



Prediction of the impact of climate change on *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. et Cham. and the feasibility of assisted migration

Predicción del impacto del cambio climático en *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. et Cham. y de la viabilidad de la migración asistida

Ana L. Cruzado-Vargas^{1,2}; Roberto Lindig-Cisneros²; Arnulfo Blanco-García³; Leonel López-Toledo⁴; Mariela Gómez-Romero^{3,5}; Erick de la Barrera Montpellier²; Cuauhtémoc Sáenz-Romero^{4,6*}

¹Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales. Av. San Juanito Itzicuaró s/n, col. Nueva Esperanza. C. P. 58330. Morelia, Michoacán, México.

²Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad. Antigua Carretera a Pátzcuaro núm. 8701, col. Exhacienda de San José de la Huerta. C. P. 58190. Morelia, Michoacán, México.

³Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), Facultad de Biología. Edificio "R" planta baja, Ciudad Universitaria, Francisco J. Múgica s/n, col. Felicitas del Río. C. P. 58030. Morelia, Michoacán, México.

⁴Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales. Av. San Juanito Itzicuaró s/n, col. Nueva Esperanza. C. P. 58330. Morelia, Michoacán, México.

⁵Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI), Investigadoras e Investigadores por México. C. P. 03940. Ciudad de México, México.

⁶Laboratorio Nacional de Biología del Cambio Climático (LaNBioCC), Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI).

*Corresponding author: cuauhtemoc.saenz@umich.mx; tel.: +52 443 334 0641.

Abstract

Introduction. Climate change is causing a mismatch between populations and areas where the climate is suitable for them.

Objective. To determine the effect of climate transfer distance (CTD = planting site climate – seed source climate) on provenances of *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. et Cham.

Materials and methods. A trial was established using 11 provenances of *A. religiosa*, originating from an altitudinal gradient (3 000-3 550 m elevation) in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve. The seedlings were planted at three elevations: 3 400 m (to estimate the feasibility of assisted migration), 3 000 m (reference site) and 2 600 m (to visualize the impacts of climate change). Survival, height increase, and productivity index were evaluated 28 months after planting.

Results. The most important climatic variable for estimating the effect of climate transfer distance (CTD) was the aridity index of the cold and dry season (November–February). Survival, height increase, and productivity index showed contrasting results: a) 3 400 m = 95 %, 31 cm, and 6.4; b) 3 000 m = 91.6 %, 87 cm, and 14.7; c) 2 600 m = 5.7 %, 63 cm, and 5.2, respectively. The latter site has higher temperatures (+1.8 °C) and lower precipitation (–14 %) compared to the reference site.

Conclusions. Assisted migration of *A. religiosa* to higher elevation could be viable to offset climate change effects at the Monarch butterfly's habitats. A massive seedling mortality is expected with a +1.8 °C increase in temperature and a 14 % decrease in precipitation compared to the reference site.

Keywords: climatic transfer distance; aridity index; productivity index; Monarch Butterfly, Oyamel fir.

Resumen

Introducción. El cambio climático genera desacoplamiento entre las poblaciones y el lugar donde el clima les es propicio.

Objetivo. Determinar el efecto de la distancia de transferencia climática (DTC = clima del destino – clima del origen) sobre procedencias de *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. et Cham.

Please cite this article as follows (APA 7): Cruzado-Vargas, A. L., Lindig-Cisneros, R., Blanco-García, A., López-Toledo, L., Gómez-Romero, M., Barrera Montpellier, E. & Sáenz-Romero, C. (2025). Prediction of the impact of climate change on *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. et Cham. and the feasibility of assisted migration. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 31, e24019. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2024.09.019>



Materiales y métodos. Se estableció un ensayo de 11 procedencias de *A. religiosa*, originadas de un gradiente altitudinal (3 000-3 550 m) en la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca. Las plantas se establecieron a 3 400 m (para estimar viabilidad de migración asistida), 3 000 m (sitio referencia) y 2 600 m (para estimar impactos climáticos). La supervivencia, incremento en altura e índice de productividad se evaluaron 28 meses después de la plantación.

Resultados. La variable climática más importante para estimar el efecto de la DTC fue el índice de aridez de la temporada fría y seca (noviembre-febrero). La supervivencia, incremento en altura e índice de productividad fueron contrastantes: a) 3 400 m = 95 %, 31 cm y 6.4; b) 3 000 m = 91.6 %, 87 cm y 14.7; c) 2 600 m = 5.7 %, 63 cm y 5.2, respectivamente. Este último sitio tiene temperaturas más altas (+1.8 °C) y precipitación menor (-14 %) que el sitio de referencia.

Palabras clave: distancia de transferencia climática; índice de aridez; índice de productividad; mariposa monarca, oyamel.

Conclusiones. La migración asistida de *A. religiosa* a mayor altitud podría ser viable para compensar el cambio climático de los sitios de estancia de la mariposa monarca. Se espera una mortalidad masiva de plántulas con +1.8 °C y -14 % de precipitación con respecto al sitio de referencia.

Introduction

There is strong evidence that anthropogenic climate change is generating negative impacts on natural systems, mainly changes in precipitation patterns and increases in the Earth's surface temperature (Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC], 2014). These climate modifications are increasing the frequency and intensity of extreme droughts, generating massive mortality of forest stands (Hammond et al., 2022), especially at the lower altitudinal limit of the natural distribution of populations (Mátyás, 2010). This is leading to a decoupling between local plant populations and the climatic conditions to which they have adapted over time (Chen et al., 2022). In this context, high mountain forests have become particularly sensitive to these effects (Brodersen et al., 2019; Rangwala & Miller, 2012) because the long-life cycle of trees does not allow for a rapid adaptation of populations to changing climatic conditions (Brodrribb et al., 2020). On the other hand, populations at lower elevations are more sensitive to moisture availability (Hartl-Meier et al., 2014), and natural migration rate to higher elevations is very low compared to the speed required to cope with climate change (six to 11 times slower than necessary; Gómez-Pineda et al., 2020).

Sacred fir forests (*Abies religiosa* [Kunth] Schltdl. et Cham.) are considered forest relicts belonging to high mountain ecosystems (Araiza-Olivares, 2020). In Mexico, they occupy between 0.1 – 0.5 % of the forest area (Manzanilla-Quñones et al., 2019; Pineda-López et al., 2013). Their populations are found in isolated and fragmented patches in locations with a humid and cold microclimate. They are often restricted to the top of mountains (between 2 400 and 3 600 m) in sites with high humidity (>1 000 mm·yr⁻¹), mean annual temperatures of between 7 and 15 °C, and deep, moist, and well-drained soils (Rzedowski, 2006).

Introducción

Existe evidencia sólida de que el cambio climático antropogénico genera impactos negativos en los sistemas naturales, principalmente en los patrones de precipitación y aumento en la temperatura de la superficie de la Tierra (Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC], 2014). Estas modificaciones están aumentando la frecuencia e intensidad de las sequías extremas, las cuales generan mortalidad masiva de las poblaciones forestales (Hammond et al., 2022), principalmente en el límite altitudinal inferior de su distribución natural (Mátyás, 2010). Dicha situación genera desacoplamiento entre las poblaciones locales de plantas y las condiciones climáticas a las que se han adaptado con el tiempo (Chen et al., 2022). Al respecto, los bosques de alta montaña se han vuelto particularmente sensibles a tales efectos (Brodersen et al., 2019), ya que el ciclo largo de vida de los árboles no permite una adaptación rápida de las poblaciones a las condiciones climáticas cambiantes (Brodrribb et al., 2020). Por su parte, las poblaciones en elevaciones más bajas son más sensibles a la disponibilidad de humedad (Hartl-Meier et al., 2014) y la tasa de migración natural a elevaciones más altas es muy baja en comparación con la velocidad requerida para hacer frente al cambio climático (entre seis y 11 veces más lenta de lo necesario; Gómez-Pineda et al., 2020).

Los bosques de oyamel (*Abies religiosa* [Kunth] Schltdl. et Cham.) se consideran relictos forestales pertenecientes al bosque de alta montaña (Araiza-Olivares, 2020). En México, ocupan entre 0.1 y 0.5 % del área forestal (Manzanilla-Quñones et al., 2019; Pineda-López et al., 2013). Sus poblaciones se encuentran en parches aislados y fragmentados en lugares con microclima húmedo y frío. A menudo se limitan a las cimas de las montañas (entre 2 400 y 3 600 m) en sitios con alta humedad (>1 000 mm·año⁻¹), temperaturas medias anuales de entre 7 y 15 °C y suelos profundos, húmedos y bien drenados (Rzedowski, 2006).

Populations of *A. religiosa* often exhibit low seed viability (de Pascual Pola et al., 2003), low germination capacity (Ortiz-Bibian et al., 2019), and, during the now warmer and drier March-to-May season, scarce natural regeneration (Guzmán-Aguilar et al., 2020), and defoliation due to drought stress (Sáenz-Romero et al., 2020). Habitat modeling studies by Gómez-Pineda et al. (2020) and Sáenz-Romero et al. (2012) have projected a drastic reduction in suitable habitat for the species between 77 % and 96.5 %, respectively, determining that the climatic conditions suitable for sacred fir will be found even higher up in the mountains. This reduction in suitable climatic habitat would not only affect the vegetation but also the migratory monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.) colonies, which overwinter exclusively (November–March) in the dense stands of *A. religiosa* (Carlón-Allende et al., 2016). Therefore, assisted migration to higher elevations will be important to realign species with climates that will be favorable to them in the future (Sáenz-Romero et al., 2012).

This report presents a follow-up, at a later stage, of an experiment whose initial results were first reported by Cruzado-Vargas et al. (2021). The objective of the study was to determine the effect of the climate transfer distance (CTD = planting site climate – provenance climate) on survival ratio, height increase, and productivity index in *A. religiosa* seedlings. The effect was evaluated in seedlings from 11 provenances through reciprocal transplanting at trial sites with contrasting elevations: 3000 m as the reference site, 3400 m to assess the feasibility of assisted migration to higher elevations, and 2600 m to estimate the impact of climate change in warmer and drier conditions. This was conducted to generate management guidelines for making management decisions to adapt to the effects of climate change.

Materials and Methods

A total of 11 seed collection sites of *A. religiosa* were selected, with an altitudinal gradient from 3000 to 3550 m, with a 50 m altitudinal difference, in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve (MBBR) in Estado de México (Table 1). At each site, 10 trees were selected with a minimum linear distance of 30 m between them to reduce the risk of inbreeding, and five cones were collected from each tree.

In the field, three trial sites were established in common gardens at contrasting elevations: 3400 m (Llano Grande, Ejido La Mesa, Municipality of San José del Rincón, Estado de México; MBBR core zone), to assess the feasibility of conducting assisted migration; 3000 m (western verge of Llano Grande, Ejido la Mesa, municipality of San José del Rincón, Estado de México;

Las poblaciones de *A. religiosa* suelen presentar reducción de la viabilidad de semillas (de Pascual Pola et al., 2003), baja capacidad germinativa (Ortiz-Bibian et al., 2019) y, en la temporada de marzo a mayo que ahora es más cálida y seca, escasa regeneración natural (Guzmán-Aguilar et al., 2020), además de defoliación por estrés debido a la sequía (Sáenz-Romero et al., 2020). Los estudios de Gómez-Pineda et al. (2020) y Sáenz-Romero et al. (2012), sobre la modelización del hábitat propicio para la especie, han proyectado una reducción drástica del hábitat de entre 77 y 96.5 %, respectivamente, y han determinado que las condiciones climáticas adecuadas para el oyamel se encontrarán aún más arriba en las montañas. Esta reducción del hábitat climático propicio no solo afectaría a la vegetación, sino también a las colonias migratorias de mariposas monarca (*Danaus plexippus* L.), que realizan su estancia invernal (noviembre-marzo) exclusivamente en los rodales densos de *A. religiosa* (Carlón-Allende et al., 2016). Por lo tanto, será importante la migración asistida a elevaciones mayores para realinear a las especies a un clima que les sea favorable en el futuro (Sáenz-Romero et al., 2012).

El presente informe es el seguimiento, a una edad posterior, de un experimento cuyos resultados se informaron por primera vez en Cruzado-Vargas et al. (2021). El objetivo del trabajo fue determinar el efecto de la distancia de transferencia climática (DTC = clima del sitio de plantación – clima de procedencia) sobre la proporción de supervivencia, incremento en altura e índice de productividad en plántulas de *A. religiosa*. El efecto se evaluó en plántulas de 11 procedencias mediante trasplantes recíprocos en sitios de ensayo con altitudes contrastantes: 3000 m como sitio de referencia, 3400 m para evaluar la viabilidad de la migración asistida a elevaciones más altas y 2600 m para estimar el impacto del cambio climático en sitios con temperaturas más altas y menor precipitación. Esto se hizo con el fin de generar lineamientos para la toma de decisiones de manejo que permitan la adaptación de la especie a los efectos del cambio climático.

Materiales y métodos

Se seleccionaron 11 sitios de recolección de semillas de *A. religiosa* con una diferencia altitudinal de 50 m a lo largo de un gradiente de 3000 a 3550 m en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (RBMM) en el Estado de México (Cuadro 1). Se seleccionaron 10 árboles por sitio con una distancia lineal de separación de al menos 30 m para reducir el riesgo de endogamia y se recolectaron cinco conos de cada árbol.

En el campo se establecieron tres sitios de ensayo en jardines comunes ubicados en altitudes contrastantes: 3400 m (Llano Grande, ejido La Mesa, municipio de San José del Rincón, Estado de México; zona núcleo de

Table 1. Geographic location of the *Abies religiosa* seed provenances in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve (MBBR) and common garden experiment.**Cuadro 1. Ubicación geográfica de las procedencias de semillas de *Abies religiosa* en la Reserva de la Biosfera de la Mariposa Monarca (RBMM) y experimento de jardín común.**

Elevation (m)/Altitud (m)	Latitude (N)/Latitud (N)	Longitude (W)/Longitud (O)
Seed provenances/Procedencias de semillas		
3552	19° 33' 52.6"	100° 13' 47.4"
3491	19° 34' 04.1"	100° 13' 59.5"
3457	19° 34' 17.1"	100° 14' 08.2"
3411	19° 34' 25.0"	100° 14' 13.8"
3364	19° 34' 31.7"	100° 14' 03.8"
3300	19° 34' 46.2"	100° 13' 53.6"
3233	19° 34' 50.9"	100° 13' 26.6"
3210	19° 34' 52.6"	100° 13' 15.5"
3143	19° 34' 53.0"	100° 12' 53.1"
3099	19° 35' 12.0"	100° 12' 52.9"
3003	19° 35' 42.6"	100° 12' 37.5"
Common garden experiment/Experimento de jardín común		
3400	19° 34' 23.2"	100° 14' 08.4"
3000	19° 35' 18.2"	100° 10' 46.0"
2600	19° 48' 29.6"	100° 10' 52.7"

MBBR buffer zone margin), as a reference site, similar to the current optimum for the species; and 2600 m (Tlalpujahua de Rayón, Michoacán), to assess the impact of increased temperatures due to the predicted effects of climate change (Table 1).

At each trial site, three raised growing beds were established (wooden structure of 5 m in length x 1.5 m in width x 0.4 m in height. All beds at the three sites contained the same forest soil substrate obtained at 3000 m). The common substrate and the dimensions of the raised bed were intended to prevent plant roots from coming into contact with the local soil, enabling assessment of the influence of climatic transfer distance alone on the growth and survival of the provenances. Subsequently, plants produced in a shade house at Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA), in Morelia, Michoacán, Mexico were taken to the field during the rainy season (July) of 2019 and used to establish six randomized complete blocks (two blocks per raised bed) at each field site: 11 provenances per block, five seedlings per provenance per plot in line, with a spacing of 0.2 x 0.2 m. At the head of each raised bed, seedlings from mixed provenances were established as border effect. The raised beds were covered with a 35 % shade net to protect from an excess of solar radiation and extreme low temperatures (Carbajal-Navarro et al., 2019).

In December 2019, initial plant height measurements were taken with a precision of ± 1 mm. Basal diameter

la RBMM), para evaluar la viabilidad de llevar a cabo la migración asistida; 3000 m (borde occidental del pueblo de ejido La Mesa, San José del Rincón, Estado de México; margen de la zona de amortiguamiento de la RBMM) como sitio de referencia, similar al óptimo actual para la especie; y 2600 m (Tlalpujahua de Rayón, Michoacán), para evaluar el impacto del aumento de temperatura, debido a los efectos previstos del cambio climático (Cuadro 1).

En cada sitio de ensayo se establecieron tres camas elevadas de crecimiento (estructura de madera de 5 m de largo x 1.5 m de ancho x 0.4 m de alto. Todas las camas contenían el mismo sustrato de suelo forestal obtenido a 3000 m). El sustrato común y las dimensiones de las camas elevadas tuvieron como objeto evitar que las raíces de las plantas entraran en contacto con el suelo local, excluyendo así cualquier efecto de confusión del suelo en cada sitio y permitiendo la evaluación de la influencia de la DTC por sí sola en el crecimiento y la supervivencia de las procedencias. Posteriormente, las plantas producidas en una casa sombra en el Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA) en Morelia, Michoacán, México, se llevaron al campo durante la temporada de lluvias (julio) de 2019 y se utilizaron para establecer seis bloques completos al azar (dos bloques por cada cama elevada) en cada sitio de campo: 11 procedencias por bloque, cinco plántulas por procedencia por parcela en línea, con una separación de 0.2 x 0.2 m. En la cabecera de cada cama elevada se establecieron plántulas de procedencias mixtas como

was measured at the root collar with a digital vernier. Subsequently, plant height and survival were measured bimonthly (for monitoring purposes), and basal diameter was recorded every six months. The final measurements were taken in November 2021 (end of the growing season, and approximately 2.5 years [28 months] after planting). The height increase was obtained from the difference between the final and initial measurements, and the survival ratio was obtained per provenance per block and then per provenance per site.

To determine the aerial biomass of each plant in the field (Ba , g), an estimation was made through a destructive analysis of five seedlings per provenance that had been kept in the shade house at INIRENA, i.e., 55 seedlings in total. Total height (Alt , cm) from the root collar to apical bud and basal diameter (Db , mm) at the root collar were obtained from each plant. The plants were weighed fresh with an analytical balance and placed in paper bags. The stem, branches and foliage of each plant were placed separately in each bag, put in a drying oven at 65 °C for 48 h (until constant weight) (Domec et al., 2010), and the dry weight was recorded. With this data, a fitted regression was performed using the PROC REG procedure of SAS (SAS Institute, 2014, 2015), obtaining the following parameters:

$$Ba = -1.62490 + (0.03538 \times Alt) + (0.77238 \times Db)$$

With the aboveground biomass and survival ratio data, an average was obtained per provenance per block per site, and a productivity index was calculated based on the methodology of Sáenz-Romero et al. (2021), in which: survival ratio per provenance per block (values from 0 to 1) was multiplied by the average aboveground biomass per provenance per block (in grams of dry weight).

For estimation of the climatic transfer distance, climate data for the provenances were obtained through spline models based on Sáenz-Romero et al. (2010) and available at the website <https://charcoal2.cnre.vt.edu/climate/> (Moscow Forestry Sciences Laboratory, 2023). The climate of the provenance was considered as the historical climate in which the populations have developed, i.e., the reference period 1961-1990. Temperature data loggers were installed, and rainfall was measured monthly with rain traps strategically placed in each trial site to obtain the climate of the trial sites. Thirteen climate variables were estimated for the climates of provenance (1961-1990) and of the trial sites (2019-2021). Using these climate data, a series of mixed models were tested to determine which climate variables (Table 2) had the greatest impact on survival ratio, height increase, and productivity index. These

efecto borde. Las camas se cubrieron con una malla sombra al 35 % para protegerlas del exceso de radiación solar y temperaturas extremadamente bajas (Carbajal-Navarro et al., 2019).

En diciembre de 2019 se tomaron mediciones iniciales de la altura de la planta con una precisión de ± 1 mm. El diámetro basal se midió en el cuello de la raíz con un vernier digital. Posteriormente, se midió la altura y la supervivencia de las plantas bimensualmente (para fines de monitoreo) y el diámetro basal se registró cada seis meses. Las mediciones finales se hicieron en noviembre de 2021 (final de la temporada de crecimiento y aproximadamente 2.5 años [28 meses] después del trasplante). El incremento en altura se obtuvo a partir de la diferencia entre las mediciones final e inicial y la proporción de supervivencia se obtuvo por procedencia por bloque y luego por procedencia por sitio.

La biomasa aérea (Ba , g) de cada planta en el campo se estimó a través de un análisis destructivo de cinco plántulas por procedencia que se habían mantenido en la casa sombra de INIRENA; es decir, 55 plántulas en total. En cada planta se obtuvo la altura total (Alt , cm) desde el cuello de la raíz hasta la yema apical y el diámetro basal (Db , mm) en el cuello de la raíz. Las plantas seleccionadas se pesaron en fresco con una balanza analítica y se colocaron en bolsas de papel. El tallo, las ramas y el follaje de cada planta se colocaron por separado en bolsas, se introdujeron en un horno de secado a 65 °C durante 48 h (hasta alcanzar peso constante) (Domec et al., 2010) y se registró el peso seco. Con estos datos se hizo una regresión ajustada mediante el procedimiento PROC REG de SAS (SAS Institute, 2014, 2015) y se obtuvieron los siguientes parámetros:

$$Ba = -1.62490 + (0.03538 \times Alt) + (0.77238 \times Db)$$

Con los datos de biomasa aérea y proporción de supervivencia se obtuvo un promedio por procedencia por bloque por sitio y se calculó un índice de productividad basado en la metodología de Sáenz-Romero et al. (2021), en la cual la relación de supervivencia por procedencia por bloque (valores de 0 a 1) se multiplicó por la biomasa aérea promedio por procedencia por bloque (g de peso seco).

Para estimar la DTC, los datos climáticos de las procedencias se obtuvieron a través de modelos *spline* basados en Sáenz-Romero et al. (2010) y disponibles en el sitio web <https://charcoal2.cnre.vt.edu/climate/> (Moscow Forestry Sciences Laboratory, 2023). El clima de procedencia se consideró como el clima histórico en el que se han desarrollado las poblaciones; es decir, el período de referencia 1961-1990. Para obtener el clima de los sitios de ensayo en campo, se instalaron

Table 2. Climatic variables estimated for provenances (1961–1990) of *Abies religiosa* seeds and trial sites (2019–2021) in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve.

Cuadro 2. Variables climáticas estimadas para procedencias (1961-1990) de semillas de *Abies religiosa* y sitios de ensayo (2019-2021) en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca.

Code/ Código	Unit/ Unidad	Definition/Definición
MAT	°C	Mean annual temperature/ Temperatura media anual
MAP	mm	Mean annual precipitation/ Precipitación media anual
GSP	mm	Growing season precipitation (total precipitation April–September)/Precipitación de la temporada de crecimiento (precipitación total abril-septiembre)
WDSP	mm	Total warm and dry season (March–May) precipitation/Precipitación total de la estación cálida y seca (marzo-mayo)
RSP	mm	Total rainy season (June–October) precipitation/Precipitación total de la temporada de lluvias (junio-octubre)
CDSP	mm	Total cold and dry season (November–February) precipitation/ Precipitación total de la estación fría y seca (noviembre-febrero)
MTCM	°C	Mean temperature in the coldest month/ Temperatura media en el mes más frío
MMIN	°C	Mean minimum temperature in the coldest month/ Temperatura mínima media en el mes más frío
MTWM	°C	Mean temperature in the warmest month/ Temperatura media en el mes más cálido
MMAX	°C	Mean maximum temperature in the warmest month/ Temperatura máxima media en el mes más cálido
DD5	°C	Degree-days > 5 °C / Grados-día > 5 °C
WSDDD5	°C	Warm and dry season (March–May) degree days > 5 °C/ Estación cálida y seca (marzo-mayo) grados día > 5 °C
RSDD5	°C	Rainy season (June–October) degree days > 5 °C/ Estación lluviosa (junio-octubre) grados día > 5 °C
CSDDD5	°C	Cold and dry season (November–February) degree days > 5 °C/ Estación fría y seca (noviembre-febrero) grados día > 5 °C
AAI	index/ índice	Annual aridity index (AAI = $\sqrt{DD5}/MAP$)/ Índice de aridez anual (AAI = $\sqrt{DD5}/MAP$)
GSAI	index/ índice	Growing season aridity index (GSAI = $\sqrt{GSDDD5}/GSP$)/ Índice de aridez de la temporada de crecimiento (GSAI = $\sqrt{GSDDD5}/GSP$)
WDSAI	index/ índice	Warm and dry season (March–May) aridity index (WDSAI = $\sqrt{WSDDD5}/WDSP$)/ Índice de aridez de la estación cálida y seca (marzo-mayo) (WDSAI = $\sqrt{WSDDD5}/WDSP$)
RSAI	index/ índice	Rainy season (June–October) aridity index (RSAI = $\sqrt{RDD5}/RSP$)/ Índice de aridez de la estación lluviosa (junio-octubre) (RSAI = $\sqrt{RDD5}/RSP$)
CDSAI	index/ índice	Cold and dry season (November–February) aridity index (CDSAI = $\sqrt{CSDDD5}/CDSP$)/ Índice de aridez de la estación fría y seca (noviembre-febrero) (CDSAI = $\sqrt{CSDDD5}/CDSP$)

models have been used similarly by Cruzado-Vargas et al. (2021). The structure of the mixed models was as follows:

$$Y_{ijkl} = \beta_0 + \beta_1 CP_j + \beta_2 CTD_{ij} + \beta_3 CTD_{ij}^2 + \beta_4 (CP_j \times CTD_{ij}) + \beta_5 S_i + \beta_6 B_k(S_i) + \beta_7 P_j + \beta_8 (S_i \times P_j) + e_{ijkl}$$

registradores de datos de temperatura y la precipitación se midió mensualmente con trampas de lluvia colocadas estratégicamente. Se estimaron 13 variables climáticas para los climas de procedencia (1961-1990) y de los sitios de ensayo (2019-2021). Con estos datos se probó una serie de modelos mixtos para determinar qué variables climáticas (Cuadro 2) tenían el mayor impacto en la

where:

Y_{ijkl} = survival ratio, height increase, or productivity index corresponding to the l^{th} plant of the j^{th} provenance in the k^{th} block nested within the i^{th} trial site

β_0 = intercept

$\beta_1 - \beta_4$ = parameters of the fixed effects

$\beta_5 - \beta_8$ = parameters of the random effects

CP_j = value of the climate of the j^{th} provenance

CTD_{ij} = climatic transfer distance, i.e., the difference between the value of the climatic variable at the trial site minus that of the climate of the provenance, for the j^{th} provenance in the i^{th} trial site

$CP_{ij} \times CTD_{ij}$ = interaction between the climate value of the j^{th} provenance and the CTD of the j^{th} provenance in the i^{th} trial site

S_i = effect of the i^{th} trial site.

$B_k(S_i)$ = effect of the k^{th} block nested within the i^{th} trial site

P_j = effect of the j^{th} provenance

$(S_i \times P_j)$ = interaction between the i^{th} trial site and the j^{th} provenance

e_{ijkl} = error term

To select the mixed models that best described the response of the dependent variables, a series of steps were followed as described below (for more detail, see Sáenz-Romero et al 2017). 1) A Spearman correlation analysis was performed between the climate variables of the source of provenance and the mean value per provenance of the response variables, selecting those with the value closest to ± 1 . 2) A reduced model was fitted between the climate variables for the climatic transfer distance, i.e., the term for the climate of provenance was dropped. The climate variables from the CTD with a significant p -value and with the lowest Akaike Information Criterion (AIC) value were then selected. 3) Mixed models were run using the climate provenance and climatic transfer distance variables selected in the previous steps (1) and (2), and those with a negative and significant value of the quadratic term (Leites et al., 2012), as well as the lowest AIC, were selected. 4) A total of 75 models were run, of which one was selected for each response variable with the lowest AIC value.

proporción de supervivencia, el incremento en altura y el índice de productividad. Estos modelos fueron utilizados de manera similar por Cruzado-Vargas et al. (2021). La estructura de los modelos mixtos fue la siguiente:

$$Y_{ijkl} = \beta_0 + \beta_1 CP_j + \beta_2 DTC_{ij} + \beta_3 DTC_{ij}^2 + \beta_4 (CP_j \times DTC_{ij}) + \beta_5 S_i + \beta_6 B_k(S_i) + \beta_7 P_j + \beta_8 (S_i \times P_j) + e_{ijkl}$$

donde,

Y_{ijkl} = proporción de supervivencia, el incremento en altura o el índice de productividad correspondiente a la l -ésima planta de la j -ésima procedencia en el k -ésimo bloque anidado dentro del i -ésimo sitio de ensayo

β_0 = intercepto

$\beta_1 - \beta_4$ = parámetros de los efectos fijos

$\beta_5 - \beta_8$ = parámetros de los efectos aleatorios

CP_j = valor climático de la j -ésima procedencia

DTC_{ij} = distancia de transferencia climática; es decir, la diferencia entre el valor de la variable climática en el sitio de ensayo menos el del clima de la procedencia, para la j -ésima procedencia en el i -ésimo sitio de ensayo

$CP_j \times DTC_{ij}$ = corresponde a la interacción entre el valor climático de la j -ésima procedencia y la DTC de la j -ésima procedencia en el i -ésimo sitio de ensayo.

S_i = efecto del i -ésimo sitio de ensayo.

$B_k(S_i)$ = efecto del k -ésimo bloque anidado dentro del i -ésimo sitio de ensayo

P_j = efecto de la j -ésima procedencia

$(S_i \times P_j)$ = interacción entre el i -ésimo sitio de ensayo y la j -ésima procedencia

e_{ijkl} = término de error

Los modelos mixtos que mejor describían la respuesta de las variables dependientes se seleccionaron mediante una serie de pasos descritos a continuación (más detalle en Sáenz-Romero et al., 2017). 1) Se realizó un análisis de correlación de Spearman entre las variables climáticas de la fuente de procedencia y el valor medio de las variables de respuesta por procedencia; se seleccionaron aquellos con el valor más cercano a ± 1 . 2) Se ajustó un modelo reducido entre las variables climáticas para la DTC; es decir, se eliminó el término para el clima de procedencia. A

The PROC MIXED procedure of SAS (SAS Institute, 2014) was used for the height increase and productivity index. In the case of survival ratio, mixed models for the survival ratio analysis were fitted in RStudio software version 2022.07.2 Build 576 (RStudio Team, 2020). The glmer function of the lme4 package (Bates et al., 2015) was used and the “binomial” family was selected since the variable type is binary (0 = dead and 1 = alive). Given the binomial ‘glmer’ predict in ‘logits’, we then transformed the response to exponential values following the formula $y=1/(1+1/\exp(x))$ to enable fitting of the curves to the range between 0 and 1.

The final model was then used to predict and plot the response curve to the climatic transfer distance for: i) the average for the species (averaging the climate of origin across all populations), ii) the population collected at a higher elevation and iii) the population collected at a lower elevation. To build such response curves, the parameters of the fixed terms from the model were used, after choosing the combination of climate variables (of the climatic transfer distance and of the provenances) that yielded the best fit.

Results

For the three response variables analyzed (survival ratio, height increase, and productivity index) the response function best explained (based on their significance of the linear, quadratic, and lowest AIC terms) was the climatic transfer distance of the dry and cold season aridity index (CDSAI: November-February). For the climate of provenance variables, this was the warm and dry season aridity index from March to May (WDSAI) for the survival ratio (Table 3) and the rainy season aridity index (RSAI: June-October; Table 4) for height increase and productivity index.

Figure 1 shows the predicted response curves, constructed using the estimated parameters based on the fixed effects of the mixed model. The predicted response curve for the survival ratio (Figure 1a) indicated that survival was very high (0.95 = 95 %, range between 0 and 1) when plants were transplanted to the coldest and wettest site at 3400 m (an elevation difference of 400 m corresponds to approximately -2 °C, based on a lapse rate of 0.5 °C per 100 m [Körner, 2007; Sáenz-Romero et al., 2010]). Similarly, a high survival rate (91.6 %) was observed at the site located at 3000 m. In contrast, at the site at 2600 m, which is warmer and drier, the survival rate (5.7 %) was ~16 times lower than at the other two sites. The flattened shape of the upper part of the survival curves is due to the values range between 0 and 1, given the binomial nature of the variable (0–1). The optimum survival value found lies between -0.5 and 0.6 of the x-axis climatic transfer distance values. In this range, the sites at 3400 and

continuación, se seleccionaron las variables climáticas del DTC con un valor p significativo y con el valor más bajo del Criterio de Información de Akaike (AIC). 3) Se ejecutaron modelos mixtos con las variables de procedencia climática y DTC seleccionadas en los pasos anteriores (1 y 2) y se eligieron aquellas con valor negativo significativo del término cuadrático (Leites et al., 2012), así como el AIC más bajo. 4) Se ejecutaron en total 75 modelos, de los cuales se seleccionó uno para cada variable de respuesta con el valor AIC más bajo.

La selección de los modelos se hizo con el procedimiento PROC MIXED de SAS (Instituto SAS, 2014) para el incremento en altura y el índice de productividad. En el caso de la proporción de supervivencia, los modelos mixtos para este análisis se ajustaron en la versión 2022.07.2 Build 576 del *software* RStudio (RStudio Team, 2020). Se utilizó la función ‘glmer’ del paquete ‘lme4’ (Bates et al., 2015) y se seleccionó la familia ‘binomial’, ya que el tipo de variable es binario (0 = muerto y 1 = vivo). Dada la predicción binomial ‘glmer’ en ‘logits’, se transformó la respuesta a valores exponenciales con la fórmula $y=1/(1+1/\exp(x))$ para permitir el ajuste de las curvas al rango entre 0 y 1.

El modelo final se utilizó para predecir y modelar la curva de respuesta de la DTC para: i) la media de la especie (promediando el clima de origen de todas las poblaciones), ii) la población originada a mayor altitud y iii) la población originada a menor altitud. Para construir tales curvas de respuesta, se utilizaron los parámetros de los términos fijos del modelo mixto, después de elegir la combinación de variables climáticas (de la DTC y de las procedencias) que arrojaron el mejor ajuste.

Resultados

Para las tres variables de respuesta analizadas (proporción de supervivencia, incremento en altura e índice de productividad), la función de respuesta mejor explicada (con base en la significancia de los términos lineales, cuadráticos y del AIC más bajo) fue la DTC del índice de aridez de la estación fría y seca (CDSAI: noviembre-febrero). Con respecto a las variables de clima de procedencia, las funciones mejor explicadas fueron el índice de aridez de la estación cálida y seca de marzo a mayo (WDSAI) para la proporción de supervivencia (Cuadro 3) y el índice de aridez de la estación lluviosa (RSAI: junio-octubre; Cuadro 4) para el incremento en altura y el índice de productividad.

La Figura 1 muestra las curvas de respuesta predichas, construidas con los parámetros estimados utilizando los efectos fijos del modelo mixto. La curva de respuesta predicha para la proporción de supervivencia (Figura 1a) indicó que esta fue muy alta (0.95 = 95 %, rango entre 0 y 1) cuando las plantas se transfirieron

Table 3. Akaike Information Criterion (AIC) and estimated fixed-effect parameters for the survival ratio of *Abies religiosa* with a binomial distribution.**Cuadro 3. Criterio de Información de Akaike (AIC) y parámetros estimados de efectos fijos para la proporción de supervivencia de *Abies religiosa* con una distribución binomial.**

Parameter of the source of variation / Parámetro de la fuente de variación	Estimator / Estimador	p value / Valor p
AIC	223.32	
Intercept / Intercepto	6.1705	0.0022
<i>Seed source climate / Clima de origen de semillas</i>		
Warm and dry season aridity index (WDSAI) / Índice de aridez de estación cálida y seca (WDSAI)	-12.38	0.1944
<i>Climatic transfer distance (CTD) / Distancia de transferencia climática (DTC)</i>		
Cold and dry season aridity index (CDSAI) / Índice de aridez de la estación fría y seca (CDSAI)	-0.599	0.8940
<i>(CTD)² / DTC²</i>		
(CDSAI) ²	-6.99	0.0073
Climatic seed source × CTD / Interacción clima de origen de semillas × DTC	-0.314	0.9826

Table 4. Akaike Information Criterion (AIC) estimated fixed and random effect parameters and their contributions to the total variance (%) of the response variables for *Abies religiosa*.**Cuadro 4. Criterio de información de Akaike (AIC), parámetros estimados de efectos fijos y aleatorios y contribuciones a la varianza total (%) de las variables de respuesta de *Abies religiosa*.**

Parameter of the variation source / Fuente de variación	Height increase / Incremento en altura			Productivity index / Índice de productividad		
Fixed effects / Efectos fijos	Estimator / Estimador	p value / Valor p	Estimator / Estimador	p value / Valor p		
AIC	4432.7		566			
Intercept / Intercepto	32.36	0.1728	4.60	0.2951		
<i>Seed source climate</i>						
Rainy season aridity index (RSAI) / Índice de aridez de la estación lluviosa (RSAI)	759.39	0.0828	184.41	0.0465		
<i>Climatic transfer distance (CTD)</i>						
Cold and dry season aridity index (CDSAI) / Índice de aridez de la estación fría y seca (CDSAI)	276.62	<0.0001	39.14	<0.0001		
<i>(CTD)² / DTC²</i>						
(CDSAI) ²	-115.64	<0.0001	-26.36	<0.0001		
Interaction climatic seed source × CTD / Interacción del clima de origen de semillas × DTC	-4243.83	<0.0001	-548.55	0.0081		
Random effects / Efectos aleatorios	Variance / Varianza	%*	p value / Valor p	Variance / Varianza	%*	p value / Valor p
Site / Sitio	0	0	1	0	0	1
Provenance / Procedencia	17.6	3.6	0.0864	0.2397	2.6	0.3569
Block (Site) / Bloque (Sitio)	16.2	3.3	0.1254	1.97	21.2	0.0579
Interaction site x provenance / Interacción sitio x procedencia	0	0	1	0.71	7.6	0.2117
Error	457.78	93.1	<0.0001	6.39	68.6	<0.0001

*Contribution to the total variance expressed as a percentage, where 100 % is the sum of the contribution to the total variance of the random terms.

*Contribución a la varianza total expresada en porcentaje, donde 100 % es la suma de la contribución a la varianza total de los términos aleatorios.

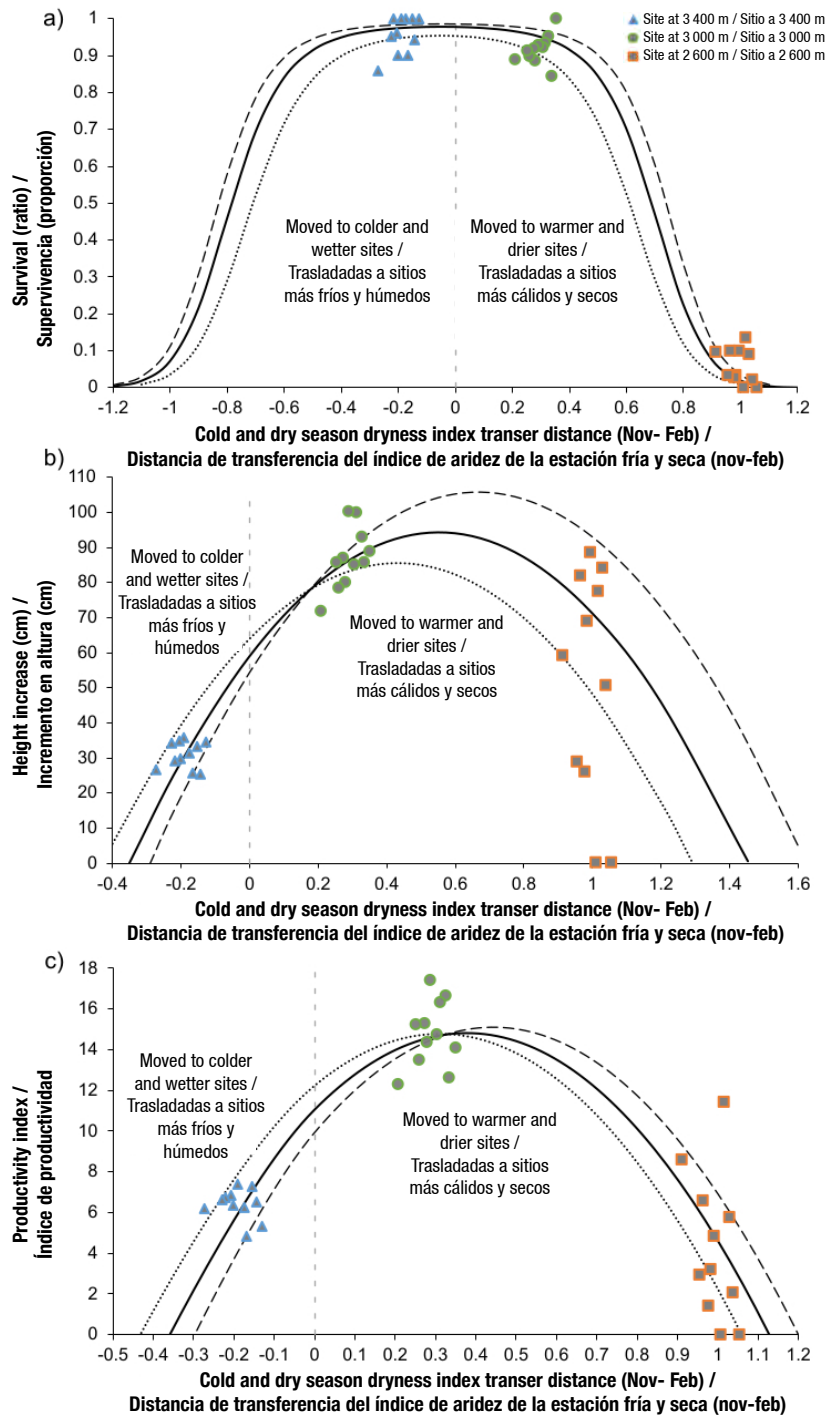


Figure 1. Response curves of *Abies religiosa* plants from different provenances to the climatic transfer of the cold and dry season aridity index (CDSA: November–February) for the variables: a) survival ratio, b) height increase, and c) productivity index (survival ratio \times aboveground biomass). Solid lines represent the species average (11 populations tested); dashed lines represent the highest elevation population (3552 m); dotted lines represent the population located at a lower elevation (3003 m). Climatic transfer distances on the x-axes indicate transfers to warmer and drier sites (positive values) and to colder and wetter sites (negative values). Zero denotes a climate similar to that of the source site.

Figura 1. Curvas de respuesta de plantas de *Abies religiosa* de diferentes procedencias a la transferencia climática del índice de aridez de la estación fría y seca (CDSA: noviembre-febrero) para las variables: a) proporción de supervivencia, b) incremento en altura y c) índice de productividad (proporción de supervivencia \times biomasa aérea). Las líneas continuas representan el promedio de la especie (11 poblaciones analizadas); las líneas discontinuas, la población de mayor altitud (3552 m); las líneas punteadas, la población ubicada a una altitud más baja (3003 m). Las distancias de transferencia climática en los ejes x significan transferencia a sitios más cálidos y secos (valores positivos) y transferencia a sitios más fríos y húmedos (negativos). Cero denota un clima similar al del sitio de origen.

3000 m showed the highest values, while the site at 2600 m was located in the extreme lower part of the right-hand side of the curve (much drier), which explains the markedly low survival value. However, when comparing the mean annual temperature and mean annual precipitation values between the reference site at 3000 m and the lower site at 2600 m, it was observed that the latter is 1.8 °C warmer and drier (with 14 % less precipitation). These two variables are probably responsible for the high seedling mortality found at the 2600 m site (94.3 %).

For plant height increase (Figure 1b), the response curve indicates that, at the 3400 and 3000 m sites, growth among the provenances per site was very homogeneous, with an average plant height of 31 cm at the 3400 m site, and nearly three times that (87 cm) at the reference site (3000 m). At the 2600 m site, however, the (few) plants that survived presented heterogeneous growth, i.e., the maximum height recorded was 88 cm for the tallest plant and 29 cm for the shortest, with an overall average of 63 cm at the site.

Regarding the response function for the productivity index, which represents the balance between growth and survival, an average value of 6.4 was recorded at the site at the highest elevation, while the reference site had the highest productivity index (14.7). The site at the lowest elevation presented different and extreme values among the plants, but the average value was 5.2, which was the lowest value of the three trial sites (Figure 1c). Figure 2 shows the plant status (survival and growth) at the three trial sites.

al sitio más frío y húmedo a 3400 m (400 m ~ -2 °C basado en una tasa de cambio de 0.5 °C por cada 100 m [Körner, 2007; Sáenz-Romero et al., 2010]). Asimismo, se encontró una proporción alta de supervivencia (91.6 %) en el sitio a 3000 m. En contraste, en el sitio a 2600 m, que es más cálido y seco, la proporción de supervivencia (5.7 %) fue ~16 veces menor que en los otros dos sitios. La forma aplanada de la parte superior de las curvas de supervivencia se debe a que estas oscilan entre 0 y 1 dado el carácter binomial de la variable (0–1). El óptimo de supervivencia se encuentra entre -0.5 y 0.6 de los valores de DTC del eje x. En este rango, los sitios a 3400 y 3000 m presentaron los valores más altos, mientras que el sitio a 2600 m se ubicó en la parte más baja del lado derecho de la curva (mucho más seco), lo que explica el valor tan bajo de la proporción de supervivencia. Sin embargo, la comparación de los valores de temperatura media anual y precipitación media anual, entre el sitio de referencia a 3000 m y el sitio inferior a 2600 m, indica que este último es 1.8 °C más cálido y también más seco (14 % menos de precipitación). Estas dos variables son probablemente responsables de la mortalidad severa de plántulas en el sitio a 2600 m (94.3 %).

Para el incremento en altura de la planta (Figura 1b), la curva de respuesta indica que, en los sitios de 3400 y 3000 m, el crecimiento fue homogéneo entre las procedencias, con una altura promedio de 31 cm en el sitio de 3400 m y casi tres veces más (87 cm) en el sitio de referencia (3000 m). Sin embargo, en el sitio a 2600 m, las pocas plantas que sobrevivieron (5.7 %) presentaron crecimiento heterogéneo; es decir, la

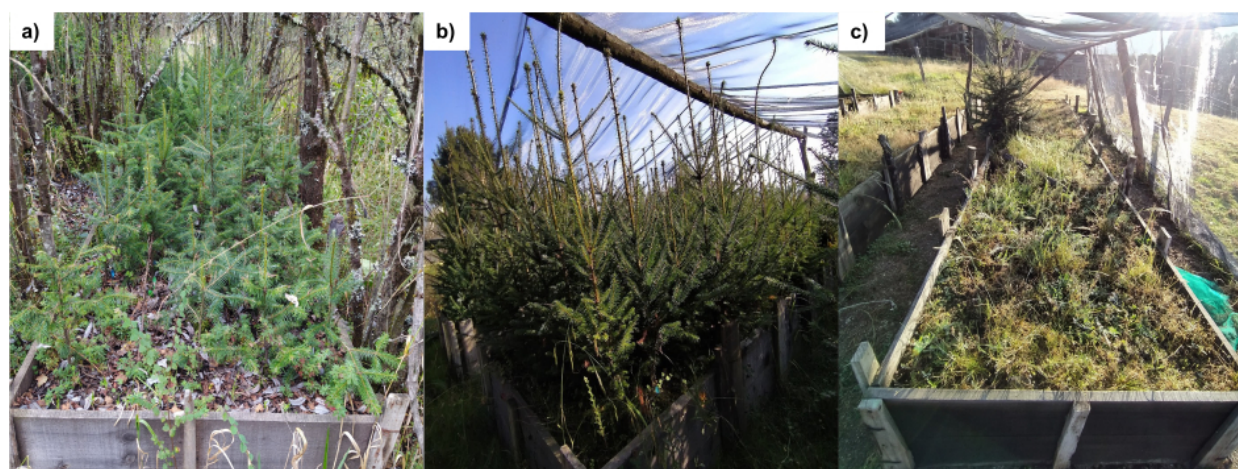


Figure 2. Provenances of *Abies religiosa* at approximately 2.5 years (28 months) after establishment (approximate age from seed: three years) in three provenance testing sites in common gardens at contrasting elevations: a) 3400; b) 3000; c) 2600 m. The latter site is outside the original distribution range of the provenances, where only the surviving plants are shown in the upper left corner of the raised growth bed.

Figura 2. Procedencias de *Abies religiosa* aproximadamente a 2.5 años (28 meses) después del establecimiento (edad aproximada desde la semilla: tres años) en tres sitios de ensayo de procedencia en jardines comunes a altitudes contrastantes: a) 3400 m, b) 3000 m y c) 2600 m. Esta última se encuentra fuera de la distribución original de las procedencias, donde las únicas plantas sobrevivientes se muestran en la parte superior izquierda de la cama elevada de crecimiento.

Figure 3 represents the change in mean annual temperature and mean annual precipitation of the three sites within the historical period 1961-1990: a) the site at the highest elevation recorded a decrease in temperature of 2.4 °C, thus being even colder than the historical period, with an increase in mean annual precipitation of 15 %; b) the reference site at 3000 m recorded an increase of 1.7 °C compared to the historical value; that is, it has become warmer despite an 8.5 % increase in precipitation; c) the site at 2600 m has become ~2.1 °C warmer and also slightly drier (considering only the change in precipitation, but not the change in evapotranspiration due to the increased temperatures), with a loss of 1.25 % in the annual precipitation compared to the historical value. August recorded the highest precipitation levels for all three sites.

Discussion

The balance between temperature and precipitation in the cold and dry season (November - February); i.e., the CDSAI, proved to be the most significant climate variable of climatic transfer distance for the three response variables (survival ratio, height increase, and productivity index). Winter-spring precipitation is important for the survival, growth, and productivity of several conifer species, including *Pinus cembroides* Zucc. (Carlón Allende et al., 2018ab), *Pinus pseudostrobus* Lindl., and *A. religiosa*, since the warm temperatures influenced by the El Niño phenomenon lead to reduced precipitation during this season in central Mexico (Carlón Allende et al., 2016). Murray-Tortarolo (2021) notes that changes in the timing and intensity of precipitation have caused seasonal extremes, with the wet season becoming wetter and the dry season drier.

At the site at 3400 m, a high survival rate (95 %) was recorded. This was probably related to the absence of extreme heat and the 51 % increase in precipitation during the cold and dry season (November - February) compared to the historical period (1961-1990). This availability of moisture most likely conferred a greater capacity for survival on the plants (Allen et al., 2015; Mátyás et al., 2018). At the site at 3000 m, the 22 % decrease in precipitation during the same November - February period, compared to the historical period of 1961-1990, had no effect on plant survival, possibly because precipitation during the rainy season (June - October) of the 2019-2021 trial period was higher (>15 %) compared to that of the historical period 1961-1990, thus providing the plants with sufficient soil moisture to survive the cold and dry season. In sharp contrast, at the 2600 m site during the November - February cold and dry season, there was an increase in temperature of ~3.5 °C and a decrease in precipitation of 8 % (compared to the historical 1961-1990 values),

altura máxima registrada fue 88 cm y la más baja fue 29 cm con un promedio general de 63 cm.

En cuanto a la función de respuesta para el índice de productividad, que representa el equilibrio entre crecimiento y supervivencia, se registró un valor promedio de 6.4 en el sitio de mayor elevación, mientras que el sitio de referencia tuvo el índice de productividad más alto (14.7). El sitio en la elevación más baja presentó valores extremos entre las plantas, pero el valor promedio fue 5.2, que es el más bajo de los tres sitios de ensayo (Figura 1c). La Figura 2 muestra el estado de las plantas (supervivencia y crecimiento) en los tres sitios de ensayo.

La Figura 3 representa el cambio en la temperatura media anual y la precipitación media anual de los tres sitios dentro del período histórico 1961-1990: a) el sitio a mayor altitud registró disminución de 2.4 °C, siendo así aún más frío que el período histórico con un aumento de 15 % de la precipitación media anual; b) el sitio de referencia a 3000 m registró incremento de 1.7 °C con respecto al valor histórico; es decir, se ha vuelto más cálido a pesar del incremento de precipitación del 8.5 %; c) el sitio a 2600 m se ha vuelto ~2.1 °C más cálido y también ligeramente más seco (considerando solo el cambio en la precipitación, pero no el cambio en la evapotranspiración debido al aumento de temperatura) con pérdida de 1.25 % en la precipitación anual con respecto al valor histórico. En los tres sitios, las precipitaciones fueron más intensas en agosto.

Discusión

El balance entre temperatura y precipitación en la estación fría y seca (noviembre-febrero); es decir, el CDSAI, fue la variable climática más significativa de DTC para las tres variables de respuesta (proporción de supervivencia, incremento en altura e índice de productividad). La precipitación de invierno-primavera es de vital importancia para la supervivencia, el crecimiento y la productividad de varias coníferas, incluido *Pinus cembroides* Zucc. (Carlón Allende et al., 2018ab), *Pinus pseudostrobus* Lindl. y *A. religiosa*, ya que las temperaturas cálidas influenciadas por el fenómeno de El Niño generan disminución de las precipitaciones durante dicha temporada en el centro de México (Carlón Allende et al., 2016). Murray-Tortarolo (2021) señala que el cambio en la periodicidad e intensidad de las precipitaciones ha provocado que las estaciones se vuelvan extremas, con la estación húmeda ahora más húmeda y la estación seca más seca.

En el sitio a 3400 m se registró una tasa alta de supervivencia (95 %). Esto probablemente se relacionó con la ausencia de calor extremo y el aumento de 51 % en las precipitaciones durante la estación fría

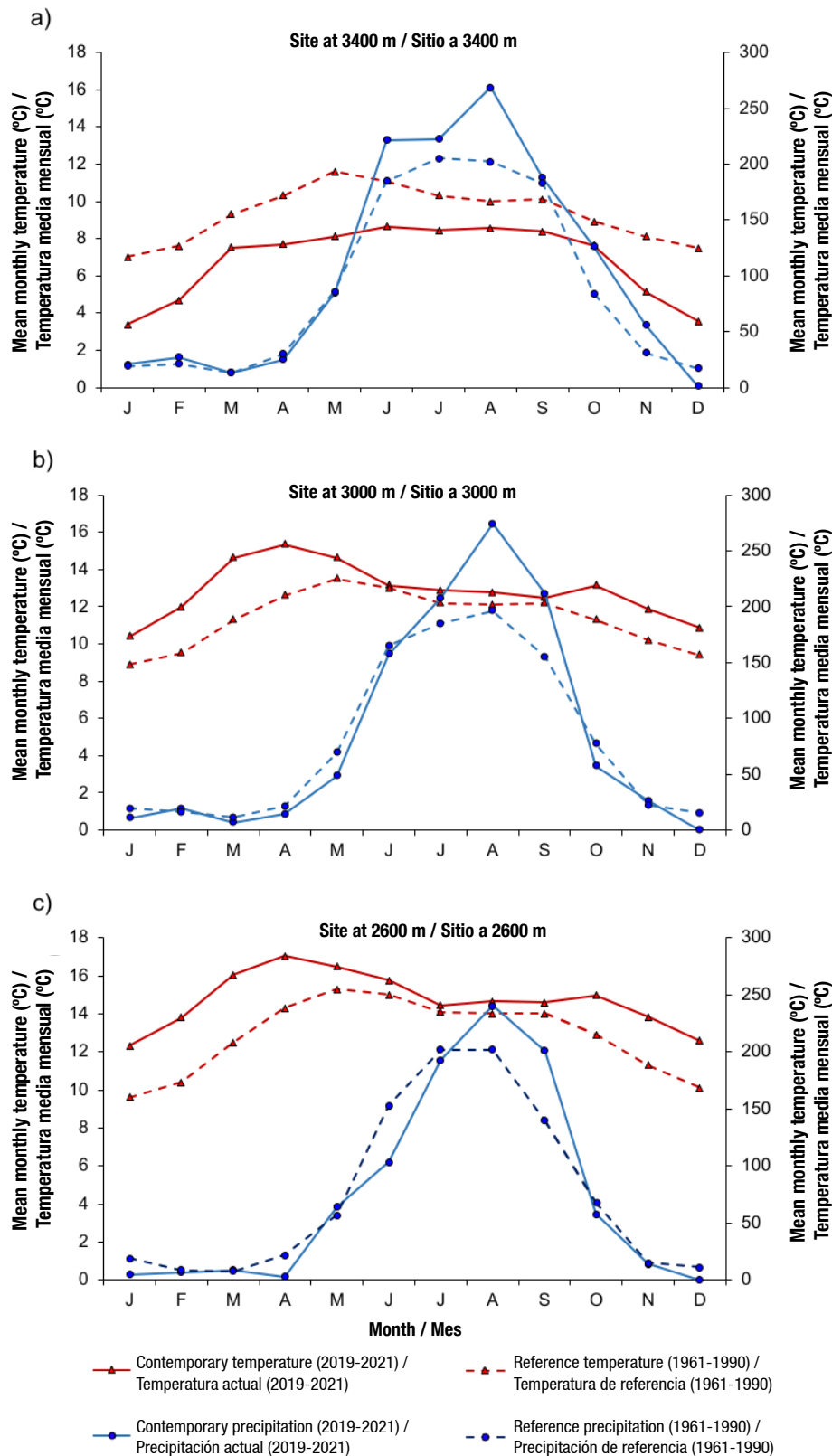


Figure 3. Mean monthly temperature (°C) and mean monthly precipitation (mm) for each trial site in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve.

Figura 3. Temperatura media mensual y precipitación media mensual en cada sitio de ensayo en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca.

causing survival to be ~16.7 times lower than at the higher elevation site and ~16.1 times lower than at the 3000 m site.

It is important to highlight the value of the comparison of the effect of the balance between temperature and precipitation at the reference site at 3000 m, which presented the best performance of the plants in terms of growth, as well as high survival (91.6 %), compared to the site at 2600 m. Although the latter site at a lower elevation is outside the distribution of the origin of the provenances (>3000 m), the fact that it has both higher temperatures (1.8 °C) and lower precipitation (-14 %) than the reference site at 3000 m, allows us to visualize the magnitude of the climatic impact to be expected with a temperature increase of less than 2 °C and a decrease in precipitation of only 14 %. These results indicate a highly probable scenario for Mexico between the 2060s and 2090s (Sáenz-Romero et al., 2010); such changes in climatic variables will be sufficient to induce massive seedling mortality, as observed at the 2600 m site (94.3 % mortality).

For plant height increase, contrasting results were found among the trial sites. For the site at the highest elevation (3400 m), height growth values were the lowest in the entire experiment. This result is consistent with the fact that such elevation is near the natural upper altitudinal limit of *A. religiosa* in the studied region. This is due to the negative correlation, observed in conifers, between high growth rates and cold resistance (Rehfeldt et al., 2018); in other words, growth decreases as cold increases, and the growing season shortens with increasing elevation (Liu & El-Kassaby, 2018). Furthermore, it has been shown that temperatures below 5 °C limit root growth because the transport of the H⁺-ATPase enzyme decreases, thereby inhibiting several functions essential for cellular growth (Alvarez-Uria & Körner, 2007), thus growing degree days (DD5; daily temperature above 5 °C) have a significant influence on plant height growth. During the cold and dry season from November to February, DD5 values differed significantly among the sites: 11 DD5 were recorded at 3400 m, 816 DD5 at 3000 m, and 1032 DD5 at 2600 m. This considerable difference in DD5 may restrict growth at the highest-altitude site while benefiting plants at the lower sites. It was also observed that, at the 2600 m site, the few plants that survived until the next rainy season exhibited the second-highest average height growth among all sites. It is likely that populations found in the driest sites (located at lower elevations within the natural distribution of the species) have a greater capacity for growth recovery following a period of drought stress compared to populations from more wetter regions (higher elevations). This has also been observed in populations of *Pinus pinaster* Ait. in the western

y seca (noviembre-febrero) en comparación con el período histórico (1961-1990). Esta disponibilidad de humedad probablemente confirió mayor capacidad de supervivencia a las plantas (Allen et al., 2015; Mátyás et al., 2018). En el sitio a 3000 m, la disminución del 22 % en las precipitaciones durante el mismo período de noviembre a febrero, en comparación con el período histórico de 1961-1990, no afectó la supervivencia de las plantas. Esto se debe posiblemente a que la precipitación durante la temporada de lluvias (junio-octubre) del período de ensayo 2019-2021 fue mayor (>15 %) en comparación con la del período histórico 1961-1990, de tal manera que las plantas obtuvieron humedad suficiente del suelo para sobrevivir a la estación fría y seca. En marcado contraste, en el sitio de 2600 m durante la estación fría y seca de noviembre a febrero, la temperatura aumentó ~3.5 °C y la precipitación disminuyó 8 % (en comparación con los valores históricos de 1961-1990), lo que provocó que la supervivencia fuera ~16.7 veces menor que en el sitio de mayor altitud y ~16.1 veces menor que en el sitio de 3000 m.

Es importante destacar el valor de la comparación del efecto del balance entre temperatura y precipitación en el sitio de referencia a 3000 m, que presentó el mejor desempeño de las plantas en términos de crecimiento, así como alta supervivencia (91.6 %) en comparación con el sitio a 2600 m. Aunque este último sitio está fuera de la distribución del origen de las procedencias (>3000 m), el hecho de que tenga temperaturas más altas (1.8 °C) y menor precipitación (-14 %) que el sitio de referencia (3000 m), permite visualizar la magnitud del impacto climático que se espera con un incremento de menos de 2 °C y disminución de 14 % de la precipitación. Estos resultados indican un escenario altamente probable en México, para el período comprendido entre la década de 2060 y 2090 (Sáenz-Romero et al., 2010); dichos cambios en las variables climáticas serán suficientes para inducir la mortalidad masiva de plántulas, como se observó en el sitio de 2600 m (94.3 % de mortalidad).

En el caso del incremento en altura de planta, los resultados fueron contrastantes entre los sitios de ensayo. Para el sitio a mayor altitud (3400 m), los valores de crecimiento en altura fueron los más bajos de todo el experimento, un resultado consistente con el hecho de que tal elevación está cerca del límite altitudinal superior natural de *A. religiosa* en la región estudiada. Esto se debe a que, en las coníferas, la selección de tasas altas de crecimiento y de resistencia al frío se correlacionan negativamente (Rehfeldt et al., 2018); es decir, el crecimiento disminuye a medida que el frío incrementa y la temporada de crecimiento se acorta a medida que la elevación aumenta (Liu & El-Kassaby, 2018). Además, se ha demostrado que las temperaturas <5 °C limitan el crecimiento de las raíces,

Mediterranean region (Sánchez-Salguero et al., 2018), and in some forest species more frequently found in North America and Europe, such as *Pinus ponderosa* Douglas ex Lawson et C. Lawson, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Quercus alba* L., *Picea glauca* (Moench.) Voss., *Tsuga canadensis* (L.) Carr., and *Taxodium distichum* (L.) Rich. (Gazol et al., 2017).

Regarding the relationship between growth and survival, defined as the productivity index, it can be assumed that the plants established on the site at 3400 m grew less in part because they designated a significant amount of resources obtained from photosynthesis for storage and defense against the low temperatures (Lusk & Jorgensen, 2013; Qin et al., 2022). This is a common response in shade-tolerant and slow-growing species such as *A. religiosa*, which allows them to survive longer but not increase their formation of biomass (Harsch & Bader, 2011). At the 3000 m site, a high productivity index was recorded, because the most favorable climatic conditions for the performance of *A. religiosa* trees are found between 3050 and 3250 m: Ortiz-Bibian et al. (2019) and Guzmán-Aguilar et al. (2020) respectively showed that the highest number of viable seeds and recruitment were found in the intermediate part of the natural distribution of this species. Similarly, Musule et al. (2016), reported that between 3100 and 3200 m, the anatomical structure of sacred fir wood features a lower content of hemicellulose (related to frost or drought resistance). As for the site at 2600 m, the productivity index was lower. Although the surviving plants at this site showed a good performance in terms of height increase, survival was too low and was insufficient to present a high value for the productivity index. A study by Dixit et al. (2021) presented similar results, in which the survival of *P. ponderosa* seedlings was the poorest recorded at the lowest elevation site.

The results of this study seem to indicate that at 3000 m is currently the site of ecological optimum for the provenances tested. The ecological optimum refers to the site where the species occurs most frequently and can be competitively exclusive (Rehfeldt et al., 2018). However, given the effects of climate change, it has been predicted that soon (by the decade centered on the year 2060), the optimal habitat for *A. religiosa* will be 500 m higher in elevation, reaching 4000 m at its upper altitudinal limit (Gómez-Pineda et al., 2020). Considering that the altitudinal limit of the sacred fir in the MBBR is approximately 3550 m, assisted migration of populations of the species to other higher peaks of the Trans-Mexican Volcanic Belt, such as Nevado de Toluca, in the Estado de México, should be regarded as a vital conservation strategy (Sáenz-Romero et al., 2012). This measure would also contribute to the adaptation and mitigation of climate change impacts.

debido a que el transporte de la enzima H^+ -ATPasa disminuye y, por tanto, inhiben varias funciones para el crecimiento celular (Álvarez-Uria & Körner, 2007), de modo que los grados-día (DD5; temperatura diaria por encima de 5 °C) tienen gran influencia en el incremento en altura de la planta. Durante la estación fría y seca de noviembre a febrero, los valores de DD5 difirieron significativamente entre los sitios; se calcularon 11 DD5 a 3400 m, 816 DD5 a 3000 m y 1032 DD5 a 2600 m. Esta diferencia considerable en DD5 podría restringir el crecimiento en el sitio de mayor altitud mientras beneficia a las plantas en los otros sitios. También se observó que, en el sitio de 2600 m, las pocas plantas que sobrevivieron hasta la siguiente temporada de lluvias tuvieron el segundo incremento en altura promedio más alto entre los sitios. Es probable que las poblaciones de los sitios más secos (en altitudes más bajas dentro de la distribución natural de la especie) tengan mayor capacidad de recuperación del crecimiento después de un período de estrés por sequía que las poblaciones de regiones más húmedas (altitudes más altas). Este es el caso de las poblaciones de *Pinus pinaster* Ait. en la región del Mediterráneo occidental (Sánchez-Salguero et al., 2018) y de algunas especies forestales encontradas con mayor frecuencia en América del Norte y Europa, como *Pinus ponderosa* Douglas ex Lawson et C. Lawson, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Quercus alba* L., *Picea glauca* (Moench.) Voss., *Tsuga canadensis* (L.) Carr. y *Taxodium distichum* (L.) Rich. (Gazol et al., 2017).

En cuanto a la relación entre crecimiento y supervivencia, definida como el índice de productividad, se puede suponer que las plantas establecidas en el sitio a 3400 m crecieron menos, en parte, porque designaron una cantidad significativa de recursos obtenidos de la fotosíntesis para el almacenamiento y la defensa contra las temperaturas bajas (Lusk & Jorgensen, 2013; Qin et al., 2022). Esta es una respuesta común en especies tolerantes a la sombra y de crecimiento lento como *A. religiosa*, lo que les permite sobrevivir más tiempo, pero no aumentar su formación de biomasa (Harsch & Bader, 2011). En el sitio de 3000 m se registró un índice alto de productividad, debido a que las condiciones climáticas más favorables para el desempeño de los árboles de *A. religiosa* se encuentran entre 3050 y 3250 m; Ortiz-Bibian et al. (2019) y Guzmán-Aguilar et al. (2020) demostraron, respectivamente, que el número de semillas viables y el reclutamiento son mayores en la parte intermedia de la distribución natural de esta especie. De manera similar, Musule et al. (2016) reportaron que, entre 3100 y 3200 m, la estructura anatómica de la madera de oyamel presenta menor contenido de hemicelulosa (relacionada con la resistencia a las heladas o la sequía). En cuanto al sitio a 2600 m, el índice de productividad fue el más bajo. Aunque las plantas sobrevivientes en

Based on the results obtained in this study, it is recommended to implement assisted migration to higher elevation sites as a conservation measure for the species and as part of the effort to mitigate the expected effects of climate change.

Conclusions

The altitudinal movement of *Abies religiosa* provenances toward cooler and more wetter sites (up to $\sim 2^\circ\text{C}$ cooler = 400 m altitudinal difference upwards) will allow the balance between temperature and available moisture to remain within the range necessary for plant survival. However, at planting elevations such as 3400 m, growth rates will be limited – at least in the short term – because cold temperatures will act as a limiting factor. Populations of *A. religiosa* located at the lower limit of their distribution will increasingly suffer from water stress due to increasing temperatures. This is likely to result in mass seedling mortality, apparently induced by an increase in mean annual temperature of 1.8°C and a decrease in precipitation of 14 % at the 2600 m site, compared to the reference site at 3000 m.

Acknowledgments

This project was an initiative of the Forest Genetic Resources Working Group (FGRWG) of the North American Forestry Commission (NAFC), Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). We gratefully acknowledge funding provided to CSR by the Monarch Butterfly Fund (Madison, Wisconsin, USA), the United States Forest Service (funded by the United States Agency for International Development, Washington, D.C.), American Forests (Washington, D.C.), the Neovolcanic Axis Conservation Fund A.C. (Zitácuaro, Michoacán), and the Scientific Research Coordination Office of the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo; and to RLC by the PAPIT-UNAM program (IG200221). We extend our heartfelt thanks to Francisco Ramírez-Cruz (deceased), Doña Petra Cruz-Cruz, Francisca Ramírez-Cruz, A. Belén Luis-Ramírez (Ejido La Mesa, Municipality of San José del Rincón, Estado de México), Magdaleno Martín Antonio Hernández Campos and his family (Tlalpujahua de Rayón, Michoacán) for granting access and providing assistance in the establishment, monitoring, maintenance, and measurement of field experiments; without their support, this project would not have been possible. Special thanks to Verónica Osuna-Vallejo (researcher in the “Investigadoras e Investigadores por México” program, supported by the Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación [SECIHTI]), Ma. Guadalupe Joaquín-Juan (project assistant in the Mexican National System of Researchers), Erika Gómez Pineda (CIGA-UNAM), Esmeralda Navarro-Miranda, Cecilia Zamora-Sánchez (graduate students), Adanely Jiménez-Villegas (undergraduate student), and Jessica

este sitio mostraron buen desempeño en términos de incremento en altura, la supervivencia fue demasiado baja e insuficiente para generar un valor alto del índice de productividad. Un estudio de Dixit et al. (2021) presentó resultados similares en los que la supervivencia de las plántulas de *P. ponderosa* fue la más pobre en el sitio de menor elevación.

Los resultados del presente estudio parecen indicar que el sitio a 3000 m es actualmente el óptimo ecológico para las procedencias probadas. El óptimo ecológico se refiere al sitio donde la especie se encuentra con mayor frecuencia y puede ser competitivamente exclusivo (Rehfeldt et al., 2018); sin embargo, dados los efectos del cambio climático, se ha pronosticado que pronto (para la década centrada en el año 2060), el hábitat óptimo de *A. religiosa* será 500 m más alto en elevación, alcanzando los 4000 m en su límite altitudinal superior (Gómez-Pineda et al., 2020). Si se considera que el límite altitudinal del oyamel en la RBMM es de aproximadamente 3550 m, la migración asistida de poblaciones de la especie a otras cumbres más altas de la Faja Volcánica Transmexicana como el Nevado de Toluca, en el Estado de México, debe considerarse como una estrategia vital para la conservación (Sáenz-Romero et al., 2012), además de contribuir a la adaptación y mitigación de los efectos del cambio climático.

Con base en los resultados, se recomienda implementar la migración asistida a sitios de mayor altitud como medida de conservación de la especie y como parte del esfuerzo para la mitigación de los efectos esperados del cambio climático.

Conclusiones

El movimiento altitudinal de las procedencias de *Abies religiosa* hacia sitios más fríos y húmedos (hasta $\sim 2^\circ\text{C}$ más frío = 400 m de diferencia altitudinal hacia arriba) permitirá que el balance entre la temperatura y la humedad disponible sea el requerido para que las plantas mantengan su capacidad de supervivencia; sin embargo, en elevaciones de plantación como 3400 m, la tasa de crecimiento será limitada, al menos a corto plazo, porque las temperaturas frías serían un factor limitante. Las poblaciones de *A. religiosa*, ubicadas en el límite inferior de su distribución, sufrirán cada vez más estrés hídrico debido al aumento de las temperaturas. Esto probablemente se reflejará en una mortalidad masiva de plántulas, inducida aparentemente por el incremento de 1.8°C en la temperatura media anual y disminución del 14 % de la precipitación en el sitio de 2600 m, en comparación con el sitio de referencia a 3000 m.

Agradecimientos

Este proyecto fue una iniciativa del Grupo de Trabajo sobre Recursos Genéticos Forestales (FGRWG), Comisión

Simone Ambriz-Guerrero (federal program “*Jóvenes Construyendo el Futuro*”), and other students from UMSNH for their help with field measurements. We also acknowledge SECIHTI for a doctoral scholarship (733822) and the DGAPA-UNAM postdoctoral fellowship granted to A.L. C.-V.

Conflict of Interest Declaration

The authors declare that they have no economic conflicts of interest or known personal relationships that could have influenced the research presented in this article.

End of English version

References / Referencias

- Allen, C. D., Breshears, D. D., & McDowell, N. G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), art129. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Alvarez-Uria, P., & Körner, C. (2007). Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Functional Ecology*, 21(2), 211-218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01231.x>
- Araiza-Olivares, G. A. (2020). Efectos del cambio climático en la distribución del bosque de oyamel. *Revista Geográfica de América Central*, (65), 263-282. <http://dx.doi.org/10.15359/rgac.65-2.11>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Brodersen, C. R., Germino, M. J., Johnson, D. M., Reinhardt, K., Smith, W. K., Resler, L. M., . . . Wieser, G. (2019). Seedling Survival at Timberline Is Critical to Conifer Mountain Forest Elevation and Extent [Review]. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00009>
- Brodribb, T. J., Powers, J., Cochard, H., & Choat, B. (2020). Hanging by a thread? Forests and drought. *Science*, 368(6488), 261-266. <https://doi.org/10.1126/science.aat7631>
- Carbajal-Navarro, A., Navarro-Miranda, E., Blanco, A., Cruzado-Vargas, A. L., Gómez-Pineda, E., Zamora-Sánchez, C., . . . Lindig-Cisneros, R. (2019). Ecological restoration of *Abies religiosa* forests using nurse plants and assisted migration in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 421. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00421>
- Carlón Allende, T., Mendoza, M. E., Perez-Salicrup, D. R., Villanueva-Díaz, J., & Lara, A. (2016). Climatic responses of *Pinus pseudostrobus* and *Abies religiosa* in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, central Mexico. *Dendrochronologia*, 38, 103-116. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2016.04.002>
- Carlón Allende, T., Mendoza, M. E., Villanueva Díaz, J., & Li, Y. (2018). Climatic response of *Pinus cembroides* Zucc. radial growth in

Forestal de América del Norte (NAFC), Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. Agradecemos el financiamiento proporcionado a CSR por el Fondo para la Mariposa Monarca (Madison, Wisconsin, EE. UU.), el Servicio Forestal de los Estados Unidos (financiado por la Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional, Washington D. C.), American Forest (Washington D.C.), el Fondo de Conservación del Eje Neovolcánico A.C. (Zitácuaro, Michoacán) y la Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo; a RLC por el programa PAPIT-UNAM (IG200221). Agradecemos a Francisco Ramírez-Cruz (fallecido), Doña Petra Cruz-Cruz, Francisca Ramírez-Cruz, A. Belén Luis-Ramírez (Ejido La Mesa, Municipio de San José del Rincón, Estado de México), Magdalena Martín Antonio Hernández Campos y su familia (Tlalpujahu de Rayón, Michoacán) por proporcionar acceso y asistencia en el establecimiento, vigilancia, mantenimiento y mediciones de los experimentos de campo; sin su ayuda, este proyecto no habría sido posible. Gracias a Verónica Osuna-Vallejo (investigadora de “Investigadoras e Investigadores por México”, con el apoyo de la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación [SECIHTI]), Ma. Guadalupe Joaquín-Juan (asistente del Proyecto del Sistema Nacional de Investigadores), Erika Gómez Pineda (CIGA-UNAM), Esmeralda Navarro-Miranda, Cecilia Zamora-Sánchez (estudiantes de posgrado), Adanely Jiménez-Villegas (estudiante de licenciatura) y Jessica Simone Ambriz-Guerrero (programa federal «*Jóvenes Construyendo el Futuro*») y otros estudiantes de la UMSNH por su ayuda en las mediciones de campo. A la SECIHTI por una beca de doctorado (733822) y a la beca posdoctoral DGAPA-UNAM a A.L. C.-V.

Declaración de conflicto de intereses

Los autores declaramos que no tenemos conflictos de intereses económicos ni relaciones personales conocidas que pudieran haber influido en la investigación presentada en este artículo.

Fin de la versión en español

- Sierra del Cubo, Guanajuato, Mexico. *Trees*, 32, 1387-1399. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1720-1>
- Carlón-Allende, T., Villanueva-Díaz, J., Mendoza, M. E., & Pérez-Salicrup, D. R. (2018). Climatic signal in earlywood and latewood in conifer forests in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Tree-Ring Research*, 74(1), 63-75. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.1.63>
- Chen, Z., Grossfurthner, L., Loxterman, J. L., Masingale, J., Richardson, B. A., Seaborn, T., . . . Narum, S. R. (2022). Applying genomics in assisted migration under climate change: Framework,

- empirical applications, and case studies. *Evolutionary Applications*, 15(1), 3-21. <https://doi.org/10.1111/eva.13335>
- Cruzado-Vargas, A. L., Blanco-García, A., Lindig-Cisneros, R., Gómez-Romero, M., Lopez-Toledo, L., de la Barrera, E., & Sáenz-Romero, C. (2021). Reciprocal Common Garden Altitudinal Transplants Reveal Potential Negative Impacts of Climate Change on *Abies religiosa* Populations in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve Overwintering Sites. *Forests*, 12(1), 69. <https://doi.org/10.3390/f12010069>
- de Pascual Pola, C. N., Musálem, M. Á., & Alcalá, J. O. (2003). Estudio de algunas características de conos y semillas de *Abies religiosa* (HBK) Schl. et Cham. *Agrociencia*, 37(5), 521-531.
- Dixit, A., Kolb, T., Burney, O., Mock, K., & Grady, K. (2021). Provenance variation in early survival, growth, and carbon isotope discrimination of southwestern ponderosa pine growing in three common gardens across an elevational gradient. *Forests*, 12(11), 1561. <https://doi.org/10.3390/f12111561>
- Domec, J. C., King, J. S., Noormets, A., Treasure, E., Gavazzi, M. J., Sun, G., & McNulty, S. G. (2010). Hydraulic redistribution of soil water by roots affects whole-stand evapotranspiration and net ecosystem carbon exchange. *New Phytologist*, 187(1), 171-183. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03245.x>
- Gazol, A., Camarero, J. J., Anderegg, W. R. L., & Vicente-Serrano, S. M. (2017). Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. *Global Ecology and Biogeography*, 26(2), 166-176. <https://doi.org/10.1111/geb.12526>
- Gómez-Pineda, E., Sáenz-Romero, C., Ortega-Rodríguez, J. M., Blanco-García, A., Madrigal-Sánchez, X., Lindig-Cisneros, R., . . . Rehfeldt, G. E. (2020). Suitable climatic habitat changes for Mexican conifers along altitudinal gradients under climatic change scenarios. *Ecological Applications*, 30(2), e02041. <https://doi.org/10.1002/eap.2041>
- Guzmán-Aguilar, G., Carbajal-Navarro, A., Sáenz-Romero, C., Herrerías-Diego, Y., López-Toledo, L., & Blanco-García, A. (2020). *Abies religiosa* Seedling Limitations for Passive Restoration Practices at the Monarch Butterfly Biosphere Reserve in Mexico. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 115. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00115>
- Hammond, W. M., Williams, A. P., Abatzoglou, J. T., Adams, H. D., Klein, T., López, R., . . . Allen, C. D. (2022). Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. *Nature Communications*, 13(1), 1761. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-29289-2>
- Harsch, M. A., & Bader, M. Y. (2011). Treeline form – a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 582-596. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00622.x>
- Hartl-Meier, C., Dittmar, C., Zang, C., & Rothe, A. (2014). Mountain forest growth response to climate change in the Northern Limestone Alps. *Trees*, 28(3), 819-829. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-0994-1>
- Intergovernmental Panel on Climate Change. (2014). *Cambio climático 2014: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático* [Equipo principal de redacción, R.K. Pachauri y L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 157 págs. https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/SYR_AR5_FINAL_full_es.pdf
- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569-574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Leites, L. P., Rehfeldt, G. E., Robinson, A. P., Crookston, N. L., & Jaquish, B. (2012). Possibilities and limitations of using historic provenance tests to infer forest species growth responses to climate change. *Natural Resource Modeling*, 25(3), 409-433. <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2012.00129.x>
- Liu, Y., & El-Kassaby, Y. A. (2018). Evapotranspiration and favorable growing degree-days are key to tree height growth and ecosystem functioning: Meta-analyses of Pacific Northwest historical data. *Scientific Reports*, 8(1), 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26681-1>
- Lusk, C. H., & Jorgensen, M. A. (2013). The whole-plant compensation point as a measure of juvenile tree light requirements. *Functional Ecology*, 27(6), 1286-1294. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12129>
- Manzanilla-Quiñones, U., Martínez-Adriano, C. A., & Aguirre-Calderón, Ó. A. (2019). Historical and current spatial modeling of the sacred fir (*Abies religiosa* [Kunth] Schldl. & Cham.) in the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 25(2), 201-217. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2018.10.076>
- Mátyás, C. (2010). Forecasts needed for retreating forests. *Nature*, 464(7293), 1271-1271. <https://doi.org/10.1038/4641271a>
- Mátyás, C., Berki, I., Bidló, A., Csóka, G., Czímber, K., Führer, E., . . . Hirka, A. (2018). Sustainability of forest cover under climate change on the temperate-continental xeric limits. *Forests*, 9(8), 489. <https://doi.org/10.3390/f9080489>
- Moscow Forestry Sciences Laboratory. (2023). *Research on Forest Climate Change: Predicted Effects of Global Warming on Forests and Plant Climate Relationships in Western North America and Mexico*. Virginia Tech, USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station. <https://charcoal2.cnre.vt.edu/climate/>
- Murray-Tortarolo, G. N. (2021). Seven decades of climate change across Mexico. *Atmósfera*, 34(2), 217-226. <https://doi.org/10.20937/atm.52803>
- Musule, R., Alarcón-Gutiérrez, E., Houbron, E. P., Bárcenas-Pazos, G. M., del Rosario Pineda-López, M., Domínguez, Z., & Sánchez-Velásquez, L. R. (2016). Chemical composition of lignocellulosic biomass in the wood of *Abies religiosa* across an altitudinal gradient. *Journal of Wood Science*, 62, 537-547. <https://doi.org/10.1007/s10086-016-1585-0>
- Ortiz-Bibian, M. A., Castellanos-Acuña, D., Gómez-Romero, M., Lindig-Cisneros, R., Silva-Farías, M. Á., & Sáenz-Romero, C. (2019). Variation among *Abies religiosa* (HBK) Schl. et Cham populations along an altitudinal gradient. I. Seed germination capacity. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 42(3), 301-308.
- Pineda-López, M. d. R., Ortega-Solis, R., Sánchez-Velásquez, L. R., Ortiz-Ceballos, G., & Vázquez-Domínguez, G. (2013). Population structure of *Abies religiosa* (Kunth) Schldl. et Cham., in the ejido El Conejo of the national park Cofre de Perote, Veracruz, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 19(3), 375-385. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2012.11.058>

- Qin, J., Fan, C., Geng, Y., Zhang, C., Zhao, X., & Gao, L. (2022). Drivers of tree demographic trade-offs in a temperate forest. *Forest Ecosystems*, 9, 100044. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100044>
- Rangwala, I., & Miller, J. R. (2012). Climate change in mountains: a review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change*, 114(3), 527-547. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0419-3>
- Rehfeldt, G. E., Leites, L. P., Joyce, D. G., & Weiskittel, A. R. (2018). Role of population genetics in guiding ecological responses to climate. *Global Change Biology*, 24(2), 858-868. <https://doi.org/10.1111/gcb.13883>
- RStudio Team. (2020). *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio. In PBC. <http://www.rstudio.com/>
- Rzedowski, J. (2006). *Capítulo 17. Bosque de coníferas: C. Bosque de Abies* (1ra Edición digital) https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
- Sáenz-Romero, C., Lamy, J. B., Ducouso, A., Musch, B., Ehrenmann, F., Delzon, S., ... Hansen, J. K. (2017). Adaptive and plastic responses of *Quercus petraea* populations to climate across Europe. *Global Change Biology*, 23(7), 2831-2847. <https://doi.org/10.1111/gcb.13576>
- Sáenz-Romero, C., Mendoza-Maya, E., Gómez-Pineda, E., Blanco-García, A., Endara-Agramont, A. R., Lindig-Cisneros, R., ... Cibrián-Tovar, D. (2020). Recent evidence of Mexican temperate forest decline and the need for ex situ conservation, assisted migration, and translocation of species ensembles as adaptive management to face projected climatic change impacts in a megadiverse country. *Canadian Journal of Forest Research*, 50(9), 843-854. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-032>
- Sáenz-Romero, C., O'Neill, G., Aitken, S. N., & Lindig-Cisneros, R. (2021). Assisted Migration Field Tests in Canada and Mexico: Lessons, Limitations, and Challenges. *Forests*, 12(1), 9. <https://doi.org/10.3390/f12010009>
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Crookston, N. L., Duval, P., St-Amant, R., Beaulieu, J., & Richardson, B. A. (2010). Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change*, 102(3-4), 595-623. <https://doi.org/10.1007/s10584-009-9753-5>
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Duval, P., & Lindig-Cisneros, R. A. (2012). *Abies religiosa* habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 275, 98-106. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.004>
- Sánchez-Salguero, R., Camarero, J. J., Rozas, V., Génova, M., Olano, J. M., Arzac, A., ... Linares, J. C. (2018). Resist, recover or both? Growth plasticity in response to drought is geographically structured and linked to intraspecific variability in *Pinus pinaster*. *Journal of Biogeography*, 45(5), 1126-1139. <https://doi.org/10.1111/jbi.13202>
- SAS Institute. (2014). SAS/STAT (Version 9.4) Computer Software. SAS Institute. (2015). *Base SAS 9.4 procedures guide*. SAS Institute.
- Seiwa, K. (2007). Trade-offs Between Seedling Growth and Survival in Deciduous Broadleaved Trees in a Temperate Forest. *Annals of Botany*, 99(3), 537-544. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl283>