambios de CO₂ atmosférico en décadas recientes (Peñuelas *et al.*, 2008; Peñuelas *et al.*, 2011).

En este estudio se empleó una técnica dual (^{13}C y ^{18}O) de isótopos estables en la madera en combinación con el análisis de los anillos de crecimiento, para investigar la respuesta fisiológica del ahuehuete (*Taxodium mucronatum* Ten.) ante el aumento de CO₂ atmosférico. Hay estudios en bosques boreales, templados y tropicales, pero las comunidades arbóreas de ambientes riparios como el ahuehuete no se

isotopes in tree-rings is a natural footprint that serves as a record of the water status and the water-use efficiency in the forest species of previous decades or centuries (Mc Carroll and Loader, 2004; Barnard *et al.*, 2012; Gómez-Guerrero *et al.*, 2013).

Given that carbon and oxygen are integrated into the wood, the analysis of the composition of their stable isotopes —along with the study of tree-rings— explains the effects of C_a on the growth and historic water status in forest species. While ^{13}C in growth rings helps to identify past events of hydric stress (droughts) and net changes of ^{13}C discrimination from the atmosphere to the leaf, ^{18}O is related with the evapotranspiration and stomatal opening process (Dawson *et al.*, 2002; Barnard *et al.*, 2012). Meanwhile, the series of tree-rings provide information of favorable or unfavorable periods during the tree growth (Fritts, 1976; Cook and Holmes, 1984).

Because ^{13}C and ^{18}O are independent from the physiological processes of plants, a dual strategy of ^{13}C , ^{18}O isotopes, and an analysis of tree growth (Barnard *et al.*, 2012; Roden and Farquhar, 2012) has been used to rebuild the physiological performance of the trees. The intrinsic water-use efficiency (iWUE), estimated from the carbon isotope composition of wood, is an important physiological indicator that explains how forest species respond to the changes on atmospheric CO₂ in recent decades (Peñuelas *et al.*, 2008; Peñuelas *et al.*, 2011).

In this study, a dual technique (^{13}C and ^{18}O) of stable isotopes in wood was used in combination with the analysis of tree-rings; the objective was to research the physiological response of montezuma baldcypress (*Taxodium mucronatum* Ten.) in view of the increase of atmospheric CO₂. Boreal, temperate, and tropical forests have been studied, but the arboreal communities of riparian zones —such as the Montezuma baldcypress— have not been researched. The Montezuma baldcypress species is sensitive to the amount of rainfall and the quality of water, and is associated with permanent or semi-permanent water reservoirs (Suzán-Azpíri *et al.*, 2007; Villanueva *et al.*, 2010). The objective of this study was to evaluate the isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$), the net discrimination against ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$), the growth rate in basal area, and the iWUE of *T. mucronatum* Ten. in the last 100 years, in three regions of central Mexico

han investigado. El ahuehuete es una especie sensible a la cantidad de precipitación y a la calidad del agua, y se asocia a reservorios permanentes o semipermanentes de agua (Suzán-Azpíri *et al.*, 2007; Villanueva *et al.*, 2010). El objetivo del presente estudio fue evaluar la composición de isótopos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$), la discriminación neta de ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$), la tasa de crecimiento en área basal y eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE) de *T. mucronatum* Ten. en los últimos 100 años, en tres regiones del centro de México con un gradiente de precipitación. Dada la sensibilidad del ahuehuete a la humedad, las variables fisiológicas mencionadas se analizaron con relación a periodos históricos secos y húmedos extremos en el siglo XX. Los periodos extremos se identificaron con métodos dendrocronológicos.

Las hipótesis fueron: 1) la respuesta fisiológica de *T. mucronatum* Ten. a la variación climática es diferente entre regiones; 2) los cambios en la tasa de crecimiento en área basal y variables fisiológicas de ahuehuete sugieren efectos de fertilización en el siglo XX.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

Los tres sitios de estudio se localizan en la región central de México, en poblaciones naturales de *T. mucronatum* Ten., en el Estado de México (MEX) y los estados de Querétaro (QRO) y Morelos (MOR); entre 18° 43' 8.4" a 20° 33' 00" N y 98° 44' 06" a 100° 05' 38.4" O (Figura 1). El régimen de humedad de los sitios MEX y QRO es ústico y en MOR údico. El régimen térmico de MEX es térmico y el de QRO y MOR isotérmico (Cuadro 1 y Figura 1).

Muestreo y fechado dendrocronológico

Nueve árboles se muestrearon por sitio, procurando una sección transversal del tronco en forma circular. De cada árbol se tomaron tres núcleos de madera distribuidos alrededor del tronco del árbol, a una altura de 1.3 m desde el nivel del suelo, con un taladro de Pressler marca HAGLÖF, modelo BS009 de 12 mm de diámetro interno. Las muestras de madera se secaron a temperatura ambiente y se lijaron con diversos grados de lija, para mejorar el contraste de los anillos de crecimiento. El ancho de anillo total se midió con un sistema VELMEX de precisión 0.001 mm (Robinson y Evans, 1980). El fechado se realizó con técnicas dendrocronológicas estándar (Stokes y Smiley, 1968).

with a rainfall gradient. Given the studied species' sensitivity to humidity, these physiological variables were analyzed in relation to historically extreme dry and wet periods in the twentieth century. Extreme periods were identified with dendrochronological methods.

The hypotheses were: 1) the physiological response of *T. mucronatum* Ten. to climatic variation is different among regions under study; 2) changes in the growth rate in basal area and the physiological variables of montezuma baldcypress suggest fertilization effects in the twentieth century.

MATERIALS AND METHODS

Study Sites

The three study sites are located in the central Mexico, in natural *T. mucronatum* Ten. populations, located in Estado de México (MEX), Querétaro (QRO), and Morelos (MOR); between 18° 43' 8.4" and 20° 33' 00" N, and 98° 44' 06" and 100° 05' 38.4" W (Figure 1). The moisture regime is ustic in MEX and QRO and udic in MOR. The soil temperature regime of MEX is thermal and the regime of QRO and MOR is isothermal (Table 1 and Figure 1).

Sampling and dendrochronological dating

Nine trees per site were sampled, using circular cross-section trunks as possible. Three increment cores were taken from several points around the trunk, at a height of 1.3 m above the ground level, with a 12-mm internal diameter Pressler increment core (HAGLÖF, model BS009). The wood samples were dried at room temperature and sanded with different grades of sandpaper, in order to improve the contrast of the growth rings. The total ring width was measured with a 0.001-mm precision VELMEX system (Robinson and Evans, 1980). The dating was done with standard dendrochronological techniques (Stokes and Smiley, 1968). The quality of the dating was verified with the COFECHA program (Holmes, 1983).

Estimation of the growth in basal area

The basal area increment (IAB) was estimated from the measurements of the ring width, assuming regular concentric rings. The following formula was used:

$$\text{IAB} = \pi(R_n^2 - R_{n-1}^2) \quad (1)$$

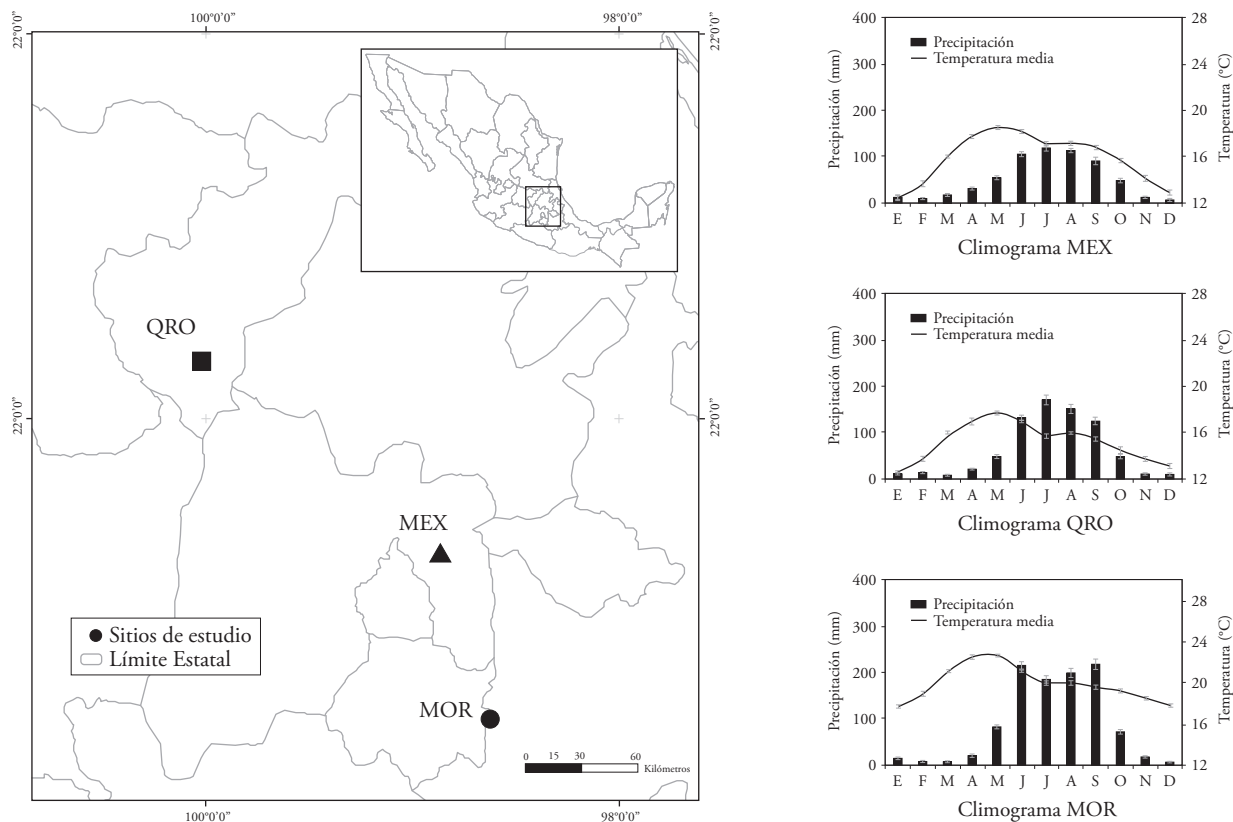


Figura 1. Sitios de estudio y climogramas. Estado de México (MEX), Querétaro (QRO) y Morelos (MOR). Los climogramas se elaboraron con la información de la base de datos ERIC III Versión 3.2 (Extractor Rápido de Información Climática) (IMTA, 2013) considerando de tres a cinco estaciones meteorológicas cercanas.

Figure 1. Study sites and climographs. Estado de México (MEX), Querétaro (QRO) and Morelos (MOR). The climographs were elaborated based on the information included in the ERIC III database Version 3.2 (Rapid Extractor of Climatic Information) (IMTA, 2013), taking into consideration 3-5 nearby meteorological stations.

Cuadro 1. Información de los sitios de estudio.

Table 1. Information about the study sites.

Variable	Sitio		
	MEX	QRO	MOR
T. máx.(°C)	24.7	22.9	27.5
T. med. (°C)	16.0	15.0	20.0
T. min. (°C)	7.0	7.5	12.5
Precipitación (mm)	600.0	750.0	1038.0
Altitud (msnm)	2330.0	1950.0	1400.0
Tipo de suelo	Vertisol	Vertisol	Feozem
Clima	Templado Subhúmedo	Templado Subhúmedo	Cálido Subhúmedo
Fuente de agua	Manto freático	Corriente semipermanente	Corriente semipermanente

La calidad del fechado se verificó con el programa COFECHA (Holmes, 1983).

Estimación del incremento en área basal

El incremento en área basal (IAB) se estimó a partir de las mediciones de anchura de anillo, asumiendo anillos concéntricos regulares y con la siguiente fórmula:

$$IAB = \pi(R_n^2 - R_{n-1}^2) \quad (1)$$

donde R es el radio y n el año de formación del anillo. La ventaja del IAB para representar el crecimiento del árbol es que a diferencia del ancho de anillo permanece estable por más tiempo durante el desarrollo del árbol y permite una interpretación directa de la tasa de crecimiento, expresadas como área en cm^2 año⁻¹ (Poage y Tappeiner, 2002). La tendencia del IAB a través de tiempo se estimó con polinomios de orden cinco y con el modelo exponencial.

Identificación de eventos extremos de humedad (periodos secos y húmedos)

Las tendencias geométricas y biológicas no relacionadas con el clima (competencia, supresión y liberación) se removieron con el programa ARSTAN (Cook y Holmes, 1984), lo que permitió generar una serie de crecimiento anual estandarizada en cada población. Para resaltar eventos extremos de baja frecuencia (periodos secos y húmedos), se insertó una línea flexible suavizada (spline) en cada serie de índice de ancho de anillo (IAA) (Fritts, 1976; Cook y Peters, 1981). Después, los periodos secos y húmedos detectados en las series de crecimiento de *T. mucronatum* Ten. se cotejaron con otras series dendroclimáticas desarrolladas en México para corroborar respuestas en común a eventos climáticos extremos a nivel regional (Fritts, 1991; Stahle *et al.*, 2009; Cook *et al.*, 2010).

Análisis de isótopos en madera

De los nueve árboles muestreados en campo se seleccionaron los tres más representativos por sitio de acuerdo con su significancia en la cronología y para cada árbol y cada periodo extremo (seco y húmedo) identificado se obtuvo una muestra de aserrín. Se tomaron muestras por periodos de seis años para recolectar suficiente muestra y realizar el análisis de isótopos. Cuatro periodos secos fueron analizados: I: 1895-1900, III: 1947-1952, VI: 1996-2001 y VII: 2007-2012; y tres periodos húmedos: II: 1910-1915, IV: 1965-1970 y V: 1988-1993. Las muestras de aserrín de cada periodo se pesaron en una microbalanza (Sartorius, 0.01 mg) y se

where R is the radius and n , the year in which the ring was formed. IAB is a better representation of the tree growth, because (unlike ring width) it remains stable for a longer period, during the development of the tree and it enables a direct interpretation of the growth rate, expressed as area in $\text{cm}^2 \text{ year}^{-1}$ (Poage and Tappeiner, 2002). The IAB trend through time was estimated using polynomials of order five and the exponential model.

Identification of extreme humidity events (dry and wet periods)

Geometric and biological trends not related to the climate (competition, suppression, and release) were removed with the ARSTAN program (Cook and Holmes, 1984), which generated a series of standardized annual growth in each population. To highlight low frequency extreme events (dry and wet periods), a spline was inserted in each series of ring width indexes (RWI) (Fritts, 1976; Cook and Peters, 1981). Afterwards, dry and wet periods detected in growth series of *T. mucronatum* Ten. were compared with other dendroclimatic series developed in Mexico, in order to corroborate common responses to extreme climatic events at the regional level (Fritts, 1991; Stahle *et al.*, 2009; Cook *et al.*, 2010).

Analysis of isotopes in wood

The three most representative trees of each site—according to their chronological significance—were selected out of the nine trees sampled in the field. A sawdust sample was obtained from each tree and from each identified extreme period (dry and wet). Samples were taken during six-year periods, in order to collect enough sample material and perform the isotope analysis. Four dry periods were analyzed: I: 1895-1900, III: 1947-1952, VI: 1996-2001, and VII: 2007-2012; likewise, three wet periods were analyzed: II: 1910-1915, IV: 1965-1970, and V: 1988-1993. The sawdust samples of each period were weighed on a microbalance (Sartorius, 0.01 mg) and placed in tin and silver capsules (Elemental Microanalysis Limited, Okehampton, Devon, UK) to analyze $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$, respectively. Determination of $\Delta^{13}\text{C}$ was performed using an Europa ANCA GSL elemental analyzer connected to a PDZ Europa 20-20 isotope ratio mass spectrometer (Sercon, Cheshire, UK). Determination of $\delta^{18}\text{O}$ was performed in a HEKAtech HT Oxygen Analyser (Wegberg, Germany) with interface to the abovementioned spectrometer. All the analyzes were performed at the UC Davis Stable Isotope Facility and the values were expressed in terms of their respective standards— $\delta^{13}\text{C}$: VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite); $\delta^{18}\text{O}$: VSMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water).

colocaron en capsulas de estaño y plata (Elemental Microanalysis Limited, Okehampton, Devon, UK) para el análisis de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$, respectivamente. La determinación de $\delta^{13}\text{C}$ se realizó en un analizador Europa ANCA-GSL acoplado a un espectrómetro de masas PDZ Europa 20-20 (Sercon, Cheshire, UK) y la determinación de $\delta^{18}\text{O}$ se realizó en un analizador de oxígeno Hekatech HT (Wegberg, Germany) con interface al espectrómetro de masas mencionado. Todos los análisis se realizaron en el Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California Davis y los valores se expresaron en términos de sus respectivos estándares ($\delta^{13}\text{C}$, VPDB- Vienna Pee Dee Belemnite y $\delta^{18}\text{O}$, VSMOW- Vienna Estándar Mean Ocean Water).

Estimación de variables fisiológicas ($\delta^{13}\text{C}$, C_i y iWUE)

Para estimar las variables fisiológicas se consideró la evolución de la composición de isótopos de carbono (^{12}C y ^{13}C) en la atmósfera. La abundancia de ^{13}C en la planta se expresa en términos relativos de fuente-producto ($\Delta^{13}\text{C}$, discriminación de carbono) considerando la variabilidad atmosférica (2) (Farquhar *et al.*, 1982).

$$\Delta^{13}\text{C} = (\delta^{13}\text{C}_{\text{aire}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{planta}}) / (1 + \delta^{13}\text{C}_{\text{aire}} / 1000) \quad (2)$$

donde Δ es la discriminación contra ^{13}C , $\delta^{13}\text{C}_{\text{aire}}$ es la composición de isótopos de carbono en el aire (fuente) y $\delta^{13}\text{C}_{\text{planta}}$ es la composición de isótopos de carbono del producto (biomasa de la planta). La discriminación de carbono se usa en fisiología ambiental para periodos de tiempo amplios con cambios en la composición de ^{13}C en la atmósfera (época pre-industrial *vs.* actual) (Mc Carroll y Loader, 2004).

La concentración intercelular de CO₂ (C_i) se estimó con la Ecuación 3.

$$\Delta^{13}\text{C} = a + (b - a)(C_i / C_a) \quad (3)$$

donde a es la discriminación contra $^{13}\text{CO}_2$ durante la difusión a través del estoma ($\approx 4.4\text{‰}$), b es la discriminación neta debido a la carboxilación ($\approx 27\text{‰}$), C_i y C_a son las concentraciones de CO₂ interna y del ambiente, respectivamente. Considerando la Primer Ley de Fick ($A = g\text{CO}_2(C_i / C_a)$) esta ecuación se puede expresar de la siguiente forma (4).

$$\Delta^{13}\text{C} = a + (b - a)(1 - 1.6A / C_a g\text{H}_2\text{O}) \quad (4)$$

donde A es la tasa de asimilación de CO₂, $g\text{CO}_2$ es la conductancia estomática a CO₂, y dado que $g\text{H}_2\text{O}$ o conductancia de

Estimation of physiological variables ($\delta^{13}\text{C}$, C_p and iWUE)

The evolution of the carbon isotope composition (^{12}C and ^{13}C) in the atmosphere was taken into account in order to estimate the physiological variables. The abundance of ^{13}C in the plant is expressed in relative source-product terms ($\Delta^{13}\text{C}$, discrimination of carbon), taking into account the atmospheric variability (2) (Farquhar *et al.*, 1982).

$$\Delta^{13}\text{C} = (\delta^{13}\text{C}_{\text{air}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{plant}}) / (1 + \delta^{13}\text{C}_{\text{air}} / 1000) \quad (2)$$

where Δ is the discrimination against ^{13}C , $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ is the carbon isotope composition in the air (source), and $\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}}$ is the carbon isotope composition of the product (plant biomass). Discrimination of carbon is used in environmental physiology for long periods with changes in the composition of ^{13}C in the atmosphere (pre-industrial *vs.* present times) (Mc Carroll and Loader, 2004).

Intercellular CO₂ concentration (C_i) was estimated with Equation 3.

$$\Delta^{13}\text{C} = a + (b - a)(C_i / C_a) \quad (3)$$

where a is the discrimination against $^{13}\text{CO}_2$ while the diffusion through the stoma takes place ($\approx 4.4\text{‰}$), b is the net discrimination resulting from carboxylation ($\approx 27\text{‰}$), C_i and C_a are the CO₂ internal and environmental concentrations, respectively. Taking into consideration Fick's First Law ($A = g\text{CO}_2(C_i / C_a)$), this equation can be expressed as follows (4).

$$\Delta^{13}\text{C} = a + (b - a)(1 - 1.6A / C_a g\text{H}_2\text{O}) \quad (4)$$

where A is the assimilation rate of CO₂, and $g\text{CO}_2$ is the stomatal conductance to CO₂. Given that $g\text{H}_2\text{O}$ (or leaf conductance to water vapor) is $1.6 g\text{CO}_2$, the values of $\Delta^{13}\text{C}$ can be connected with the $A/g\text{H}_2\text{O}$ quotient; which represents the iWUE of the plant (Farquhar and Richards, 1984; Mc Carroll and Loader, 2004).

Statistical analysis

Data were analyzed using a variable-spacing model of repeated samples in time, using the MIXED procedure of SAS 9.3 (SAS, 2011). Intercepts for each tree and the site were considered to be random; the effect of time, moisture regime, and interaction were tested to ($p \leq 0.05$) (Fitzmaurice *et al.*, 2004). To test the differences between sites, a multivariate analysis of variance

la hoja a vapor de agua es 1.6 gCO_2 , los valores de $\Delta^{13}\text{C}$ pueden relacionarse con el cociente entre $A/\text{gH}_2\text{O}$; que representa la eficiencia de uso de agua intrínseca de la planta (iWUE) (Farquhar y Richards, 1984; Mc Carroll y Loader, 2004).

Análisis estadístico

Los datos se analizaron con un modelo de muestras repetidas en el tiempo con espaciado variable, usando el procedimiento MIXTO de SAS 9.3 (SAS, 2011). Los interceptos para cada árbol y el sitio se consideraron aleatorios; el efecto del tiempo, régimen de humedad e interacción se probaron a ($p \leq 0.05$) (Fitzmaurice *et al.*, 2004). Para probar diferencias entre sitios, se realizó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA), complementado por pruebas de contrastes entre sitios.

Interpretación de las tendencias en las variables fisiológicas

Los cambios en las variables fisiológicas se interpretaron considerando los escenarios propuestos por Saurer *et al.* (2004), y las relaciones entre $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ con relación a las variables fisiológicas (Scheidegger *et al.*, 2000). Los tres escenarios de Saurer *et al.* (2004) consideran que: 1) C_i es constante (aumento de iWUE); 2) C_i/C_a es constante (aumento de iWUE) y; 3) $C_i - C_a$ es constante (iWUE sin cambios). En el mismo orden, la interpretación es que C_i es independiente de los cambios de C_a , que C_i se ajusta proporcionalmente a los cambios C_a y que los cambios de C_i y C_a ocurren a la misma tasa. Una explicación detallada de estos escenarios se encuentra en Linares y Camarero, (2012). El método de Scheidegger *et al.* (2000) emplea relaciones entre $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ para deducir los cambios en la conductancia estomática (gl), capacidad fotosintética (Amax) y la eficiencia intrínseca de uso de agua (iWUE).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Series cronológicas e importancia de los periodos de baja frecuencia

La extensión cronológica varió de 109 a 233 años. Así, los árboles estudiados no se consideran seniles dada la longevidad de *T. mucronatum* Ten. que puede ser de varios siglos o rebasar el milenio (Villanueva-Díaz *et al.*, 2010). La intercorrelación de la series fue significativa para todos los sitios, entre 0.36 y 0.51; mientras que la sensibilidad media varió de 0.34 a 0.43 (Cuadro 2). Ambos indicadores, muestran la influencia y variación de una

(MANOVA) was performed, complemented by contrast tests between sites.

Interpretation of trends in physiological variables

Changes in physiological variables were interpreted considering the scenarios proposed by Saurer *et al.* (2004), and the relations between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ regarding physiological variables (Scheidegger *et al.*, 2000). The three scenarios suggested by Saurer *et al.* (2004) consider that: 1) C_i is constant (increased iWUE); 2) C_i/C_a is constant (increased iWUE); and, 3) $C_i - C_a$ is constant (unchanged iWUE). Those scenarios are interpreted as follows: C_i is independent of the changes in C_a ; C_i proportionally adjusts to the changes in C_a ; and the changes in C_i and C_a occur at the same rate. Linares and Camarero (2012) have provided a detailed explanation of these scenarios. The method proposed by Scheidegger *et al.* (2000) uses the relations between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ to infer changes in stomatal conductance (gl), photosynthetic capacity (Amax), and iWUE.

RESULTS AND DISCUSSION

Chronological series and importance of low frequency periods

The chronological length varied from 109 to 233 years. Thus, the trees studied were not considered senile given that *T. mucronatum* Ten.'s longevity can reach several centuries or go beyond one-thousand years (Villanueva-Díaz *et al.*, 2010). The inter-correlation of the series was significant for all sites, with values ranging from 0.36 to 0.51; meanwhile mean sensitivity varied from 0.34 to 0.43 (Table 2). Both indicators show the influence and variation of a common climatic signal recorded in the ring width; therefore, the growth series are suitable to detect high and low frequency events (Fritts, 1976; Constant *et al.*, 2010). For example, a 0.32 degree of inter-correlation is considered suitable for general trend purposes (Holmes, 1983). The degree of correlation between series tends to increase in dry places (Stahle *et al.*, 2009), but the higher inter-correlation was found in the intermediate humidity site (QRO). The mean sensitivity is a relative index of how much ring width changes from one year to the next: in this case, the 0.34-0.43 values are expected, because mean sensitivity varies from 0.15 to 0.65, depending on the type of weather. The autocorrelation parameter in chronologies indicates the relationship between the

Cuadro 2. Parámetros dendrocronológicos en los sitios de estudio.**Table 2. Dendrochronological parameters in the study sites.**

Sitio	Periodo	Extensión (años)	Anillos totales	Intercorrelación entre series	Sensibilidad media	Desviación Std.	Autocorrelación (Lag)
MEX	1904-2012	109	492	0.396 [†]	0.401	2.695	0.783(1)
QRO	1870-2012	143	1036	0.509 [†]	0.433	1.171	0.648(1)
MOR	1780-2012	233	1159	0.364 [†]	0.344	0.975	0.642(1)

[†]Cronología altamente significativa (valores superiores al de referencia, 0.328). ✱ [†]Highly significant chronology (values higher than the reference value, 0.328).

señal climática común registrada en el ancho de los anillos; por lo cual, las series de crecimiento se consideran adecuadas para detectar eventos de alta y de baja frecuencia (Fritts, 1976; Constante *et al.*, 2010). Por ejemplo, la intercorrelación de 0.32 se considera adecuada para fines de la tendencia general (Holmes, 1983). El grado de correlación entre series tiende a aumentar en lugares secos (Stahle *et al.*, 2009), pero la mayor intercorrelación fue en el sitio de humedad intermedia, QRO. La sensibilidad media es un índice relativo del cambio de ancho de anillo de un año a otro y en este caso los valores de 0.34 a 0.43 son los esperados ya que la sensibilidad media varía de 0.15 a 0.65 dependiendo del tipo de clima. El parámetro de autocorrelación en las cronologías indica la relación que tiene una medición del año anterior con la del siguiente. Los valores de 0.64 a 0.78 en este estudio, se consideran altos y se explican por los ciclos anuales de humedad y sequía en los sitios de estudio (Cuadro 1). La mayor variación en ancho de anillo del sitio MEX puede estar relacionada con la menor precipitación del sitio y mayor abatimiento en mantos freáticos (Correa-Díaz *et al.*, 2014).

La cronología de este estudio se asoció con 83 % de los eventos extremos secos y con 44 % de los eventos húmedos extremos detectados en otras cronologías de ahuehuete para los estados de Puebla, Guanajuato y Querétaro (Therrell *et al.*, 2006; Cortés-Barrera *et al.*, 2010; Stahle *et al.*, 2011), así como la de abeto de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco) en Nuevo León (Arreola-Ortiz y Návar-Cháidez, 2010). Una mayor correlación con los eventos extremos secos es porque en años secos los anillos son más angostos. Aunque los eventos húmedos generan mayores anchuras de anillo, el grado de influencia está limitado por la capacidad de almacenamiento de agua en el

measurements of subsequent years. In this study, the 0.64-0.78 values are considered high and are the result of the annual humidity and drought cycles in study sites (Table 1). The greatest ring-width variation in the MEX site may be related with its lowest precipitation and the highest reduction in its phreatic zone (Correa-Díaz *et al.*, 2014).

The chronology of this study was associated with 83 % of extreme dry events and with 44 % of extreme wet events detected in other chronologies of montezuma baldcypress in the states of Puebla, Guanajuato and Querétaro (Therrell *et al.*, 2006; Cortés-Barrera *et al.*, 2010; Stahle *et al.*, 2011), as well as for chronologies of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco) in Nuevo León (Arreola-Ortiz and Návar-Cháidez, 2010). Since rings are narrower in dry years, a greater correlation exists with extreme dry events. Although wet events generate greater ring widths, the degree of influence is limited by the water storage capacity of the soil profile, and surpluses—resulting from overflow or evapotranspiration—do not influence growth, particularly in periods of physiological inactivity (Sarris *et al.*, 2013).

Changes in the composition of isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$)

The mean values of $\delta^{13}\text{C}$ were -24.05 ± 0.12 ‰, -24.59 ± 0.18 ‰, and -25.38 ± 0.11 ‰, in MEX, QRO and MOR, respectively. The ^{13}C signature in the growth rings is mainly controlled by the difference between the atmospheric CO₂ concentration and the tree; *i.e.*, it depends on the photosynthetic rate (carboxylation) and stomatal conductance (Mc Carroll and Loader, 2004; Holzkämper *et al.*, 2008). The changes of $\delta^{13}\text{C}$ through time or according to moisture regime were not significant ($p > 0.05$) in

perfil del suelo y los excedentes, por escurrimiento o por evapotranspiración, no influyen en el crecimiento en particular en periodos de inactividad fisiológica (Sarris *et al.*, 2013).

Cambios en la composición de isótopos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$)

Los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ fueron -24.05 ± 0.12 ‰, -24.59 ± 0.18 ‰ y -25.38 ± 0.11 ‰ para MEX, QRO y MOR, respectivamente. La firma de ^{13}C en los anillos de crecimiento es controlada principalmente por la diferencia entre la concentración de CO_2 en la atmósfera y el árbol; es decir, depende de la tasa de fotosíntesis (carboxilación) y conductancia estomática (Mc Carroll y Loader, 2004; Holzkämper *et al.*, 2008). Los cambios de $\delta^{13}\text{C}$ a través del tiempo o de acuerdo con el régimen de humedad no fueron significativos ($p > 0.05$) en los sitios de MEX y QRO. En el sitio MOR los cambios de $\delta^{13}\text{C}$ a través del tiempo fueron dependientes del régimen de humedad (evento seco o húmedo) (Figura 2, Cuadro 3). En este sentido, la composición de ^{13}C en la madera no reflejó los cambios $\delta^{13}\text{C}$ atmosféricos como ha ocurrido para otras especies forestales (García-G *et al.*, 2004; Gómez-Guerrero *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2015). Generalmente la firma de $\delta^{13}\text{C}$ refleja la dilución de ^{13}C causada por el uso de combustibles fósiles (Mc Carroll y Loader, 2004). Aunque las diferencias no fueron significativas en el tiempo, los valores medios de -24.05 ‰, -24.59 ‰ y -25.38 ‰ si presentan diferencias significativas ($p \leq 0.0001$) y reflejan un gradiente esperado de menor a mayor humedad en el orden MEX, QRO y MOR, respectivamente. La firma de $\delta^{13}\text{C}$ en madera no muestra los cambios de $\delta^{13}\text{C}$ atmosféricos posiblemente debido a que los ahuehuetes se desarrollan cerca de reservorios de agua y la discriminación de ^{13}C es estable durante el año. Sin embargo, el cambio neto expresado como $\Delta^{13}\text{C}$ observado en los tres sitios si indica influencia en el intercambio de gases debido a cambios de C_a (Figura 2).

El análisis de contrastes indicó diferencias significativas ($p \leq 0.05$) de $\delta^{13}\text{C}$ entre los sitios MEX y MOR para los periodos III, IV y VII. No hubo diferencias entre periodos de MEX y QRO. Para QRO y MOR sólo el periodo IV fue estadísticamente diferente (Cuadro 4). Los sitios con precipitación contrastante, MEX y MOR, son los únicos que muestran

MEX and QRO. In MOR, the changes of $\delta^{13}\text{C}$ through time depended on the moisture regime (dry or wet event) (Figure 2, Table 3). In this sense, the composition of ^{13}C in the wood did not reflect the $\delta^{13}\text{C}$ changes in the atmosphere, like in other forest species (García-G *et al.*, 2004; Gómez-Guerrero *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2015). Generally, the $\delta^{13}\text{C}$ signature reflects the $\delta^{13}\text{C}$ dilution caused by the use of fossil fuels (Mc Carroll and Loader, 2004). Although the differences were not significant through time, the -24.05 ‰, -24.59 ‰, and -25.38 ‰ mean values do show significant differences ($p \leq 0.0001$), and reflect an expected humidity gradient from lowest to highest (MEX-QRO-MOR). The $\delta^{13}\text{C}$ signature in wood does not show the $\delta^{13}\text{C}$ changes in the atmosphere, possibly because the montezuma baldcypress trees grow near water reservoirs and the discrimination of ^{13}C is stable throughout the year. However, the net change expressed as $\Delta^{13}\text{C}$ —observed in all three sites—indicates that changes in C_a do have an influence in gas exchange (Figure 2).

The analysis of contrasts indicated significant differences ($p \leq 0.05$) of $\delta^{13}\text{C}$ between the MEX and MOR sites, during periods III, IV, and VII. There were no differences between the MEX and QRO periods. In QRO and MOR, only period IV was statistically different (Table 4). Sites with contrasting rainfall (MEX and MOR) are the only ones that show $\delta^{13}\text{C}$ differences between them, and, if a marginal significance ($p \leq 0.079$) is taken into consideration, the differences are evident from periods III to VII (Table 4). The more negative values of $\delta^{13}\text{C}$ in MOR indicate less discrimination and less hydric stress as a result of the site's higher humidity (Figure 2).

The values of $\delta^{13}\text{C}$ in our study are lower than those reported for *Pinus tabulaeformis* and *P. taiwanensis* in subtropical forests in China (Xu *et al.*, 2014); however, they are similar to those reported by Silva *et al.* (2009) for *Araucaria angustifolia* in Brazil, and by Gómez-Guerrero *et al.* (2013) and Silva *et al.* (2015) for *Abies religiosa* and *Pinus hartwegii* in Mexico.

The values of $\delta^{18}\text{O}$ were different ($p \leq 0.05$) through time in all three sites, with a 4.0 ‰ mean increase over the last century. The time $\times$ regime interaction was not significant anywhere. The contrasts indicated differences between MEX and QRO in periods V and VII. For MOR and QRO, there was a statistical difference of $\delta^{18}\text{O}$ in period V (Table 3 and 4).

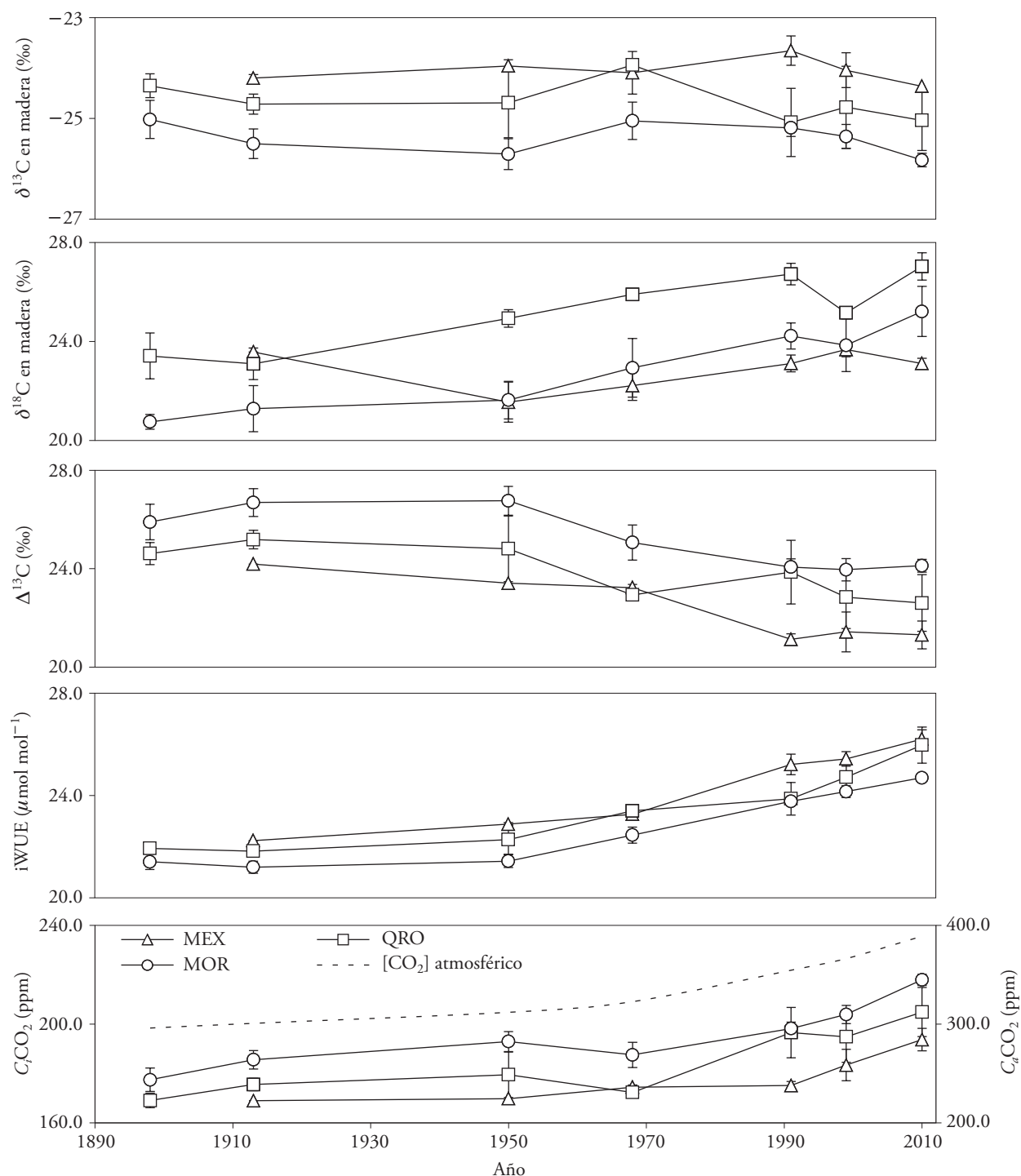


Figura 2. Composición de isótopos de carbono y oxígeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) en anillos de crecimiento, discriminación ($\Delta^{13}\text{C}$), eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE), presión parcial interna de CO₂ (C_i) y concentración de CO₂ atmosférica (C_a) en tres poblaciones naturales de ahuehuete (*Taxodium mucronatum* Ten.). Las barras indican errores estándar.

Figure 2. Composition of carbon and oxygen isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) in growth rings, discrimination ($\Delta^{13}\text{C}$), intrinsic water-use efficiency (iWUE), internal partial pressure of CO₂ (C_i), and atmospheric CO₂ concentration (C_a), in three natural populations of montezuma baldcypress trees (*Taxodium mucronatum* Ten.). The bars indicate standard errors.

Cuadro 3. Prueba de efectos fijos para la variables fisiológicas en tres poblaciones de ahuehuete (*Taxodium mucronatum* Ten.).
Table 3. Fixed effects test for physiological variables in three monteuma baldcypress trees (*Taxodium mucronatum* Ten.) populations.

Sitio	Efecto	GL	Pr>F				
			$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$\Delta^{13}\text{C}$	C_i	iWUE
Estado de México (MEX)	Tiempo	10	0.641	0.030 [†]	0.0003 [†]	0.003 [†]	<.0001 [†]
	Régimen	10	0.076 [‡]	0.091 [‡]	0.673	0.022 [†]	0.181
	Tiempo×Régimen	10	0.074 [‡]	0.092 [‡]	0.669	0.021 [†]	0.180
Querétaro (QRO)	Tiempo	14	0.569	0.008 [†]	0.0075 [†]	0.001 [†]	<.0001 [†]
	Régimen	14	0.798	0.915	0.924	0.674	0.459
	Tiempo×Régimen	14	0.796	0.923	0.917	0.667	0.445
Morelos (MOR)	Tiempo	15	0.978	<.0001 [†]	<.0001 [†]	<.0001 [†]	<.0001 [†]
	Régimen	15	0.016 [†]	0.874	0.190	0.006 [†]	0.980
	Tiempo×Régimen	15	0.015 [†]	0.882	0.188	0.006 [†]	0.994

[†]Significancia ($p \leq 0.05$), [‡]significancia marginal ($p \leq 0.10$). [‡]Significance ($p \leq 0.05$), [‡]marginal significance ($p \leq 0.10$).

Cuadro 4. Prueba de contrastes entre tres poblaciones de ahuehuete (*Taxodium mucronatum* Ten.).
Table 4. Contrasts test between three monteuma baldcypress trees (*Taxodium mucronatum* Ten.) populations.

Contraste entre sitio	Análisis multivariado				
	Pr>F				
	Periodo III (1947-1952)	Periodo IV (1965-1970)	Periodo V (1988-1993)	Periodo VI (1996-2001)	Periodo VII (2007-2012)
$\delta^{13}\text{C}$					
MEX y MOR	0.030 [†]	0.026 [†]	0.061 [‡]	0.079 [‡]	0.044 [†]
MEX y QRO	0.283	0.654	0.076 [‡]	0.281	0.288
MOR y QRO	0.152	0.014 [†]	0.874	0.387	0.220
$\delta^{18}\text{O}$					
MEX y MOR	0.943	0.591	0.144	0.869	0.100 [‡]
MEX y QRO	0.062 [‡]	0.052 [‡]	0.007 [†]	0.242	0.031 [†]
MOR y QRO	0.067 [‡]	0.098 [‡]	0.036 [†]	0.294	0.290
$\Delta^{13}\text{C}$, C_i , iWUE					
MEX y MOR	0.031 [†]	0.027 [†]	0.061 [‡]	0.078 [‡]	0.044 [†]
MEX y QRO	0.285	0.647	0.077 [‡]	0.280	0.285
MOR y QRO	0.155	0.014 [†]	0.877	0.388	0.220

[†]Significancia ($p \leq 0.05$), [‡]significancia marginal ($p \leq 0.10$). Estado de México (MEX), Querétaro (QRO) y Morelos (MOR). [‡]Significance ($p \leq 0.05$), [‡]marginal significance ($p \leq 0.10$). Estado de México (MEX), Querétaro (QRO), and Morelos (MOR).

diferencias entre ellos para $\delta^{13}\text{C}$, y si se considera una significancia marginal ($p \leq 0.079$), las diferencias son evidentes de los periodos III al VII (Cuadro 4). Los valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$ de MOR indican menor discriminación y menor estrés hídrico por la mayor humedad en este sitio (Figura 2).

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en nuestro estudio son menores que los reportados para *Pinus tabulaeformis* y *P.*

The increase of $\delta^{18}\text{O}$ through time in all three sites indicates possible changes in the water source or greater evapotranspiration (Kohn and Welker, 2005). Since there is not data of $\delta^{18}\text{O}$ in rainwater in study sites, it is difficult to separate the water source effect or demonstrate that evapotranspiration (and temperature) increased in the twentieth century. However, when nearby weather stations are taken into

taiwanensis, en bosques subtropicales de China (Xu *et al.*, 2014), pero similares a los reportados por Silva *et al.* (2009) para *Araucaria angustifolia* en Brasil y por Gómez-Guerrero *et al.* (2013) y Silva *et al.* (2015) para *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* en México.

Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ fueron diferentes ($p \leq 0.05$) en el tiempo en los tres sitios, con incremento medio de 4.0 ‰ en el último siglo. La interacción tiempo $\times$ régimen no fue significativa en ningún sitio. Los contrastes indicaron diferencias entre MEX y QRO en los periodos V y VII. Para MOR y QRO hubo diferencia estadística de $\delta^{18}\text{O}$ en el periodo V (Cuadro 3 y 4).

El aumento de $\delta^{18}\text{O}$ en el tiempo en los tres sitios indica posibles cambios en la fuente de agua o mayor evapotranspiración (Kohn y Welker, 2005). Dado que no hay datos de $\delta^{18}\text{O}$ del agua de lluvia en los sitios de estudio, es difícil separar el efecto por la fuente de agua o demostrar que la evapotranspiración (y temperatura) aumentaron en el siglo XX. Pero al considerar las estaciones meteorológicas cercanas a cada sitio, sí hay evidencia de un aumento en la temperatura media anual en los últimos 50 años, entre 1.2 y 1.4 °C en todos los sitios. Por lo anterior, es probable que el incremento en 4.0 ‰ en los tres sitios de estudio sea un reflejo del aumento de la temperatura y la evapotranspiración que enriquecieron la firma de ^{18}O en el agua utilizada por los árboles.

La explicación de un incremento en evapotranspiración y temperatura es congruente con la crisis de abastecimiento de agua en los sitios de estudio. De acuerdo con la Comisión Nacional del Agua (CNA) hay un abatimiento 111,755,911 m³ año⁻¹ en los acuíferos de sitio MEX y de 12 929 028 año⁻¹ en el sitio QRO (CNA, 2015). La disminución de agua subterránea condiciona a los árboles de ahuehuate a extender su sistema radical a estratos más profundos con su costo en crecimiento aéreo (Enríquez-Peña y Suzán-Azpiri, 2011).

Variables fisiológicas ($\Delta^{13}\text{C}$, C_i y iWUE)

Las diferencias de $\Delta^{13}\text{C}$, C_i y iWUE en el tiempo fueron significativas ($p \leq 0.05$) en los tres sitios. El régimen de humedad y la interacción tiempo $\times$ régimen fueron significativos para C_i en los sitios MEX y MOR (Cuadro 3). La disminución de $\Delta^{13}\text{C}$ y el aumento de iWUE fue más evidente después de 1950

consideration, there is indeed evidence of an increase in average annual temperature over the last 50 years (1.2-1.4 °C in all sites). Therefore, the 4.0 ‰ increase in the three sites under study is likely a reflection of the temperature and evapotranspiration increase that enriched the ^{18}O signature in the water used by trees.

The explanation of an evapotranspiration and temperature increase is congruent with the water supply crisis in the study sites. According to the National Commission for Water (CNA), there is an 111 755 911 m³ year⁻¹ reduction in MEX site aquifers and 12 929 028 m³ year⁻¹ in the QRO site (CNA, 2015). The groundwater decrease forces the montezuma baldcypress trees to extend their root system to deeper layers and it limits their aerial growth (Enríquez-Peña and Suzán-Azpiri, 2011).

Physiological variables ($\Delta^{13}\text{C}$, C_p and iWUE)

The $\Delta^{13}\text{C}$, C_i and iWUE differences over time were significant ($p \leq 0.05$) in the three sites. The moisture regime and the time $\times$ regime interaction were significant for C_i in MEX and MOR (Table 3). The decrease in $\Delta^{13}\text{C}$ and increase in iWUE were more evident after 1950 in all three sites (Figure 2). The increase in C_i was noticeable after 1970 (Figure 2). There were statistical differences in $\Delta^{13}\text{C}$, C_p , and iWUE between MEX and MOR in periods III, IV and VII, but there were no significant differences in $\Delta^{13}\text{C}$, C_p , and iWUE between MEX and QRO. For MOR and QRO, only period IV was significant (Table 4).

During the twentieth century ($p \leq 0.05$), iWUE increased from 77 to 116 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (a 50 % increase). However, it is well-known that the annual rate increased from 0.35 to 0.65 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ after the extreme event of 1950 (Figure 2). In recent decades, iWUE has increased in different forest ecosystems (Saurer *et al.*, 2004; Peñuelas *et al.*, 2011; Battipaglia *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2014), but it has had a variable relationship with tree growth, including in our study sites. Theoretically, the increase of iWUE improves the drought resistance of vegetation, because it reduces the cost associated with the transport of water within the tree (Raven, 2002), but tree growth does not increase in all sites.

Regardless of their locality, montezuma baldcypress trees respond to climate changes and to the increase of atmospheric CO₂ concentration in the twentieth century. The most sensitive variable was C_p , which

en los tres sitios (Figura 2). El aumento de C_i fue notorio después de 1970 (Figura 2). Las diferencias estadísticas en $\Delta^{13}\text{C}$, C_i e iWUE entre los sitios MEX y MOR fueron en los periodos III, IV y VII, pero no hubo diferencias significativas en $\Delta^{13}\text{C}$, C_i e iWUE entre MEX y QRO. Para MOR y QRO sólo el periodo IV fue significativo (Cuadro 4).

El cambio de iWUE durante el siglo XX ($p \leq 0.05$) fue de 77 a 116 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, este es un aumento de 50 %. Pero es notorio que desde el evento extremo de 1950, la tasa anual aumentó de 0.35 a 0.65 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Figura 2). El incremento de iWUE se ha visto en diferentes ecosistemas forestales en décadas recientes (Saurer *et al.*, 2004; Peñuelas *et al.*, 2011; Battipaglia *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2014), pero su relación con el crecimiento de los árboles ha sido variada como ocurrió en los sitios de nuestro estudio. En teoría, el incremento en iWUE mejora la resistencia de la vegetación a sequías al reducir el costo asociado al transporte de agua dentro del árbol (Raven, 2002), pero el incremento en crecimiento de los árboles no se muestra en todos los sitios.

Independiente de la localidad, los árboles de ahuehuete responden a los cambios climáticos y al aumento en la concentración de CO_2 atmosférico en el siglo XX. La variable más sensible fue C_i que varió de acuerdo con el tiempo y régimen de humedad en los sitios más contrastantes en clima, MEX y MOR. Los periodos con mayores diferencias significativas entre sitios fueron el IV y V, que corresponden a periodos húmedos. Este resultado indica que comparado con la precipitación, la temperatura ejerció mayor influencia en los cambios fisiológicos de los ahuehuetes. Este resultado es similar al de Linares y Camarero (2012), quienes observaron que las respuestas fisiológicas de *Abies alba* estaban más relacionadas con los cambios en temperatura. Nuestro estudio también muestra que la temperatura es la variable que más se relaciona con los cambios de iWUE. El aumento reciente en temperatura media anual se relaciona con un incremento de iWUE en todos los sitios (Figura 5).

La reducción neta de $\Delta^{13}\text{C}$ en todos los sitios es una evidencia de la respuesta fisiológica de los árboles al incremento de C_a (Silva y Horwath, 2013). Con respecto a los eventos extremos, C_i ha aumentado a mayor tasa en los eventos secos que en los húmedos (Figura 3), pero el cambio es mayor en

varied according to the weather and moisture regime in the sites where weather is most contrasting (MEX and MOR). The periods with the largest significant differences between sites were IV and V, which match wet periods. This result indicates that—compared with rainfall—temperature exerted greater influence on the physiological changes in montezuma baldcypress trees. This result is similar to that of Linares and Camarero (2012), who observed that the physiological responses of *Abies alba* had a deeper relationship with changes in temperature. Our study also shows that temperature is the variable that has a deeper relationship with changes in iWUE. The recent increase in average annual temperature matches an increase in iWUE in all sites (Figure 5).

The net reduction of $\Delta^{13}\text{C}$ in all sites proves the physiological response of trees to the increase of C_a (Silva and Horwath, 2013). Regarding extreme events, C_i has increased at a higher rate in dry events than in wet ones (Figure 3), but the change is greater in humid places with isothermal regime (such as MOR). The increase of C_i indicates that there is more carbon available within the leaves, although their assimilation does not always increase, since the growth rates in the basal area of the trees increased or decreased (Figure 6). The results indicate that, in recent decades, the temperature increase has had a differentiated impact in tree growth.

Interpretation of physiological variables ($\Delta^{13}\text{C}$, C_i and iWUE)

The trends of the physiological variables are connected with the scenarios posed by Saurer *et al.* (2004), where C_i and C_i/C_a remain constant (Table 5). However, in the first case, an increase of $\Delta^{13}\text{C}$ was expected, but this occurred only in wet periods (Figure 3). In the second case, although changes to $\Delta^{13}\text{C}$ were not expected, they decreased (Table 5). The third scenario ($C_i - C_a$) shows less correspondence with physiological variables. There was no correlation between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ (Figure 4) which—according to conceptual model of Scheidegger *et al.* (2000)—suggests that variation in iWUE are the result of the proportional adjustments of photosynthesis and stomatal conductance. For data representation purposes, we have included the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ deviations in relation to the global mean, as suggested by Barnard *et al.* (2012).

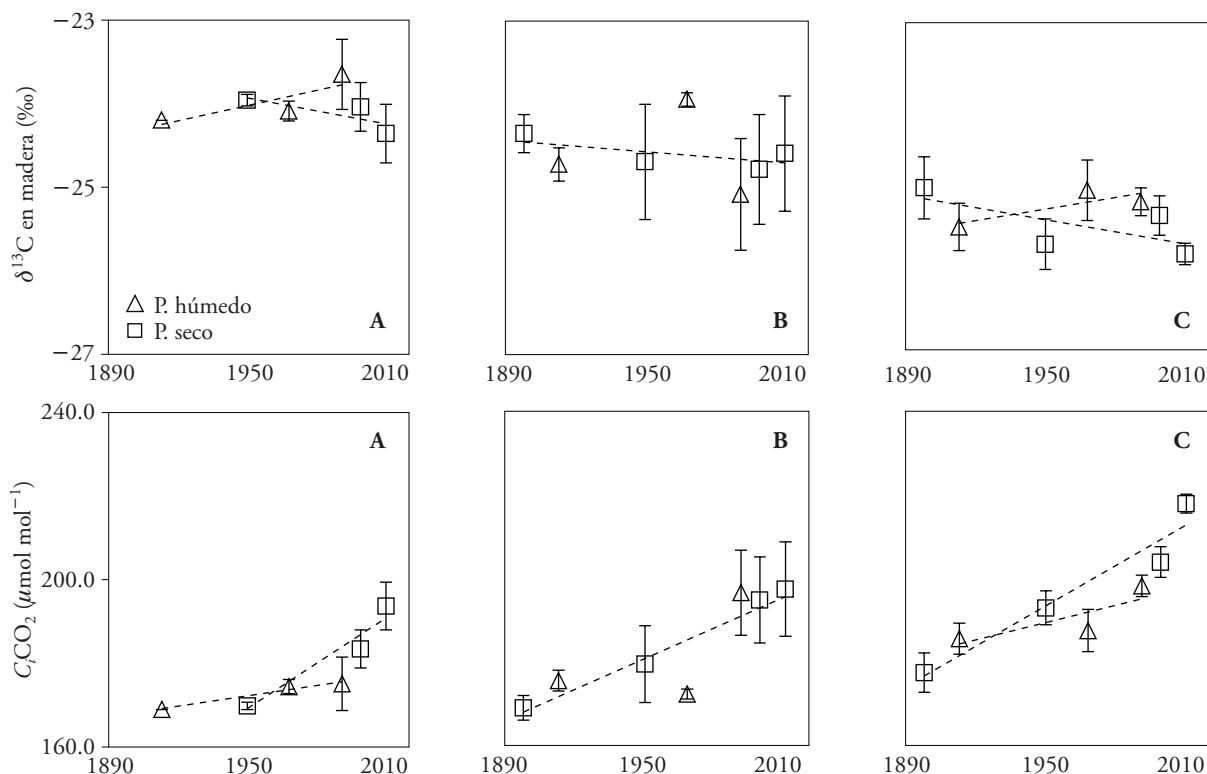


Figura 3. Efecto del régimen de humedad (periodos secos y húmedos) en composición de isótopos de carbono 13 ($\delta^{13}\text{C}$) y presión parcial interna de CO₂ (C_i). (A) MEX, (B) QRO y (C) MOR. Línea punteada representa efecto lineal en las variables. Las barras indican errores estándar.

Figure 3. Moisture regime effect (dry and wet periods) in the composition of isotopes of carbon 13 ($\delta^{13}\text{C}$) and internal partial pressure of CO₂ (C_i). (A) MEX, (B) QRO y (C) MOR. The dotted line represents linear effect in variables. Bars indicate standard errors.

lugares húmedos y de régimen isotérmico como MOR. El aumento de C_i indica más carbono disponible dentro de la hoja aunque su asimilación no siempre aumenta, dado que las tasas de incremento en área basal del árbol aumentaron o disminuyeron (Figura 6). Los resultados indican que el agobio por incremento de temperatura en décadas recientes ha impactado diferencialmente el crecimiento de los árboles.

Interpretación de las variables fisiológicas ($\Delta^{13}\text{C}$, C_i y $i\text{WUE}$)

Las tendencias de las variables fisiológicas mostraron correspondencia con los escenarios de Saurer *et al.* (2004), donde se mantiene constante C_i y C_i/C_a (Cuadro 5). Pero en el primer caso se esperaba un aumento en $\delta^{13}\text{C}$ que ocurrió solo en periodos húmedos (Figura 3). En el segundo caso se esperaba que $\Delta^{13}\text{C}$ no cambiara, pero decreció (Cuadro

The response of montezuma baldcypress to recent C_a changes matches theoretical results of two of the scenarios proposed by Saurer *et al.* (2004), in which C_i and C_i/C_a are constant. However, the expected increase of $\delta^{13}\text{C}$ in the first scenario was partial because it only happened in wet periods. The inconsistency with regard to the second scenario (C_i/C_a constant) is that $\Delta^{13}\text{C}$ was expected to remain relatively constant; however, its decrease after 1950 was highly significant in all sites (Figure 2 and Table 3). The results indicate that in the case of montezuma baldcypress trees, C_i tends to remain constant in face of C_a increases, showing the active role of the stomatal opening. Specifically, this appears to occur during extreme wet events and in low and high humidity places (like MEX and MOR). The results indicate that, in extreme drought events, trees lean towards the second scenario, with C_i and C_a proportional adjustments. According to the conceptual model proposed by Scheidegger *et al.* (2000), a positive correlation between $\delta^{13}\text{C}$ and

Cuadro 5. Tendencia esperada (en color negro) y observada (en color gris) de las variables fisiológicas.
Table 5. Expected (black) and observed (gray) trend of the physiological variables.

Escenario	C_i	C_i/C_a	$C_i - C_a$	$\delta^{13}\text{C}$	$\Delta^{13}\text{C}$	iWUE
C_i constante	—	↓↓	↑↑	↑ Parcial	↓↓	↑↑
C_i/C_a constante	↑↑	—	↑↑	↓↓	Constante, NO	↑↑
$C_i - C_a$ constante	↑↑	↑ NO	—	↓ Parcial	↑ NO	Constante, NO

Los escenarios corresponden a los planteados por Saurer *et al.* (2004). Las tendencias encontradas en este estudio se indican en color gris. Cuando el resultado de este estudio coincide parcialmente o difiere del modelo conceptual, se indica con “Parcial” y “NO”, respectivamente. ❖ Scenarios match those suggested by Saurer *et al.* (2004). The trends found in this study are indicated in gray. Result that partially match or differ from the conceptual model are indicated with “Partial” and “NO”, respectively.

5). El tercer escenario con $C_i - C_a$ es el que presenta menos correspondencia con las variables fisiológicas. No hubo correlación entre los $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (Figura 4) lo que de acuerdo con el modelo conceptual de Scheidegger *et al.* (2000), sugieren que la variación de iWUE se debe a ajustes proporcionales de la fotosíntesis y conductividad estomática. Para la representación de los datos se muestran las desviaciones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ con respecto a la media global como lo sugieren Barnard *et al.* (2012).

La respuesta del ahuehuete a los cambios recientes de C_a coincide con resultados teóricos de dos escenarios de Saurer *et al.* (2004), con C_i y C_i/C_a constantes. No obstante, para el primer escenario el incremento esperado de $\delta^{13}\text{C}$ fue parcial ya que sólo ocurrió en periodos húmedos. La inconsistencia con el segundo escenario (C_i/C_a constante) es que se esperaba que $\Delta^{13}\text{C}$ se mostrara relativamente constante, pero su disminución después de 1950 fue altamente significativa en todos los sitios (Figura 2 y Cuadro 3). Los resultados indican que en ahuehuete C_i tiende a mantenerse constante ante los aumentos de C_a , mostrando la función activa de la apertura estomática. Específicamente, esto parece ocurrir durante los eventos extremos húmedos y en lugares de baja y alta humedad como en MEX y MOR. Los resultados indican que en los eventos extremos de sequía los árboles tienden al segundo escenario con ajustes proporcionales de C_i y C_a . De acuerdo con el modelo conceptual de Scheidegger *et al.* (2000) no se observa una correlación positiva entre $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (Figura 4) lo que descarta que el incremento de iWUE se deba a una reducción en conductancia estomática (g_s) y niveles estables de fotosíntesis (A). La tendencia horizontal de las desviaciones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ con relación a la me-

$\delta^{18}\text{O}$ is not observed (Figure 4); therefore, the idea that the increase of iWUE was caused by the reduction in stomatal conductance (g_s) and stable photosynthesis (A) levels was dismissed. The horizontal trend of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ deviations with regard to the general mean suggest proportional adjustments of A and support the second scenario proposed by Saurer *et al.* (2004).

Relation between physiological variables and climate

The C_i and iWUE variables show a linear increase in relation to C_a , in the twentieth century (Figure 5).

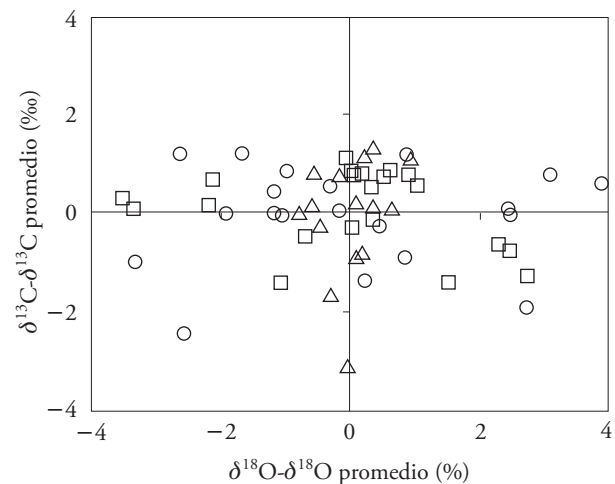


Figura 4. Desviación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en anillos de crecimiento con respecto a la media global. Los datos son para los tres sitios, MEX (triángulo), QRO (cuadro) y MOR (círculo).

Figure 4. Deviation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in growth rings in relation to the global mean. Data are for the three sites: MEX (triangle), QRO (square), and MOR (circle).

dia general sugiere ajustes proporcionales de A y que apoyan el segundo escenario de Saurer *et al.* (2004).

Relación de variables fisiológicas y clima

Las variables C_i y iWUE muestran un incremento lineal con respecto a C_a , en el siglo XX (Figura 5). Esto podría sugerir que el aumento de CO₂ atmosférico se refleja en una mayor concentración del gas en los árboles. Si bien, los valores de C_i en cada sitio son diferentes, se encontró una misma pendiente o tasa de incremento en ambas variables. La temperatura media anual también tiene una función importante en iWUE y C_i , para MEX y QRO, se encontró una relación positiva entre temperatura y el incremento de C_i y iWUE, comparado con la temperatura, la precipitación no explicó los cambios en C_i y iWUE. Los resultados de este estudio son similares a los encontrados por Silva *et al.* (2009) en *Araucaria angustifolia* y por Tognetti *et al.* (2014) y en *Fagus sylvatica* y *Nothofagus* spp. Esta relación también depende del déficit de presión de vapor del lugar donde crecen los árboles; sin embargo, es posible que también sea reflejo de un proceso de regulación (homeostasis) de las especies forestales ante la variación del clima ya que la correlación entre iWUE y C_i tiende a aumentar en las últimas décadas (Tognetti *et al.*, 2014).

Crecimiento en área basal

El crecimiento en área basal para los tres sitios, empleando una ecuación exponencial negativa para MEX y ecuaciones polimórficas de orden cinco para QRO y MOR, muestra tres tendencias: reducción en crecimiento, crecimiento estable e incremento de crecimiento, en el orden MEX, QRO y MOR (Figura 6). Pero desde la última década el crecimiento se ha reducido en todos los sitios. En 1920 el IAB de MEX superaba el de los otros sitios, la tasa de crecimiento en MEX, mostró una disminución progresiva de 1920 a 2012, hasta alcanzar valores cuatro a cinco veces menor que en los otros dos sitios, aunque en este sitio estaban los árboles más jóvenes. Una explicación probable es que los cambios en disponibilidad de agua y los efectos de cambio de uso de suelo han afectado de manera importante al arbolado (Correa-Díaz *et al.*, 2014).

This could suggest that the increase of atmospheric CO₂ is reflected in higher gas concentration in the trees. Although C_i values are different in each site, the same slope or increase rate was found in both variables. The average annual temperature also plays an important role in iWUE and C_i in MEX and QRO; a positive relationship between temperature and C_i and iWUE increase was found; compared with temperature, rainfall did not explain C_i and iWUE changes. The results of this study are similar to those found by Silva *et al.* (2009) in *Araucaria angustifolia* and by Tognetti *et al.* (2014) in *Fagus sylvatica* and *Nothofagus* spp. This relation also depends on the steam pressure deficit in the area where trees grow; however, this may also reflect a regulation process (homeostasis) of forest species, in face of climate variation, because the correlation between iWUE and C_i tends to increase in recent decades (Tognetti *et al.*, 2014).

Growth in basal area

The growth in basal area for all three sites, using an equation with negative exponents for MEX and quintic polymorphic equations for QRO and MOR, show three trends: reduction in growth, stable growth, and increased growth, in MEX, QRO, and MOR (Figure 6). However, since the last decade, growth has decreased everywhere. In 1920 MEX's IAB exceeded that of the other sites; afterwards, its growth rate showed a progressive decrease from 1920 to 2012, until it reached values four to five times lower than in the other two sites, even if the younger trees were found in this site. A probable explanation for this situation is that the woodland has been significantly affected by changes in water availability and the effects of land-use change (Correa-Díaz *et al.*, 2014).

CONCLUSIONS

The intrinsic water-use efficiency in montezuma baldcypress trees has increased in recent decades, but the growth rate in their basal area has increased only in some sites, confirming that individuals of this species show a differential physiological response according to the increase of atmospheric CO₂ and average annual temperature in the site.

In places where an isothermal regime prevails, 1000 mm average annual rainfall and semi-permanent

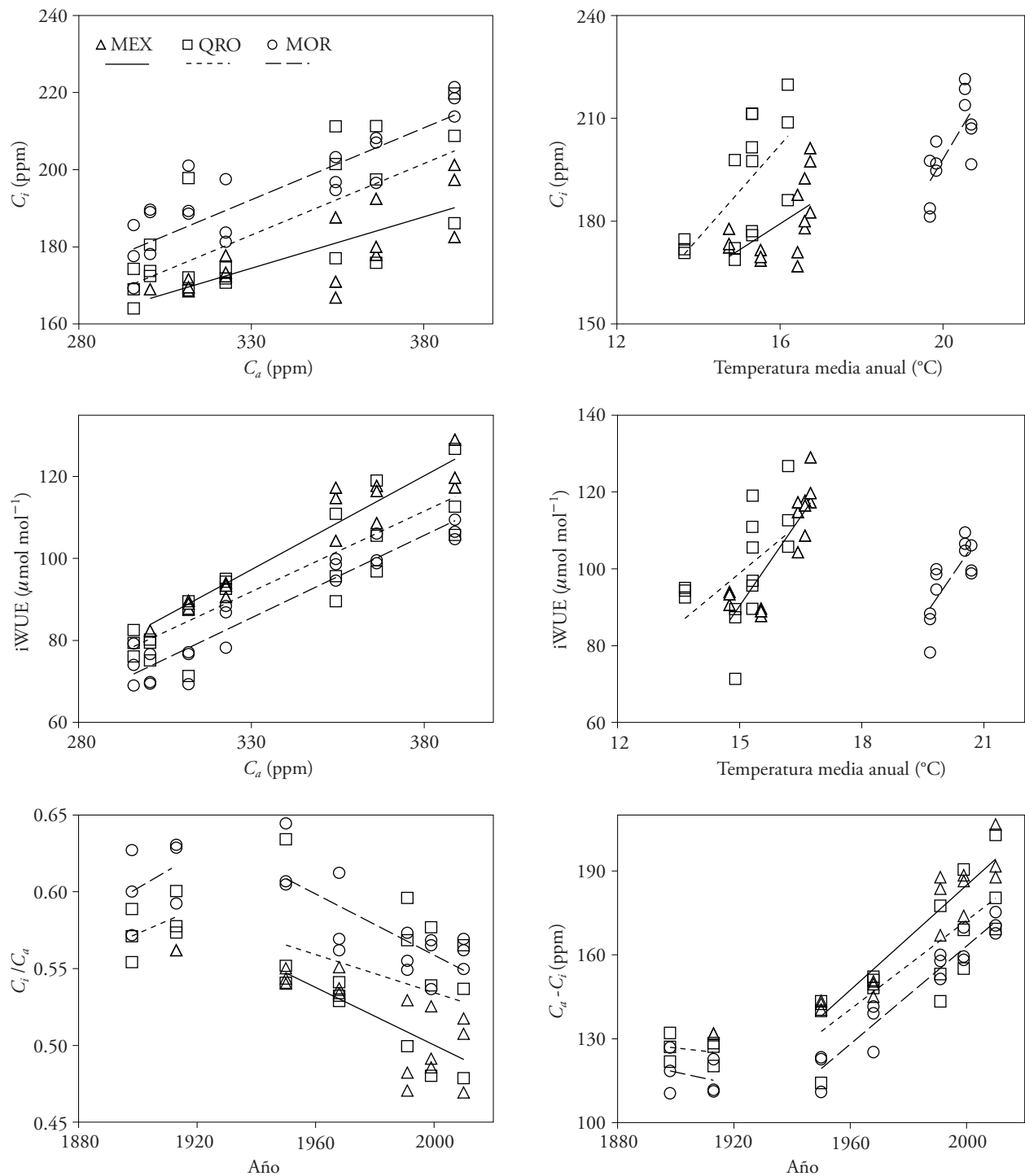


Figura 5. Relaciones entre concentración de CO₂ atmosférico (C_a), presión parcial interna de CO₂ (C_i), temperatura media anual (promedio de años extremos secos ó húmedos a partir de 1947-1952) y eficiencia de uso de agua intrínseca (iWUE), en tres áreas naturales de *Taxodium mucronatum* Ten.

Figure 5. Ratio of atmospheric CO₂ concentration (C_a), internal partial pressure of CO₂ (C_i), average annual temperature (average of extreme wet or dry years from 1947-1952), and intrinsic water-use efficiency (iWUE), in three natural areas of *Taxodium mucronatum* Ten.

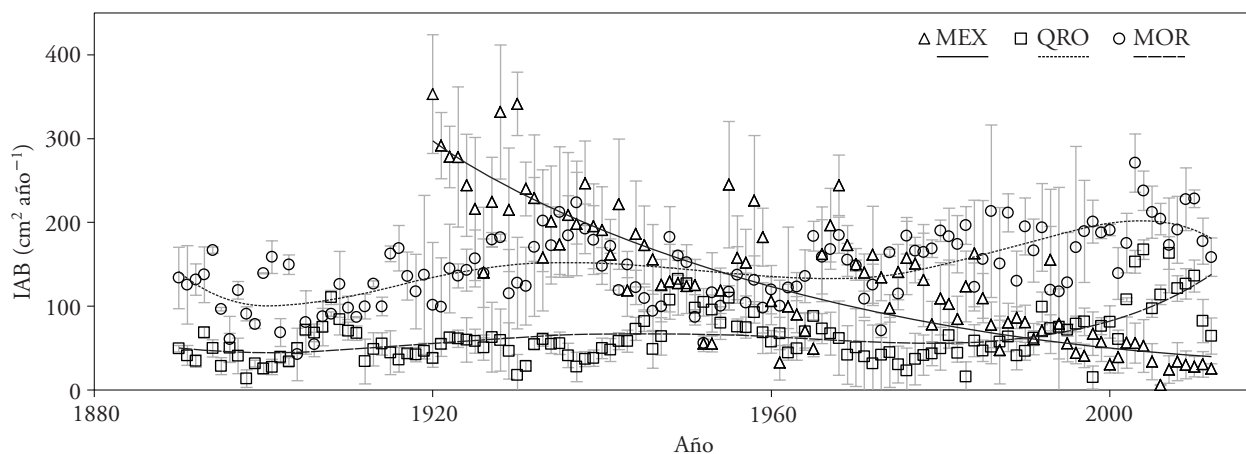


Figura 6. Tasa de crecimiento en área basal (IAB) en tres áreas naturales de *Taxodium mucronatum* Ten. Las tendencias del sitio MEX se realizaron con un modelo exponencial negativo y para QRO y MOR con un polinomio de quinto orden. Las barras indican desviación estándar.

Figure 6. Growth rate in basal area (IAB) in three natural areas of *Taxodium mucronatum* Ten. MEX trends were determined with a model with negative exponents, and MOR and QRO, with a quintic polynomial. The bars indicate standard deviation.

CONCLUSIONES

La eficiencia de uso de agua intrínseca en los ahuehuetes ha aumentado en décadas recientes, pero la tasa de crecimiento en área basal ha aumentado solo en unos sitios, lo cual confirma que los individuos de esta especie presentan una respuesta fisiológica diferencial de acuerdo con el incremento de CO₂ atmosférico y temperatura media anual del sitio.

En lugares de régimen isotérmico, con precipitación media anual de 1000 mm y corrientes semipermanentes, habría un efecto de fertilización que se manifiesta con mayores tasas de crecimiento en área basal. Pero en lugares de régimen térmico con precipitación de 600 mm y sin corrientes semipermanentes el aumento de temperatura y CO₂ atmosférico se relacionan con una reducción en la tasa de crecimiento en área basal siglo XX. Los resultados apoyan parcialmente la segunda hipótesis del estudio sobre un efecto de fertilización generalizado en ahuehuate.

La composición de isótopos de carbono en los anillos de crecimiento de ahuehuetes es menos sensible a los cambios de CO₂ atmosférico. Se esperaba una disminución progresiva en la composición de isótopos en el siglo XX ya que la atmósfera se ha diluido en ¹³C por el uso de hidrocarburos, pero solo hay una tendencia débil después de 1970. Así, se puede modelar la respuesta de especies forestales ante el cambio climático. Los cambios en las tasas de crecimiento de las especies forestales dependen de las

currents, a fertilization effect would occur with higher growth rates in basal area. However, in areas where a thermal regime prevails, 600 mm rainfall and without semi-permanent currents, the increase of temperature and atmospheric CO₂ is related to a reduction in the growth rate of the basal area in the twentieth century. The results partially support the second hypothesis of the study: that a generalized fertilization effect exists in montezuma baldcypress trees.

The carbon isotope composition in montezuma baldcypress tree-rings is less sensitive to changes in atmospheric CO₂. In the twentieth century, a progressive decrease in the isotope composition was expected, because the atmosphere has been diluted by ¹³C as a consequence of the use of hydrocarbons; however, the trend after 1970 has been weak. Thus, the response of forest species to climate change can be molded. Changes in the growth rates of forest species depend on the environmental conditions of each place and the species physiology, and CO₂ should not always be expected to have fertilization effects.

—End of the English version—



condiciones ambientales de cada lugar y la fisiología de las especies, y no siempre se deben esperar efectos de fertilización por CO₂.

AGRADECIMIENTO

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y la Universidad de California que mediante el programa UC-MEXUS (Proyecto CN-13-546) proveyeron apoyo financiero para la realización del trabajo.

LITERATURA CITADA

- Arreola-Ortiz, M. R., y J. D. J. Nívar-Cháidez. 2010. Análisis de sequías y productividad con cronologías de *Pseudotsuga menziesii* Rob. & Fern., y su asociación con el Niño en el nordeste de México. *Invest. Geográf.* 71: 7-20.
- Barnard, H. R., J. R. Brooks, and B. J. Bond. 2012. Applying the dual-isotope conceptual model to interpret physiological trends under uncontrolled conditions. *Tree Physiol.* 32: 1183-1198.
- Battipaglia, G., M. Saurer, P. Cherubini, C. Calfapietra, H. R. McCarthy, R. J. Norby, and M. Francesca Cotrufo. 2013. Elevated CO₂ increases tree-level intrinsic water use efficiency: insights from carbon and oxygen isotope analyses in tree rings across three forest FACE sites. *New Phytol.* 197: 544-554.
- CAN (Comisión Nacional del Agua). 2015. Actualización de la disponibilidad media anual en el acuífero Texcoco 1507, Estado de México. CNA. México. 34 p.
- Constante G., V., J. Villanueva D., J. Cerano P., y A. Estrada J. 2010. Parámetros para definir el potencial dendrocronológico. Folleto Técnico No.19. ISBN: 978-607-425-475-4. INIFAP CENID-RASPA. Gómez Palacio, Durango. México 40 p.
- Cook, E. R., and K. Peters. 1981. The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bull.* 41: 45-53.
- Cook, E. R., and R. L. Holmes. 1984. Program ARSTAN and users manual. Laboratory of Tree-Ring Research. University of Arizona. Tucson, AZ. 15 p.
- Cook, E. R., R. Seager, R. R. Heim, R. S. Vose, C. Herweijer, and C. Woodhouse. 2010. Megadroughts in North America: placing IPCC projections of hydroclimatic change in a long-term palaeoclimate context. *J. Quaternary Sci.* 25: 48-61.
- Correa-Díaz, A., A. Gómez-Guerrero, J. Villanueva-Díaz, L. U. Castruita-Esparza, T. Martínez-Trinidad, y R. Cervantes-Martínez. 2014. Análisis dendroclimático de Ahuehuete (*Taxodium mucronatum* Ten.) en el centro de México. *Agrociencia* 48: 537-551.
- Cortés-Barrera, E. N., J. Villanueva-Díaz, J. Estrada-Ávalos, C. Nieto de Pascual P., V. Guerra-Cruz, y O. Vázquez-Cuecuecha. 2010. Utilización de *Taxodium mucronatum* Ten. Para determinar la variación estacional de la precipitación en Guanajuato. *Rev. Ciencias For. Mex.* 1: 113-120.
- Dawson, T. E., S. Mambelli, A. H. Plamboeck, P. H. Templer, and K. P. Tu. 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 507-559.
- Dietrich, R., F. W. Bell, L. C. Silva, A. Cecile, W. R. Horwath, and M. Anand. 2016. Climatic sensitivity, water-use efficiency, and growth decline in boreal jack pine (*Pinus banksiana*) forests in Northern Ontario. *J. Geo. Res. Biogeo.* 121: 2761-2774.
- Enríquez-Peña, G., y H. Suzán-Azpiri. 2011. Estructura poblacional de *Taxodium mucronatum* en condiciones contrastantes de perturbación en el estado de Querétaro, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 82: 153-167.
- Farquhar, G. D., M. H. O'Leary, and J. A. Berry. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 9: 121-137.
- Farquhar, G., and R. Richards. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Funct. Plant Biol.* 11: 539-552.
- Farquhar, G., J. R. Ehleringer, and K. T. Hubick. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 503-537.
- Fitzmaurice, G. M., N. M. Laird, and J. H. Ware. 2004. Applied Longitudinal Analysis. Department of Biostatistics Harvard University. Boston, MA. 740 p.
- Fritts, H. C. 1976. Tree Rings and Climate. Academic Press. New York, NY, USA. 567 p.
- Fritts, H. C. 1991. Reconstructing Large-Scale Climatic Patterns from Tree-Ring data. Tucson, AZ (United States). University of Arizona Press. 286 p.
- García-G, R., A. Gómez, J. López-U, J. Vargas-H, and W. R. Horwath. 2004. Tree growth and $\delta^{13}\text{C}$ among populations of *Pinus greggii* Engelm. at two contrasting sites in central Mexico. *For. Ecol. Manage.* 198: 237-247.
- Goetz, S., H. Epstein, U. Bhatt, G. Jia, J. Kaplan, H. Lischke, Q. Yu, A. Bunn, A. Lloyd, D. Alcaraz-Segura, P. Beck, J. Comiso, M. Raynolds, and D. Walker. 2011. Recent Changes in Arctic Vegetation: Satellite Observations and Simulation Model Predictions. In: Gutman, G., and A. S. Reissell. (eds). Eurasian Arctic Land Cover and Land Use in a Changing Climate. Springer Netherlands. pp: 9-36.
- Gómez-Guerrero, A., L. C. R. Silva, M. Barrera-Reyes, B. Kishchuk, A. Velázquez-Martínez, T. Martínez-Trinidad, F. O. Plascencia-Escalante, and W. R. Horwath. 2013. Growth decline and divergent tree ring isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) contradict predictions of CO₂ stimulation in high altitudinal forests. *Global Change Biol.* 19: 1748-1758.
- Holmes, R. L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 43: 69-78.
- Holzkämper S., P. Kuhry, S. Kultti, B. Gunnarson, and E. Sonninen. 2008. Stable isotopes in tree rings as proxies for winter precipitation changes in the russian arctic over the past 150 years. *Geochronometria* 32: 37-46.
- Huang, J.-G., Y. Bergeron, B. Denneker, F. Berninger, and J. Tardif. 2007. Response of forest trees to increased atmospheric CO₂. *Crit. Rev. Plant Sci.* 26: 265-283.
- IMTA. 2013. ERIC III Versión 3.2, Extractor Rápido de Información Climática. 1 CD. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua-Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales-IMTA. Jiutepec, Morelos.
- Kohn, M. J., and J. M. Welker. 2005. On the temperature correlation of $\delta^{18}\text{O}$ in modern precipitation. *Earth and Planet. Sci. Lett.* 231: 87-96.
- Lammertsma, E. I., H. J. d. Boer, S. C. Dekker, D. L. Dilcher, A. F. Lotter, and F. Wagner-Cremer. 2011. Global CO₂ rise

- leads to reduced maximum stomatal conductance in Florida vegetation. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 4035-4040.
- Linares, J. C., and J. J. Camarero. 2012. From pattern to process: linking intrinsic water-use efficiency to drought-induced forest decline. *Global Change Biol.* 18: 1000-1015.
- Mc Carroll, D., and N. J. Loader. 2004. Stable isotopes in tree rings. *Quat. Sci. Rev.* 23: 771-801.
- Peñuelas, J., J. M. Hunt, R. Ogaya, and A. S. Jump. 2008. Twentieth century changes of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ at the southern range-edge of *Fagus sylvatica*: increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. *Global Change Biol.* 14: 1076-1088.
- Peñuelas, J., J. G. Canadell, and R. Ogaya. 2011. Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Global Ecol. Biogeogr.* 20: 597-608.
- Pieter, S. A. B., and J. G. Scott. 2011. Satellite observations of high northern latitude vegetation productivity changes between 1982 and 2008: ecological variability and regional differences. *Environ. Res. Lett.* 6: 045501.
- Poage, N. J., and I. Tappeiner, J. C. 2002. Long-term patterns of diameter and basal area growth of old-growth Douglas-fir trees in western Oregon. *Can. J. Forest Res.* 32: 1232-1243.
- Raven, J. A. 2002. Selection pressures on stomatal evolution. *New Phytol.* 153: 371-386.
- Robinson, W. J., and R. Evans. 1980. A microcomputer-based tree-ring measuring system. *Tree-Ring Bull.* 40: 59-64.
- Roden, J. S., J. A. Johnstone, and T. E. Dawson. 2011. Regional and watershed-scale coherence in the stable-oxygen and carbon isotope ratio time series in tree rings of coast redwood (*Sequoia sempervirens*). *Tree-Ring Res.* 67: 71-86.
- Roden, J. S., and G. D. Farquhar. 2012. A controlled test of the dual-isotope approach for the interpretation of stable carbon and oxygen isotope ratio variation in tree rings. *Tree Physiol.* 32: 490-503.
- Sarris, D., R. Siegwolf, and C. Koerner. 2013. Inter- and intra-annual stable carbon and oxygen isotope signals in response to drought in Mediterranean pines. *Agr. Forest Meteorol.* 168: 59-68.
- SAS. 2011. Statistical Analysis System. SAS/ETS 9.3 User's Guide. Cary, NC. SAS Institute Inc.
- Saurer, M., R. T. W. Siegwolf, and F. H. Schweingruber. 2004. Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. *Global Change Biol.* 10: 2109-2120.
- Scheidegger Y., M. Saurer, M. Bahn, and R. Siegwolf. 2000. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: A conceptual model. *Oecologia* 125: 350-357.
- Silva, L. C. R., M. Anand, J. M. Oliveira, and V. D. Pillar. 2009. Past century changes in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. *Global Change Biol.* 15: 2387-2396.
- Silva, L. C. R., and W. R. Horwath. 2013. Explaining global increases in water use efficiency: why have we overestimated responses to rising atmospheric CO₂ in natural forest ecosystems? *PLoS One* 8: e53089.
- Silva, L. C., A. Gómez-Guerrero, T. A. Doane, and W. R. Horwath. 2015. Isotopic and nutritional evidence for species- and site-specific responses to N deposition and elevated CO₂ in temperate forests. *J. Geophys. Res.-Biogeo.* 120: 1110-1123.
- Stahle, D. W., E. R. Cook, J. V. Diaz, F. K. Fye, D. J. Burnette, D. Griffin, R. A. Soto, R. Seager, and R. R. Heim. 2009. Early 21st-Century drought in Mexico. *Eos, Trans. A. G. U.* 90: 89-90.
- Stahle, D. W., J. Villanueva D., D. J. Burnette, J. Cerano P., R. R. Heim Jr., F. K. Fye, R. Acuña S., M. D. Therrell, M. K. Cleaveland, and D. K. Stahle. 2011. Major Mesoamerican droughts of the past millennium. *Geophys. Res. Lett.* 38: 1-4.
- Stokes, M. A., and T. L. Smiley. 1968. An Introduction to Tree-Ring Dating. University of Chicago Press. Chicago. 73 p.
- Suzán-Azpíri, H., G. Enríquez-Peña, and G. Malda-Barrera. 2007. Population structure of the mexican baldcypress (*Taxodium mucronatum* Ten) in Querétaro, México. *For. Ecol. Manage.* 242: 243-249.
- Therrell, M., D. Stahle, J. Diaz, E. C. Oviedo and M. Cleaveland. 2006. Tree-Ring reconstructed maize yield in Central Mexico: 1474-2001. *Climatic Change* 74: 493-504.
- Tognetti, R., F. Lombardi, B. Lasserre, P. Cherubini, and M. Marchetti. 2014. Tree-ring stable isotopes reveal twentieth-century increases in water-use efficiency of *Fagus sylvatica* and *Nothofagus* spp. in Italian and Chilean mountains. *PloS one* 9: e113136.
- Villanueva-Díaz, J., J. Cerano-Paredes, D. Stahle, V. Constante-García, L. Vázquez-Salem, J. Estrada-Ávalos, y J. Benavides. 2010. Árboles longevos de México. *Ensayo. Rev. Cien. For. Méx.* 1: 7-30.
- Xu, Z., C. Chen, J. He, and J. Liu. 2009. Trends and challenges in soil research 2009: linking global climate change to local long-term forest productivity. *J. Soil. Sediment.* 9: 83-88.
- Xu, Y., W. Li, X. Shao, Z. Xu, and P. Nugroho. 2014. Long-term trends in intrinsic water-use efficiency and growth of subtropical *Pinus tabulaeformis* Carr. and *Pinus taiwanensis* Hayata in central China. *J. Soil. Sediment.* 14: 917-927.