

Respuesta de madera temprana y tardía a la sequía en una conífera mexicana bajo dos condiciones ecológicas

M. Pompa-García^{1,*}, P.A. Domínguez-Calleros¹

(1) Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Juárez del Estado de Durango. México.

* Autor de correspondencia: M. Pompa-García [marinpompagarcia@gmail.com]

> Recibido el 12 de marzo de 2015 - Aceptado el 15 de junio de 2015

Pompa-García, M., Domínguez-Calleros, P.A. 2015. Respuesta de madera temprana y tardía a la sequía en una conífera mexicana bajo dos condiciones ecológicas. *Ecosistemas* 24(2): 37-42. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-2.06.

La madera temprana (EW) y tardía (LW) se forma durante diversas estaciones temporales y por tanto capturan las condiciones ecológicas en diferentes intervalos de tiempo. Aquí se evaluó la respuesta de EW y LW ante la sequía durante más de un siglo, para una conífera representativa del Norte de México bajo dos condiciones ecológicas diferentes. El índice de precipitación-evapotranspiración estandarizado (SPEI) se correlacionó con índices dendrocronológicos de EW y LW. Las pruebas de Tukey ($\alpha = 0.05$), mostraron que EW representa el 82 % del ancho de anillo, mientras que el 18 % correspondió a LW. Los análisis dendroclimáticos indicaron que las condiciones de sequía tienen influencia en las proporciones de EW y LW. La EW resultó más sensible a la sequía, en particular para aquellas áreas de mayor altitud. LW parece ser menormente influenciada por las condiciones de estrés hídrico durante la primavera. Estas diferencias en crecimiento tienen implicaciones en la productividad forestal, ciclos de carbono y otros procesos ecológicos que enfrentan las especies.

Palabras clave: anillos de crecimiento; dendroecología; *Pinus cooperi*; sequía

Pompa-García, M., Domínguez-Calleros, P.A. 2015. Respuesta de madera temprana y tardía a la sequía en una conífera mexicana bajo dos condiciones ecológicas. *Ecosistemas* 24(2): 37-42. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-2.06.

Earlywood (EW) and latewood (LW) form during several temporary seasons and thus capture the ecological conditions at different time intervals. EW and LW response to drought for over a century for a representative conifer of Northern Mexico was evaluated in this study under two different ecological conditions. The Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index (SPEI) was correlated to EW and LW dendrochronological index. Tukey tests ($\alpha = 0.05$) showed that EW represents 82% ring width, while 18 % corresponded to LW. The dendroclimatic analyses showed that drought conditions have influence on the proportions of EW and LW. EW was more sensitive to drought, particularly in those areas of higher elevation. LW seems most poorly influenced by water stress conditions during spring. These differences in growth have implications for forest productivity, carbon cycles and other ecological processes faced by the species.

Key words: tree-rings; dendroecology; *Pinus cooperi*; drought

Introducción

Modelaciones climáticas alrededor del mundo sugieren un marcado incremento en temperatura en el futuro (IPCC 2007). Ello tendrá consecuencias dramáticas en las condiciones de sequía para los ecosistemas forestales (Sánchez-Salguero et al. 2012; Camarero et al. 2014). Recientemente se ha reportado que el estrés por sequía tiene impacto en la producción primaria neta y la mortalidad del arbolado (Allen et al. 2010; Linares et al. 2012; Williams et al. 2012). Esto es, el árbol responde a periodos de crecimiento estacional a través de sus procesos fisiológicos, registrándose en anillos de crecimiento en fases temporales de madera temprana (EW) y tardía (LW).

Estudios recientes han logrado avances significativos en la investigación sobre EW y LW (Griffin et al. 2011; Leavitt et al. 2011). Griffin et al. (2013), resaltan la importancia que tienen para fines dendrocronológicos. Durante la diferenciación de EW y LW intervienen interacciones complejas entre la genética de la planta, su fisiología y las relaciones ecológicas con el entorno ambiental (Fritts 2001). De esta forma, los gradientes ecológicos han sido utilizados para monitorear y contrastar la dinámica de las especies (Bickford

et al. 2011; Camarero et al. 2012). Dada la variación de nichos ecológicos en el norte de la sierra madre occidental de México, ésta área resulta un sitio ideal donde se pueden explicar las respuestas paleoecológicas que subyacen a la formación de EW y LW. Además, la mayoría de los estudios dendrocronológicos en esta zona han utilizado el ancho total de anillo en sus formulaciones (Pompa-García et al. 2013; 2014). Estudiar la proporción de EW y LW es un aporte novedoso al entendimiento de los procesos ecológicos (migración, extinción y ajuste de procesos fisiológicos) que enfrentarán las especies ante futuras condiciones ambientales.

Dado que la disponibilidad de humedad para los árboles procede de la precipitación y de los efectos de evaporación, recientemente se han desarrollado diversos índices para evaluar la sequía en los sistemas hidrológicos (Mishra y Singh 2010). En particular se destaca el índice de precipitación-evapotranspiración estandarizado (SPEI de sus siglas en inglés: Standardised precipitation-evapotranspiration index), por su alta sensibilidad a los cambios en demanda evaporativa y con amplia cobertura temporal a escala mundial (Vicente-Serrano et al. 2010). Según sus creadores, SPEI es particularmente apropiado para detectar, monitorear y explorar las consecuencias de calentamiento global en las condiciones de

sequía. Asumiendo regularidad en el resto de los factores que provocan el crecimiento, es de esperarse que EW y LW difieran según las señales climáticas y las condiciones ecológicas del sitio. Consecuentemente, el SPEI puede ayudar a explicar las variaciones en EW y LW como respuesta ante el estrés hídrico. Este conocimiento es de suma importancia para entender los procesos ecológicos que las especies experimentan ante los cambios climáticos. El objetivo del presente estudio fue examinar el papel de la sequía en el crecimiento de EW y LW en una conífera representativa y de gran amplitud en los ecosistemas de clima templado en México.

Metodología

Los núcleos de crecimiento en este estudio se colectaron en un área representativa de la sierra madre occidental en el norte de México (Fig. 1). Este ecosistema ocupa un área de aproximadamente 29 millones de hectáreas y tiene una alta diversidad de flora y fauna, incluyendo 24 especies diferentes de *Pinus* (22% del total) (Rzedowski 2006). El clima varía de templado a tropical, la precipitación total anual varía de 443 a 1452 mm, con una media anual de 917 mm. La temperatura media anual va desde los 8.2°C a los 26.2°C, con un promedio anual de 13.3°C. La altitud oscila entre 363 y 3190 msnm (promedio). Los tipos de bosques predominantes son irregulares (multietáneos) de pino-encino, a menudo mezclado con *Pseudotsuga menziesii*, *Arbutus* spp., *Juniperus* spp. y otras especies de árboles (Silva-Flores et al. 2014). Una especie endémica es *Pinus cooperi*, la cual resalta por su amplitud ecológica e importancia económica (Gonzalez-Elizondo et al. 2007).

Se tomaron dos sitios con condiciones dasométricas similares, pero condiciones ecológicas diferentes (Tabla 1). El sitio "Las Vegas" (VEG) está sometida a manejo de bosque regular, con bosques coetáneos en suelos profundos del tipo regosol, caracterizado por topografía montañosa y clima templado semifrío, con verano fresco largo; mientras que el sitio "Otinapa" (OTI) tiene un manejo de tipo irregular, con bosques sometidos a perturbación agropecuaria sobre suelos someros, topografía de lomeríos suaves y clima templado pero con menor humedad (García 1990).

Según los procedimientos para estandarización de anillos de crecimiento, se requieren largas series dendrocronológicas para minimizar el efecto del manejo del rodal y la competencia entre árboles

(An et al. 2012). Con ese afán, se eligieron individuos dominantes y sin daño aparente, así como aquellos cuyo crecimiento no estuviera sujeto a la competencia por luz y nutrientes. Como medida de suficiencia del tamaño de la muestra se usaron los estadísticos tradicionales en la dendrocronología (Mérían et al. 2013), además de reforzarse con documentaciones previas para el área de estudio (Pompa-García et al. 2013; 2014). Esta estrategia ha servido para caracterizar la señal climática de la población de *P. cooperi* de manera más representativa y no sólo aquellos que pudieran estar influenciados por estrés ambiental (Wilmking et al. 2004). Se extrajeron al menos tres núcleos de madera por árbol a 1.3 m de altura usando taladros Pressler (Haglof, Suecia). Las muestras de madera se pulieron con lija progresivamente de granulometría gruesa a fina para diferenciar sus crecimientos. Los anillos se contaron y fecharon con el procedimiento estándar de técnicas dendrocronológicas (Stokes y Smiley 1968) en el laboratorio de Dendrocronología del INIFAP CENID-RASPA en Gómez Palacio, Durango.

El crecimiento de cada periodo se midió a través de un estereomicroscopio integrado a una computadora (Velmex Inc., NY), distinguiendo entre EW y LW con una precisión de 0.001 mm. La clasificación entre EW y LW fue decidida de acuerdo a la metodología sugerida por Griffin et al (2011). La generación de índices dendrocronológicos (TRI) se desarrolló de acuerdo a las rutinas descritas en la dendrocronología moderna (Stokes y Smiley 1968).

Para comparar la proporción de EW y LW entre sitios, inicialmente se realizó una prueba de medias (Tukey, $\alpha=0.05$) entre el ancho de anillo de EW y LW.

Para evaluar como la disponibilidad hídrica (SPEI) se refleja en el crecimiento de EW y LW, se efectuó un análisis de correlación de Pearson comparando el índice TRI con los datos climáticos mensuales del SPEI (escala temporal de un mes). Para este fin se usaron 1000 réplicas para obtener los intervalos de confianza utilizando el software DendroClim2002 (Biondi y Waikul 2004). Este procedimiento permitió seleccionar aquellos meses en que los datos del SPEI tienen mayor influencia sobre la EW y LW. Se correlacionaron datos mensuales de octubre del año previo al crecimiento hasta septiembre del año actual, considerando el periodo 1901-2010.

Los registros instrumentales del SPEI provinieron de <http://sac.csic.es/spei/database.html> para las cuadrículas de 0.5° situadas sobre las ubicaciones de los sitios de muestreo. Este índice permite medir tanto condiciones de humedad (valores positivos) como condiciones de sequía (valores negativos).

Tabla 1. Descripción de los sitios de muestreo

Table 1. Sampling sites description

Atributo	VEG	OTI
Localización (Lat/Long)	105.46117, 24.17928	105.05486, 24.14078
Altitud media (msnm)	2400	2300
Número de árboles muestreados	16	14
Area basal (m ² /ha)	150	120
Diámetro normal medio (cm)	44.7(±3.0)	41.8(±4.0)
Altura media (m)	20	18
Clima	Cb'(w2)*	C(w1)*
Suelo	Cambisol eútrico*	Regosol eútrico*
Perturbación antropogénica	No se aprecia	Pastoreo y erosión

*Información obtenida en <http://ujed.mx/sigeed/>

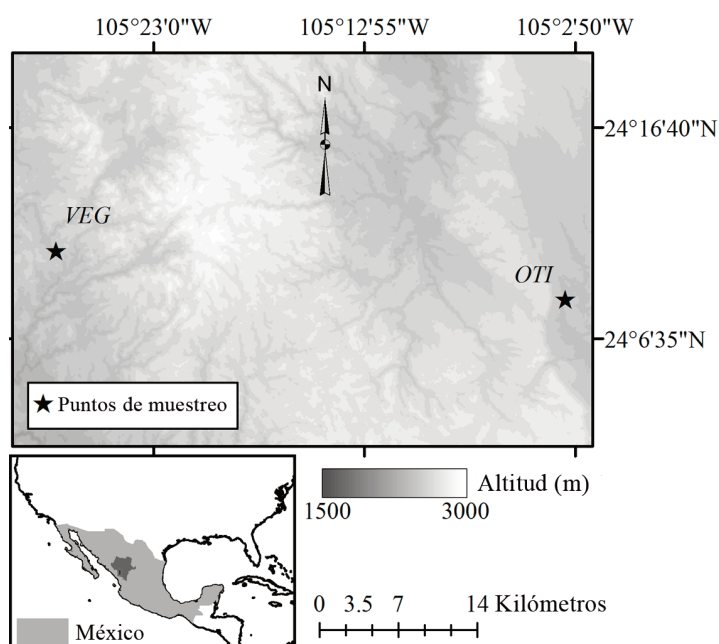


Figura 1. Localización del área de estudio, mostrando los dos sitios muestreados: "Otinapa" y "Las Vegas" (OTI y VEG, respectivamente) donde vegeta *P. cooperi*

Figure 1. Localization of study area, showing two sampling sites: "Otinapa" and "Las Vegas" (OTI and VEG, respectively) where *P. cooperi* grow.

Resultados

Los estadísticos dendrocronológicos basados en los índices residuales mostraron valores similares para ambos sitios (**Tabla 2**). Sin embargo EW resultó comparativamente mejor que LW en términos de coherencia entre árboles (r_{bt}), persistencia en el crecimiento (AC), en la variación interanual (MSx) y en la señal climática de la población (EPS).

Los resultados mostraron que existe diferencia significativa en las proporciones de EW y LW ($\alpha=0.05$). Las proporciones de LW y EW variaron desde 17.6 % hasta 82.5 %. EW resultó comparativamente mayor en VEG (82.5 %) que en OTI (77.7 %), por lo que LW ocupa mayor proporción en OTI (22.2 %) que en el sitio VEG (17.6 %) (**Tabla 3**). Gráficamente se presentan las proporciones en la **figura 2**, donde cronológicamente se aprecian las proporciones de EW y LW para el periodo estudiado. Durante la fase juvenil del arbolado (1900-1930) es notable la diferenciación entre EW y LW en ambos sitios.

La **figura 3**, muestra las respuestas de EW y LW ante las condiciones de humedad (SPEI) para ambos sitios. Los coeficientes de Pearson variaron positivamente desde 0 hasta 0.6 (al 0.05 de nivel de significancia). En la **figura 3a** EW_OTI, mostró correlación de 0.6 para enero y 0.3 en marzo del año actual de crecimiento. Sin embargo, EW_VEG presentó un mayor periodo de asociación, desde noviembre y diciembre del año previo del crecimiento ($r=0.4$ y 0.35 , respectivamente), hasta enero, marzo y abril del año actual del crecimiento ($r=0.54$, 0.42 y 0.35 , respectivamente). Por su parte LW_OTI sólo mostró relación con enero del año actual ($r=0.53$); mientras que LW_VEG tuvo asociación con enero y marzo del año actual con coeficientes de Pearson de 0.40 y 0.36 , respectivamente (**figura 3b**).

Tabla 2. Resumen de los estadísticos dendrocronológicos calculados para las cronologías residuales de EW y LW en los sitios OTI y VEG.

Table 2. Summary of the dendrochronological statistics calculated for the earlywood and latewood residual chronologies in OTI and VEG sites.

Sitio	Nº de árboles	Variable	Estadísticos de la cronología residual			
			AC*	MSx	r _{bt}	EPS
OTI	14	EW	0.67	0.49	0.45	0.85
		LW	0.60	0.36	0.25	0.74
VEG	16	EW	0.62	0.48	0.48	0.87
		LW	0.56	0.33	0.27	0.76

*AC es la correlación de primer orden de los datos brutos; MSx, es la sensibilidad media de las cronologías residuales; r_{bt} es la correlación media entre árboles y EPS es la señal expresada por la población.

*AC mean, first-order autocorrelation of raw data; MSx, mean sensitivity of residual chronologies; r_{bt}, mean between-trees correlation and EPS, expressed population signal.

Tabla 3. Proporción de madera temprana (EW) y madera tardía (LW) en los sitios de estudio.

Table 3. EW and LW proportion on sampling sites.

Tipo de madera y Sitio	Media (%)	Tukey *
EW_VEG	82.5	A
EW_OTI	77.7	B
LW_OTI	22.2	C
LW_VEG	17.6	D

*Medias con la misma letra son similares (Tukey, $\alpha=0.05$)

*Means with the same letter are similar (Tukey $\alpha=0.05$).

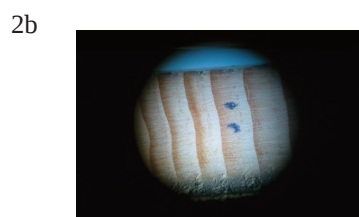
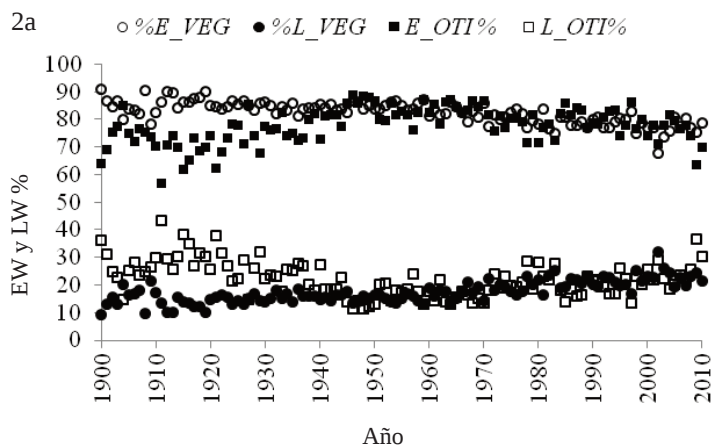


Figura 2. a) Proporción de EW y LW para los sitios muestreados. %EW_OTI, %LW_OTI, %EW_VEG y %LW_VEG, son los porcentajes de madera temprana y tardía para el sitio OTI y VEG, respectivamente. b) Fotografía microscópica de EW y LW.

Figure 2. a) EW & LW proportion on sampling sites. %EW_OTI, %LW_OTI, %EW_VEG and %LW_VEG, means percentages of early and latewood for sites OTI & VEG, respectively. b) Microscopic photograph of EW and LW.

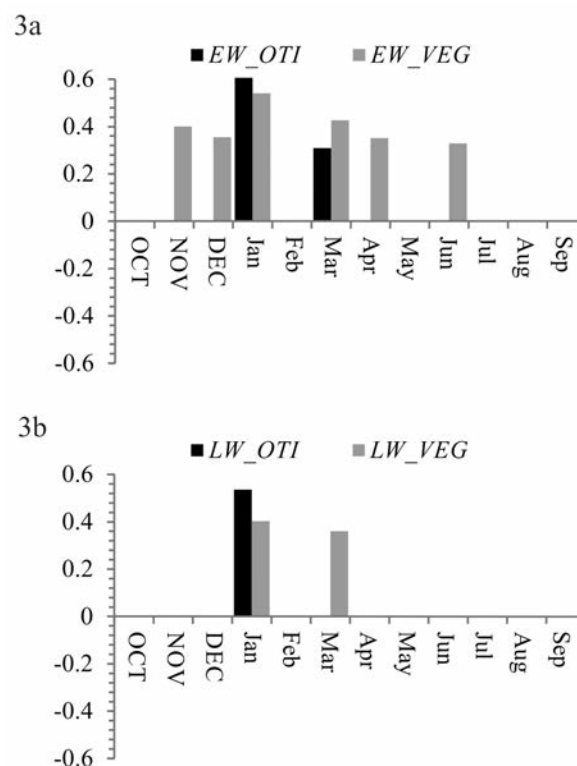


Figura 3. Correlaciones de madera temprana (EW) y tardía (LW) de *Pinus cooperi* con SPEI (a escala temporal de 1 mes) para el área de estudio, durante el periodo 1900-2010. Los meses en mayúsculas denotan periodos previos al crecimiento, mientras que las minúsculas significan meses del año actual del crecimiento.

Figure 3. Correlations for earlywood (EW) and latewood (LW) of *Pinus cooperi* with SPEI (at the time scale of 1 month) in study area, during 1901-2010. Uppercase months denotes previous periods to growing season, whilst lowercase means months of current year of growing season.

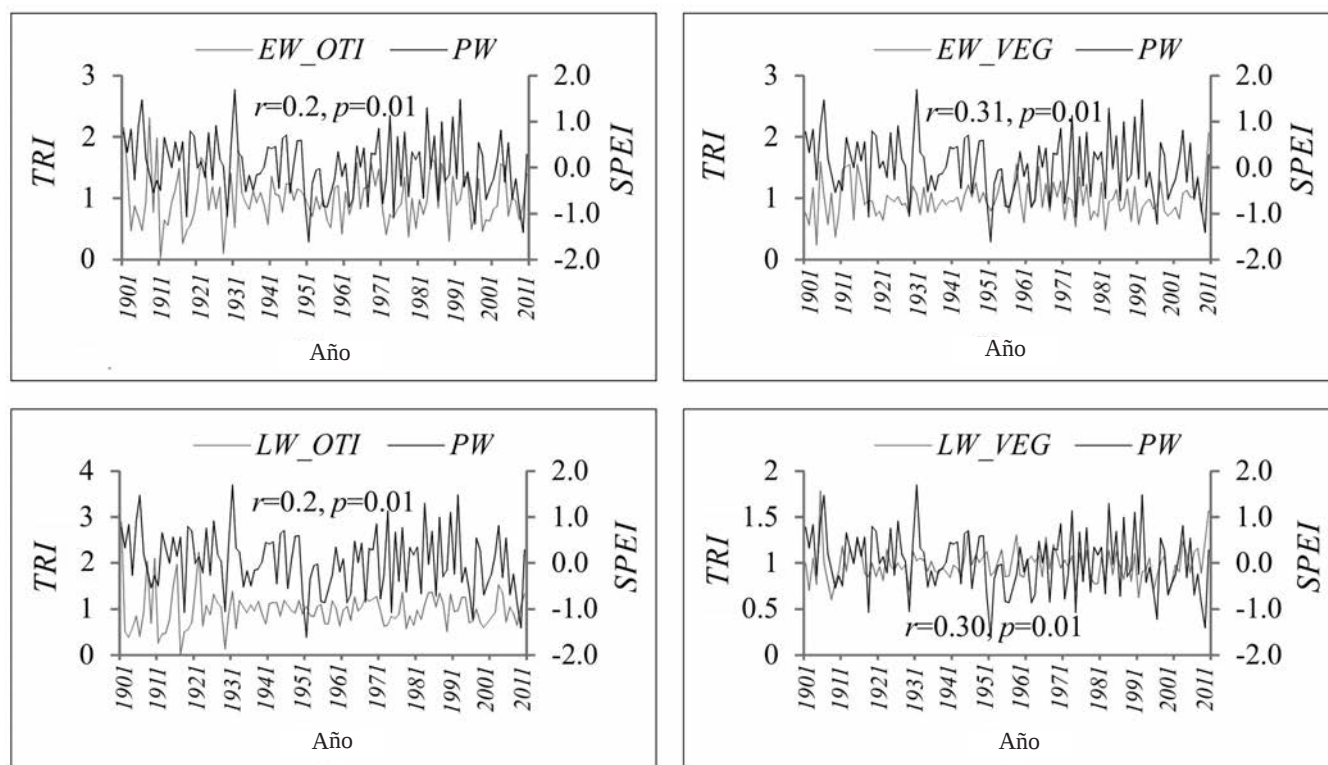


Figura 4. Tendencias comparativas de EW y LW, respecto a PW del SPEI durante el periodo: 1901-2010. EW_OTI, LW_OTI, EW_VEG y LW_VEG, son las cronologías residuales de madera temprana y tardía para el sitio OTI y VEG, respectivamente. PW es la precipitación del invierno previo a la estación de crecimiento. TRI es el índice dendrocronológico, mientras que SPEI corresponde al índice estandarizado de precipitación y evapotranspiración.

Figure 4. Comparatives tendencies of EW and LW with respect to PW of SPEI during 1901-2010. EW_OTI, LW_OTI, EW_VEG and LW_VEG, are residuals chronologies of earlywood and latewood for OTI and VEG, respectively. PW is previous winter precipitation. TRI is dendrochronological index, whilst SPEI corresponds to Standardised precipitation-evapotranspiration index.

Estos resultados sugieren que independientemente del sitio, las condiciones de sequía tienen mayor influencia en EW (desde noviembre previo hasta junio actual), en contraste que LW (de enero a marzo del año actual). La **figura 4** pareciera explicar mejor la influencia de la disponibilidad hídrica en el crecimiento de EW ($r \geq 0.3$), respecto a LW ($r=0.20$).

Discusión

Las diferencias en los valores de los estadísticos de la Tabla 2, se traducen como mejor respuesta de EW ante la variabilidad climática, mientras que LW tiene una menor respuesta ante tales variaciones. Estos estadísticos son concordantes con las respuestas mostradas en la **Figura 3**, donde se denota la relevancia del SPEI sobre el crecimiento.

Convencionalmente en el muestreo dendrocronológico se establece que un EPS > 0.85 cumple con encontrar correspondencia entre la extracción de la señal climática y el tamaño muestral en campo (Wigley et al. 1984; Mérian y Lebourgeois 2011). Los resultados de la **Tabla 2** refieren debilidad de LW ante el EPS. No obstante, la correspondencia de correlación entre los sitios sugiere hipotetizar que es más recomendable incrementar el número de sitios que el número de árboles (con el consecuentemente incremento de tiempo, esfuerzo y dinero). Según Mérian et al. (2013), la sensibilidad climática en muestras pequeñas tiende a subestimarse y por tanto el EPS no debe ser considerado como un estimador lineal de la calidad de las evaluaciones clima-árbol. En su caso se sugiere generar cronologías regionales o distribuir los sitios homogéneamente en gradientes ecológicos. Esto pareciera tener sentido dados aquellos valores reportados previamente para la misma especie en el área de estudio (Pompa-García et al. 2013). Adicionalmente obtener dos núcleos por sitio en lugar de uno, reduce considerablemente el riesgo de la cronología, tanto entre sitios como dentro de ellos Mérian et al. (2013).

Los resultados del presente estudio ponen de manifiesto que la separación de EW y LW ayudan a explicar los procesos ecológicos que controlan su crecimiento. En particular, la respuesta a las condiciones de sequía durante el periodo estudiado, constituyen el primer estudio documentado de la asociación de EW y LW en *P. cooperi* ante el estrés hídrico (SPEI). La explicación parece estar documentada en las diferentes respuestas que tiene el crecimiento a las condiciones de la sequía local.

Una respuesta negativa indica que la evapotranspiración provoca estrés a *P. cooperi*, resultando en déficit de agua necesaria para la síntesis de carbohidratos durante la próxima estación de crecimiento (Huang et al. 2010), cuando se forma EW. Por su parte LW es inducida por la reducción de fotoperiodo, asociado con el cese del crecimiento apical y de las acículas dada su capacidad fotosintética (Uggla et al. 2001). Esto afecta el desarrollo del cambium y consecuentemente el crecimiento radial (Linares y Tiscar 2010). Downes y Drew (2008), señalan que la producción de madera temprana es consecuencia de los carbohidratos almacenados en temporadas previas a la estación de crecimiento, mientras que la LW se constituye de aquellos formados en el año actual.

Este estudio pone en evidencia la importancia de las condiciones de humedad durante el invierno previo a la estación de crecimiento, lo cual confirma lo encontrado en previos estudios en ecosistemas vecinos (Pompa-García et al. 2013). Por su parte los déficits acumulados de humedad son extremadamente importantes y funcionalmente provocan la diferenciación de EW y LW como ha quedado demostrado en los resultados (Figs. 3 y 4).

Actualmente existe un debate científico acerca de cuáles son los parámetros climáticos (e.g. precipitación, temperatura, evaporación, velocidad del viento, etc.) que más influyen en la severidad de la sequía (Seneviratne 2012). Por ejemplo, Muller et al. (2011), argumentan que los árboles pueden tolerar tasas bajas de precipitación, pero la formación de tejidos es afectada seriamente por el

estrés hídrico. Por tanto la evapotranspiración, más que las temperaturas extremas o precipitaciones bajas, puede ser una causa de declinación forestal. En nuestro trabajo hemos encontrado que el crecimiento de EW y LW responde acertadamente a los datos del SPEI. Este hallazgo concuerda con el hecho ampliamente reconocido de que la evapotranspiración determina la respuesta de la vegetación a la sequía (Linares et al. 2012).

En relación a las condiciones ecológicas, los resultados sugieren que aquellos sitios de mayor altitud y mejor condiciones de humedad (VEG) muestran mayor respuesta a la formación de EW y LW (figura 2). Por ejemplo, las capacidades ecológicas del sitio VEG impactan positivamente en el crecimiento de EW; mientras que en OTI se privilegia la proporción de LW. Esto puede atribuirse a que los suelos más profundos y menos erosionados permiten la infiltración de las precipitaciones pluviales, tal como lo señala Fritts (2001). Comparativamente las condiciones presentes en el sitio OTI, donde la altitud es menor y consecuentemente la precipitación es más reducida provocan que el crecimiento radial sea limitado. Adicionalmente, el microclima presente en estas altitudes implica que la evapotranspiración sea mayor, a consecuencia de las altas temperaturas resultando en un mayor déficit de presión de vapor en la atmósfera (Aussenac 2000; Pasho et al. 2012).

Aunque cuantitativamente no se determinó la asociación entre la perturbación y los crecimientos de EW y LW, algunos autores reportan que los ecosistemas sometidos a disturbio presentan desventaja en el crecimiento (Linares et al. 2012), ya que la compactación del suelo y la deficiencia de los sistemas radicales resultan en menor capacidad de retención de humedad (sitio OTI). En contraste, un ecosistema sin perturbación mejora la capacidad de infiltración de humedad, dejándola disponible para la próxima temporada de crecimiento (Adams y Kolb 2005; Kerhoulas et al. 2013).

Futuras líneas de investigación deberán enfocarse a resolver los mecanismos fisiológicos que subyacen a la formación de EW y LW. Para Linares et al. (2012) hay un cierto consenso acerca de que la mortalidad está relacionada con el balance global de carbono de la planta y su estatus hídrico. De esta forma los estudios dendrocronológicos tienen potencial para caracterizar y predecir fenómenos de decaimiento forestal relacionados con variaciones climáticas, en particular con aquellas que producen estrés hídrico.

Conclusiones

La diferenciación de EW y LW ayudan a explicar los procesos ecológicos que controlan su crecimiento. Consecuentemente, el potencial productivo de los sitios tiene implicaciones directas en la densidad de la madera e incluso en el destino industrial de los productos forestales. Las respuestas a la disponibilidad hídrica fueron claramente diferenciadas. EW resultó más sensible a la sequía durante los inviernos previos a la estación de crecimiento. LW mostró sensibilidad en menor grado a las condiciones prevaletientes durante la estación de crecimiento. Se distinguió mayor respuesta a la sequía en sitios de mayor altitud.

Agradecimientos

Se reconoce el apoyo del laboratorio CENID-RASPA del INIFAP en el procesamiento y recolección de material de campo, así como a J. J. Camarero por su valiosa asistencia técnica. La revisión de árbitros anónimos y el editor en turno merecen nuestro agradecimiento por su significativo esfuerzo.

Referencias

- Adams, H.D., Kolb, T.E. 2005. Tree growth response to drought and temperature in a mountain landscape in northern Arizona, USA. *Journal of Biogeography* 32: 1629-1640.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660-684.
- An, W., Liu, X., Leavitt, S., Ren, J., Sun, W., Wang, W., Wang, Y., Xu, G., Chen, T., Qin, D. 2012. Specific climatic signals recorded in earlywood and latewood $\delta^{18}O$ of tree rings in southwestern China. *Tellus B*, 64. doi: <http://dx.doi.org/10.3402/tellusb.v64i0.18703>
- Aussenac, G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57:287-301
- Bickford, I.N., Fulé, P.Z., Kolb, T. 2011. Growth sensitivity to drought of co-occurring *Pinus* spp. along an elevation gradient in northern Mexico. *Western North American Naturalist* 71(3): 338-348.
- Biondi, F., Waikul, J. 2004. DENDROCLIM2002: a C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers and Geoscience* 30: 303-311.
- Camarero, J.J., Sangüesa Barreda, G., Alla, A.Q., González de Andrés, E., Maestro Martínez, M., Vicente-Serrano, S.V. 2012. Los precedentes y las respuestas de los árboles a sequías extremas revelan los procesos involucrados en el decaimiento de bosques mediterráneos de coníferas. *Ecosistemas* 21(3): 22-30. Doi: 10.7818/ECOS.2012.21-3.04.
- Camarero, J.J., Vergarechea, M., Sangüesa-Barreda, G., Ainslie, R.C. 2014. ¿Condicionan el crecimiento previo y el tamaño del árbol el decaimiento inducido por sequía en dos especies de *Quercus*? *Ecosistemas* 23(2): 73-81. Doi: 10.7818/ECOS.2014.23-2.10
- Downes, G.M., Drew, D.M. 2008. Climate and growth influences on wood formation and utilization. *Southern Forests* 70, 155-167.
- Fritts, H.C. 2001. *Tree rings and climate*. Blackburn Press, Caldwell, NJ. Estados Unidos.
- García, E. 1990. Climas, 1: 4000 000. IV.4.10 (A). *Atlas Nacional de México. Vol. II*. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- González-Elizondo, M.S., M. González-Elizondo y M.A. Márquez-Linares. 2007. *Vegetación y eco regiones de Durango*. Plaza y Valdés, S.A. de C.V. México, D.F., México.
- Griffin, D., Meko, D.M., Touchan, R., Leavitt, S.W., Woodhouse, C.A. 2011. Latewood chronology development for summer-moisture reconstruction in the U.S. Southwest, *Tree-Ring Research* 67, 87-101, doi:10.3959/2011-4.1.
- Griffin, D., Woodhouse, C.A., Meko, D.M., Stahle, D.W., Faulstich, H.L., Carrillo, C., Touchan, R., Castro, C.L., Leavitt, S.W. 2013. North American monsoon precipitation reconstructed from tree-ring latewood. *Geophysical Research Letters* 40:954-958 DOI: 10.1002/grl.50184
- Huang, J., Tardif, J.C., Bergeron, Y., Denneler, B., Berninger, F., Girardin, M.P. 2010. Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Global Change Biology* 16: 711-731.
- IPCC 2007. *Climate change, fourth assessment report*. Cambridge University Press, London, Reino Unido.
- Kerhoulas, L.P., Kolb, T.E., Koch, G.W. 2013. Tree size, stand density, and the source of water used across seasons by ponderosa pine in northern Arizona. *Forest Ecology and Management* 289: 425-433
- Leavitt, S.W., Woodhouse, C.A., Castro, C.L., Wright, W.E., Meko, D.M., Touchan, R., Griffin, D., Ciancarelli, B. 2011. The North American monsoon in the US Southwest: Potential for investigation with tree-ring carbon isotopes. *Quaternary International* 235:101-107
- Linares, J.C. Tiscar, P.A. 2010. Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree Physiology* 30: 795-806.
- Linares, J.C., Pazo Sarria, R., Taïquí, L., Camarero, J.J., Ochoa, V., Lechuga, V., Seco, J.I., Viñegla, B., Sangüesa-Barreda, G., Gilarte, P., Merino, J., Carreira, J.A. 2012. Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos. *Ecosistemas* 21(3):7-14. Doi.: 10.7818/ECOS.2012.21-3.02
- Mérian, P., Pierrat, J.C., Lebourgeois, F. 2013. Effect of sampling effort on the regional chronology statistics and climate-growth relationships estimation. *Dendrochronologia* 31: 58-67.
- Mérian, P., Lebourgeois, F. 2011. Consequences of decreasing number trees per climate-growth relationships: a multispecies analysis in a temperate climate. *Canadian Journal of Forest Research* 41, 2413-2422.
- Mishra, A.K., Singh, V.P. 2010. A review of drought concepts. *Journal of Hydrology* 391(1-2), 202-216.
- Muller, B., Pantin, F., Génard, M., Turc, O., Freixes, S., Piques, M.C., Gibon, Y. 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany* 62: 1715-1729.

- Pasho, E., Camarero, J.J., Vicente-Serrano, S.M. 2012. Climatic impacts and drought control of radial growth and seasonal wood formation in *Pinus halepensis*. *Trees: Structure and Function* 26: 1875-1886.
- Pompa-García, M., Cerano-Paredes, J., Fulé, P. 2013. Variation in radial growth of *Pinus cooperi* in response to climatic signals across an elevational gradient. *Dendrochronologia* 31(3): 198-204. Doi: 10.1016/j.dendro.2013.05.003
- Pompa-García, M., Miranda-Aragón, L., Aguirre-Salado, C. 2014. Tree growth response to ENSO in Durango, Mexico. *International Journal of Biometeorology* 59(1): 89-97. Doi: 10.1007/s00484-014-0828-2
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1a. edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO. México, D.F., México. 504 p.
- Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R.M., Camarero, J.J., Fernández-Cancio, A., Swetnam, T.W., Zavala, M.A. 2012. Vulnerabilidad frente a la sequía de repoblaciones de dos especies de pinos en su límite meridional en Europa. *Ecosistemas* 21(3):31-40. Doi: 10.7818/ECOS.2012.21-3.05.
- Silva-Flores, R., Pérez-Verdín, G., Wehenkel, Ch. 2014. Patterns of Tree Species Diversity in Relation to Climatic Factors on the Sierra Madre Occidental, Mexico. *Plos ONE* 9(8): 1-16. doi: 10.1371/journal.pone.0105034.
- Seneviratne, S.I. 2012. Historical drought trends revisited. *Nature* 491: 338-339.
- Stokes, M.A., Smiley T.L., 1968. *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press, Chicago. Estados Unidos. 73 p.
- Wigley, T.M., Briffa, K.R., Jones, P.D. 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology* 23: 201-213.
- Williams, A.P., Allen, C.D., Macalady, A.K., Griffin, D., Woodhouse, C.A., Meko, D.M., et al. 2012. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change* doi:10.1038/nclimate1693.
- Wilmking, M., Juday, G., Barber, V., Zald, H., 2004. Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds. *Global Change Biology* 10: 1724-1736. doi:10.1111/j.1365-2486.2004.00826.
- Uggla, C., Magel, E., Moritz, T., Sundberg, B. 2001. Function and Dynamics of Auxin and Carbohydrates during Earlywood/Latewood Transition in Scots Pine. *Plant Physiology*. 125(4):2029-2039.
- Vicente-Serrano, S.M., Beguería, S., López-Moreno, J.I. 2010. A multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *Journal of Climate* 23(7):1696-1718. doi:10.1175/2009JCLI2909.1.