

Growth ring components of *Pinus hartwegii* Lindl. at the altitudinal distribution limits in east-central Mexico

Componentes de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* Lindl. en los extremos de su distribución altitudinal en el centro-oriente de México

Yareli Soto-Carrasco¹, J. Jesús Vargas-Hernández^{1*}, Philippe Rozenberg², Armando Gómez-Guerrero¹

¹Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. km 36.5 Carretera México- Texcoco, Montecillo. C. P. 56230. Texcoco, Estado de México. México.

²INRAE, UMR 0588 BIOFOR. 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001, 45075 Ardon Cedex 2. Orléans, France.

*Corresponding author: vargashj@colpos.mx; tel.: +52 595 952 0200 ext. 1469.

Abstract

Introduction: Climate change will have a differential impact on mountain forest growth linked to elevation.

Objective: To evaluate the interrelationships of growth ring components at altitudinal gradient limits of *Pinus hartwegii* Lindl. in three mountains of east-central Mexico.

Materials and methods: We analyzed 295 tree samples from Cofre de Perote, Pico de Orizaba and Monte Tláloc corresponding to the period 1960-2017 with a total of 17 700 observations per variable (ring width and density [TRW, TRD], earlywood [EWW, EWD], latewood [LWW, LWD] and minimum and maximum density [MID, MAD]).

Results and discussion: Growth parameters were higher at the lower limit ($\approx 3\ 500$ m). The correlation of TRW with EWW ($r \geq 0.95$) and LWW ($r \geq 0.78$) was significant ($P < 0.05$). TRD correlated with EWD ($r \geq 0.83$) and MID ($r \geq 0.72$), as well as EWD with MID ($r \geq 0.92$) and LWD with MAD ($r \geq 0.92$). At the upper limit ($\approx 4\ 000$ m), correlations of TRW, EWW and LWW with TRD, EWD and MID were negative ($-0.3 \geq r \geq -0.8$). This may be explained by lower temperatures and growth periods reducing the relative importance of latewood in ring width.

Conclusions: The information provided contributes to understand the dynamics of *P. hartwegii* xylogenesis in response to climate and possible implications for radial growth facing climate change.

Keywords: Pico de Orizaba; Cofre de Perote; Monte Tláloc; radial growth; altitudinal gradient.

Resumen

Introducción: El cambio climático repercutirá diferencialmente en el crecimiento de los bosques de montaña con respecto a la elevación.

Objetivo: Evaluar las interrelaciones de los componentes de los anillos de crecimiento en los extremos del gradiente altitudinal de *Pinus hartwegii* Lindl. en tres montañas del centro-oriente de México.

Materiales y métodos: Se analizaron 295 muestras de árboles del Cofre de Perote, Pico de Orizaba y Monte Tláloc correspondientes al periodo 1960-2017 con un total de 17 700 observaciones por variable (anchura y densidad del anillo [ATA, DTA], de madera temprana [AEW, DEW], tardía [ALW, DLW] y densidad mínima y máxima [DMI, DMA]).

Resultados y discusión: Los parámetros de crecimiento fueron mayores en el extremo inferior ($\approx 3\ 500$ m). La correlación de ATA con AEW ($r \geq 0.95$) y ALW ($r \geq 0.78$) fue significativa ($P < 0.05$). La DTA se correlacionó con DEW ($r \geq 0.83$) y DMI ($r \geq 0.72$), así como DEW con DMI ($r \geq 0.92$) y DLW con DMA ($r \geq 0.92$). En el extremo superior ($\approx 4\ 000$ m), las correlaciones de ATA, AEW y ALW con DTA, DEW y DMI fueron negativas ($-0.3 \geq r \geq -0.8$). Esto puede explicarse por menores temperaturas y periodos de crecimiento que reducen la importancia relativa de la madera tardía en la amplitud del anillo.

Conclusiones: La información generada contribuye a entender la dinámica de la xilogenénesis de *P. hartwegii* en respuesta al clima y sus posibles implicaciones en el crecimiento radial ante el cambio climático.

Palabras clave: Pico de Orizaba; Cofre de Perote; Monte Tláloc; crecimiento radial; gradiente altitudinal.

Introduction

Wood formation is closely related to functional processes associated with water and nutrient transport, carbon storage and mechanical support, among others (Correa-Díaz, Gómez-Guerrero, Vargas-Hernández, Rozenberg, & Horwath, 2020). The characteristics of radial growth rings reflect the physiological conditions of the tree during wood formation, in terms of xylem cell size and cell wall thickness. This provides indirect information on xylem hydraulic function, carbon sequestration capacity and water economy during the life of the tree (Babst, Bouriaud, Alexander, Trouet, & Frank, 2014; Speer, 2010). Growth rings in woody species act as natural records of climate and xylem formation, reflecting tree functions (Mendivelso, Camarero, & Gutierrez, 2016; Rathgeber, 2017). Retrospective studies documenting this xylem-recorded information are essential for understanding the effects of climate on the response of woody species on temporal and spatial scales (Düthorn, Schneider, Günther, Gläser, & Esper, 2016), especially in mountain forest ecosystems where strong environmental gradients exist.

Growth ring density reflects the biomass present in a given volume of wood (Morgado-González et al., 2019). The density profile of each ring reveals the typical pattern of earlywood and latewood, corresponding to the main growth periods (Morgado-González et al., 2019). However, the combination of ring width and ring density allows a clearer understanding of biomass determinism and functional implications for the tree (Björklund et al., 2017).

High montane forests in Mexico are dominated by *Pinus hartwegii* Lindl. which defines the altitudinal limit of trees (Franco-Maass, Regil-García, & Ordóñez-Díaz, 2016). In its natural habitat it covers a range of 600 to 700 m in elevation (from 3 500 to 4 200 m) (Gómez-Guerrero et al., 2013; Silva, Gómez-Guerrero, Doane, & Horwath, 2015). The ecological conditions where it grows and its biological characteristics provide an ideal environment to study the behavior of trees under climate change (Gómez-Guerrero et al., 2013; Silva et al., 2015). Some studies report that maximum density in latewood and minimum density in earlywood are influenced by elevation and cambial age, also relating to processes of water transport, nutrients, and mechanical support of the tree; other studies also mention mountain aspect as an important variable (Morgado-González et al., 2019). This interaction suggests that differential responses in radial growth and its relationships with density and growth ring components in forest landscape should be expected according to site elevation. These differences might be more noticeable at the limits of the altitudinal distribution of species (Morgado-González et al., 2019).

Introducción

La formación de madera está estrechamente relacionada con procesos funcionales asociados al transporte de agua y nutrientes, almacenamiento de carbono y soporte mecánico, entre otros (Correa-Díaz, Gómez-Guerrero, Vargas-Hernández, Rozenberg, & Horwath, 2020). Las características de los anillos de crecimiento radial reflejan las condiciones fisiológicas del árbol durante la formación de madera, en términos del tamaño de las células del xilema y grosor de la pared celular. Esto proporciona información indirecta del funcionamiento hidráulico del xilema, capacidad de captura de carbono y economía del agua durante la vida del árbol (Babst, Bouriaud, Alexander, Trouet, & Frank, 2014; Speer, 2010). Los anillos de crecimiento en especies leñosas actúan como registros naturales del clima y de la formación del xilema, por lo que reflejan el funcionamiento de los árboles (Mendivelso, Camarero, & Gutierrez, 2016; Rathgeber, 2017). Los estudios retrospectivos que documentan esta información registrada en el xilema son esenciales para comprender los efectos del clima en la respuesta de las especies leñosas en escalas temporales y espaciales (Düthorn, Schneider, Günther, Gläser, & Esper, 2016), especialmente en ecosistemas forestales de montaña donde existen fuertes gradientes ambientales.

La densidad de los anillos de crecimiento refleja la biomasa seca presente en un determinado volumen de madera (Morgado-González et al., 2019). El perfil de densidad de cada anillo revela el patrón típico de madera temprana y madera tardía, que corresponde a los principales periodos de crecimiento (Morgado-González et al., 2019). No obstante, la combinación de parámetros de anchura y densidad de anillos permite entender más claramente el determinismo de la biomasa y las implicaciones funcionales para el árbol (Björklund et al., 2017).

En los bosques de alta montaña de México domina *Pinus hartwegii* Lindl. que define el límite altitudinal arbóreo (Franco-Maass, Regil-García, & Ordóñez-Díaz, 2016). En su hábitat natural cubre una franja de 600 a 700 m en elevación (desde los 3 500 a los 4 200 m) (Gómez-Guerrero et al., 2013; Silva, Gómez-Guerrero, Doane, & Horwath, 2015). Las condiciones ecológicas donde crece y sus características biológicas ofrecen un ambiente idóneo para investigar el comportamiento de los árboles ante el cambio climático (Gómez-Guerrero et al., 2013; Silva et al., 2015). Algunos estudios indican que la densidad máxima en madera tardía y densidad mínima en madera temprana son influenciados por la elevación y la edad cambial, relacionándose también con procesos de transporte de agua, nutrientes y soporte mecánico del árbol; otros estudios también señalan a la exposición como variable importante (Morgado-González et al., 2019). Esta interacción sugiere que se deben esperar respuestas diferenciales en crecimiento radial y en sus

The objectives of this study were to evaluate the change of radial growth and ring components at the limits of the altitudinal distribution of *P. hartwegii* in the Cofre de Perote, Pico de Orizaba and Monte Tláloc mountains of east-central Mexico, and to determine the effect of elevation on the interrelationships of radial growth and ring components. As a general hypothesis, it was proposed that, for the three mountains, radial growth is greater at the lower altitudinal limit and that interrelationships with growth ring components similarly change with elevation.

Materials and methods

Location of sampled populations

Natural populations of *P. hartwegii* were sampled in December 2018 at the limits of its altitudinal distribution, 3 500 m (lower) and 4 000 m (upper), in the Cofre de Perote, Pico de Orizaba, and Monte Tláloc mountains in the states of Veracruz, Puebla, and Mexico, respectively (Figure 1). Environmental conditions in the three mountains are similar regarding climate, soils, topography, and vegetation cover (Table 1). The climate of the study areas is type C(w) semi-cold humid with summer rainfall (García, 2004). Soils correspond to humic Andosol, umbric Andosol and Leptosol units (IUSS Working Group WRB, 2015).

Pure natural stands were located on each mountain where mature and dominant trees of the species were selected. The specific elevation of each stand varied slightly, due to the natural spatial distribution of vegetation; for the purposes of the study, elevations are referred to as 'lower' and 'upper' (Table 1). Two sampling stands were selected at each site with a minimum spacing of 300 m in a straight line.

relaciones con la densidad y los componentes del anillo de crecimiento en el paisaje forestal, de acuerdo con la elevación del sitio. Estas diferencias podrían ser más notorias en los extremos de la distribución altitudinal de las especies (Morgado-González et al., 2019).

Los objetivos del estudio fueron evaluar el cambio del crecimiento radial y de los componentes del anillo en los extremos de la distribución altitudinal de *P. hartwegii* en las montañas Cofre de Perote, Pico de Orizaba y Monte Tláloc del centro-oriente de México, y determinar el efecto de la elevación en las interrelaciones del crecimiento radial y los componentes del anillo. Como hipótesis general se planteó que, en las tres montañas, el crecimiento radial es mayor en el extremo altitudinal inferior y que las interrelaciones con los componentes del anillo de crecimiento se modifican con la elevación de manera similar.

Materiales y métodos

Localización de poblaciones muestreadas

En diciembre del 2018 se muestrearon poblaciones naturales de *P. hartwegii* en los extremos de su distribución altitudinal, 3 500 m (inferior) y 4 000 m (superior), en las montañas Cofre de Perote, Pico de Orizaba y Monte Tláloc en los estados de Veracruz, Puebla y México, respectivamente (Figura 1). Las condiciones ambientales en las tres montañas son similares respecto al clima, suelos, topografía y cobertura vegetal (Cuadro 1). El clima de las zonas de estudio es tipo C(w) semifrío húmedo con lluvias en verano (García, 2004). Los suelos corresponden a unidades de Andosol húmico, Andosol úmbrico y Leptosol (IUSS Working Group WRB, 2015).

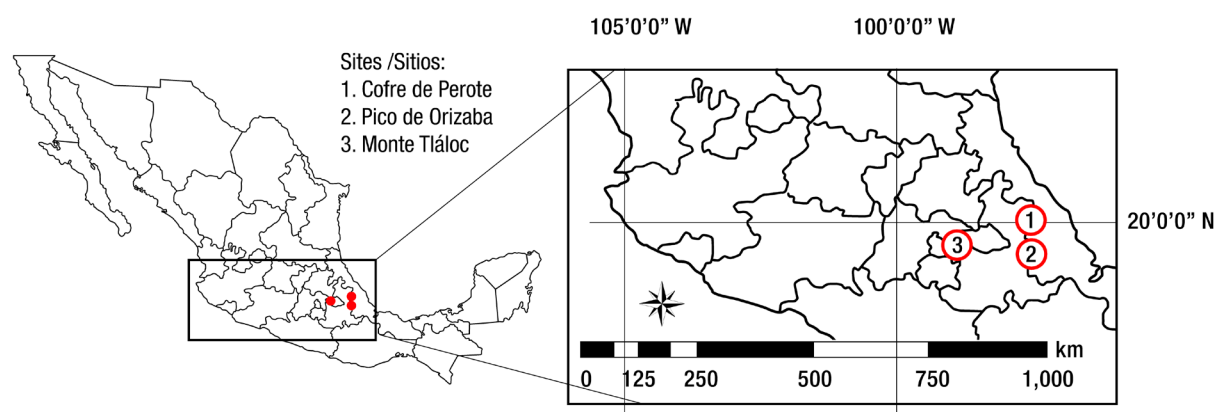


Figure 1. Geographic location of the three mountains of the Transmexican Neovolcanic System with natural populations of *Pinus hartwegii* sampled at the altitudinal limits ($\approx 3\,500\text{--}4\,000\text{ m}$) of their natural distribution (information taken and modified from Gómez-Guerrero et al., 2013).

Figura 1. Localización geográfica de las tres montañas del Sistema Neovolcánico Transmexicano con las poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* muestreadas en los extremos altitudinales ($\approx 3\,500\text{--}4\,000\text{ m}$) de su distribución natural (información tomada y modificada de Gómez-Guerrero et al., 2013).

Table 1. Geographic characteristics and environmental conditions of *Pinus hartwegii* sampling sites.
Cuadro 1. Características geográficas y condiciones ambientales de los sitios de muestreo de *Pinus hartwegii*.

Mountain/ Montaña	Altitudinal limit/ Extremo altitudinal	Site/ Sito	Latitude (N)/ Latitud (N)	Longitude (O)/ Longitud (O)	Elevation (m)/ Elevación (m)	Annual precipitation ¹ (mm)/ Precipitación anual ¹ (mm)	Mean annual temperature ¹ (°C)/ Temperatura media anual ¹ (°C)	Samples ² / Muestras ²
Cofre de Perote	lower/ inferior	1	19° 31.130'	97° 09.462'	3 506	1 540	9.13	48
	upper/ superior	2	19° 29.303'	97° 09.050'	4 076	2 062	6.79	49
Pico de Orizaba	lower/ inferior	1	19° 00.230'	97° 20.117'	3 517	1 427	9.16	49
	upper/ superior	2	19° 00.117'	97° 17.487'	4 178	1 773	5.66	50
Monte Tlálloc	lower/ inferior	1	19° 24.123'	98° 44.326'	3 533	1 022	9.84	50
	upper/ superior	2	19° 24.427'	98° 43.677'	4 004	1 152	7.36	49

¹Climate data extracted from the Climate NA V6.21 platform (Wang, Hamann, Spittlehouse, & Carroll, 2016). / ¹Datos climáticos extraídos de la plataforma Climate NA V6.21 (Wang, Hamann, Spittlehouse, & Carroll, 2016).

²Usable samples after densitometric analysis. / ²Muestras útiles después del procesamiento densitométrico.

Sample collection and analysis

We selected 25 mature, dominant, healthy, adult trees at each stand, with a vigorous crown, straight stem and without defects or physical damage (Villanueva-Díaz et al., 2007). From each tree a 5 mm diameter wood core was collected using an increment borer, at 1.30 m height, up to the center of the stem and in a perpendicular orientation to the soil slope to avoid compression wood. Wood cores were stored in open polycarbonate boxes to allow moisture loss, and dried at room temperature in the laboratory.

Samples were sawn about 2 mm thick, and resin was extracted with a pentane bath (C₅H₁₂) for 48 h. The samples were dried again and exposed to X-rays with the procedure described by Mothe, Duchanois, Zannier, and Leban (1998). X-ray images (negatives) were scanned at 4 000 dpi to acquire microdensity profiles using WINDENDRO® (Windendro 2008e Regent instruments Canada Inc.).

Microdensity profiles were visually verified, compared with the sawn samples, and dated to identify the year of formation of each growth ring. According to the procedures described by Rozenberg et al. (2012), for each ring, the following variables were obtained: total ring width (TRW) (mm), of earlywood (EWW), and latewood (LWW); and total ring density (TRD), of earlywood (EWD), latewood (LWD), minimum (MID),

En cada montaña se localizaron rodales naturales puros en los que se seleccionaron árboles adultos y dominantes de la especie. La elevación específica de cada rodal varió ligeramente, debido a la distribución espacial natural de la vegetación; para fines del estudio, las elevaciones se refieren como 'inferior' y 'superior' (Cuadro 1). En cada sitio se seleccionaron dos rodales de muestreo con una separación mínima de 300 m en línea recta.

Obtención y procesamiento de muestras

En cada rodal se seleccionaron 25 árboles adultos maduros, dominantes, sanos, con copa vigorosa, fuste recto y sin defectos o daños físicos (Villanueva-Díaz et al., 2007). De cada árbol se recolectó un núcleo de madera de 5 mm de diámetro con taladro de incremento, a 1.30 m de altura, hasta el centro del tronco y en orientación perpendicular a la pendiente del terreno para evitar la madera de compresión. Los núcleos de madera se almacenaron en cajas de policarbonato abiertas para permitir la pérdida de humedad; en laboratorio se secaron a temperatura ambiente.

Las muestras se aserraron a un espesor aproximado de 2 mm y la resina se extrajo con un baño de pentano (C₅H₁₂) durante 48 h. Las muestras se secaron nuevamente y se expusieron a rayos X con el procedimiento descrito por Mothe, Duchanois, Zannier, y Leban (1998). Las imágenes (negativos) de rayos X se escanearon a 4 000 ppp para adquirir los perfiles de microdensidad

and maximum (MAD) density ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$). Five profiles were excluded from the analysis because the ring boundaries were undefined due to an oblique grain angle, which slightly reduced the sample size at some sites (Table 1).

Analysis of densitometric data

Densitometric data were fitted with the residual method to remove the effect of cambial age, using independent models for each location (Rozenberg et al., 2020). Rings close to the pith were excluded in the analysis to avoid variation due to juvenile effect (Cerano-Paredes et al., 2016). Since the last ring (2018) had not been fully formed, it was also not included in the analysis. Based on these criteria and availability of instrumental climate data, it was determined that the most appropriate period to distinguish the effects of climatic factors was from 1960 to 2017.

With the average values of the growth ring components per tree, a two-way ANOVA was carried out with the MIXED procedure of SAS version 9.4 (SAS Institute, 2013), to estimate average values per location and evaluate the effect of elevation, mountain, and their interaction. Subsequently, the Pearson correlation coefficient was estimated separately for each location with the purpose of analyzing the interrelationships between annual radial growth and the components of the growth ring. The homogeneity of the structure of correlations between elevations and mountains was compared using the Chi-square test (Rathgeber, 2017).

Results

Growth ring traits

The average value of growth ring components corresponding to the period 1960-2017 was different between mountains and altitudinal limits ($P \leq 0.05$), except for EWD (Table 2). Table 3 shows that narrower growth rings (TRW and EWW), but with higher LWW and density (TRD, EWD, LWD, MID and MAD) were found on Pico de Orizaba than on the other mountains. The average value of ring traits in Cofre de Perote and Monte Tláloc were similar, except EWD and MID which are 6.7 % and 4.1 % lower in Monte Tláloc.

Regarding elevation, Table 4 shows higher average radial growth with wider growth rings at the lower altitudinal limit, due to greater earlywood and latewood formation than at the upper limit. Average ring density was also higher at the lower limit, mainly due to higher LWD and MAD, as EWD was unchanged and MID was slightly higher at the upper limit. The effect of elevation was similar in the three mountains, except for TRW, EWW, LWW and MID in Pico de Orizaba where elevation did not affect them (Figure 2).

utilizando WINDENDRO® (Windendro 2008e Regent instruments Canada Inc.).

Los perfiles de microdensidad se verificaron visualmente, se compararon con las muestras aserradas y se dataron para identificar el año de formación de cada anillo de crecimiento. De acuerdo con los procedimientos descritos por Rozenberg et al. (2012), para cada anillo, se obtuvieron las variables siguientes: anchura (mm) total del anillo (ATA), de madera temprana (AEW) y de madera tardía (ALW); y densidad ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) total del anillo (DTA), de madera temprana (DEW), de madera tardía (DLW), mínima (DMI) y máxima (DMA). Cinco perfiles se excluyeron del análisis porque los límites de los anillos estaban indefinidos debido a un ángulo de grano oblicuo, lo que redujo ligeramente el tamaño de muestra en algunos sitios (Cuadro 1).

Análisis de datos densitométricos

Los datos densitométricos se ajustaron con el método de residuales para remover el efecto de la edad cambial, utilizando modelos independientes para cada localidad (Rozenberg et al., 2020). En el análisis se excluyeron los anillos cercanos a la médula para evitar la variación por el efecto juvenil (Cerano-Paredes et al., 2016). Dado que el último anillo (2018) no se había formado completamente, tampoco se incluyó en el análisis. Con base en estos criterios y la disponibilidad de datos climáticos instrumentales, se determinó que el periodo más adecuado para distinguir los efectos de los factores climáticos era de 1960 a 2017.

Con los valores promedio de los componentes de los anillos de crecimiento por árbol se realizó un análisis de varianza de dos vías con el procedimiento MIXED de SAS versión 9.4 (SAS Institute, 2013), para estimar valores promedio por localidad y evaluar el efecto de los factores elevación, montaña y su interacción. Posteriormente, por localidad, se estimó el coeficiente de correlación de Pearson con el propósito de analizar las interrelaciones entre el crecimiento radial anual y los componentes del anillo de crecimiento. La homogeneidad de la estructura de correlaciones entre elevaciones y montañas se comparó mediante la prueba Chi-cuadrada (Rathgeber, 2017).

Resultados

Características de los anillos de crecimiento

El valor promedio de los componentes de los anillos de crecimiento correspondientes al periodo 1960-2017 fue diferente entre montañas y extremos altitudinales ($P \leq 0.05$), con excepción de DEW (Cuadro 2). El Cuadro 3 muestra que en el Pico de Orizaba se encontraron anillos de crecimiento más angostos (ATA y AEW), pero con mayor ALW y densidad (DTA, DEW, DLW, DMI y

Table 2. Statistical significance (P-value) of the effect of mountain, elevation, and their interaction on mean values of growth ring components of *Pinus hartwegii* during 1960-2017.**Cuadro 2. Significancia estadística (valor P) del efecto de montaña, elevación y su interacción en los valores promedio de los componentes de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* durante 1960-2017.**

Factor	gl	TRW/ ATA	EWW/ AEW	LWW/ ALW	TRD/ DTA	EWD/ DEW	LWD/ DLW	MID/ DMI	MAD/ DMA
Mountain / Montaña	2	0.0023	<0.0001	0.0108	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Elevation / Elevación	1	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.6939	<0.0001	0.0229	<0.0001
Mountain*elevation / Montaña*Elevación	2	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.2318	0.2647	0.2329	0.0419	0.0617

TRW = total ring width, EWW = earlywood width, LWW = latewood width, TRD = ring density, EWD = earlywood density, LWD = latewood density, MID = minimum ring density and MAD = maximum ring density.

ATA = ancho total del anillo, AEW = ancho de madera temprana, ALW = ancho de madera tardía, DTA = densidad del anillo, DEW = densidad de madera temprana, DLW = densidad de madera tardía, DMI = densidad mínima del anillo y DMA = densidad máxima del anillo.

Table 3. Average value of growth ring components of *Pinus hartwegii* during 1960-2017 in three mountains of east-central Mexico.**Cuadro 3. Valor promedio de los componentes de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* durante 1960-2017 en tres montañas del centro-orienté de México.**

Mountain / Montaña	Width (mm)/Anchura (mm)			Density (g·cm ⁻³)/Densidad (g·cm ⁻³)				
	TRW/ ATA	EWW/ AEW	LWW/ ALW	TRD/ DTA	EWD/ DEW	LWD/ DLW	MID/ DMI	MAD/ DMA
Cofre de Perote	2.80 a (0.06)	2.12 a (0.04)	0.70 b (0.02)	0.488 b (0.005)	0.444 b (0.005)	0.626 b (0.006)	0.384 b (0.005)	0.684 b (0.006)
Pico de Orizaba	2.53 b (0.06)	1.76 b (0.04)	0.79 a (0.02)	0.523 a (0.005)	0.465 a (0.005)	0.660 a (0.006)	0.407 a (0.005)	0.719 a (0.006)
Monte Tlálóc	2.74 a (0.06)	2.06 a (0.04)	0.71 b (0.02)	0.472 b (0.005)	0.420 c (0.005)	0.622 b (0.006)	0.360 c (0.005)	0.686 b (0.006)

TRW = total ring width, EWW = earlywood width, LWW = latewood width, TRD = ring density, EWD = earlywood density, LWD = latewood density, MID = minimum ring density and MAD = maximum ring density. Different letters indicate statistical differences in growth ring components between mountains, based on Tukey's mean comparison test ($P = 0.05$). The standard error (\pm) of the mean ($n = 97$ to 99) is indicated in parentheses.

ATA = ancho total del anillo, AEW = ancho de madera temprana, ALW = ancho de madera tardía, DTA = densidad del anillo, DEW = densidad de madera temprana, DLW = densidad de madera tardía, DMI = densidad mínima del anillo y DMA = densidad máxima del anillo. Letras distintas indican diferencias estadísticas de los componentes de los anillos de crecimiento entre montañas, con base en la prueba de comparación de medias de Tukey ($P = 0.05$). El error estándar (\pm) de la media ($n = 97$ a 99) se indica entre paréntesis.

Table 4. Mean value of growth ring components of *Pinus hartwegii* from 1960-2017 at altitudinal distribution limits in the mountains Pico de Orizaba, Cofre de Perote and Monte Tláloc.

Cuadro 4. Valor promedio de los componentes de los anillos de crecimiento de *Pinus hartwegii* durante 1960-2017 en los extremos de su distribución altitudinal en las montañas Pico de Orizaba, Cofre de Perote y Monte Tláloc.

Altitudinal limit / Extremo altitudinal	Width (mm)/Anchura (mm)			Density (g.cm ⁻³)/Densidad (g.cm ⁻³)				
	TRW/ ATA	EWW/ AEW	LWW/ ALW	TRD/ DTA	EWD/ DEW	LWD/ DLW	MID/ DMI	MAD/ DMA
Lower (≈3 500 m)/ Inferior (≈3 500 m)	3.25 a (0.06)	2.37 a (0.04)	0.92 a (0.02)	0.507 a (0.005)	0.444 a (0.005)	0.662 a (0.006)	0.377 b (0.005)	0.731 a (0.006)
Upper (≈4 000 m)/ Superior (≈4 000 m)	2.13 b (0.05)	1.59 b (0.04)	0.55 b (0.02)	0.482 b (0.004)	0.442 a (0.004)	0.610 b (0.005)	0.390 a (0.004)	0.662 b (0.005)

TRW = total ring width, EWW = earlywood width, LWW = latewood width, TRD = ring density, EWD = earlywood density, LWD = latewood density, MID = minimum ring density and MAD = maximum ring density. Different letters indicate statistical differences of growth ring components by elevation effect, based on Tukey's mean comparison test ($P = 0.05$). The standard error (\pm) of the mean is indicated in parentheses ($n = 147$ and 148).

ATA = ancho total del anillo, AEW = ancho de madera temprana, ALW = ancho de madera tardía, DTA = densidad del anillo, DEW = densidad de madera temprana, DLW = densidad de madera tardía, DMI = densidad mínima del anillo y DMA = densidad máxima del anillo. Letras diferentes indican diferencias estadísticas de los componentes de los anillos de crecimiento por efecto de la elevación, con base en la prueba de comparación de medias de Tukey ($P = 0.05$). Entre paréntesis se indica el error estándar (\pm) de la media ($n = 147$ y 148).

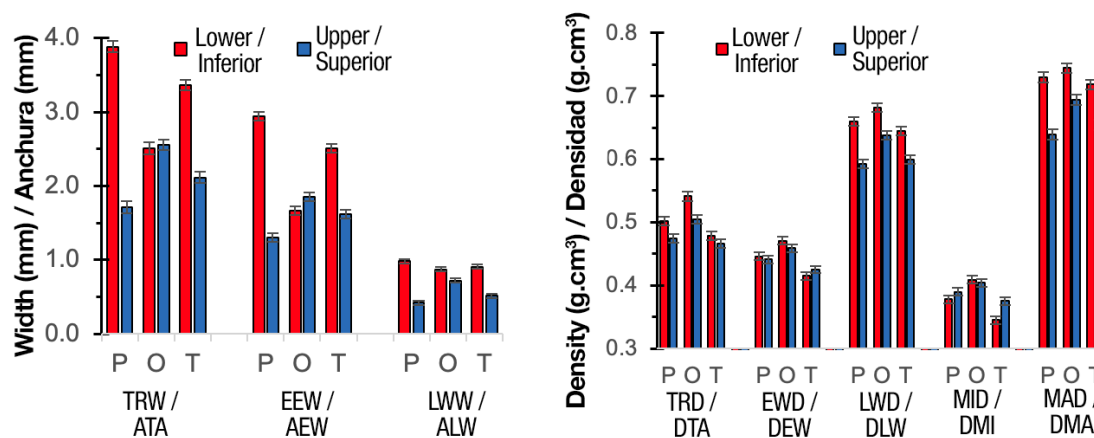


Figure 2. Average value of width (a) and density (b) components of growth rings from 1960-2017 at the lower (≈3 500 m) and upper (≈4 000 m) limits of the altitudinal distribution of *Pinus hartwegii* in the Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) and Monte Tláloc (T) mountains. TRW = total ring width, EWW = earlywood width, LWW = latewood width, TRD = ring density, EWD = earlywood density, LWD = latewood density, MID = minimum ring density and MAD = maximum ring density.

Figura 2. Valor promedio de los componentes de anchura (a) y densidad (b) de los anillos de crecimiento durante 1960-2017 en los extremos inferior (≈3 500 m) y superior (≈4 000 m) de la distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tláloc (T). ATA = ancho total del anillo, AEW = ancho de madera temprana, ALW = ancho de madera tardía, DTA = densidad del anillo, DEW = densidad de madera temprana, DLW = densidad de madera tardía, DMI = densidad mínima del anillo y DMA = densidad máxima del anillo.

Correlation structure between growth ring traits

Table 5 shows the correlation matrix between ring width and ring density traits; the Chi-square test indicated that the correlation structure was not homogeneous at the altitudinal distribution limits of *P. hartwegii*. The strong positive correlation of TRW with EWW ($r \geq 0.95$) was similar at both altitudinal limits, but the correlation of these with LWW was higher at the lower limit.

Correlations of TRD with EWD ($r \geq 0.82$), EWD with MID ($r \geq 0.92$) and LWD with MAD ($r \geq 0.91$) were also homogeneous at the two altitudinal limits. At the upper limit, correlation of TRD with MID ($r \geq 0.72$) was higher and with LWD ($r \geq 0.20$) and MAD ($r \geq 0.07$) was heterogeneous (Table 5). Correlations of width variables (TRW, EWW and LWW) with density variables (TRD, EWD, LWD, MID and MAD) showed a different structure at the two limits. At the lower limit, TRW, EWW and LWW had a weak, positive or negative correlation ($-0.35 \leq r \leq 0.35$) with TRD, EWD and MID, while, at the upper end, correlations with TRD and EWD were negative ($-0.82 \leq r \leq -0.17$); furthermore, correlations of LWD and MAD with TRW, EWW and LWW at the lower limit of Pico de Orizaba and with LWW at the upper limit of Monte Tlalóc were not significant ($P > 0.05$). At the upper limit, correlations between growth and density were negative for earlywood components (EWD and MID), and positive for latewood components (LWD and MAD).

The structure of correlations was also heterogeneous between mountains; Cofre de Perote and Monte Tlalóc contributed more to this heterogeneity at the lower limit, and Pico de Orizaba and Monte Tlalóc at the upper limit. A more homogeneous structure of correlations between altitudinal limits was found in Pico de Orizaba (Table 5).

Discussion

Differences in growth ring traits

The effect of elevation on radial growth and growth ring components of *P. hartwegii* was significant, with rings 50 % wider and 5 % denser at the lower limit ($\approx 3\,500$ m) of the altitudinal gradient from 1960-2017. Morgado-González et al. (2019) describe similar results for this species, with smaller average ring width and density with increasing site elevation. For *Larix decidua* Mill., Rozenberg et al. (2020) also reported higher average ring width and density at the lower limit of the altitudinal gradient. However, in *Fagus sylvatica* Lipsky a compensatory effect of elevation was found, reflecting higher average growth and lower wood density at the lower limit of the gradient (Topaloğlu, Ay, Altun, & Serdar, 2016).

DMA) que en las otras montañas. Las características promedio de los anillos en el Cofre de Perote y Monte Tlalóc fueron similares, excepto DEW y DMI que son 6.7 % y 4.1 % menores en el Monte Tlalóc.

Con respecto a la elevación, el Cuadro 4 señala que hubo mayor crecimiento radial promedio con anillos de crecimiento más amplios en el extremo altitudinal inferior, debido a una mayor formación de madera temprana y tardía que en el extremo superior. La densidad promedio de los anillos también fue mayor en el extremo inferior, debido fundamentalmente a mayor DLW y DMA, ya que DEW no se modificó y DMI fue ligeramente mayor en el extremo superior. El efecto de la elevación fue similar en las tres montañas, excepto para ATA, AEW, ALW y DMI en el Pico de Orizaba donde no fueron afectadas por la elevación (Figura 2).

Estructura de correlaciones entre características del anillo de crecimiento

El Cuadro 5 muestra la matriz de correlaciones entre las características de anchura y densidad del anillo; la prueba Chi-cuadrada indicó que la estructura de correlaciones no fue homogénea en los extremos de distribución altitudinal de *P. hartwegii*. La fuerte correlación positiva de ATA con AEW ($r \geq 0.95$) fue similar en los dos extremos altitudinales, pero la correlación de estas con ALW fue mayor en el extremo inferior.

Las correlaciones de DTA con DEW ($r \geq 0.82$), DEW con DMI ($r \geq 0.92$) y DLW con DMA ($r \geq 0.91$) también fueron homogéneas en los dos extremos altitudinales. En el extremo superior, la correlación de DTA con DMI ($r \geq 0.72$) fue mayor y con DLW ($r \geq 0.20$) y DMA ($r \geq 0.07$) fue heterogénea (Cuadro 5). Las correlaciones de las variables de anchura (ATA, AEW y ALW) con las de densidad (DTA, DEW, DLW, DMI y DMA) mostraron una estructura distinta en los dos extremos. En el extremo inferior, ATA, AEW y ALW tuvieron una correlación débil, positiva o negativa ($-0.35 \leq r \leq 0.35$) con DTA, DEW y DMI, mientras que, en el superior, las correlaciones con DTA y DEW fueron negativas ($-0.82 \leq r \leq -0.17$); además, las correlaciones de DLW y DMA con ATA, AEW y ALW en el extremo inferior del Pico de Orizaba y con ALW en el extremo superior del Monte Tlalóc no fueron significativas ($P > 0.05$). En el extremo superior, las correlaciones entre crecimiento y densidad fueron negativas en componentes de madera temprana (DEW y DMI), y positivas en componentes de madera tardía (DLW y DMA).

La estructura de correlaciones también fue heterogénea entre montañas; el Cofre de Perote y Monte Tlalóc contribuyeron más a esta heterogeneidad en el extremo inferior, y el Pico de Orizaba y Monte Tlalóc en el extremo superior. En el Pico de Orizaba se encontró

Table 5. Matrix of significant correlations ($P \leq 0.05$) between ring width and density components (1960-2017) at the lower ($\approx 3\ 500$ m, below the diagonal) and upper ($\approx 4\ 000$ m, above the diagonal) altitudinal distribution limits of *Pinus hartwegii* in the Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) and Monte Tláloc (T) mountains.

Cuadro 5. Matriz de correlaciones significativas ($P \leq 0.05$) entre componentes de anchura y densidad de los anillos (1960-2017) en los extremos inferior ($\approx 3\ 500$ m, abajo de la diagonal) y superior ($\approx 4\ 000$ m, arriba de la diagonal) de distribución altitudinal de *Pinus hartwegii* en las montañas Cofre de Perote (P), Pico de Orizaba (O) y Monte Tláloc (T).

Variable / Variable		TRW / ATA	EWW / AEW	LWW / ALW	TRD / DTA	EWD / DEW	LWD / DLW	MID / DMI	MAD / DMA
TRW / ATA	P		0.968	0.812	----	-0.580	0.662	-0.629	0.691
	O		0.957	0.779	----	-0.362	0.356	-0.434	0.392
	T		0.966	0.255	-0.521	-0.669	0.569	0.727	0.641
EWW / AEW	P	0.974		0.643	-0.252	-0.633	0.675	-0.680	0.684
	O	0.981		0.578	-0.262	-0.440	0.339	-0.498	0.392
	T	0.975		----	-0.639	-0.764	0.571	-0.815	0.653
LWW / ALW	P	0.863	0.735		----	-0.306	0.455	-0.343	0.511
	O	0.924	0.840		----	----	0.333	----	0.321
	T	0.879	0.783		0.395	0.273	----	----	----
TRD / DTA	P	---	-0.263	---		0.827	0.372	0.731	0.382
	O	---	---	---		0.939	0.642	0.872	0.554
	T	---	---	0.355		0.942	---	0.856	---
EWD / DEW	P	---	-0.306	---	0.860		---	0.949	---
	O	---	-0.289	---	0.870		0.420	0.963	0.329
	T	---	---	---	0.878		---	0.938	-0.316
LWD / DLW	P	---	---	---	---	---		-0.252	0.966
	O	0.525	0.502	0.543	0.626	0.414		0.287	0.970
	T	0.582	0.544	0.599	0.522	---		-0.343	0.945
MID / DMI	P	---	-0.296	---	0.716	0.938	-0.266		-0.253
	O	-0.307	-0.353	---	0.754	0.923	---		---
	T	---	---	---	0.829	0.963	---		-0.494
MAD / DMA	P	---	---	---	---	---	0.917	-0.343	
	O	0.629	0.607	0.625	0.576	0.307	0.939	---	
	T	0.711	0.670	0.694	0.468	---	0.926	---	

TRW = total ring width, EWW = earlywood width, LWW = latewood width, TRD = ring density, EWD = earlywood density, LWD = latewood density, MID = minimum ring density and MAD = maximum ring density. Values in 'bold' indicate homogeneous correlations between elevations and mountains. The absence of values indicates a non-significant correlation. Cells with gray background identify correlations between ring width and ring density components.

ATA = ancho total del anillo, AEW = ancho de madera temprana, ALW = ancho de madera tardía, DTA = densidad del anillo, DEW = densidad de madera temprana, DLW = densidad de madera tardía, DMI = densidad mínima del anillo y DMA = densidad máxima del anillo. Los valores en 'negritas' indican correlaciones homogéneas entre elevaciones y montañas. La ausencia de valores indica correlación no significativa. En las celdas con fondo gris se identifican las correlaciones entre anchura y densidad de componentes del anillo.

Dissimilarities in radial growth between altitudinal limits may be due to differences in temperature and growing season. Data derived from the Climate NA model (Wang et al., 2016) show that, in the study mountains, at the lower altitudinal limit of *P. hartwegii* forests, mean temperature is 3 °C higher and the frost-free period in the year is 64 days longer than at the upper limit. Although high mountain species are adapted to low temperatures, mean annual temperature (6 °C) at the upper limit may not be enough to reach the optimal level of photosynthesis, which only occurs at times of maximum irradiance (Körner, 2012; Sanfuentes, Sierra-Almeida, & Cavieres, 2012). A suboptimal temperature, together with a shorter favorable growth period, is reflected in narrower growth rings and lower average density, as pointed out by Cerrato et al. (2019) in *Pinus cembra* L. The results show that there are better growth conditions at the lower limit of the gradient, which allow trees to modulate the xylem function more effectively, favoring hydraulic conductivity, growth, structural support, and carbon accumulation (Cerrato et al., 2019). In contrast, at the upper limit, the response emphasizes the hydraulic function, similar to that reported by Camarero, Rozas, and Olano (2014) in *Juniperus thurifera* L.

Studies in other conifers show that reduced soil moisture (due to lower precipitation, water freezing, or lower retention capacity) induces latewood formation, with smaller diameter tracheids and greater cell wall thickness, to maintain the xylem hydraulic function (Camarero et al., 2014; Moyes, Castanha, Germino, & Kueppers, 2013).

Differences in radial growth and density among mountains are also related to differences under environmental conditions. Narrower rings were found at Pico de Orizaba, but with a higher proportion of latewood and higher average density and component densities, including minimum and maximum ring density (Table 3), which could be related to an earlier transition to latewood formation and a shorter growth period, as suggested by the estimated climatic data. This mountain had a mean annual temperature (and during the frost-free period) 1 to 2 °C lower than the others; in addition, the frost-free period was 56 days shorter, starting 44 days later and ending 12 days earlier than in the other mountains, which may explain the higher relative proportion of latewood and higher ring density. The lower temperature at the top of Pico de Orizaba could explain the higher MAD (at the end of the growing season), to reduce cavitation risks at that time of the year, when the greatest temperature drop occurs (Arias, Bucci, Scholz, & Goldstein, 2015; Scholz, Bucci, Arias, Meinzer, & Goldstein, 2012).

una estructura de correlaciones más homogénea entre los extremos altitudinales (Cuadro 5).

Discusión

Diferencias en las características de los anillos de crecimiento

El efecto de la elevación en el crecimiento radial y en los componentes del anillo de crecimiento de *P. hartwegii* fue significativo, con anillos 50 % más amplios y 5 % más densos en el extremo inferior ($\approx 3\ 500$ m) del gradiente altitudinal durante 1960-2017. Morgado-González et al. (2019) describen resultados similares para esta especie, con anchura y densidad promedio del anillo menores al aumentar la elevación del sitio. En *Larix decidua* Mill., Rozenberg et al. (2020) también registraron mayor anchura y densidad promedio del anillo en el extremo inferior del gradiente altitudinal; sin embargo, en *Fagus sylvatica* Lipsky se encontró un efecto compensatorio de la elevación que se reflejó en mayor crecimiento promedio y menor densidad de madera en el extremo inferior del gradiente (Topaloğlu, Ay, Altun, & Serdar, 2016).

Las disimilitudes de crecimiento radial entre los extremos altitudinales se pueden deber a diferencias en temperatura y en el periodo de crecimiento. Los datos derivados del modelo Climate NA (Wang et al., 2016) muestran que, en las montañas de estudio, en el extremo altitudinal inferior de los bosques de *P. hartwegii*, la temperatura media es 3 °C mayor y el periodo libre de heladas en el año es 64 días más largo que en el extremo superior. Aunque las especies de alta montaña están adaptadas a bajas temperaturas, la temperatura media anual (6 °C) en el extremo superior podría no ser suficiente para alcanzar el nivel óptimo de fotosíntesis, que solo ocurre en los momentos de máxima irradiación (Körner, 2012; Sanfuentes, Sierra-Almeida, & Cavieres, 2012). Una temperatura subóptima, junto con un menor periodo favorable de crecimiento, se refleja en anillos de crecimiento más angostos y con menor densidad promedio, como lo señalan Cerrato et al. (2019) en *Pinus cembra* L. Los resultados indican que existen mejores condiciones de crecimiento en el extremo inferior del gradiente, que permiten a los árboles modular la funcionalidad del xilema con mayor efectividad, privilegiando conductividad hidráulica, crecimiento, soporte estructural y acumulación de carbono (Cerrato et al., 2019). En cambio, en la parte superior, la respuesta prioriza la funcionalidad hidráulica, similar a lo señalado por Camarero, Rozas, y Olano (2014) en *Juniperus thurifera* L.

Interrelationships between radial growth and ring components

In most cool-temperate conifers it is common to find a strong positive relationship between ring width and earlywood and latewood components, as reported by Rozenberg et al. (2020) for *L. decidua* ($r \geq 0.7$). Bjorklund et al. (2017) also indicate positive relationship between average ring density and that of its components for 27 conifer species ($r \geq 0.5$), in addition to a weak negative correlation between ring width and ring density and its components. Negative correlations between wood density and ring width are mentioned in *P. hartwegii* by Morgado-González et al. (2019); however, Correa-Díaz et al. (2020) found that maximum ring density had a positive, although weak ($r = 0.3$), correlation with ring width at Monte Tláloc.

In general, the pattern of correlations between growth ring traits in *P. hartwegii* is similar to that described for other conifers (Björklund et al., 2017; Dalla-Salda, Martínez-Meier, Cochard, & Rozenberg, 2011); however, in this species, the pattern is modified with elevation. At the higher limit, the correlation of TRW with LWW was weaker and the negative correlations of TRW, EWW and LWW with TRD, EWD and MID were stronger (Table 5). This effect is consistent with differences under climate conditions at the gradient limits; low temperatures and short length of the favorable growing season at the upper limit cause latewood to have less relative importance in growth ring width, as has been shown in other species (Correa-Díaz et al., 2020; Duthorn et al., 2016).

On the other hand, the lower photosynthetic capacity at the upper limit of the gradient, associated with lower average temperature, generates greater competition for resources, especially during earlywood formation when shoot growth also occurs (Antonucci et al., 2017; Li et al., 2017). As environmental conditions become harsher, processes associated with energy capture, such as photosynthesis, are reduced to a greater degree (Pompa-García & Venegas-González, 2016). In the upper part, lower temperature and lower soil water availability limit photosynthetic activity as noted by Pompa-García, Camarero, Colangelo, and Gallardo-Salazar (2021) in *Pinus leiophylla* Schl. et Cham. This could explain the stronger negative correlation of TRW and EWW with TRD and EWD at the upper limit of the gradient. This could also explain the difference in magnitude of the correlations of TRW and EWW with LWD and MAD at the upper limit of Pico de Orizaba compared to Cofre de Perote and Monte Tláloc. These correlations were

Los estudios en otras coníferas muestran que la reducción de humedad del suelo (debido a una menor precipitación, al congelamiento del agua o a una menor capacidad de retención) induce la formación de madera tardía, con traqueidas de menor diámetro y mayor grosor de pared celular, para mantener la funcionalidad hidráulica del xilema (Camarero et al., 2014; Moyes, Castanha, Germino, & Kueppers, 2013).

Las diferencias en crecimiento radial y densidad entre montañas también se relacionan con diferencias en condiciones ambientales. En el Pico de Orizaba se encontraron anillos más angostos, pero con mayor proporción de madera tardía y mayor densidad promedio y de sus componentes, incluyendo densidad mínima y máxima del anillo (Cuadro 3), lo cual podría estar relacionado con una transición más temprana a formación de madera tardía y un menor periodo de crecimiento, como lo sugieren los datos climáticos estimados. En esta montaña se registró una temperatura media anual (y durante el periodo libre de heladas) 1 a 2 °C más baja que en las otras; además, el periodo libre de heladas fue 56 días menor, con un inicio 44 días después y una terminación 12 días antes que en las otras montañas, lo que puede explicar la mayor proporción relativa de madera tardía y mayor densidad del anillo. La temperatura más baja en la parte alta del Pico de Orizaba podría explicar la mayor DMA (al final del periodo de crecimiento), para reducir riesgos de cavitación en esa época del año, cuando ocurre el mayor descenso de temperatura (Arias, Bucci, Scholz, & Goldstein, 2015; Scholz, Bucci, Arias, Meinzer, & Goldstein, 2012).

Interrelaciones del crecimiento radial y componentes del anillo

En la mayoría de las coníferas de clima templado-frío es común encontrar una fuerte relación positiva entre la amplitud del anillo y sus componentes de madera temprana y tardía, como lo señalan Rozenberg et al. (2020) para *L. decidua* ($r \geq 0.7$). Bjorklund et al. (2017) también indican relación positiva entre la densidad promedio del anillo y la de sus componentes para 27 especies de coníferas ($r \geq 0.5$), además de una correlación negativa débil entre amplitud y densidad del anillo y sus componentes. En *P. hartwegii*, Morgado-González et al. (2019) mencionan correlaciones negativas entre densidad de la madera y anchura del anillo; sin embargo, Correa-Díaz et al. (2020) encontraron que la densidad máxima del anillo tuvo una correlación positiva, aunque débil ($r = 0.3$), con la anchura del anillo en el Monte Tláloc.

stronger on Pico de Orizaba and Monte Tláloc, where the upper part is cooler. When conditions improve in this more unfavorable zone, earlywood density decreases and latewood density increases; that is, the tree can distribute its resources more efficiently between earlywood and latewood of the ring, to favor conduction functions with larger cells in earlywood, and xylem support functions, with thicker-walled cells in latewood. Under more limiting conditions of Pico de Orizaba, there are fewer possibilities than in Cofre de Perote and Monte Tláloc to distribute resources efficiently.

The lower radial growth of *P. hartwegii* at the upper limit, linked to lower wood density, reflects the effect of limiting factors and response mechanisms of the species to adjust to environmental conditions during wood formation, maintaining xylem functionality (Park & Spiecker, 2005; Rozenberg et al., 2020). These differences at the altitudinal gradient limits of the species help to understand the differential response of its populations to increased temperature and environmental fluctuation associated with climate change. However, more detailed studies regarding phenology of cambial activity are required to understand the process of xylogenesis and to identify possible compensatory mechanisms among the components of the growth ring. These mechanisms would be required to maintain the functions of mechanical support and xylem hydraulic conductivity (Gindl, Grabner, & Wimmer, 2000) in a scenario of greater climate fluctuation occurring at the altitudinal gradient limits of natural distribution of the species.

Conclusions

Radial growth of *Pinus hartwegii* differs between altitudinal gradient limits ($\approx 3\ 500$ to $4\ 000$ m) and between the mountains Cofre de Perote, Monte Tláloc and Pico de Orizaba. The altitudinal effect on ring components coincides with differences in temperature and growing season length, reflecting the presence of adaptive mechanisms in the wood formation process. The results are useful for understanding the dynamics of the processes associated with wood formation and their impact on productivity, hydraulic functioning, and permanence of the species in a context of climate variability associated with the increase in temperature in recent decades. However, more detailed studies of cambium phenology and wood formation at altitudinal gradient limits are required to identify the eco-physiological mechanisms involved in the response of radial growth to fluctuating climate factors.

Acknowledgments

We are grateful for the support of the academic and scientific cooperation program CONACYT-ECOS Nord between Mexico and France through project number

En general, el patrón de correlaciones entre las características de los anillos de crecimiento en *P. hartwegii* es similar al descrito para otras coníferas (Björklund et al., 2017; Dalla-Salda, Martínez-Meier, Cochard, & Rozenberg, 2011); sin embargo, en esta especie, el patrón se modifica con la elevación. En el extremo superior, la correlación de ATA con ALW fue más débil y las correlaciones negativas de ATA, AEW y ALW con DTA, DEW y DMI fueron más fuertes (Cuadro 5). Este efecto es consistente con las diferencias en condiciones climáticas en los extremos del gradiente; las temperaturas bajas y la longitud corta del periodo favorable de crecimiento en el extremo superior ocasionan que la madera tardía tenga menor importancia relativa en la amplitud del anillo de crecimiento, como se ha mostrado en otras especies (Correa-Díaz et al., 2020; Dũthorn et al., 2016).

Por otra parte, la menor capacidad fotosintética en el extremo superior del gradiente, asociada a menor temperatura promedio, genera mayor competencia por recursos, especialmente durante la formación de madera temprana cuando también ocurre el crecimiento de brotes (Antonucci et al., 2017; Li et al., 2017). A medida que las condiciones ambientales son más rigurosas, los procesos asociados a captura de energía, como la fotosíntesis, se reducen en mayor grado (Pompa-García & Venegas-González, 2016). En la parte superior, la menor temperatura y la menor disponibilidad de agua en el suelo limitan la actividad fotosintética como lo señalan Pompa-García, Camarero, Colangelo, y Gallardo-Salazar (2021) en *Pinus leiophylla* Schl. et Cham. Esto podría explicar la correlación negativa más fuerte de ATA y AEW con DTA y DEW en el extremo superior del gradiente. Lo anterior también podría explicar la diferencia en magnitud de las correlaciones de ATA y AEW con DLW y DMA en el extremo superior del Pico de Orizaba con respecto al Cofre de Perote y Monte Tláloc. Estas correlaciones fueron más fuertes en el Pico de Orizaba y Monte Tláloc, donde la parte alta es más fría. Cuando las condiciones mejoran en esta zona más desfavorable, la densidad de madera temprana disminuye y la de madera tardía aumenta; es decir, el árbol puede distribuir sus recursos más eficientemente entre madera temprana y tardía del anillo, para favorecer las funciones de conducción con células más grandes en madera temprana, y las de soporte del xilema, con células con paredes más gruesas en madera tardía. En las condiciones más limitantes del Pico de Orizaba, hay menores posibilidades que en el Cofre de Perote y Monte Tláloc para distribuir los recursos en forma eficiente.

El menor crecimiento radial de *P. hartwegii* en el extremo superior, ligado a una menor densidad de madera, refleja el efecto de los factores limitantes y mecanismos de respuesta de la especie para ajustarse a las condiciones ambientales durante la formación

0276777 'Impacto del cambio climático en la adaptación y plasticidad fenotípica del crecimiento en árboles forestales'-M16A01 'Impact du changement climatique sur la plasticité phénotypique de la microdensité du xylème'.

de madera, manteniendo la funcionalidad del xilema (Park & Spiecker, 2005; Rozenberg et al., 2020). Estas diferencias de la especie en los extremos del gradiente altitudinal ayudan a entender la respuesta diferencial de sus poblaciones ante el aumento de temperatura y fluctuación ambiental asociada al cambio climático. No obstante, se requieren estudios más detallados en relación con la fenología de la actividad cambial para entender el proceso de xilogénesis e identificar posibles mecanismos compensatorios entre los componentes del anillo de crecimiento. Esto con el fin de mantener las funciones de soporte mecánico y conductividad hidráulica del xilema (Gindl, Grabner, & Wimmer, 2000) en un escenario de mayor fluctuación del clima que presentan los extremos del gradiente altitudinal de distribución natural de la especie.

Conclusiones

El crecimiento radial de *Pinus hartwegii* difiere entre los extremos del gradiente altitudinal (≈ 500 a $4\,000$ m) y entre las montañas Cofre de Perote, Monte Tláloc y Pico de Orizaba. El efecto altitudinal sobre los componentes del anillo coincide con las diferencias en temperatura y longitud del periodo de crecimiento, lo cual refleja la presencia de mecanismos adaptativos en el proceso de formación de madera. Los resultados son útiles para entender la dinámica de los procesos asociados con la formación de madera y su repercusión en la productividad, funcionamiento hidráulico y permanencia de la especie en un contexto de variabilidad climática asociada al aumento de temperatura en las últimas décadas. No obstante, se requieren estudios más detallados de la fenología del cámbium y formación de madera en los extremos del gradiente altitudinal, para identificar los mecanismos ecofisiológicos involucrados en la respuesta del crecimiento radial ante la fluctuación de los factores climáticos.

Agradecimientos

Se agradece el apoyo del programa de cooperación académica y científica CONACYT-ECOS Nord entre México y Francia a través del proyecto número 0276777 'Impacto del cambio climático en la adaptación y plasticidad fenotípica del crecimiento en árboles forestales'-M16A01 'Impact du changement climatique sur la plasticité phénotypique de la microdensité du xylème'

End of English version

Fin de la versión en español

References / Referencias

- Antonucci, S., Rossi, S., Deslauriers, A., Morin, H., Lombardi, F., Marchetti, M., & Tognetti, R. (2017). Large-scale estimation of xylem phenology in black spruce through remote sensing. *Agricultural and Forest Meteorology*, 233, 92–100. doi: 10.1016/j.agrformet.2016.11.011
- Arias, N. S., Bucci, S. J., Scholz, F. G., & Goldstein, G. (2015). Freezing avoidance by supercooling in *Olea europaea* cultivars: the role of apoplastic water, solute content and cell wall rigidity. *Plant, Cell & Environment*, 38(10), 2061–2070. doi: 10.1111/pce.12529
- Babst, F., Bouriaud, O., Alexander, R., Trouet, V., & Frank, D. (2014). Toward consistent measurements of carbon accumulation: A multi-site assessment of biomass and basal area increment across Europe. *Dendrochronologia*, 32(2), 153–161. doi: 10.1016/j.dendro.2014.01.002
- Björklund, J., Seftigen, K., Schweingruber, F., Fonti, P., Arx, G., Bryukhanova, M. V., ... Frank, D. C. (2017). Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in Northern Hemisphere conifers. *New Phytologist*, 216(3), 728–740. doi: 10.1111/nph.14639
- Camarero, J. J., Rozas, V., & Olano, J. M. (2014). Minimum wood density of *Juniperus thurifera* is a robust proxy of spring water availability in a continental Mediterranean climate. *Journal of Biogeography*, 41(6), 1105–1114. doi: 10.1111/jbi.12271
- Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Fulé, P. Z., Arreola-Ávila, J. G., Sánchez-Cohen, I., & Valdez-Cepeda, R. D. (2016). Reconstrucción de 350 años de precipitación para el suroeste de Chihuahua, México. *Madera y Bosques*, 15(2), 27–44. doi: 10.21829/myb.2009.1521189
- Cerrato, R., Salvatore, M. C., Gunnarson, B. E., Linderholm, H. W., Carturan, L., Brunetti, M., De Blasi, F., & Baroni, C. (2019). A *Pinus cembra* L. tree-ring record for late spring to late summer temperature in the Rhaetian Alps, Italy. *Dendrochronologia*, 53, 22–31. doi: 10.1016/j.dendro.2018.10.010
- Correa-Díaz, A., Gómez-Guerrero, A., Vargas-Hernández, J. J., Rozenberg, P., & Horwath, W. R. (2020). Long-term wood micro-density variation in alpine forests at Central Mexico and their spatial links with remotely sensed information. *Forests*, 11(4), 1–18. doi: 10.3390/F11040452
- Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Cochard, H., & Rozenberg, P. (2011). Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). *Annals of Forest Science*, 68(4), 747–757. doi: 10.1007/s13595-011-0091-1
- Düthorn, E., Schneider, L., Günther, B., Gläser, S., & Esper, J. (2016). Ecological and climatological signals in tree-ring width and density chronologies along a latitudinal boreal transect. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 31(8), 750–757. doi: 10.1080/02827581.2016.1181201
- Franco-Maass, S., Regil-García, H. H., & Ordóñez-Díaz, J. A. B. (2016). Dinámica de perturbación-recuperación de las zonas forestales en el Parque Nacional Nevado de Toluca. *Madera y Bosques*, 12(1), 17–28. doi: 10.21829/myb.2006.1211247
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana* (5.ª ed.). México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Gindl, W., Grabner, M., & Wimmer, R. (2000). The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width. *Trees*, 14(7), 409–414. doi: 10.1007/s004680000057
- Gómez-Guerrero, A., Silva, L. C. R., Barrera-Reyes, M., Kishchuk, B., Velázquez-Martínez, A., Martínez-Trinidad, T., ... Horwath, W. R. (2013). Growth decline and divergent tree ring isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) contradict predictions of CO_2 stimulation in high altitudinal forests. *Global Change Biology*, 19(6), 1748–1758. doi: 10.1111/gcb.12170
- IUSS Working Group WRB. (2015). *World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. World Soil Resources Reports No. 106. Rome: FAO.
- Körner, C. (2012). *Alpine treelines. Functional ecology of the global high elevation tree limits*. Cham: Springer Science & Business Media. doi: 10.1007/978-3-0348-0396-0
- Li, X., Liang, E., Gričar, J., Rossi, S., Čufar, K., & Ellison, A. M. (2017). Critical minimum temperature limits xylogenesis and maintains treelines on the southeastern Tibetan Plateau. *Science Bulletin*, 62(11), 804–812. doi: 10.1016/j.scib.2017.04.025
- Mendivelso, H. A., Camarero, J. J., & Gutierrez, E. (2016). Dendrocronología en bosques neotropicales secos: métodos, avances y aplicaciones. *Ecosistemas*, 25(2), 66–75. doi: 10.7818/ECOS.2016.25-2.08
- Morgado-González, G., Gómez-Guerrero, A., Villanueva-Díaz, J., Terrazas, T., Ramírez-Herrera, C., & Hernández-de la Rosa, P. (2019). Wood density of *Pinus hartwegii* Lind. at two altitude and exposition levels. *Agrociencia*, 53(4), 645–660.
- Mothe, F., Duchanois, G., Zannier, B., & Leban, J.-M. (1998). Analyse microdensitométrique appliquée au bois : méthode de traitement des données utilisée à l'Inra-ERQB (programme Cerd). *Annales Des Sciences Forestières*, 55(3), 301–313. doi: 10.1051/forest:19980303
- Moyes, A. B., Castanha, C., Germino, M. J., & Kueppers, L. M. (2013). Warming and the dependence of limber pine (*Pinus flexilis*) establishment on summer soil moisture within and above its current elevation range. *Oecologia*, 171(1), 271–282. doi: 10.1007/s00442-012-2410-0
- Park, Y. I., & Spiecker, H. (2005). Variations in the tree-ring structure of Norway spruce (*Picea abies*) under contrasting climates. *Dendrochronologia*, 23(2), 93–104. doi: 10.1016/j.dendro.2005.09.002

- Pompa-García, M., Camarero, J. J., Colangelo, M., & Gallardo-Salazar, J. L. (2021). Xylogenesis is uncoupled from forest productivity. *Trees*, 35, 1123–1134. doi: 10.1007/s00468-021-02102-1
- Pompa-García, M., & Venegas-González, A. (2016). Temporal variation of wood density and carbon in two elevational sites of *Pinus cooperi* in relation to climate response in northern Mexico. *PLoS ONE*, 11(6), e0156782. doi: 10.1371/journal.pone.0156782
- Rathgeber, C. B. K. (2017). Conifer tree-ring density inter-annual variability - anatomical, physiological and environmental determinants. *The New Phytologist*, 216(3), 621–625. doi: 10.1111/nph.14763
- Rozenberg, P., Chauvin, T., Escobar-Sandoval, M., Huard, F., Shishov, V., Charpentier, J.-P., ...Pâques, L. (2020). Climate warming differently affects *Larix decidua* ring formation at each end of a French Alps elevational gradient. *Annals of Forest Science*, 77(2), 54. doi: 10.1007/s13595-020-00958-w
- Rozenberg, P., Sergent, A.-S., Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Marin, S., Ruiz-Diaz, M., ...Bréda, N. (2012). Analyse rétrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas. *Schweizerische Zeitschrift Fur Forstwesen*, 163(3), 88–95. doi: 10.3188/szf.2012.0088
- Sanfuentes, C., Sierra-Almeida, A., & Cavieres, L. A. (2012). Efecto del aumento de la temperatura en la fotosíntesis de una especie alto-andina en dos altitudes. *Gayana Botánica*, 69(1), 37–45. doi: 10.4067/S0717-66432012000100005
- Scholz, F. G., Bucci, S. J., Arias, N., Meinzer, F. C., & Goldstein, G. (2012). Osmotic and elastic adjustments in cold desert shrubs differing in rooting depth: coping with drought and subzero temperatures. *Oecologia*, 170(4), 885–897. doi: 10.1007/s00442-012-2368-y
- Silva, L. C. R., Gómez-Guerrero, A., Doane, T. A., & Horwath, W. R. (2015). Isotopic and nutritional evidence for species- and site-specific responses to N deposition and elevated CO² in temperate forests. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(6), 1110–1123. doi: 10.1002/2014JG002865
- Speer, J. H. (2010). *Fundamentals of tree-ring research*. USA: Univ. of Arizona Press.
- Topaloğlu, E., Ay, N., Altun, L., & Serdar, B. (2016). Effect of altitude and aspect on various wood properties of oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) wood. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 40(3), 397–406. doi: 10.3906/tar-1508-95
- Villanueva-Diaz, J., Stahle, D. W., Luckman, B. H., Cerano-Paredes, J., Therrell, M. D., Cleaveland, M. K., & Cornejo-Oviedo, E. (2007). Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast Mexico. *Climatic Change*, 83(1–2), 117–131. doi: 10.1007/s10584-006-9144-0
- Wang, T., Hamann, A., Spittlehouse, D., & Carroll, C. (2016). Locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for North America. *PLoS ONE*, 11(6), e0156720. doi: 10.1371/journal.pone.0156720

