



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA Y MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

La relación entre crecimiento y clima en árboles tropicales:
un estudio dendrocronológico en la selva de Los Tuxtlas
(Veracruz, México)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

GENARO GUTIÉRREZ GARCÍA

TUTOR DE TESIS:

DR. MARTIN RICKER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMITÉ TUTOR:

DR. JUAN NUÑEZ FARFÁN
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

México Distrito Federal

Marzo 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA Y MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS**

**La relación entre crecimiento y clima en árboles tropicales:
un estudio dendrocronológico en la selva de Los Tuxtlas
(Veracruz, México)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

GENARO GUTIÉRREZ GARCÍA

TUTOR DE TESIS:

**DR. MARTIN RICKER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

COMITÉ TUTOR:

**DR. JUAN NUÑEZ FARFÁN
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS**

México Distrito Federal

Marzo 2014

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

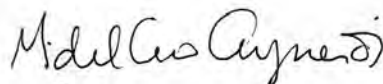
Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 3 de junio de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **GUTIÉRREZ GARCÍA GENARO** con número de cuenta **506021477** con la tesis titulada: “La relación entre crecimiento y clima en árboles tropicales: un estudio dendrocronológico en la selva de los Tuxtlas (Veracruz, México)”, realizada bajo la dirección del **DR. HANS MARTIN RICKER REYMANN:**

Presidente:	DR. OSWALDO TELLEZ VALDES
Vocal:	DRA. MARIA DE LOURDES VILLERS RUIZ
Secretario:	DR. JUAN SERVANDO NUÑEZ FARFAN
Suplente:	DR. LORENZO VAZQUEZ SELEM
Suplente	DR. JOSE VILLANUEVA DIAZ

De acuerdo con lo anterior, el alumno se acogió a la nueva normatividad, para la integración de su jurado con cinco sinodales, con base en el artículo **QUINTO TRANSITORIO**, en apego a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU”
Cd. Universitaria, D.F. a 5 de diciembre de 2013.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas por todo el apoyo brindado a lo largo del programa de doctorado que cursé. Así mismo, agradezco el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de doctorado con número de registro 196777, otorgada para poder llevar a cabo mis estudios de posgrado. Agradezco también, al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), por proporcionar el financiamiento para llevar a cabo este proyecto de investigación doctoral, a través de proyecto IN217008 "*La relación entre crecimiento y clima en árboles tropicales: un estudio dendrocronológico en la selva de Los Tuxtlas (Veracruz, México)*". A los miembros del comité tutor Dr. Martin Ricker, Dr. Juan Núñez Farfán, y Dr. Miguel Martínez Ramos. Por su orientación, conocimiento, y sugerencias a lo largo de todo el programa doctoral.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

Al Dr. Martin Ricker por todo el apoyo, consejos, y conocimiento brindado a lo largo de este programa doctoral, pero sobre todo por su amistad.

A la Bióloga Rosamond Coates por todo el apoyo brindado durante las estancias llevadas a cabo en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”.

A Braulio Gómez Chagala por su apoyo en el trabajo realizado en campo.

A la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología, por todas las facilidades brindadas para llevar a cabo el trabajo de campo de esta investigación doctoral.

A Cristina, por tu apoyo en todos estos años, y por tu cariño que siempre fueron mi alimento para seguir adelante.

DEDICATORIA

A mis padres:

Por su apoyo, amor, y confianza a lo largo de toda mi vida.

Por darme la libertad de buscar mi camino.

A mis hermanas:

Por todo su apoyo y todo su cariño.

Las quiero

A Cristina:

*Por ser mi cómplice en esta
aventura que se llama vida*

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
ESTRUCTURA DE LA TESIS	10
CAPITULO 1. Climate and climate change in Los Tuxtlas region (Veracruz, México): <i>A statistical analysis</i>	15
CAPITULO 2. Modelo predictivo de anillos de crecimiento en árboles tropicales.....	42
CAPITULO 3. Señales climáticas locales y globales de <i>Pinus oocarpa</i> en la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”	106
DISCUSION GENERAL	170
RECOMENDACIONES	176

RESUMEN

El estudio de los anillos de crecimiento en especies de árboles en bosques templados ha sido ampliamente utilizado para analizar la relación entre clima y crecimiento arbóreo, así como para reconstruir el clima del pasado. En contraste, el estudio de los anillos en especies de selvas húmedas tropicales es un campo de investigación todavía relativamente poco explorado. La causa del incipiente desarrollo de la dendrocronología tropical se debe a que existe la amplia percepción que los árboles de bosque húmedo tropical no forman anillos de crecimiento. Esta percepción está basada en la idea que en este tipo de ecosistemas prevalecen condiciones climáticas homogéneas, como la ausencia de una estación fría suficientemente fuerte, y lluvia casi todo el año. Sin embargo, existen estudios que demuestran que la formación de anillos en árboles tropicales puede presentarse en ciertas especies y bajo ciertas condiciones climáticas.

Los objetivos de esta tesis fueron: (a) predecir dentro de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas las áreas en donde es factible encontrar anillos de crecimiento, (b) probar la existencia de anillos de crecimiento en especies de bosque húmedo tropical en la reserva, (c) analizar el clima en la misma zona, y (d) estudiar la relación entre clima y crecimiento arbóreo.

La predicción de anillos de crecimiento se llevó a cabo desarrollando un Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC), basado en un Sistema de Información Geográfica y validado con colectas de virutas en 22 sitios de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas. Los resultados del análisis de la matriz de confusión muestran que no fue posible predecir la presencia de anillos a nivel del paisaje dentro de la reserva. Sin embargo, el modelo no presentó capacidad de predicción estadísticamente significativa en las tres categorías de anillos analizadas (visible, poco visible, y no visible). Esto se debió a una alta proporción de anillos visibles y poco visibles en sitios donde el modelo suponía niveles de humedad moderados y altos. La alta proporción de anillos en estos sitios de menor estrés hídrico predicho podría deberse a pendientes pronunciadas o inundaciones temporales. El 37% de las 181 virutas colectadas presentó anillos de crecimiento visibles, correspondiendo al 33% de las 79 especies analizadas. La presencia o ausencia de anillos fue estadísticamente independiente de la especie analizada. Las especies caducifolias presentaron una proporción dos veces mayor de anillos visibles con respecto a las brevicaducifolias y perennifolias. Los resultados obtenidos en el presente estudio indican primero que la formación de anillos de crecimiento en especies tropicales de selvas muy húmedas es un fenómeno relativamente común, y segundo que no es necesario una época seca intensa y prolongada para que el cambium vascular

entre en latencia y forme anillos de crecimiento, contrario a lo que se ha reportado en la literatura. Los resultados obtenidos en Los Tuxtlas indican que sería posible expandir el análisis de anillos de crecimiento a todas las regiones tropicales, aunque no tengan un periodo seco marcado.

El análisis climático en la región de Los Tuxtlas consistió en: (a) crear una base de datos climatológica con control de calidad robusto para toda la región, (b) construir capas “raster” de alta resolución (90 m) de precipitación y temperatura mensual para toda el área de estudio, y (c) analizar los registros climáticos para detectar tendencias indicadoras de un cambio climático en la región. Los resultados del análisis climático de la región indican la existencia de un gradiente espacial altamente significativo entre estaciones meteorológicas tanto en temperatura como en precipitación. Por otra parte, no se encontró evidencia estadísticamente significativa de un cambio climático en el registro de precipitación y temperatura, en contraste a lo predicho por los modelos de circulación general CSIROMK₃, ECHAM₅, y HadGEM₁

La relación entre el clima y el crecimiento arbóreo se analizó empleando métodos dendrocronológicos tradicionales en la especie *Pinus oocarpa*, la única especie de pino en la región de Los Tuxtlas. Los resultados del análisis clima-crecimiento para el periodo de 1967-2004 indican una correlación positiva del incremento anual con la precipitación total mensual de diciembre del año anterior de crecimiento a junio del año presente ($r = 0.56$, $p = 0.001$). Además, existe una correlación negativa con la temperatura máxima y mínima promedio para los periodos de junio ($r = 0.51$, $p = 0.001$) y de junio a diciembre ($r = 0.41$, $p = 0.01$) en el año actual de crecimiento. Las proyecciones del crecimiento en base a las condiciones climáticas futuras promedio de los modelos de circulación general CSIROMK₃, ECHAM₅, y HadGEM₁ predicen una reducción del crecimiento de *Pinus oocarpa* del 86% para el escenario de altas emisiones (A₂), y del 48% para escenarios de bajas emisiones (B₁).

ABSTRACT

Tree-ring studies in temperate tree species have been widely used to analyze the relationship between climate and tree growth, and to reconstruct the climate of the past. In contrast, such studies in species of humid tropical rainforests is a research area still relatively little explored. The lack of a wider development of tropical dendrochronology is due the widespread perception that rainforest trees do not form tree-rings. This perception is based mainly on the idea that homogeneous climatic conditions prevail in these ecosystems, such as the absence of a pronounced cold season and rainfall almost all year round. However, there are studies that show that the formation of tree-rings in tropical trees may occur in certain species and under certain climatic conditions.

The objectives of this thesis were: (a) to predict the areas where it is more likely to encounter tree-rings in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve, (b) to document the existence of growth rings in tropical rain forest species in the reserve, (c) to analyze the climate in the same area, and (d) to study the relationship between climate and tree growth.

Tree-ring predictions was carried out by developing a Potential Growth Ring Formation Index (PGRFI) with a Geographic Information Systems, validated with increment cores from 22 sites in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve. The analysis of the confusion matrix showed that it was not possible to predict the presence of tree rings at the landscape level in the reserve. There was no statistically significant prediction of the three categories of rings analyzed (visible, little visible, and not visible). This was due to a high proportion of “visible” and “little visible” tree rings in places where the model assumed moderate to high levels of moisture. The high proportion of tree rings in these sites of predicted low water stress could be due to steep slopes or temporary flooding. Thirty-seven percent of the 181 collected increment cores presented visible growth rings, corresponding to 33% of the 79 species analyzed. The presence or absence of growth rings was statistically independent of the species. Deciduous species had a two times higher proportion of visible rings compared to brevi-deciduous and evergreen species. The results obtained in this study indicate that the formation of growth rings in humid tropical rain forests is a relatively common phenomenon, and that an intense and prolonged dry season is not necessary to induce dormancy in the vascular cambium and consequently the formation of growth rings, contrary to what is reported in the literature. The results in Los Tuxtlas indicate that it would be possible to expand tree-ring analysis widely in tropical regions, even in those without an intense and prolonged dry period.

The climate analysis in the region of “Los Tuxtlas” consisted of: (a) creating a quality-controlled climatological database for the entire region, (b) developing high-resolution raster layers (90 m) of monthly precipitation and temperature for the study area, and (c) analyzing the climate records to detect trends that indicate a climate change in the region. The climate analysis of the region showed the existence of a highly significant spatial gradient among stations for both temperature and precipitation. There was, however, no statistically evidence of climate change in the record of temperature and precipitation, contrary to the prediction of the general circulation models CSIROMK3, ECHAM5, and HadGEM1.

The relationship between climate and tree growth was analyzed using traditional dendrochronological methods in *Pinus oocarpa*, the only pine species in the region. The results of the climate-growth analysis for the period 1967-2004 indicate a positive correlation with the total monthly precipitation from December of the previous year to June of the current year ($r = 0.56$, $p = 0.001$). In addition, there is a negative correlation with the average maximum and minimum temperatures of June ($r = 0.51$, $p = 0.001$) and June to December ($r = 0.41$, $p = 0.01$) of the current year of growth. Growth projections based on future average climatic conditions of the general circulation models CSIROMK3, ECHAM5, and HadGEM1 predict a reduction in *Pinus oocarpa* growth of 86% for the high emissions scenario (A2), and 48 % for the low emissions scenarios (B1).

INTRODUCCIÓN

Los bosques húmedos tropicales son los ecosistemas terrestres con mayor diversidad biológica, responsables de más de la mitad de la productividad primaria del planeta (Melillo *et al.*, 1993). En la actualidad este tipo de vegetación está desapareciendo a una tasa alarmante, lo que conlleva a una pérdida de la biodiversidad y de los servicios ambientales asociados a estos ecosistemas (Achard *et al.*, 2002). En México, la cobertura forestal de este tipo de vegetación, se redujo de los 18 millones de hectáreas que era su extensión original, a solamente 3.15 millones de hectáreas, lo que equivale a una pérdida del 82.5 por ciento (Challenger y Dirzo, 2009). En Los Tuxtlas Ricker *et al.* (en prensa) estiman una pérdida de la cobertura forestal original del 79%, debido principalmente a la conversión de selva a pastizales para actividad ganadera.

Los bosques húmedos tropicales son importantes ya que dominan el flujo de carbono global entre la biosfera y la atmósfera (Saugier *et al.*, 2001), almacenan el 55% de la biomasa forestal a nivel global (Pan *et al.*, 2011), y acumulan un tercio del carbono mundial almacenado en suelo (Jobbagy y Jackson, 2000). Además, regulan el clima a nivel regional y local, ya que regresan el agua a la atmósfera a través del proceso de evapotranspiración, el cual genera nubes que reflejan la luz solar, creando sombra que reduce la temperatura de la superficie terrestre (Osborne *et al.*, 2004). Los bosques húmedos tropicales son responsables de la generación de mucha de la lluvia que precipita en extensas áreas de los trópicos (Werth y Avissar, 2002; Hasler *et al.*, 2009).

Según estimaciones del Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC) en los últimos cien años la temperatura promedio del planeta se ha incrementado 0.74°C ($\pm 0.18^{\circ}\text{C}$), esperándose un incremento de 3.5 grados más en el siguiente siglo (Solomon *et al.*, 2007). En el caso específico de las regiones tropicales, Malhi y Wright (2004) reportan un calentamiento de 0.26°C ($\pm 0.05^{\circ}\text{C}$) por década a partir de mediados de los 70s, y una declinación en la precipitación a razón de 1% por década. A pesar de que es poco lo que se conoce sobre la respuesta de los bosques húmedos tropicales a las variaciones ambientales futuras producto del cambio climático, existen ya reportes sobre afectaciones en este tipo

de ecosistemas. Por ejemplo, se ha encontrado que variaciones climáticas pueden modificar tanto la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas (Root *et al.*, 2003), el crecimiento de árboles que en ellos habitan (Clark *et al.*, 2003; Feeley *et al.*, 2007), y sus ciclos del carbono (Fearnside, 2004; Lewis *et al.*, 2009). Además, se estima que el cambio climático futuro, modificará los patrones de distribución de los bosques húmedos tropicales, ocasionando una reducción de los mismos en Centroamérica, el este del Amazonas, y algunas regiones en África (Zelazowski *et al.*, 2011).

Debido a la gran cantidad de carbono que los bosques húmedos tropicales circulan, el más ligero cambio en el flujo neto de carbono en estos ecosistemas, puede tener consecuencias significativas en el ciclo global del carbono, y por lo tanto acelerar o amortiguar el cambio climático global (Wood *et al.*, 2012). En la actualidad existe todavía el debate de si los bosques húmedos tropicales se convertirán en fuentes o sumideros de carbono, como resultado de los cambios ambientales esperados en las siguientes décadas (Clark, 2004). Existen estudios que indican que en las últimas décadas, el incremento en las tasas anuales de bióxido de carbono atmosférico, ha sido fuertemente afectado por los cambios interanuales en el balance del carbono en los trópicos terrestres, siendo mayores las emisiones de bióxido de carbono en el trópico en años cálidos y secos (Clark *et al.*, 2003; Adams y Piovesan, 2005; Denman *et al.*, 2007). Además, estudios de modelado indican, que en condiciones de una mayor temperatura y una menor precipitación, los bosques húmedos tropicales actuarán como un “feedback” positivo en el calentamiento global (Berthelot *et al.*, 2005; Matthews *et al.*, 2007). Todas las estimaciones anteriores son altamente inciertas debido a que se basan en pocas mediciones de campo.

Existen esfuerzos a nivel mundial por tener mediciones precisas en sitios de monitoreo permanentes, en donde se miden año con año los crecimientos de los árboles en bosques húmedos tropicales (Lopez-Gonzalez *et al.*, 2012). Las mediciones en estos sitios son de gran importancia, ya que permiten evaluar la respuesta de los árboles a diversas variables ambientales, en distintas localidades del mundo. Los resultados de estudios de medición a largo plazo en algunos de estos sitios de monitoreo permanente reportan diferentes, y en algunos casos tendencias opuestas en la dinámica de crecimiento en

bosques húmedos tropicales. En un extremo encontramos los estudios realizados por la Red Amazónica de Inventarios Forestales (RAINFOR), que comprende 25 años (1976-2001), y en donde se concluye que el crecimiento y la productividad de los bosques amazónicos están siendo estimulados por cambios ambientales recientes (Malhi *et al.*, 2002). En el otro extremo, se encuentran los estudios llevados por Clark *et al.* (2003) en Costa Rica, y por Feeley *et al.* (2007) en Panamá y Malasia, en donde se reporta una disminución en las tasas de crecimiento de dichos bosques. En todos los estudios anteriores, el crecimiento anual en diámetro se correlacionó de forma negativa con la media anual de la temperatura mínima diaria. El reciente estudio realizado por Dong *et al.* (2012) en cuatro distintos sitios de monitoreo permanente por un periodo de 5 años, indica que además de la temperatura, la radiación solar es una variable que limita fuertemente el crecimiento en los bosques húmedos tropicales. El mismo autor indica que las diferencias en las tendencias de crecimiento en los estudios llevados a cabo por Malhi *et al.* (2002), Clark *et al.* (2003), y Feeley *et al.* (2007) se deben a variaciones inter-anales en la radiación solar en cada uno de los sitios ya que la temperatura es relativamente homogénea en todos ellos.

Una limitante en todos los estudios en donde se ha analizado la respuesta de los árboles de bosques húmedos tropicales a variables ambientales, es que las mediciones de crecimiento en los sitios de monitoreo no superan los 30 años. Sin embargo, existe una importante y poderosa técnica, poco conocida y subutilizada para estudiar los efectos de las variables ambientales sobre el crecimiento de los árboles que habitan estos importantes ecosistemas tropicales, esta herramienta es el análisis de anillos de crecimiento. A pesar de que existen diferentes métodos para medir el crecimiento en árboles tropicales (Worbes, 1995), el estudio de anillos de crecimiento utilizando técnicas dendrocronológicas, se considera el método más simple y confiable (Eckstein *et al.*, 1981); además de ser el único método que permite conocer las tasas de crecimiento anual a lo largo de toda la vida de un árbol (Zuidema *et al.*, 2012).

El análisis de anillos de crecimiento es un método ampliamente utilizado en bosques templados del mundo (Speer, 2010), y es posible gracias a que las variaciones climáticas como una estación seca y/o fría bien definida, obliga a disminuir o detener la actividad del

cambium vascular en los árboles, lo que crea estructuras anatómicas en la madera que permiten delimitar un anillo de crecimiento y por lo tanto estimar el crecimiento en ese periodo (Fritts, 2001). Existe la amplia creencia que los árboles de zonas húmedas tropicales no forman anillos de crecimiento, debido a que en dichas zonas los árboles están sujetos a condiciones climáticas homogéneas, en donde no se presenta una estación fría bien definida y llueve casi todo el año (Whitmore, 1990). Sin embargo, recientemente se han encontrado en distintas regiones tropicales del mundo, especies arbóreas que forman anillos de crecimiento anuales. Una revisión rápida de literatura científica llevada a cabo por Zuidema *et al.* (2012), reveló que la formación de anillos de crecimiento anuales ha sido probada en más de 70 especies de árboles tropicales en sitios con precipitaciones anuales que van de los 1800 a los 4200 mm. El rango de precipitación reportado por estos autores, indica que la formación de anillos anuales en los trópicos ocurre tanto en bosques secos como en bosques húmedos tropicales, y por lo tanto es factible encontrar en estas regiones, muchas especies con potencial dendrocronológico.

A través del análisis de los anillos de crecimiento arbóreos no solo se puede estimar el crecimiento a lo largo de la vida del árbol, los anillos de crecimiento pueden ser utilizados también para reconstruir variaciones del clima en el pasado (por ejemplo, precipitación y temperatura) en periodos de tiempo que pueden extenderse de décadas a siglos, y que ocasionalmente pueden extenderse a milenios (Fritts y Swetnam, 1989). El periodo de reconstrucción dependerá de la edad de la especie, y la variable a reconstruir dependerá del factor ambiental que limita o afecta el crecimiento de los árboles de una especie y sitio determinado. La historia de los cambios en el ambiente circundante en donde crecen los árboles, puede ser reconstruida, utilizando varias propiedades de los anillos arbóreos, como la anchura total, tamaño de células, densidad de la madera, composición de elementos traza, además de la proporción de isótopos radioactivos estables (Cook y Kairikukstis, 1990). Las reconstrucciones climáticas empleando anillos de crecimiento son una herramienta útil para poder conocer la variación climática pasada en regiones tropicales, esto resulta importante ya que los registros climáticos en dicha zona son limitados y solamente se extienden al siglo pasado. El entendimiento de la variabilidad climática natural en periodos

mayores al de los registros instrumentales existentes, resulta ser de suma importancia al enfrentarnos al problema del cambio climático global (Solomon *et al.*, 2007).

Los objetivos de esta tesis son: (a) predecir dentro de la Reserva de la Biosfera de “Los Tuxtlas” las áreas en donde es factible encontrar anillos de crecimiento, (b) probar la existencia de anillos de crecimiento en especies de bosque húmedo tropical en la reserva, (c) analizar el clima en la misma zona, y (d) estudiar la posible relación entre clima y crecimiento arbóreo.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

En el primer capítulo se hace un análisis climático de la región de “Los Tuxtlas”. Este análisis consistió en: a) crear una base de datos climatológica con control de calidad robusto para toda la región, b) construir capas raster de alta resolución (90 m) de precipitación y temperatura mensual para toda el área de estudio, y c) analizar los registros climáticos para detectar tendencias indicadoras de un cambio climático en la región. La base de datos climática con un control de calidad es necesaria si se busca entender la influencia del clima en el crecimiento arbóreo y en la formación de anillos. Además, las capas de información climáticas se emplearon como insumos en el modelo predictivo construido en el segundo capítulo. Este capítulo fue ya publicado en la revista *Atmósfera* en 2011.

El segundo capítulo consistió en la construcción de un modelo predictivo de anillos de crecimiento en árboles tropicales. La predicción de anillos de crecimiento se llevó a cabo construyendo un Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC), desarrollado en un Sistema de Información Geográfica utilizando información cartográfica en formato raster (clima, insolación, y topografía). La validación del modelo y la presencia de anillos en el bosque húmedo tropical, se probó llevando a cabo colectas de campo en 22 cuadrantes dentro de la reserva, tomando virutas con barrenos de Pressler.

El tercer capítulo consistió en un análisis de los anillos de crecimiento anuales en la especie *Pinus oocarpa* empleando métodos dendrocronológicos tradicionales. En este estudio se analizó la relación entre el crecimiento y el clima local, índices climatológicos de gran escala, y el crecimiento de otras coníferas en sitios del centro y sur de México. Además, se analizó la modificación del crecimiento de esta especie de pino tropical en 3 escenarios de cambio climático futuro.

REFERENCIAS

- Achard, F., H. D. Eva, H. J. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards y J. P. Malingreau,** 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297: 999-1002.
- Adams, J. M. y G. Piovesan,** 2005. Long series relationships between global interannual CO₂ increment and climate: Evidence for stability and change in role of the tropical and boreal-temperate zones. *Chemosphere* 59: 1595-1612.
- Berthelot, M., P. Friedlingstein, P. Ciais, J. L. Dufresne y P. Monfray,** 2005. How uncertainties in future climate change predictions translate into future terrestrial carbon fluxes. *Global Change Biology* 11: 959-970.
- Clark, D. A.,** 2004. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359: 477-491.
- Clark, D. A., S. Piper, C. Keeling y D. B. Clark,** 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 5852-5857.
- Cook, E. y L. Kairikukstis,** 1990. *Methods of Dendrochronology : Applications in the Environmental Sciences*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Países Bajos, 394 pp.
- Challenger, A. y R. Dirzo,** 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En: *Conocimiento Actual de la Biodiversidad. Capital Natural de México. Vol. 2.* (CONABIO, Ed.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F., México, pp. 37-73.
- Denman, K. L., G. Brasseur, A. Chidthaisong, P. Ciais, P. M. Cox, R. E. Dickinson, D. Hauglustaine, C. Heinze, E. Holland, D. Jacob, U. Lohmann, S. Ramachandran, P. L. Da Silva Dias, S. C. Wofsy y X. Zhang,** 2007. Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. En: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis.* (S. Solomon, D. Qin, M. Manning et al, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp. 499–587.

- Dong, S. X., S. J. Davies, P. S. Ashton, S. Bunyavejchewin, M. N. N. Supardi, A. R. Kassim, S. Tan y P. R. Moorcroft**, 2012. Variability in solar radiation and temperature explains observed patterns and trends in tree growth rates across four tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 279: 3923-3931.
- Eckstein, D., J. Ogden, G. C. Jacoby y J. Ash**. Age and growth rate determination in tropical trees: the application of dendrochronological methods. En: Proceedings of the workshop on age and growth rate determination for tropical trees, Harvard Forest, Petersham, Massachusetts, April 1-3, 1980, p. 75-82.
- Fearnside, P. M.**, 2004. Are climate change impacts already affecting tropical forest biomass? *Global Environmental Change* 14: 299-302.
- Feeley, K. J., S. Joseph Wright, N. Supardi, A. R. Kassim y S. J. Davies**, 2007. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology letters* 10: 461-469.
- Fritts, H. C. y T. W. Swetnam**, 1989. Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances in Ecological Research* 19: 111-118.
- Hasler, N., D. Werth y R. Avissar**, 2009. Effects of tropical deforestation on global hydroclimate: A multimodel ensemble analysis. *Journal of Climate* 22: 1124-1141.
- Jobbagy, E. G. y R. B. Jackson**, 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications* 10: 423-436.
- Lewis, S. L., J. Lloyd, S. Sitch, E. T. Mitchard y W. F. Laurance**, 2009. Changing ecology of tropical forests: evidence and drivers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 529-549.
- Lopez-Gonzalez, G., M. Burkitt, S. L. Lewis y O. L. Phillip**, 2012. ForestPlots.net – managing permanent plot information across the tropics. *Biodiversity & Ecology* 4: 95-103.
- Malhi, Y., O. L. Phillips, J. Lloyd, T. Baker, J. Wright, S. Almeida, L. Arroyo, T. Frederiksen, J. Grace, N. Higuchi, T. Killeen, W. F. Laurance, C. Leano, S. Lewis, P. Meir, A. Monteagudo, D. Neill, P. N. Vargas, S. N. Panfil, S. Patino, N. Pitman, C. A. Quesada, A. Rudas-Ll, R. Salomao, S. Saleska, N. Silva, M. Silveira, W. G. Sombroek, R. Valencia, R. V. Martinez, I. C. G. Vieira y B.**

- Vinceti**, 2002. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science* 13: 439-450.
- Malhi, Y. y J. Wright**, 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359: 311-329.
- Matthews, H. D., M. Eby, T. Ewen, P. Friedlingstein y B. J. Hawkins**, 2007. What determines the magnitude of carbon cycle-climate feedbacks? *Global Biogeochemical Cycles* 21.
- Melillo, J. M., A. D. McGuire, D. W. Kicklighter, B. Moore, C. J. Vorosmarty y A. L. Schloss**, 1993. Global Climate-Change and Terrestrial Net Primary Production. *Nature* 363: 234-240.
- Osborne, T., D. Lawrence, J. Slingo, A. Challinor y T. Wheeler**, 2004. Influence of vegetation on the local climate and hydrology in the tropics: sensitivity to soil parameters. *Climate Dynamics* 23: 45-61.
- Pan, Y., R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, J. G. Canadell, P. Ciais, R. B. Jackson, S. W. Pacala, A. D. McGuire, S. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch y D. Hayes**, 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333: 988-993.
- Ricker, M., E. López-Vega y P. Mendoza-Márquez**, En prensa. Crecimiento a largo plazo, densidad de la madera, y masa foliar específica de 18 especies arbóreas en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas (Veracruz, México). En: Avances y perspectivas en la investigación de bosques tropicales y sus alrededores: Los Tuxtlas. (V. H. Reynoso y R. Coates, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig y J. A. Pounds**, 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.

- Saugier, B., J. Roy y H. A. Mooney**, 2001. Estimations of global terrestrial productivity: converging toward a single number? En: *Terrestrial global productivity*. (B. Saugier y H. A. Mooney, Eds.). Academic Press, Nueva York, EUA, pp. 543-557.
- Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, K. B. M. Marquis, M. T. Averyt y H. L. Miller**, 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Nueva York, EUA, 1086 pp.
- Werth, D. y R. Avissar**, 2002. The local and global effects of Amazon deforestation. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 107: LBA 55-51-LBA 55-58.
- Whitmore, T. C.**, 1990. *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido, 226 pp.
- Wood, T. E., M. A. Cavaleri y S. C. Reed**, 2012. Tropical forest carbon balance in a warmer world: a critical review spanning microbial- to ecosystem-scale processes. *Biological Reviews* 87: 912-927.
- Worbes, M.**, 1995. How to Measure Growth Dynamics in Tropical Trees - a Review. *Iawa Journal* 16: 337-351.
- Zelazowski, P., Y. Malhi, C. Huntingford, S. Sitch y J. B. Fisher**, 2011. Changes in the potential distribution of humid tropical forests on a warmer planet. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 369: 137-160.
- Zuidema, P. A., R. J. W. Brienen y J. Schoengart**, 2012. Tropical forest warming: looking backwards for more insights. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 193-194.

Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A statistical analysis

G. GUTIÉRREZ-GARCÍA

*Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Tercer Circuito s/n, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 Mexico D. F., MEXICO*
genaro@tropical-dendrochronology.org

M. RICKER

*Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Universidad Nacional Autónoma de México,
Tercer Circuito s/n, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 Mexico D. F., MEXICO*
mricker@ibiologia.unam.mx

Received June 28, 2010; accepted June 24, 2011

RESUMEN

El presente artículo describe los patrones de temperatura y precipitación de la región de Los Tuxtlas en el sur de Veracruz (México). La región es definida como el paisaje volcánico superior a los 100 m de elevación (a excepción en la costa), y comprende 315 525 hectáreas, incluyendo 155 122 hectáreas de la reserva de la biosfera del mismo nombre. El área posee un gradiente altitudinal del nivel del mar a los 1720 m, con dos tipos de climas de acuerdo a la clasificación climática de Köppen: húmedo tropical (tipo A) en elevaciones bajas y medias, y húmedo con inviernos templados (tipo C) en elevaciones altas. Nuestro estudio se basa en datos de 24 estaciones meteorológicas, con registros variables entre 1925 y 2006. Para cada una de once estaciones principales, las inhomogeneidades y los valores no-realistas (outliers) fueron corregidos con métodos estándares, y se calcularon estadísticas descriptivas. El promedio de 30 años de la temperatura media anual varió entre estas estaciones de 24.1 a 27.2 °C, y la precipitación anual de 1272 a 4201 mm. Mediciones adicionales indican localidades con más de 7000 mm de precipitación anual promedio en mayores elevaciones. Con base en estos datos y modelaje de inter y extrapolación espacial (con ANUSPLIN) presentamos tres nuevos mapas para Los Tuxtlas: para temperatura, precipitación y zonas de vida según Holdridge. Las series de tiempo de temperatura y precipitación a lo largo de 48 años fueron analizadas con regresión lineal con mínimos cuadrados generalizados. Existe un gradiente espacial altamente significativo entre estaciones en temperatura y precipitación, pero solamente una tendencia positiva muy baja y no significativa a través de los años (0.016 °C por década). La tendencia de la precipitación es negativa, pero estadísticamente aún menos significativa (-0.23% por década). La regresión lineal entre los datos de temperatura media anual y precipitación anual predice tales cambios opuestos entre las dos variables.

ABSTRACT

This article describes temperature and precipitation patterns in the region of Los Tuxtlas southern Veracruz (Mexico). The region is defined here as the volcanic landscape above 100 m elevation (except at the coast),

and comprises 315 525 hectares, including the 155 122-hectare Los Tuxtlas biosphere reserve. The area has an elevational gradient from sea level to 1720 m, with two different climates according to Köppen's climate classification: humid tropical (type A) at low and middle elevations, and moist with mild winters (type C) at high elevations. Our study is based on data from 24 meteorological stations, with varying data records between 1925 and 2006. For each of eleven principal stations, inhomogeneities and unrealistic outliers were corrected with standard methods, and descriptive statistics were calculated. Among these stations, the 30-year average annual mean temperature varies from 24.1 to 27.2 °C, and the average annual precipitation from 1272 to 4201 mm. Additional measurements indicate locations with over 7000 mm average annual precipitation at higher elevations. Based on this data, and spatial inter and extrapolation modeling with ANUSPLIN, we present three new maps for Los Tuxtlas: for temperature, precipitation, and Holdridge life zones. The time series of temperature and precipitation over 48 years was analyzed with linear regression, employing generalized least squares. There is a highly significant spatial gradient among meteorological stations in both temperature and precipitation, but only a very low and non-significant upward trend in temperature over the years (0.016 °C per decade). The trend in precipitation is downward, but statistically even less significant (−0.23% per decade). Linear regression between annual mean temperature and annual precipitation data predicts such opposite changes between the two variables.

Keywords: ANUSPLIN, climate change, ProClimDB, Los Tuxtlas, Mexico.

1. Introduction

The region of Los Tuxtlas is an isolated volcanic mountain area on an otherwise relatively flat coastal platform at the Gulf of Mexico, located in the southeast of Veracruz State (Martín del Pozzo, 1997). The region, as delimited by us below, has an area of 315 525 hectares, including the 155 122-hectare Los Tuxtlas biosphere reserve. The highest peaks are the volcanoes Santa Marta (1720 m), San Martín Tuxtla (1680 m), and San Martín Pajapan (1180 m) (González, 1991; Ramírez, 1999). Soto and Gama (1997) report that the dominant winds come from the north in nine out of 15 analyzed meteorological stations. The three volcanoes act as a major barrier to these winds, enhancing precipitation on the slopes facing the sea, and producing a rain shadow on the opposite side. Noteworthy within the region are also the “Laguna [lagoon] de Sontecomapan” and the “Lago [lake] de Catemaco”, the latter with 7254 hectares being the third-largest inland water body of Mexico.

Castillo-Campos and Laborde (2004) recognize nine vegetation types: high evergreen tropical forest, medium evergreen tropical forest, cloud forest, pine forest, oak forest, savanna, mangrove, coast dunes, and inundated low tropical forest. A preliminary checklist for the region lists 3356 plant species of 212 families (Castillo-Campos and Laborde, 2004). Unfortunately, the region of Los Tuxtlas has been severely deforested, mainly for gaining cattle pastures, and only about 21 percent of the original forest vegetation remains (Ricker *et al.*, in press).

The climate of Los Tuxtlas region is tropical and mainly influenced by the trade winds of the northern hemisphere that bring precipitation during the summer season. Tropical storms and hurricanes extend the rainy season further into the fall. In the winter season, invasions of northern cold air masses (called “nortes”) decrease the temperature and cause precipitation. There are two different climate types according to Köppen's Climatic Classification: humid tropical (type A) at low and middle elevations, and moist with mild winters (type C) at high elevations (Soto and Gama, 1997). In this classification, humid tropical climate has an average monthly mean temperature above 18 °C for every month of the year. The moist climate with mild winters has an average monthly mean temperature of the coolest month (January) below 18 °C (and above −3 °C), and at least one month has an average monthly mean temperature above 10 °C (Hewitt and Jackson, 2003).

Several studies in the past have focused partially or completely on the region's climate:

1. The climate of Veracruz State is described by García (1970), based on data of 149 climatic stations. Maps of climate types, thermal zones, annual precipitation, and pluviometric regimes are presented.
2. Soto (1976) employed data from 13 meteorological stations to classify the climate of Los Tuxtlas according to the system of Köppen (1936) modified by García (1973). Climate maps were taken from the climatic charts of CETENAL (1970).
3. Tejeda *et al.* (1989) in their climate atlas of Veracruz explained the general climatology of the state, presenting 76 climate maps. The authors included maps of precipitation variation relevant for agriculture, as well as discomfort index maps (see Jáuregui, 1963).
4. González (1991) regionalized the area of the Santa Marta and San Martín Pajapan volcanoes climatically, based on five climatic parameters and data from 17 climate stations. The author identified 13 climatic regions and three sub-regions, and produced a 1:250 000 climate map.
5. The most detailed climate study for the region of Los Tuxtlas was carried out by Soto and Gama (1997), based on data from 17 stations, in which precipitation, and minimum, mean, and maximum temperature were analyzed. Temperature, precipitation, and wind diagrams, as well as eight climate maps and extreme values of temperature and precipitation were presented. Some results of this study were synthesized subsequently in a color climate classification map (Soto, 2004).

While these studies have focused on the characterization of the climate in Los Tuxtlas, we present additional data, maps, and new analyses. For the first time, standard routines for quality control are employed for the climate data from Los Tuxtlas, maps with spatially continuous estimates of the annual mean temperature and annual precipitation are elaborated, using ANUSPLIN's inter and extrapolation methods, and a 48-year time series is statistically analyzed to detect a possible climate change in the region.

2. Methods

Delimitation of Los Tuxtlas region

There is no unique delimitation for the region of Los Tuxtlas region. The eight municipalities of the region are Ángel Cabada, Santiago Tuxtla, San Andrés Tuxtla, Catemaco, Soteapan, Mecayapan, Tatahuicapan de Juárez, and Pajapan, but some are considered to extend outside Los Tuxtlas region; consequently, there is no political definition. In Figure 1 we present the following delimitations:

1. Guevara *et al.* (2004) in their book propose the delimitation shown in red in Figure 1 for the Sierra de Los Tuxtlas (Los Tuxtlas mountain range). These limits go back to maps elaborated by the Secretaría de Desarrollo Social (SEDESOL) of the federal government over 15 years ago. They calculate an extension of 329 941 hectares, but the exact criteria for choosing these limits are unclear.
2. In 1998, the Mexican government declared about half of the region (155 122 hectares) an UNESCO MAB Biosphere Reserve (SEMARNAP, 1998; Laborde, 2004). This delimitation is shown in black in Figure 1.
3. Arriaga-Cabrera *et al.* (2000) presented Los Tuxtlas region as a priority region for biological conservation, shown in green in Figure 1. They included the biosphere reserve, but extended

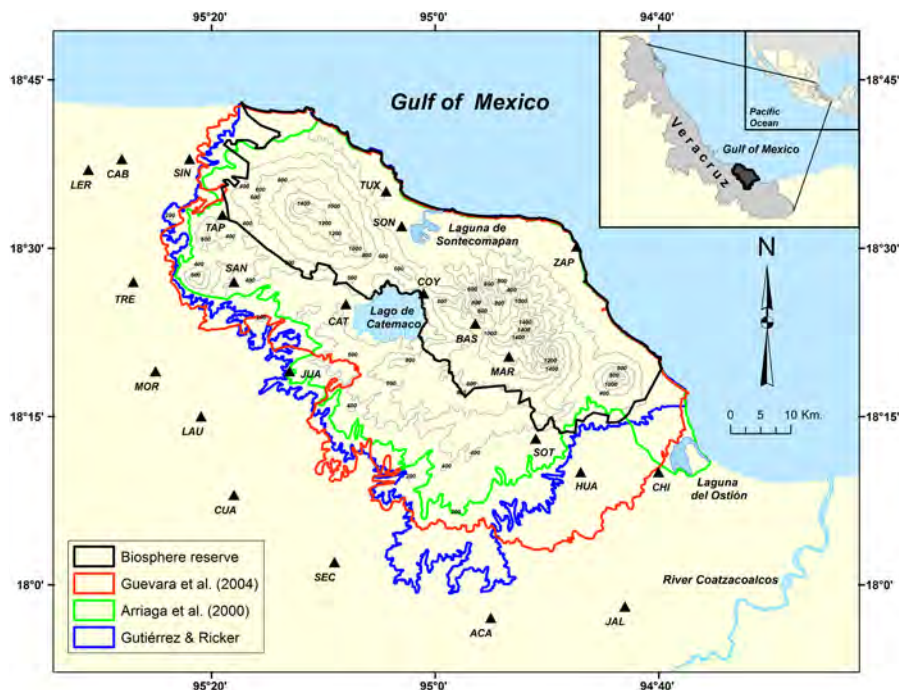


Fig. 1. Delimitations of Los Tuxtlas region. We propose and use the blue line for delimiting the region, which divides the coastal plain from the volcanic mountains at 100 m above sea level (except the two short straight distances directly at the coast). The abbreviations of the meteorological stations are: ACA = Acayucan, BAS = Bastonal village, CAB = Ángel Cabada, CAT = Catemaco, CHI = Chinameca, COY = Coyame, CUA = Cuatotolapan, HUA = Huazuntlán, JAL = Jáltipan de Morelos, JUA = San Juanillo, LAU = Lauchapan, LER = Naranjal Lerdo de Tejada, MAR = Santa Marta village, MOR = El Morillo, SAN = Santiago Tuxtla, SEC = San Juan Seco, SIH = Sihuapan, SIN = Sinapan; SON = Sontecomapan, SOT = Soteapan, TAP = Tapalapa, TRE = Tres Zapotes, TUX = UNAM's research station, and ZAP = Zapotitlán.

the area in SW direction to include all land with at least 200 m above sea level (except at the coast). Furthermore, in SE direction the area was extended to include the Laguna del Ostión, near the city of Coatzacoalcos. Taking the corresponding shape file from the CONABIO map library (<http://conabioweb.conabio.gob.mx/metacarto/metadatos.pl>), we calculated 263 505 hectares for this polygon's area.

None of these delimitations is completely satisfying from a geographical viewpoint. They coincide only in that Los Tuxtlas region starts at the Gulf coast. We establish here a new, topographically more coherent delimitation, in blue in Figure 1, which also starts at the Gulf coast in NE direction, but has its limit at 100 m above sea level in SW direction. There is only a short distance towards north (with a length of 2308 m) and a small distance (2916 m length) towards east, where we connect the 100-m-contour line with the coast. This 100 m contour line was created from a digital elevation model, the hole-filled Shuttle Radar Topography Mission (SRTM, version 4) with a resolution of 90 meters, obtained from CGIAR-CSI SRTM 90 m database (available at <http://srtm.csi.cgiar.org>) (Jarvis *et al.*, 2008). The region defined in this

way has an area of 315 525 hectares, 96% of the area defined by Guevara *et al.* (2004). When oriented with an azimuth of 149.5°, the area can be put into a minimized rectangular of 89.1 km length and 55.9 km width. The biosphere reserve is included completely, representing 49% of our area. The priority area from Arriaga-Cabrera *et al.* (2000) represents 84% of our area, but includes outside of it the Laguna del Ostión.

Data sources

We employed eleven meteorological stations that we call principal stations, because they present a data record of at least 30 years (1977-2006) and are still collecting data (Table I). In addition, 13 auxiliary stations were added to elaborate interpolation maps for temperature and precipitation: Acayucan (abbreviated ACA, data record 1961-1980), Bastonal village (BAS, 1988-1989), El Morillo (MOR, 1956-1980), Huazuntlán (HUA, 1961-1980), Lauchapan (LAU, 1948-1989), Santiago Tuxtla (SAN, 1948-1986), Santa Marta (MAR, 1993-1997), San Juan Seco (SEC, 1956-1980), Sinapan (SIN, 1959-1980), Soteapan (SOT, 1976-1988), Tapalapa (TAP, 1956-1984), UNAM's Research Station (TUX, since 1971), and Zapotitlán (ZAP, 1925-1937). The station at San Andrés Tuxtla was not included, because it is only 8.8 km away from Santiago Tuxtla and not active anymore.

Thirteen of the 24 employed stations are within Los Tuxtlas area as defined by us, and eleven stations of Mexico's National Meteorological Service (Servicio Meteorológico Nacional) are near but outside Los Tuxtlas region. The latter were included to get a more complete data record, especially for the mapping. Another 10 meteorological stations close to the region of Los Tuxtlas were not employed (Cerrito, Garro, La Lima, Los Mangos, Mata de Limones, Juan Rodríguez Lara, San Juan Seco, Santa Elena, Santa Rosalía, and Zapotal), because they had either a very short climate record or were close to other stations with better climate data.

The data up to 2006 of 20 stations that report to Mexico's meteorological service were provided directly from this institution in an Excel file in 2008. The monthly data from TUX were provided directly by UNAM's research station. The average annual precipitation and average annual mean temperature for MAR, ZAP, and BAS are reported in Ramírez (1999).

Figure 1 shows the geographical distribution of the stations used in our study. Considering both principal and auxiliary stations, there are seven stations of Mexico's meteorological service within the region of Los Tuxtlas (CAT, COY, JUA, SAN, SON, SOT, TAP). Since the total Los Tuxtlas region considered here covers 315 525 hectares, each of the seven stations within the region covers on average an area of 45 075 hectares. This is 1.2-times larger, but still similar, to the average area of 37 519 hectares per meteorological station for all of Mexico. The latter number was calculated as Mexico's total area of 1945 748 km² (including inland water bodies but without Guadalupe island) divided by 5186 stations reported by Quintas (2000).

The most problematic aspect of the distribution of meteorological stations Los Tuxtlas region is the lack of stations and consequently climate records on higher elevation. The eleven principal stations cover an elevational gradient from 19 to 338 m above sea level (Table I), while the peaks of the Santa Marta and San Martín Tuxtla volcanoes reach 1720 and 1680 m, respectively. The station SOT with a 14-year record is located at 430 m above sea level. For the region above 430 m, which represents 36.3% of the whole study area, there is only the two-year data of BAS at 1000 m above sea level, and the five-year data of MAR at 1200 m above sea level.

Table I. Principal meteorological stations included in this study for the common statistical analysis and spatial interpolation, with geographic coordinates, elevation above sea level, and proportion of monthly missing data for the recording period.

Name	Lat. N (°)	Long. W (°)	Elevation (m)	Missing data (% of monthly records) Precipitation	Missing data (% of monthly records) Temperature	Recording period (years)
In the Los Tuxtlas region:						
Catemaco (CAT)	18.41	95.13	338	8.0	8.0	1952 - 2006 (55)
Coyame (COY)	18.43	95.01	335	0.3	0.3	1953 - 2006 (54)
San Juamillo (JUA)	18.31	95.21	75	7.0	7.1	1957 - 2006 (50)
Sihuapan (SIH)	18.45	95.18	300	6.9	5.2	1976 - 2006 (31)
Sontecomapan (SON)	18.53	95.05	86	6.9	6.9	1976 - 2006 (31)
Near the Los Tuxtlas region:						
Ángel Cabada (CAB)	18.63	95.46	19	0.0	0	1957 - 2006 (50)
Chinameca (CHI)	18.16	94.66	40	24.7	29.8	1976 - 2006 (31)
Cuatotolapan (CUA)	18.13	95.30	14	0.2	0.2	1949 - 2006 (58)
Jáltipan de Morelos (JAL)	17.96	94.71	46	11.2	13.0	1961 - 2006 (46)
Naranjal Lerdo de Tejada (LER)	18.61	95.51	70	20.3	20.5	1957 - 2006 (50)
Tres Zapotes (TRE)	18.45	95.45	140	7.6	8.1	1956 - 2006 (51)

Definition of climatic variables for this study

Climate variables are not always consistently named. In addition, the averaging of means frequently causes confusion about what a variable really refers to, so it helps to list our definitions. The meteorological stations measured daily minimum temperature, daily maximum temperature, and daily precipitation, but provided us directly with the corresponding monthly values for precipitation and temperature. For this article we define and use the following climate variables that are calculated from these three original variables. Let X be any month from January to December, Y any year, and Y_1 and Y_2 any two distinct years:

1. Monthly minimum or maximum temperature (of month X in year Y): The average of the daily minimum temperature or the daily maximum temperature of all days of a specified month.
2. Monthly mean temperature (of month X in year Y) = (Monthly minimum temperature + Monthly maximum temperature)/2, of a specified month.
3. Average monthly minimum, mean, or maximum temperature (of month X during years from Y_1 to Y_2): The minimum, mean, or maximum temperature of a specified month, averaged over a specified period of years.
4. Annual minimum, mean, or maximum temperature (of year Y): The average of the monthly minimum, mean, or maximum temperature of all twelve months of a specified year. Note that this is approximately the same as averaging the daily temperatures of all days of the year (it is not exact, because the months differ in their number of days).
5. Average annual minimum, mean, or maximum temperature (during years Y_1 to Y_2): The annual minimum, mean, or maximum temperature, averaged over a specified period of years. Note that in Table II we report in addition the median annual mean temperature.
6. Monthly precipitation (of month X in year Y): The sum of daily precipitation for all days of a specified month.
7. Average monthly precipitation (of month X during years from Y_1 to Y_2): The monthly precipitation of a specified month, averaged over a specified period of years.
8. Annual precipitation (of year Y): The sum of daily precipitation for all days of a specified year, or alternatively the sum of monthly precipitation for all twelve months of a specified year.
9. Average annual precipitation (during years Y_1 to Y_2): The annual precipitation, averaged over a specified period of years. Note that in Table III we report in addition the median annual precipitation.

Imputation of missing values, and correction of outliers and inhomogeneities

Most meteorological stations presented some missing data. The total percentages of missing data of the principal stations were 7.5 and 8.2% for monthly temperature and precipitation, respectively, during their overall recording period (Table I). Missing values of auxiliary stations were not estimated. For auxiliary stations (employed only in the spatial inter and extrapolation), the average monthly mean temperatures and average monthly precipitations were calculated with the available data.

Missing temperature values were estimated with the meteorological routine (MET) of the Dendrochronological Program Library (DPL) software, available at www.ltrr.arizona.edu/software.

html. The algorithm uses the data from three surrounding stations whose data are most correlated with the data of the station with the missing value. The method is described briefly in Girardin *et al.* (2004). This procedure yields similar results as averaging three station values after correcting each value for the difference in elevation by a fixed lapse rate of 6 °C per 1000 m. Missing precipitation values of the principal stations were estimated in Excel with the normal ratio method (Paulhus and Kohler, 1952).

Subsequently, all monthly data records of the principal stations went through a quality control process to detect outliers and inhomogeneities, employing the software ProClimDB (Processing Climatological Data Bases), developed and provided by Petr Štěpánek (www.climahom.eu/ProcData.html). The methods to detect outliers and inhomogeneities are explained in the software manual by Štěpánek (2008), as well as for example in González-Hidalgo *et al.* (2009). ProClimDB creates reference series by comparing data values to values of those neighboring stations with the most correlated data, with the restriction that the mean Pearson correlation of all months has to be at least 0.5. Reference series are used for detection as well as correction of outliers and inhomogeneities. For homogeneity analysis, ProClimDB employs the complementary software AnClim (Štěpánek, 2007; www.climahom.eu/AnClim.html), which applies the standard normal homogeneity test (SNHT) of Alexandersson (1986).

Figure 2 shows graphically the change from the raw data set to the corrected data set for the 11 principal stations (for 1959 or later, to 2006). A total of 616 outliers (3.3% of all records) were corrected in the time series of monthly precipitation, monthly maximum and minimum temperature (from which annual mean temperature is calculated). There was a higher number of outliers in

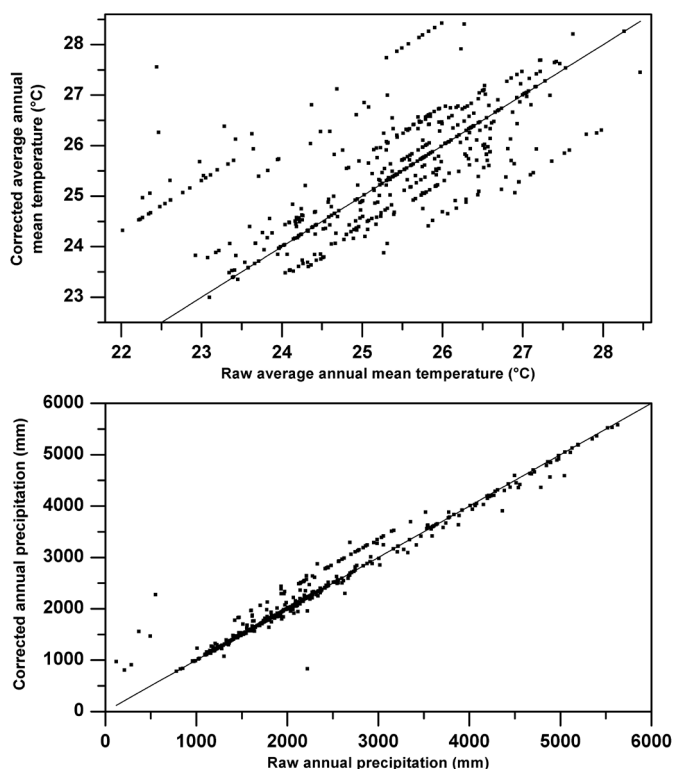


Fig. 2. Graphical presentation of the corrections for average annual mean temperature (above) and annual precipitation (below). Outliers and inhomogeneities were corrected for the data from 1959 to 2006 of the principal stations given in Table I. Points on the diagonal line imply no changes.

the precipitation data (358 outliers), than in the data of maximum and minimum temperature (146 and 112, respectively). In the subsequent analyses, there were 86 inhomogeneities in the data of minimum temperature and 63 of maximum temperature. In the case of annual precipitation, there were only six inhomogeneities.

Further statistical analyses

Descriptive statistics for Tables II and III were calculated with Mathematica 8.0.1 (<http://www.wolfram.com/products/mathematica/index.html>). A small Mathematica notebook was programmed for that purpose. For calculating statistically significant deviation from a normal distribution, we employed the test from D'Agostino *et al.* (1990). This omnibus test for checking normality is easy to understand, due to its combined testing of skewness (asymmetry) and kurtosis (deviation from bell-shape) of the data distribution. Multiple linear regression was carried out with S-Plus 8.0. Exact probabilities of *t*-values were calculated with Mathematica.

Interpolation to develop maps of annual mean temperature and annual precipitation

We used spatial interpolation and extrapolation methods with the software ANUSPLIN to produce the two climate maps in Figures 3 and 4 for the complete region of Los Tuxtlas (ANU standing for Australian National University, and SPLIN for spline modeling). ANUSPLIN is a package of program modules developed for fitting surfaces of noisy data as functions of independent spline variables, as well as of parametric, linear sub-models, called covariates (Hutchinson, 2004). Originally it focused on climate interpolation (e.g., Hutchinson, 1995), though it is not restricted to that application. ANUSPLIN employs thin-plate smoothing splines, a method developed originally by Wahba (1979) and later modified for larger datasets by Bates and Wahba (1982). The method can be viewed as a generalization of standard multivariate linear regression. Details about the algorithms are found in the user guide (Hutchinson, 2004). ANUSPLIN has been used in many studies from regional to global scales (Hartkamp *et al.*, 1999; Price *et al.*, 2000; Jeffrey *et al.*, 2001; Hijmans *et al.*, 2005). In a recent study, Hutchinson *et al.* (2009) provide evidence that thin-plate smoothing spline employed in ANUSPLIN results in higher accuracy, compared with other methods such as DAYMET, GIDS, inverse distance interpolation, and ordinary kriging. For more information about the software see <http://fennerschool.anu.edu.au/publications/software/anusplin.php>.

The simplest model consists in having climate data points that are georeferenced with latitude and longitude. ANUSPLIN subsequently models an interpolation surface among all climate data points, thus predicting the climatic variable in between the original points. A more sophisticated model consists in adding data from additional explanatory variables (covariates) to these georeferenced climate points in form of complementary raster layers. ANUSPLIN then predicts the climatic variable in between and possibly beyond the original data points (Hutchinson, 1998b; Joubert, 2007). For calculating here the layers of independent variables at a resolution of 90 m, the already mentioned hole-filled Shuttle Radar Topography Mission (see page 350) provided the digital elevation model. We modeled average annual mean temperature and average annual precipitation (each variable as a single, annual layer in ANUSPLIN, rather than twelve monthly layers).

For the interpolation map of average annual mean temperature, the independent variables were latitude and longitude, while elevation was a covariate. ANUSPLIN models the dependence of temperature as an approximately linear function of elevation. Extrapolation of predicted temperature

Table II. Average annual mean temperature with additional statistics information for eleven meteorological stations 1977–2006 (30 years).

1) Station name:	Ángel Cabada (CAB)	Catemaco (CAT)	Chinameca (CHI)	Coyame (COY)	Cuatotolapan (CUA)
2) Average and 95% confidence interval (°C):	25.9 (25.7 to 26.0)	24.1 (23.9 to 24.2)	27.2 (26.9 to 27.5)	24.1 (23.9 to 24.2)	26.0 (25.8 to 26.1)
3) Standard error of the average (°C) ¹ :	0.076	0.073	0.158	0.086	0.069
4) Median, 1st and 3rd quartile (°C):	25.9 (25.6 and 26.2)	24.1 (23.8 and 24.3)	27.1 (26.5 and 28.0)	24.1 (23.7 and 24.4)	25.9 (25.7 and 26.2)
5) Range, minimum and maximum (°C):	1.5 (24.9 to 26.5)	1.6 (23.4 to 25.0)	2.7 (25.7 to 28.4)	1.4 (23.5 to 24.8)	1.6 (25.3 to 26.9)
6) Fisher's skewness and probability ² :	-0.37 (0.36)	0.24 (0.55)	-0.03 (0.95)	0.005 (0.99)	0.73 (0.09)
7) Fisher's kurtosis and probability ² :	-0.71 (0.34)	-0.29 (0.85)	-1.32 (0.008)	-0.995 (0.10)	0.43 (0.47)
8) Normal? D'Agostino's probability ³	Yes (0.42)	Yes (0.82)	No (0.03) ⁴	Yes (0.27)	Yes (0.18)
1) Jáltipan de Morelos (JAL)	Naranjal Lerdo de Tejada (LER)	San Juanillo (JUA)	Sihuapan (SIH)	Sontecomapan (SON)	Tres Zapotes (TRE)
2) 27.0 (26.9 to 27.2)	25.2 (25.0 to 25.4)	25.3 (25.1 to 25.6)	25.2 (25.0 to 25.4)	24.6 (24.5 to 24.7)	26.4 (26.2 to 26.6)
3) 0.076	0.095	0.111	0.084	0.052	0.107
4) 27.0 (26.7 and 27.3)	25.3 (24.9 and 25.4)	25.4 (25.0 and 25.7)	25.3 (24.9 and 25.5)	24.6 (24.5 and 24.7)	26.4 (25.9 and 26.7)
5) 1.9 (26.3 to 28.2)	2.1 (24.3 to 26.4)	2.5 (23.9 to 26.4)	1.8 (24.3 to 26.1)	1.1 (24.2 to 25.3)	2.6 (25.3 to 27.9)
6) 0.64 (0.13)	0.07 (0.87)	-0.52 (0.21)	0.01 (0.97)	0.78 (0.07)	0.47 (0.26)
7) 0.95 (0.23)	-0.17 (0.99)	0.32 (0.54)	-0.59 (0.48)	0.45 (0.46)	0.62 (0.36)
8) Yes (0.15)	Yes (0.99)	Yes (0.38)	Yes (0.78)	Yes (0.15)	Yes (0.35)

¹ In contrast to precipitation, we do not calculate the coefficient of variation (standard error as a proportion of the average) for temperature, because temperature in degrees Celsius has an essentially arbitrary zero point.

² Fisher's skewness and kurtosis parameters are zero in a normal distribution. The probability indicates how probable it is to get the given parameters, when the true parameters are zero.

³ The probability indicates how probable it is to get the frequency distribution of the given data, when the true (underlying) distribution of any selection of years is normal.

⁴ The probability of the Shapiro-Wilk test in this case is 0.07, and of the Anderson-Darling test it is 0.09.

Table III. Average annual precipitation with additional statistics information for eleven meteorological stations 1977-2006 (30 years).

1)	Station name:	Ángel Cabada (CAB)	Catemaco (CAT)	Chinameca (CHI)	Coyame (COY)	Cuatotolapan (CUA)
2)	Average and 95% confidence interval (mm):	2805 (2626 to 2984)	1962 (1826 to 2098)	2068 (1896 to 2240)	4201 (3952 to 4449)	1272 (1174 to 1370)
3)	Standard error of the average (mm) and coefficient of variation:	87.4, 17.1%	66.4, 18.5%	83.9, 22.2%	121.4, 15.8%	48.1, 20.7%
4)	Median, 1st and 3rd quartile (mm):	2803 (2487 and 3187)	1935 (1713 and 2232)	2042 (1869 and 2322)	4200 (3635 and 4596)	1226 (1135 and 1479)
5)	Range, minimum and maximum (mm):	1858 (1832 to 3690)	1338 (1225 to 2563)	1858 (1232 to 3090)	2352 (3167 to 5520)	988 (830 to 1817)
6)	Fisher's skewness and probability ¹ :	-0.08 (0.85)	-0.12 (0.77)	0.04 (0.91)	0.27 (0.51)	0.55 (0.19)
7)	Fisher's kurtosis and probability ¹ :	-0.68 (0.37)	-0.83 (0.23)	-0.08 (0.90)	-0.79 (0.26)	-0.18 (0.98)
8)	Normal? D'Agostino's probability ² :	Yes (0.66)	Yes (0.46)	Yes (0.99)	Yes (0.43)	Yes (0.42)
1)	Jáltipan de Morelos (JAL)	Naranjal Lerdo de Tejada (LER)	San Juanillo (JUA)	Sihuapan (SIH)	Sontecomapan (SON)	Tres Zapotes (TRE)
2)	1935 (1807 to 2064)	2095 (1932 to 2259)	1328 (1226 to 1429)	1902 (1758 to 2046)	3840 (3611 to 4068)	1993 (1821 to 2165)
3)	62.9, 17.8%	79.9, 20.9%	49.6, 20.4%	70.4, 20.3%	112, 16.0%	84.1, 23.1%
4)	1870 (1764 and 2097)	2001 (1761 and 2312)	1344 (1181 and 1529)	1847 (1637 and 2207)	3833 (3561 and 4361)	1968 (1628 and 2272)
5)	1558 (1256 to 2814)	2007 (1101 to 3108)	1229 (782 to 2011)	1507 (1199 to 2706)	2402 (2514 to 4916)	2228 (1186 to 3414)
6)	0.45 (0.28)	0.49 (0.24)	0.07 (0.87)	0.23 (0.58)	0.009 (0.98)	0.71 (0.09)
7)	0.80 (0.28)	0.62 (0.37)	0.34 (0.53)	-0.61 (0.46)	-0.34 (0.79)	1.70 (0.08)
8)	Yes (0.31)	Yes (0.33)	Yes (0.81)	Yes (0.65)	Yes (0.97)	Yes (0.054) ³

¹ Fisher's skewness and kurtosis parameters are zero in a normal distribution. The probability indicates how probable it is to get the given parameters, when the true parameters are zero.

² The probability indicates how probable it is to get the frequency distribution of the given data, when the true (underlying) distribution of any selection of years is normal.

³ The probability of the Shapiro-Wilk test in this case is 0.18, and of the Anderson-Darling test it is 0.59.

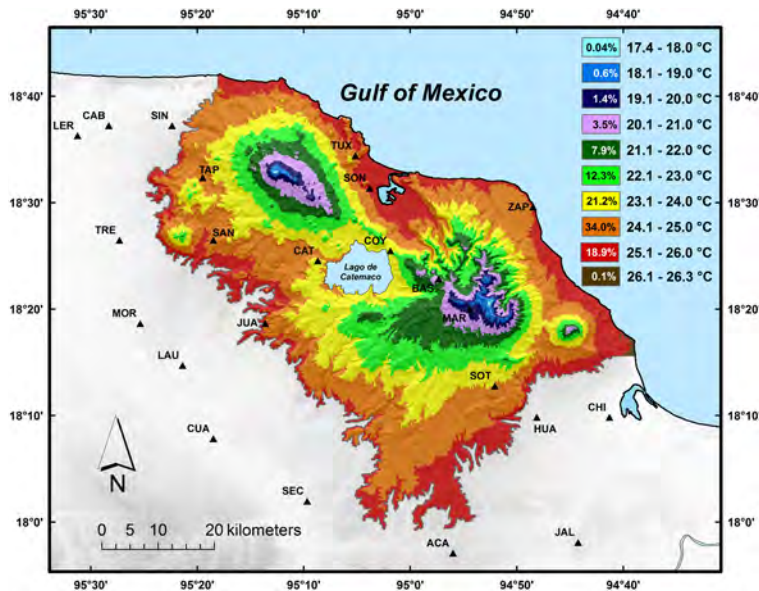


Fig. 3. Interpolation map of average annual mean temperature for the region of Los Tuxtlas, generated with the software ANUSPLIN. The 22 meteorological stations used for the interpolations are indicated (see Fig. 1 for abbreviations of the meteorological stations). Bastonal (BAS) and Sihuapan (SIH) were not included in the interpolation. Ten temperature zones are distinguished in the map, and the relative extension of each is given in percent.

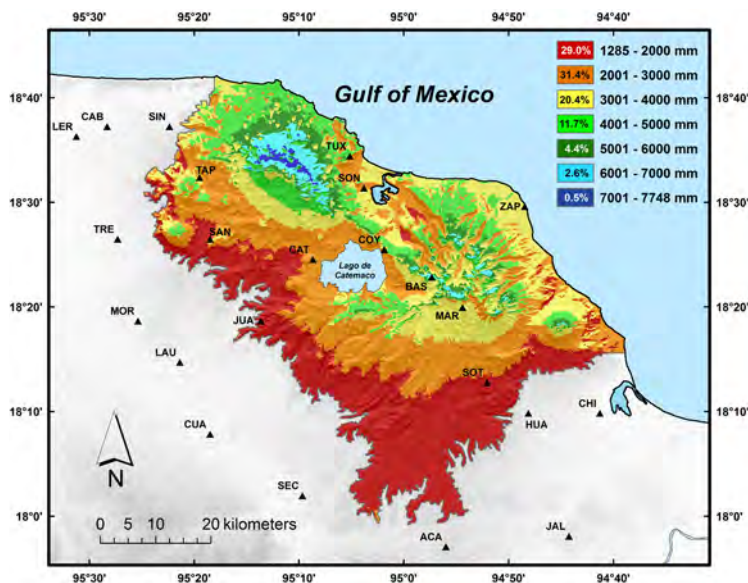


Fig. 4. Interpolation map of average annual precipitation for the region of Los Tuxtlas, generated with the software ANUSPLIN. The 22 meteorological stations used for the interpolations are indicated (see Fig. 1 for abbreviations of the meteorological stations). Bastonal (BAS) and Sihuapan (SIH) were not included in the interpolation. Seven precipitation zones are distinguished in the map, and the relative extension of each is given in percent.

to elevations over 1200 m above sea level, where no meteorological stations existed, is carried out automatically by ANUSPLIN with an empirical temperature lapse rate, calculated with the input data.

For the interpolation map of average annual precipitation, the independent variables were latitude and longitude, while elevation, distance to the sea, the terrain's slope, and the terrain's aspect (cardinal direction) were used as covariates. Hastenrath (1967) showed for Central America that precipitation is generally highest at elevations around 1000 m above sea level, with lower values below and above that elevation. We hypothesize that such a pattern is also present in Los Tuxtlas region. Indirect evidence consists of the observed vegetation patterns. Limited direct evidence consists of the highest average annual precipitation having been measured at Bastonal village at 1000 m above sea level (BAS; 7824 mm, measured over two years), with a lower value measured again at Santa Marta village at 1200 m (MAR, 5085 mm, five years). ANUSPLIN has no special option to model this pattern; therefore we modified the digital elevation model in the following way: up to 1000 m, ANUSPLIN modeled increasing precipitation with increasing elevation by default, based on the variation provided with the input data. Above 1000 m, the digital elevation model that we provided as input to ANUSPLIN was inverted, as if the elevation would be decreasing again. ANUSPLIN thus automatically modeled above 1000 m decreasing precipitation with increasing elevation (up to 1720 m for the peak of the Santa Marta volcano). The area that falls under this hypothesis (above 1000 m), however, represents only 4.3% of the whole Los Tuxtlas region.

For the interpolation maps, the annual data of 22 principal and auxiliary meteorological stations were employed. The meteorological station at Sihuapan (SIH) was excluded, due to its proximity to the stations in Santiago Tuxtla (SAN) and Catemaco (CAT). The data from Bastonal village (BAS) also was not included in the interpolation, because its high precipitation is channeled via a valley-type landscape a long distance from the sea, a phenomenon not taken into account adequately by ANUSPLIN. The average distance among the 22 stations in the interpolation maps is 46 km, in a range from 6 to 111 km ($n = 231$ pairwise distances).

The distance to the Gulf of Mexico coast for each meteorological station was calculated employing the point distance routine in ARCGIS 9.3. It ranges from 0.2 to 60 km for the meteorological stations, and up to 85 km for the whole region. Precipitation is entering Los Tuxtlas region mainly from the ocean in the north and northeast. The effect of the terrain's slope and the terrain's aspect on orographic precipitation was modeled with a hillshade layer, employing the Hillshade routine of the ARCGIS's spatial analyst extension. This tool obtains the hypothetical illumination of a surface by determining illumination values for each cell in a raster, when setting a position for a hypothetical light source. Here, the shades do not refer to light shade but to rain shade. There are four input parameters needed for calculating the shade values in ARCGIS: 1) the angular direction A_s of the sun or source of rain, measured clockwise from 0 to 360° (azimuth); 2) the location of the source above the horizon, expressed as the angle H_s , with values that go from 0° at the horizon to 90° overhead; 3) the slope H_f , measured from 0° to 90°; and 4) the aspect A_f , measured from 0° to 360°. The formula to calculate the relative radiance (or non-shade) R_f of each raster cell is: $R_f = \cos(A_f - A_s) \times \sin H_f \times \cos H_s + \cos H_f \times \sin H_s$. The values of R_f range from 0 to 1, and are subsequently multiplied with 255 to widen the scale and obtain the so-called hillshade illumination value (Chang, 2009). We used $A_s = 360^\circ$ and $H_s = 5^\circ$, while the slopes and aspects were calculated automatically from the digital elevation model. The use of the 5° angle created a hillshade surface with exposed windward slopes in the north and rain-shadows

behind the mountain belt in the south. The inclusion of distance to the sea as a covariate for explaining variation in precipitation was confirmed with a Pearson correlation analysis. There was a significant correlation between average annual precipitation and the distance to the sea of the meteorological stations ($r = -0.473$, probability = 0.017, $n = 22$). The same was true between average annual precipitation and the two predictor variables hillshade value ($r = 0.779$, probability = 0.0001) and elevation ($r = 0.695$, probability = 0.0001). In contrast, average annual mean temperature was not significantly correlated with the two predictor variables, but only with elevation ($r = -0.704$, probability = 0.0001). For generating our final ANUSPLIN model, we explored second versus third spline orders, and the root square versus logarithmic transformation of the climate variable.

3. Results and discussion

Tables II and III show the descriptive statistics for annual mean temperatures and annual precipitation for each of eleven principal stations in the period 1977-2006. Following international standards for climate normals (Linacre, 1992), we used a 30-year period. There are obvious differences among the eleven meteorological stations. The meteorological stations with the lowest average annual mean temperature in Table II are Catemaco (CAT) and Coyame (COY) with 24.1°C, the one with the highest is Chinameca (CHI) with 27.2 °C. The meteorological station with the lowest average annual precipitation in Table III is Cuatotolapan (CUA) with 1272 mm, the one with the highest is Coyame (COY) with 4201 mm. The differences in precipitation depend mostly on the distance of the eleven stations to the sea, and their position on the windward or leeward side of the mountains. The inter-annual coefficients of variation of the average annual precipitation of the eleven stations range from 15.8% (COY) to 23.1% (TRE). These values indicate moderate inter-annual variability of precipitation in the region, compared with arid regions of North Mexico, where coefficients of variation can be as high as 50% (García, 1970).

Table IV presents averages and standard errors of monthly mean temperature, and Table V of monthly precipitation for each month of the year of the eleven principal stations. Walter-Lieth climate diagrams are shown in Figure 5 for each station, to visualize the climatic differences within Los Tuxtlas (Walter and Lieth, 1960). The average monthly mean temperatures are plotted together with the average monthly precipitation on a scale, where 10 °C correspond to 20 mm, up to 100 mm precipitation. Above 100 mm, 1 °C corresponds to 20 mm precipitation. Humid periods are defined by precipitation curves above temperature curves; they are marked by vertical hatching up to 100 mm, and in black as wet periods above 100 mm of precipitation. Arid periods are defined by precipitation curves below temperature curves, and they are emphasized by dotting. Note in the graphs the midsummer drought (“canícula” or “veranillo”) in July to August in some stations (CAB, CAT, SIH, TRE); it is not really a drought but just a small drop in precipitation for about a month (Magaña *et al.*, 1999).

Pooling the monthly data of the eleven stations, Figure 6 presents the average monthly mean temperature and the average monthly precipitation. The coldest month in Los Tuxtlas on average is January (21.8 °C), the hottest month is May (28.8 °C). The driest month on average is March (34 mm), the wettest is September (418 mm). This represents a considerable range of variation among months.

Table IV. Average monthly mean temperature 1977-2006 for the principal stations in °C (\pm standard error of the average).

Station	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec
CAB ¹	22.1 \pm 0.20	22.8 \pm 0.17	25.1 \pm 0.17	27.2 \pm 0.20	29.0 \pm 0.18	28.5 \pm 0.15	27.7 \pm 0.12	27.6 \pm 0.09	27.3 \pm 0.12	26.1 \pm 0.13	24.5 \pm 0.15	22.7 \pm 0.19
CAT	20.4 \pm 0.18	21.4 \pm 0.16	23.7 \pm 0.16	25.7 \pm 0.19	27.2 \pm 0.21	26.5 \pm 0.20	25.5 \pm 0.09	25.5 \pm 0.09	25.3 \pm 0.10	24.0 \pm 0.15	22.5 \pm 0.16	21.0 \pm 0.17
CHI	23.4 \pm 0.33	24.3 \pm 0.28	26.7 \pm 0.29	29.1 \pm 0.37	31.3 \pm 0.42	29.7 \pm 0.25	29.0 \pm 0.20	29.0 \pm 0.19	28.0 \pm 0.25	26.9 \pm 0.32	25.4 \pm 0.30	23.5 \pm 0.31
COY	20.5 \pm 0.21	21.4 \pm 0.20	23.4 \pm 0.19	25.2 \pm 0.20	26.9 \pm 0.19	26.6 \pm 0.14	25.4 \pm 0.11	25.6 \pm 0.11	25.3 \pm 0.12	24.3 \pm 0.15	22.9 \pm 0.16	21.2 \pm 0.18
CUA	22.1 \pm 0.18	23.1 \pm 0.17	25.6 \pm 0.18	28.1 \pm 0.18	29.6 \pm 0.21	28.7 \pm 0.19	27.4 \pm 0.08	27.5 \pm 0.07	27.0 \pm 0.10	25.9 \pm 0.14	24.2 \pm 0.17	22.3 \pm 0.15
JAL	23.4 \pm 0.21	24.0 \pm 0.22	26.5 \pm 0.18	28.7 \pm 0.21	30.3 \pm 0.18	29.3 \pm 0.18	28.6 \pm 0.10	28.7 \pm 0.11	28.2 \pm 0.12	27.1 \pm 0.16	25.6 \pm 0.18	23.8 \pm 0.18
JUA	21.6 \pm 0.21	22.3 \pm 0.22	25.4 \pm 0.21	27.3 \pm 0.22	29.5 \pm 0.27	27.8 \pm 0.23	27.0 \pm 0.15	26.3 \pm 0.11	26.4 \pm 0.13	25.1 \pm 0.20	23.3 \pm 0.21	21.9 \pm 0.19
LER	21.2 \pm 0.20	21.9 \pm 0.24	24.5 \pm 0.17	26.4 \pm 0.22	28.3 \pm 0.18	27.9 \pm 0.15	27.2 \pm 0.11	27.0 \pm 0.11	26.8 \pm 0.15	25.6 \pm 0.16	23.8 \pm 0.18	21.9 \pm 0.18
SIH	21.1 \pm 0.18	22.9 \pm 0.19	24.7 \pm 0.20	26.3 \pm 0.21	28.6 \pm 0.21	27.6 \pm 0.18	27.1 \pm 0.13	26.3 \pm 0.14	26.3 \pm 0.18	25.0 \pm 0.19	24.0 \pm 0.17	22.6 \pm 0.17
SON	20.9 \pm 0.15	21.5 \pm 0.14	23.7 \pm 0.16	25.7 \pm 0.20	27.2 \pm 0.19	27.1 \pm 0.14	26.4 \pm 0.06	26.5 \pm 0.06	26.3 \pm 0.07	25.1 \pm 0.13	23.5 \pm 0.14	21.8 \pm 0.14
TRE	23.0 \pm 0.23	23.5 \pm 0.18	26.0 \pm 0.19	27.5 \pm 0.28	29.9 \pm 0.24	29.0 \pm 0.21	27.9 \pm 0.13	28.0 \pm 0.11	27.4 \pm 0.17	26.2 \pm 0.21	25.2 \pm 0.20	22.9 \pm 0.25

¹ For abbreviations of the meteorological stations see Table II.

Table V. Average monthly precipitation 1977-2006 for the principal stations in mm (\pm standard error of the average).

Station	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec
CAB ¹	89 \pm 10.3	53 \pm 5.9	30 \pm 3.9	32 \pm 5.8	60 \pm 12.4	244 \pm 32.9	325 \pm 30.9	304 \pm 24.3	536 \pm 50.0	378 \pm 36.6	228 \pm 30.6	167 \pm 18.9
CAT	62 \pm 12.4	22 \pm 3.5	22 \pm 7.7	32 \pm 7.0	60 \pm 14.2	236 \pm 27.9	327 \pm 22.2	310 \pm 21.0	371 \pm 32.6	254 \pm 24.7	176 \pm 28.9	90 \pm 11.7
CHI	65 \pm 9.2	45 \pm 6.5	26 \pm 6.3	25 \pm 5.0	88 \pm 14.9	249 \pm 22.9	277 \pm 20.0	341 \pm 22.8	362 \pm 35.5	276 \pm 30.2	170 \pm 17.1	143 \pm 16.9
COY	269 \pm 27.1	163 \pm 19.7	92 \pm 10.9	77 \pm 10.4	111 \pm 21.1	374 \pm 42.1	519 \pm 41.8	548 \pm 38.4	574 \pm 44.6	578 \pm 53.1	486 \pm 39.8	409 \pm 32.9
CUA	25 \pm 5.7	17 \pm 3.2	14 \pm 5.1	21 \pm 3.9	57 \pm 8.2	181 \pm 17.2	216 \pm 12.7	228 \pm 15.7	244 \pm 24.3	146 \pm 15.6	84 \pm 12.7	40 \pm 4.5
JAL	57 \pm 8.4	31 \pm 6.2	24 \pm 6.5	18 \pm 3.9	73 \pm 14.5	262 \pm 24.5	279 \pm 18.6	347 \pm 20.9	358 \pm 30.4	230 \pm 25.6	151 \pm 19.4	107 \pm 10.1
JUA	18 \pm 2.5	22 \pm 5.3	12 \pm 3.4	24 \pm 5.0	65 \pm 10.7	187 \pm 17.5	199 \pm 18.8	269 \pm 19.5	273 \pm 27.1	119 \pm 14.6	84 \pm 14.1	50 \pm 7.3
LER	76 \pm 10.7	40 \pm 4.2	24 \pm 4.4	25 \pm 5.3	59 \pm 14.6	229 \pm 28.9	269 \pm 23.4	286 \pm 23.2	451 \pm 45.4	302 \pm 24.1	203 \pm 26.7	133 \pm 12.3
SIH	48 \pm 7.8	21 \pm 3.3	23 \pm 7.6	39 \pm 7.5	68 \pm 15.7	232 \pm 24.8	292 \pm 19.8	291 \pm 18.4	391 \pm 38.0	275 \pm 30.8	149 \pm 20.5	73 \pm 9.5
SON	165 \pm 15.2	98 \pm 9.2	71 \pm 7.7	75 \pm 9.7	131 \pm 20.4	346 \pm 26.6	543 \pm 45.5	580 \pm 39.6	631 \pm 49.8	524 \pm 54.7	381 \pm 31.9	295 \pm 27.9
TRE	86 \pm 11.6	51 \pm 6.5	34 \pm 4.7	28 \pm 6.5	71 \pm 14.7	213 \pm 31.1	188 \pm 18.4	237 \pm 20.1	407 \pm 34.2	304 \pm 30.7	211 \pm 28.4	164 \pm 16.9

¹ For abbreviations of the meteorological stations see Table II.

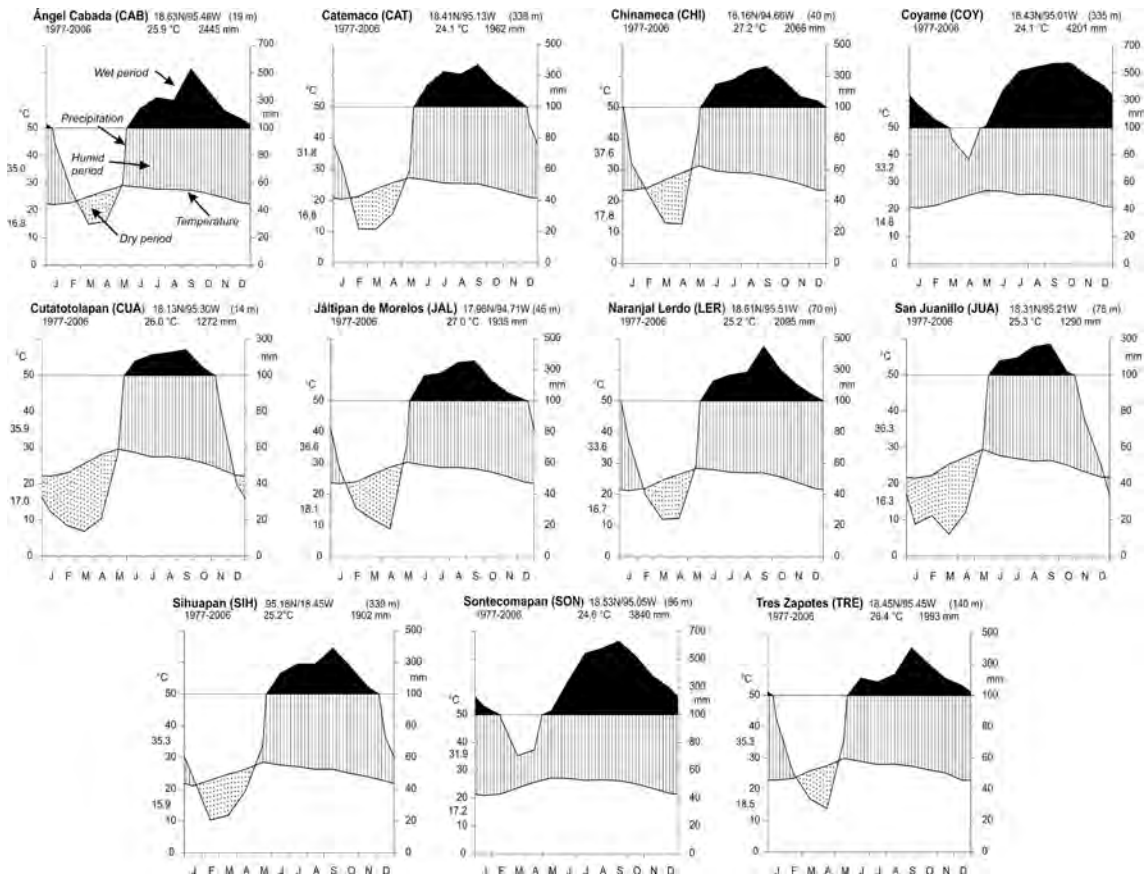


Fig. 5. Walter-Lieth climate diagrams for the eleven principal meteorological stations (1977-2006). The diagrams distinguish dry, humid, and wet periods; the first graph (for CAB) provides some additional explanations. “Temperature” refers to average monthly mean temperature, and “precipitation” refers to average monthly precipitation. The two additional temperatures on the left of each graph indicate the lowest and highest monthly mean temperatures measured during the 30 years.

Interpolation maps of average annual mean temperature and average annual precipitation

High resolution maps (90 meters) of average mean annual temperature and average annual precipitation were created with the ANUSPLIN software (Figs. 3 and 4). The final interpolation model for temperature employed second-order splines without transformation. The final model for precipitation employed third-order splines, the square-root transformation of precipitation (recommended by Hutchinson, 1998a), the elevation scaled to kilometers, and the hillshade values logarithmically transformed ($\ln [X + 1]$). The chosen models and transformations showed the best signal values, as well as the lowest values of the square root of generalized cross validation (RTGCV) and square root of the true mean square error (RTMSE). Standard errors of the covariates’ coefficients could not be calculated, and consequently coefficients could not be interpreted statistically, because our data of two auxiliary stations (MAR, ZAP) consisted only of mean values.

The signal refers to the effective degrees of freedom of the model. The signal should not be greater than about half the number of data point; signals larger than this are indicative of either insufficient data points or short-range correlation in the data values (Hutchinson, 1998a). The

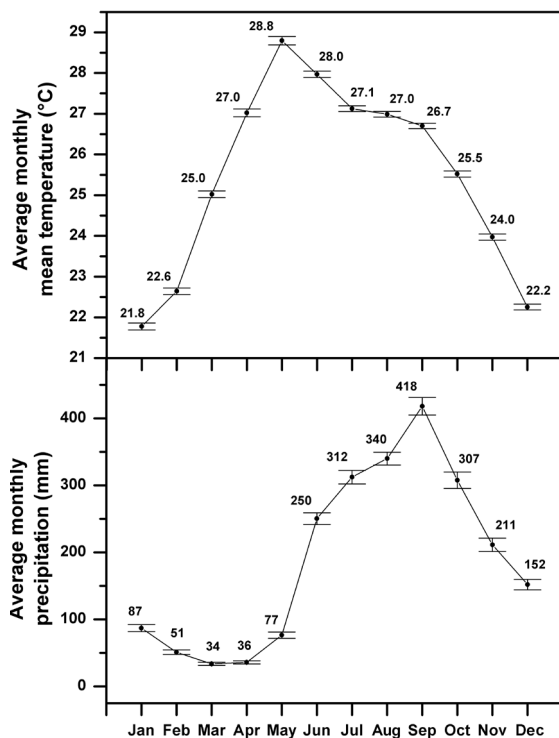


Fig. 5. Average monthly mean temperature and average monthly precipitation (1977-2006) for the pooled data of the eleven principal stations. The graphs thus represents an estimate of the average climate in the region of Los Tuxtlas.

signal was 8.6 for the temperature map and 10.4 for the precipitation map, which indicates that 22 data points are sufficient. The RTGCV is a conservative estimate of the overall standard prediction error of the interpolation. The RTGCV is based on the generalized cross validation (GCV), the latter being an estimate of the interpolation error obtained by removing each data point in turn, and fitting a spline surface to the remaining data, to evaluate how well each omitted point can be predicted. The square root of generalized cross validation of the final models was 0.67 °C for the temperature map, and 468 mm for the precipitation map.

A true estimator of the interpolation error is the square root of the true mean square error, which is a prediction of the standard error after the predicted data error has been removed (Hutchinson, 2004). The RTMSE of the final models were 0.33 °C for the temperature map, and 233 mm for the precipitation map. Dividing in the case of the precipitation map the RTMSE by the mean values for the whole interpolation surface results in the estimated predictive error, being here 9.4% (233 /2474). Calculating the error as a proportion of the mean is not sensible for temperature, because temperature in degrees Celsius has an essentially arbitrary zero point. Hutchinson (2004) mentions that RTMSE of 0.5 °C are typical when fitting splines to temperature data, and predictive errors of 10% are typical for surfaces fitted to precipitation data. Finally, we tested the distributions of the residuals at the points of meteorological stations ($n = 22$) in both maps. They do not deviate from a normal distribution (with D'Agostino's and Shapiro-Wilk's tests).

Hutchinson (1998a) and Joubert (2007), for example, have modeled topography, and report rainfall interpolation with varying topography to be challenging. In our study, the strong rain-shadow effect, with a precipitation difference of about 3000 mm over a distance of 10 km between the leeward and

the windward sides of the San Martín Tuxtla volcano could be captured accurately by modeling it as a hillshade, and by taking into account the distance to the sea. In addition, our study apparently is the first one where the nonlinear pattern of precipitation as a function of elevation, with maximum precipitation at around 1000 m above sea level, is modeled successfully with ANUSPLIN.

As explained in the methods, the two-year data from BAS was not included in the interpolation, where it is predicted to receive 6281mm (80.3% of the measured value). The underestimation in the model is due to the relatively large distance of BAS to the sea, while in reality precipitation is channeled to BAS via a valley-type landscape from the sea. The predicted annual mean temperature at BAS is 20.9 °C, the measured one is 22.0 °C.

The fact that the measured value of 7824 mm at BAS exceeds the maximum predicted value of 7748 mm for any point on the map (Fig. 4) gives us confidence in the predicted results of the extrapolation with ANUSPLIN. The predicted average annual mean temperature of 17.4 °C at an elevation of about 1700 m above sea level (Fig. 3) seems also reasonable (Soto and Gama, 1997), though there is no data for confirmation.

If validated with more measurement years, the annual average precipitation at BAS would be the highest record in Mexico, and indeed falls among the extreme values worldwide. The highest average annual precipitation reported by Mexico's Servicio Meteorológico Nacional is 6096 mm for a period of 14 years at the Campamento Vista Hermosa, located in the state of Oaxaca (17.40N; 96.18W; 1000 m above sea level). The world's wettest regions are considered to be in the Chocó in western Colombia, with 12 700 mm (measured from 1952 to 1960; Poveda and Mesa, 2000), and Cherrapunjee in northeastern India with 11 987 mm (1973-2003; Murata *et al.*, 2007). The maximum rainfall in Cherrapunjee for a single year was even 24 555 mm (in 1974).

Currently, the maps of Figures 3 and 4 are the most detailed ones available for the region of Los Tuxtlas. A database that is often used in large-scale climate modeling (including in Mexico) is WorldClim, a set of global climate layers (climate grids) with a spatial resolution of one square kilometer (<http://www.worldclim.org/>). Interpolation for WorldClim has also been carried out with ANUSPLIN, but only employing longitude, latitude, and elevation (Hijmans *et al.*, 2005). Our spatial climate models, represented in the maps of Figures 3 and 4, reveals major improvements when compared to spatial climate data from WorldClim for the region of Los Tuxtlas:

1. The spatial resolution is improved in our maps from 1 km in WorldClim to 90 m.
2. WorldClim predicts a range of average annual precipitation from 1420 to 3710 mm, which is too small. The maximum value is only 88% of the measured average annual precipitation in Coyame (COY; 4201 mm), and 48% of the maximum value predicted in our map (Fig. 4; 7748 mm). The range of average annual mean temperature in WorldClim is 16.8 to 25.9 °C, similar to our predicted range of 17.4 to 26.3 °C (Fig. 3).
3. Different from the expected pattern, WorldClim predicts the wettest areas mainly in the lowlands at the coast, and to a lesser extent on the peaks of the three volcanoes. The spatial distribution of the predicted average mean temperature map in WorldClim, however, is similar to ours in Fig. 3.

The information about temperature and precipitation in Figures 3 and 4 makes it possible to derive directly Holdridge forest (life) zones (Holdridge, 1947; Holdridge *et al.*, 1971). The revealed spatial patterns of forest life zones in Figure 7 are especially useful for further floristic research in Los Tuxtlas region. In Holdridge's Diagram for the classification of world life zones,

forest zones are determined as a function of average annual mean temperature and average annual precipitation, as well as latitude and elevation. For Los Tuxtlas region, the areas with an average annual mean temperature above 24 °C and below 2000 mm precipitation correspond to tropical lowland dry forest, from 2000 to 4000 mm to tropical lowland moist forest, and from 4000 to the maximum projected precipitation to tropical lowland wet forest. The term “lowland” is not used in the original classification by Holdridge, but it is convenient to distinguish lowland forest from premontane forests that are found in the Holdridge system at higher elevations, where the average annual mean temperature is below 24 °C. For premontane forests, the precipitation criteria change. From 1500 to 3000 mm the life zone is called tropical premontane moist forest, from 3000 to 6000 mm tropical premontane wet forest, and above 6000 mm tropical premontane rain forest. Note that the term “rain forest” in the Holdridge sense is very narrow in its definition, applying only to forests in regions with extremely high precipitation. In contrast, Malhi and Wright (2004) calculate that the global average annual precipitation in what they call tropical rainforest regions is 2180 mm (and the average annual mean temperature is 25.4 °C). Translated back into the Holdridge system, this corresponds to tropical lowland moist forest, with the precipitation being barely higher than the limit for tropical lowland dry forest.

Figure 7 gives also the percentages for the relative extension of each of the six forest life zones in the region of Los Tuxtlas. The most extensive life zone is the lowland dry forest with 26.9%, mainly in the southern part of the region. Premontane wet forest follows with 22.5%, and then premontane moist forest (21.4%) and lowland moist forest (21.1%). There is no true lowland rain forest in the Holdridge sense, which would require an average annual precipitation of at least 8000 mm. There is, however, an extension of 3.1% premontane rain forest, distributed on the slopes of the three volcanoes, where the precipitation at higher elevations is at least 6000 mm.



Fig. 7. Forest vegetation (life) zones according to Holdridge *et al.* (1971), based on temperatures and precipitations from the maps of Figs. 3 and 4. Note that in contrast to the common use of the term, Holdridge restricts the term rain forest to forests in areas with extremely high precipitation (at least 6000 mm for premontane rain forest).

Analysis of climate change

We tested if global climate change can be detected in Los Tuxtlas with a time series of 48 years from 1959 to 2006. The tested variables were the annual mean temperature and the annual precipitation, respectively. Statistical modeling of time series data frequently presents autocorrelated (or serially correlated) error terms, meaning that the error term u_t at time t is correlated with error terms u_{t-1} , u_{t-2} ... and u_{t+1} , u_{t+2} Such correlation in the error terms often arises from the correlation of the omitted variables that the error term captures (Maddala and Lahiri, 2009). Using the generalized least squares (GLS) estimator in regression models with time series error terms is recommended in Box *et al.* (2008). Using ordinary least squares (OLS) regression for time series can be inefficient; e.g., Safi (2008) presents an example with serially correlated data, where the OLS standard error is about 71% bigger than its GLS competitor, though in other examples the OLS may also perform reasonably well.

To test a relatively long, yet balanced data set, seven of our principal stations with a complete data record from 1959 to 2006 (48 years) were used in this analysis (CAB, CAT, COY, CUA, LER, JUA, TRE). Our final regression model was the following: (Annual mean temperature) or (Annual precipitation) = $b_0 + b_1 \times \text{Year} + b_2 \times \text{Station}$, where the variable “Station” was converted from a nominal to a continuous variable by replacing the station name with its average value of temperature or precipitation for 1959-2006. An interaction term ($b_3 \times \text{Year} \times \text{Station}$) was also tested, but turned out to be non-significant and destabilizing the coefficients. Table VI shows the resulting statistical parameters of the regression analysis, and Figures 8 and 9 the corresponding partial residual plots, leading to the following conclusions:

1. There are statistically highly significant differences among meteorological stations in both annual mean temperature and annual precipitation.
2. There is no statistically significant increase of mean annual temperature detectable for the seven stations over the 48 years. There is, however, a non-significant trend of increasing temperature of 0.016 °C per decade (0.001635 °C/year \times 10 years/decade). This trend is 16-times lower than the mean warming rate of 0.26 °C per decade since the mid-1970s, reported for tropical rain (or moist) forests worldwide by Malhi and Wright (2004).

Table VI. Linear regression with generalized least squares to detect a possible climate change for 1959-2006 (48 years) in seven meteorological stations (CAB, CAT, COY, CUA, LER, JUA, TRE).

	Coefficient	Standard error	<i>t</i> -value	Probability that <i>t</i> -value = 0
<i>Annual mean temperature:</i>				
Intercept	-3.3167	3.59124	-0.924	0.356
Year	0.001635	0.0017731	0.922	0.357
Station ^{1,2}	1.0030	0.02907	34.507	5.3×10^{-112}
<i>Ln[Annual precipitation]:</i>				
Intercept	7.2003	1.67091	4.309	2.0×10^{-5}
Year	-0.0002341	0.00084270	-0.278	0.781
Station ^{1,2}	0.0003917	0.00001169	33.494	1.2×10^{-108}

¹ Meteorological station names were replaced by averaging for a given station the annual mean temperature for all available years.

² No interaction was detected between year and station in a previous analysis of variance.

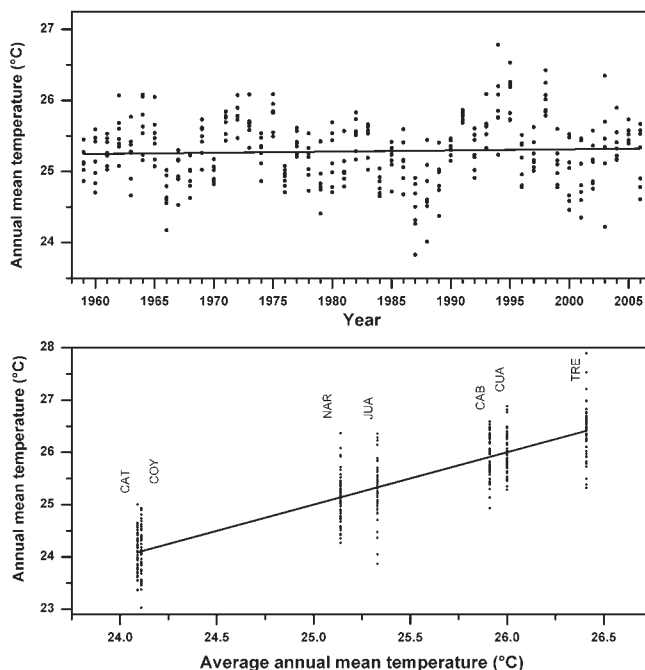


Fig. 8. Partial residual plots of annual mean temperature as a function of the year (above) and as a function of the meteorological station (below). Stations are represented by their average annual mean temperature (1959-2006). Note the non-significant upward trend over time (above) and the highly significant gradient among stations (below). The regression coefficients are given in Table VI.

3. There is no statistically significant change of annual precipitation detectable over the 48 years. There is, however, a non-significant trend of decreasing precipitation of 0.23% less precipitation per decade ($1 - e^{-0.0002341 \times 10}$).
4. Are such opposite effects of decreasing precipitation with increasing temperature expected? A regression analysis of annual mean temperature as a function of annual precipitation in Figure 10 indicates that it is expected. The negative slope of -0.1684 is highly significant. According to this relationship, the expected decrease in precipitation from a 0.016 °C increase in temperature is 0.27% ($1 - e^{-0.1684 \times 0.0016 \times 10}$), similar to the directly calculated downward trend of 0.23%.

Global Climate change is not a uniform phenomenon worldwide, but presents considerable variations of temperature and precipitation changes, as a function of the time period and the region (Trenberth and Jones, 2007; Easterling and Wehner, 2009). On average, tropical rain (or moist) forests worldwide experienced warming at a mean rate of 0.26 °C per decade since the mid-1970s, while precipitation during 1960-1998 has declined for example in Africa, but not in Amazonia (Malhi and Wright, 2004). No significant net change for precipitation since the 1920 is also reported by Satyamurty *et al.* (2010) for Brazilian Amazonia. Pavia *et al.* (2009) reported that Mexico on average cooled down during 1940-1969, and warmed up 1970-2004; notably, even

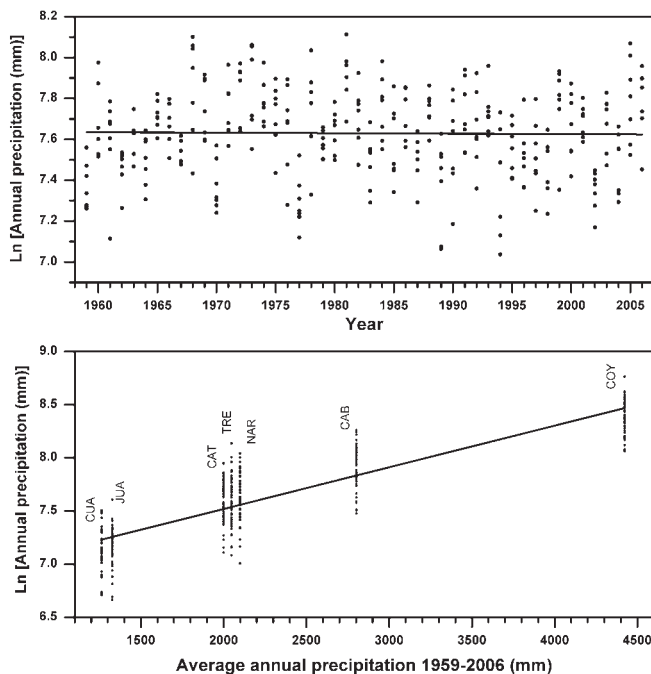


Fig. 9. Partial residual plots of logarithmic annual precipitation as a function of the year (above) and as a function of the meteorological station (below). Stations are represented by their average annual precipitation (1959-2006). Note the non-significant downward trend over time (above) and the highly significant gradient among stations (below). The regression coefficients are given in Table VI.

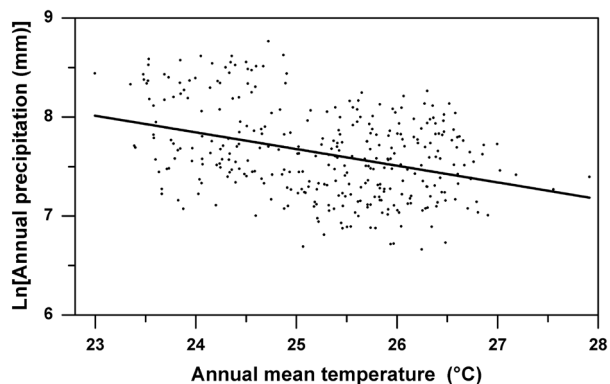


Fig. 10. Significant negative regression relationship between logarithmic annual precipitation as a function of annual mean temperature. The 336 data points represent different years (1959-2006) and the seven meteorological stations with a complete data record for those years (CAB, CAT, COY, CUA, LER, JUA, TRE). The regression equation is $\text{Ln}[\text{Annual precipitation}] = 11.8866 - 0.1684x$ (Annual mean temperature).

during the warming period, 46 stations (17%) out of 267 Mexican stations had a negative trend in maximum surface air temperature. In this context it is conceivable that no significant changes in temperature and precipitation have occurred in Los Tuxtlas.

Trenberth *et al.* (2003) state that from 1973 to 1995 there have been significant increases of 2-3% per decade in relative humidities over the Caribbean, and upward trends in precipitable water also in other regions worldwide. A general temperature increase automatically increases the water-holding capacity of the atmosphere. Rain drops, however, carry less temperature from higher altitudes to the ground (Anderson *et al.*, 1998), and cause surface evaporative cooling (Dai *et al.*, 1997). Furthermore, clouds have a damping effect on the diurnal temperature range, aiding cooling of the Earth's surface (Dai *et al.*, 1997). In consequence, people in hot regions generally experience that the temperature drops when it rains. One could hypothesize the existence of a damping feedback mechanism: increasing temperature leads to increasing precipitation, which leads to buffering the temperature increase; this in turn could inhibit the precipitation increase again. At the end, little climate change would occur in such a situation, as observed in our study for the region of Los Tuxtlas. The energy, however, contained in increased temperature would possibly be transferred into an accelerated cycling of the water through the atmosphere. Ultimately the effect predicted by Trenberth (2011) would be observed: "It never rains but it pours!"

4. Conclusions

Los Tuxtlas is a Mexican tropical region at the Gulf of Mexico, with an elevational gradient from sea level to 1720 m on an otherwise relatively flat coastal plateau. There are two climates according to Köppen's climatic classification: humid tropical (type A) at low and middle elevations, and moist with mild winters (type C) at high elevations. We propose here a new delimitation for the region of Los Tuxtlas, taking the 100 m-contour line as the region's limit, except for the coast. The extension of Los Tuxtlas region is 315 525 hectares, including a 155 122-hectare biosphere reserve. Our study, based on data from 24 meteorological stations with varying data records between 1925 and 2006, leads to the following conclusions:

1. Among eleven stations, the average annual mean temperature varied from 24.1 to 27.2 °C, and the average annual precipitation from 1272 to 4201 mm, during the 30-year period 1977-2006. Additional measurements indicate locations with over 7000 mm average annual precipitation at higher elevations, which would be among the highest recorded in Mexico. Based on this data and a spatial inter and extrapolation model (ANUSPLIN), we present two new climate maps for the region of Los Tuxtlas, one for average annual mean temperature and the other for average annual precipitation. In addition, we present a map of climate-based forest life zones according to Holdridge's classification.
2. Pooling the data of the eleven stations and the 30 years, the coldest month in Los Tuxtlas on average is January (21.8 °C), the hottest month is May (28.8 °C). The driest month on average is March (34 mm), the wettest is September (418 mm).
3. To analyze the time series of temperature and precipitation over 48 years, we employed linear regression with generalized least squares. There are no statistically significant changes of annual mean temperature or annual precipitation, but a low upward trend of 0.016 °C per decade in temperature, and a low downward trend of -0.23% per decade in precipitation. We show that such an opposite change between temperature and precipitation is expected.

Finally, we present one possible explanation why a temperature increase might not have happened in Los Tuxtlas region.

Acknowledgements

We thank the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for supporting the first author's doctoral thesis project, including a scholarship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT). Furthermore, the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) of UNAM provided financial support to carry out the project IN217008 "La relación entre crecimiento y clima en árboles tropicales: un estudio dendrocronológico en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz", which included the presented research. We are grateful to Alejandro González-Serratos of Mexico's Servicio Meteorológico Nacional in Mexico City for providing the climate data from 20 meteorological stations, to Rosamond Coates (Instituto de Biología, UNAM) for providing the climate data from UNAM's research station (TUX), and to Gabriel Díaz Padilla of the Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) in Xalapa on his advice on elaborating interpolation maps with the software ANUSPLIN. Petr Štěpánek (Czech Hydrometeorological Institute, Brno, Czech Republic) kindly provided the software ProClimDB, and gave valuable advice on how to use it. Finally, we thank Juan Núñez-Farfán (Instituto de Ecología, UNAM) and Miguel Martínez-Ramos (Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM) for their participation in the first author's doctoral committee.

References

- Alexandersson H., 1986. A homogeneity test applied to precipitation data. *Int. J. Climatol.* **6**, 661-675.
- Anderson S. P., A. Hinton and R. A. Weller, 1998. Moored observations of precipitation temperature. *J. Atmos. Ocean. Tech.* **15**, 979-986.
- Arriaga-Cabrera L., J. M. Espinoza, C. Aguilar-Zúñiga, E. Martínez-Romero, L. Gómez-Mendoza and E. Loa-Loza (coordinadores), 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Mexico D. F., Mexico, 609 pp.
- Bates D. and G. Wahba, 1982. Computational methods for generalised cross validation with large data sets. In: *Treatment of integral equations by numerical methods* (C. T. H. Baker and G. F. Miller, Eds.). Academic Press, New York, USA, 283-296.
- Box G. E. P., G. M. Jenkins and G. C. Reinsel, 2008. *Time series analysis: Forecasting and control*. 4th Ed. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey, USA, 784 pp.
- Castillo-Campos G. and J. Laborde, 2004. Vegetación. In: *Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra* (S. Guevara, J. Laborde and G. Sánchez-Ríos, Eds.). Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, Mexico, 231-270.
- CETENAL, 1970. *Carta de climas, hoja Coatzacoalcos, escala 1:500 000*. Comisión de Estudios del Territorio Nacional. Secretaría de la Presidencia, Mexico D. F., Mexico.
- Chang K., 2009. *Introduction to geographic information systems*. 5th Ed. McGraw-Hill, Boston, USA, 448 pp.
- D'Agostino R. B., A. Belanger and R. B. D'Agostino Jr., 1990. A suggestion for using powerful and informative tests of normality. *Am. Stat.* **44**, 316-321.

- Dai A., A. D. del Genio and I. Y. Fung, 1997. Clouds, precipitation and temperature range. *Nature* **386**, 665-666.
- Easterling D. R. and M. F. Wehner, 2009. Is the climate warming or cooling? *Geophys. Res. Lett.* **36**, L08706.1-L8706.3.
- García E., 1970. Los climas del estado de Veracruz. *An. Inst. Bio. Serie Bot.* **41**, 3-42.
- García E., 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana.)* 2nd Ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., Mexico, 246 pp.
- Girardin M., J. Tardif, M. Flannigan and Y. Bergeron, 2004. Multicentury reconstruction of the Canadian Drought Code from eastern Canada and its relationship with paleoclimatic indices of atmospheric circulation. *Clim. Dynam.* **23**, 99-115.
- González C., 1991. Regionalización climática de la sierra de Santa Marta y el volcán San Martín Pajapan, Veracruz. Master's thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., Mexico, 78 pp.
- González-Hidalgo J. C., J.-A. López-Bustins, P. Štěpánek, J. Martín-Vide and M. de Luis, 2009. Monthly precipitation trends on the Mediterranean fringe of the Iberian Peninsula during the second-half of the twentieth century (1951-2000). *Int. J. Climatol.* **29**, 1415-1429.
- Guevara S., J. Laborde and G. Sánchez-Ríos, 2004. Introducción. In: *Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra* (S. Guevara, J. Laborde and G. Sánchez-Ríos, Eds.). Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, Mexico, 18-27.
- Hartkamp A., K. de Beurs, A. Stein and J. White, 1999. Interpolation techniques for climate variables. International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), Geographic Information Systems Series 99-01, México D. F., Mexico, 26 pp.
- Hastenrath S., 1967. Rainfall distribution and regime in Central America. *Theor. Appl. Climatol.* **15**, 201-241.
- Hewitt C. and A. Jackson, 2003. *Handbook of atmospheric science: Principles and applications.* Wiley-Blackwell, Oxford, U.K., 648 pp.
- Hijmans R., S. Cameron, J. Parra, P. Jones and A. Jarvis, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* **25**, 1965-1978.
- Holdridge L., 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* **105**, 367-368.
- Holdridge L., W. Grenke, W. Hatheway, T. Liang and J. Tosi, 1971. *Forest environments in tropical life zones: A pilot study.* Oxford Pergamon Press, Oxford, U.K., 747 pp.
- Hutchinson M. F., 1995. Interpolating mean rainfall using thin plate smoothing splines. *Int. J. Geogr. Inf. Sci.* **9**, 385-403.
- Hutchinson M. F., 1998a. Interpolation of rainfall data with thin plate smoothing splines. Part I: Two dimensional smoothing of data with short range correlation. *J. Geogr. Inf. Dec. Anal.* **2**, 139-151.
- Hutchinson M. F., 1998b. Interpolation of rainfall data with thin plate smoothing splines. Part II: Analysis of topographic dependence. *J. Geogr. Inf. Dec. Anal.* **2**, 152-167.
- Hutchinson M. F., 2004. *ANUSPLIN Version 4.3 - User Guide.* Centre for Resource and Environmental Studies, Australian National University, Canberra, Australia, 57 pp. [<http://fennerschool.anu.edu.au/publications/software/anusplin.php>].

- Hutchinson M. F., D. W. Mckenney, K. Lawrence, J. Pedlar, R. Hopkinson, E. Milewska, and P. Papadopol, 2009. Development and testing of Canada-wide interpolated spatial models of daily minimum/maximum temperature and precipitation for 1961-2003. *J. Appl. Meteor.* **48**, 725-741.
- Jarvis A., H. I. Reuter, A. Nelson and E. Guevara, 2008. Hole-filled SRTM for the globe, version 4, digital elevation model database available from the CGIAR-CSI SRTM (90 m). Available at: <http://srtm.csi.cgiar.org> (accessed in September 2009).
- Jáuregui E., 1963. Wet-bulb temperature and discomfort index areal distribution in Mexico. *Int. J. Biometeorol.* **11**, 21-28.
- Jeffrey S., J. Carter, K. Moodie and A. Beswick, 2001. Using spatial interpolation to construct a comprehensive archive of Australian climate data. *Environ. Modell. Softw.* **16**, 309-330.
- Joubert S. J., 2007. High resolution climate variable generation for the Wester Cape. Master's thesis, University of Stellenbosch, Stellenbosch, South Africa, 96 pp.
- Köppen W., 1936. *Das Geographische System der Klimate. Handbuch der Klimatologie Vol 1.* Gebrüder Bornträger, Berlin, Germany, 44 pp.
- Laborde J., 2004. La Reserva de la Biosfera. In: *Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra* (S. Guevara, J. Laborde and G. Sánchez-Ríos, Eds.). Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Veracruz, Mexico, 271-281.
- Linacre E., 1992. *Climate data and resources: A reference and guide.* Routledge, London, U.K., 366 pp.
- Maddala G. S. and K. Lahiri, 2009. *Introduction to econometrics.* John Wiley & Sons, Chichester, West Sussex, U.K., 634 pp.
- Magaña V., J. Amador and S. Medina, 1999. The midsummer drought over Mexico and Central America. *J. Climate* **12**, 1577-1588.
- Malhi Y. and J. Wright, 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philos. T. Roy. Soc. B.* **359**, 311-329.
- Martín-del Pozzo A. L., 1997. Geología. In: *Historia natural de Los Tuxtlas* (E. González-Soriano, R. Dirzo and R.C. Vogt, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., Mexico, 25-31.
- Murata F., T. Hayashi, J. Matsumoto and H. Asada. 2007. Rainfall on the Meghalaya plateau in northeastern India: One of the rainiest places in the world. *Nat. Hazards* **42**, 391-399.
- Paulhus J. L. H. and M. A. Kohler, 1952. Interpolation of missing precipitation records. *Mon. Weather Rev.* **80**, 129-133.
- Pavia E., F. Graef and J. Reyes, 2008. Annual and seasonal surface air temperature trends in Mexico. *Int. J. Climatol.* **29**, 1324-1329.
- Poveda G. and O. Mesa, 2000. On the existence of Lloró (the rainiest locality on earth): Enhanced ocean-land-atmosphere interaction by a low-level jet. *Geoph. Res. Lett.* **27**, 1675-1678.
- Price D., D. McKenney, I. Nalder, M. F. Hutchinson and J. Kesteven, 2000. A comparison of two statistical methods for spatial interpolation of Canadian monthly mean climate data. *Agr. Forest Meteorol.* **101**, 81-94.
- Quintas I., 2000. ERIC II. Base de datos climatológica compactada, archivos y programa extractor (CD-ROM). Instituto Mexicano de Tecnología del Agua (IMTA), Comisión Nacional del Agua, Jiutepec, Morelos, Mexico, 75 pp.
- Ramírez F., 1999. Flora y vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Bachelor's thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., Mexico, 409 pp.

- Ricker M., E. López-Vega y P. Mendoza-Márquez. Crecimiento a largo plazo, densidad de la madera, y masa foliar específica de 18 especies arbóreas en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico). In: *Avances y perspectivas en la investigación de bosques tropicales y sus alrededores: Los Tuxtlas* (V. H. Reynoso and R. Coates, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico D. F., Mexico. In press.
- Safi S., 2008. *The Efficiency of OLS in the presence of autocorrelated errors*. VDM Verlag Dr. Müller, Saarbrücken, Germany, 140 pp.
- Satyamurty P., A. A. de Castro, J. Tota, L. E. da Silva-Guarte and A. O. Manzi, 2010. Rainfall trends in the Brazilian Amazon Basin in the past eight decades. *Theor. Appl. Climatol.* **99**, 139-148.
- SEMARNAP, 1998. Decreto de Reserva de la Biosfera, la región de Los Tuxtlas. Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, 23 de noviembre. Diario Oficial de la Federación DXLII (16), Mexico, 6-21.
- Soto M., 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas. In: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico* (A. Gómez-Pompa, R. S. del Amo, C. Vázquez-Yanes and A. Butanda, Eds.). Compañía Editorial Continental S.A. (CECSA), México D.F., Mexico, 70-111.
- Soto M. and L. Gama, 1997. Climas. In: *Historia natural de Los Tuxtlas* (E. González-Soriano, R. Dirzo and R. C. Vogt, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., Mexico, 7-23.
- Soto M., 2004. Clima. In: *Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra* (S. Guevara, J. Laborde and G. Sánchez-Ríos, Eds.). Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Veracruz, Mexico, 195-199.
- Štěpánek P., 2007. AnClim: Software for time series analysis. Department of Geography, Faculty of Natural Sciences, Masaryk University, Brno, Czech Republic, [<http://www.climahom.eu/AnClim.html>].
- Štěpánek P., 2008. Documentation of ProclimDB: Software for processing climatological datasets. Department of Geography, Faculty of Natural Sciences, Masaryk University, Brno, Czech Republic [<http://www.climahom.eu/ProcData.html>].
- Tejeda A., F. Acevedo and E. Jáuregui, 1989. *Atlas climático del Estado de Veracruz*. Universidad Veracruzana, Xalapa, Mexico, 150 pp.
- Trenberth K. E., A. Dai, R.M. Rasmussen and D. B. Parsons, 2003. The changing character of precipitation. *B. Am. Meteorol. Soc.* **84**, 1205-1217.
- Trenberth K. E. and P. D. Jones, 2007. Observations: surface and atmospheric climate change. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis* (S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, K. B. M. Marquis, M. T. Averyt, and H. L. Miller, Eds.). Cambridge University Press, New York, USA, 235-336.
- Trenberth, K. E. 2011. Changes in precipitation with climate change. *Clim. Res.* **47**, 123-138.
- Wahba G., 1979. How to smooth curves and surfaces with splines and cross-validation. In: *Proceedings of the 24th Conference on the Design of Experiments*, US Army Research Office 79-2, Research Triangle Park, North Carolina, USA, 167-192.
- Walter H. and H. Lieth, 1960. *Klimadiagramm-Weltatlas*. G. Fischer, Jena, Germany, 150 pp.

CAPITULO 2. Modelo predictivo de anillos de crecimiento en árboles tropicales

RESUMEN

La predicción de anillos de crecimiento se llevó a cabo construyendo un Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC), desarrollado en un Sistema de Información Geográfica utilizando información cartográfica en formato raster (clima, insolación, y topografía). La validación del modelo y la presencia de anillos en el bosque húmedo tropical se probaron, llevando a cabo colectas de campo en 22 cuadrantes dentro de la reserva, tomando virutas con barreno de Pressler a los 10 árboles de mayor tamaño en cada sitio. Los resultados del análisis de la matriz de confusión muestran que no fue posible predecir la presencia de anillos a nivel del paisaje dentro de la reserva. El modelo no presentó capacidad de predicción estadísticamente significativa en las tres categorías de anillos analizadas (visible, poco visible y no visible). Esto se debió a una alta proporción de anillos visibles y poco visibles en sitios donde el modelo suponía niveles de humedad moderados y altos. La alta proporción de anillos en estos sitios de menor estrés hídrico predicho podría deberse a pendientes muy pronunciadas o inundaciones temporales. El 37% de las 181 virutas colectadas presentó anillos de crecimiento visibles, representando el 33% de las 79 especies analizadas. La presencia o ausencia de anillos fue estadísticamente independiente de la especie analizada. Las especies caducifolias presentaron una mayor proporción de anillos visibles con respecto a las brevicaducifolias y perennifolias. En base a la visibilidad de los anillos hay potencial dendrocronológico en 20 de las 79 especies analizadas. Los resultados obtenidos en el presente estudio indican primero que la formación de anillos de crecimiento en especies tropicales de selvas muy húmedas es un fenómeno relativamente común, y segundo, que no siempre es necesaria una época seca intensa y prolongada para que el cambium vascular entre en latencia y forme anillos de crecimiento, contrario a lo que dice numerosa literatura. Los resultados obtenidos en Los Tuxtlas indican que sería posible expandir el análisis de anillos de crecimiento a todas las regiones tropicales, incluyendo aquellas que no tengan un periodo seco evidente, aunque es necesario analizar la anualidad de los anillos.

INTRODUCCIÓN

Los bosques húmedos tropicales son uno de los principales y más importantes tipos de vegetación que existen en el planeta (Whitmore, 1990). Estos ecosistemas proporcionan numerosos beneficios ambientales, como ser reserva de diversidad biológica, regulación del clima, captura y almacenamiento de carbono, y conservación de suelo y agua (Montagnini y Jordan, 2005). Además, proporcionan madera, fibra, y otros productos no maderables; que en muchas ocasiones son el medio de subsistencia de poblaciones locales. La intensa presión que ha ejercido la humanidad sobre los bosques húmedos tropicales, ya sea por extraer madera o extender las tierras para agricultura y/o ganadería, los ha llevado a desaparecer a una tasa alarmante (Achard *et al.*, 2002). En México, la cobertura forestal de este tipo de vegetación, se redujo de los 18 millones de hectáreas que era su extensión original, a solamente 3.15 millones de hectáreas, lo que equivale a una pérdida del 82.5 por ciento (Challenger y Dirzo, 2009). En la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas no existe una estimación específica de la pérdida de este tipo de vegetación. Sin embargo, Ramírez-Ramírez (2011) estima que de 1980 al 2011 se perdieron 30,074 hectáreas de bosques y selvas en la reserva, esto equivale al 19.4% del área natural protegida.

Un problema importante para estudiar y manejar los bosques húmedos tropicales es la incapacidad de poder estimar la edad y las tasas de crecimiento de los árboles que habitan estos ecosistemas (Ashton, 1981). La estimación de la edad y la tasa de crecimiento son dos variables importantes en diversas áreas del conocimiento. Por ejemplo, en ecología esta información es básica para desarrollar estudios de poblaciones, desarrollo de ecosistemas, y productividad (Fritts y Swetnam, 1989); en las ciencias forestales, permite determinar los ciclos de corta, regímenes de aclareos, y estimar los volúmenes futuros de producción de madera (Bettinger, 2009). En los bosques templados la determinación de estas dos variables se realiza de manera sencilla, a partir del contéo y la medición de los anillos de crecimiento (West, 2009). En zonas templadas, en donde se presenta una variación climática estacional pronunciada (sequía y/o frío), cada anillo corresponde a un año de crecimiento. Por lo tanto, contando cada uno de los anillos en un árbol se puede estimar su edad. La formación

de anillos de crecimiento se debe a la disminución o el cese de la actividad del cambium vascular de un árbol (Fahn y Werker, 1990). Esta modificación de la actividad cambial ocurre por la presencia de condiciones ambientales favorables y no favorables en un año de crecimiento del árbol (Fritts, 2001).

La exuberancia de la vegetación presente en los bosques húmedos tropicales ha llevado a considerar que las condiciones climáticas en este tipo de ecosistemas son estables y favorables todo el año. Esta percepción ha contribuido a la creación del paradigma que los árboles en estos ecosistemas crecen todo el año, y por lo tanto no forman anillos de crecimiento anuales (Whitmore, 1990; Richards, 1996). Sin embargo, amplias regiones dentro de los límites térmicos y geográficos del trópico presentan una o dos estaciones secas (Lauer, 1989). Además, investigaciones en la última década en dendrocronología tropical han probado que muchas especies de árboles que habitan dichas zonas forman anillos anuales (Worbes, 2002). La formación de anillos en árboles del trópico puede ocurrir por la presencia de una estación seca bien definida en el año (Worbes, 1995; Stahle, 1999), o por un periodo de inundación anual de varios meses (Worbes, 1995; Callado *et al.*, 2001b; Dezzeo *et al.*, 2003; Schongart *et al.*, 2005).

El criterio climático imperante en dendrocronología tropical, para identificar el potencial de formación de anillos de una región determinada, es que en dicha zona se debe presentar una época seca extensa (mayor a dos meses) y bien definida (menos de 60 mm en cada mes) (Worbes, 1995; Stahle, 1999). Este criterio se ha mantenido a lo largo de las últimas dos décadas, debido a que la gran mayoría de estudios dendrocronológicos llevados a cabo en bosques tropicales se han realizado en zonas con una época seca extensa y bien definida (Villalba *et al.*, 1985; Boninsegna *et al.*, 1989; Devall *et al.*, 1995; Stahle *et al.*, 1999; Worbes, 1999; Worbes *et al.*, 2003; Fichtler *et al.*, 2004; Brien y Zuidema, 2005; Marcati *et al.*, 2008; Brien *et al.*, 2009a; Brien *et al.*, 2009b; Soliz-Gamboa *et al.*, 2011; Lopez *et al.*, 2012). Sin embargo, a pesar de ser escasos, existen reportes de anillos de crecimiento anuales en bosques húmedos tropicales en donde la estación seca es casi inexistente (Ash, 1986; Dunisch *et al.*, 2002; Fichtler *et al.*, 2003). Estos resultados indican que parece posible

extender el análisis de anillos de crecimiento a todas las regiones tropicales, incluyendo aquellas muy húmedas sin una estación seca bien definida.

En México la gran mayoría de estudios en el trópico se han llevado a cabo en bosques de coníferas, tanto en zonas montañosas principalmente con la especie *Pseudotsuga menziesii* (Huante *et al.*, 1991; Watmough y Hutchinson, 1999; Biondi, 2001; Therrell *et al.*, 2002; Bernal-Salazar, 2004; Sheppard *et al.*, 2008; West, 2011; Cassell y Alvarado, 2012), como en hábitats riparios con la especie *Taxodium mucronatum* (Therrell *et al.*, 2002; Cortés Barrera *et al.*, 2011; Stahle *et al.*, 2012a; Stahle *et al.*, 2012b; Villanueva-Díaz *et al.*, 2012). La investigación sobre anillos de crecimiento en especies tropicales en México ha sido reducida, además de estar enfocada en bosques tropicales en donde se presenta una época seca extensa y bien definida (Hernández *et al.*, 2006; Brien *et al.*, 2009a; Brien *et al.*, 2009b; Duran-Guerra, 2012). A la fecha no he encontrado ninguna publicación sobre en bosques húmedos tropicales de México.

En el presente estudio se construyó un modelo en un Sistema de Información Geográfica, el cual intenta predecir la presencia de anillos de crecimiento en áreas de bosque húmedo tropical en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas. El modelo se basa en la creación de un índice que cuantifica el estrés hídrico al que están sujetos los árboles. La literatura indica que el estado hídrico de un árbol es la variable más importante en la regulación de la actividad cambial y en la formación de anillos en especies tropicales (Fahn y Werker, 1990). Por lo tanto, la predicción del modelo es encontrar un mayor número de árboles con anillos de crecimiento en sitios con alto estrés hídrico, con respecto a los sitios de bajo estrés hídrico. La validación de la predicción del modelo se llevó a cabo con colectas de virutas de árboles en diversos sitios en la reserva.

La Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas es un lugar idóneo para llevar a cabo una investigación de prospección anillos de crecimiento, debido a su alta diversidad de especies arbóreas, su complejidad topográfica y su diversidad climática. Los objetivos de este trabajo son: a) buscar una modelo para predecir la formación de anillos de crecimiento en bosques

húmedos tropicales, y b) encontrar especies que presenten anillos de crecimiento evidentes que puedan tener potencial dendrocronológico en investigaciones futuras.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”, la cual se localiza en el macizo montañoso de la sierra de Los Tuxtlas, en el sureste del estado de Veracruz (Figura 1). La reserva consta de un área de 155,122 hectáreas, abarcando los municipios de Ángel R. Cabada, Catemaco, Mecayapan, Pajapan, San Andrés Tuxtla, Santiago Tuxtla, y Soteapan. La reserva se ubica dentro de la provincia geomorfológica de la Planicie Costera del Golfo de México, en la subprovincia de la Planicie Costera de Veracruz (Gutiérrez-García y Ricker, 2011). La zona presenta un gradiente altitudinal que va de los 0 hasta los 1720 metros sobre el nivel del mar. Las cumbres de mayor altitud en la reserva comprenden los volcanes Santa Marta (1720 m), San Martín Tuxtla (1680 m), y San Martín Pajapan (1180 m) (González, 1991; Ramírez-Ramírez, 1999).

Clima

Soto (2004) identifica en la reserva cuatro subtipos de clima cálidos (Afm, Amf, Am y ACfm), y uno templado (Cfm). Los climas Af(m) y Am(f) que son los más húmedos dentro de la categoría de los cálidos, se encuentran en las laderas expuestas hacia el Golfo de México (barlovento). En estas zonas de alta humedad, las precipitaciones anuales alcanzan los 4,500 mm, como lo muestran los climodiagramas de Walter de las estaciones de Coyame y Sontecomapan (Figura 2). Existen reportes que a una mayor altitud en las laderas expuestas hacia el Golfo de México, la reserva puede recibir más de 7,000 mm de precipitación anual (Ramírez-Ramírez, 1999; Gutiérrez-García y Ricker, 2011). Los climas más secos dentro de la categoría de los cálidos, como Am y (A)C(fm), los encontramos en las laderas expuestas hacia la vertiente continental (sotavento). En estas zonas de menor humedad dentro de la reserva, la precipitación anual oscila entre los 1,800 y los 2,100 mm, como lo indican los climodiagramas de Walter de las estaciones Catemaco, Chinameca, y Sihuapan (Figura 2).

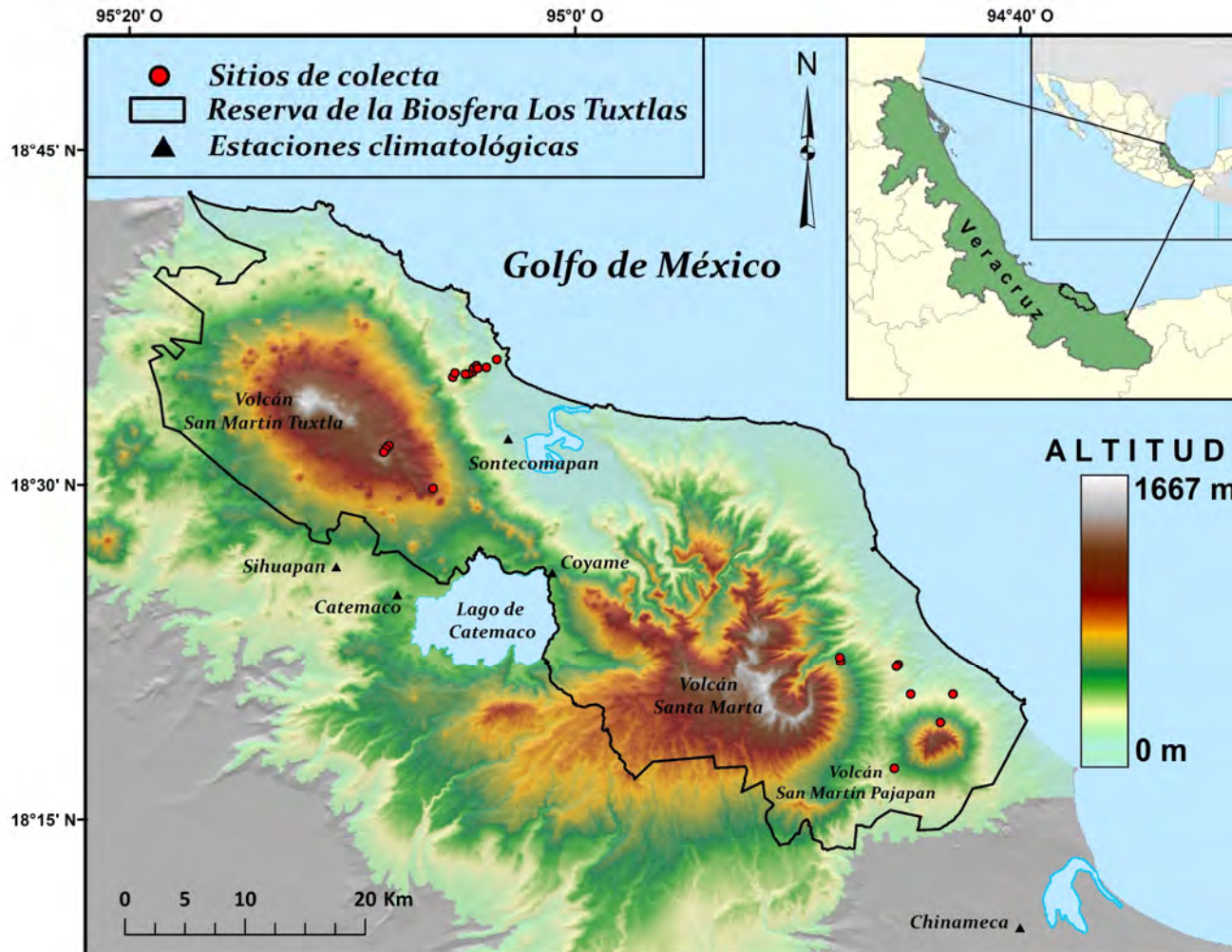


Figura 1. Localización del área de estudio. El polígono negro indica la delimitación de la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”. Los puntos rojos muestran los 22 sitios de colecta de virutas. Los triángulos negros indican las estaciones climatológicas en la región.

Las diferencias en la cantidad de precipitación que recibe la reserva se deben principalmente a que la cadena montañosa, conformada por los tres volcanes, actúa como una barrera climática entre el mar y el interior del continente, generando el fenómeno llamado “sombra de lluvia”. En este fenómeno los vientos provenientes del Golfo de México, cargados de humedad, ascienden por la topografía en la región, lo que provoca precipitación abundante en la zona de barlovento. El tipo de clima en estas zonas se indica en los climodiagramas de Walter de las estaciones Coyame y Sontecomapan (Figura 2). En la región la mayoría de la precipitación ocurre en verano, y es generada por los vientos alisios del hemisferio norte. La época de lluvias se extiende al otoño por la presencia de ciclones y tormentas tropicales (Soto, 2004). Además, en la época invernal la entrada de masas de aire polar, llamadas “nortes”, aporta una cantidad considerable de lluvia, sobre todo en la costa y las laderas expuestas al océano (Soto y Gama, 1997). La gran variedad climática presente en la zona de estudio se debe a la compleja topografía, gradiente altitudinal, y cercanía con el Golfo de México (Soto y Gama, 1997). Un análisis climático más detallado del área se presenta en el trabajo de Gutiérrez-García y Ricker (2011) (capítulo 1 de esta tesis).

Vegetación

La reserva posee una riqueza florística sobresaliente, ya que un listado preliminar de la zona contiene 3,356 especies de plantas de 211 familias (Castillo-Campos y Laborde, 2004). Además, la complejidad topográfica y la diversidad climática en la reserva dan como resultado que en ella se encuentren nueve tipos diferentes de vegetación: selva alta perennifolia, selva mediana perennifolia, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino, bosque de encino, sabana, selva baja perennifolia inundable, dunas costeras, y manglar (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

Suelos

La reserva presenta una variedad de suelos, debido al origen volcánico de la zona, las diferentes edades de los materiales geológicos, las condiciones climáticas, y los diferentes tipos de vegetación. En base al estudio llevado a cabo por Campos (2004), la descripción de los suelos más importantes en la reserva es la siguiente: en los alrededores del volcán San

Martin Tuxtlas se encuentran los suelos volcánicos de tipo andosol (órtico, húmico, y mólico), los cuales son los más fértiles en la reserva. En la parte norte del volcán Santa Marta se localizan los suelos de tipo Acrisol (órtico y húmico), los cuales son menos productivos por presentar deficiencias en nutrientes, problemas de acidez, y toxicidad por aluminio.

En la parte sur del volcán Santa Marta y al este del volcán Santa Martín Pajapan se localizan los suelos de tipo Luvisol (férrico y crómico), ricos en arcillas y de fertilidad moderada. En el sur del volcán Santa Marta se localizan los suelos de tipo Nitosol districo, también ricos en arcillas, profundos, y relativamente fértiles. En las cimas de los volcanes San Martín Tuxtlas y San Martín Pajapan encontramos suelos de tipo Litosol y Cambisol crómico, respectivamente; estos suelos son delgados y poco desarrollados.

Modelo predictivo de anillos

Preparación de variables

La predicción de anillos de crecimiento se llevó a cabo construyendo un Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC). Este índice está basado en la identificación de aquellas zonas en la reserva, en donde se presenten condiciones de estrés hídrico que someta el cambium vascular a entrar en estado de latencia, y por ende producir anillos de crecimiento (Worbes, 1995; Stahle, 1999). La construcción del IPFAC se llevó a cabo en el software ArcGIS, versión 10 (ESRI, 2011), utilizando información cartográfica en formato raster de las siguientes variables.

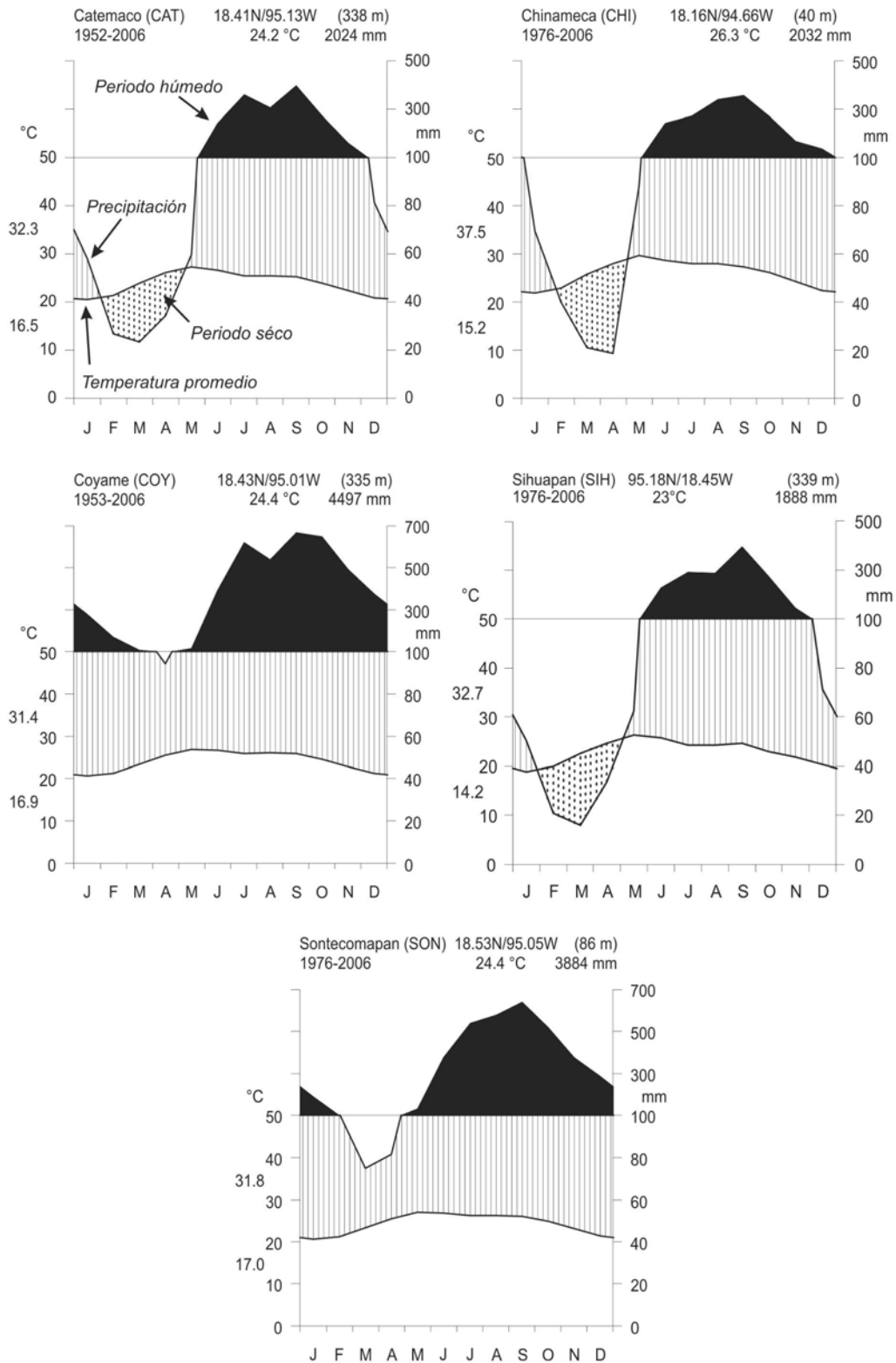


Figura 2. Climodiagramas de Walter de estaciones climatológicas representativas del área de estudio

A. Modelo digital de elevación

El modelo de elevación se construyó a partir de las curvas de nivel (20 metros) y las líneas de “corrientes y vías de conducción de agua”, ambas del conjunto de datos vectoriales de las cartas topográficas escala 1:50,000 del Instituto Nacional de Geografía y Estadística (INEGI). Las cartas utilizadas para cubrir la extensión total de la reserva fueron E15A63, E15A64, E15A73, E15A74, y E15A83. El modelo se generó utilizando la rutina “Topo to Raster” de la extensión “Spatial Analyst” en el programa ArcGIS 10. La extensión “Topo to Raster” utiliza un método de interpolación, diseñado específicamente para crear modelos digitales de elevación hidrológicamente correctos (correcta representación de ríos y arroyos), y está basado en el programa ANUDEM desarrollado por Hutchinson (1989). Previo a la generación del modelo, se corrigió la dirección del flujo de todas las líneas de conducción de agua. Esta corrección permite que el algoritmo de la rutina “Topo to Raster”, considere un flujo correcto en la bajada de ríos y arroyos, el cual debe de ser de áreas de mayor a menor altitud. La corrección se llevó a cabo con el script programado en Visual Basic “Automatically Flip Stream Direction to get correct flow, matching the elevation” disponible en el sitio de oficial de ESRI (<http://arcscripts.esri.com/details.asp?dbid=15982>). El modelo digital de elevación fue generado a una resolución de 30 metros, y fue empleado en la creación de las capas del Índice Topográfico de Humedad y de Insolación.

B. Precipitación

La capa raster de precipitación utilizada en el modelo consistió en el promedio mensual de la precipitación de los meses más secos en la reserva, que en este caso fueron marzo y abril. Se seleccionaron los meses con menor precipitación ya que como lo menciona la literatura, el estado hídrico de un árbol es la variable más importante en la formación de anillos en especies tropicales (Fahn y Werker, 1990). En este caso se espera encontrar una alta proporción de especies con anillos en sitios con baja precipitación, y una baja proporción en sitios con alta precipitación. Las capas climáticas mensuales fueron construidas con el programa ANUSPLIN versión 4.3 (Hutchinson, 2001). Este programa ha sido ampliamente utilizado en la creación de cartografía climática digital en estudios de escala regional a global (Hartkamp *et al.*, 1999; Price *et al.*, 2000; Jeffrey *et al.*, 2001; Hong *et al.*, 2005; Sáenz-

Romero *et al.*, 2010; Gutiérrez-García y Ricker, 2011; Téllez *et al.*, 2011; Cuervo-Robayo *et al.*, 2013). ANUSPLIN genera información climática espacial, utilizando el método de interpolación “thin-plate smoothing splines”, creado por Wahba (1979), y ajustado para conjuntos de datos mayores por Bates y Wahba (1982).

El modelo de interpolación empleó los datos de precipitación mensual acumulada de los meses de marzo y abril, de 22 estaciones climáticas localizadas dentro y fuera del polígono de la reserva. Cada capa fue generada individualmente y posteriormente fueron promediadas. En el presente estudio se utilizó longitud y latitud como variables independientes en el modelo de interpolación de precipitación, mientras que elevación, distancia al océano, y capa de sombras “hillshade” se emplearon como covariables. El modelo digital de elevación y el mapa de sombras, provienen del conjunto de datos de elevación de la Misión Topográfica de Radar de la NASA, con resolución de 90 metros (Jarvis *et al.*, 2008).

La validación del modelo de interpolación se llevó a cabo con los parámetros: señal, raíz cuadrada de la validación general cruzada (RCVGC o RTGCV por sus siglas en inglés), y raíz cuadrada del error promedio (RCEP o RTMSE por sus siglas en inglés). La señal indica los grados de libertad del modelo, y su valor no debe de exceder la mitad de puntos utilizados en la interpolación; valores mayores a este umbral, indican un número insuficiente de puntos de datos, o una baja correlación entre datos de corto rango (Hutchinson, 1998). La RCVGC es una estimación conservadora del error estándar en general de la predicción de la interpolación. Este parámetro está basado en la validación general cruzada (VGC), el cual es una estimación del error obtenida a partir de remover un punto del modelo, y ajustar el modelo con los puntos restantes; de esta forma se puede evaluar que tan bien predice el modelo el valor del punto omitido. La raíz cuadrada del error promedio (RCEP) es el parámetro más exacto del error de la interpolación, el cual consiste en una predicción del error estándar después de haber sido removido el error predicho de los datos (Hutchinson, 2004).

La localización de las 22 estaciones climatológicas y la metodología detallada del cálculo de las capas de clima, puede ser consultada en Gutiérrez-García y Ricker (2011). La resolución de la capa producida de precipitación fue de 90 metros, y fue re-muestreada a una resolución de 30 metros para que concordara con la resolución de las demás capas.

C. Índice de Humedad Topográfico (Topographic Wetness Index o “TWI”)

El índice topográfico de humedad (TWI) indica la probabilidad que una celda en el terreno capture agua. Valores altos del TWI indican zonas en donde se acumula el agua procedente de la parte superior de la pendiente, sin escurrir debido a un gradiente plano en la pendiente (Thompson *et al.*, 2012). El concepto del TWI fue inicialmente presentado por Beven y Kirkby (1979), y posteriormente desarrollado en los noventa por Wilson y Gallant (2000). El índice se calcula con la fórmula $\ln(A_s/\tan \alpha)$, en donde (A_s) es el área específica de captación, que se define como al área pendiente arriba que drena en cualquier celda por unidad de longitud de contorno; y en donde la tangente del ángulo α , es el gradiente de la pendiente (Wilson y Gallant, 2000). La capa raster de TWI se calculó a partir del modelo digital de elevación de 30 metros, empleando la extensión “Geomorphometry and Gradient Metrics”, versión a1.0 (Evans y Oakleaf, 2012) en el programa ArcGIS 10. En el modelo se espera que aquellas áreas con un valor alto de TWI, presenten una mayor probabilidad de que los árboles formen anillos de crecimiento debido a una menor disponibilidad de agua.

D. Insolación

La capa raster de insolación se generó empleando el modelo digital de elevación con resolución de 30 metros, con la rutina “Area Solar Radiation”, incluida en la extensión “Spatial Analyst” del programa ArcGIS 10. Esta rutina calcula la radiación total recibida en un punto o área determinada, tomando en consideración su localización geográfica y la topografía circundante. La rutina emplea el algoritmo “hemispherical viewshed” creado por Rich *et al.* (1994), y perfeccionado por Fu y Rich (2002). La capa final producida presenta una resolución de 30 metros, y corresponde a las horas de radiación solar directa que recibe cada celda del modelo digital del terreno en un año. En el modelo se espera que en áreas

con alta insolación, exista una mayor probabilidad de que los árboles formen anillos de crecimiento debido a una mayor evapotranspiración.

E. Vegetación

La capa raster de vegetación fue creada a partir de la propia clasificación de una imagen Landsat 7 ETM+, con fecha de adquisición del 25 de Marzo del 2003. La clasificación se llevó a cabo en el área interna del polígono de la reserva, empleando solamente las bandas espectrales de la imagen (1,2,3,4,5, y 7). En el proceso de clasificación se utilizó información textural y espectral de la imagen. La capa de textura se calculó empleando el operador divergencia desarrollado por Lira y Rodríguez (2006), a partir de las 6 bandas espectrales de la imagen. Las bandas de información espectral se obtuvieron siguiendo la metodología de una expansión canónica de Lira y García (2003), la cual consiste en transformar las 6 bandas espectrales utilizando distintos algoritmos, para obtener un conjunto de bandas no correlacionadas entre sí, lo que permite una mayor separabilidad entre clases al momento de clasificar la imagen. Las bandas canónicas resultantes de dichas transformaciones fueron el primer componente principal de un análisis de componentes principales (Jenson y Waltz, 1979), la banda de verdor de la transformación “Tasseled Cap” (Kauth y Thomas, 1976), y el Índice Normalizado de Diferencia de Vegetación calculado a partir de las bandas 7 y 4 (Richards, 2013). La clasificación de la imagen se llevó a cabo con el algoritmo ISODATA en el programa ENVI versión 4.7 (ITT, 2011), utilizando las 3 bandas canónicas y la banda de textura. La validación de la clasificación se llevó a cabo verificando 50 puntos al azar, utilizando información proveniente de ortofotos a color escala 1:1000 con resolución de 1 metro. Las ortofotos fueron generadas a partir de vuelos aéreos por parte del Instituto Nacional de Geografía y Estadística (INEGI). La capa vegetación no formó propiamente parte del modelo predictivo, pero fue creada para identificar las áreas dentro de la reserva con vegetación arbórea, en donde fuera posible obtener virutas para la validación del modelo predictivo. La resolución de la capa de vegetación resultante fue de 30 metros.

Construcción del Modelo

El Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC) se calculó promediando las capas de precipitación, índice de humedad topográfico (TWI), e insolación. Para evitar que la escala de valores de alguna de las variables influenciara desproporcionalmente el valor final del índice, cada capa fue normalizada para que todas las variables tuvieran valores en una escala de 0 a 1. La capa TWI fue sujeta a una transformación logarítmica antes de ser normalizada, debido a que en ella se presentó un problema de asimetría positiva. La transformación logarítmica permitió obtener una distribución cercana a la normalidad de los valores de la capa.

Los valores de las capas normalizadas de precipitación y TWI fueron invertidos, para que valores cercanos a 1 representen condiciones de aridez, y los cercanos a 0 humedad. La normalización, transformación logarítmica, e inversión de valores, se realizó con la extensión “Geomorphometry and Gradient Metrics” versión a1.0 (Evans y Oakleaf, 2012) en el programa ArcGIS 10.

A pesar que el suelo es un factor importante en la disponibilidad de agua para las plantas, esta variable no fue empleada en la creación del IPFAC. La no inclusión de variables edáficas (tipo de suelo y textura) se debe a que la cartografía edafológica disponible no presenta el nivel de detalle necesario para los requerimientos del presente estudio. Una inspección rápida de la localización de los puntos de colecta para la validación sobre la carta edafológica Coatzacoalcos de INEGI (escala 1-250,000) mostró que una gran proporción de los puntos se localizan en zonas con el mismo tipo de suelo y textura.

Validación del Modelo en Campo

La validación del modelo predictivo de anillos en campo se llevó a cabo tomando virutas de los 10 árboles de mayor diámetro en cuadrantes de 20 x 20 metros, en 22 sitios dentro de la reserva. En cada cuadrante se tomaron ejemplares de herbario por duplicado, de cada árbol al que se le tomó viruta. Se utilizaron los métodos de colecta botánica de Lot y Chiang (1986). La determinación de los ejemplares colectados se llevó a cabo en el Herbario Nacional de México (MEXU).

Las virutas fueron tomadas con Barreno de Pressler a la altura del pecho, y de forma perpendicular a la pendiente, para evitar la madera de reacción de los árboles (Speer, 2010). Las virutas en campo fueron guardadas y transportadas en popotes de plástico. La localización de los cuadrantes dentro de la reserva se llevó a cabo de la siguiente manera: primero los valores de IPFAC fueron clasificados en 3 categorías dividiendo el rango del índice en una proporción aproximada de tres (bajo, medio y alto); posteriormente se generaron 1000 puntos al azar dentro del polígono de delimitación de la reserva, utilizando la rutina “Creación de Puntos Aleatorios” en el programa ArcGIS 10 (ESRI, 2011); finalmente se seleccionaron 22 puntos de colecta de los 1,000 generados aleatoriamente de la siguiente manera: 7 puntos para anillo visible, 7 para poco visible, y 8 para no visible). En la selección de puntos en cada categoría se tomaron en consideración la cercanía a vías de acceso (brechas y terracerías). Para obtener el valor de IPFAC en cada uno de los 22 puntos, se utilizó la rutina “Extract Values to Points” incluida en la extensión “Spatial Analyst”, en el programa ArcGIS 10. La ubicación de los sitios de validación en campo se llevó a cabo, utilizando un GPS Garmin 60csx con una exactitud de ± 5 m. La localización de los 22 cuadrantes de validación se indica con los puntos rojos en la Figura 1.

Métodos dendrocronológicos

Todas las virutas fueron secadas al ambiente por tres días, y posteriormente montadas en rieles de madera. Las virutas montadas fueron pulidas con lija de grano grueso al más fino (tamaño 200 a 1200 granos/micra), para hacer evidentes los anillos de crecimiento. Posteriormente, las muestras fueron observadas al microscopio estereoscópico para identificar la presencia de anillos de crecimiento. En base a la distinción de los anillos observados, éstos fueron divididos en tres clases: Visibles, Poco Visibles y No Visibles. Los anillos fueron también clasificados, en base a la estructura anatómica que delimita cada anillo, tomando en consideración la clasificación básica desarrollada por Coster (1927), y modificada por Worbes (1985). Esta clasificación es de la siguiente forma:

Anillos tipo A. El límite de los anillos se encuentra formado por varias líneas de fibras, con diámetros radiales acortados y paredes engrosadas (Fig. 3A).

Anillos tipo B. El límite de los anillos se encuentra formado por bandas marginales uni-multi seriadas de parénquima axial, frecuentemente llenas con sustancias de apariencia muy ligera (Fig. 3B).

Anillos tipo C. El límite de los anillos se encuentra formado por bandas recurrentes de parénquima y fibras de diferente anchura. En muchas especies el anillo inicia con una banda ancha de fibras; y adyacente a estas, bandas de parénquima se alternan con bandas de fibras que usualmente se hacen más estrechas al final del anillo (Fig 3C).

Anillos tipo D. El límite de los anillos se encuentra formado por variaciones en la frecuencia y diámetro de los vasos dentro del anillo. En este tipo de anillos es frecuente encontrar vasos abundantes y grandes al inició del anillo. Sin embargo, en algunas especies los vasos de mayor tamaño se encuentran a la mitad del anillo (Fig 3D).

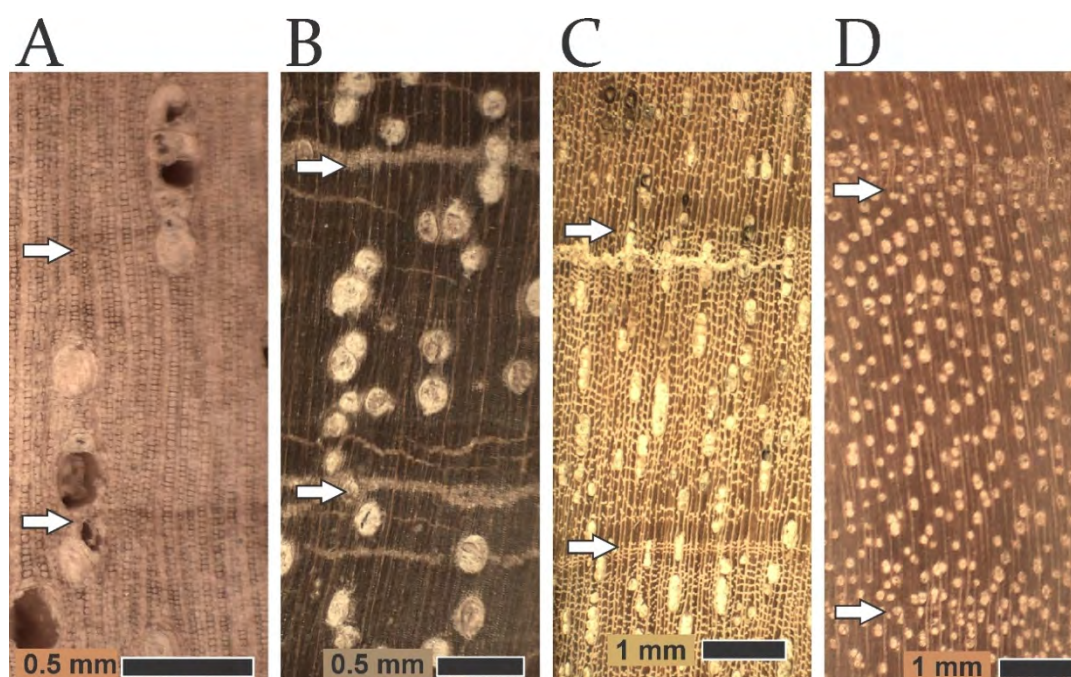


Figura 3. Clasificación de anillos desarrollada por Coster (1927), modificada por Worbes (1985). Las flechas blancas indican la delimitación de anillos en la madera. Anillo tipo A: *Alchornea latifolia* Sw, Anillos tipo B: *Calophyllum brasiliense* Cambess, Anillo tipo C: *Chrysophyllum venezuelanense* (Pierre) T.D. Penn., Anillo tipo D: *Tapirira mexicana* Marchand.

Análisis de contingencia R x C (Prueba G)

Para probar la hipótesis que la presencia o ausencia de anillos de crecimiento es independiente de la especie analizada, se llevó a cabo una prueba G de independencia (Wilks, 1935), aplicando la corrección de Williams (1976) para análisis con un número de muestra reducido y con valor G de significancia marginal. La prueba G puede ser utilizada como una prueba de bondad de ajuste para comparar frecuencias de una variable nominal con una expectativa teórica; o como una prueba de independencia, en donde se compara las frecuencias de una variable nominal con los valores diferentes de una segunda variable nominal (Sokal y Rohlf, 1995; Zar, 2010). La prueba G se llevó a cabo utilizando solamente aquellas especies en las que se presentaron 2 o más virutas. Para este análisis no se utilizaron las tres categorías creadas a partir de IPFAC (anillos visibles, anillo poco visible, y anillo no visible), sino solamente dos categorías: “anillos presentes”, que englobó anillo visible y poco visible, y “anillo no presente” que equivale a la clase anillo no visible.

Evaluación del Modelo Predictivo

La evaluación del modelo predictivo se realizó a partir de una matriz de error, y de un conjunto de parámetros derivados de ella que se describen a mayor detalle más adelante en esta sección. La matriz de error, también conocida como matriz de confusión (Richards, 2013), es propiamente una tabla de tabulación cruzada o contingencia (Zar, 2010). La matriz de error es un arreglo de números dispuestos en filas y columnas que expresan el número de casos asignados a una categoría, en relación con el número de casos asignados a otras categorías (Congalton y Green, 2009).

La matriz de error es una manera efectiva de representar la exactitud general de la predicción de un modelo, así como la exactitud de la predicción por categoría (Figura 4). Ha sido utilizada ampliamente desde inicios de los 80 en la evaluación de la clasificación temática de imágenes satelitales (Congalton, 1991), y recientemente también en la evaluación de modelos de presencia-ausencia de especies (Franklin y Miller, 2010). A partir de los datos de un matriz de error, se pueden calcular una serie de mediciones de exactitud

que permiten validar numéricamente los resultados de la predicción de un modelo (Fielding y Bell, 1997), calculadas aquí para la matriz de error del IPFAC según la Figura 4.

Tasa de clasificación correcta. Fracción de casos que fueron predichos en todas las categorías de manera correcta: $(A+E+I)/N$.

Tasa de clasificación incorrecta. Fracción de casos que fueron predichos en todas las categorías de manera incorrecta. Cálculo: $(B+C+D+F+G+H)/N$

Poder predictivo positivo. Fracción correcta de las presencias predichas por el modelo en cada categoría, a esta medida se le conoce en el área de sensores remotos como la *exactitud del usuario*: $A/(A+B+C)$.

Falsos Positivos. Fracción incorrecta de presencias predichas por el modelo en cada categoría: $1-\text{Poder predictivo positivo}$.

Sensibilidad. Fracción de presencias que fueron predichas correctamente en cada categoría, a esta medida se le conoce en el área de sensores remotos como la *exactitud del productor*: $A/(A+D+G)$.

Falsos Negativos. Fracción de presencias que fueron predichas incorrectamente en cada categoría: $1-\text{Sensibilidad}$.

Índice Kappa. Estadístico que permite medir la diferencia entre el acuerdo de predicción del modelo-datos de validación de campo, y lo que cabría esperar simplemente por azar (Cohen, 1960). Valores de 1 indica un acuerdo pleno entre el modelo y la realidad, mientras un valor de 0 sugiere que el acuerdo es puramente debido al azar.

El cálculo de todas las medidas de exactitud, con excepción del índice Kappa fue realizado manualmente en Excel. El índice Kappa se calculó con el paquete estadístico SYSTAT versión 13.1 (SYSTAT, 2012).

		Observado (Viruta)		
		<i>Anillo visible</i>	<i>Anillo poco visible</i>	<i>Anillo no visible</i>
Predicción (modelo)	<i>Anillo visible</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
	<i>Anillo poco visible</i>	<i>D</i>	<i>E</i>	<i>F</i>
	<i>Anillo no visible</i>	<i>G</i>	<i>H</i>	<i>I</i>

Figura 4. Ejemplo de matriz de error con tres categorías. A, E, I: predicción correcta; B, C, D, F, G, H: predicción incorrecta.

RESULTADOS

Variables del modelo predictivo

Precipitación

Las capas climáticas de precipitación mensual para los meses de marzo y abril en Los Tuxtlas fueron construidas con el programa ANUSPLIN. El modelo final ajustado con ANUSPLIN fue un “spline” de tercer grado, aplicando una transformación de raíz cuadrada a la precipitación, y empleando latitud y longitud como variables independientes; altitud, distancia al océano, y la capa de sombras “hillshade” con transformación logarítmica se incluyeron como covariables. Los parámetros de validación mostrados en la Tabla 1 indican valores aceptables en los modelo de interpolación para los meses de marzo y abril. Los valores de señal en ambos meses no exceden la mitad de puntos utilizados en el modelo de interpolación, indicando que 22 puntos son suficientes para un ajuste adecuado de los modelos. La raíz cuadrada del error promedio (RCEP) fue de 11.4 y 11.7 para los meses de marzo y abril, respectivamente. La división de los valores de RCEP entre la media de la superficie total interpolada para cada mes permite estimar el error predictivo de cada modelo. En este caso los errores predictivos resultaron ser de 12.1% y 15.6%, para los meses de marzo y abril, respectivamente. Estos valores son cercanos al valor de 10%, mencionado por Hutchinson (2004) como valor típico para capas interpoladas de precipitación.

La Figura 5 muestra la cobertura interpolada del promedio de la precipitación mensual acumulada de los meses marzo y abril. La capa climática representa de manera satisfactoria los patrones de precipitación en “Los Tuxtlas”. Las zonas de mayor precipitación en tonos azules se muestran en pendientes expuestas hacia el golfo de México, presentándose la máxima precipitación en estas pendientes expuestas al océano, en altitudes cercanas a los 1,000 metros sobre el nivel del mar. Las áreas de menor precipitación se indican en tonos rojizos y se encuentran en las partes bajas de la reserva, siendo las áreas más secas aquellas en las zonas a sotavento de los volcanes, y en el sureste de la reserva. Los valores mínimo y máximo interpolados de la cobertura de precipitación marzo-abril fueron

16.0 y 209.0 mm, respectivamente; el valor promedio de toda la cobertura fue de 84.2 mm y de 31.72 mm el de la desviación estándar.

Tabla 1. Parámetros de validación del modelo de interpolación de precipitación para los meses de marzo y abril.

	Marzo	Abril
<i>Señal</i>	9.6	10.0
<i>Raíz Cuadrada de la Validación General Cruzada (mm)</i>	23.3	23.8
<i>Raíz Cuadrada del Error Promedio (mm)</i>	11.4	11.7

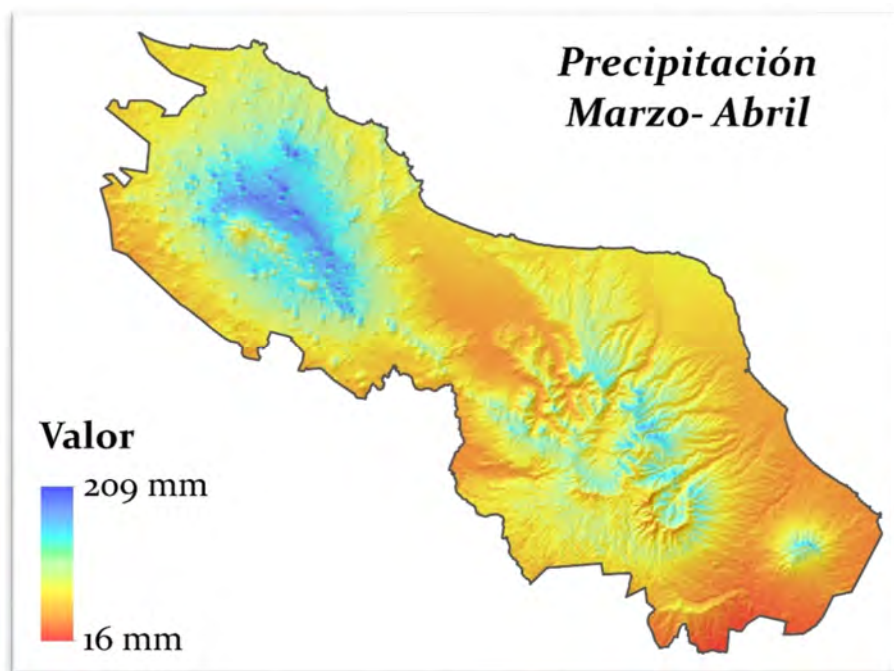


Figura 5. Capa raster de precipitación promediada a partir de las capas individuales de los meses marzo y abril, empleada en la construcción de IPFAC.

Tabla 2. Estadísticas básicas de las capas creadas y empleadas en la construcción del IPFAC.

Variable	Mínimo	Máximo	Media	Desviación Estándar
<i>Precipitación marzo-abril (mm)</i>	16.0	209.0	84.2	31.72
<i>Índice Topográfico de Humedad</i>	1.1	3.5	1.9	0.27
<i>Insolación (horas luz/día)</i>	1879	4362	3994	261.5

Índice topográfico de humedad

La Figura 6 muestra la distribución de humedad en la reserva en base a la topografía y el escurrimiento. En tonos rojizos se pueden observar las zonas que presentan una baja disponibilidad de agua, y en tonos azules aquellas con una alta disponibilidad. Las áreas con poca humedad son aquellas localizadas en las cimas de cerros y lomeríos, y en pendiente pronunciadas que propician escurrimiento. Las áreas de alta humedad se localizan en zonas bajas, al pie de pendientes, y en zonas cercanas a cauces de ríos. La Tabla 2 indica los valores mínimos y máximos del índice, los cuales fueron de 1.1 y 3.5, respectivamente; el valor de la media de la cobertura fue de 1.9, y la desviación estándar de 0.27.

Insolación

La Figura 7 muestra la distribución de insolación en la reserva, considerando la radiación directa proveniente del sol en un año y la topografía de la región. La gran mayoría de la reserva (61.6%) presenta altos valores de insolación (≥ 4000 horas luz/año). En contraste, las zonas con baja insolación (≤ 3000 horas luz/año), localizadas principalmente en cañadas y cañones en el volcán Santa Marta, representa el 0.63% de la reserva. Los valores mínimos y máximos de la capa fueron de 1,878.6 y 4,362.1 horas de insolación por día, respectivamente. La media de la capa resultó ser de 3,994.0 horas, y la desviación estándar de 261.5 horas.

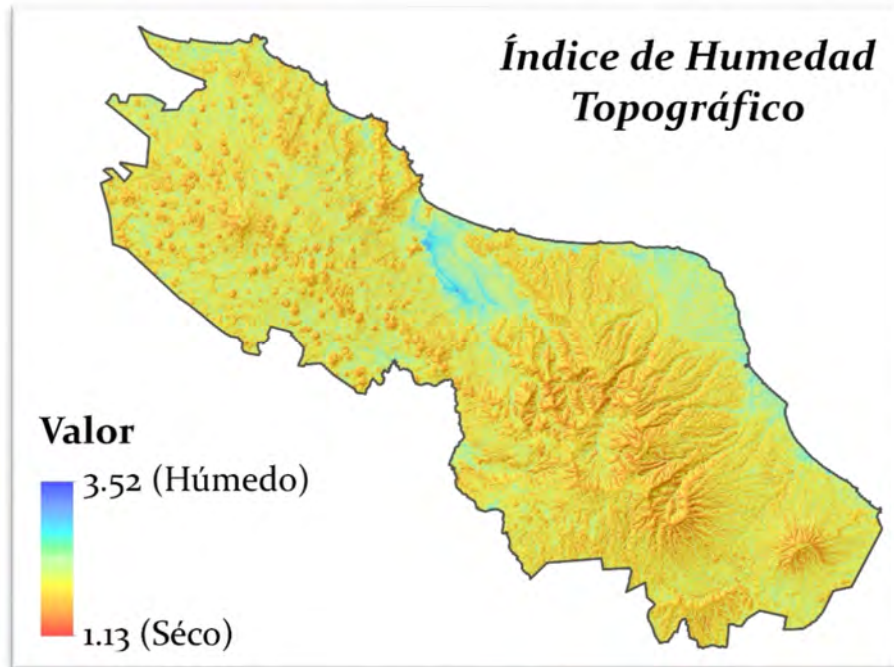


Figura 6. Capa raster del Índice de Humedad Topográfico (TWI), construida a partir del modelo digital de elevación de 30 metros.

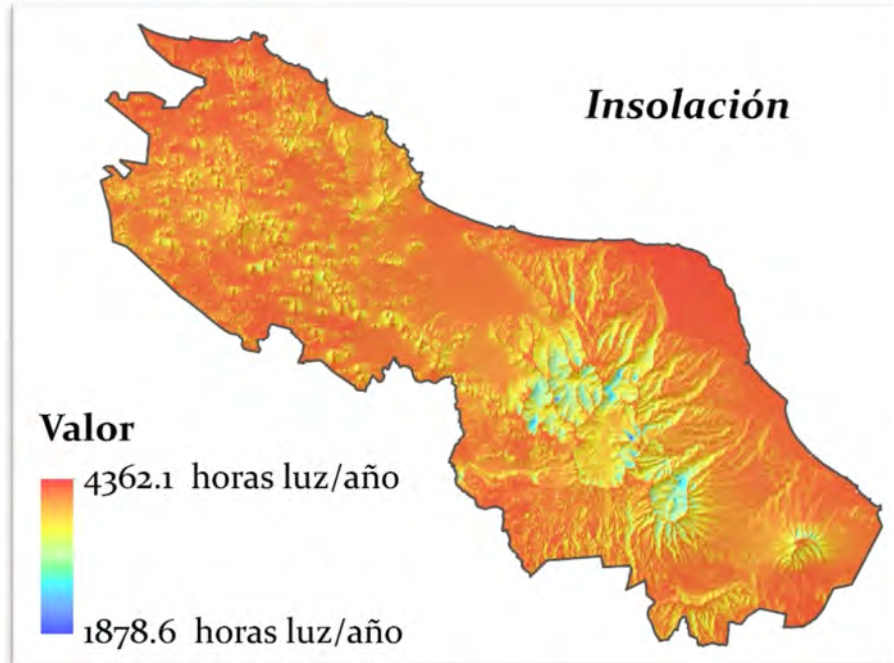


Figura 7. Capa raster de insolación, creada a partir del modelo digital de elevación de 30 metros.

Vegetación

La cobertura de vegetación generada a partir de la imagen Landsat 7 ETM fue clasificada para distinguir la vegetación arborea de las demás características en la escena (Figura 8). El 100% de los 50 puntos aleatorios empleados en la validación de la clasificación, indicaron la presencia de vegetación arborea en el área de estudio. Adicionalmente, los 22 sitios visitados en campo mostraron vegetación con árboles de gran tamaño, lo que permitió llevar a cabo la toma de virutas para la validación del modelo predictivo. El área clasificada con vegetación en la reserva resultó ser de 71729.4 ha, que corresponde al 46.26% del total de la reserva (155065 ha). El porcentaje de vegetación obtenido para la reserva en el presente estudio, es muy cercano al 46.38% reportado por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), en su informe final de Uso del Suelo y Vegetación de la reserva para el año 2007 (Velasco-Tapia, 2009).



Figura 8. Capa de vegetación arborea generada a partir de la clasificación de una imagen Landsat 7 ETM.

Modelo predictivo de anillos de crecimiento

Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC)

La Figura 9 muestra el Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC), construido a partir del promedio de las capas normalizadas de precipitación, Índice de Humedad Topográfico, e insolación. Las zonas con valores bajos (tonos azules) indican condiciones en donde se presenta alta disponibilidad de agua, y una baja insolación; estas condiciones se traducen en un bajo estrés hídrico para los árboles y por lo tanto una menor probabilidad de que estos formen anillos de crecimiento. Las zonas con valores altos (tonos rojizos) indican condiciones de baja disponibilidad de agua y alta insolación; estas condiciones se traducen en un alto estrés hídrico, y por lo tanto una mayor probabilidad que los árboles formen anillos de crecimiento.

El rango de valores de IPFAC va de 0.36 en las zonas de menor estrés hídrico a 0.81 en las zonas de mayor estrés hídrico. La media de los valores de IPFAC para toda la capa resultó ser de 0.65, con 0.06 de desviación estándar. En la selección de los sitios de colecta, los valores de IPFAC fueron clasificados en 3 categorías dividiendo el rango del índice en una proporción aproximada de tres (bajo, medio y alto). La categoría “bajo” representa la categoría de “anillo no visible” en el modelo predictivo, y está constituida por zonas con valores de IPFCA <0.61 ; ésta categoría comprende el 20.0% de la reserva, y se caracteriza por una abundante humedad en donde es probable que no se presenten anillos de crecimiento. La categoría “medio” representa la categoría “anillo poco visible” en el modelo predictivo, y está constituida por zonas con valores de IPFCA >0.61 y <0.70 ; ésta categoría comprende 60.5% de la reserva, y se caracteriza por una moderada humedad en donde es probable que se presenten anillos de crecimiento. La categoría “alto” representa la categoría “anillo visible” en el modelo predictivo, y está constituida por zonas con valores de IPFCA ≥ 0.70 ; ésta categoría comprende 19.5% de la reserva, y se caracteriza por una baja humedad en donde es muy probable que se presenten anillos de crecimiento. Los valores de IPFAC en los 22 sitios de validación presentaron un rango de valores mínimo de 0.54 en sitios húmedos, a máximo de 0.75 en sitios secos.

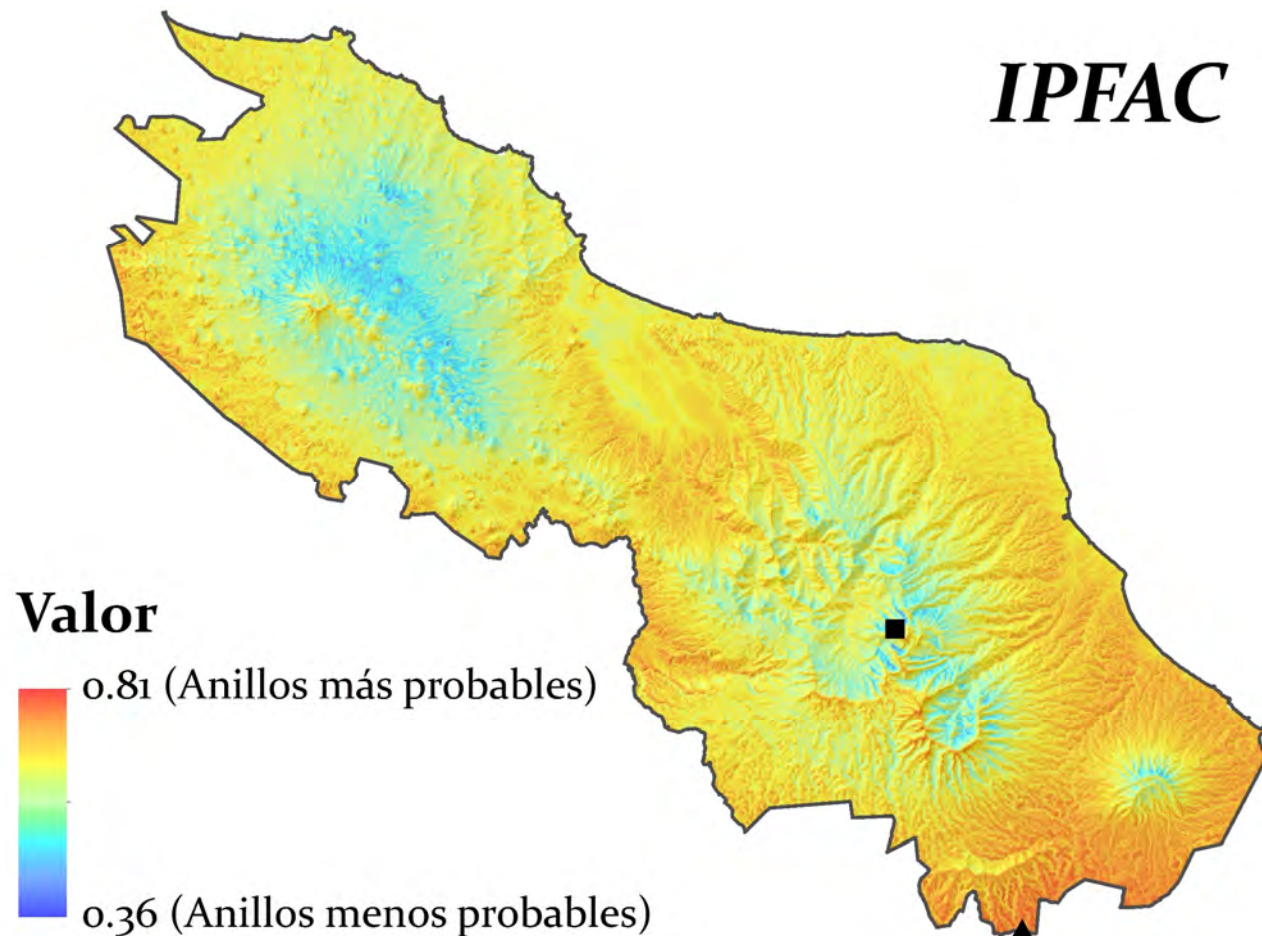


Figura 9. Capa raster del Índice de formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC). Los valores cercanos a 1 indican condiciones de estrés hídrico en donde es más probable encontrar especies arbóreas que formen anillos de crecimiento. De forma contraria, los valores cercanos a cero indican condiciones de abundancia de humedad en donde es menos probable encontrar anillos de crecimiento. El triángulo indica el valor máximo y el cuadro negro el mínimo.

Validación de modelo

Colecta en campo y anillos de crecimiento

Se colectaron 219 árboles en 22 sitios seleccionados para llevar a cabo la validación del modelo predictivo. De estos 219 individuos se determinaron 181 a nivel de especie con ejemplares de herbario, lo que corresponde a un 82.6% del total del material colectado. Los 38 árboles no determinados fueron removidos de todos los análisis subsecuentes. La Tabla 3 muestra una lista de las especies colectadas, ordenadas por familia, para los 181 árboles. Además, la tabla indica la fenología de cada especie, la presencia o ausencia de anillos de crecimiento para cada especie, y el tipo de anillo observado, basándose en la clasificación de Coster (1927) modificada por Worbes (1985).

Las virutas colectadas en los 181 árboles comprenden 79 especies en 33 familias. Las familias con el mayor número de individuos, las cuales comprenden el 52.5% del total de la colecta, fueron: Moraceae (14.9%), Leguminosae (12.2%), Meliaceae (10.5%), Malvaceae (7.7%), y Sapotaceae (7.2%). Las familias con el mayor número de especies colectadas abarcando el 50.0% del total de virutas, fueron: Leguminosae (14.1%), Moraceae (11.5%), Malvaceae (9.0%), Sapotaceae (9.0%), y Euphorbiaceae (6.4%). Las especies con el mayor número de árboles y por ende de virutas, fueron: *Guarea glabra* (11), *Pseudolmedia oxyphyllaria* (8), *Poulsenia armata* (7), *Cymbopetalum baillonii* (6), *Dendropanax arboreus* (6), y *Trichilia moschata* (6). El comportamiento fenológico más frecuente encontrado en las 79 especies analizadas, fue el perennifolio (63.3%), seguido con menores valores el brevicaducifolio (22.8%) y el caducifolio (13.9%).

Tabla 3. Lista de especies arbóreas analizadas en los 22 sitios de colecta.

Familia Especie	Fenología	Presencia de anillos/ (número de árboles)	Tipo de anillo
Actinidiaceae <i>Saurauia yasicae</i> Loes.	C	P (2)	A
Anacardiaceae <i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm. <i>Tapirira mexicana</i> Marchand	B P	P (3) P(2), N(1)	A D
Annonaceae <i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fr. <i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill. <i>Tridimeris hahniana</i> Baill.	P C P	V(4), P(2) V(1) P(1)	A A C
Apocynaceae <i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	B	V(1), P(1)	A
Araliaceae <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	P	P(6)	A
Boraginaceae <i>Cordia stellifera</i> I.M. Johnst.	P	V(3),P(1)	A
Burseraceae <i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	C	V(3)	A
Calophyllaceae <i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	B	V(1),P(1)	B
Capparaceae <i>Crateva tapia</i> L.	C	V(1)	A
Caricaceae <i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn. Sm.) Woodson	C	N(1)	ND
Celastraceae <i>Maytenus schippii</i> Lundell	P	P(1)	B
Chrysobalanaceae <i>Hirtella triandra</i> Sw.	P	E(3)	C
Clethraceae <i>Clethra macrophylla</i> M. Martens & Galeotti	P	P(1)	A
Clusiaceae <i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	B	V(1) P(2) N(2)	C
Combretaceae <i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	B	P(1)	A
Dipentodontaceae <i>Perrottetia longistylis</i> Rose	P	P(1)	C

Elaeocarpaceae			
<i>Sloanea medusula</i> K. Schum. & Pittier	P	N(3)	ND
Euphorbiaceae			
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	P	V(2)	A
<i>Croton schiedeana</i> Schltld.	P	P(2)	A
<i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.	C	V(1)	A
<i>Sapium nitidum</i> (Monach.) Lundell	B	V(2)	A
<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	P	P(2), N(1)	A
Fagaceae			
<i>Quercus corrugata</i> Hook.	P	N(1)	ND
<i>Quercus skinneri</i> Benth.	P	N(1)	ND
Icacinaceae			
<i>Calatola costaricensis</i> Standl.	P	P(1)	A
Lauraceae			
<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen	P	V(1),P(2),N(1)	A
<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	P	V(1),P(1)	A
<i>Ocotea uxpanapana</i> T. Wendt & van der Werff	P	N(1)	ND
<i>Persea schiedeana</i> Nees	P	N(1)	ND
Leguminosae			
<i>Abarema idiopoda</i> (Blake) Barneby & J.W. Grimes	P	V(1)	A
<i>Cynometra retusa</i> Britton & Rose	P	V(3)	C
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	C	V(3)	C
<i>Inga acrocephala</i> Steud.	P	V(2)	A
<i>Inga alba</i> (Sw) Willd.	P	N(1)	ND
<i>Inga marginata</i> Willd.	P	P(1)	C
<i>Inga paterno</i> Harms	P	P(1)	B
<i>Inga quaternata</i> Poepp.	P	N(1)	ND
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	C	V(3)	C
<i>Styphnolobium parviflorum</i> M. Sousa & Rudd	P	V(2)	C
<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	B	N(4)	ND
Malvaceae			
<i>Bernoullia flammea</i> Oliv.	C	N(2)	ND
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	B	P(1), N(3)	A
<i>Mortoniiodendron guatemalense</i> Standl. & Steyerm.	P	P(1), N(1)	A
<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	B	P(2), N(1)	A
<i>Quararibea yunckeri</i> Standl.	B	V(1)	A
<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez Pompa	P		
<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	B	V(1) P(1)	A A
Meliaceae			
<i>Guarea glabra</i> Vahl	P	V(1),P(8), N(2)	C
<i>Guarea grandifoliola</i> C. DC.	P	N(2)	ND
<i>Trichilia moschata</i> Sw.	P	V(3), P(3)	C
Moraceae			
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	C	V(3), P(2)	C
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	B	P(1)	C
<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	P	P(1)	A
<i>Ficus apollinaris</i> Dugand	P	P(1), N(1)	C
<i>Ficus petenensis</i> Lundell	P	P(1)	C
<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	P	N(1)	ND

<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	B	P(2), N(5)	A
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	P	P(7), N(1)	C
<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	B	P(1)	C
Myristicaceae			
<i>Virola guatemalensis</i> (Hemsl.) Warb.	P	V(1), P(1)	A
Myrtaceae			
<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	P	V(1)	A
<i>Eugenia colipensis</i> O. Berg	P	V(1)	C
Polygonaceae			
<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	P	P(2), N(1)	ND
<i>Coccoloba matudae</i> Lundell	P	V(1)	A
<i>Coccoloba montana</i> Standl.	P	V(1)	A
Proteaceae			
<i>Roupala montana</i> Aubl.	P	N(2)	ND
Sapindaceae			
<i>Matayba oppositifolia</i> (A.Rich) Brit.	P	V(1)	A
Sapotaceae			
<i>Chrysophyllum venezuelanense</i> (Pierre) T.D. Penn.	P	V(2)	C
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	B	V(2)	C
<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	B	V(1)	C
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	B	V(4), P(1)	C
<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	B	V(1)	C
<i>Sideroxylon contrerasi</i> (Lundell) Pennington	B	V(1)	C
<i>Sideroxylon portoricense</i> Urb.	P	V(1)	C
Ulmaceae			
<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	P	V(1), P(1)	C
Vochysiaceae			
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	P	N(1)	ND

La fenología de las especies se indica como **C** caducifolia, **B** brevicaducifolia, y **P** perennifolia. La información de fenología de las especies se obtuvo de Carabias y Guevara (1985), Ibarra-Manríquez (1985), Cordero y Boshier (2003), y Pennington y Sarukhán (2005). La presencia de anillos se indica con **V** anillos visibles, **P** poco visibles, **N** no visibles, y **ND** no disponible. Así mismo, se indica el tipo de anillo presente basándose en la clasificación básica de Coster (1927) modificada por Worbes (1985). **A** = anillos limitados por líneas de fibras (Fig. 3A), **B** = anillos limitados por bandas marginales uni-multi seriadas de parénquima axial (Fig. 3B), **C** = anillos limitados por bandas recurrentes de parénquima y fibras de diferente anchura (Fig. 3C), **D** = anillos limitado por variaciones en la frecuencia y diámetro de los vasos (Fig. 3D).

El 37% de las virutas colectadas presentan anillos de crecimiento visibles, el 39.8% anillos poco visibles, y el 23.2% restante no presentó anillos de crecimiento. Los tipos de anillos A y C fueron los que se presentaron en mayor proporción en virutas con anillos de crecimiento visibles y poco visibles, (valores de 56.8% y 40.0%, respectivamente). Los

anillos que se presentaron en muy baja proporción fueron los anillos de tipo B y D, con valores de 4.6% y 1.5%, respectivamente.

El análisis de la presencia de anillos a nivel de especie mostró con frecuencia la existencia de especies en donde se combinan diferentes clases de anillos (25.3% de 79 especies). Esta combinación de clases significa que una especie determinada puede presentar distintas clases de anillos en sitios de colecta diferentes, incluso en el mismo sitio en el caso de 3 especies (*Garcinia intermedia*, *Poulsenia armata*, y *Tetrorchidium rotundatum*). Un ejemplo de combinación de tres clases de anillos se presenta en la especie *Garcinia intermedia* (Tabla 3); en este caso una viruta presenta anillos visibles, dos virutas anillos poco visibles, y dos virutas más no presentan anillos. El análisis de las 141 virutas de las 42 especies con más de dos virutas mostró que existe una mayor proporción de especies con anillos (visibles y poco visibles), en comparación con aquellas que no presentan anillos (80.1% versus 19.9%). Los resultados de la prueba de independencia G muestran que esta diferencia entre proporciones es altamente significativa ($G = 75.8$ $p = 0.001$), lo que indica que la presencia de anillos de crecimiento es estadísticamente independiente de la especie analizada.

La Figura 10 muestra los porcentajes de presencia de las diferentes clases de anillos en las 79 especies analizadas. Se puede observar un mayor porcentaje de especies con clases de anillos únicas (74.7%, en gris oscuro), en comparación con las clases combinadas (25.3%, en color gris claro). La clase de anillos que se presenta con mayor frecuencia en las especies analizadas es la de “anillos visibles”, con un valor de 32.9%. En el extremo opuesto encontramos la clase “visible - poco visibles - no visibles”, que se presenta de manera menos frecuente, con un valor de 3.8%. Las clases únicas de anillos “poco visibles” y “no visibles” se presentan con valores de 22.8% y 19.0%, respectivamente. Las clases combinadas “visibles - poco visibles” y “poco visible - no visibles” se presentan con valores de 11.4% y 10.1%, respectivamente.

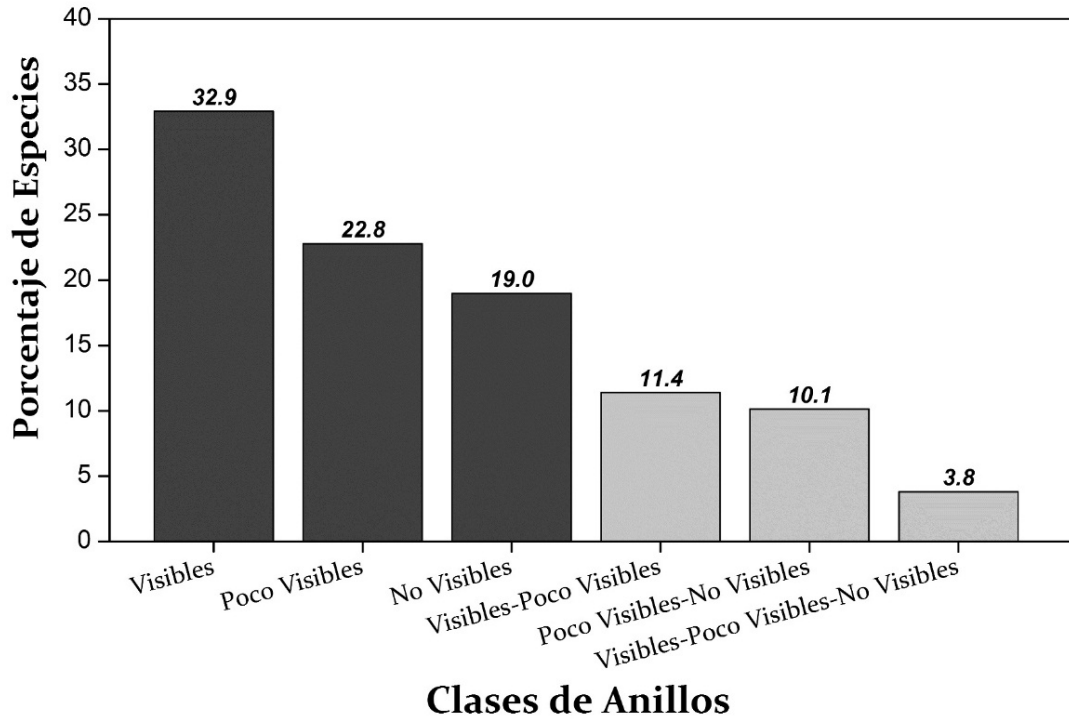


Figura 10. Proporción de especies por clases de anillos. Las barras en gris oscuro indican clases únicas y las barras en gris claro clases combinadas

En base a las observaciones de las virutas bajo el microscopio, las especies que presentan potencial para estudios dendrocronológico subsecuentes son: *Alchornea latifolia*, *Brosimum alicastrum*, *Chrysophyllum venezuelanense*, *Coccoloba montana*, *Crateva tapia*, *Cymbopetalum baillonii*, *Cynometra retusa*, *Dialium guianense*, *Eugenia colipensis*, *Hirtella triandra*, *Inga acrocephala*, *Omphalea oleífera*, *Pouteria campechiana*, *Pouteria durlandii*, *Pterocarpus rohrii*, *Quararibea yunckeri*, *Rollinia mucosa*, *Sapium nitidum*, *Stemmadenia donnell-smithii*, y *Tridimeris hahniana* (Figura 11). Estas 20 especies representan el 25.3% de las 79 especies analizadas.

La Figura 12 muestra la proporción de anillos observados en virutas por comportamiento fenológico. Resultados de una prueba de Chi cuadrada de Pearson indican que existen diferencias significativas entre el tipo anillo y el comportamiento fenológico ($X^2 = 11.695$, GL = 4, $p = 0.020$). La comparación pareada de las proporciones con una prueba z aplicando la corrección para comparaciones múltiples de Bonferroni (Miller, 1981), indicó como significativas las diferencias entre el comportamiento fenológico caducifolio (65.2%),

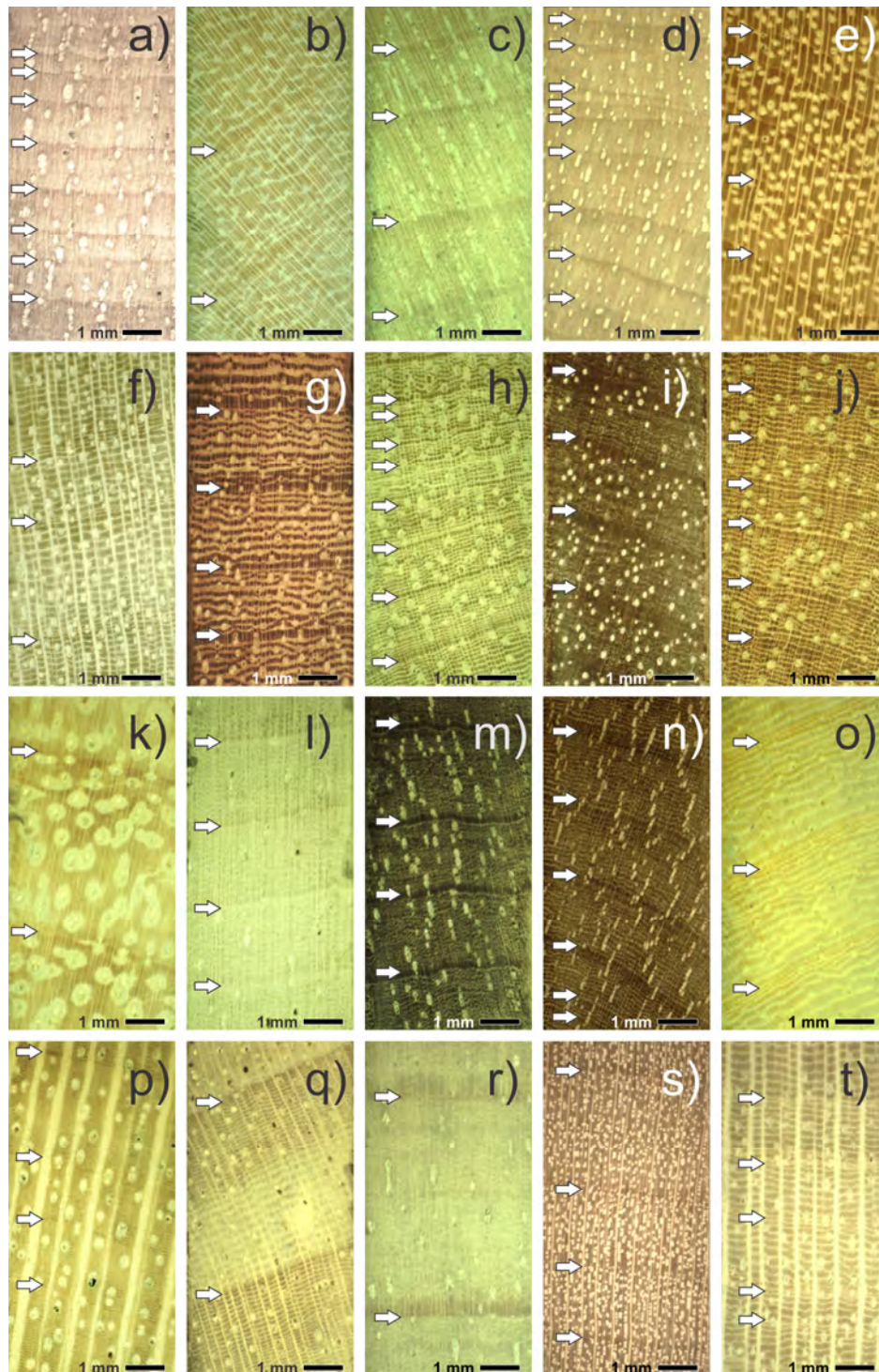


Figura 11. Anillos de crecimiento de especies que presentan potencial para estudios dendrocronológico subsecuentes. Las flechas blancas indican la delimitación de anillos en la madera. a) *Alchornea latifolia*, b) *Brosimum alicastrum*, c) *Chrysophyllum venezuelanense*, d) *Coccoloba montana*, e) *Crateva tapia*, f) *Cymbopetalum baillonii*, g) *Cynometra retusa*, h) *Dialium guianense*, i) *Eugenia colipensis*, j) *Hirtella triandra*, k) *Inga acrocephala*, l) *Omphalea oleifera*, m) *Pouteria campechiana*, n) *Pouteria durlandii*, o) *Pterocarpus rohrii*, p) *Quararibea yunckeri*, q) *Rollinia mucosa*, r) *Sapium nitidum*, s) *Stemmadenia donnell-smithii*, y t) *Tridimeris hahniana*.

con respecto a brevicaducifolio (32.6%) y perennifolio (33.1%) en la categoría de anillos visibles.

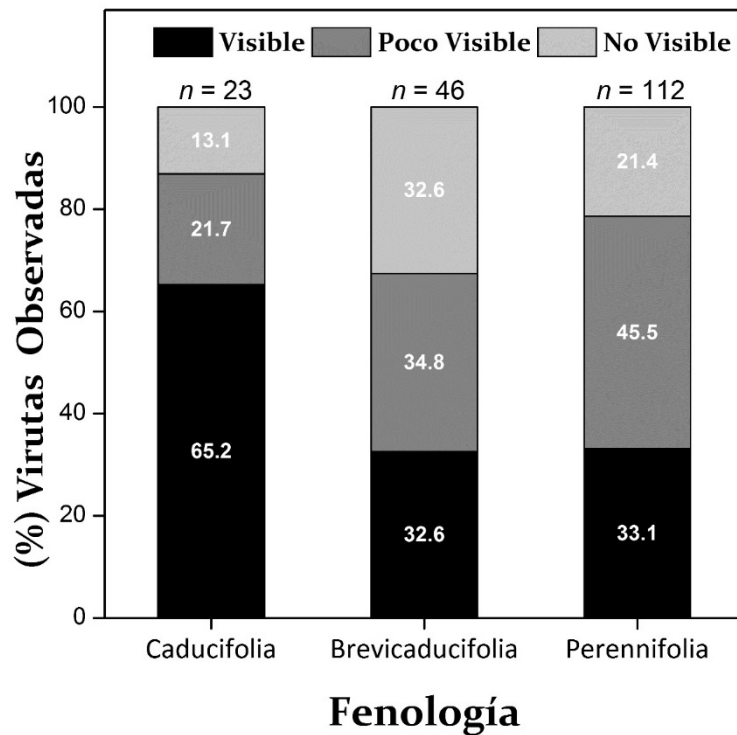


Figura 12. Proporción de anillos observados en virutas tomadas en campo, por comportamiento fenológico encontrado en las 79 especies analizadas

Predicción del modelo y matriz de error

La Tabla 4 muestra los resultados de la matriz de error del IPFAC, en donde se presentan todas las medidas de exactitud con las que se evaluó el modelo predictivo. La tasa de clasificación correcta del modelo resultó ser baja (34.2%), lo que indica una baja asociación entre la predicción del modelo y la observación de anillos en virutas. El resultado del índice kappa ($K = 0.018$, $p = 0.73$), señala que el 34.2% de acuerdo entre categorías predichas y observadas en la matriz de error se considera estadísticamente un valor aleatorio que fluctúa alrededor del 11.11% esperado al azar. La baja asociación del modelo con los datos de validación tomados en campo se confirma de manera individual en los valores de sensibilidad de cada una de las categorías: 41.8% en anillos visibles, 33.3% en anillos no visibles, y 27.7% en anillos poco visibles. Los valores de poder predictivo indican un mejor

desempeño de la predicción del modelo en las categorías de anillos visibles y poco visibles (40.6% y 40.0%, respectivamente), con respecto a las categorías de anillos no visibles (22.6%).

Tabla 4. Matriz de error del Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC). Los valores diagonales en negritas indican las categorías en donde concuerda la predicción del modelo y la validación con virutas. El fondo a la derecha en gris se indica la tasa de clasificación correcta (TCC), y la tasa de clasificación incorrecta (TCI).

		Anillos Observados					
		<i>Visibles</i>	<i>Poco Visibles</i>	<i>No Visibles</i>	Total Fila	Poder Predictivo (%)	Falso Positivo (%)
Predicción Modelo	<i>Visibles</i>	28	26	15	69	40.6	59.4
	<i>Poco Visibles</i>	17	20	13	50	40.0	60.0
	<i>No Visibles</i>	22	26	14	62	22.6	77.4
	Total Columna	67	72	42	181		
	Sensibilidad (%)	41.8	27.7	33.3		TCC (%)	TCI (%)
	Falso Negativo (%)	58.2	72.3	66.7		34.2	65.8
		Índice Kappa: 0.018, Z = 0.35, p = 0.73					

La Figura 13 muestra la proporción de categorías de anillos observados en las virutas para cada categoría de valores de IPFCA, que está asociado a cada categoría de anillos predichos (valor bajo=anillos no visibles, valor medio=anillos, y valor alto=anillos visibles). En ella se puede observar que los árboles muestreados presentan una mayor proporción de anillos visibles y poco visibles (negro y gris oscuro, respectivamente) con respecto las no visibles (gris claro) en las tres categorías de IPFCA. Además, las proporciones entre categorías no muestran diferencias aparentes; una prueba Chi-cuadrada de Pearson corrobora la inexistencia de diferencias entre categorías del modelo predictivo ($X^2 = 0.791$, $GL = 4$, $p = 0.940$). Este resultado sugiere que la presencia y/o ausencia de anillos se puede

presentar en cualquier valor de IPFCA. Esto se expone de mejor forma en La Figura 14, en donde se muestra las categorías de anillos observadas en las virutas en el eje vertical, y el valor de IPFCA en el eje horizontal. Ahí se puede observar que la presencia de anillos visibles, poco visibles, y no visibles se presenta relativamente en la misma proporción a lo largo de los valores del IPFCA, es decir en cualquier nivel predicho de disponibilidad de humedad.

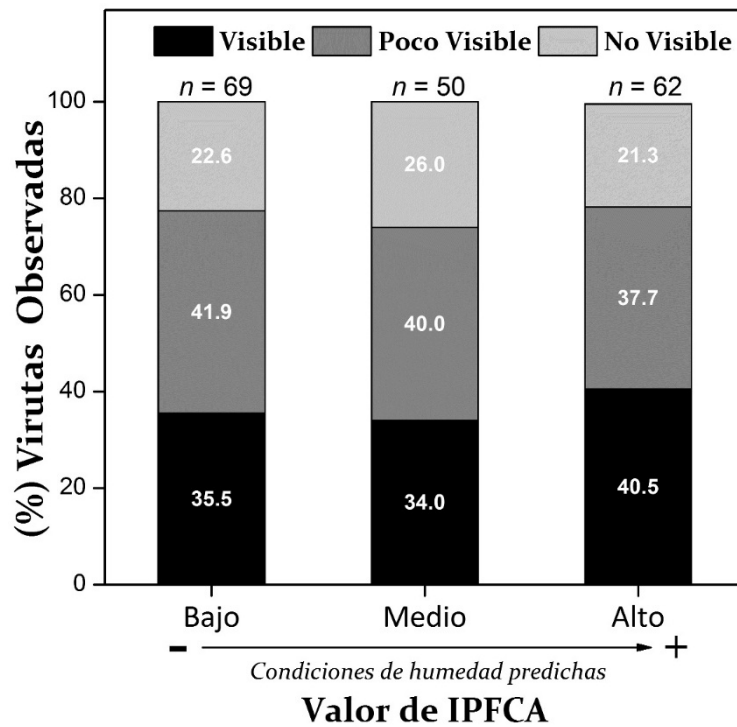


Figura 13. Proporción de anillos observados en virutas tomadas en campo para cada categoría de IPFCA.

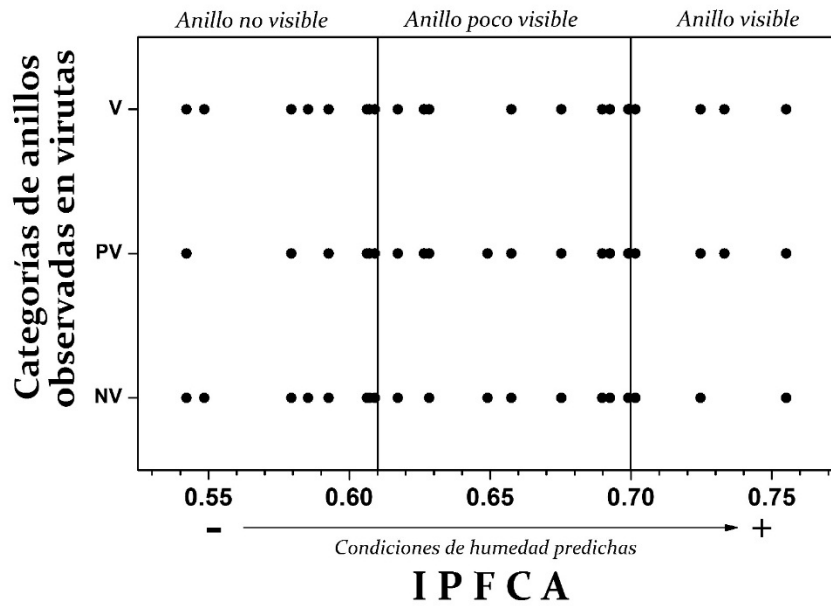


Figura 14. Categorías de anillos observados en las virutas observadas por valor IPFCA. Las líneas indican divisiones entre cada una de las categorías predichas por el modelo predictivo (anillo no visible, anillo poco visible y anillo visible).

DISCUSIÓN

Anillos de crecimiento

El análisis de virutas en las 79 especies indicó que el 32.9% de éstas, presenta anillos de crecimiento visibles y bien delimitados. Este porcentaje de especies es muy similar a los obtenidos por Barajas-Morales *et al.* (1997) del 30% en un estudio con 60 especies, llevado a cabo en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”; también Mainieri (1959) reporta un 35% en un estudio con 60 especies de bosque tropical lluvioso en Brasil. Sin embargo, el porcentaje de anillos visibles obtenido en Los Tuxtlas resulta ser relativamente bajo comparado con estudios llevados a cabo en bosques tropicales menos húmedos, con un clima más estacional: 60% de 177 especies en el centro y sur de Brasil (Mainieri, 1959), 41% de 87 especies en Florida (Tomlinson y Craighead, 1972), 37% de 48 especies en Yucatán (Roig *et al.*, 2005), 61% de 48 especies en Sao Paulo, Brasil (Marcati *et al.*, 2006), y 37% en 70 especies en Oaxaca y Chiapas (Brienen *et al.*, 2009b). En bosques tropicales secos la mayor proporción de anillos de crecimiento visibles se debe a que se presenta un periodo de sequía más intenso, que causa una declinación del potencial hídrico a un nivel muy bajo, esto obliga a los árboles a detener la actividad del cambium vascular y por consecuencia producir anillos de crecimiento (Borchert, 1999). De manera relacionada en este tipo de bosques se presenta una mayor proporción de especies caducifolias, indicador de una menor o nula fotosíntesis por cierto tiempo, y por lo tanto más propensas a formar anillos de crecimiento (Coster, 1927; Borchert, 1999). En el presente estudio en Los Tuxtlas la mayor proporción de anillos visibles se presentó en especies caducifolias, en comparación con las brevicaducifolias y perennifolias. Este resultado concuerda con los obtenidos por Coster (1927) en Java, Iqbal (1994) en la India, Worbes (1999) en Venezuela, y Roig (2000) en Bolivia. La predisposición a formar anillos de crecimiento en árboles de comportamiento fenológico caducifolio se debe a que en muchas especies tropicales se ha encontrado una estrecha sincronización entre la caída de hojas y la latencia del cambium vascular (Borchert, 1999; Worbes, 1999; Marcati *et al.*, 2008; Trouet *et al.*, 2012). Existen estudios en donde se reporta la formación de anillos de crecimiento visibles solamente en especies caducifolias, y ausencia de éstos solamente en especies perennifolias (Coster, 1927; Roig, 2000). Sin

embargo, lo anterior no es una regla general, ya que Chowdhury (1939) observa en bosques tropicales de la India que no todas las especies de árboles deciduas son formadoras de anillos de crecimiento, y no todas las especies perennes carecen de ellos. Esto mismo ocurre en Los Tuxtlas, ya que la formación de anillos se presenta en los tres comportamientos fenológicos (caducifolio, brevicaducifolio, perennifolio).

La mayoría de la literatura existente asocia la periodicidad en el cambium vascular y la formación de anillos con el comportamiento fenológico caducifolio, y este comportamiento con condiciones de aridez en bosques tropicales. Estudios llevados a cabo en diversos bosques tropicales húmedos, han demostrado que incluso en los ecosistemas forestales en donde el clima es poco estacional y el periodo de sequía es mínimo, se presenta una periodicidad en la fenología foliar en especies perennifolias (Medway, 1972; Frankie *et al.*, 1974; Carabias y Guevara, 1985). A diferencia de lo que ocurre en las especies caducifolias, que es la caída total de hojas durante la época seca (Borchert, 2000), la periodicidad en las especies perennifolias consiste en una mayor proporción de hojas caídas con respecto a brotes en la época seca, y una mayor proporción de brotes con respecto a hojas caídas en la época más húmeda. Este tipo de periodicidad en especies perennifolias ha sido reportado en selva alta perennifolia en Los Tuxtlas por Álvarez y Guevara (1985) en tres especies perennifolias y una brevicaducifolia.

En el 25.3% de las 79 especies analizadas se presentaron distintas clases de anillos en sitios de colecta diferentes, ocurriendo incluso en 3 especies en el mismo sitio. La variación en la visibilidad de anillos en una misma especie se puede deber a distintas causas:

- a) **Diferencias de humedad.** La principal causa que individuos de una misma especie presenten distintas clases de anillos, es la diferencia de disponibilidad de agua en los sitios donde éstos crecen (Worbes, 1995; Callado *et al.*, 2013). En sitios húmedos es más probable que un árbol no forme anillos o los forme poco visibles, y en sitios secos es más probable que forme anillos visibles. La diferencia de humedad entre sitios se puede deber a diferencias en la cantidad de lluvia que recibe cada uno de ellos, y/o por una accidentada topografía que propicie el escurrimiento y evite la retención de agua en el

suelo. Debido a que la precipitación es prácticamente uniforme en un sitio de muestreo (400 m²), la presencia de distintas clases de anillos en un mismo sitio puede ser producto de características microclimáticas ocasionadas por la topografía (posición y grado de la pendiente).

- b) **Variación radial en la distinción de anillos.** Es poco frecuente que árboles en el trópico formen anillos visibles y bien delimitados en sus primeros años de crecimiento de “madera juvenil” (Worbes, 2002; Worbes, 2011), incluso en especies caducifolias creciendo en un clima con una época seca pronunciada (Coster, 1927). La formación de madera juvenil está determinada por la edad del cambium vascular; y por la cercanía al meristemo apical (productor de hormonas como el ácido indol acético) que influye de forma considerable en la actividad del cambium vascular (Zobel y Sprague, 1998; Pallardy y Kozłowski, 2008). En todos los sitios de validación se extrajeron virutas de los árboles de mayor diámetro de más de 20 cm. Sin embargo, no se descarta la posibilidad que en algunos de estos árboles las virutas tomadas se presente madera juvenil. Sobre todo en aquellos árboles con una tasa de crecimiento alta, un árbol con diámetro grande no necesariamente representa un árbol de edad avanzada. Al igual que los anillos de crecimiento pueden ser poco visibles o no visibles en la parte interna del tronco debido, al crecimiento vigoroso en la etapa juvenil del árbol, existen reportes que en ciertas especies se puede presentar el mismo fenómeno en la parte externa del tronco, es decir en la etapa adulta (Worbes, 2002; Worbes, 2011). Se desconoce la razón de la ausencia de anillos en este caso. Existen muchos estudios que han estudiado la variación radial de la densidad específica de la madera en árboles tropicales desde el punto de vista de “estrategias de vida” de los árboles (Wiemann y Williamson, 1989; Suzuki, 1999; Woodcock y Shier, 2002; Hietz *et al.*, 2013). Sin embargo, aparentemente no existe ningún estudio de fenología cambial en el que se haya analizado la influencia de las condiciones ambientales sobre el cambium vascular a lo largo de la vida de un árbol, y cómo esta variación puede dar lugar a diferencias en la visibilidad de anillos de crecimiento a lo largo del tronco.

En el presente estudio la colecta de virutas de madera se realizó con un barrenador de Pressler, lo que permitió obtener una viruta de cada árbol sin tener que derribarlo. Sin embargo, este método presenta el inconveniente que no permite observar el comportamiento de los anillos a todo lo largo del tronco. Esto resulta importante, ya que como fue mencionado, la visibilidad de los anillos se modifica a lo largo del tronco en ciertas especies. La literatura sugiere que en estudios prospectivos de anillos de crecimiento en especies tropicales, lo ideal es comenzar con secciones transversales completas para posteriormente proceder en función de la visibilidad y comportamiento de los anillos con virutas (Worbes, 2002). La condición ideal para llevar a cabo este estudio prospectivo, sería realizarlo en una zona de aprovechamiento forestal. Por ser un área natural protegida, en Los Tuxtlas no existe ninguna zona donde se permita la extracción de madera. Por lo tanto, este proyecto se basa solamente en la extracción de virutas.

Modelo Predictivo

El Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento construido presentó una baja capacidad para predecir la presencia de anillos de crecimiento en los 22 sitios de validación (Tabla 4). Esta baja capacidad de predicción se relaciona con el fenómeno que una porción relativamente constante de virutas presenta anillos en todos los sitios de validación (Figura 13). La predicción del modelo se sustenta en la humedad del sitio, como la predice indirectamente el Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFCA). Si las proporciones de anillos observados son similares en valores bajos, medios, y altos de IPFCA, significa que la humedad no fue adecuadamente predicha por el IPFCA o la variación en humedad no predice la formación de anillos; en ambos casos el IPFCA falla con la predicción. Esto fue confirmado por los resultados de la matriz de error, mostrados en la Tabla 4. A continuación se analiza de manera individual cada categoría predicha, y se proponen explicaciones de cómo las condiciones ambientales pueden estar influyendo en la proporción y formación de anillos.

En los sitios con valores altos de IPFCA (≥ 0.70), el modelo predice la mayor proporción de anillos visibles, ya que son los sitios de baja humedad en la reserva. La Figura

13 muestra que el 40.5% de las 62 virutas observadas en esta categoría presenta anillos visibles, a pesar de observarse una tendencia mayor en esta categoría no es estadísticamente diferente de los otros sitios. La alta proporción de anillos visibles en esta categoría se debe a que los 7 sitios correspondientes de colecta se encuentran localizados en la zona más seca de la Reserva (alrededores de los volcanes San Martín Pajapan y Santa Marta). Estos sitios se caracterizan por tener la menor precipitación en la época seca en la reserva (\bar{x} de marzo y abril = 59 ± 6 mm), y la mayor insolación anual (\bar{x} = 4099 ± 30 hrs). Debido a que las pendientes en estos sitios son moderadas (\bar{x} = $9.7 \pm 1.9^\circ$), la formación de anillos aparentemente se debe en gran parte a estrés hídrico causado por la baja precipitación y la alta insolación.

En los sitios con valores medios de IPFCA ($0.61 < \text{IPFAC} < 0.70$), la predicción esperada por el modelo es encontrar una alta proporción de anillos poco visibles en comparación con los anillos visibles, ya que en estos sitios se presentan condiciones de mayor humedad con respecto a los sitios secos con valores altos de IPFCA (≥ 0.70). Los 7 sitios en este rango de valores se encuentran principalmente en el Volcán San Martín Tuxtla (el más húmedo de los tres volcanes en la reserva). La Figura 13 muestra que la predicción del modelo en este rango de valores de IPFCA coincide con lo observado, aunque la proporción de anillos visibles se mantiene relativamente alta para el nivel de humedad predicho en los sitios. Al ser comparados con los sitios de valores altos de IPFCA, estos sitios presentan una mayor precipitación en la época seca (\bar{x} de marzo y abril = 97 ± 7 mm) y una menor insolación anual (\bar{x} = 3946 ± 84 hrs). Cinco de los 7 sitios en esta categoría presentan pendientes muy pronunciadas (\bar{x} = $26.4 \pm 1.6^\circ$). Ésto provoca un mayor escurrimiento, y por ende de nuevo una menor disponibilidad de humedad (Meiners *et al.*, 1984; Oberhuber y Kofler, 2000; Singh y Dhillon, 2004). Por otra parte, 2 de los 7 sitios se localizan en zonas bajas, cercanas a cuerpos de agua, los cuales por la cantidad de lluvia que recibe la región, probablemente se inundan en la estación lluviosa. Estudios indican que en sitios inundables se crean condiciones anaeróbicas en la zona radical, lo que predisponen la formación de anillos de crecimiento en árboles (Worbes, 1995; Schongart *et al.*, 2002). Por lo tanto, en base a las características ambientales que se presentan en los sitios con valores medios de

IPFCA, la formación de anillos se debe aparentemente al estrés hídrico causado por la topografía o por inundación.

En los sitios con valores bajos de IPFCA (<0.61) el modelo predice encontrar una proporción baja de anillos visibles, ya que en estos sitios se presentan las condiciones de mayor humedad, donde los árboles están sujetos al menor estrés hídrico. Los 8 sitios de colecta en este rango de valores de IPFCA se encuentran en las faldas del Volcán San Martín Tuxtla. Como se muestra en la Figura 13, la predicción del modelo no se cumple, ya que los anillos visibles presentan una proporción mayor que los no visibles. Estos 8 sitios de colecta se caracterizan por recibir la mayor precipitación en la época seca (\bar{x} de marzo y abril = 120 ± 9 mm), y la menor insolación anual ($\bar{x} = 3766 \pm 86$ hrs). Sin embargo, las pendientes en 5 de los 8 sitios son las más pronunciadas de todos los sitios de colecta muestreados en la reserva ($\bar{x} = 50.3 \pm 6.8^\circ$). En este tipo de pendientes el escurrimiento debe ser muy alto, lo que probablemente ocasiona estrés hídrico a pesar de la alta precipitación. Además, 3 de 8 sitios se localizan en zonas bajas cercanas a cuerpos de agua, los cuales probablemente se inundan en la época lluviosa. De igual forma como ocurrió en los sitios con valores medios de IPFCA, la formación de anillos en los sitios con valores bajos se debe principalmente al estrés hídrico ocasionado por la topografía o por inundación.

Una falla en el modelo predictivo de formación de anillos a partir del IPFCA, podría deberse al uso de valores de humedad en los sitios de colecta que se basan en interpolaciones y no en mediciones directas. La información generada a partir de interpolaciones nunca podrá alcanzar la exactitud de mediciones puntuales *in situ* de variables que pueden influir en la formación de anillos de crecimiento, como precipitación, pendiente, insolación, y humedad del suelo. La resolución (tamaño de celda) de las capas raster utilizadas en el modelo es otra limitante de la capacidad de predicción del mismo. El valor en cada una de las celdas es una generalización de las condiciones ambientales presentes en el área que comprende ésta. Por ejemplo, las capas de TWI e insolación fueron construidas a partir de un modelo digital de elevación con resolución de 30 metros, es decir la interpolación calcula un valor cada 30 m. Este tamaño de celda equivale a un área de 900 m², en donde se pueden presentar diversas condiciones locales atípicas en topografía e

insolación, que por la propia resolución de la capa no serán detectadas. Dicho de otra forma, la resolución de las capas no tiene la capacidad de detectar variaciones microclimáticas atípicas que puedan presentarse dentro del área que comprende una celda, que pueden influir en la formación de anillos en algunos de los sitios de validación. La utilización de modelos digitales de elevación de muy alta resolución (≤ 2 m), en lugar de mediana resolución (30 m), permitiría tener una mejor capacidad de discriminación de rasgos topográficos, así como mejores estimaciones de la insolación. En la actualidad estos modelos ya pueden ser generados a partir de pares de imágenes estereoscópicas de satélites como IKONOS, GEOEYE y WORLDVIEW (Deilami y Hashim, 2011) o a partir de tecnología LIDAR por medio de escáner láser aerotransportado (Xiaoye Liu, 2008). La resolución y precisión del modelo digital de elevación tiene un impacto significativo en la generación de índices topográficos como el TWI (Vaze *et al.*, 2010). Debido al alto costo de este tipo de información cartográfica, se utiliza generalmente en estudios que comprendan extensiones de área reducidas.

La capa climática raster creada con ANUSPLIN presenta una resolución de 90 metros. Este tamaño de celda se puede considerar apropiado para captar la variación climática causada por la topografía y la cercanía del mar como se presenta en Los Tuxtlas (Daly, 2006). Sería deseable tener una mayor densidad de estaciones climatológicas para tener mejores estimaciones del clima en el área de estudio; sobre todo en las zonas superiores a los 500 metros sobre el nivel del mar donde la información climática es escasa. Una forma de mejorar la interpolación de las capas de precipitación en la reserva sería recabar información climática complementaria, utilizando sensores ambientales “data loggers” y/o estaciones climatológicas automatizadas; otra manera sería emplear como covariable en ANUSPLIN coberturas de productos de precipitación de plataformas satelitales como MODIS (King *et al.*, 2003), y/o TRMM “Tropical Rainfall Measuring Mission” (Kummerow *et al.*, 1998). A pesar de que los productos de estas plataformas presentan una resolución mayor a los 90 metros, estas capas pueden indicarle a ANUSPLIN patrones de temperatura y precipitación en donde no existen estaciones meteorológicas cercanas, lo que mejoraría considerablemente la información climática interpolada.

Formación de anillos en Los Tuxtlas

La literatura ha descrito dos condiciones ambientales alternativas para que los árboles en regiones tropicales formen anillos de crecimiento: la primera es la presencia de una estación seca intensa (Worbes, 1995; Stahle, 1999), y la segunda un periodo de inundación extenso (Worbes, 1995; Callado *et al.*, 2001b; Dezzeo *et al.*, 2003; Schongart *et al.*, 2005). Debido a la accidentada topografía del área de estudio, el modelo predictivo desarrollado se enfocó en la predicción de anillos considerando solamente la primera condición, es decir identificando zonas que presenten un déficit hídrico. Esta predicción establece una mayor proporción de anillos de crecimiento en zonas secas y ausencia de anillos en zonas húmedas. El modelo no consideró la posibilidad de formación de anillos en zonas sujetas a inundación, ya que no existe reporte alguno para México. Sin embargo, una inspección detallada de las variables ambientales e imágenes de alta resolución en el Sistema de Información Geográfica permitió identificar 5 de los 22 sitios como temporalmente inundables, confirmándose la inundación por observaciones en campo en 3 de estos 5. Si fuera confirmado por estudios de fenología cambial, Los Tuxtlas sería el primer registro de formación de anillos de crecimiento por inundación en México. Los únicos estudios llevados a cabo en los neotrópicos, en donde se han reportado la formación de anillos por inundación, se han llevado a cabo en Brasil (Worbes, 1989; Callado *et al.*, 2001a; Schongart *et al.*, 2002; Schongart *et al.*, 2004; Schongart *et al.*, 2005), y en Venezuela (Dezzeo *et al.*, 2003).

Las laderas expuestas hacia el océano en la reserva son una de las regiones más húmedas del país, en donde la precipitación promedio anual es superior a los 4,000 mm anuales, llegando alcanzar los 7,000 mm en zonas cercanas a los 1,000 metros sobre el nivel del mar (Gutiérrez-García y Ricker, 2011). Las zonas de alta humedad abarcan la mayor parte de la reserva, localizándose dentro de ellas el 77% de los sitios de validación del modelo. Las condiciones climáticas de estas zonas son similares a las indicadas en los climodiagramas de las estaciones Coyame y Sontecomapan (Figura 2). El clima en estos sitios es poco estacional, ya que la época “seca” consiste solamente de tres meses (marzo a mayo), y en ninguno de los sitios la precipitación es menor a los 60 mm, por lo que según

la literatura sería baja la probabilidad de encontrar anillos de crecimiento visibles. Sin embargo, la proporción de anillos visibles en virutas y especies fue relativamente alta (37.0 y 32.9%, respectivamente). La alta proporción de anillos visibles puede deberse en parte a los sitios inundables en el área de estudio. Sin embargo, mi hipótesis principal es que la accidentada topografía en Los Tuxtlas es la variable que favorece la formación de anillos de crecimiento. Existen reportes de cómo la topografía puede disminuir el potencial hídrico de árboles en zonas húmedas tropicales (Becker *et al.*, 1988; Daws *et al.*, 2002), pero ninguno en donde se indique directamente a la topografía como una variable que influya en la formación de anillos de crecimiento.

El criterio de una estación seca intensa para formar anillos de crecimiento ha permanecido como un paradigma dentro de la dendrocronología tropical por mucho tiempo. La gran mayoría de estudios sobre anillos en los trópicos se han llevado a cabo en selvas secas estacionales, siendo escasos los estudios en selvas húmedas. Fichtler *et al.* (2003) reportan anillos de crecimiento anuales en 5 de 8 especies analizadas de distintos estratos arbóreos (dosel, sub-dosel, y sotobosque) en Costa Rica, confirmando la anualidad de los anillos por medio del análisis de carbono 14 en la madera (Worbes y Junk, 1989). Este estudio se llevó a cabo en la Reserva Biológica “La Selva”, en un bosque húmedo tropical con características climáticas similares a las presentes en gran parte de Los Tuxtlas. La precipitación anual en La Selva alcanza los 4,230 mm, y al igual que en muchas zonas de Los Tuxtlas, en ninguno de los meses es menor a los 60 mm.

El clima en La Selva y en las partes más húmedas de Los Tuxtlas podría considerarse como “siempre húmedo” o “no estacional”. Sin embargo, en ambos sitios en la época de menor precipitación se presentan periodos sin lluvia alguna que van de 2 a 3 semanas (Datos diarios de la estación meteorológica Coyame para Los Tuxtlas, y Sanford *et al.*, 1994, para La Selva). El estudio llevado a cabo en La Selva por Schwendenmann *et al.* (2003) indica que incluso un periodo seco tan breve como el antes mencionado puede causar una considerable disminución en la humedad del suelo, la cual puede inhibir el crecimiento radical y afectar el metabolismo de la raíz (Sanford y Cuevas, 1996), y probablemente a una disminución de la actividad del cambium vascular puede dar lugar a la formación de anillos de crecimiento

(Fahn y Werker, 1990). También hay que tomar en cuenta que antes y después de estos periodos secos hay periodos de poca lluvia.

El estudio de Fichtler *et al.* (2003) en La Selva demuestra que la formación de anillos anuales es un fenómeno que sí ocurre en zonas tropicales muy húmedas. Los árboles en Los Tuxtlas pueden estar sujetos incluso a una menor disponibilidad de agua en el suelo en comparación con La Selva, debido a que Los Tuxtlas presenta una topografía más accidentada, que promovería escurrimiento y una baja retención de agua por el suelo. Por lo tanto, es probable que una proporción de los anillos visibles encontrados en Los Tuxtlas sean anuales. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que puedan presentarse especies arbóreas con anillos de crecimiento no anuales. Existen reportes de especies tropicales en donde los árboles forman varios anillos en un solo año de crecimiento, siendo la actividad cambial en estos casos no influida por factores climáticos externos, sino por controles endógenos como la aparición de brotes apicales (Hallé y Martin, 1961; Gill, 1971; Tomlinson y Craighead, 1972; Roth, 1981). La anualidad de los anillos observados en Los Tuxtlas deberá confirmarse por medio del fechado de anillos por métodos dendrocronológicos tradicionales (Stokes y Smiley, 1996), estudios de fenología cambial con micro-virutas y/o dendrómetros de banda (Mäkinen *et al.*, 2008), o aplicando la técnica de carbono 14 a la madera de los anillos (Worbes y Junk, 1989).

Los resultados obtenidos en Los Tuxtlas indican que sería posible expandir el análisis de anillos de crecimiento a todas las regiones tropicales, incluyendo aquellas en donde no se presenta un clima estacional con un periodo seco evidente.

CONCLUSIÓN

El 37% de las 181 virutas colectadas presentó anillos de crecimiento visibles, y correspondiendo al 33% de las 79 especies analizadas. La presencia o ausencia de anillos fue estadísticamente independiente de la especie analizada. Las especies caducifolias presentaron una mayor proporción de anillos visibles con respecto a las brevicaducifolias y perennifolias. En base a la visibilidad de los anillos se reporta el potencial dendrocronológico en 20 de las 79 especies analizadas, es decir, en una cuarta parte. Los resultados obtenidos en el presente estudio indican primero que la formación de anillos de crecimiento en especies tropicales de selvas muy húmedas es un fenómeno relativamente común, y segundo que no es necesario una época seca intensa y prolongada para que el cambium vascular entre en latencia y forme anillos de crecimiento, contrario a lo que dice numerosa literatura. Los resultados obtenidos en Los Tuxtlas indican que sería posible expandir el análisis de anillos de crecimiento a todas las regiones tropicales, aunque no tengan un periodo seco evidente.

La predicción de anillos de crecimiento se llevó a cabo construyendo un Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC), validado con colectas de virutas en 22 sitios de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas. Los resultados del análisis de la matriz de confusión muestran que no fue posible predecir la presencia de anillos a nivel del paisaje dentro de la reserva. El modelo no presentó capacidad de predicción estadísticamente significativa en las tres categorías de anillos analizadas (visible, poco visible y no visible). Esto se debió a una alta proporción de anillos visibles y poco visibles en sitios donde el modelo suponía niveles de humedad moderados y altos. La alta proporción de anillos en estos sitios de menor estrés hídrico predicho podría deberse a pendientes muy pronunciadas o inundaciones temporales.

REFERENCIAS

- Achard, F., H. D. Eva, H. J. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards y J. P. Malingreau, 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297: 999-1002.
- Álvarez, J. y S. Guevara, 1985. Caida de Hojarasca en la Selva. En: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México II*. (A. Gomez-Pompa y R. S. Amo, Eds.). Editorial Alhambra Mexicana S.A. de C.V., Xalapa, México, pp. 171-189.
- Ash, J., 1986. Growth rings, age and taxonomy of *Dacrydium* (Podocarpaceae) in Fiji. *Australian Journal of Botany* 34: 197-205.
- Ashton, P. S., 1981. The need for information regarding tree age and growth in tropical forests. En: *Age and growth rate determination for tropical trees: new directions for research*. (F. H. Borman y G. Berlyn, Eds.). Yale University. School of Forestry & Environmental Studies, Bulletin No. 94, Petersham, EUA, pp. 3-6.
- Barajas-Morales, J., G. Angeles-Alvarez y P. Solis-Sanchez, 1997. *Anatomía de maderas de México : especies de una selva alta perennifolia I*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México, 126 pp.
- Bates, D. y G. Wahba, 1982. Computational methods for generalised cross validation with large data sets. En: *Treatment of Integral Equations by Numerical Methods*. (C. T. H. Baker y G. F. Miller, Eds.). Academic Press, Nueva York, EUA, pp. 283-296.
- Becker, P., P. E. Rabenold, J. R. Idol y A. P. Smith, 1988. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *Journal of Tropical Ecology* 4: 173-184.
- Bernal-Salazar, S., 2004. *El papel de las variables ambientales y los contaminantes atmosféricos en la actividad cambial*. Tesis Doctoral, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México, 106 pp.
- Bettinger, P., 2009. *Forest management and planning*. Academic Press, Boston, EUA, 331 pp.

- Beven, K. J. y M. J. Kirkby**, 1979. A physically based, variable contributing area model of basin hydrology. *Hydrological Sciences Bulletin* 24: 43-69.
- Biondi, F.**, 2001. A 400-year tree-ring chronology from the tropical treeline of North America. *Ambio* 30: 162-166.
- Boninsegna, J., R. Villalba, L. Amarilla y J. Ocampo**, 1989. Studies on tree rings, growth rates and age-size relationships of tropical tree species in Misiones, Argentina. *IAWA Bulletin* 10: 161-169.
- Borchert, R.**, 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20: 239-247.
- Borchert, R.**, 2000. Organismic and environmental controls of bud growth in tropical trees. En: *Dormancy in plants : from whole plant behaviour to cellular control*. (J. D. Viéumont y J. Crabbé, Eds.). CABI Publishing, Nueva York, EUA, pp. 87-107.
- Brienen, R. J. W., E. Lebrija-Trejos, M. v. Breugel, E. A. Pérez-García, F. Bongers, J. A. Meave y M. Martínez-Ramos**, 2009a. The potential of tree rings for the study of forest succession in southern Mexico. *Biotropica* 41: 186-195.
- Brienen, R. J. W., E. Lebrija-Trejos, P. A. Zuidema y M. Martínez-Ramos**, 2009b. Climate-growth analysis for a Mexican dry forest tree shows strong impact of sea surface temperatures and predicts future growth declines. *Global Change Biology* 16: 2001-2012.
- Brienen, R. J. W. y P. A. Zuidema**, 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* 146: 1-12.
- Callado, C., S. da Silva Neto, F. Scarano y C. Costa**, 2001a. Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. *Trees* 15: 492-497.
- Callado, C., F. A. Roig, M. Tomazello-Filho y C. Franca-Barros**, 2013. Cambial growth periodicity studies of South American woody species: a review. *IAWA Journal* 34: 213-230.

- Callado, C. H., S. J. d. Silva-Neto, F. R. Scarano, C. F. Barros y C. G. Costa**, 2001b. Anatomical features of growth rings in flood-prone trees of the Atlantic rain forest in Rio de Janeiro, Brazil. *IAWA Journal*: 29-42.
- Campos, A.**, 2004. Suelos. En: *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. (S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos, Eds.). Unión Europea e Instituto de Ecología AC, Xalapa, México, pp. 181-193.
- Carabias, J. y S. Guevara**, 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. En: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México II*. (A. Gomez-Pompa y R. S. Amo, Eds.). Editorial Alhambra Mexicana S.A. de C.V., Xalapa, México, pp. 27-66.
- Cassell, B. A. y E. Alvarado**, 2012. Reconstruction of fire history in Mexican tropical pines using tree rings. *Forestry Chronicle* 88: 553-555.
- Castillo-Campos, G. y J. Laborde**, 2004. Vegetación. En: *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. (S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos, Eds.). Unión Europea e Instituto de Ecología AC, Xalapa, México, pp. 231-270.
- Cohen, J.**, 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20: 37-46.
- Congalton, R. G.**, 1991. A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment* 37: 35-46.
- Congalton, R. G. y K. Green**, 2009. *Assessing the accuracy of remotely sensed data: principles and practices*. CRC Press, Boca Raton, EUA, 183 pp.
- Cordero, J. y D. Boshier**, 2003. *Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas*. Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza - CATIE, Oxford, Reino Unido, 1079 pp.
- Cortés Barrera, E. N., J. Villanueva-Díaz, J. Estrada Ávalos, C. Nieto de Pascual Pola, V. Guerra de la Cruz y Ó. Vázquez Cuecuecha**, 2011. Utilización de *Taxodium mucronatum* Ten. para determinar la variación estacional de la precipitación en Guanajuato. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 1.

- Coster, C.**, 1927. Zur anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen I. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 37: 49-160.
- Cuervo-Robayo, A. P., O. Téllez-Valdés, M. A. Gómez-Albores, C. S. Venegas-Barrera, J. Manjarrez y E. Martínez-Meyer**, 2013. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*. DOI: 10.1002/joc.3848.
- Challenger, A. y R. Dirzo**, 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En: *Conocimiento Actual de la Biodiversidad. Capital Natural de México. Vol. 2.* (CONABIO, Ed.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F., México, pp. 37-73.
- Chowdhury, K. A.**, 1939. The formation of growth rings in Indian trees. Part I. *Indian Forest Records (Utilization)* 2: 1-39.
- Daly, C.**, 2006. Guidelines for assessing the suitability of spatial climate data sets. *International Journal of Climatology* 26: 707-722.
- Daws, M., C. Mullins, D. R. P. Burslem, S. Paton y J. Dalling**, 2002. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil* 238: 79-89.
- Deilami, K. y M. Hashim**, 2011. Very high resolution optical satellites for DEM generation: a review. *European Journal of Scientific Research* 49: 542-554.
- Devall, M. S., B. R. Parresol y S. J. Wright**, 1995. Dendroecological analysis of *Cordia alliodora*, *Pseudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in central Panama. *IAWA Journal* 16: 411-424.
- Dezzeo, N., M. Worbes, I. Ishii y R. Herrera**, 2003. Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of the Mapire river, a tributary of the lower Orinoco river, Venezuela. *Plant Ecology* 168: 165-175.
- Dunisch, O., J. Bauch y L. Gasparotto**, 2002. Formation of increment zones and intraannual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis*, and *Cedrela odorata* (Meliaceae). *IAWA Journal* 23: 101-120.

- Duran-Guerra, O.**, 2012. *Interpretación dendrocronológica en tres especies tropicales en una selva baja caducifolia de Morelos*. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana (UAM), México D.F., México, 79 pp.
- ESRI**, 2011. *ArcGIS Desktop: Release 10*. Environmental Systems Research Institute, Redlands, EUA.
- Evans, J. S. y J. Oakleaf**, 2012. *Geomorphometry and Gradient Metrics (version a1.0)*. Disponible en: <http://evansmurphy.wix.com/evansspatial#!arcgis-gradient-metrics-toolbox/crro>.
- Fahn, A. y E. Werker**, 1990. Seasonal cambial activity. En: *The vascular cambium*. (M. Iqbal, Ed.). Research Studies Press, Taunton, Reino Unido, pp. 139-157.
- Fichtler, E., D. A. Clark y M. Worbes**, 2003. Age and long-term growth of trees in an old-growth tropical rain forest, based on analyses of tree rings and ¹⁴C. *Biotropica* 35: 306-317.
- Fichtler, E., V. Trouet, H. Beeckman, P. Coppin y M. Worbes**, 2004. Climatic signals in tree rings of *Burkea africana* and *Pterocarpus angolensis* from semiarid forests in Namibia. *Trees: Structure and Function* 18: 442-451.
- Fielding, A. H. y J. F. Bell**, 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38-49.
- Frankie, G. W., H. G. Baker y P. A. Opler**, 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Franklin, J. y J. A. Miller**, 2010. *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press, Nueva York, EUA, 338 pp.
- Fritts, H. C.**, 2001. *Tree rings and climate*. The Blackburn Press, Nueva Jersey, EUA, 567 pp.
- Fritts, H. C. y T. W. Swetnam**, 1989. Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances in Ecological Research* 19: 111-118.
- Fu, P. y P. M. Rich**, 2002. A geometric solar radiation model with applications in agriculture and forestry. *Computers and Electronics in Agriculture* 37: 25-35.

- Gill, A. M.**, 1971. Endogenous Control of Growth-Ring Development in *Avicennia*. *Forest Science* 17: 462-465
- González, C.**, 1991. *Regionalización climática de la sierra de Santa Marta y el volcán San Martín Pajapan, Ver.* Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México D.F., México, 78 pp.
- Gutiérrez-García, G. y M. Ricker**, 2011. Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A statistical analysis. *Atmosfera* 24: 347-373.
- Hallé, F. y R. Martin**, 1968. Étude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll-Arg.-Euphorbiacées-Crotonoïdées). *Adansonia* 8: 475-503.
- Hernández, J. I. V., J. R. V. Lazalde, T. Terrazas y J. L. L. Ayala**, 2006. Anillos de crecimiento y su periodicidad en tres especies tropicales del estado de Colima, México. *Agrociencia* 40: 533-544.
- Hietz, P., R. Valencia y S. Joseph Wright**, 2013. Strong radial variation in wood density follows a uniform pattern in two neotropical rain forests. *Functional Ecology* 27: 684-692.
- Hong, Y., H. A. Nix, M. F. Hutchinson y T. H. Booth**, 2005. Spatial interpolation of monthly mean climate data for China. *International Journal of Climatology* 25: 1369-1379.
- Huante, P., E. Rincon y T. W. Swetnam**, 1991. Dendrochronology of *Abies religiosa* in Michoacan, Mexico. *Tree-Ring Bulletin* 51: 15-28.
- Hutchinson, M.**, 1998. Interpolation of rainfall data with thin plate smoothing splines - Part I: Two dimensional smoothing of data with short range correlation. *Journal of Geographic Information and Decision Analysis* 2: 139-151.
- Hutchinson, M.**, 2004. *ANUSPLIN Version 4.3 - User Guide*. Centre for Resource and Environmental Studies, Australian National University, Canberra, Australia, 57 pp.
- Hutchinson, M. F.**, 1989. A new procedure for gridding elevation and stream line data with automatic removal of spurious pits. *Journal of Hydrology* 106: 211-232.
- Hutchinson, M. F.**, 2001. *ANUSPLIN Version 4.3*. Centre for Resource and Environmental Studies, Australian National University, Canberra, Australia.

- Ibarra-Manríquez, G.**, 1985. *Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico D.F., México, 264 pp.
- Iqbal, M.**, 1994. Structural and operational specializations of the vascular cambium of seed plants. En: *Growth patterns in vascular plants*. (M. Iqbal, Ed.). Dioscorides Press, Portland, EUA, pp. 211-271.
- ITT, 2011. *ENVI 4.7 - The Environment for Visualizing Images*. ITT Visual Information Solutions, Boulder, EUA.
- Jarvis, A., H. I. Reuter, A. Nelson y Guevara, E.**, 2008, Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database (<http://srtm.csi.cgiar.org>).
- Jeffrey, S., J. Carter, K. Moodie y A. Beswick**, 2001. Using spatial interpolation to construct a comprehensive archive of Australian climate data. *Environmental Modelling and Software* 16: 309-330.
- Jenson, S. K. y F. A. Waltz**, 1979. Principal components analysis and canonical analysis in remote sensing. *Proceedings of the American Photogrammetric Society 45th Annual Meeting* 45: 783-784.
- Kauth, R. J. y G. S. Thomas**. The tasselled cap - a graphic description of the spectral-temporal development of agricultural crops as seen by Landsat. En: *Proceedings of the Symposium on Machine Processing of Remotely Sensed Data*, West Lafayette, EUA, 4B41-44B51.
- King, M. D., W. P. Menzel, Y. J. Kaufman, D. Tanre, G. Bo-Cai, S. Platnick, S. A. Ackerman, L. A. Remer, R. Pincus y P. A. Hubanks**, 2003. Cloud and aerosol properties, precipitable water, and profiles of temperature and water vapor from MODIS. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 41: 442-458.
- Kummerow, C., W. Barnes, T. Kozu, J. Shiue y J. Simpson**, 1998. The Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM) Sensor Package. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 15: 809-817.

- Lauer, W.**, 1989. Climate and Weather. En: *Tropical Rain Forest Ecosystems*. (H. Lieth y M. J. A. Werger, Eds.). Elsevier, Amsterdam, Países Bajos, pp. 7-53.
- Lira, J. y E. García**, 2003. Characterization of vegetation in the south of Mexico by means of a canonical expansion. *International Journal of Remote Sensing* 24: 1083-1093.
- Lira, J. y A. Rodríguez**, 2006. A divergence operator to quantify texture from multi-spectral satellite images. *International Journal of Remote Sensing* 27: 2683-2702.
- Lopez, L., R. Villalba y M. Pena-Claros**, 2012. Determining the annual periodicity of growth rings in seven tree species of a tropical moist forest in Santa Cruz, Bolivia. *Forest Systems* 21: 508-514.
- Lot, A. y F. Chiang**, 1986. *Manual de herbario: administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección, y preparación de ejemplares botánicos*. Consejo Nacional de la Flora de México A.C., México D.F., México, 142 pp.
- Mainieri, C.**, 1959. Identificação das principais madeiras de comércio no Brasil. *Boletim do Instituto de Pesquisas Tecnológicas* 46: 1-189.
- Mäkinen, H., J.-W. Seo, P. Nöjd, U. Schmitt y R. Jalkanen**, 2008. Seasonal dynamics of wood formation: a comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements. *European Journal of Forest Research* 127: 235-245.
- Marcati, C. R., C. R. D. Milanez y S. R. Machado**, 2008. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Trees* 22: 3-12.
- Marcati, C. R., J. S. Oliveira y S. R. Machado**, 2006. Growth rings in cerrado woody species: occurrence and anatomical markers. *Biota Neotropica* 6: <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n3/pt/abstract?article+bn00206032006>.
- Medway, L.**, 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaysia. *Biological Journal of the Linnean Society* 4: 117-146.
- Meiners, T., D. Smith, T. Sharik y D. Beck**, 1984. Soil and plant water stress in an Appalachian oak forest in relation to topography and stand age. *Plant and Soil* 80: 171-179.

- Miller, R. G.**, 1981. *Simultaneous statistical inference*. 2a edición. Springer-Verlag, New York, EUA, 299 pp.
- Montagnini, F. y C. F. Jordan**, 2005. *Tropical forest ecology : the basis for conservation and management*. Springer, Nueva York, EUA, 295 pp.
- Oberhuber, W. y W. Kofler**, 2000. Topographic influences on radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) at small spatial scales. *Plant Ecology* 146: 231-240.
- Pallardy, S. G. y T. T. Kozłowski**, 2008. *Physiology of woody plants*. 3a edición. Elsevier, Boston, EUA, 454 pp.
- Pennington, T. y J. Sarukhán**, 2005. *Árboles Tropicales de México: Manual para la identificación de las principales especies*. 3a edición. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México D.F., México, 523 pp.
- Price, D., D. McKenney, I. Nalder, M. Hutchinson y J. Kesteven**, 2000. A comparison of two statistical methods for spatial interpolation of Canadian monthly mean climate data. *Agricultural and Forest Meteorology* 101: 81-94.
- Ramírez-Ramírez, F.**, 1999. *Flora y vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico D.F., México, 409 pp.
- Ramírez-Ramírez, F.**, 2011. *Actualización de la Tasa De Cambio Del Uso del Suelo en la Reserva de la Biosfera los Tuxtlas*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas - Proyecto Sierra de Santa Marta, A. C., México D.F., México, 68 pp.
- Rich, P., R. Dubayah, W. Hetrick y S. Saving**, 1994. Using viewshed models to calculate intercepted solar radiation: applications in ecology. *American Society for Photogrammetry and Remote Sensing Technical Papers*: 524-529.
- Richards, J. A.**, 2013. *Remote sensing digital image analysis: an introduction*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania, 494 pp.
- Richards, P. W.**, 1996. *The tropical rainforest an ecological study*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge UK, 575 pp.

- Roig, F. A.**, 2000. Dendrocronología en los bosques del Neotropico. En: *Dendrocronología en América Latina*. (F. A. Roig, Ed.). EDIUNC-Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina, pp. 307-355.
- Roig, F. A., J. J. Jimenez Osornio, J. Villanueva-Diaz, B. Luckman, H. Tiessen, A. Medina y E. J. Noellemeyer**, 2005. Anatomy of growth rings at the Yucatan Peninsula. *Dendrochronologia* 22: 187.
- Roth, I.**, 1981. *Structural patterns of tropical barks*. Borntraeger, Berlin, Alemania, 609 pp.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu y B. A. Richardson**, 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: 595-623.
- Sanford, R. L. y E. Cuevas**, 1996. Root growth and rhizosphere interactions in tropical forests. En: *Tropical forest plant ecophysiology*. (S. S. Mulkey, R. L. Chazdon y A. P. Smith, Eds.). Chapman & Hall, Nueva York, EUA, pp. 268-300.
- Sanford, R. L., P. Paaby, J. C. Luvall y E. Phillips**, 1994. Climate, Geomorphology and Aquatic Systems. En: *La Selva : ecology and natural history of a neotropical rain forest*. (L. A. McDade, Ed.). University of Chicago Press, Chicago, EUA, pp. 19-33.
- Schongart, J., W. J. Junk, M. T. F. Piedade, J. M. Ayres, A. Huttermann y M. Worbes**, 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* 10: 683-692.
- Schongart, J., M. T. F. Piedade, S. Ludwigshausen, V. Horna y M. Worbes**, 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18: 581-597.
- Schongart, J., M. T. F. Piedade, F. Wittmann, W. J. Junk y M. Worbes**, 2005. Wood growth patterns of *Macaranga acaciifolia* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia* 145: 454-461.
- Schwendenmann, L., E. Veldkamp, T. Brenes, J. O'Brien y J. Mackensen**, 2003. Spatial and temporal variation in soil CO₂ efflux in an old-growth neotropical rain forest, La Selva, Costa Rica. *Biogeochemistry* 64: 111-128.

- Sheppard, P. R., M. H. Ort, K. C. Anderson, M. D. Elson, L. Vazquez-Selem, A. W. Clemens, N. C. Little y R. J. Speakman**, 2008. Multiple dendrochronological signals indicate the eruption of Paricutin volcano, Michoacan, Mexico. *Tree-Ring Research* 64: 97-108.
- Singh, J. y S. S. Dhillon**, 2004. *Agricultural Geography*. Tata McGraw-Hill, Nueva Deli, India, 508 pp.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf**, 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3a edición. W.F. Freeman and Company, Nueva York, EUA, 887 pp.
- Soliz-Gamboa, C., D. A. Rozendaal, G. Ceccantini, V. Angyalossy, K. Borg y P. Zuidema**, 2011. Evaluating the annual nature of juvenile rings in Bolivian tropical rainforest trees. *Trees* 25: 17-27.
- Soto, M.**, 2004. Clima. En: *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. (S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos, Eds.). Unión Europea e Instituto de Ecología AC, Xalapa, México, pp. 195-199.
- Soto, M. y L. Gama**, 1997. Climas. En: *Historia natural de Los Tuxtlas*. (E. Gonzalez-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt, Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, México D.F., México, pp. 7-23.
- Speer, J. H.**, 2010. *Fundamentals of tree-ring research*. University of Arizona Press, Tucson, EUA, 333 pp.
- Stahle, D., D. Burnette, J. Diaz, R. Heim, F. Fye, J. Paredes, R. Soto y M. Cleaveland**, 2012a. Pacific and Atlantic influences on Mesoamerican climate over the past millennium. *Climate Dynamics* 39: 1431-1446.
- Stahle, D. W.**, 1999. Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA Journal* 20: 249-253.
- Stahle, D. W., D. J. Burnette, J. Villanueva, J. Cerano, F. K. Fye, R. D. Griffin, M. K. Cleaveland, D. K. Stahle, J. R. Edmondson y K. P. Wolff**, 2012b. Tree-ring analysis of ancient baldcypress trees and subfossil wood. *Quaternary Science Reviews* 34: 1-15.

- Stahle, D. W., P. T. Mushove, M. K. Cleaveland, F. Roig y G. A. Haynes**, 1999. Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. *Forest Ecology and Management* 124: 217-229.
- Stokes, M. A. y T. L. Smiley**, 1996. *An introduction to tree-ring dating*. University of Arizona Press, Tucson, EUA, 73 pp.
- Suzuki, E.**, 1999. Diversity in specific gravity and water content of wood among Bornean tropical rainforest trees. *Ecological Research* 14: 211-224.
- SYSTAT**, 2012. *SYSTAT Versión 13.1*. Systat Software, Inc., Chicago, EUA.
- Téllez, O., M. A. Hutchinson, H. A. Nix y P. Jones**, 2011. Desarrollo de coberturas digitales climáticas para México. En: *Cambio Climático: Aproximaciones para el Estudio de su Efecto Sobre la Biodiversidad*. (G. Sánchez-Rojas, C. Ballesteros-Barrera y N. M. Pavón, Eds.). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, México, pp. 15-23.
- Therrell, M. D., D. W. Stahle, M. K. Cleaveland y J. Villanueva-Díaz**, 2002. Warm season tree growth and precipitation over Mexico. *Journal of Geophysical Research* 107: ACL 6/1-ACL 6/8.
- Thompson, J. A., S. Roecker, S. Grunwald y P. R. Owens**, 2012. Digital Soil Mapping: Interactions with and Applications for Hydropedology. En: *Hydropedology: Synergistic Integration of Soil Science and Hydrology*. (H. Lin, Ed.). Academic Press, Boston, EUA, pp. 665-709.
- Tomlinson, P. y F. Craighead**, 1972. Growth-ring studies on the native trees of subtropical Florida. En: *Research trends in plant anatomy*. (A. K. M. Ghose y M. Yunus, Eds.). Tata McGraw-Hill Publishing Company, Bombay, India, pp. 39-51.
- Trouet, V., M. Mukelabai, A. Verheyden y H. Beeckman**, 2012. Cambial growth season of brevi-deciduous *Brachystegia spiciformis* trees from south central Africa restricted to less than four months. *Plos One* 7: e47364. DOI:47310.41371/journal.pone.0047364.
- Vaze, J., J. Teng y G. Spencer**, 2010. Impact of DEM accuracy and resolution on topographic indices. *Environmental Modelling & Software* 25: 1086-1098.

- Velasco-Tapia, B. P.**, 2009. *Uso del Suelo y Vegetación Actualizado de las Tres Eco-regiones Prioritarias con Base en Imágenes de Satélite SPOT 2006-2007: Informe Final*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas - Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo (CONANP-PNUD), México D.F., México, 45 pp.
- Villalba, R., J. A. Boninsegna y R. L. Holmes**, 1985. *Cedrela angustifolia* and *Juglans australis* two new tropical species useful in dendrochronology. *Tree-Ring Bulletin* 45: 25-36.
- Villanueva-Díaz, J., J. Cerano-Paredes, J. Estrada-Avalos, V. Constante-García y E. N. Cortes-Barrera**, 2012. Hydroclimate variability reconstructed with tree rings for the Lerma Chapala basin in Guanajuato. *Tecnología y Ciencias Del Agua* 3: 5-26.
- Wahba, G.** How to smooth curves and surfaces with splines and cross-validation. En: *24th Conference on the Design of Experiments*, US Army Research Office 79-2, Research Triangle Park, Carolina del Norte, EUA, 167-192.
- Watmough, S. A. y T. C. Hutchinson**, 1999. Change in the dendrochemistry of sacred fir close to Mexico City over the past 100 years. *Environmental Pollution* 104: 79-88.
- West, G. H.**, 2011. *Defining the regional and seasonal climatic response of long douglas-fir tree-ring chronologies in central Mexico*. Tesis de Maestría, Universidad de Arkansas, Fayetteville, EUA, 128 pp.
- West, P.**, 2009. *Tree and forest measurement*. 2a edición. Springer-Verlag, Berlín, Alemania, 190 pp.
- Whitmore, T. C.**, 1990. *An introduction to tropical rain forests*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido, 226 pp.
- Wiemann, M. C. y G. B. Williamson**, 1989. Radial gradients in the specific gravity of wood in some tropical and temperate trees. *Forest Science* 35: 197-210.
- Wilks, S. S.**, 1935. The likelihood test of independence in contingency tables. *The Annals of Mathematical Statistics* 6: 190-196.
- Wilson, J. P. y J. C. Gallant**, 2000. *Terrain analysis: principles and applications*. John Wiley & Sons, Nueva York, EUA, 479 pp.

- Williams, D. A.**, 1976. Improved likelihood ratio tests for complete contingency tables. *Biometrika* 63: 33-37.
- Woodcock, D. y A. Shier**, 2002. Wood specific gravity and its radial variations: the many ways to make a tree. *Trees* 16: 437-443.
- Worbes, M.**, 1985. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central Amazonia. *Amazoniana* 9: 459-484.
- Worbes, M.**, 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the neotropics. *IAWA Bulletin* 10: 109-122.
- Worbes, M.**, 1995. How to Measure Growth Dynamics in Tropical Trees - a review. *IAWA Journal* 16: 337-351.
- Worbes, M.**, 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87: 391-403.
- Worbes, M.**, 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics - a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20: 217-231.
- Worbes, M.**, 2011. Wood anatomy and tree-ring structure and their importance for tropical dendrochronology. En: *Amazonian Floodplain Forests - Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. (W. J. Junk, M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart y P. Parolin, Eds.). Springer, Nueva York, EUA, pp. 329-346.
- Worbes, M. y W. J. Junk**, 1989. Dating tropical trees by means of super(14)C from bomb tests. *Ecology* 70: 503-507.
- Worbes, M., R. Staschel, A. Roloff y W. J. Junk**, 2003. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 173: 105-123.
- Xiaoye Liu**, 2008. Airborne LiDAR for DEM generation: some critical issues. *Progress in Physical Geography* 32: 31-49.
- Zar, J. H.**, 2010. *Biostatistical Analysis*. 5a edición. Prentice Hall/Pearson, Upper Saddle River, EUA, 944 pp.

Zobel, B. J. y J. R. Sprague, 1998. *Juvenile wood in forest trees*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania, 300 pp.

CAPITULO 3. Señales climáticas locales y globales de *Pinus oocarpa* en la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”

RESUMEN

En el presente trabajo se emplean métodos dendrocronológicos tradicionales para analizar la relación entre el clima y el crecimiento radial en la especie *Pinus oocarpa* en las faldas del volcán Santa Marta en la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”, de los 750 a los 950 metros sobre el nivel del mar. Se presenta la primera cronología desarrollada para esta especie de pino tropical en México, basada en 32 muestras de 27 árboles. Las estadísticas básicas de las cronologías muestran una alta variación interanual y un alto porcentaje de variación común en el crecimiento de árboles en esta zona. Los resultados del análisis clima-crecimiento para el periodo de 1967-2004 indican una correlación positiva del incremento anual con la precipitación total mensual de diciembre del año anterior de crecimiento a junio del año presente ($r = 0.56$, $p = 0.001$). Además, existe una correlación negativa con la temperatura máxima y mínima promedio para los periodos de junio ($r = 0.51$, $p = 0.001$) y de junio a diciembre ($r = 0.41$, $p = 0.01$) en el año actual de crecimiento. El análisis de correlación con índices de fenómenos climatológicos a gran escala y anomalías de temperatura de océano, revelan la influencia de los océanos Pacífico y Atlántico en el crecimiento de este pino tropical, por influencia de ambos océanos en las variaciones de las condiciones climáticas locales. Las condiciones que afectan de forma negativa el crecimiento son los eventos cálidos de El Niño, en fase positiva de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO), y negativa de la Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO). El crecimiento de *Pinus oocarpa* se relaciona de manera positiva con el crecimiento de coníferas del centro y sur de México, por influencia que ejerce El Niño, la PDO, y la AMO en la precipitación del centro y sur del país. Los resultados de este estudio indican que *Pinus oocarpa* presenta potencial para reconstruir el clima en el pasado. Las proyecciones del crecimiento en base a las condiciones climáticas futuras promedio, de los modelos de circulación general CSIROMK3, ECHAM5, y HadGEM1, predicen una reducción del crecimiento de *Pinus oocarpa* del 86% para el escenario de altas emisiones (A2), y del 48% para escenarios de bajas emisiones (B1). La extensión de los registros instrumentales existentes a partir de los anillos de crecimiento de esta especie de pino tropical, permitirá tener un mejor entendimiento de la variabilidad climática de la región.

INTRODUCCIÓN

La disciplina denominada “dendrocronología” consiste en el desarrollo y el uso de series de tiempo, utilizando los anillos anuales de crecimiento en árboles. La dendrocronología abarca un conjunto de técnicas, por medio de las cuales se puede asignar el año exacto de formación a cada capa de crecimiento formada por los árboles (Fritts, 2001). La historia de los cambios en el ambiente circundante en donde crecen los árboles, puede ser reconstruida, utilizando varias propiedades de los anillos arbóreos, como la anchura total, tamaño de células, densidad de la madera, composición de elementos traza, además de la proporción de isótopos radioactivos estables. Debido a que los procesos fisiológicos, que controlan el crecimiento del árbol, se ven afectados por variables ambientales externas, el crecimiento radial anual produce un registro permanente de estos efectos causados por el ambiente (Cook y Kairiukstis, 1990; Fritts, 2001).

Las series de anillos pueden ser utilizadas para reconstruir variaciones en el pasado en precipitación, temperatura, humedad del suelo, flujos de ríos, frecuencia de sequías extremas, incendios forestales, brotes de plaga, y otras variables, en un periodo de tiempo que puede extenderse de décadas a siglos, y que ocasionalmente puede extenderse a milenios (Fritts y Swetnam, 1989). La reconstrucción depende en cual factor limita o afecta el crecimiento de los árboles. Las reconstrucciones paleo-climáticas constituyen una fuente de información para entender mejor cómo el ambiente ha variado en el pasado, y cómo puede variar en el futuro. Dicho entendimiento resulta ser de gran utilidad al enfrentarnos a la realidad de un problema como es el cambio climático global (Solomon *et al.*, 2007).

México con su amplia gama de condiciones climáticas y topográficas es un país con una alta diversidad de especies arbóreas. Dos de los géneros más ampliamente utilizados en dendrocronología, *Pinus* y *Quercus*, están representados con 42 especies en el caso de *Pinus* (Farjon *et al.*, 1997) y 135 especies en el caso de *Quercus* (Nixon, 1993). A pesar de la alta diversidad arbórea y de la buena correlación que existe con factores climáticos como la precipitación de invierno-primavera y el fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur “ENOS” (Stahle y Cleaveland, 1993; Stahle *et al.*, 1998), poca investigación dendrocronológica se ha

llevado a cabo en el país. Ha habido esfuerzos por localizar nuevas especies útiles para investigación dendrocronológica (Huante *et al.*, 1991; Biondi y Fessenden, 1999; Williams-Linera *et al.*, 2000; Biondi, 2001; Diaz *et al.*, 2001; Therrell *et al.*, 2002; Gutiérrez-García, 2003; Martijena, 2003; Bernal, 2004; Roig *et al.*, 2005; Constante-García *et al.*, 2009; Brienen *et al.*, 2010; Santillán-Hernández *et al.*, 2010; Cassell, 2012; Amaro-Sánchez, 2012; Llamas-Casillas, 2013; Pompa-García *et al.*, 2013). Actualmente, existen alrededor de 150 cronologías de anillos arbóreos para México, la mayoría desarrolladas en bosques templados subtropicales en la Sierra Madre Occidental y Oriental, en el Norte del país, y templados tropicales en algunas localidades de centro y sur del país (Villanueva-Díaz, comunicación personal). El presente trabajo es una contribución para analizar una nueva especie útil en dendrocronología tropical, determinando el potencial paleo-climático en una especie de pino (*Pinus oocarpa*), de amplia distribución en el sur de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción y ecología de Pinus oocarpa

Pinus oocarpa es un árbol de tamaño medio a alto, presentando alturas de 10 a 35 m, y diámetros a la altura del pecho de 40 a 125 cm (Farjon *et al.*, 1997). Se distribuye desde el noreste de México, por Belice, Guatemala, El Salvador, alcanzando el noroeste de Nicaragua (Farjon *et al.*, 1997; CAB-International, 2002). *Pinus oocarpa* crece en sitios con climas que van desde los secos templados, con precipitaciones de 500 a 1500 mm, hasta climas húmedos subtropicales con precipitaciones que van de los 1500 a los 3000 mm (CAB-International, 2002). Se distribuye altitudinalmente de los 200 a los 2300 metros sobre el nivel del mar (CAB-International, 2002). Es una especie pionera, que se adapta a diferentes tipos de suelo, erosionados e infértiles, delgados, arenosos, pedregosos y accidentados, de ácidos a neutros (pH de 4.5 a 6.8), pero con buen drenaje. Alcanza su mejor desarrollo en suelos profundos, donde la precipitación anual supera los 1200 mm (Cordero y Boshier, 2003).

Área de estudio

El presente estudio fue realizado en las faldas sur del Volcán Santa Marta, en un gradiente altitudinal que va de los 750 a los 950 metros sobre el nivel del mar (Figura 1). El sitio de colecta se localiza en el ejido de “Reforma Agraria”, municipio de Soteapan, el cual se encuentra dentro de la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”, en el Sureste del Estado de Veracruz. El clima en la región se considera cálido tropical, con lluvias principalmente en verano (para una revisión amplia del clima de la zona véase Gutiérrez y Ricker, 2011). En base a datos climatológicos de la estación Cuatotolapan, a 53 km del sitio de estudio, la precipitación promedio anual es de 1,306 mm y la temperatura media de 26.1 °C (Figura 2). Se seleccionó esta estación por tener el registro más extenso y completo en la región sur de la reserva. Cabe mencionar que el régimen climático de esta estación es muy similar al de la estación de Soteapan, la más cercana al sitio de estudio (8 km). Los datos de la estación Soteapan no fueron empleados por presentar un registro climático corto (1977-1988) y una alta proporción de valores ausentes. Los coeficientes de correlación entre las estaciones Cuatotolapan y Soteapan, para el periodo 1977-1988 fueron altamente significativos tanto

para la precipitación mensual ($r = 0.78$, $p = 0.000$) como para la temperatura máxima ($r = 0.73$, $p = 0.000$) y la temperatura mínima ($r = 0.74$, $p = 0.000$).

La especie dominante en la zona de estudio es *Pinus oocarpa*, la cual se distribuye desde los 500 a los 1200 metros sobre el nivel del mar, sobre suelos lateríticos viejos y relativamente pobres en nutrientes. En su límite altitudinal inferior se mezcla con el encinar de clima cálido, y en algunas porciones con la selva alta y mediana; en el límite superior se mezcla con el bosque mesófilo (Castillo-Campos y Laborde, 2004).



Figura 1. Localización del sitio de muestreo. El símbolo del pino indica el sitio de colecta de virutas de *Pinus oocarpa*, y el triángulo la estación climatológica de Cuatotolapan.

Muestreo y análisis dendrocronológico

El presente estudio se llevó a cabo a partir de dos salidas de colecta. La primera colecta se realizó a inicios de julio del 2005, consistiendo en 32 virutas de 16 árboles (2 virutas por

árbol) a una altitud de 950 metros sobre el nivel del mar. La segunda colecta se realizó a finales del mes de agosto del 2008, y consistió en 90 virutas de 90 árboles en 3 altitudes distintas: 750, 850 y 950 metros sobre el nivel del mar (30 virutas en cada altitud). Las muestras se tomaron con Barreno de Pressler a la altura del pecho, y de forma perpendicular a la pendiente, para evitar la madera de reacción de los árboles (Speer, 2010). Se dieron preferencia a los arboles de mayor diámetro y de aspecto longevo. Adicionalmente, en la segunda colecta se tomaron mediciones de diámetro y altura a cada individuo.

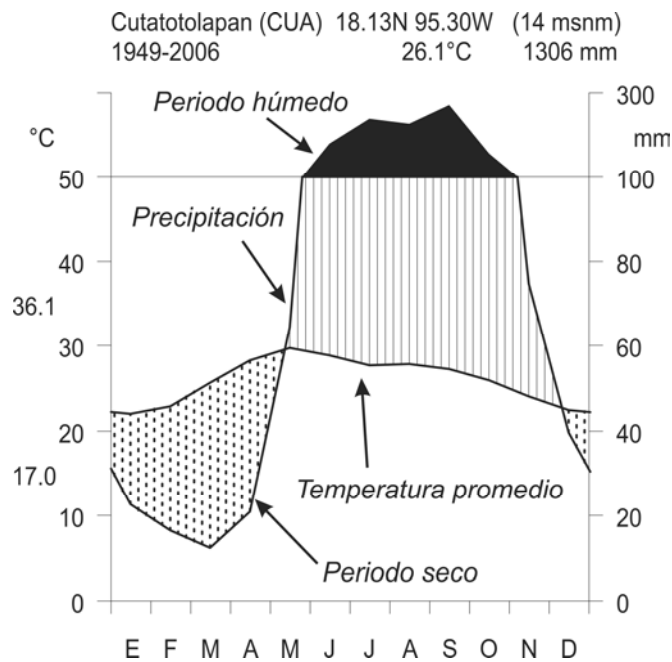


Figura 2. Climodiagrama de Walter de la estación climatológica de Cuatutolapan.

Las virutas fueron secadas al ambiente, y montadas en rieles de madera, para después ser pulidas con lija desde grano grande al más fino (tamaño 200 a 1200), para hacer evidentes los anillos de crecimiento. Posteriormente, las muestras fueron observadas al microscopio estereoscópico y fechadas (asignación del año exacto de formación), empleando técnicas dendrocronológicas tradicionales (Stokes y Smiley, 1996). El fechado involucra la identificación de patrones comunes de crecimiento en la variación interanual en las anchuras de anillos de crecimiento, permitiendo la asignación exacta del año de formación a cada anillo. Una vez fechadas las muestras, las amplitudes de anillos fueron medidas con

un micrómetro digital, adaptado a una platina de fase deslizable VELMEX “TA” con una exactitud de 0.001 mm, bajo un estereoscopio con una resolución de 10X a 20X (Robinson y Evans, 1980). La exactitud del fechado de los anillos fue estadísticamente verificada, utilizando el programa computacional COFECHA (Holmes, 1983). Así mismo, todas las series fechadas fueron inspeccionadas visualmente para identificar y cuantificar anomalías como: anillos difusos, micro-anillos, y bandas intranuales en madera temprana y tardía (Fritts, 2001; Speer, 2010).

Las cronologías individuales fueron creadas utilizando el programa computacional ARSTAN, el cual utiliza un ajuste curvo para remover las tendencias de crecimiento relacionadas con la edad, geometría del tronco, y los efectos de dinámica del rodal como supresión y liberación (Cook, 1985; Cook y Kairiukstis, 1990). Este método permite la extracción de la máxima señal común de crecimiento asociada al clima. Todas las series de anillos fueron estandarizadas con un spline cúbico suavizado de 30 años, con una reducción de la varianza del 50% en un periodo de 30 años (Cook y Peters, 1981).

El empleo del spline cúbico suavizado resulta ser muy atractivo en la estandarización de series de anchuras de anillos de crecimiento, ya que permite tener control sobre el porcentaje de varianza retenido y el de varianza removido en una serie de tiempo. Por ejemplo, un spline cúbico suavizado de 40 años remueve el 50% de la varianza en un periodo de 40 años, reteniendo 99% de la varianza a 12.67 años y removiendo el 99% de la varianza a 126.17 años. En el presente estudio, como es de interés maximizar la señal climática de alta frecuencia, es decir la relación entre clima y crecimiento en cada año, se seleccionó un spline relativamente flexible de 30 años.

El programa ARSTAN estandariza dividiendo el valor de la anchura del anillo medido entre el valor esperado (en este caso proyectado por el spline) en cada una de las series. La estandarización genera índices adimensionales, los cuales fueron sujetos a un modelaje autoregresivo y de promedio móvil, para remover la autocorrelación (Cook, 1987). Todas las series estandarizadas fueron promediadas, empleando una media robusta bi-ponderada, que a diferencia de la media aritmética, es resistente a los valores atípicos “outliers”

(Mosteller y Tukey, 1977). Las series de anchuras de anillos de crecimiento estandarizadas y promediadas se conocen en dendrocronología como “cronología de sitio” (Fritts, 2001).

La calidad de la cronología de sitio fue evaluada a partir de estadísticos generados por ARSTAN como la EPS (por sus siglas en inglés “Expressed Population Signal”), la sensibilidad media, y la inter-correlación entre series. La EPS es una estimación del grado de similitud entre la cronología generada por ARSTAN y una cronología hipotética con un número de virutas infinito; valores superiores a 0.85 se consideran de una cronología con un número suficiente de virutas (Briffa, 1995). La sensibilidad media es una estadística empleada en estudios dendrocronológicos, la cual mide la variabilidad relativa de las anchuras de anillos. El valor de la sensibilidad media tiene un rango entre cero, cuando no existe diferencia entre dos anillos adyacentes, a dos, cuando un anillo presenta un valor de cero junto a un anillo en donde el valor es mayor de cero (Fritts, 2001). La inter-correlación entre series es el promedio de los coeficientes de correlación individuales de cada serie de anillos en una viruta, con la cronología maestra (Speer, 2010). Este estadístico es un indicador de la robustez del fechado de las series de anillos, y de la señal común de crecimiento presente entre árboles; presenta un rango de valores que va de 0 a 1.

Análisis entre clima y crecimiento

Correlación con condiciones climáticas locales y regionales

La relación entre el clima y los índices de crecimiento se estudió a través de un análisis de correlación (Blasing *et al.*, 1984; Fritts, 2001). Este método consiste en correlacionar la cronología residual con los registros climáticos de forma secuencial. El análisis se realizó con variables climáticas del año actual y del año anterior a la formación de los anillos de crecimiento, debido a que el crecimiento de los árboles está influido por las condiciones climáticas del año actual y de años previos. En este estudio, los índices de crecimiento fueron relacionados con la precipitación total mensual, y la temperatura máxima y mínima promedio. Es decir, se abarcó de enero del año anterior de crecimiento a diciembre del año actual (24 meses). El periodo de análisis fue de 1967 a 2004 (37 años); este periodo se escogió por incluir el mayor número de muestras, y por consecuencia la mayor representatividad

del crecimiento común de los árboles en el sitio de estudio. Los datos climáticos empleados fueron los de la antes mencionada estación climatológica de Cuatotolapan, localizada a 53 km del sitio de estudio. Los datos fueron proporcionados directamente por el Servicio Meteorológico Nacional de la Comisión Nacional del Agua; con métodos de control de calidad se corrigieron valores atípicos extremos (“outliers”) e inhomogeneidades (Gutiérrez-García y Ricker, 2011). La relación con el clima regional se evaluó por medio de un análisis de correlación entre la cronología de *Pinus oocarpa* y la precipitación total mensual, temperatura mínima promedio, y temperatura máxima promedio, para los periodos de mayor correlación resultantes con la estación de Cautotolapan. En el análisis regional se empleó el conjunto de datos CRU TS versión 3.1 desarrollado por la Unidad de Investigación Climática de la Universidad del Este de Anglia, dicho conjunto consiste en series de tiempo mensuales interpoladas a una malla homogénea de puntos con una resolución de 0.5 x 0.5° (Mitchell y Jones, 2005).

Correlación con cronologías del centro y sur de México

Las condiciones climáticas de grandes extensiones del territorio son moduladas en gran medida por fenómenos climatológicos a gran escala (Méndez y Magaña, 2010; Stahle *et al.*, 2012). Esta sincronía de las condiciones climáticas se puede ver reflejada también en una sincronía en el crecimiento de los árboles en extensas regiones del país. Lo anterior es posible debido a que un gran porcentaje de la variación del crecimiento de un árbol es atribuida a las variables climáticas. En el presente estudio, se espera encontrar una relación de *Pinus oocarpa* con árboles de coníferas que crecen en la zona centro y sur del país. No se espera una relación con el crecimiento de árboles en el norte del país, ya que los fenómenos climatológicos a gran escala influyen de manera diferente en el norte y el sur del país (Méndez y Magaña, 2010).

La posible relación con cronologías del centro y sur del país se analizó por medio de un análisis de correlación, entre la cronología residual de *Pinus oocarpa* con otras cronologías desarrolladas en diversas localidades cercanas al sitio de estudio, para el periodo de 1967-2004. El análisis de correlación incluyó a 10 cronologías las cuales

representan a tres especies de coníferas: *Pinus montezumae*, *Pseudotsuga menziesii* y *Taxodium mucronatum*.

Los datos de estas cronologías fueron obtenidos del Banco Internacional de Anillos de Crecimiento Arbóreos [<http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/treering.html>].

Correlación con fenómenos climatológicos a gran escala

Se realizó de forma complementaria un análisis de correlación para identificar los forzantes océano-atmosféricos que influyen las condiciones climáticas de México, y por consiguiente el crecimiento de *Pinus oocarpa* (Méndez y Magaña, 2010; Stahle *et al.*, 2012). Este análisis consistió en correlacionar los índices de crecimiento de *Pinus oocarpa* con los siguientes índices para el periodo de 1967-2004 por 24 meses (éste periodo incluye 12 meses del año anterior de crecimiento y 12 meses del actual):

a) El Índice de Oscilación del Sur (SOI por sus siglas en inglés), el cual es un indicador del desarrollo e intensidad de los fenómenos “El Niño”, calculado a partir de las diferencias en presión atmosférica entre Tahití y Darwin (Ropelewski y Jones, 1987); valores negativos indican calentamiento del Pacífico ecuatorial (eventos cálidos “Niño”) y valores positivos enfriamiento en la misma zona (eventos fríos “Niña”). En el centro y sur del país, la fase cálida de El Niño trae una disminución de la precipitación principalmente en el verano (Magaña *et al.*, 2003).

b) El Índice de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO por sus siglas en inglés), el cual se define como la variabilidad del primer componente principal de la temperatura superficial del Océano Pacífico Norte al norte de los 20°N para el periodo de 1900-93 (Mantua *et al.*, 1997); valores positivos indican enfriamiento de la zona del Pacífico norte y calentamiento de la costa oeste de Norte América, y los valores negativos calentamiento de la zona del Pacífico norte y enfriamiento de la costa oeste de Norte América. En el norte del país las fases cálidas de la PDO (altos valores del índice PDO) se asocian a mayor humedad en la estación de invierno y primavera.

c) La Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO por sus siglas en inglés), la cual se define como el primer componente principal de las anomalías de temperatura superficial del Océano Atlántico entre los 20° y 65° N y, los 100° y 0° O (Enfield *et al.*, 2001); valores positivos indican calentamiento y negativos enfriamiento. En México a escala multi e interdecadal, la AMO en conjunto con la PDO modulan la precipitación de verano en el centro-sur de país (Méndez y Magaña, 2010).

Adicionalmente se analizó la relación con fenómenos climatológicos de gran escala por medio de la creación de campos de correlación entre los índices de crecimiento de la cronología residual de *Pinus oocarpa* y las anomalías de temperatura superficial del océano (conocidas como SSTs), para las regiones del océano Atlántico y Pacífico. Las anomalías de temperatura superficial del océano pertenecen al conjunto de datos “Hadley Centre Global Sea Ice and Sea Surface Temperature” (conocido como HadISST₁), el cual presenta una resolución de 1° (Rayner *et al.*, 2003).

Los datos de todos los índices y de las anomalías de temperatura superficial del océano, fueron obtenidos de la Librería de Datos Climáticos IRI/LDEO de la Universidad de Columbia [<http://iridl.ldeo.columbia.edu/index.html>].

Proyección de crecimiento en escenarios de cambio climático

El impacto del cambio climático futuro sobre el crecimiento de *Pinus oocarpa*, se analizó a través de un modelo de regresión múltiple, empleando las variables climáticas que más influyen el crecimiento de esta especie de pino tropical. Las variables seleccionadas para el modelo, fueron aquellas que mostraron los más altos valores de correlación en el análisis de clima-crecimiento. El modelo de regresión fue ajustado con datos climáticos para el periodo de 1967 al 2004, y el crecimiento futuro fue estimado empleando las condiciones climáticas para el periodo 2080-2099 de modelos de circulación general (MCG), empleados en el Cuarto Reporte de Evaluación del Panel Intra-gubernamental de Cambio Climático (Solomon *et al.*, 2007). Los modelos fueron: el australiano CSIRO MK₃, desarrollado por el Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation; el inglés HadGEM₁, desarrollado por el Hadley Centre for Climate Prediction and Research; y el alemán

ECHAM5, desarrollado por el Max Planck Institute for Meteorology. Los datos de los modelos se encuentran disponibles en línea en: http://www.ipcc-data.org/ar4/gcm_data.html. Los MCG son programas de cómputo que simulan los procesos físicos de la atmósfera y el océano, empleando modelos matemáticos y leyes de la física (Ahrens, 2009). Estos son primeramente corridos por algunas décadas para asegurarse que el modelo simula la atmósfera real, y posteriormente para conocer de qué forma influye en la atmosfera alguna variable (como el CO₂), el modelo es corrido repetidas veces con diferentes incrementos en las concentraciones de CO₂. De esta manera los GCM pueden indicar de qué forma la atmósfera y su circulación podrían cambiar debido a un incremento de gases de efecto invernadero.

Los análisis fueron realizados para dos escenarios: A2, considerado el más pesimista, el cual asume un alto crecimiento económico y altas emisiones de CO₂; y B1, considerado el más optimista, el cual asume un crecimiento económico moderado y bajas emisiones de CO₂. Los datos climáticos de los modelos son anomalías climáticas, es decir desviaciones de la media con respecto al periodo 1961-1990. Para estimar las condiciones climáticas futuras de cada modelo para la región de Los Tuxtlas, simplemente se sumó o restó la desviación de la media estimada por cada modelo para cada mes, al promedio de todos los años del registro mensual de cada variable climática de la estación Cuatotolapan (precipitación, temperatura mínima y temperatura máxima).

La búsqueda del mejor modelo se exploró empleando los métodos de regresión lineal paso a paso “step-wise”, y de mejor ajuste “best-subset” (Miller, 1984), para identificar la mejor combinación de variables predictoras en modelo, y por lo tanto obtener el mejor ajuste posible. En esta evaluación se exploraron diferentes combinaciones de variables climáticas tanto individuales como agrupadas (promediadas o sumadas). El modelo escogido fue aquel que explicó la mayor cantidad de variación ajustada al número de predictores (mayor valor de R² ajustada), empleando el menor número de variables climáticas predictoras. Así mismo, se consideró el estadístico Cp de Mallows (Rawlings *et al.*, 1998) que permite comparar la precisión y la tendencia de todo el modelo, para modelos con los mejores subconjuntos de predictores. Un valor de Cp que se aproxime al número de

predictores más la constante, indica que el modelo es relativamente preciso y no tiene sesgo en la estimación de los verdaderos coeficientes de regresión y el pronóstico de respuestas futuras.

La validación del modelo de regresión se llevó a cabo con el método de validación-cruzada (Michaelson, 1987). Este método se considera apropiado cuando el número de datos del periodo de ajuste es reducido, como es el caso en el presente estudio (37 años, 1967-2004). Este método, consiste en ajustar una serie de modelos de regresión, en donde en cada uno se omite un año determinado del periodo de ajuste, para posteriormente estimar el valor del año omitido; de esta forma se pueden obtener valores de crecimiento predichos para cada año, los cuáles pueden ser comparados con su valor observado respectivo.

RESULTADOS

Anillos de crecimiento y fechado

Pinus oocarpa pudo ser fechado por medio de métodos dendrocronológicos, lo que demuestra que los anillos de esta especie son formados anualmente. Los anillos presentan el patrón característico de coníferas de bosques templados: madera clara con células de pared delgada a la que se le denomina “madera temprana”, y la madera oscura con células de pared gruesa a la que se denomina “madera tardía” (Figura 3a). Una gran proporción de virutas presentó anomalías en los anillos de crecimiento, tales como anillos difusos y bandas intranuales conocidas como “anillos falsos” (Figura 3b-3e). Estas anomalías dificultaron y en ciertos casos no permitieron llevar a cabo el fechado de los anillos: de un total de 122 virutas colectadas, solamente 35 (29%) fueron fechados. Los anillos difusos y las bandas intranuales se presentaron principalmente al inicio del crecimiento de los árboles que corresponde al crecimiento vigoroso juvenil, y en árboles de poca edad (menores a 20 años).

Incluso en las 35 virutas que fueron fechadas, se presentaron algunas de las anomalías en los anillos antes mencionadas. En la inspección de 1,861 anillos en estas 35 virutas, se encontraron 355 anomalías, que representan un 19% del total de anillos analizados. La anomalía más frecuentemente encontrada resultó ser la presencia de bandas intranuales en madera temprana (15.1%), seguida en menor porcentaje por las bandas intranuales en madera tardía (1.7 %), anillos difusos (1.0 %), microanillos (0.4 %), y anillos ausentes (0.1 %). Un anillo ausente significa que el árbol en ese año no tuvo crecimiento alguno, en el presente estudio dichos anillos fueron encontrados en los años 1998 y 1983 en dos árboles distintos.

Tabla 1. Anomalías presentes en los anillos de crecimiento de *Pinus oocarpa* en el sitio de estudio.

Número de virutas	Anillos (n = 100%)	Anillos falsos en madera temprana (%)	Anillos falsos en madera tardía (%)	Anillos difusos (%)	Micro anillos (%)	Total de anillos con problemas (%)
35	1861	15.9	1.7	1.0	0.4	19.0

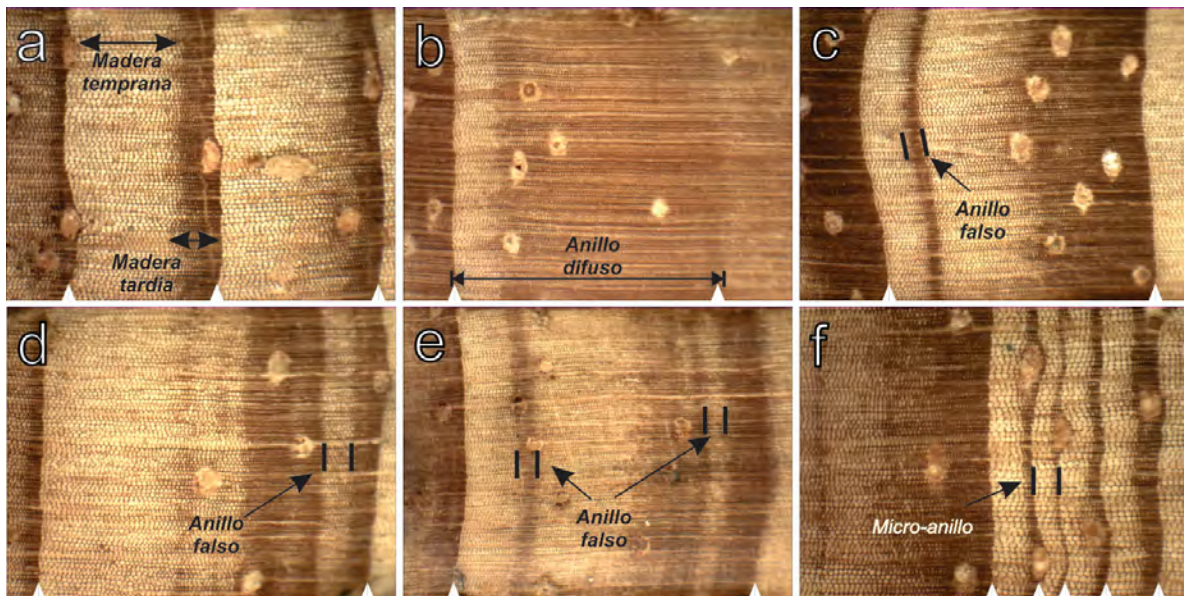


Figura 3. Anomalías en los anillos de crecimiento de *Pinus oocarpa*: los triángulos blancos en la parte inferior de cada fotomicrografía indican la delimitación de cada anillo anual. a) anillos de crecimiento normales con madera temprana y tardía bien delimitada, b) anillo de crecimiento difuso, c) banda intranual en madera temprana, d) banda intranual en madera tardía, e) bandas intranuales en madera temprana y tardía, f) micro-anillo. Los anillos falsos se identifican como aquellas transiciones de madera temprana a tardía o viceversa, en donde no existe una delimitación abrupta en el tamaño de las traquéidas.

Cronología y estadísticas descriptivas

La extensión de la cronología es de 119 años, iniciando en 1890 y terminando en el 2008, concentrándose el mayor número de muestras de 1967 al 2004 (Figura 4). Las estadísticas básicas de la cronología indican el potencial de esta especie en estudios dendrocronológicos futuros: la sensibilidad media fue de 0.24, lo que indica una alta variación interanual en las series de anchuras de anillos, y es indicadora de la existencia de factores que limitan el crecimiento en esta especie de pino tropical. Así mismo, la cronología presenta una autocorrelación de primer orden de 0.24, lo que nos indica que el crecimiento de un año en esta especie está condicionado ligeramente por factores del año anterior. Los árboles de *Pinus oocarpa* comparten además una fuerte señal común de crecimiento en el sitio de estudio, como lo indican el alto porcentaje de variación del primer componente principal de todas las series estandarizadas (43.4 %) y el alto valor de inter correlación entre series ($r = 0.6$). La cronología es lo suficientemente robusta, con un número adecuado de muestras del año 1950 al presente, como lo indica el valor obtenido de 0.85 de la señal expresada de la población (EPS).

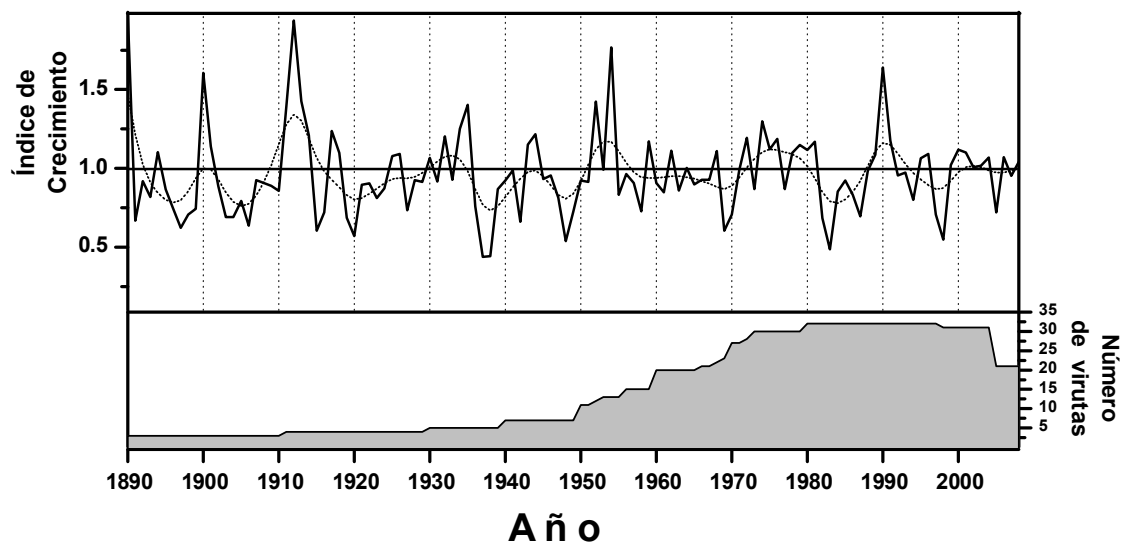


Figura 4. Cronología residual y número de muestras de *Pinus oocarpa*. La línea punteada es un spline suavizado “smoothing spline” de 10 años, ajustado a la serie de índices de crecimiento para acentuar la variación decadal (Cook y Peters 1981).

Análisis entre clima y crecimiento

El análisis de correlación entre el clima y el crecimiento de *Pinus oocarpa* indica una influencia positiva de la precipitación en las estaciones invierno y primavera, siendo las correlaciones máximas en los meses de diciembre ($r = 0.36$, $p = 0.026$), enero ($r = 0.38$, $p = 0.019$) y junio ($r = 0.46$, $p = 0.003$) (Figura 5). Los campos de correlación en la Figura 6a para el periodo diciembre a junio, indican una fuerte relación positiva entre el crecimiento de *Pinus oocarpa* con la precipitación del centro y sur de México, extendiéndose en menor grado hacia Guatemala y Centroamérica. La temperatura máxima se correlacionó negativamente al inicio del verano únicamente en el mes de julio ($r = 0.51$, $p = 0.001$), esta relación se extiende igual que la precipitación desde el centro de México hasta Guatemala (Figura 6b). En el caso de la temperatura mínima la correlación fue negativa también, extendiéndose en las estaciones de verano y otoño, presentando correlaciones máximas en los meses de junio ($r = 0.47$, $p = 0.003$), julio ($r = .36$, $p = 0.025$) y septiembre ($r = 0.38$, $p = 0.019$). La extensión de la correlación con la temperatura mínima fue menor que la precipitación y la temperatura máxima, ya que estuvo focalizada solamente en la región de Los Tuxtlas y en algunas zonas en la península de Yucatán y sur de Chiapas (Figura 6c).

Correlación con fenómenos climatológicos a gran escala

Las correlaciones con los índices climatológicos a gran escala mostradas en la Figura 7, indican que el crecimiento de *Pinus oocarpa* está influido de manera significativa por fenómenos localizados principalmente en el océano Pacífico, y en menor grado por el océano Atlántico. Las correlaciones positivas con el Índice de Oscilación del Sur en los meses del año anterior y actual de crecimiento, indican una influencia del fenómeno “El Niño” en el crecimiento de *Pinus oocarpa*; la correlación más intensa ocurre en el periodo de julio del año anterior de crecimiento a Mayo del año actual (Figura 7). Así mismo, el crecimiento de *Pinus oocarpa* se encuentra influenciado de forma negativa por la Oscilación Decadal del Pacífico, como lo indica las correlaciones negativas en casi todos los meses (Figura 7); siendo el periodo de mayor correlación de noviembre del año anterior de crecimiento a marzo del actual. La Oscilación Multidecadal del Atlántico se relacionó de manera positiva con *Pinus oocarpa*, principalmente con los meses del año anterior de

crecimiento, mostrando las mayores correlaciones de junio a agosto del año anterior de crecimiento. La influencia del océano Pacífico y Atlántico en el crecimiento de *Pinus oocarpa*, es confirmada de forma directa por los resultados de los campos de correlación mostrados en la Figura 8. Los campos fueron generados a partir de correlacionar la cronología de *Pinus oocarpa*, con las anomalías de temperatura superficial del océano para el periodo de mayor correlación obtenido con los índices climatológicos, el cual fue junio del año anterior de crecimiento a marzo del año actual.

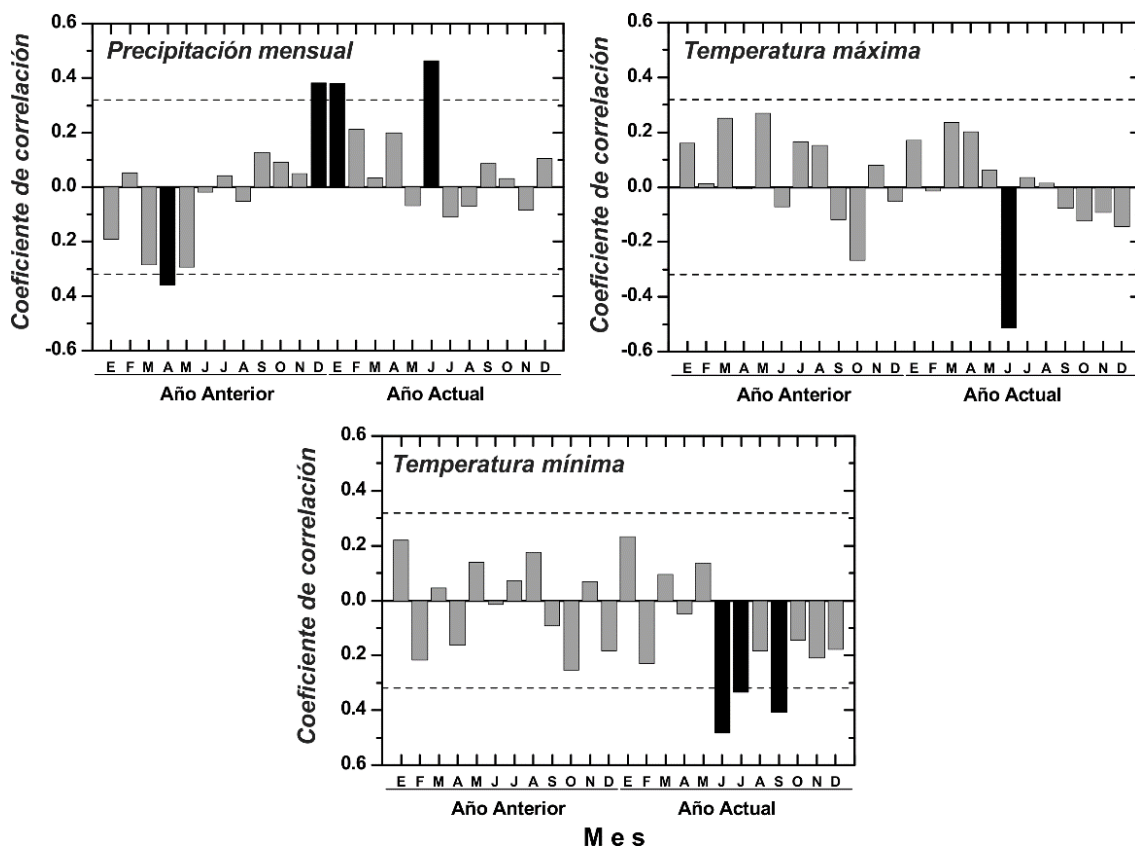


Figura 5. Coeficiente de correlación de Pearson del índice de crecimiento de *Pinus oocarpa* con datos climáticos de la estación Cuatotolapan (precipitación mensual, temperatura mínima y temperatura máxima). Los análisis fueron calculados con datos de 1967-2004. Las barras de color negro indican aquellas correlaciones que son significativas ($p < 0.05$). Las líneas discontinuas indican dicho nivel de significancia.

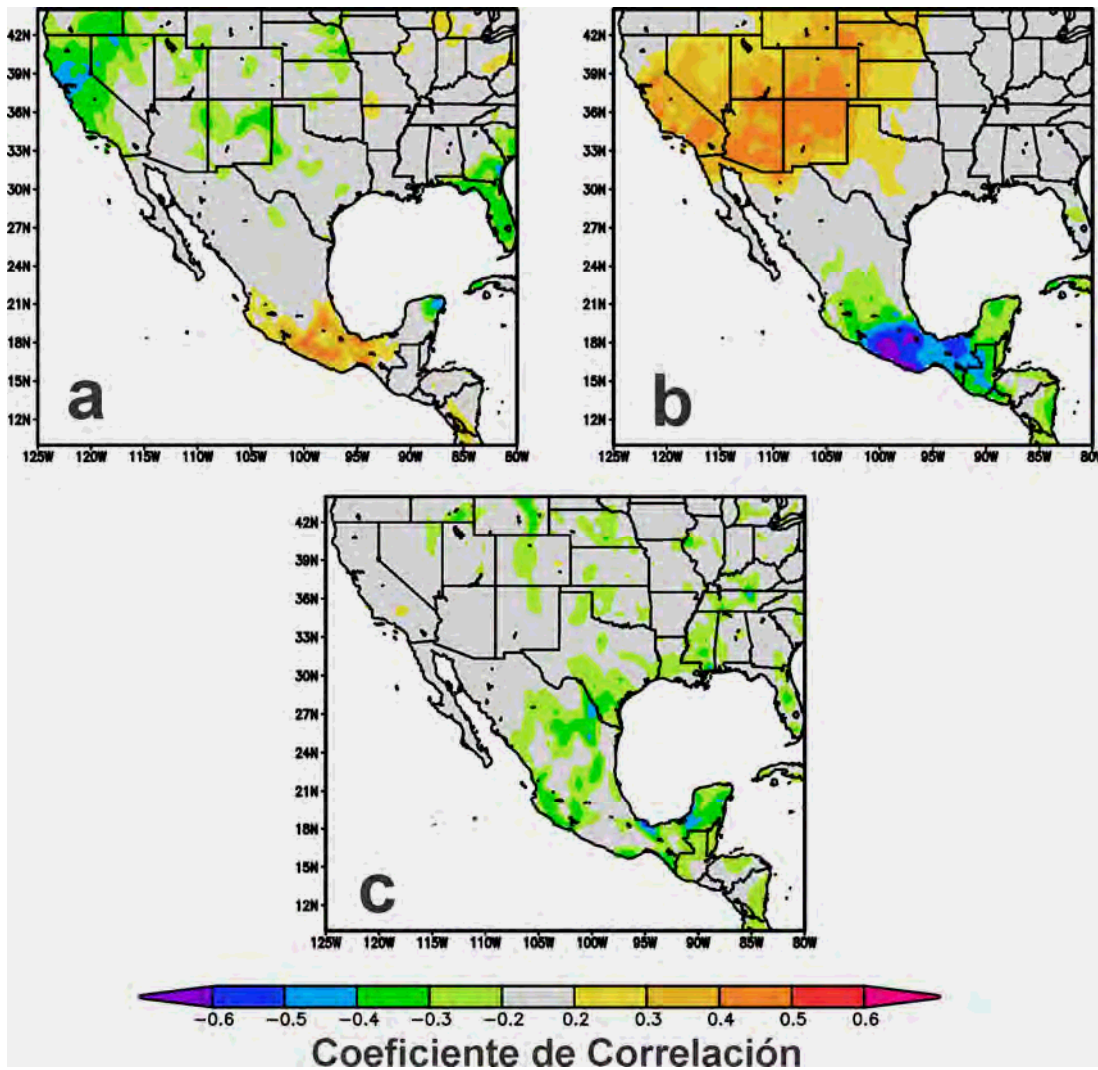


Figura 6. Campos de correlación entre cronología de *Pinus oocarpa* y variables climáticas, a) precipitación total diciembre-junio y b) temperatura máxima promedio del mes de junio y c) temperatura mínima promedio julio-septiembre. El periodo de todos los análisis fue de 1967-2004.

Los campos de correlación muestran una extensa relación negativa con la región este del Pacífico ecuatorial, la cual está asociada al fenómeno de “El Niño”, y es mejor conocida como la lengua fría “ENSO” (Philander, 1990). Así mismo, se muestra una asociación negativa con la región del Pacífico norte, y otra positiva de menor intensidad con la región del Atlántico norte; ambos patrones muestran coherencia con las estructuras espaciales de

la Oscilación Decadal del Pacífico, y la Oscilación Multidecadal del Atlántico, respectivamente.

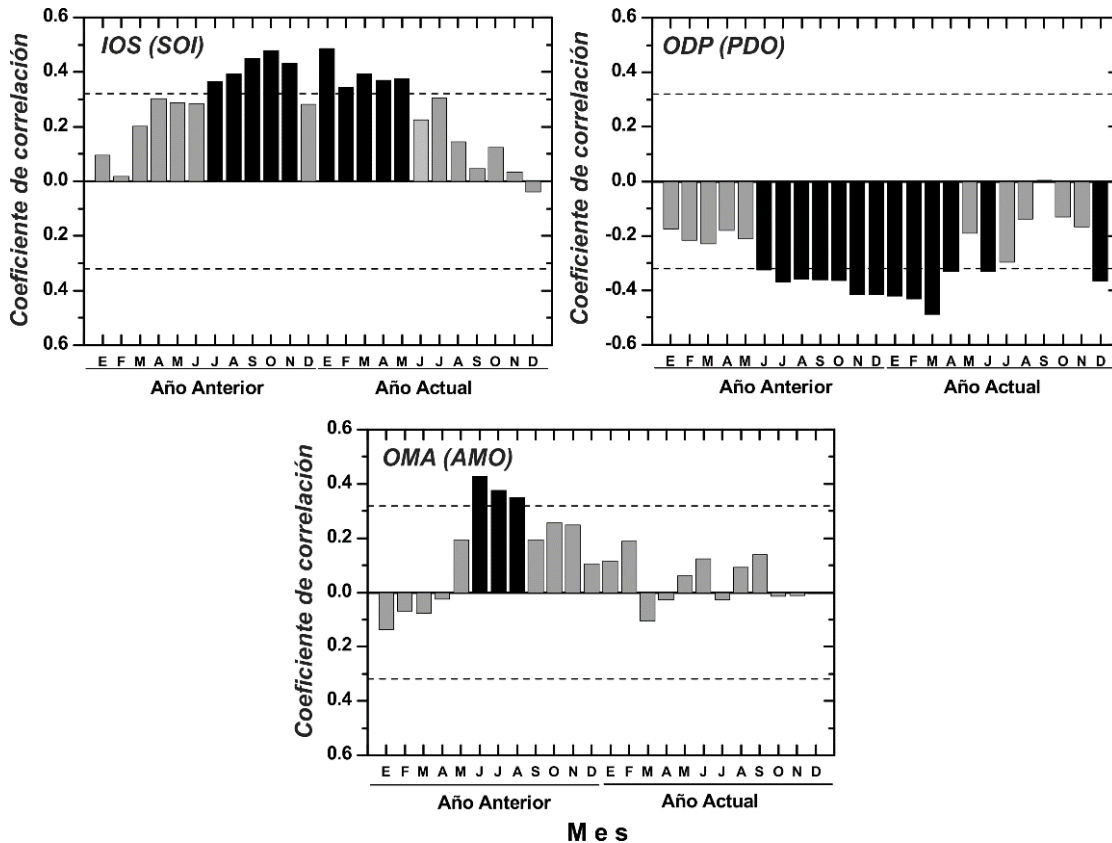


Figura 7. Coeficiente de correlación de Pearson del índice de crecimiento de *Pinus oocarpa* con índices de fenómenos climatológicos a gran escala (Índice de Oscilación del Sur, Oscilación Decadal del Pacífico, y Oscilación Multidecadal del Atlántico). Los análisis fueron calculados con datos de 1967-2004. Las barras de color negro indican aquellas correlaciones que son significativas ($p < 0.05$). Las líneas discontinuas indican dicho nivel de significancia.

La Figura 9 muestra los campos de correlación generados a partir de la relación entre *Pinus oocarpa* y las anomalías de temperatura superficial del océano en diferentes periodos estacionales. Los campos indican diferencias tanto en los patrones como en las intensidades de las correlaciones, en las diferentes estaciones analizadas. En verano del año anterior de crecimiento (Figura 9a), se observa una correlación positiva en las regiones del Pacífico y Atlántico norte (región PDO, AMO), y correlación negativa con la región este del Pacífico

ecuatorial (región “El Niño”). En otoño del año anterior de crecimiento, se intensifica la correlación positiva en el Pacífico ecuatorial y la negativa en el Pacífico norte, disminuyendo ligeramente la correlación en el Atlántico norte (Figura 9b). Posteriormente, en invierno del año anterior de crecimiento se mantiene la intensidad de las correlaciones en el Pacífico norte y ecuatorial, desapareciendo la relación con el Atlántico norte (Figura 9c). En primavera del año actual de crecimiento disminuye la intensidad de las correlaciones en el Pacífico norte y ecuatorial; y aparece una correlación negativa en el Caribe y una positiva en el Golfo de México (Figura 9d).

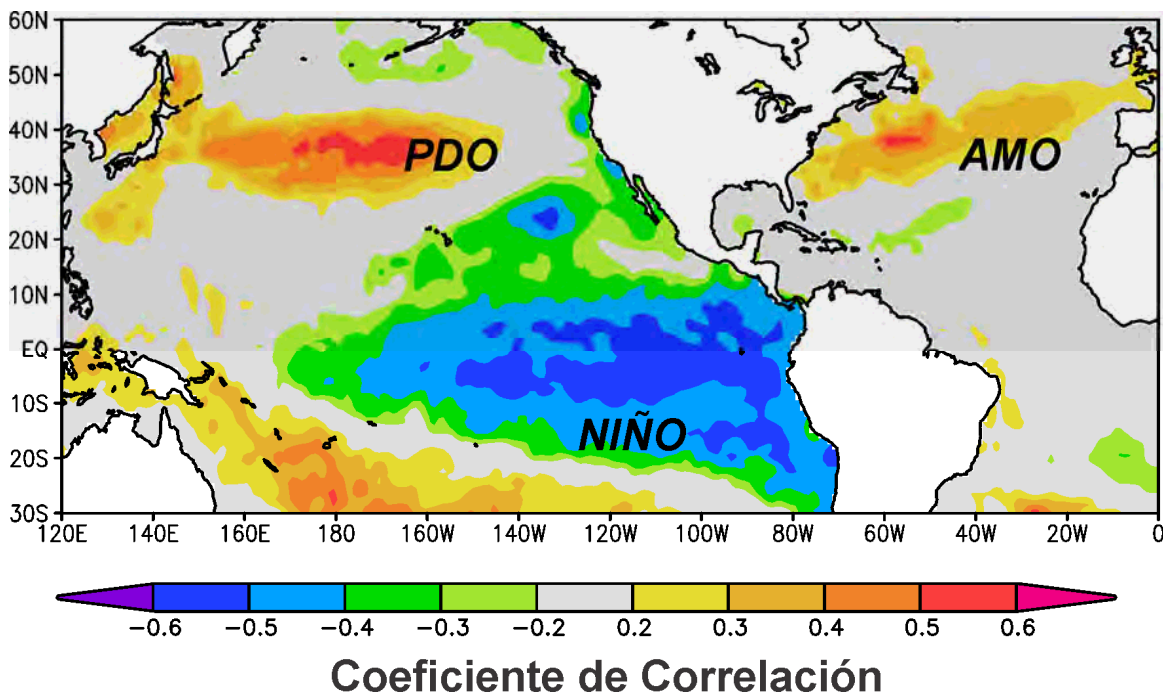


Figura 8. Campos de correlación entre la cronología residual de *Pinus oocarpa* y la temperatura oceánica media superficial para el periodo de junio al año anterior de crecimiento a marzo del año actual de crecimiento (SSTs; Rayner et al., 2003). El análisis espacial comprende las regiones norte y ecuatorial del océano Pacífico, y la región norte de océano Atlántico. El periodo de análisis comprende de 1967 a 2004. En negro se indican las diferentes regiones asociadas a los diferentes fenómenos climatológicos a gran escala: Niño, PDO, y AMO.

Relación entre fenómenos climatológicos a gran escala, clima local y clima regional

El crecimiento de *Pinus oocarpa* se encuentra claramente influenciado por los océanos Pacífico y Atlántico; como lo indicaron las correlaciones con los índices climatológicos (Figura 7), y los campos de correlación con las anomalías superficiales de temperatura (Figura 8 y 9). Sin embargo, surge la pregunta: ¿de qué forma se relaciona éstas regiones oceánicas con el crecimiento de *Pinus oocarpa*?

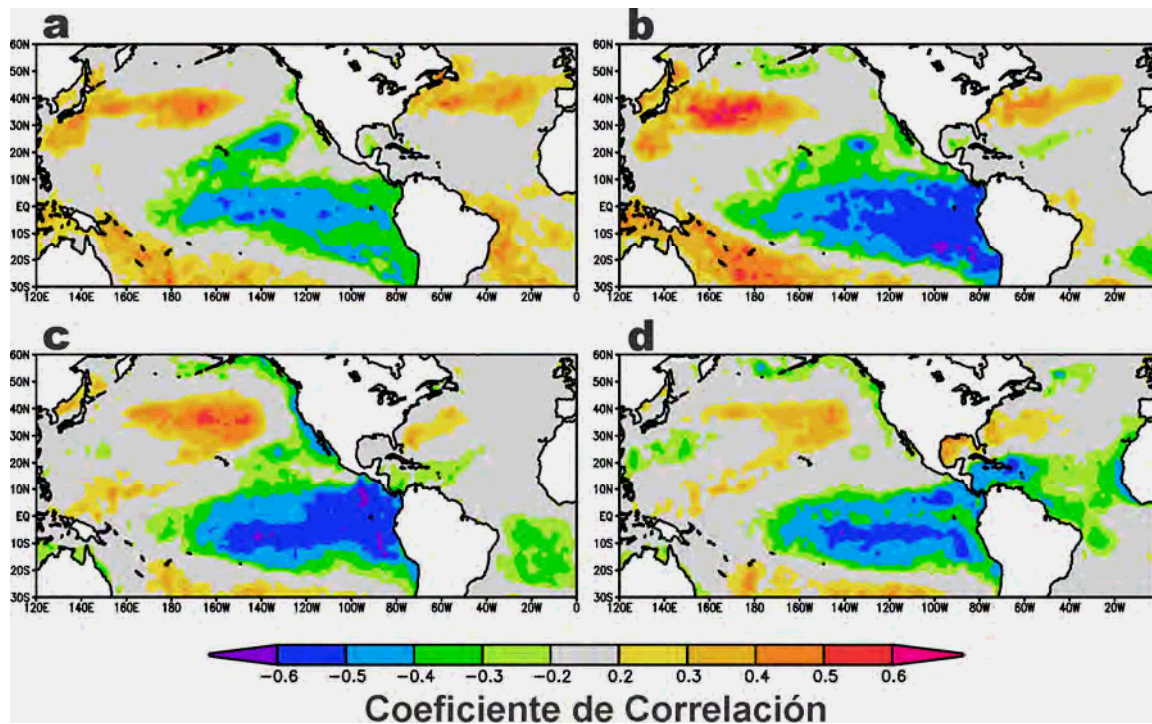


Figura 9. Campos de correlación entre la cronología residual de *Pinus oocarpa* y la temperatura oceánica media superficial (SSTs; Rayner et al., 2003) para las estaciones: a) verano del año anterior de crecimiento, b) otoño del año anterior de crecimiento, c) invierno del año anterior de crecimiento, y d) primavera del año actual de crecimiento. El análisis espacial comprende las regiones norte y ecuatorial del océano Pacífico, y la región norte de océano del océano Atlántico. El periodo de análisis comprende de 1967 a 2004.

La influencia del océano Pacífico y Atlántico en el crecimiento de *Pinus oocarpa*, se explica a través de la influencia que ejercen ambas regiones del océano en las condiciones climáticas locales, las cuales tienen un efecto sobre el crecimiento de esta especie de pino

tropical. La Tabla 2 indica que a nivel local el crecimiento de *Pinus oocarpa* se encuentra influenciado de manera positiva por la precipitación del periodo diciembre – junio ($r = 0.561$, $p = 0.001$), y de manera negativa por la temperatura máxima de junio ($r = 0.509$, $p = 0.001$), y la temperatura mínima junio a diciembre ($r = -0.414$, $p = 0.01$). Estas variables climáticas locales se relacionan de diferente forma e intensidad con los índices climatológicos asociados a diferentes fenómenos climatológicos a gran escala (Tabla 2).

El Índice de Oscilación del Sur asociado a la región del pacífico ecuatorial y al fenómeno El Niño para el periodo diciembre-mayo, se correlaciona de manera significativa con la precipitación ($r = 0.362$, $p = 0.025$) y la temperatura mínima ($r = -0.399$, $p = 0.013$), pero no con la temperatura máxima ($r = -0.262$, $p = 0.112$). La influencia de El Niño en la precipitación para el periodo diciembre-junio no se restringe solamente a la región de los Tuxtlas, sino se extiende por toda la región centro-sur de México (Figura 10a). En el caso de la temperatura máxima de junio la influencia de El Niño se extiende por todo el sureste de México (Figura 10b). La influencia de El Niño en la temperatura mínima para el periodo junio-diciembre es más de tipo local, ya que no está focalizada en alguna zona concreta del país (Figura 10c).

La Oscilación Multidecadal del Atlántico asociada a la región del Atlántico norte, se correlaciona de igual forma de manera significativa tanto con la precipitación ($r = 0.46$, $p = 0.004$), como con la temperatura máxima ($r = -0.393$, $p = 0.015$) y la temperatura mínima ($r = -0.504$, $p = 0.001$). La influencia del Atlántico en la precipitación para el periodo diciembre-junio se extiende por el sur y sureste de México alcanzando el norte de Guatemala (Figura 11a); la influencia en la temperatura máxima de junio se extiende por el sureste, Península de Yucatán, alcanzando el norte de Guatemala y Belice (Figura 11b). La influencia en la temperatura mínima para el periodo junio-diciembre se presentó de forma local solamente en la región de Los Tuxtlas (Figura 11c).

La Oscilación Decadal del Pacífico no se correlaciona significativamente con ninguna variable climática local. Sin embargo, si se correlaciona de forma significativa con el Índice de Oscilación del Sur ($r = -0.574$, $p = 0.001$). Esta asociación entre SOI y PDO es

congruente, ya que se conoce que la extensión e intensidad con que influye El Niño en el clima, depende de los cambios interdecadales de la Oscilación Decadal del Pacífico (Gershunov y Barnett, 1998). Es decir, dependiendo en qué fase se encuentre la PDO, serán mayores o menores los efectos que ejercerá el fenómeno El Niño en el clima de una región determinada

Tabla 2. Matriz de correlación de *Pearson* mostrando las relaciones de la cronología con las variables climáticas y los índices de fenómenos climatológicos a gran escala. Valores entre paréntesis indican el valor de *p*.

	CRO	PPT	TMAX	TMIN	SOI	PDO	AMO
CRO	-						
PPT	0.561 (0.001)	-					
TMAX	-0.514 (0.001)	-0.705 (0.001)	-				
TMIN	-0.414 (0.01)	-0.47 (0.003)	0.509 (0.001)	-			
SOI	0.509 (0.001)	0.362 (0.025)	-0.262 (0.112)	-0.399 (0.013)	-		
PDO	-0.483 (0.002)	-0.099 (0.553)	-0.019 (0.912)	-0.042 (0.802)	-0.574 (0.001)	-	
AMO	0.49 (0.002)	0.46 (0.004)	-0.393 (0.015)	-0.504 (0.001)	0.383 (0.018)	-0.219 (0.186)	-

CRO = Cronología de *Pinus oocarpa*, PPT = Precipitación total (Dic-Jun), TMAX = Temperatura máxima promedio (Jun), TMIN = Temperatura mínima promedio (Jun-Dic), SOI = Índice de Oscilación del Sur (Sep-May), PDO = Oscilación Decadal del Pacífico (Oct-Mar), AMO = Oscilación Multidecadal del Atlántico.

La Figura 12 ilustra gráficamente las relaciones entre el crecimiento, el clima, y los fenómenos climatológicos a gran escala. Los menores crecimientos de *Pinus oocarpa* ocurren cuando existe una disminución considerable de la precipitación en el periodo diciembre – junio, y un incremento en la temperatura mínima en el periodo junio-diciembre, como ocurre en los años 1969, 1983, 1987, y 1998 (años señalados con líneas verticales a lo largo de la Figura 10a, 10b, 10c). Estas condiciones climáticas asociadas a menor crecimiento, ocurren en años donde se presentan valores muy bajos del Índice de Oscilación del Sur, los cuales indican episodios intensos de la fase cálida del fenómeno El

Niño. A su vez, estos años Niño de menor crecimiento coinciden con valores altos (fase positiva-cálida, en gris) de la Oscilación Decadal del Pacífico (Figura 12d), y valores bajos (fase negativa-fría, en gris) de la Oscilación Multidecadal del Atlántico (Figura 12e). Esto concuerda muy bien con lo reportado por Méndez y Magaña (2010), en donde fases frías de la AMO y fases calientes de PDO, están asociadas a la presencia de sequías en el centro y sur de México.

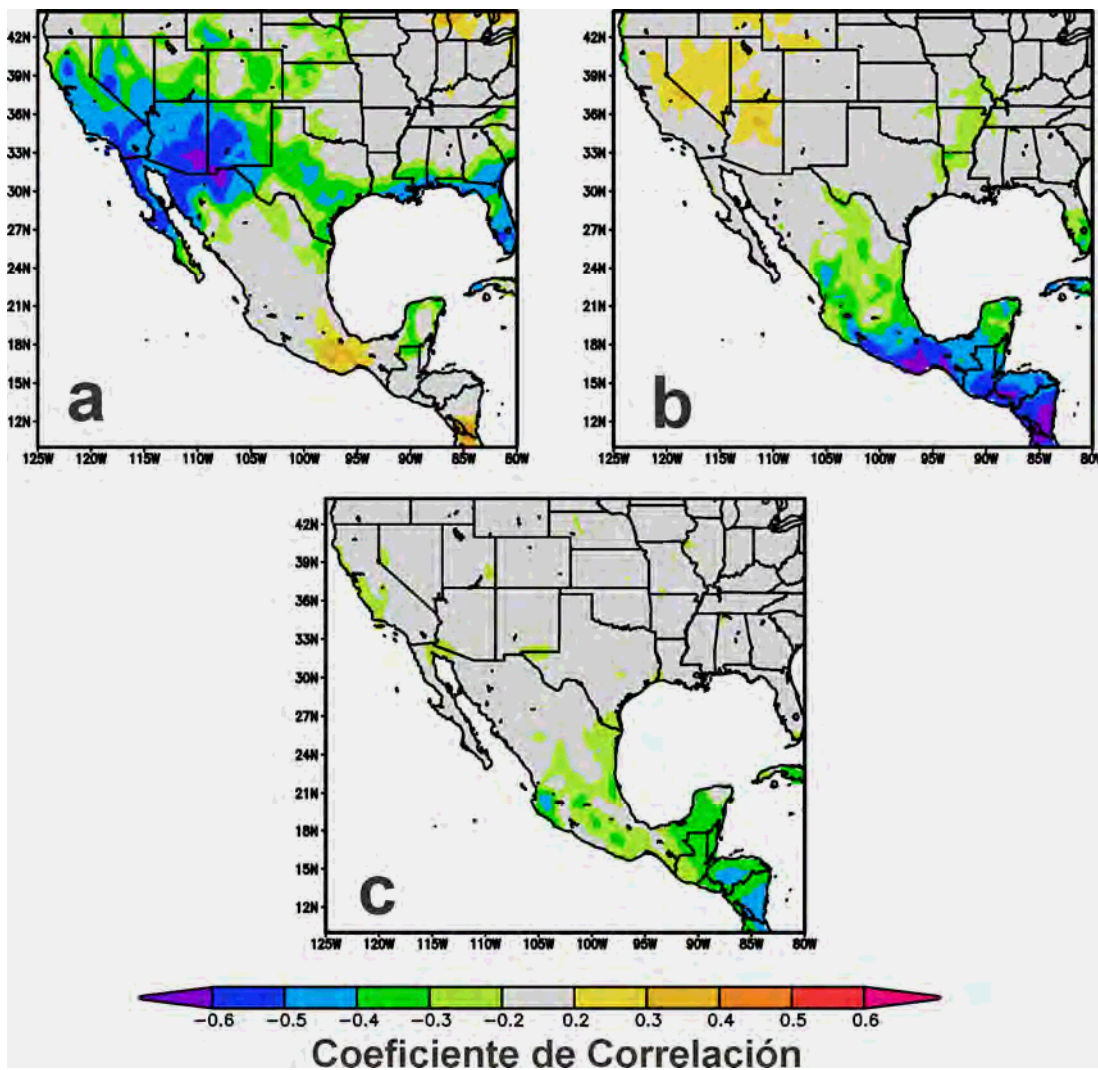


Figura 10. Campos de correlación entre el Índice de Oscilación del Sur (SOI) para el periodo invierno primavera (diciembre – mayo) y variables climáticas, a) precipitación total diciembre-junio y b) temperatura máxima promedio del mes de junio y c) temperatura mínima promedio junio-septiembre. El periodo de todos los análisis fue de 1967-2004.

Correlación con cronologías del centro y sur de México

La cronología de *Pinus oocarpa* se relaciona de forma positiva con cronologías de otras especies de coníferas del centro y sur del país (Figura 13). Las mayores correlaciones y las cuales fueron significativas a una $p \leq 0.05$, se presentaron en los sitios de alta montaña más cercanos a la región de Los Tuxtlas (este del Eje Neovolcánico y al norte en la Sierra Madre del Sur) con la especie *Pseudotsuga menziesii*. El valor más alto de correlación se presentó en la localidad de Cuauhtémoc La Fragua en el estado de Puebla ($r = 0.46$, $p = 0.008$); seguido por los sitios Orquideria en Oaxaca, y Villarreal en Tlaxcala con valores de correlación de 0.42 ($p = 0.016$) y 0.40 ($p = 0.021$), respectivamente. Las cronologías más alejadas de Los Tuxtlas en la parte central del Eje Neovolcánico, presentaron valores de correlación menores; presentándose ahí el valor más bajo de correlación, en la cronología de Teotihuacán perteneciente a la especie *Taxodium mucronatum* ($r = 0.10$, $p = 0.578$). La asociación del crecimiento de *Pinus oocarpa* con otras especies de pinos disminuye hacia el sureste; como lo indica los bajos valores de correlación de las cronologías de Rancho Nuevo en Chiapas ($r = 0.31$, $p = 0.075$), y la de Chiquimula en Guatemala ($r = 0.20$, $p = 0.250$).

Proyección de crecimiento en escenarios de cambio climático

Condiciones climáticas en 2080-2099

Los tres modelos de circulación general (CSIROMK₃, ECHAM₅, HadGEM₁) indican para el escenario A₂ un incremento mensual promedio de 4.6 °C para la región de los Tuxtlas (Figura 14). Analizados de forma individual, el modelo que presentó las condiciones más cálidas fue el HadGEM₁, con un valor promedio mensual de 6.1 °C, seguido de los modelos ECHAM₅ y CSIROMK₃ con valores de 4.6 °C y 3.1 °C, respectivamente. El periodo con mayor incremento de temperatura en los tres modelos es de mayo a agosto (3.7 °C a 8.8 °C). El mayor aumento de temperatura futuro fue reportado por el modelo HadGEM₁ para los meses de julio (8.5 °C) y agosto (8.8 °C).

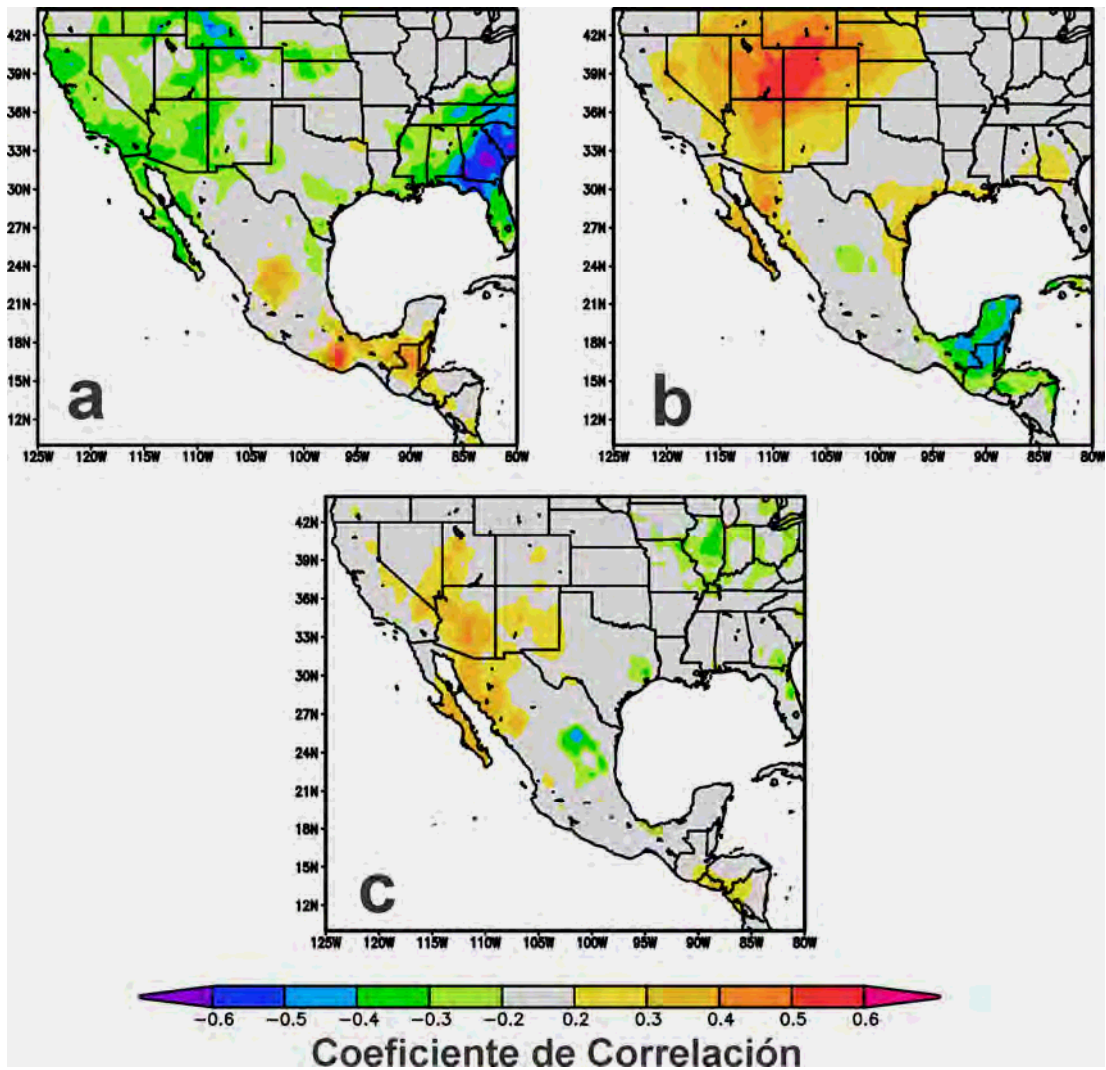


Figura 11. Campos de correlación entre la Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO) para el periodo de verano del año anterior de crecimiento (junio - agosto) y variables climáticas, a) precipitación total diciembre-junio y b) temperatura máxima promedio del mes de junio y c) temperatura mínima promedio junio-septiembre. El periodo de todos los análisis fue de 1967-2004.

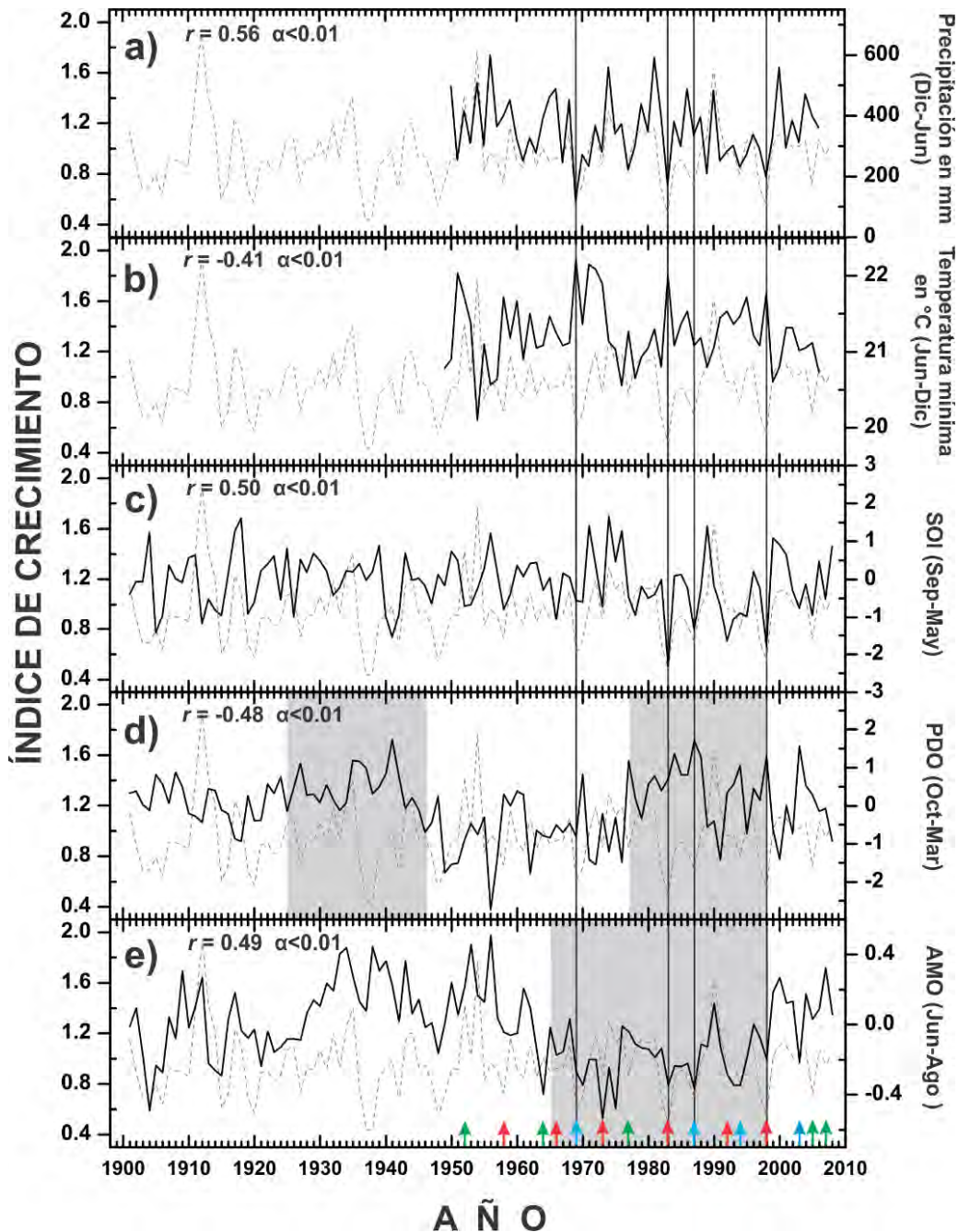


Figura 12. Asociación entre cronología de *Pinus oocarpa* (línea discontinua) y series climáticas (línea sólida). a) precipitación total diciembre-junio, b) temperatura mínima promedio junio-diciembre, c) Índice de Oscilación del Sur (SOI; Ropelewski y Jones, 1987), d) Oscilación Decadal del Pacífico (PDO; Mantua *et al.*, 1997), y e) Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO; Enfield *et al.*, 2001). Las flechas indican para el SOI eventos “Niño”, y el color la intensidad de dichos eventos: rojo-eventos intensos, verde-eventos moderados, azul-eventos ligeros. En la parte superior izquierda de cada gráfica se muestra el coeficiente de correlación de Pearson entre series para el intervalo de 1967-2004. Las zonas en gris indican fase fría de la AMO y fase cálida de la PDO. Las líneas verticales indican años de muy poco crecimiento asociados a fases frías de AMO y cálidas PDO, en años “El Niño”.



Figura 13. Coeficiente de correlación de Pearson de la cronología residual de *Pinus oocarpa* en los Tuxtlas, con cronologías desarrolladas para el centro y sur de México, además de una cronología en Guatemala. Los asteriscos indican las correlaciones significativas a ($p < 0.05$). Entre paréntesis se indica la especie a la que corresponde la cronología: PIMZ = *Pinus montezumae* PSME = *Pseudotsuga menziesii* y TAMU = *Taxodium mucronatum*, PLOO = *Pinus oocarpa*. El periodo del análisis es de 1967-1998. Los datos de las cronologías cercanas a *Pinus oocarpa*, fueron obtenidos del Banco Internacional de Anillos de Crecimiento Arbóreo [http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/treering.html]. La cronología de Chiquimula, Guatemala fue proporcionada por Julián Cerano de INIFAP (Cerano-Paredes *et al.*, 2008)

Los escenarios A2 de precipitación presentaron de manera general mayores disimilitudes que los de escenarios para la temperatura (Figura 14). Por ejemplo, CSIROMK3 presentó principalmente desviaciones negativas de la media en todos los meses (excepto diciembre), siendo los valores más bajos en el periodo de mayo a agosto (-9.3 a -15.3 mm/mes). En el modelo ECHAM5, las desviaciones de la media oscilaron de manera negativa, en el periodo de diciembre a julio (-2.8 a -22.7 mm/mes), a positivas en el periodo

de agosto a noviembre (5.7 a 56.5 mm/mes). En el caso del modelo HadGEM1, éste presentó desviaciones de la media negativas, solamente en el periodo de junio a septiembre (-23.2 a -35.1 mm/mes), y positivas en el resto de los demás meses (0.6 a 38 mm/mes). En el escenario A2 las mayores desviaciones de la media, tanto positivas como negativas las presentó el modelo HadGEM1 en los meses de julio (-35.1 mm/mes) y octubre (34.5 mm/mes).

Los valores de desviaciones de la media en temperatura en los escenarios B1 fueron más optimistas y menos extremos que los predichos para los escenarios A2 (Figura 15). En el escenario B1, los tres modelos de circulación general indican un incremento mensual promedio de 2.7°C para la región de los Tuxtlas.

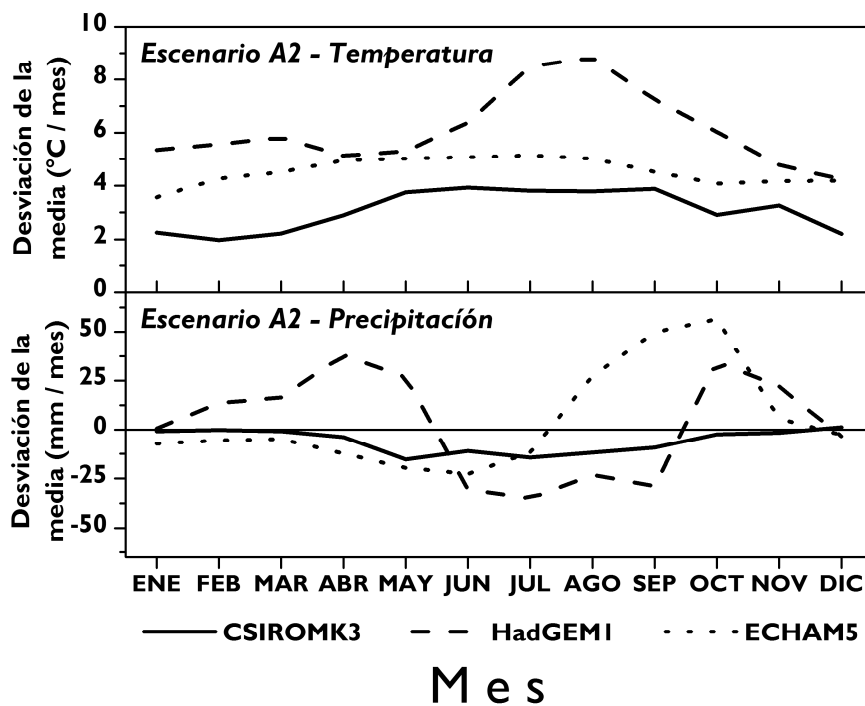


Figura 14. Predicciones de tres modelos de circulación general, de escenario A2 para el 2080-2099, para temperatura (parte superior) y precipitación (parte inferior). Las desviaciones de la media de ambas variables climatológicas son con referencia al periodo normal de 1961 a 1990.

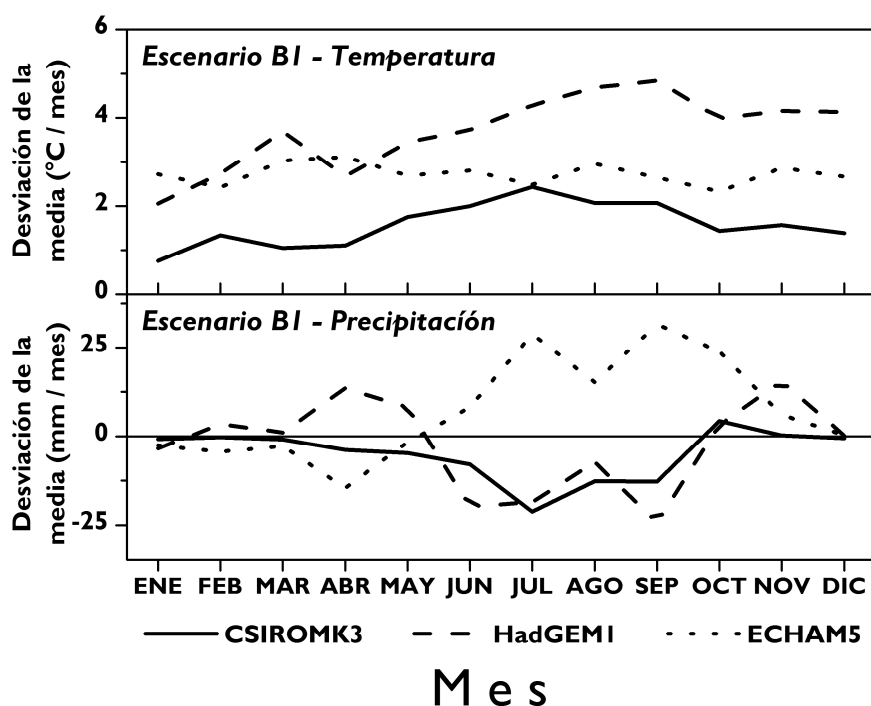


Figura 15. Predicciones de tres modelos de circulación general, de escenario B1 para el 2080-2099, para temperatura (parte superior) y precipitación (parte inferior). Las desviaciones de la media de ambas variables climatológicas son con referencia al periodo normal de 1961 a 1990.

De la misma forma que en los escenarios A2, el modelo HadGEM1 resultó ser el más cálido, con un valor promedio mensual de 3.7°C, seguido de los modelos ECHAM5 y CSIROMK3 con valores de 2.7°C y 1.6°C, respectivamente. El mayor calentamiento en los escenarios B1 ocurre en los periodos de mayo a septiembre en los modelos CSIROMK3 y HadGEM1, y de marzo a abril en el modelo ECHAM5.

De la misma forma que en los escenarios A2 de precipitación, los escenarios B1 presentan mayores disimilitudes que los escenarios para temperatura (Figura 15). Los modelos CSIROMK3 y HadGEM1 presentan principalmente desviaciones negativas de la media en el periodo de junio a septiembre, con un rango de valores que va de -7.2 a -24.2 mm/mes. En el caso del modelo HadGEM1, también se pueden observar desviaciones

positivas de la media en los periodos de octubre a diciembre (0.3 a 24 mm/mes), y de febrero a mayo (3.4 a 8.1 mm/mes). El modelo ECHAM5 presenta desviaciones positivas de la media en el periodo comprendido de junio a octubre (15.1 a 28.8 mm/mes), y desviaciones negativas de la media en el periodo de enero a mayo (-1.7 a -14.5 mm/mes).

Predicción del crecimiento en 2080-2099

Los mejores predictores de crecimiento de *Pinus oocarpa* en el modelo de regresión fueron la precipitación acumulada de los meses diciembre, enero, febrero y junio (*DEFJ*), así como la temperatura promedio de los meses junio, julio, y septiembre (*JJS*). Utilizando estas dos variables, el modelo de regresión final resultó ser:

$$\text{Indice de Crecimiento} = 4.11 + 0.00131 \times \text{Precipitación DEFJ} - 0.150 \times \text{Temperatura mínima JJS.}$$

El modelo de regresión fue altamente significativo, explicando el 55.1% de la variación del crecimiento en *Pinus oocarpa* ($R^2 = 0.551$, $F = 21.49$, $df = 37$, $p = 0.0001$). Los factores de inflación de la varianza en ambas variables fueron muy cercanos a 1 (1.106), lo que indica que el modelo de regresión ajustado no presenta problema alguno de multicolinealidad. Los residuos del modelo de regresión presentan un comportamiento adecuado como se muestra en la Figura 16. La gráfica de probabilidad normal y el histograma de frecuencias indican una distribución normal de los residuos (Figura 15b y 15a), lo cual fue confirmado por el resultado de una prueba Kolmogorov-Smirnov ($KS = 0.073$, $df=38$, $p = 1$). El patrón de dispersión de los residuos indican una varianza homogénea, además de no mostrar valores atípicos extremos “outliers” (Figura 16c). El patrón de dispersión aleatorio de residuos en la Figura 16c, señala que no existe correlación entre residuales que indique un problema de independencia. La ausencia de un problema de correlación serial en los residuos (autocorrelación), fue corroborado por el resultado obtenido en la prueba de independencia de Durbin-Watson ($DW = 1.65$, $p = 0.01$) (Durbin y Watson, 1950). La validación del modelo de regresión fue satisfactoria como lo indicó el valor de 0.452 del coeficiente de determinación predicho. El adecuado comportamiento de

los residuos y el resultado de la validación indican que el modelo de regresión es válido y puede ser empleado fuera del periodo de ajuste para predecir el crecimiento en el futuro.

Las estimaciones de crecimiento empleando las condiciones climáticas futuras en 2080-2099 para escenarios A2 y B1, varían considerablemente entre modelos (Tabla 3). En un extremo se encuentra el modelo HadGEM1, el cual proyecta las condiciones climáticas más extremas, que consistieron en una reducción del 7.9% en la precipitación *DEFJ*, y un incremento de la temperatura mínima promedio *JJS* del 32%, estas condiciones proyectan una reducción del crecimiento en *Pinus oocarpa* del 100% en el escenario A2. En el otro extremo se encuentra el modelo ECHAM5, el cual presenta condiciones climáticas menos extremas para el crecimiento, y el cual estima una reducción del crecimiento del 40.9% en el escenario B1, en este modelo se proyecta un incremento de tan solo 0.7% en la precipitación *DEFJ*, así como un incremento del 32% en la temperatura mínima promedio *JJS*. La reducción del crecimiento en base al promedio de las condiciones climáticas proyectadas por los tres modelos de circulación general de muestran al final de la tabla 3, e indican una reducción del crecimiento de *Pinus oocarpa* del 85.6% para el escenario A2, y del 48.2% para escenarios B1.

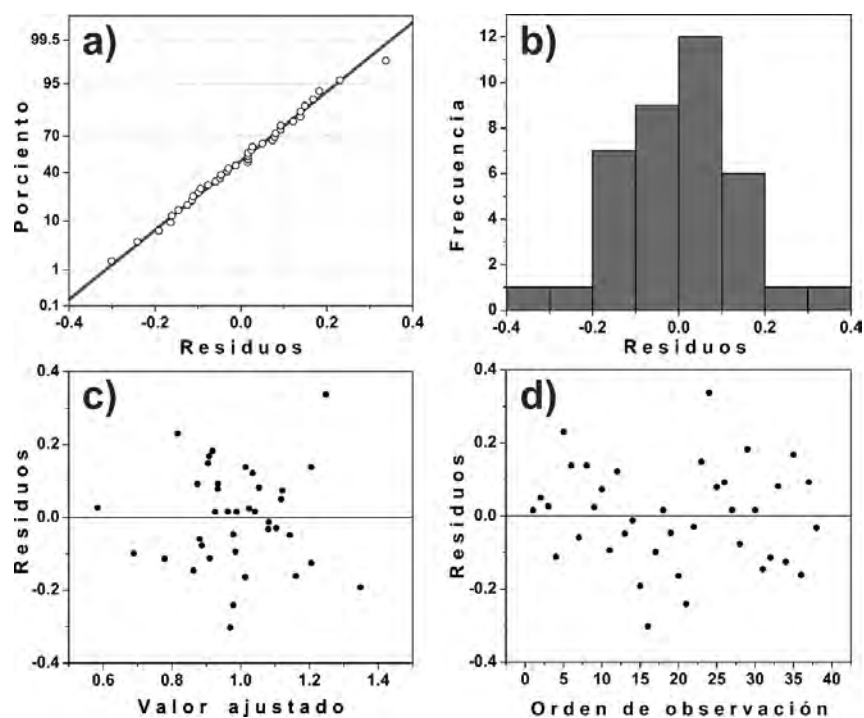


Figura 16. Gráficas de residuos del modelo de regresión ajustado. a) gráfica de probabilidad normal, b) histograma de frecuencia, c) gráfica de residuos vs valor ajustado, y d) gráfica de residuos vs orden de observación

Tabla 3. Porcentaje de cambio en crecimiento de *Pinus oocarpa* (en por ciento), precipitación del acumulada para diciembre, enero, febrero y junio (PPT DEFJ), y temperatura mínima promedio para junio, julio y septiembre (TMIN JJS), por escenario de cambio climático (A2 y B1), para cada modelo de circulación general (CSIROMK3, ECHAM5, y HadGEM1). En las dos últimas filas se presenta el promedio de los tres modelos. La columna ICP muestra los intervalos de confianza al 95% de la predicción del crecimiento para cada escenario.

MODELO / ESCENARIO	Δ Crecimiento (%)	ICP 95%	Δ PPT DEFJ	Δ TMIN JJS
CSIROMK3 A2	-61.2	-100, -13	-4.4	16.8
CSIROMK3 B1	-35.1	-61, -7	-3.8	9.4
ECHAM5 A1	-80.3	-100, -20	-14.4	21.3
ECHAM5 B1	-40.9	-72, -7	0.7	11.5
HadGEM1 A2	-100.0	-100, -25	-7.9	32.0
HadGEM1 B1	-68.5	-100, -15	-7.8	18.6
PROMEDIO A2	-85.6	-100, -19	-8.9	23.4
PROMEDIO B1	-48.2	-84, -10	-3.6	13.2

DISCUSIÓN

Anillos de crecimiento y fechado

En el presente estudio se colectaron 122 virutas, de las cuales se pudo fechar solamente 35, es decir el 29%. Este porcentaje es ligeramente mayor al obtenido por Miller (2007) de 21.6%, con *Pinus caribaea* var. *bahamensis* en la Isla Abaco en Bahamas, y menor al 40% obtenido por Harley *et al.* (2011) con *Pinus elliotti* en Florida. Los problemas de fechado por anomalías presentes en los anillos de crecimiento en *Pinus oocarpa* se han reportado en diversas localidades en Guatemala y Centroamérica (Hastenrath, 1963; Johnson, 1980; Szejner, 2011), y en otras especies de pinos en regiones subtropicales (Speer *et al.*, 2004; Miller, 2007). En estos estudios, el principal obstáculo para fechar las virutas fue la presencia de anillos falsos en madera temprana. En el caso de *Pinus oocarpa* en Los Tuxtlas, no solamente se dificultó el fechado por la presencia de anillos falsos en madera temprana, sino también por la presencia de anillos difusos. En condiciones de mayor humedad y menor temperatura como las presentes en Tuxpan, Michoacán; *Pinus oocarpa* forma anillos homogéneos año tras año (series de anillos complacientes), lo que imposibilita el fechado de anillos empleando métodos dendrocronológicos tradicionales (Sheppard *et al.*, 2008).

Pinus oocarpa mostró una tendencia a la presencia de anomalías en los anillos principalmente en el crecimiento juvenil de la mayoría de las virutas, disminuyendo en dirección a la zona cambial. La misma tendencia, de formar anomalías en la etapa juvenil, ha sido reportada por diversos autores en distintas especies de coníferas (Wimmer *et al.*, 2000; Copenheaver *et al.*, 2006; Edmondson, 2010), y también en latifoliadas (Priya y Bhat, 1998; Heinrich y Banks, 2006). Este fenómeno parece estar relacionado con la cercanía de los meristemas primarios y secundarios durante los primeros años de crecimiento de los árboles. Esta región de confluencia entre meristemo apical y cambium vascular es hipersensible a las variaciones ambientales, y por lo tanto susceptible de producir variaciones en la densidad de la madera dentro de un anillo de crecimiento (Kuo y McGinnes, 1973).

Los anillos falsos en madera temprana se presentan cuando la actividad cambial se detiene por algún tipo de estrés, como un periodo de sequía, heladas, viento, fuego, y se restablece cuándo el estrés es aliviado (Fritts, 2001; Schweingruber *et al.*, 2006; Pallardy, 2008). El estrés más probable que puede estar asociado a la formación de anillos en madera temprana en Los Tuxtlas es algún periodo de sequía ya que el sitio de estudio se encuentra en una zona tropical cálida libre de heladas, además no se observan cicatrices en los árboles por presencia de incendios frecuentes. Un estudio de fenología cambial llevado a cabo por Hazlett (1986) con *Pinus oocarpa* en Siguatepeque Honduras en un clima muy similar al presente en el ejido Reforma Agraria (Figura 2), indica que la actividad cambial en esta especie de pino tropical inicia en el mes de junio, produciendo madera temprana en la época húmeda (junio a octubre), para posteriormente producir madera tardía en la época seca (noviembre del año actual a febrero del año siguiente), presentándose un periodo de latencia de marzo a mayo. Por lo tanto, la formación de anillos falsos en la madera temprana debe de estar asociada a un periodo de sequía posterior al inicio de la época de crecimiento en el mes de junio.

La inspección detallada de los registros climáticos diarios y mensuales de la estación meteorológica de Cuatutolapan (localizada a 52 km del sitio de estudio) en años en los cuales fue frecuente encontrar anillos falsos en madera temprana, indican que la formación de dicha anomalía en *Pinus oocarpa* está asociada a un episodio de sequía durante la época de lluvias. El único fenómeno conocido en el área, que consiste en una disminución de precipitación durante el periodo de lluvia, es el conocido como canícula o sequía interestival intensa (Magaña *et al.*, 1999). La influencia de la canícula en la formación de anillos falsos en *Pinus oocarpa* ya ha sido reportada por Szejner (2011) en un estudio dendrocronológico llevado a cabo en Guatemala. El estudio llevado a cabo por Hazlett (1986) reporta una disminución del crecimiento de *Pinus oocarpa* en el mes de agosto, y lo atribuye a una disminución de la precipitación en dicho mes por eventos de canícula. La formación de un anillo falso se presenta cuando no existe un adecuado abastecimiento de agua en el árbol, ya que es necesaria el agua para que las células iniciales de xilema se expandan y desarrollen en traquéidas de tamaño completo (Creber y Chaloner, 1990). La

sequía influye relativamente de forma indirecta en la formación de anillos falsos, ya que la disminución del agua detiene la elongación de los brotes del árbol, lo que lleva a una baja en la producción de la hormona ácido indol acético (AIA) (Larson, 1963). Esta disminución de AIA es la que influye directamente sobre el diámetro de las traquéidas en formación; sin embargo, para que las traquéidas reaccionen positivamente al AIA es necesaria una cantidad suficiente de agua que permita su expansión (Zahner, 1968). La formación de anillos falsos por periodos de sequías sobre todo al inicio de la época lluviosa se ha reportado en muchas especies de coníferas en diferentes partes del mundo (Zahner, 1963; Wimmer *et al.*, 2000; Masiokas y Villalba, 2004; Schweingruber *et al.*, 2006).

En el caso de los anillos falsos en la madera tardía, éstos son formados cuando en un periodo en el que se encuentra limitado el crecimiento por sequía o frío se restablece el crecimiento vigoroso por episodios de lluvia o calor atípicos, produciendo madera temprana en la madera tardía y por consiguiente un anillo falso. Como ya fue mencionado, la madera tardía de *Pinus oocarpa* muy probablemente se produzca en la época seca (noviembre a febrero), por lo tanto la formación de anillos falsos en madera tardía debe estar relacionada con algún evento que propicie mayor precipitación en la época seca de invierno. En la región de Los Tuxtlas, el único fenómeno climatológico asociado a precipitación en dicha época son los Nortes. Los Nortes son desplazamientos de masas de aire polar continental provenientes de Canadá y Estados Unidos, que al pasar por el Golfo de México, se cargan de humedad provocando un aumento en la precipitación y descensos en la temperatura en las estaciones de invierno y primavera (Hill, 1969).

Los anillos difusos se forman generalmente cuando el cambium vascular no entra en estado de latencia. Las causas puede ser: 1) la presencia de condiciones óptimas de crecimiento a lo largo de todo el año, como ocurre en los climas tropicales húmedos (Speer, 2010); y 2) por la influencia que ejercen las hormonas del meristemo apical (responsable del crecimiento vertical), sobre el cambium vascular (responsable del crecimiento diametral), cuando se encuentran cerca como ocurre en la etapa juvenil de crecimiento de un árbol (Larson *et al.*, 2001). En los Tuxtlas existe una época seca bien definida (noviembre-mayo) y la precipitación en algunos meses en esta época seca, limita el crecimiento de los árboles

como lo indicaron los resultados del análisis entre el clima y el crecimiento (Figura 5). Por lo tanto, debido a que la gran mayoría de anillos difusos se presentaron en árboles jóvenes y/o al inicio de las virutas en el crecimiento juvenil, el origen de los anillos difusos de *Pinus oocarpa* en el sitio de estudio probablemente se debe más a la cercanía del meristemo apical y el cambium vascular que a variaciones climáticas.

El coeficiente de correlación de 0.6 entre las 35 series fechadas de *Pinus oocarpa* es alto, lo cual indica un fechado robusto de las series, y por ende una fuerte señal común de crecimiento en todos los árboles muestreados. Este valor es muy similar al obtenido en otros estudios realizados en coníferas, como el de Cerano-Paredes *et al.* (2008) en Guatemala para *Pinus oocarpa* (0.57), Anchukaitis *et al.* (2012) en Guatemala para *Abies guatemalensis* (0.52); Huante *et al.* (1991) en Michoacán para *Abies religiosa* (0.55), y Biondi (2001) en Colima para *Pinus hartwegii* (0.55). En otros estudios, el coeficiente de correlación es menor al obtenido en Los Tuxtlas, como por ejemplo en el estudio realizado por Szejner (2011) en Guatemala para *Pinus oocarpa* (0.44), o la cronología no publicada de Rancho Nuevo en Chiapas reportada en NOAA (2006) para *Pinus montezumae* (0.45).

Cronología y estadísticas descriptivas

La cronología generada para *Pinus oocarpa* presenta una extensión de 119 años, la cual es similar a la obtenida por Cerano-Paredes *et al.* (2008) de 126 años con la misma especie en Guatemala. El periodo de 119 años se puede considerar corto, ya que muchas cronologías generadas para otras especies de coníferas en diferentes partes del mundo se extienden desde varios siglos hasta varios milenios (NOAA, 2006; Speer, 2010). Sin embargo, por observaciones hechas en campo, y tomando en consideración la cronología generada por Szejner (2011) en Guatemala, sería posible extender el periodo al menos a 200 años la cronología de *Pinus oocarpa* en Los Tuxtlas, empleando árboles viejos en pie y tocones de árboles muertos.

Los parámetros estadísticos de la cronología de *Pinus oocarpa* indican buen potencial para estudios dendrocronológicos posteriores. El valor de sensibilidad media obtenido de 0.24 es muy similar a los obtenidos en varios estudios en bosques de coníferas del centro-

sur de México y Guatemala, como el de Szejner (2011) para *Pinus oocarpa* en Guatemala (0.24 y 0.29), Huante *et al.* (1991) y Bernal (2004) para *Abies religiosa* en Michoacán (0.2 y 0.25, respectivamente), Biondi (2001) para *Pinus hartwegii* en Colima (0.25), y Therrell *et al.* (2002) para *Pseudotsuga menziesii* para Puebla (0.27). El valor de sensibilidad media indica que existe suficiente variación interanual en las series de anchuras de anillos de crecimiento de *Pinus oocarpa* para ser fechada, y para reconstruir el clima en el pasado. La cronología de *Pinus oocarpa* en Los Tuxtlas puede considerarse complaciente (menos sensible), si se compara con cronologías del norte México y del suroeste de los Estados Unidos, consideradas climáticamente muy sensibles, las cuales presentan valores de sensibilidad media superiores a 0.5 (NOAA, 2006).

Análisis de la relación entre clima y crecimiento

El análisis de la relación entre el clima local y el crecimiento muestra de manera general una respuesta positiva con la precipitación en el periodo de invierno del año anterior de crecimiento a primavera del año actual, y una correlación negativa en la época de verano para la temperatura mínima y el mes de junio para la temperatura máxima. La respuesta climática con la precipitación para el periodo invierno-primavera en *Pinus oocarpa* en Los Tuxtlas es común en muchas especies de coníferas en el centro y norte del país (Diaz *et al.*, 2001; Diaz *et al.*, 2002; Cleaveland *et al.*, 2003; Martijena, 2003; Bernal, 2004; Gonzalez-Elizondo *et al.*, 2005; Villanueva-Diaz *et al.*, 2007; Constante-García *et al.*, 2009). Sin embargo, la respuesta climática obtenida en Los Tuxtlas es diferente al ser comparadas con las obtenidas con *Pinus oocarpa* por Szejner (2011) y Cerano-Paredes *et al.* (2008) en Guatemala. Szejner (2011) generó dos cronologías de *Pinus oocarpa*, una en un sitio de suelo somero y condiciones áridas, y otra en un sitio con suelo profundo y condiciones de mayor humedad. La distancia entre las dos sitios fue de 65 km, siendo nula la correlación entre ambas cronologías ($r = -0.05$, $p = 0.05$). La respuesta climática del primer sitio (árido) fue positiva para la precipitación en los meses de abril y mayo; y negativa para las temperatura promedio de los periodos de diciembre a febrero, y de abril a junio. Por otro lado, la respuesta climática en el segundo sitio (húmedo) fue más similar a la obtenida a los Tuxtlas, ya que presenta una respuesta positiva de la precipitación desde octubre del año anterior

de crecimiento a octubre del año actual, siendo la más alta correlación en el mes de junio como en los Tuxtlas. Sin embargo, en este segundo sitio húmedo la respuesta con la temperatura fue positiva en el periodo de junio a octubre del año anterior de crecimiento. Szejner (2011) argumenta que las diferencias en los patrones de crecimiento de *Pinus oocarpa* en los dos sitios, se deben a diferencias de la disponibilidad de humedad por el clima y el suelo. La respuesta climática reportada por Cerano-Paredes *et al.* (2008) fue positiva para el periodo de abril a septiembre del año actual de crecimiento; esta respuesta es relativamente similar a la obtenida por Szejner (2011) en el mencionado sitio húmedo.

La actividad cambial en *Pinus oocarpa* inicia en el mes de junio y termina en febrero, con un periodo de latencia ente marzo y mayo (Hastenrath, 1963; Hazlett, 1986). El inicio de la actividad cambial concuerda con el inicio de la época lluviosa en el sitio de estudio, haciendo evidente la importancia de la disponibilidad de humedad al inicio de la época de crecimiento del árbol. Una baja disponibilidad de humedad en este periodo de intensa actividad fisiológica en el árbol, ocasiona una disminución en el transporte de fotosintatos a la zona cambial (Dünisch y Bauch, 1994), y en la incorporación de unidades de glucosa en la pared celular de las traquéidas en diferenciación (Whitmore y Zahner, 1967). Además, el estrés hídrico disminuye el efecto que ejercen las hormonas de crecimiento en la producción y el alargamiento de los derivados cambiales (Doley y Leyton, 1968). Lo anterior explica por qué *Pinus oocarpa* se correlaciona de forma positiva con la precipitación en el mes de junio (Figura 5). La época de lluvia se extiende de junio a octubre; sin embargo, *Pinus oocarpa* solamente responde a la lluvia del mes de junio. Esto se debe a que muy probablemente la mayoría de fotosintatos producidos en la estación lluviosa se destinan al crecimiento de copa y no al crecimiento en diámetro (Fritts, 2001). Diversos estudios en coníferas indican que el crecimiento en la base de un árbol (tallo y raíces), depende de los fotosintatos acumulados en las estaciones de invierno y primavera previo al inicio de la época de crecimiento en junio (Fritts, 2001; Pallardy, 2008). Esto explicaría la respuesta positiva con la precipitación invernal (diciembre a febrero) anterior al inicio de la época de crecimiento (Figura 5). La influencia negativa de la precipitación en el periodo de marzo a mayo en el año anterior de crecimiento en *Pinus oocarpa* (Figura 5), pudiera ser el resultado

de un efecto favorable de la lluvia en la floración, fructificación, o en algún otro fenómeno que compita con el cambium vascular por reservas de alimento (Fritts, 2001). Esta competencia por alimento puede estar ocurriendo, ya que la maduración de los frutos en *Pinus oocarpa* ocurre 2 años después de la floración entre el mes de enero y marzo (Cordero y Boshier, 2003).

La alta correlación negativa con la temperatura máxima y mínima en el mes de junio apoya la hipótesis del estrés hídrico, ya que un incremento de la temperatura en el mes de junio se traduce en una aceleración de la evapotranspiración y en un incremento en el déficit de vapor de agua, principalmente por las altas temperaturas durante el día (Kozłowski *et al.*, 1991). A pesar de no existir correlación significativa con la precipitación posterior al mes de junio, que indicaría estrés hídrico dentro de la temporada de lluvias, persisten las correlaciones negativas con la temperatura mínima en especial en los meses de julio y septiembre. La influencia negativa de la temperatura mínima durante la época de lluvias, se puede deber a un incremento en la tasa de respiración sobre la tasa fotosintética, lo que se traduce en una reducción en la acumulación de productos fotosintéticos (Fritts, 2001).

La alta respuesta positiva con la precipitación, y negativa con la temperatura, en el mes de junio en *Pinus oocarpa*, se ha reportado en *Pinus hartwegii* en el Nevado de Colima (Biondi, 2001), y en *Taxodium mucronatum* en Querétaro (Stahle *et al.*, 2012). Esto indica que otras especies de coníferas en el centro y sur de México también inician actividad cambial al inicio de la época de lluvias en el mes de junio. Szejner (2011) reporta una respuesta similar a la de Los Tuxtlas para *Pinus oocarpa* en un sitio “húmedo” para la precipitación (positiva), pero diferente para la temperatura (positiva). El mismo autor en un sitio de condiciones menos húmedas, reporta una respuesta similar en temperatura a los Tuxtlas (negativa), pero diferente en la precipitación (positiva en mayo). Esta diferencia en la respuesta climática en el sitio de menor humedad, puede ser atribuible a que la temporada de lluvia en Guatemala inicia en el mes de mayo, en lugar de junio como ocurre en Los Tuxtlas.

Correlación con fenómenos climatológicos a gran escala

Los resultados de las correlaciones con los índices climatológicos indican que el crecimiento de *Pinus oocarpa* está influenciado por los fenómenos de El Niño, la Oscilación Decadal del Pacífico, y la Oscilación Multidecadal del Atlántico (Figura 7). Esta asociación puede ser confirmada de forma directa por medio de los campos de correlación mostrados en la Figura 9. El patrón de correlación negativa en el Pacífico en la región NIÑO, y positiva en la región de la Oscilación Decadal del Pacífico, es muy similar al reportado por Anchukaitis *et al.* (2012) para *Abies guatemalensis* en Guatemala. Sin embargo, es inverso al reportado por Cleaveland *et al.* (2003) para *Pseudotsuga menziesii* en Durango. La influencia de cada una de las regiones del océano Pacífico y Atlántico sobre el crecimiento de *Pinus oocarpa* y las condiciones climáticas en Los Tuxtlas se abordan con más detalle a continuación.

El Niño

Los resultados del análisis de correlación con el Índice de Oscilación del Sur indican una asociación significativa entre *Pinus oocarpa* y el fenómeno de El Niño ($r = 0.509$, $p = 0.001$). Esta influencia de El Niño en el crecimiento arbóreo es similar a la obtenida en estudios llevados a cabo en el centro (Stahle *et al.*, 2012) y sur de México (Brienen *et al.*, 2010), llegando incluso al sur en Guatemala (Anchukaitis *et al.*, 2012). En todos estos estudios, incluyendo el presente, el crecimiento de los árboles es influido negativamente por los episodios cálidos de El Niño (valores negativos del Índice de Oscilación del Sur), y positivamente por los episodios fríos (valores positivos). En el norte del México, la respuesta de los árboles a El Niño es inversa a la ocurrida en el centro y sur del país, es decir, el crecimiento es favorecido positivamente por la fase cálida de El Niño y negativamente por la fría (Stahle *et al.*, 1998; Diaz *et al.*, 2001; Diaz *et al.*, 2002; Cleaveland *et al.*, 2003; Martijena, 2003; Gonzalez-Elizondo *et al.*, 2005; Villanueva-Diaz *et al.*, 2007).

Esta respuesta diferencial entre norte y sur se debe a que El Niño influye de manera distinta las condiciones climáticas de cada una de estas regiones del país (Magaña *et al.*, 2003). Las fases cálidas de El Niño en el Norte traen una mayor precipitación en el periodo invierno primavera, lo que se traduce en condiciones climáticas húmedas que conllevan un

mayor crecimiento de los árboles (Stahle *et al.*, 1998; Magaña *et al.*, 2003). Esta influencia del Niño en el Norte se debe a la modulación del Patrón de Circulación de Norte América (conocido como PNA), y la dinámica asociada a la Corriente en Chorro Subtropical (Trenberth *et al.*, 1998). En el centro y sur del país, la fase cálida de El Niño trae una disminución de la precipitación principalmente en el verano, lo que se traduce en condiciones climáticas secas, que conllevan a un menor crecimiento de los árboles (Magaña *et al.*, 2003; Stahle *et al.*, 2012). La influencia de El Niño en el centro y sur del país se debe a la permanencia de la Zona Intertropical de Convergencia cerca del ecuador geográfico (Waliser y Gautier, 1993), y a una supresión de la actividad de las ondas del este por un incremento de la Corriente en Chorro de Bajo Nivel del Caribe (Caribbean Low-Level Jet) (Méndez y Magaña, 2010).

La respuesta diferencial de El Niño en el norte y sur de México puede ser observada espacialmente en los campos de correlación mostrados en la Figura 10. Las fases cálidas de El Niño incrementan la precipitación en el noroeste de México y suroeste de los Estados Unidos, y la disminuyen en el centro-sur del país (Figura 10a). En el caso de la temperatura máxima ocurre lo contrario: Las fases cálidas propician un incremento en la temperatura en el centro-sur y sureste de México, y un ligero decremento en el suroeste de los Estados Unidos. Esta respuesta dipolo norte-sur en los campos de correlación en la precipitación y la temperatura es muy similar a la obtenida en México por Stahle *et al.* (2012) en *Taxodium mucronatum*, y en Guatemala por Anchukaitis *et al.* (2012) en *Abies guatemalensis*. Debido a que la cronología de *Pinus oocarpa* contiene una fuerte señal Niño, el dipolo observado en las Figuras 10a y 10b puede ser observado también en las Figuras 6a y 6b, cuando se correlaciona la cronología de *Pinus oocarpa* con las variables climáticas que son influidas por El Niño.

Oscilación Decadal del Pacífico (“Pacific Decadal Oscillation” o PDO)

En el presente estudio se obtuvo una correlación negativa entre el crecimiento de *Pinus oocarpa* con la PDO ($r = -0.483$, $p = 0.002$). Esta respuesta es opuesta a la obtenida en estudios dendrocronológicos llevados a cabo en el norte del país y el suroeste de los Estados

Unidos (Biondi *et al.*, 2001; Margolis, 2007). En el sur de los Estados Unidos y Norte de México, el crecimiento de los árboles se correlaciona positivamente con la PDO, ya que las fases cálidas de la PDO (altos valores del índice PDO) están asociadas a mayor humedad en la estación de invierno y primavera, las cuales son favorables para los árboles (Mantua, 2002; Margolis, 2007). Además, la fase en la que se encuentra la PDO influye en la intensidad con que afecta El Niño, fortaleciéndose las anomalías climáticas cuando ambos fenómenos se encuentran en fase (Gershunov y Barnett, 1998). Por lo tanto, las anomalías climáticas serán más intensas cuando la PDO y El Niño se encuentren ya sea en fase positiva o en fase negativa al mismo tiempo.

A diferencia de lo que ocurre en el norte del país, en la región de Los Tuxtlas la PDO no influye las variables climáticas que condicionan el crecimiento de *Pinus oocarpa*. En este caso la PDO influye de manera indirecta, a través de la modulación que ejerce la PDO sobre el fenómeno de El Niño, como lo indica el valor de correlación entre PDO y SOI mostrado en la Tabla 2 ($r = -0.574$, $p = 0.001$). En México solamente la fase positiva de PDO tiene la capacidad de extender e intensificar la teleconexión de El Niño, como lo muestra el estudio llevado a cabo por Englehart y Douglas (2002). La influencia de la PDO va más allá de intensificar la influencia de los eventos Niño, como lo indica el estudio llevado a cabo por Verdon y Franks (2006), en donde la PDO tiene la capacidad de incrementar la frecuencia de eventos Niño, cuando la PDO está en fase positiva, y de eventos Niña cuando la PDO se encuentra en fase negativa.

En diversas especies de coníferas a lo largo de las costas del Pacífico, desde Baja California en el Norte de México hasta Alaska, la PDO se correlaciona tan intensamente con el crecimiento arbóreo, que las series de anchuras de crecimiento en estos sitios se han utilizado para reconstruir la PDO en el pasado (Biondi *et al.*, 2001; D'Arrigo *et al.*, 2001; Gedalof y Smith, 2001; MacDonald y Case, 2005). La asociación del crecimiento de *Pinus oocarpa* con la PDO en Los Tuxtlas se puede considerar moderadamente alta, si se compara el valor de correlación obtenido en Los Tuxtlas ($r = -0.483$, $p = 0.002$) con los valores de correlación obtenidos en varios de los estudios llevados a cabo en la costa del Pacífico antes mencionados. La extensión de la cronología de *Pinus oocarpa* en Los Tuxtlas, permitiría a

esta especie de pino tropical contribuir como predictor en alguna reconstrucción paleoclimática que involucre varios sitios sensibles a la PDO.

Oscilación Multidecadal del Atlántico (“Atlantic Multidecadal Oscillation” o AMO)

Los resultados del análisis de correlación con la Oscilación Multidecadal del Atlántico indica una influencia significativa de la región norte del Atlántico sobre el crecimiento de *Pinus oocarpa* ($r = 0.49$, $p = 0.002$). La relación con la AMO indica una influencia negativa sobre el crecimiento arbóreo cuando ocurre enfriamiento en el Atlántico norte y positiva cuando ocurre calentamiento (Figura 8). El análisis de correlación llevado a cabo por Margolis (2007) entre la AMO y cronologías del sur de los Estados Unidos y México indica que la influencia de la AMO sobre el crecimiento arbóreo no se restringe a la región de Los Tuxtlas, sino que se extiende de forma positiva al centro y sur de México, y negativa el suroeste de los Estados Unidos. Diversos estudios han identificado a la AMO como uno de los modos de variabilidad natural en el océano Atlántico, capaz de influir en el clima regional y global, como la precipitación de verano en Norteamérica y Europa (Enfield *et al.*, 2001; McCabe *et al.*, 2004; Sutton y Hodson, 2005), y en la frecuencia de huracanes intensos (Zhang y Delworth, 2006). En México a escala multi e interdecadal, la AMO en conjunto con la PDO modulan la precipitación de verano en el centro-sur de país (Méndez y Magaña, 2010): presentándose sequías persistentes, cuando la AMO se encuentra en fase negativa y la PDO en fase positiva. Esto ocurre en la región de Los Tuxtlas, como se puede observar en la Figura 12, donde los menores crecimientos ocurren cuando El Niño está en fase cálida, y la PDO y la AMO se encuentran en fase positiva y negativa, respectivamente (áreas en gris). La influencia regional de AMO en el centro-sur del país se puede también observar en la Figura 11a, en donde los campos de correlación indican una respuesta diferencial similar a la encontrada con El Niño (Figura 10a), negativa en el noroeste y positiva en centro-sur del país. Es escasa la información sobre las interacciones entre la AMO y El Niño; aparentemente el único estudio al respecto es el reportado por Dong *et al.* (2006), en donde encuentra una menor amplitud (variabilidad) de El Niño cuando la AMO se encuentra en fase negativa.

La gran mayoría de artículos publicados sobre la influencia de la AMO en anillos de crecimiento, se ha dado en trabajos relacionados con sequía en el suroeste de los Estados Unidos (Gray *et al.*, 2003; Hidalgo, 2004; Sibold y Veblen, 2006; Timilsena *et al.*, 2009). No existen trabajos publicados en donde se haya encontrado la influencia directa de la AMO sobre el crecimiento arbóreo, como en el caso de *Pinus oocarpa* en Los Tuxtlas. Existe solamente el trabajo de Stahle *et al.* (2012), en donde se infiere de manera indirecta la influencia de la AMO, a través de la fuerte varianza detectada en múltiples episodios en la reconstrucción del Índice de Severidad de Sequía de Palm, para el mes de junio en el último milenio. Brienen *et al.* (2010) encuentran una correlación positiva entre el océano Atlántico y el crecimiento de *Mimosa acantholoba* en Oaxaca; sin embargo, los campos de correlación en este estudio se enfocan en la región del Atlántico tropical.

Correlaciones con cronologías del centro y sur de México

La cronología de *Pinus oocarpa* se correlaciona de forma significativa con la mayoría de cronologías del centro y sur de México (Figura 13). En esta región, las correlaciones más altas se presentaron con las cronologías de la especie *Pseudotsuga menziesii*, y las más bajas con *Taxodium mucronatum*. La mayor correlación con *Pseudotsuga menziesii* se debe a que la respuesta climática de esta especie es muy similar a la de *Pinus oocarpa*; esta respuesta compartida consiste en una correlación positiva con la precipitación de invierno y primavera (West, 2011). La respuesta climática de *Taxodium mucronatum* es diferente a la de *Pinus oocarpa* y *Pseudotsuga menziesii*, ya que esta especie responde a la precipitación del periodo de finales de primavera a inicios de verano, es decir, del mes de abril a junio (Stahle *et al.*, 2012). La ausencia de respuesta a la precipitación invernal en *Taxodium mucronatum* puede ser la causa de una menor correlación con el crecimiento de *Pinus oocarpa*.

La sincronía (relación) del crecimiento de todas las especies de coníferas mostradas en la Figura 13, se debe a que todas estas especies se encuentran localizadas en el área de influencia de los fenómenos climatológicos a gran escala, como son El Niño, la PDO, y la AMO. Estos fenómenos regulan la coherencia espacial de la precipitación del periodo

diciembre a junio en la región del centro y sur del país, y la gran mayoría de las especies de coníferas en México responden a algunos de los meses dentro ese periodo. Las figuras 10a y 11a muestran el área de influencia de los fenómenos de El Niño y la AMO en la precipitación de diciembre a junio; en ambas figuras los campos de correlación corresponden al área del centro y sur de México, en donde existe correlación entre las diversas especies de coníferas. La PDO no se relaciona con las condiciones climáticas directamente, pero influye indirectamente a través de la influencia que ejerce sobre El Niño (Gershunov y Barnett, 1998; Englehart y Douglas, 2002; Verdon y Franks, 2006).

La cronología de *Pinus oocarpa* se correlaciona significativamente con muchas cronologías localizadas en el sur de California de manera negativa ($r \leq -.45$ a -0.50 , $p \leq 0.05$). Esta relación inversa con el crecimiento de coníferas en California está orquestada por el efecto que ejercen los fenómenos climatológicos a gran escala como El Niño, la PDO, y la AMO sobre la precipitación del suroeste de los Estados Unidos: cuando los árboles crecen poco en el centro y sur de México por condiciones áridas, los árboles en el suroeste de los Estados Unidos crecen mucho por condiciones húmedas (Figuras 10a y 11a).

Proyección de crecimiento en escenarios de cambio climático

Condiciones climáticas en 2080-2099

Dos estudios independientes proyectan condiciones de menor precipitación y mayor temperatura a finales del presente siglo para el sur de México y Centroamérica (Neelin *et al.*, 2006; Christensen *et al.*, 2007). Esta proyección es probable que se presente en el futuro, ya que se cumple en todos los modelos analizado tanto por Neelin *et al.* (2006) como por Christensen *et al.* (2007).

Las condiciones proyectadas por los modelos de circulación general para fines del presente siglo en Los Tuxtlas, indican de manera general un aumento de la temperatura y una disminución de precipitación en los escenarios A2 y B1. Estas proyecciones se presentaron en dos de los tres modelos utilizados (CSIROMK3 y HadGEM1), siendo de manera más intensa las variaciones climáticas en verano (Figura 14 y 15). En el caso del modelo ECHAM5 se observa también el calentamiento proyectado por los otros dos

modelos, pero presentó un aumento de la precipitación en la mayoría de los meses en los escenarios A2 y B1. Las proyecciones climáticas para los Tuxtlas para finales del presente siglo indican un aumento de la temperatura y una disminución de la precipitación, siendo mayor la variación en la temperatura que en la precipitación (Tabla 3). Las proyecciones de los modelos de circulación general deben ser tomadas con cautela, ya que un análisis llevado a cabo por Gutierrez-Garcia y Ricker (2011) con datos de siete estaciones climatológicas, no detectó un cambio climático en un periodo de 48 años (1959 -2006) en la región de Los Tuxtlas. En este estudio se reporta un incremento en la temperatura promedio anual de 0.016 °C/década, y un decremento en la precipitación de 0.23%/década.

Predicción del crecimiento en 2080-2099

El modelo de regresión ajustado para *Pinus oocarpa*, empleando como variables predictoras la precipitación acumulada de los meses diciembre, enero, febrero, y junio; así como la temperatura mínima promedio de los meses junio, julio, y septiembre, explicó el 55.1% de la variación del crecimiento. Los resultados de la proyección de crecimiento de *Pinus oocarpa* para finales de fin de siglo indican una probable afectación del crecimiento de esta especie de pino tropical a causa de un cambio climático futuro (Tabla 3). En el escenario A2 de altas emisiones, el promedio de los tres modelos de circulación estima una reducción del crecimiento del 86% (intervalo de confianza al 95% = -100 a -19%), debido a una disminución de 22 mm (8.9%) en la precipitación total *DEFJ*, y a un incremento de 5.4°C (23.4%) en la temperatura mínima promedio *JJS* (Tabla 3). Incluso en el escenario B1 de bajas emisiones, el promedio de los tres modelos de circulación estima una reducción del crecimiento del 48% (intervalo de confianza al 95%= -84 a -10%), por una disminución de 9 mm (3.6%) en la precipitación total *DEFJ*, y un incremento de 3°C (13.2%) en la temperatura mínima promedio *JJS* (Tabla 3).

En base a las proyecciones futuras generadas por los modelos de circulación general, y utilizando el modelo de regresión ajustado, se puede analizar la sensibilidad de *Pinus oocarpa* a las condiciones climáticas futuras. Por ejemplo, si se mantuviera la temperatura sin cambio alguno en un futuro, y solamente se redujera en 30 mm la precipitación del

periodo *DEFJ*, el modelo de regresión predice una reducción del crecimiento de *Pinus oocarpa* del 5% (intervalo de confianza al 95%= -9 a 1%). Este valor de 30 mm es probable que ocurra, ya que el promedio de los tres modelos de circulación indica una disminución de 22 y 9 mm para los escenarios A2 y B1, respectivamente. El otro caso sería que en el futuro se mantuviera la precipitación del periodo *DEFJ* sin cambio alguno, y se incrementará la temperatura del periodo *JJS* en 2°C. En ese caso el modelo de regresión predice una reducción del 31% (intervalo de confianza al 95%= -55 a -5%) en el crecimiento de *Pinus oocarpa*. Este valor de incremento en la temperatura es conservador, ya que el promedio de los tres modelos de circulación proyecta un incremento de temperatura en ese periodo para la región de los Tuxtlas de entre 5.4 y 3°C en los escenarios A2 y B1, respectivamente. Los tres modelos de circulación general utilizados en el presente estudio proyectan una mayor variación de la temperatura en comparación con la precipitación para finales del presente siglo (Tabla 3). El IPCC en su tercer informe estima de manera general que a finales del presente siglo la temperatura se incrementará debido al aumento de gases de tipo invernadero (Solomon *et al.*, 2007). Las proyecciones para la precipitación son más inciertas sobre todo para las regiones tropicales. Sin embargo, los resultados presentados para *Pinus oocarpa* indican que independientemente de que no existiera una disminución de la precipitación en Los Tuxtlas, los árboles seguirían siendo afectados únicamente por el aumento de la temperatura esperado.

La mayoría de estudios realizados para evaluar el impacto del cambio climático en especies arbóreas en México, se ha enfocado principalmente en proyectar la distribución geográfica de las especies en escenarios de cambio climático, y evaluar la reducción con respecto a su distribución actual (Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007; van Zonneveld *et al.*, 2009; Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Los únicos estudios llevados a cabo en México, donde se emplean métodos dendrocronológicos y se proyecta el crecimiento arbóreo en escenarios de cambio climático, son los realizados por Ricker *et al.* (2007) con *Pinus hartwegii*, Brienen *et al.* (2010) con *Mimosa acantholoba*, y de Chen *et al.* (2010) con *Pseudotsuga menziesii*. En estos tres estudios se reporta una reducción del crecimiento radial a consecuencia de las variaciones climáticas asociadas a un cambio climático futuro. A continuación se hace una

comparación detallada de los resultados obtenidos en el presente estudio con *Pinus oocarpa*, y los obtenidos por Brienen *et al.* (2010) con *Mimosa acantholoba*. La comparación se realiza solamente con este estudio, debido a que es el único que cuantifica el porcentaje de cambio en el crecimiento asociado al cambio climático en el trópico mexicano.

A partir del análisis de los anillos de crecimiento de *Mimosa acantholoba*, Brienen *et al.* (2010) proyecta el crecimiento de esta especie, en condiciones climáticas para finales del presente siglo (2080-2099), empleando proyecciones climáticas generadas a partir de los 10 modelos de circulación general de Neelin *et al.* (2006). En este estudio *Mimosa acantholoba* reduce su crecimiento en un 21%, debido a una reducción del 18% en la precipitación total anual proyectada para el escenario A2. Este valor es mucho menor al obtenido en *Pinus oocarpa* del 86% para el mismo escenario A2. En el caso del presente estudio, esta reducción en el crecimiento se debió a una reducción de la precipitación del 8.9% en periodo DEFJ y un incremento de la temperatura del 23.4% en el periodo JJS (Tabla 3). Esta diferencia en los valores entre ambas especies se debe a que la proyección de crecimiento para *Mimosa acantholoba* considera solamente a la precipitación, la cual sufrirá una menor variación en el futuro como lo indican diversos estudios (Neelin *et al.*, 2006; Solomon *et al.*, 2007). En el caso de la proyección de *Pinus oocarpa* incluye además de la precipitación a la temperatura, la cual presentará mayores variaciones en el futuro (Tabla 3).

Las proyecciones del crecimiento de *Pinus oocarpa* calculadas en el presente estudio, deben tomarse con reserva, ya que puede variar por diversos factores que no fueron tomados en consideración en el modelo de regresión. Por ejemplo, el modelo no considera fenómenos climáticos extremos (inundaciones o sequías), que se esperan se presenten con mayor frecuencia en el futuro a consecuencia del cambio climático (Solomon *et al.*, 2007). Además, un estudio reciente indica que en un planeta más cálido es probable que se intensifiquen las anomalías de humedad y sequía relacionadas con el fenómeno El Niño (Power *et al.*, 2013). Esto afectaría de forma negativa el crecimiento de *Pinus oocarpa*, ya que los eventos cálidos de El Niño en Los Tuxtlas están asociados a condiciones de menor precipitación y mayor temperatura en los meses que responde esta especie de pino tropical (Figura 10 y 12). El modelo tampoco contempla la afectación negativa del crecimiento

debido a un incremento en los brotes de plagas (Klapwijk *et al.*, 2012), y/o incendios forestales debido a un mundo más cálido (Yongqiang *et al.*, 2014).

Por otro lado, un aumento en la concentración de CO₂ atmosférico en el futuro, implica una mayor fotosíntesis y una mejora de la eficiencia del uso del agua en periodos de estrés hídrico (Lloyd y Farquhar, 2008; Lewis *et al.*, 2009). Además, existe evidencia que una atmósfera enriquecida de CO₂ modifica procesos en el árbol como una maduración reproductiva más temprana y una mayor producción de semillas (LaDeau y Clark, 2001), lo que implicaría una competencia por fotosintatos con el cambium vascular y por lo tanto una modificación en el crecimiento radial (Fritts, 2001).

CONCLUSIONES

En el presente trabajo se emplean métodos dendrocronológicos tradicionales para analizar la relación entre el clima y el crecimiento radial en la especie *Pinus oocarpa* en el volcán Santa Marta en la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”. Se presenta la primera cronología desarrollada para esta especie de pino tropical en México, basada en 32 muestras de 27 árboles. Los resultados del análisis clima-crecimiento para el periodo de 1967-2004 indican una correlación positiva con la precipitación total mensual de diciembre, del año anterior de crecimiento, a junio del año presente. Además hay una correlación negativa con la temperatura máxima y mínima promedio en el año actual de crecimiento, para los periodos de junio y de junio a diciembre, respectivamente. El análisis de correlación con índices de fenómenos climatológicos a gran escala y anomalías de temperatura de océano, revelan la influencia del Océano Pacífico y Atlántico en el crecimiento de este pino tropical, por influencia de ambos océanos en las condiciones climáticas locales y regionales. Las condiciones que afectan de forma negativa el crecimiento son los eventos cálidos del fenómeno El Niño, en sincronía con las fases positiva de la Oscilación Decadal del Pacífico, y negativa de la Oscilación Multidecadal del Atlántico. Los resultados de este estudio indican el potencial de *Pinus oocarpa* para reconstruir el clima en el pasado. La proyección del crecimiento en base a las condiciones climáticas futuras promedio, de los modelos de circulación general CSIRO Mk3, ECHAM5, HadGEM1, indican una probable reducción del crecimiento de *Pinus oocarpa* del 85.6% para el escenario de altas emisiones (A2), y del 48.2% para escenarios de bajas emisiones (B1). La extensión de los registros instrumentales existentes a partir de los anillos de crecimiento de esta especie de pino tropical, permitirá tener un mejor entendimiento de la variabilidad climática de la región.

REFERENCIAS

- Ahrens, C. D.**, 2009. *Meteorology today : an introduction to weather, climate, and the environment*. 9a edición. Brooks/Cole Cengage eLearning, Belmont, EUA, 549 pp.
- Amaro-Sánchez, A.**, 2012. Reconstrucción de precipitación invierno-primavera en base a *Pinus douglasiana* en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN), Saltillo, México, 52 pp.
- Anchukaitis, K. J., M. J. Taylor, J. Martin-Fernandez, D. Pons, M. Dell, C. Chopp y E. Castellanos**, 2012. Annual chronology and climate response in *Abies guatemalensis* Rehder (Pinaceae) in Central America. *The Holocene* DOI: 10.1177/0959683612455548.
- Bernal, S. I.**, 2004. *El papel de las variables ambientales y los contaminantes atmosféricos en la actividad cambial*. Tesis de Doctorado, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México, 106 pp.
- Biondi, F.**, 2001. A 400-year tree-ring chronology from the tropical treeline of North America. *Ambio* 30: 162-166.
- Biondi, F. y J. E. Fessenden**, 1999. Radiocarbon analysis of *Pinus lagunae* tree rings: Implications for tropical dendrochronology. *Radiocarbon* 41: 241-249.
- Biondi, F., A. Gershunov y D. R. Cayan**, 2001. North Pacific decadal climate variability since 1661. *Journal of Climate* 14: 5-10.
- Blasing, T., D. Duvick y A. Solomon**, 1984. Response functions revisited. *Tree-Ring Bulletin* 44.
- Brienen, R. J. W., E. Lebrija-Trejos, P. A. Zuidema y M. Martinez-Ramos**, 2010. Climate-growth analysis for a Mexican dry forest tree shows strong impact of sea surface temperatures and predicts future growth declines. *Global Change Biology* 16: 2001-2012.
- Briffa, K.**, 1995. Interpreting high-resolution proxy climate data - The example of dendroclimatology. En: *Analysis of climate variability, applications of statistical techniques*. Springer, Nueva York, EUA, pp. 77-94.

- CAB-International**, 2002. *Pines of silvicultural importance*. CABI Publisher, Wallingford, Reino Unido, 531 pp.
- Cassell, B. A.**, 2012. *Fire history of the Sierra de Manantlán Biosphere Reserve in western Mexico*. Tesis de Maestría, School of Environmental and Forest Sciences. University of Washington, Seattle, EUA, 96 pp.
- Castillo-Campos, G. y J. Laborde**, 2004. Vegetación. En: *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. (S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos, Eds.). Unión Europea e Instituto de Ecología AC Xalapa, Veracruz. México, pp. 231-270.
- Cerano-Paredes, J., J. Villanueva-Díaz, R. Moran-Martínez, P. R. Sheppard, T. Bradley y M. Kaib**, 2008. Reconstrucción histórica de precipitación con anillos de árboles para el este de Guatemala. En: *Memoria de la XX Semana Internacional de Agronomía FAZ-UJED*, Gomez Palacio, Durango, México, 247-251.
- Cleaveland, M. K., D. W. Stahle, M. D. Therrell, J. Villanueva-Díaz y B. T. Burns**, 2003. Tree-ring reconstructed winter precipitation and tropical teleconnections in Durango, Mexico. *Climatic Change* 59: 369-388.
- Constante-García, V., J. Villanueva-Díaz, J. Cerano-Paredes, E. H. Cornejo-Oviedo y S. Valencia-Manzo**, 2009. Dendrocronología de *Pinus cembroides* Zucc. y reconstrucción de precipitación estacional para el Sureste de Coahuila. *Ciencia forestal en México* 34: 17-39.
- Cook, E. R.**, 1985. *A time series analysis approach to tree ring standardization*. Tesis de Doctorado, University of Arizona, Tucson, EUA, 171 pp.
- Cook, E. R.**, 1987. The decomposition of tree-ring series for environmental studies. *Tree-Ring Bulletin* 47: 37-59.
- Cook, E. R. y L. A. Kairiukstis**, 1990. *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda, 394 pp.
- Cook, E. R. y K. Peters**, 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin* 41: 45-53.

- Copenheaver, C. A., E. A. Pokorski, J. E. Currie y M. D. Abrams**, 2006. Causation of false ring formation in *Pinus banksiana*: A comparison of age, canopy class, climate and growth rate. *Forest Ecology and Management* 236: 348-355.
- Cordero, J. y D. Boshier**, 2003. *Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas*. Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza - CATIE, Oxford, Reino Unido, 1079 pp.
- Creber, G. T. y W. G. Chaloner**, 1990. Environmental influences on cambial activity. En: *The vascular cambium*. (M. Iqbal, Ed.). Research Studies Press, Taunton, Reino Unido, pp. 159-199.
- Chen, P.-Y., C. Welsh y A. Hamann**, 2010. Geographic variation in growth response of Douglas-fir to interannual climate variability and projected climate change. *Global Change Biology* 16: 3374-3385.
- Christensen, J. H., B. Hewitson, A. Busuioc, A. Chen, X. Gao, I. Held, R. Jones, R. K. Kolli, W.-T. Kwon, R. Laprise, V. Magaña-Rueda, L. Mearns, C. G. Menéndez, J. Räisänen, A. Rinke, A. Sarr y P. Whetton**, 2007. Regional Climate Projections. En: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. (S. Solomon, D. Qin, M. Manning et al, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp. 499-587.
- D'Arrigo, R., R. Villalba y G. Wiles**, 2001. Tree-ring estimates of Pacific decadal climate variability. *Climate Dynamics* 18: 219-224.
- Diaz, S. C., M. D. Therrell, D. W. Stahle y M. K. Cleaveland**, 2002. Chihuahua (Mexico) winter-spring precipitation reconstructed from tree-rings, 1647-1992. *Climate Research* 22: 237-244.
- Diaz, S. C., R. Touchan y T. W. Swetnam**, 2001. A tree-ring reconstruction of past precipitation for Baja California Sur, Mexico. *International Journal of Climatology* 21: 1007-1019.
- Doley, D. y L. Leyton**, 1968. Effects of growth regulating substances and water potential on the development of secondary xylem in *Fraxinus*. *New Phytologist* 67: 579-594.

- Dong, B., R. T. Sutton y A. A. Scaife**, 2006. Multidecadal modulation of El Niño–Southern Oscillation (ENSO) variance by Atlantic Ocean sea surface temperatures. *Geophysical Research Letters* 33: L08705.
- Dünisch, O. y J. Bauch**, 1994. Influence of soil substrate and drought on wood formation of spruce (*Picea abies* [L.] Karst) under controlled conditions. *Holzforschung* 48: 447-457.
- Durbin, J. y G. S. Watson**, 1950. Testing for serial correlation in least squares regression: I. *Biometrika* 37: 409-428.
- Edmondson, J. R.**, 2010. The meteorological significance of false rings in eastern redcedar (*Juniperus virginiana* L.) from the southern Great Plains, USA. *Tree-Ring Research* 66: 19-33.
- Enfield, D. B., Mestas, A. M. Nuñez y P. J. Trimble**, 2001. The Atlantic Multidecadal Oscillation and its relation to rainfall and river flows in the continental U.S. *Geophysical Research Letters* 28: 2077-2080.
- Englehart, P. y A. Douglas**, 2002. Mexico's summer rainfall patterns: an analysis of regional modes and changes in their teleconnectivity. *Atmosfera* 15: 147-164.
- Farjon, A., B. T. Styles, Organization for Flora Neotropica. y New York Botanical Garden.**, 1997. *Pinus (Pinaceae)*. published for Organization for Flora Neotropica by the New York Botanical Garden, New York, 291 pp.
- Fritts, H. C.**, 2001. *Tree rings and climate*. The Blackburn Press, Nueva Jersey, EUA, 567 pp.
- Fritts, H. C. y T. W. Swetnam**, 1989. Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances in Ecological Research* 19: 111-118.
- Gedalof, Z. y D. J. Smith**, 2001. Interdecadal climate variability and regime-scale shifts in Pacific North America. *Geophysical Research Letters* 28: 1515-1518.
- Gershunov, A. y T. P. Barnett**, 1998. Interdecadal modulation of ENSO teleconnections. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79: 2715-2726.
- Gómez-Mendoza, L. y L. Arriaga**, 2007. Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biology* 21: 1545-1555.

- Gonzalez-Elizondo, M., E. Jurado, J. Navar, M. S. Gonzalez-Elizondo, J. Villanueva, O. Aguirre y J. Jimenez**, 2005. Tree-rings and climate relationships for Douglas-fir chronologies from the Sierra Madre Occidental, Mexico: A 1681-2001 rain reconstruction. *Forest Ecology and Management* 213: 39-53.
- Gray, S. T., J. L. Betancourt, C. L. Fastie y S. T. Jackson**, 2003. Patterns and sources of multidecadal oscillations in drought-sensitive tree-ring records from the central and southern Rocky Mountains. *Geophysical Research Letters* 30: 1316.
- Gutiérrez-García, G.**, 2003. *Análisis dendrocronológico y económico de Abies vejari, Pinus hartwegii, Pinus strobiformis y Pinus teocote en la Sierra de Peña Nevada*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Nuevo León, San Nicolás de los Garza, Mexico, 101 pp.
- Gutierrez-Garcia, G. y M. Ricker**, 2011. Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A statistical analysis. *Atmosfera* 24: 347-373.
- Harley, G. L., H. D. Grissino-Mayer y S. P. Horn**, 2011. The Dendrochronology of *Pinus elliottii* in the Lower Florida Keys: Chronology Development and Climate Response. *Tree-Ring Research* 67: 39-50.
- Hastenrath, S.**, 1963. Dendrochronologie in El Salvador. *Meteorologische Rundschau* 4: 110-113.
- Hazlett, D. L.**, 1986. Seasonal cambial activity, litterfall, and foliage decomposition rates for *Pinus oocarpa* in Honduras. *CEIBA* 27: 261-277.
- Heinrich, I. y J. C. G. Banks**, 2006. Tree-ring anomalies in *Toona ciliata*. *IAWA Journal* 27: 213.
- Hidalgo, H. G.**, 2004. Climate precursors of multidecadal drought variability in the western United States. *Water Resources Research* 40: W12504.
- Hill, J. B.**, 1969. *Temperature variability and synoptic cold fronts in the winter climate of Mexico*. Climatological Research Series No. 4. McGill University, Montreal, Canadá, 71 pp.
- Holmes, R. L.**, 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree Ring Bulletin* 43: 69-78.

- Huante, P., E. Rincon y T. W. Swetnam**, 1991. Dendrochronology of *Abies religiosa* in Michoacan, Mexico. *Tree-Ring Bulletin* 51: 15-28.
- Johnson, W. C.**, 1980. Dendrochronological sampling of *Pinus oocarpa* Shiede near Copan, Honduras: a preliminary note. *Biotropica* 12: 315-316.
- Klapwijk, M. J., M. P. Ayres, A. Battisti y S. Larsson**, 2012. Assessing the Impact of Climate Change on Outbreak Potential. En: *Insect Outbreaks Revisited*. (P. Barbosa, D. K. Letourneau y A. A. Agrawal, Eds.). John Wiley & Sons, Sussex, Reino Unido, pp. 429-450.
- Kozlowski, T. T., P. J. Kramer y S. G. Pallardy**, 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, San Diego, EUA, 657 pp.
- Kuo, M. L. y E. A. McGinnes**, 1973. Variation of anatomical structure of false rings in eastern red cedar. *Wood Science* 5: 205-210.
- LaDeau, S. L. y J. S. Clark**, 2001. Rising CO₂ levels and the fecundity of forest trees. *Science* 292: 95-98.
- Larson, P. R.**, 1963. The indirect effect of drought on tracheid diameter in red pine. *Forest Science* 9: 52-62.
- Larson, P. R., D. E. Kretschmann, A. Clark III y J. G. Isebrands**, 2001. *Formation and properties of juvenile wood in southern pines: a synopsis*. Gen. Tech. Rep. FPL-GTR-129. United States Department of Agriculture. Forest Service. Forest Products Laboratory, Madison, EUA, 42 pp.
- Lewis, S. L., J. Lloyd, S. Sitch, E. T. Mitchard y W. F. Laurance**, 2009. Changing ecology of tropical forests: evidence and drivers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 529-549.
- Llamas-Casillas, P.**, 2013. Régimen histórico de incendios en bosques de coníferas del sur de occidente de Jalisco. Tesis de Maestría, Universidad de Guadalajara, Autlan de Navarro, México, 80 pp.
- Lloyd, J. y G. D. Farquhar**, 2008. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 1811-1817.

- MacDonald, G. M. y R. A. Case**, 2005. Variations in the Pacific Decadal Oscillation over the past millennium. *Geophysical Research Letters* 32: L08703.
- Magaña, V., J. A. Amador y S. Medina**, 1999. The midsummer drought over Mexico and Central America. *Journal of Climate* 12: 1577-1588.
- Magaña, V. O., J. L. Vázquez, J. L. Pérez y J. B. Pérez**, 2003. Impact of El Niño on precipitation in Mexico. *Geofísica Internacional* 42: 313-330.
- Mantua, N. J.**, 2002. Pacific–Decadal Oscillation (PDO). En: *Encyclopedia of Global Environmental Change*. (M. C. MacCracken y J. S. Perry, Eds.). John Wiley & Sons, Chichester, EUA, pp. 592 – 594.
- Mantua, N. J., S. R. Hare, Y. Zhang, J. M. Wallace y R. C. Francis**, 1997. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bulletin of the American Meteorological Society* 78: 1069-1079.
- Margolis, E.**, 2007. *Fire history and fire-climate relationships in upper elevation forests of the southwestern United States*. Tesis de Doctorado, University of Arizona, Tucson, EUA, 179 pp.
- Martijena, N. E.**, 2003. El Niño–Southern Oscillation and precipitation history in Baja California: reconstruction using tree ring records. *Geofísica Internacional* 42: 351-362.
- Masiokas, M. y R. Villalba**, 2004. Climatic significance of intra-annual bands in the wood of *Nothofagus pumilio* in southern Patagonia. *Trees-Structure and Function* 18: 696-704.
- McCabe, G. J., M. A. Palecki y J. L. Betancourt**, 2004. Pacific and Atlantic Ocean influences on multidecadal drought frequency in the United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 4136-4141.
- Méndez, M. y V. Magaña**, 2010. Regional aspects of prolonged meteorological droughts over Mexico and Central America. *Journal of Climate* 23: 1175-1188.
- Michaelsen, J.**, 1987. Cross-validation in statistical climate forecast models. *Journal of Climate and Applied Meteorology* 26: 1589-1600.

- Miller, A. C.**, 2007. *Fire History of Caribbean Pine (*Pinus caribaea* var. *bahamensis* [Griseb.] WH Barret & Golfari) Forests on Abaco Island, the Bahamas*. Tesis de Maestría, University of Tennessee, Knoxville, EUA, 92 pp.
- Miller, A. J.**, 1984. Selection of subsets of regression variables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General)* 147: 389-425.
- Mitchell, T. D. y P. D. Jones**, 2005. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology* 25: 693-712.
- Mosteller, F. y J. W. Tukey**, 1977. *Data analysis and regression : a second course in statistics*. Addison-Wesley, Reading, EUA, 588 pp.
- Neelin, J. D., M. Münnich, H. Su, J. E. Meyerson y C. E. Holloway**, 2006. Tropical drying trends in global warming models and observations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 6110-6115.
- Nixon, K. C.**, 1993. The genus *Quercus* in Mexico. En: *Biological diversity of Mexico : origins and distribution*. (T. P. Ramamoorthy, Ed.). Oxford University Press, Nueva York, EUA, pp. 447-458.
- NOAA**, 2006. National Geophysical Data Center. ITRDB. International Tree-Ring Data Bank.
- Pallardy, S. G.**, 2008. *Physiology of Woody Plants*. 3a edición. Academic Press, San Diego, EUA, 454 pp.
- Philander, S. G.**, 1990. *El Niño, La Niña, and the Southern Oscillation*. Academic Press, San Diego, EUA, 305 pp.
- Pompa-García, M., J. Cerano-Paredes y P. Z. Fulé**, 2013. Variation in radial growth of *Pinus cooperi* in response to climatic signals across an elevational gradient. *Dendrochronologia* 31: 198-204.
- Power, S., F. Delage, C. Chung, G. Kociuba y K. Keay**, 2013. Robust twenty-first-century projections of El Niño and related precipitation variability. *Nature* 502: 541-545.
- Priya, P. y K. Bhat**, 1998. False ring formation in teak (*Tectona grandis*) and the influence of environmental factors. *Forest Ecology and Management* 108: 215-222.

- Rawlings, J. O., S. G. Pantula y D. A. Dickey**, 1998. *Applied regression analysis : a research tool*. 2a edición. Springer, New York, EUA, 657 pp.
- Rayner, N., D. Parker, E. Horton, C. Folland, L. Alexander, D. Rowell, E. Kent y A. Kaplan**, 2003. Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century. *Journal of Geophysical Research* 108: 4407.
- Ricker, M., G. Gutiérrez-García y D. C. Daly**, 2007. Modeling long-term tree growth curves in response to warming climate: test cases from a subtropical mountain forest and a tropical rainforest in Mexico. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 977-989.
- Robinson, W. J. y R. Evans**, 1980. A microcomputer-based tree-ring measuring system. *Tree Ring Bulletin* 40: 59-64.
- Roig, F. A., J. J. Jimenez Osornio, J. Villanueva Diaz, B. Luckman, H. Tiessen, A. Medina y E. J. Noellemeyer**, 2005. Anatomy of growth rings at the Yucatan Peninsula. *Dendrochronologia* 22: 187.
- Ropelewski, C. F. y P. D. Jones**, 1987. An Extension of the Tahiti-Darwin Southern Oscillation Index. *Monthly Weather Review* 115: 2161-2165.
- Sáenz-Romero, C., G. Rehfeldt, N. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu y B. Richardson**, 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: 595-623.
- Santillán-Hernández, M., E. H. Cornejo-Oviedo, J. Villanueva-Díaz, J. Cerano-Paredes, S. Valencia-Manzo y M. A. Capó-Arteaga**, 2010. Potencial dendroclimático de *Pinus pinceana* Gordon en la Sierra Madre Oriental. *Madera y Bosques* 16: 17-30.
- Sheppard, P. R., M. H. Ort, K. C. Anderson, M. D. Elson, L. Vazquez-Selem, A. W. Clemens, N. C. Little y R. J. Speakman**, 2008. Multiple dendrochronological signals indicate the eruption of Paricutin volcano, Michoacan, Mexico. *Tree-Ring Research* 64: 97-108.

- Schweingruber, F. H., A. Börner y E. D. Schulze**, 2006. *Atlas of woody plant stems: evolution, structure, and environmental modifications*. Springer, Berlin, Alemania, 229 pp.
- Sibold, J. S. y T. T. Veblen**, 2006. Relationships of subalpine forest fires in the Colorado Front Range with interannual and multidecadal-scale climatic variation. *Journal of Biogeography* 33: 833-842.
- Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, K. B. M. Marquis, M. T. Averyt y H. L. Miller**, 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Nueva York, EUA, 1086 pp.
- Speer, J. H.**, 2010. *Fundamentals of Tree-Ring Research*. University of Arizona Press, Tucson, EUA, 333 pp.
- Speer, J. H., K. H. Orvis, H. D. Grissino-Mayer, L. M. Kennedy y S. P. Horn**, 2004. Assessing the dendrochronological potential of *Pinus occidentalis* Swartz in the Cordillera Central of the Dominican Republic. *The Holocene* 14: 563-569.
- Stahle, D., D. Burnette, J. Villanueva-Diaz, R. Heim, F. Fye, J. Paredes, R. Soto y M. Cleaveland**, 2012. Pacific and Atlantic influences on Mesoamerican climate over the past millennium. *Climate Dynamics* 39: 1431-1446.
- Stahle, D. W. y M. K. Cleaveland**, 1993. Southern Oscillation extremes reconstructed from tree rings of the Sierra-Madre Occidental and southern Great-Plains. *Journal of Climate* 6: 129-140.
- Stahle, D. W., R. D. D'Arrigo, P. J. Krusic, M. K. Cleaveland, E. R. Cook, R. J. Allan, J. E. Cole, R. B. Dunbar, M. D. Therrell, D. A. Gay, M. D. Moore, M. A. Stokes, B. T. Burns, J. Villanueva-Diaz y L. G. Thompson**, 1998. Experimental dendroclimatic reconstruction of the Southern Oscillation. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79: 2137-2152.
- Stokes, M. A. y T. L. Smiley**, 1996. *An introduction to tree-ring dating*. University of Arizona Press, Tucson, 73 pp.
- Sutton, R. T. y D. L. R. Hodson**, 2005. Atlantic Ocean forcing of North American and European summer climate. *Science* 309: 115-118.

- Szejner, P. S.**, 2011. *Tropical Dendrochronology: exploring tree-rings of Pinus oocarpa in eastern Guatemala*. Tesis de Maestría, Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen, Alemania, 60 pp.
- Therrell, M. D., D. W. Stahle, M. K. Cleaveland y J. Villanueva-Diaz**, 2002. Warm season tree growth and precipitation over Mexico. *Journal of geophysical research* 107: ACL 6/1-ACL 6/8.
- Timilsena, J., T. Piechota, G. Tootle y A. Singh**, 2009. Associations of interdecadal/interannual climate variability and long-term colorado river basin streamflow. *Journal of Hydrology* 365: 289-301.
- Trenberth, K., G. Branstator y D. Karoly**, 1998. Progress during TOGA in understanding and modeling global teleconnections associated with tropical sea surface temperatures. *Journal of Geophysical Research* 103: 14-291.
- van Zonneveld, M., A. Jarvis, W. Dvorak, G. Lema y C. Leibing**, 2009. Climate change impact predictions on *Pinus patula* and *Pinus tecunumanii* populations in Mexico and Central America. *Forest Ecology and Management* 257: 1566-1576.
- Verdon, D. C. y S. W. Franks**, 2006. Long-term behaviour of ENSO: Interactions with the PDO over the past 400 years inferred from paleoclimate records. *Geophysical Research Letters* 33: L06712.
- Villanueva-Diaz, J., D. W. Stahle, B. H. Luckman, J. Cerano-Paredes, M. D. Therrell, M. K. Cleaveland y E. Cornejo-Oviedo**, 2007. Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast Mexico. *Climatic Change* 83: 117-131.
- Waliser, D. E. y C. Gautier**, 1993. A satellite-derived climatology of the ITCZ. *Journal of Climate* 6: 2162-2174.
- West, G. H.**, 2011. *Defining the regional and seasonal climatic response of long douglas-fir tree-ring chronologies in central Mexico*. Tesis de Maestría, Universidad de Arkansas, Fayetteville, EUA, 128 pp.
- Whitmore, F. y R. Zahner**, 1967. Evidence for a direct effect of water stress on tracheid cell wall metabolism in pine. *Forest Science* 13: 397-400.

- Williams-Linera, G., M. S. Devall y C. Alvarez Aquino**, 2000. A relict population of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* at the Acatlan Volcano, Mexico: structure, litterfall, phenology and dendroecology. *Journal of Biogeography* 27: 1297-1309.
- Wimmer, R., G. Strumia y F. Holawe**, 2000. Use of false rings in Austrian pine to reconstruct early growing season precipitation. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1691-1697.
- Yongqiang, L., P. P. Jeffrey, L. G. Scott, P. H. Thomas, A. S. John, M. V. James y S. Ge**, 2014. Future Wildfire Trends, Impacts, and Mitigation Options in the Southern United States. En: *Climate change adaptation and mitigation management options : a guide for natural resource managers in southern forest ecosystems*. (J. M. Vose y K. D. Klepzig, Eds.). CRC Press, Boca Raton, EUA, pp. 85-126.
- Zahner, R.**, 1963. Internal moisture stress and wood formation in conifers. *Forest Products Journal* 13: 240-247.
- Zahner, R.**, 1968. Water deficits and growth of trees. En: *Plant Water Consumption and Response*. (T. T. Kozlowski, Ed.). Academic Press, Nueva York, EUA, pp. 191-254.
- Zhang, R. y T. L. Delworth**, 2006. Impact of Atlantic multidecadal oscillations on India/Sahel rainfall and Atlantic hurricanes. *Geophysical Research Letters* 33: L17712.

DISCUSIÓN GENERAL

El objetivo principal de esta tesis doctoral fue analizar la relación entre el clima y el crecimiento arbóreo en especies tropicales en la Reserva de la Biosfera de “Los Tuxtlas”. De manera simultánea se propuso construir un modelo predictivo basado en un Sistema de Información Geográfica para identificar aquellas áreas en donde sea probable encontrar anillos de crecimiento en especies arbóreas tropicales. En el primer capítulo se construyó a partir de diferentes métodos una base de datos climatológica corregida de errores que generalmente presentan los registros climáticos, como valores ausentes, valores atípicos “outliers”, e inhomogeneidades (Linacre, 1992). Esta base de datos consta de registros climáticos de precipitación y temperatura (máxima y mínima), siendo la primera en su tipo para Los Tuxtlas.

Las capas “raster” de clima, construidas a partir de interpolaciones con el programa ANUSPLIN, presentan mejoras considerables en comparación con el conjunto de datos “raster” de precipitación de WorldClim para la región de Los Tuxtlas (Hijmans *et al.*, 2005). WorldClim presenta un valor máximo de precipitación anual bajo (3,710 mm), el cual es solamente el 88% del valor de la estación meteorológica más húmeda en la reserva (Coyame, 4,021 mm), y el 48% del valor máximo predicho de la capa de precipitación anual calculada en el capítulo 1 de esta tesis. Además, WorldClim predice las áreas de mayor precipitación en las áreas bajas cercanas al mar y en las cimas de los tres volcanes, lo cual en base a los resultados del capítulo 1 no ocurre (Gutiérrez-García y Ricker, 2011).

Las capas de clima creadas con ANUSPLIN se podrían hacer más exactas al utilizar información climática de sensores ambientales “data loggers” y/o estaciones climatológicas automatizadas en zonas superiores a los 500 metros sobre el nivel del mar, donde la información climática actualmente es escasa. Otra manera sería emplear como covariable en ANUSPLIN coberturas de productos de precipitación de plataformas satelitales, como MODIS (King *et al.*, 2003) y/o TRMM “Tropical Rainfall Measuring Mission” (Kummerow *et al.*, 1998).

Los resultados del capítulo 2 indican que una proporción considerable de especies tropicales presenta anillos visibles y bien delimitados en Los Tuxtlas (33% de las 79 especies analizadas). Se desconoce si estos anillos de crecimiento son realmente anuales. La anualidad se podría confirmar por medio del fechado de anillos por métodos dendrocronológicos tradicionales (Stokes y Smiley, 1996), estudios de fenología cambial con micro-virutas y/o dendrómetros de banda (Mäkinen *et al.*, 2008), o aplicando la técnica de carbono 14 a la madera de los anillos (Worbes y Junk, 1989). El fechado-cruzado “cross-dating” es uno de los principios en los que se fundamentan los métodos dendrocronológicos, e implica comparar secuencias de anillos en virutas o secciones transversales entre árboles de una misma especie (Fritts, 2001). Este principio permite colocar apropiadamente el año exacto de formación a cada anillo de crecimiento, e identificar la ausencia de anillos o la presencia de anillos falsos. Resulta imposible realizar el fechado-cruzado sin una replicación adecuada (Fritts, 2001), por lo que se requiere un número adecuado de virutas o secciones transversales de una misma especie para fechar anillos de crecimiento. Si las anchuras de anillos de la mayoría de las muestras analizadas varían de la misma forma, se puede asumir que existe algún factor “general” limitante del crecimiento (i.e., clima). Posteriormente, si existe correlación del crecimiento con datos climáticos cercanos al sitio de muestreo, se puede confiar en que los anillos formados son anuales.

La aplicación de métodos dendrocronológicos tradicionales en selvas húmedas tropicales no solo se dificulta por la visibilidad de los anillos en la madera, sino también por la estructura y florística inherentes a este tipo de ecosistemas. Por ejemplo, estos bosques presentan una alta diversidad de especies por hectárea lo que resulta atractivo desde el punto de vista dendrocronológico (Richards, 1996). Sin embargo, la distribución de muchas especies es dispersa, dificultando una adecuada replicación de muestras por especie. Un número alto de virutas por especie es necesario para poder fechar los anillos en especies tropicales, en especial en aquellas regiones donde no existe una estacionalidad climática pronunciada. Esto representa un reto ya que como se mostró en el tercer capítulo, incluso en una especie como *Pinus oocarpa* que es relativamente abundante en las faldas del volcán

Santa Marta, y que además presenta anillos anuales bien delimitados solamente se pudo fechar el 29% (35) de un total de 122 virutas. Por lo tanto, en cualquier estudio prospectivo de anillos de crecimiento con especies de bosque húmedo tropical se debe dar prioridad a aquellas especies que presenten una abundancia alta. Así mismo, es deseable un conocimiento previo de la anatomía y fenología cambial de las especies a estudiar, para evaluar la visibilidad y anualidad de los anillos de crecimiento.

En el segundo capítulo se reporta el potencial de 20 especies arbóreas atractivas para llevar estudios dendrocronológico futuros, seleccionadas de un total de 79 especies analizadas. La selección de estas especies se basa en la claridad y visibilidad de sus anillos de crecimiento en la madera. Si se considera que un número relativamente alto de individuos es necesario, para tener un valor adecuado de replicación de virutas, y poder llevar a cabo el fechado de los anillos. La investigación dendrocronológica futura en Los Tuxtlas se debe enfocar en aquellas especies que son abundantes. Por ejemplo, para la selva alrededor de la Estación de Biología Tropical de la UNAM, Bongers *et al.* (1988) reportan valores de abundancia de las especies encontradas en una hectárea de selva alta perennifolia en Los Tuxtlas. En Este caso, se pueden recomendar 6 de las 20 especies con potencial dendrocronológico que además presentan una abundancia alta: *Brosimum alicastrum* (25 árboles por hectárea), *Crateva tapia* (19), *Cymbopetalum baillonii* (58), *Cynometra retusa* (22), *Pouteria durlandii* (35), y *Stemmadenia donnell-smithii* (12).

Existen novedosos métodos en dendrocronología que permiten analizar el crecimiento en especies, en donde los anillos de crecimiento son poco o nulamente visibles. El primero de estos métodos se denomina *dendrocronología isotópica* (Evans y Schrag, 2004), y se fundamenta en detectar la estacionalidad de la lluvia convectiva tropical a través de la composición isotópica de oxígeno 18 presente en la α -celulosa de la madera. Este método ha sido empleado para estimar tasas de crecimiento basales de manera satisfactoria tanto en selvas húmedas tropicales en Guyana (Pons y Helle, 2011) como en bosques de niebla en Costa Rica (Anchukaitis *et al.*, 2008).

El segundo método se denomina *dendroquímica tropical*, y se fundamenta en la variación estacional de elementos traza acumulados en la madera por un árbol. Por ejemplo, Poussart *et al.* (2006) determinan la edad y la historia de crecimiento de árboles tropicales en Tailandia a partir de las variaciones cíclicas de Calcio y Zinc presentes en la madera.

El tercer método emplea la variación en la frecuencia y tamaño de vasos en la madera para delimitar ciclos de crecimiento (Ohashi *et al.*, 2013). Este método ha sido utilizado en especies de sabana seca, bosque tropical monzónico, y bosque tropical húmedo por Ohashi *et al.* (2013), y en manglar por Verheyden *et al.* (2005).

De los tres métodos mencionados, el método de variación en la frecuencia y tamaño de vasos resulta ser el más factible de ser llevado a cabo, ya que es sencillo y relativamente barato. Este método requiere solamente de un microscopio estereoscópico unida a una cámara digital de buena resolución. En el caso de los métodos isotópico y dendroquímico resultan ser más difícil su implementación debido a su alto costo. El alto precio se debe a los instrumentos utilizados, el procesamiento de las muestras, y los reactivos químicos empleados.

Los resultados en el segundo capítulo indican que no se logró predecir la formación o ausencia de anillos a nivel de paisaje a partir del Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFAC). El modelo presentó una baja capacidad de predicción en las tres categorías de anillos analizadas (visible, poco visible, y no visible). Esta baja capacidad de predicción se relaciona con el fenómeno que una porción relativamente constante de virutas presenta anillos en todos los sitios de validación. La capacidad de predicción del modelo se sustenta en la humedad del sitio, predicha indirectamente por el Índice Potencial de Formación de Anillos de Crecimiento (IPFCA). Si las proporciones de anillos observados son similares en todo el rango de valores de IPFCA, significa que (1) la humedad no fue adecuadamente predicha por el IPFCA, o (2) la variación en humedad no predice la formación de anillos. Cualquiera de estas dos explicaciones puede estar ocurriendo e influir en los resultados obtenidos. En el primer caso, la resolución de las capas de insolación y del índice topográfico de humedad (TWI) puede no tener la capacidad para detectar

variaciones microclimáticas que puedan estar ocurriendo dentro del área que comprende una celda de predicción de 30 m x 30 m, lo que llevaría a una estimación equivocada de la humedad predicha por el IPFCA. En el segundo caso, existe evidencia que indica que la periodicidad anual del crecimiento en especies de bosques tropicales húmedos puede estar también relacionada con algún factor interno no conocido, y no por factores ambientales como la disponibilidad de humedad (Alvim, 1978; Ohashi *et al.*, 2013).

Un objetivo principal de esta tesis fue analizar la relación entre el clima y el crecimiento arbóreo, lo cual se logró para *Pinus oocarpa*, un pino tropical que afortunadamente se encuentra en el sur de Los Tuxtlas. El género *Pinus* es un estándar en estudio dendrocronológicos. *Pinus oocarpa* presenta una amplia distribución geográfica y una respuesta climática relativamente similar a diversas coníferas del centro y sur de México. Estas cualidades la hacen candidata para construir una red de cronologías, que permitiría reconstruir el clima pasado en regiones del país en donde solo se conoce la variabilidad climática a través de registros instrumentales.

Pinus oocarpa responde positivamente a la lluvia de la época invernal y de inicio de verano, y de forma negativa a la temperatura de verano e inicio de otoño. Los resultados del análisis de regresión muestran que el 55.1% de la variación del crecimiento en *Pinus oocarpa* es explicada por el clima (precipitación y temperatura). Este valor puede ser incrementando muestreando árboles adicionales en sitios con suelos someros, y/o con pendientes pronunciadas, donde la señal climática sea mayor debido a una menor disponibilidad de agua. Otra forma de amplificar la respuesta climática en *Pinus oocarpa*, es generando cronologías de madera temprana y/o madera tardía, las cuales se conoce responden al clima de diferente manera. Estudios llevados a cabo en el suroeste de los Estados Unidos y norte de México, han demostrado que la madera temprana (clara) responde a la precipitación de invierno-primavera, y la madera tardía (oscura) a la precipitación de verano (Díaz *et al.*, 2002; Meko y Baisan, 2001; Stahle *et al.*, 2009).

Las proyecciones promedio de los tres modelos climatológicos de circulación general (CSIROMK₃, HadGEM₁, y ECHAM₅) indican una probable afectación negativa por un

aumento de la temperatura y una menor precipitación en el crecimiento de *Pinus oocarpa* en Los Tuxtlas. Las condiciones proyectadas por los modelos de circulación general, para fines del presente siglo en Los Tuxtlas, indican de manera general un aumento de la temperatura y una disminución de precipitación en los escenarios A2 y B1. Esta predicción concuerda con las condiciones proyectadas por dos estudios para finales del presente siglo para el sur de México y Centroamérica (Neelin *et al.*, 2006; Christensen *et al.*, 2007). Sin embargo, se debe tener cuidado con las proyecciones generadas por los modelos de circulación general, ya que estos presentan un grado de incertidumbre, el cual se incrementa al aumentar el tiempo a futuro de la proyección (Hawkins y Sutton, 2009).

Se ha calculado que los bosques húmedos tropicales del mundo se han calentado en promedio alrededor de 0.26°C por década a partir de mediados de los 70s, aunque con variaciones regionales, y diferentes efectos en la precipitación: para el mismo periodo la precipitación disminuyó en gran parte de África pero no en toda la Amazonía (Malhi y Wright, 2004). En México se reporta un calentamiento para ese mismo periodo, después de un enfriamiento para el periodo de 1940 a 1969 (Pavia *et al.*, 2008). Estas diferencias indican que el cambio climático global no es un fenómeno uniforme, ya que éste se presenta en función del periodo de tiempo y la región analizada (Trenberth y Jones, 2007). También el análisis de regresión en las series de temperatura y precipitación para 7 estaciones meteorológicas por 48 años en Los Tuxtlas (Gutiérrez-García y Ricker, 2011), no detectó ningún cambio significativo en las dos variables. En consecuencia, el efecto del cambio climático en Los Tuxtlas durante las próximas décadas se tiene que considerar todavía incierto.

RECOMENDACIONES PARA INVESTIGACIONES FUTURAS

Existen tres líneas de investigación futuras que permitirán entender mejor el fenómeno de formación de anillos de crecimiento en bosques húmedos tropicales, así como su predicción:

1. **Formación de madera.** Esta línea consiste en analizar la fenología cambial de un número reducido de árboles a partir de la toma de micro-virutas de madera cada semana, y mediciones de incremento diametral con dendrómetros de banda cada 15 días. El estudio se debería llevar a cabo en 2 ó 3 especies con anillos bien definidos, a lo largo de un gradiente topográfico (zonas altas, medias, bajas e inundables). En cada árbol se realizarían mediciones con sensores ambientales “data-loggers” de humedad, insolación, temperatura, y humedad del suelo. Así mismo, se analizaría en cada árbol quincenalmente la fenología de los árboles para identificar brotes y caída de hojas, floración, y fructificación. Este estudio permitiría entender el mecanismo de formación de anillos de crecimiento en una zona húmeda poco estacional como Los Tuxtlas, validar la anualidad de los anillos, e identificar las variables claves que pueden estar desencadenando la latencia en cambium vascular para afinar el modelo predictivo.
2. **Mejoramiento de capas de modelo predictivo.** Esta línea estaría enfocada a mejorar la capa de clima a partir de datos suplementarios en campo con sensores ambientales y con productos climáticos satelitales. Así mismo, en un área de 100 hectáreas se exploraría la utilización de un modelo digital de elevación de muy alta resolución (1 m), para mejorar la calidad de todas las capas raster derivadas del mismo: insolación, pendiente, y TWI. En algunos sitios se realizarían mediciones con clinómetros y sensores de humedad de suelo. Este estudio permitiría validar los datos de las capas raster, y evaluar el efecto de la topografía en la disponibilidad de agua en el suelo.
3. **Análisis dendrocronológico.** Esta línea consistiría en aplicar métodos dendrocronológicos tradicionales a virutas de 2 o 3 especies que hayan presentado

anillos de crecimiento visibles. Las colectas se deberían realizar en 20 o 30 árboles en cada especie, en un área menor a 100 hectáreas. Este estudio permitiría conocer la edad de los árboles en estas especies, y probablemente la relación del crecimiento arbóreo y el clima.

REFERENCIAS

- Alvim, P. d. T.**, 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. En: *Tropical trees as living systems*. (P. B. Tomlinson y M. H. Zimmermann, Eds.). Cambridge University Press, Londres, Reino Unido, pp. 445-464
- Anchukaitis, K., M. Evans, N. Wheelwright y D. Schrag**, 2008. Stable isotope chronology and climate signal calibration in neotropical montane cloud forest trees. *Journal of Geophysical Research* 113: G030301-G0303017.
- Bongers, F., J. Popma, J. M. Castillo y J. Carabias**, 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Christensen, J. H., B. Hewitson, A. Busuioc, A. Chen, X. Gao, I. Held, R. Jones, R. K. Kolli, W.-T. Kwon, R. Laprise, V. Magaña-Rueda, L. Mearns, C. G. Menéndez, J. Räisänen, A. Rinke, A. Sarr y P. Whetton**, 2007. Regional Climate Projections. En: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. (S. Solomon, D. Qin, M. Manning et al, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp. 499-587.
- Diaz, S. C., M. D. Therrell, D. W. Stahle y M. K. Cleaveland**, 2002. Chihuahua (Mexico) winter-spring precipitation reconstructed from tree-rings, 1647-1992. *Climate Research* 22: 237-244.
- Evans, M. y D. Schrag**, 2004. A stable isotope-based approach to tropical dendroclimatology. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 68: 3295-3305.
- Fritts, H. C.**, 2001. *Tree rings and climate*. The Blackburn Press, Nueva Jersey, EUA, 567 pp.
- Gutiérrez-García, G. y M. Ricker**, 2011. Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A statistical analysis. *Atmosfera* 24: 347-373.
- Hawkins, E. y R. Sutton**, 2009. The Potential to Narrow Uncertainty in Regional Climate Predictions. *Bulletin of the American Meteorological Society* 90: 1095-1107.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis**, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

- King, M. D., W. P. Menzel, Y. J. Kaufman, D. Tanre, G. Bo-Cai, S. Platnick, S. A. Ackerman, L. A. Remer, R. Pincus y P. A. Hubanks**, 2003. Cloud and aerosol properties, precipitable water, and profiles of temperature and water vapor from MODIS. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 41: 442-458.
- Kummerow, C., W. Barnes, T. Kozu, J. Shiue y J. Simpson**, 1998. The Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM) Sensor Package. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 15: 809-817.
- Linacre, E.**, 1992. *Climate data and resources : a reference and guide*. Routledge, Nueva York, EUA, 336 pp.
- Mäkinen, H., J.-W. Seo, P. Nöjd, U. Schmitt y R. Jalkanen**, 2008. Seasonal dynamics of wood formation: a comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements. *European Journal of Forest Research* 127: 235-245.
- Malhi, Y. y J. Wright**, 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359: 311-329.
- Meko, D. M. y C. H. Baisan**, 2001. Pilot study of latewood-width of conifers as an indicator of variability of summer rainfall in the North American monsoon region. *International Journal of Climatology* 21: 697-708.
- Neelin, J. D., M. Münnich, H. Su, J. E. Meyerson y C. E. Holloway**, 2006. Tropical drying trends in global warming models and observations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 6110-6115.
- Ohashi, S., N. Okada, A. Abdul Azim, S. Siripatanadilok, T. Veenin, A. Yahya y T. Nobuchi**, 2014. Vessel feature changes as a tool for detecting annual rings in tropical trees. *Trees* 28: 137-149.
- Pavia, E., F. Graef y J. Reyes**, 2008. Annual and seasonal surface air temperature trends in Mexico. *International Journal of Climatology* 29: 1324-1329.
- Pons, T. y G. Helle**, 2011. Identification of anatomically non-distinct annual rings in tropical trees using stable isotopes. *Trees* 25: 83-93.

- Poussart, P. M., S. C. B. Myneni y A. Lanzirotti**, 2006. Tropical dendrochemistry: A novel approach to estimate age and growth from ringless trees. *Geophysical Research Letters* 33: L17711.
- Richards, P. W.**, 1996. *The tropical rainforest an ecological study*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge UK, 575 pp.
- Stahle, D. W., M. K. Cleaveland, H. D. Grissino-Mayer, R. D. Griffin, F. K. Fye, M. D. Therrell, D. J. Burnette, D. M. Meko y J. Villanueva Diaz**, 2009. Cool- and Warm-Season Precipitation Reconstructions over Western New Mexico. *Journal of Climate* 22: 3729-3750.
- Stokes, M. A. y T. L. Smiley**, 1996. *An introduction to tree-ring dating*. University of Arizona Press, Tucson, EUA, 73 pp.
- Trenberth, K. E. y P. D. Jones**, 2007. Observations: surface and atmospheric climate change. En: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. (S. Solomon, D. Qin, M. Manning et al, Eds.). Cambridge University Press, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 235-336.
- Verheyden, A., F. De Ridder, N. Schmitz, H. Beeckman y N. Koedam**, 2005. High-resolution time series of vessel density in Kenyan mangrove trees reveal a link with climate. *New Phytologist* 167: 425-435.
- Worbes, M. y W. J. Junk**, 1989. Dating tropical trees by means of super(14)C from bomb tests. *Ecology* 70: 503-507.