



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**EFFECTOS DE UNA HELADA SEVERA EN UN PAISAJE EN EL LÍMITE NORTE
DEL BOSQUE NEOTROPICAL SECO**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

M. EN C. JESÚS ADRIÁN BOJÓRQUEZ VALDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:

**DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRÍZAR
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

COMITÉ TUTOR:

**DR. VÍCTOR JOAQUÍN JARAMILLO LUQUE
INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD,
UNAM**

**DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD,
UNAM**

MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO. JUNIO 2021.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA
OFICIO CPCB/504/2021
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **01 de marzo de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **BOJORQUEZ VALDEZ JESÚS ADRIÁN** con número de cuenta **512026673** con la tesis titulada **“EFECTOS DE UNA HELADA SEVERA EN UN PAISAJE EN EL LÍMITE NORTE DEL BOSQUE NEOTROPICAL SECO”**, bajo la dirección de la **DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRÍZAR** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. LORENZO VÁZQUEZ SELEM
Vocal: DR. ADRIÁN GHILARDI
Vocal: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ
Vocal: DR. LEOPOLDO GALICIA SARMIENTO
Secretario: DR. VÍCTOR JOAQUÍN JARAMILLO LUQUE

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

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 27 de mayo de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (#270082) para la realización de los estudios del doctorado.

Al Programa de Apoyo de Estudios de Posgrado (PAEP), UNAM.

A los miembros del comité tutor: Dra. Angelina Martínez Yrizar, Dr. Víctor Joaquín Jaramillo Luque y Dr. Miguel Martínez Ramos, por todas sus observaciones, comentarios, sugerencias y guía para que este proyecto de investigación se desarrollara exitosamente.

AGRADECIMIENTOS a título personal

A la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la oportunidad de formarme como Dr. en Ciencias, y por ser la Universidad de la Nación, porque gracias a ella jóvenes como yo se siguen y seguirán superando, muchas gracias.

A PAPIIT-DGAPA, UNAM (#IN207315) y al CONACyT (RETROCESE #36971) por el financiamiento para llevar a cabo este proyecto.

A mi tutora la Dra. Angelina Martínez Yrizar, por darme la oportunidad de realizar el doctorado, formarme, por brindarme apoyo, comprensión, por las eternas discusiones que ayudaron a disipar todas las dudas respecto al proyecto, y sobre todo por la guía para culminar este trabajo de tesis doctoral. ¡Muchas gracias Dra.! Eternamente agradecido.

A mi tutor el Dr. Juan C. Álvarez Yépiz, por tu invaluable asesoría durante todo el doctorado y motivar en mí el pensamiento crítico, por la paciencia y la sabiduría para guiarme cuando todo parecía que no tenía salida. ¡Muchas gracias JC!, y mi más sincero agradecimiento.

Al Dr. Víctor J. Jaramillo Luque, por su gran sabiduría, paciencia para ayudarme siempre a mejorar y analizar de manera crítica cada paso que di durante este proceso. ¡Muchas gracias Víctor! Siempre agradecido.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos por siempre aportar ideas que ayudaron para un mejor desarrollo del presente proyecto doctoral. ¡Muchas gracias Miguel!

Al Dr. Alberto Búrquez M. por sus discusiones enriquecedoras, sabios consejos y pláticas en los minutos u horas de café. ¡Muchas gracias Dr.!

Al. Dr. Jorge Meave del Castillo por su asesoría y sabios consejos para mejorar esta tesis doctoral. ¡Muy agradecido Dr.!

A los miembros del jurado Dr. Lorenzo Vázquez Selem, Adrián Ghilardi, Francisco Javier Álvarez Sánchez, Leopoldo Galicia Sarmiento y Víctor Joaquín Jaramillo Luque, por su gran aportación a este trabajo de investigación a través de sus comentarios tan valiosos.

A la Dra. Enriquena Bustamante Ortega por su apoyo técnico durante el desarrollo de este proyecto doctoral, pero sobre todo por sus consejos de vida tanto personal y académica. Quena ¡Muchísimas gracias!

A Erika Rodríguez Reyes, por siempre apoyarme y estar al pendiente a pesar de la distancia. ¡Muchas gracias Erika! porque sin ti no hubiese fluido tan fácil todo.

Al laboratorio de Zonas Áridas y Semiáridas del Instituto de Ecología, UNAM, Unidad Hermosillo por brindarme un espacio y ser mi segunda casa para culminar este proyecto.

A la Estación Regional del Noroeste (ERNO—Hermosillo), por permitirme usar sus instalaciones hasta el último día de este proceso, a todo su personal, ¡Muchas gracias!

A todos mis compañeros y amigos del laboratorio, muchas gracias por todas las aventuras académicas y discusiones científicas vividas, porque con su presencia todo fue más fácil, por los ánimos que siempre nos compartíamos, pero sobre todo por la amistad. En particular a Bárbara Larraín Barrios, Ricardo Félix, Yasmín Ramírez, Juan C. Álvarez, Eugenio Larios, Enriquena Bustamante, Onésimo Galáz, Mirsa Bojórquez, Jorge Solís, Ana Rosita Villegas, Rafael Lara... Mis más sinceros agradecimientos por tan buenos momentos.

Mis agradecimientos a la Dra. Ana Mendoza Ochoa, por darme asilo en su laboratorio, por sus sabios y maravillosos consejos. ¡Muchas gracias querida y adorada Ana!

A Francisco Mora Ardila y familia por siempre recibirme en su casa en todas las ocasiones que fui a Morelia, Michoacán. También muchas gracias Pacho, por siempre tener la paciencia y sabiduría para disipar dudas. ¡Muchas gracias Pacho!

A Naturaleza y Cultura Internacional (NCI) y en particular a Lydia Lozano y los guardabosques Alejandro Grajeda, Alejandro Saucedo, Félix García, por siempre apoyarnos en la logística de campo para llevar a cabo las mediciones y censos de vegetación del presente proyecto.

Al Área Natural Protegida Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui y a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, por permitirnos realizar el trabajo de campo y siempre tener la disponibilidad de apoyar logísticamente lo que fuese necesario para el desarrollo de las actividades de campo.

A los ejidatarios del municipio de Álamos que siempre nos apoyaron con su conocimiento y la logística para entrar a sus predios y realizar el trabajo de campo. En particular a Jesús Cruz y esposa, Don Mario y esposa Adelaida, Anatolio, David y esposa, Félix y esposa. Muchas gracias a todos ellos.

A la señora Eduwiges Yépiz y su familia, por haberme brindado asistencia y por siempre mostrarme hospitalidad durante mi estancia en Álamos, Sonora para la realización del trabajo de campo.

A los chicos que me apoyaron en campo: Adrián Cabuto, Jazmín Quiñones, Antonio Félix, Enrique Jaime, Juan Carlos Valenzuela, Ángel García, Adriana Quintanilla, Ana Rosita Villegas, Diego Ramos, Jenny Livier, Rafael A. Arenas, Ricardo Félix, Mirsa Bojórquez, Anhel Gastelum. Muchas gracias por el apoyo.

También muchas gracias a quienes me apoyaron con la captura de datos: Samai, Sharon, Karla, Marcela, muchísimas gracias.

A Alexis Salazar Iribé y Elizabeth Chávez García, muchas gracias por su amistad y apoyo siempre que necesité realizar un trámite en el Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A Fátima Mendoza, María José Cohen, por brindarme su amistad y siempre darme consejos y alumbrar en momentos de obscuridad durante todo este proceso... ¡Muchísimas gracias hermosas!

A Daniel Arizmendi por su amistad, y siempre estar abierto a apoyarme en la logística que se necesitara.

A mis padres Herminia Valdez Robles y Marino Bojórquez, porque siempre me apoyaron sin juzgarme, por siempre apoyarme e impulsarme aunque su hijo creciera y volara muy alto. Los amo mis viejos... Eternamente agradecido con ustedes ☺.

A mis hermanos Alma Carmina, Orlando, Fernando Albery, Mariela y Fabián... Son mis pilares de la vida, y muchas gracias por ser y hacerme parte de ella, los amo muchísimo y muchas gracias siempre por el apoyo y comprensión que siempre me brindan. Los amo hasta el infinito.

A mis sobrinos que vinieron a darle luz a mi vida y a todos los que los amamos, mi gran tesoro Marina, Denzel Sergio, Lucia, Liam Omar, Guadalupe (Lupita), Julián Albery, Keyri y Orlandito... Son mi razón de vivir y los amo con todo mi corazón y espero verlos crecer... Muchas gracias por las sonrisas.

A mi prima casi hermana Karla Wendy... Te quiero mucho hermosa y espero que sigamos hacia adelante siempre. Muchas gracias por todo el apoyo siempre.

Dedicatoria

A la naturaleza:

“Hay un libro abierto siempre para todos los ojos: la naturaleza”¹ y “Los árboles son los esfuerzos de la tierra para hablar con el cielo que escucha”².

¹Jean-Jacques Rousseau, ²Rabindranath Tagore

Índice

Agradecimientos

Dedicatoria

Índice

Resumen.....	1
Abstract.....	3
Capítulo I. Introducción general, sistema de estudio y estructura de la tesis.....	5
Capítulo II. Análisis y modelación de los patrones de mortandad de árboles tropicales inducidos por una helada extrema.....	25
Understanding and predicting frost-induced tropical tree mortality patterns. Glob. Change. Biol. 2019; 25(11): 3817-3828.....	26
Capítulo III. Evaluación del daño inducido por una helada en un paisaje en el extremo norte de distribución del bosque Neotropical seco.....	44
A landscape assessment of frost damage in the northmost neotropical dry forest. Enviado a Agric. For. Meteorol.....	45
Capítulo IV. Discusión y conclusiones generales.....	73
Literatura citada.....	81

Resumen

Los eventos climáticos extremos, tales como las olas de calor, sequías, huracanes y heladas severas, han aumentado en frecuencia e intensidad como consecuencia del cambio climático global (CCG). Algunos de estos eventos han inducido episodios de elevada mortandad de árboles en diferentes ecosistemas forestales, causando un impacto directo en el funcionamiento de los mismos, incluyendo la alteración de los almacenes de carbono y alteración de la dinámica de los ecosistemas. Sin embargo, evidencia cuantitativa de los patrones espaciales de ocurrencia y severidad de mortandad de árboles, así como los factores ambientales y ecológicos relacionados con estos patrones son escasos. Tal es el caso del impacto de las heladas extremas del tipo advectivas fuertemente controlado por la topografía. Las heladas advectivas son incursiones de aire frío a gran escala con temperaturas $<0^{\circ}\text{C}$ que juegan un papel importante en determinar los límites altitudinales y latitudinales de los ecosistemas tropicales, como ocurre con el bosque tropical caducifolio (BTC) que alcanza su distribución Neotropical más norteña en el noroeste de México entre los 28 y 30°N . Esta región es usualmente impactada por frentes fríos que provienen del norte, pero raramente causan heladas extremas. Sin embargo, en febrero de 2011 se presentó un frente frío que impactó gran parte de Norte América induciendo heladas severas, particularmente en los valles agrícolas y partes bajas del BTC en la región del noroeste de México, causando mortandad extensiva de árboles en bosques maduros y secundarios. En este estudio se investigó la relación de esta helada extrema y los patrones de mortandad observados en la vegetación leñosa del BTC a nivel de paisaje.

En el capítulo I se aborda el marco teórico de este estudio. Se presenta una descripción de las heladas extremas (HE), su impacto ecológico en los ecosistemas naturales, haciendo énfasis en las comunidades vegetales del BTC. También se presenta una descripción del BTC en México, características climáticas, florísticas y estructurales que definen su fenología y su distribución, y se presenta una descripción del área de estudio que incluye aspectos del clima, de la vegetación y la topografía. En el capítulo II se analizó el patrón espacial de probabilidad de ocurrencia de daño inducida por la helada extrema y su relación con la topografía y tipo de bosque (secundario y maduro), además de su relación con la severidad (porcentaje de individuos muertos). Se encontró que la elevación controló fuertemente el patrón espacial de la probabilidad de ocurrencia de mortandad de árboles, la

cual aumenta al disminuir la elevación. Este patrón inverso puede explicarse por la fuerte influencia de la elevación sobre la distribución de la temperatura, ya que durante heladas advectivas, la masa de aire frío fluye y se acumula en las partes bajas de las montañas. Además encontramos que manteniendo la elevación constante, la probabilidad de ocurrencia de mortandad de árboles en bosque maduros es dos veces más alta que en los bosques secundarios, aunque la severidad mostró un patrón inverso, sugiriendo un uso cauteloso de la probabilidad de ocurrencia de mortandad de árboles para inferir la severidad de disturbios ocasionados por el clima.

En el capítulo III se evaluó el daño inducido por la helada usando anomalías del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) y la relación de estos cambios con mediciones en el campo de la mortandad de árboles y la recuperación natural del BTC. Se encontró que en la siguiente temporada de crecimiento, posterior a la helada, aproximadamente el 84% (60,402 ha) del bosque presentó una disminución en el verdor (anomalías negativas), en comparación con la condición del bosque antes del evento, lo que sugiere daño en la vegetación inducido por la helada, especialmente entre los 300 y 400 m de altitud. Este hallazgo es congruente con los resultados de la modelación en el capítulo II de esta tesis. Las anomalías negativas presentaron una fuerte relación con la elevada mortandad de árboles, con la densidad de individuos reclutas y de individuos con rebrote post-helada, confirmando el daño severo inducido por la helada en el BTC y la respuesta de las comunidades de plantas leñosas de este tipo de bosque al disturbio por la helada.

En conjunto, los resultados de esta tesis muestran la alta vulnerabilidad del BTC a eventos de las heladas extremas. Los resultados también resaltan que la elevación es un factor clave en la ocurrencia de daño y la severidad a la escala de paisaje. De acuerdo con los registros climáticos históricos, este tipo de eventos se han presentado en la región a intervalos de por lo menos 60 años y se espera que incrementen en frecuencia e intensidad en las próximas décadas como consecuencia del cambio climático global. Esto implica nuevos y mayores retos para este tipo de ecosistema, ya que un incremento de estos eventos podría inducir impactos ecológicos severos, como pérdida de especies, cambio en la estructura y composición de la vegetación, y en última instancia un cambio en la distribución geográfica del BTC en Norteamérica.

Abstract

Extreme climatic and weather events (ECEs) such as heat waves, droughts, hurricanes, and severe frosts are increasing in frequency and intensity as a consequence of global climate change (GCC). Many of these events have triggered episodes of widespread tree mortality in different forested ecosystems, inducing direct impacts and altering carbon stocks and alterations of ecosystem dynamics. However, quantitative evidence of the spatial patterns of occurrence and severity of tree mortality, and the environmental and ecological drivers underlying these patterns are few in the literature. This is the case of the impacts of advective extreme frosts are strongly controlled by topography. Advective frosts are large-scale incursion of cold air masses with temperatures $<0^{\circ}\text{C}$ and are especially important for maintaining the latitudinal and altitudinal limits of tropical ecosystems such as the tropical dry forest that reaches its northernmost Neotropical limit in northwestern Mexico between 28° and 30°N . This region is usually impacted by cold waves coming from the north, but rarely causing extreme frosts. However, the historic cold wave that affected much of North America induced severe frosts, particularly in the agricultural valleys and lowland tropical dry forests, where it induced extensive tree mortality in old-growth and secondary forest stands. In this study, we investigated the relation of this extreme frost and the observed tree mortality pattern in the TDF at the landscape level.

Chapter I addresses the theoretical framework of this study. It describes extreme frosts and their ecological impacts on natural ecosystems, particularly on the TDF. Also, it describes the TDF in Mexico, climatic characteristics, floristic and structure that define its phenology and distribution, as well as a description of the study area that includes climatic aspects, vegetation, and topography aspects. In the Chapter II analyzed the spatial patterns of occurrence of frost-induced damage in relation to topography and forest type (old-growth and secondary), and its relation to severity (percentage of killed trees). Our results showed that elevation strongly controls the probability of occurrence of frost-induced mortality, which increases with decreasing elevation in our study area. This inverse pattern can be explained by the strong influence of elevation on temperature distribution since the heavier cold air mass moves downhill during advective frosts. In addition, we found that holding elevation constant, the probability of frost-induced tree mortality in mature forests was twice that of secondary forests but severity showed the opposite pattern, suggesting a

cautious use of probabilities of tree mortality to infer the severity of climate-driven disturbances.

In chapter III, the objective was to assess and map frost-induced vegetation damage using derived Normalized Difference Vegetation Index (NDVI)- anomalies and relate these changes to field measures of forest tree mortality and natural TDF recovery. We found that in the following growing season, after the frost, approximately 84% (60 402 ha) of the studied forest presented a greenness decrease (negative anomalies), compared to the forest before the frost, which suggests frost-induced vegetation damage, especially between 300 and 400 m elevation. This finding is consistent with our previous modeling results in chapter II of this thesis. The negative NDVI anomalies were related to higher tree mortality and also to the higher density of post-frost recruits and post-frost resprouts, confirming the severe frost-induced damage in the forest, but also the response of TDF communities to disturbance.

Our results show the high vulnerability of TDF to extreme frosts events. Also, results highlight elevation as the main driver of frost damage occurrence and severity at the landscape scale. According to historical climatic records, these events have occurred in the region at least every 60 years and may increase in frequency and/or intensity in the coming decades as a consequence of global climate change. This implies new and greater challenges for this TDF ecosystem since an increase in frequency and intensity of these events could induce severe ecological impacts, such as species loss, change in vegetation structure and composition, and ultimately a reduction in TDF distribution in North America.

Capítulo I

Introducción general y estructura de la tesis



Imágenes del bosque tropical caducifolio de Álamos, Sonora, México después de la helada extrema ocurrida en febrero de 2011: izquierda octubre de 2015; derecha marzo 2015, que muestra la mortandad de árboles aún visible en el paisaje.

Una consecuencia asociada al calentamiento global es el incremento en la frecuencia, intensidad y severidad de eventos climáticos extremos (ECEs) (IPCC, 2014; Seneviratne y Nicholls, 2012). Eventos climáticos como huracanes, tormentas y sequías intensas, olas de calor y heladas extremas tienen el potencial de inducir efectos severos en la dinámica de los ecosistemas (Allen et al., 2015; Frank et al., 2015; Reichstein et al., 2013), por lo que el número de estudios sobre las consecuencias ecológicas que estos fenómenos provocan sobre los ecosistemas naturales ha aumentado en años recientes (Allen et al., 2015; Brodribb et al., 2020; Frank et al., 2015; Senf et al., 2020; Tei et al., 2019). Dichos estudios se han enfocado en eventos que presentan relación con el incremento de la temperatura global como olas de calor, sequías, huracanes y lluvias intensas (Abbas et al., 2020; Allen et al., 2015; Frank et al., 2015). En consecuencia, se ha subestimado el impacto de aquellos relacionados con bajas temperaturas, ya que los modelos globales de cambio climático prevén una disminución en el número días fríos y en la duración de las temporadas invernales (IPCC, 2014). Sin embargo, el Panel Intergubernamental del Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés) también proyecta que ocurrirán heladas extremas (HE) de mayor intensidad, lo que podría ocasionar un cambio en la distribución (aumento o disminución) de los ecosistemas naturales, principalmente aquellos que presentan mayor sensibilidad a las temperaturas de congelación (Larcher, 2003a), como por ejemplo, los ecosistemas tropicales. De hecho, en algunas regiones de clima frío y templado las HE se han presentado con mayor intensidad (Menzel et al., 2015), y su impacto ha sido exacerbado cuando les antecede un evento atípico de altas temperaturas (Augspurger, 2009; Menzel et al., 2015), induciendo cambios en la fenología y productividad de los bosques (Bascietto et al., 2018; Hufkens et al., 2012). También, han ocurrido HE en ecosistemas donde no habían sido tan severas. Entre éstos es particularmente notable el caso del bosque tropical caducifolio (BTC), que en América alcanza su límite norte de distribución en el noroeste de México, aproximadamente a 28-30° N (Arasa-Gisbert et al., 2018; Búrquez y Martínez-Yrizar, 2010; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). En esta región, en febrero de 2011 se presentó un frente frío proveniente del ártico (Hardiman, 2011; NOAA, 2011a), que propició la ocurrencia de una HE que provocó daño severo a los cultivos y a las comunidades vegetales, observándose después del evento, un mosaico con extensos parches con mortandad de árboles en todo el paisaje (ver capítulos III y IV). Dada la heterogeneidad

en el daño inducido por este evento en las comunidades vegetales del BTC, así como por la intensidad y duración de la helada (capítulo IV sección 3.1), se planteó analizar los factores biofísicos (tipo de bosque, elevación y aspecto de la pendiente) relacionados con la mortandad de árboles, así como cuantificar la magnitud y extensión del daño a escala del paisaje. Esta información es relevante porque es el primer estudio en abordar, a nivel de paisaje, el impacto de una helada severa en el bosque tropical caducifolio en el extremo norte de su distribución en América.

Heladas: origen, distribución y el efecto de la topografía

Las heladas son eventos climatológicos que ocurren cada año en extensas áreas del planeta (Coder, 2011; Kalma et al., 1992a; Larcher, 2003b) (Fig. 1) y se presentan cuando se combinan elementos del tiempo que permiten que la temperatura del aire cercano al suelo alcance temperaturas ≤ 0 °C por un periodo mínimo de 1 a 2 días (Coder, 2011; Kalma et al., 1992b; Snyder y de Melo-Abreu, 2005). Los elementos macro-meteorológicos que intervienen o condicionan la ocurrencia de estos eventos son el viento, la humedad del aire y la nubosidad, que al combinarse pueden propiciar un mayor o menor nivel de severidad de la helada (Coder, 2011; Kalma et al., 1992a).

La ocurrencia de heladas presenta alta heterogeneidad en el planeta (Coder, 2011; Kalma et al., 1992b; Larcher, 2003b). De acuerdo con Larcher (2003a), que elabora un mapa global de la distribución de las temperaturas mínimas anuales, muestra que amplias zonas en los trópicos se encuentran libres de heladas o con temporadas invernales con menor frecuencia de este tipo de eventos, incrementándose su ocurrencia hacia mayores latitudes (Kalma et al., 1992a; Larcher, 2003b).

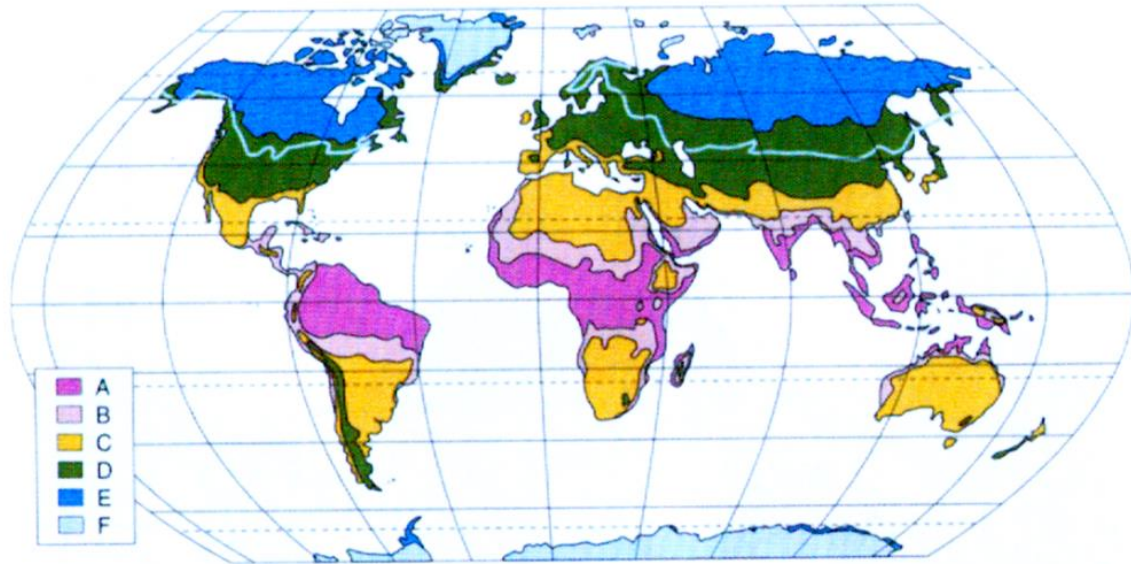


Figura 1. Distribución global de bajas temperaturas y heladas en el planeta (tomado de Larcher 2003a). Escala de temperatura: A, temperaturas mínimas anuales por arriba de 5 °C; B, temperaturas mínimas anuales por arriba de 0 °C; C, eventos de heladas con temperaturas de hasta -10 °C; D, regiones con inviernos helados y temperatura mínima anual entre -10 y -40 °C (la línea azul en el área continental del hemisferio norte señala la isoterma de temperaturas mínima de -30 °C); E, temperaturas mínimas anuales por debajo de los -40 °C; F, hielos polares.

De acuerdo con el proceso climático que da origen a las heladas, éstas se pueden clasificar en advectivas y de radiación (Kalma et al., 1992b; Matías et al., 2001; Snyder y de Melo-Abreu, 2005). Las primeras ocurren como resultado de la incursión horizontal de aire frío bien mezclado a gran escala, comúnmente desde regiones polares hacia las partes bajas de las montañas (cañadas y valles) o latitudes subtropicales. Este tipo de heladas puede ocurrir durante el día o la noche, y se caracteriza por la presencia de vientos moderados a fuertes y una atmósfera bien mezclada (Kalma et al., 1992b; Snyder y de Melo-Abreu, 2005). Estos eventos son un problema para la agricultura que se desarrolla en regiones de latitudes altas y áreas ubicadas a gran elevación (>1,500 m) (Kalma et al., 1992b; Matías et al., 2001; Snyder y de Melo-Abreu, 2005).

En contraste, las heladas de radiación son muy localizadas, y se presentan cuando se combinan un enfriamiento intenso por radiación de onda larga, en condiciones atmosféricas

tranquilas (muy poco viento o ausencia del mismo), poca nubosidad y aire muy seco, principalmente en las noches invernales (Kalma et al., 1992b; Matías et al., 2001; Snyder y de Melo-Abreu, 2005). El proceso de formación de este tipo de heladas inicia cuando el aire cercano a la superficie del suelo presenta humedad relativa baja y disminuye con la llegada de aire seco, causando la evaporación del agua que hay sobre las plantas, afectando principalmente meristemas jóvenes, flores y frutos.

La intensidad de una helada se puede medir con las temperaturas mínimas alcanzadas durante la ocurrencia del fenómeno (Giardina et al., 2013). Además, su intensidad se incrementa cuando durante el proceso de enfriamiento ocurren de manera sucesiva los dos tipos de heladas (advectiva y de radiación), condición que puede ser propiciada por la combinación de los elementos del tiempo como la velocidad del viento, la cobertura de nubes y las condiciones atmosféricas generales. Así, una situación de radiación puede cambiar a una situación de advección con la llegada de fuertes vientos (Kalma et al., 1992b; Snyder y de Melo-Abreu, 2005). Cuando esto ocurre, la severidad del daño en las plantas provocado por las bajas temperaturas es mayor, ya que el viento advectivo muy frío hace que las temperaturas bajen aún más, siguiéndole una disminución en la velocidad del viento y la presencia de cielos despejados (Kalma et al., 1992b; Snyder y de Melo-Abreu, 2005). Así, el cambio abrupto de las condiciones del tiempo y de las temperaturas son los factores que causan daño severo en los tejidos de las plantas y, como consecuencia, la muerte parcial o total del individuo (Pearce, 2001).

La intensidad de las heladas está también fuertemente relacionada con la topografía, ya que las diferentes variantes o formas del relieve tienen una influencia directa en el movimiento o acumulación de las masas de aire frío (Laughlin y Kalma, 1987; Lindkvist y Lindkvist, 1997). Por lo que dependiendo de la escala espacial (continental, regional o paisaje) el impacto de un evento de helada puede variar con las distintas variables topográficas. Por ejemplo, a escala continental, la variación en la intensidad de la helada depende de factores como la latitud, proximidad al océano y la elevación, mientras que a escalas menores, como la regional y la de paisaje, la intensidad de estos eventos además está controlada por la elevación, la orientación de los valles y la inclinación de las pendientes (Jarvis y Stuart, 2001; Kalma et al., 1992b). A escala local y bajo condiciones de heladas advectivas, las diferencias espaciales de las temperaturas mínimas son

usualmente pequeñas y se relacionan también con la elevación; así, las colinas expuestas son ligeramente más frías que los valles protegidos. Por otro lado, bajo condiciones de heladas de radiación, en un perfil horizontal, las diferencias en temperatura se generan principalmente debido a las variadas formas del terreno, el drenaje y el embalse del aire frío. Así, sitios en valles y depresiones (i.e., áreas cóncavas) son usualmente más fríos que en las colinas (Blennow y Lindkvist, 2000; Kalma et al., 1992b; Matías et al., 2001; Snyder y de Melo-Abreu, 2005).

En general, los sitios más vulnerables a las heladas son los valles, las cuencas y hondonadas cerca de las montañas, en los que se acumula aire frío muy denso que desciende durante la noche hacia las partes más bajas del relieve (Kalma et al., 1992b; Matías et al., 2001). Dependiendo de la región, algunas de estas heladas, aun siendo leves pueden ser catastróficas o severas, enfatizando que el efecto en las comunidades vegetales depende de su ubicación en el relieve y la sensibilidad de las plantas a las bajas temperaturas (Kalma et al., 1992b; Snyder y de Melo-Abreu, 2005).

La ocurrencia de heladas ha sido analizada en el contexto actual del calentamiento global, y al respecto, el IPCC reporta que desde los años 50s han disminuido el número de días fríos y las temperaturas bajas extremas en áreas donde las heladas son comunes (IPCC, 2014). Sin embargo, los modelos de cambio climático pronostican un incremento en la frecuencia e intensidad de inviernos extremos ocasionales, y con ello la ocurrencia de heladas extremas, cuyas consecuencias ecológicas podrían ser catastróficas para los ecosistemas (Augspurger, 2009; Bascietto et al., 2018; Smith, 2011). En algunas regiones del mundo se han documentado los impactos negativos inducidos por ECEs en los ecosistemas naturales como el daño extensivo del dosel de los bosques, la mortandad extensiva de árboles y la pérdida de almacenes de carbono (Allen et al., 2015; Augspurger, 2009; Frank et al., 2015), con un impacto y respuesta que pueden exceder la duración del evento, incrementando la incertidumbre sobre las consecuencias ecológicas que estos eventos podrían tener en las próximas décadas con el cambio climático (CC).

Con el CC se prevé una mayor variación en la ocurrencia de ECEs o que se presenten fuera de la estación normal de ocurrencia, y un mayor impacto en ecosistemas en los que no se presentan frecuentemente este tipo de fenómenos. Uno de estos casos es una helada extrema advectiva que se presentó en febrero de 2011 en Norteamérica, asociada al

frente frío No. 26. Su influencia se extendió por todo el este de Estados Unidos y región subtropical en el norte de México (NOAA, 2011b; Reliefweb, 2011). Debido a la intensidad y duración del fenómeno, dicha helada fue clasificada como extrema, ya que superó las 78 h acumuladas con temperaturas por debajo de 0 °C, alcanzando temperaturas mínimas de hasta -17 °C (reporte realizado para El Paso, Texas) (Hardiman, 2011). A menor latitud en la región del noroeste de México, particularmente en Álamos, Sonora, las temperaturas mínimas alcanzadas fueron extremas con comparación con el registro histórico, de hasta -6.5 °C en tierras bajas (Estación meteorológica San Bernardo, Álamos, Sonora, 215 msnm), y de -13 °C en las regiones montañosas (Estación meteorológica de Yécora, Yécora, Sonora, 1,544 msnm).

El impacto económico de la helada fue catastrófico debido al daño severo provocado en los cultivos agrícolas en Sonora (Secretaría de Gobernación, 2011; Val Noris, 2013) y gran parte de Sinaloa (Secretaría de Gobernación, 2011). Sin embargo, la helada también afectó drásticamente los ecosistemas naturales, ya que se observó mortandad extensiva de árboles a través el paisaje del bosque tropical caducifolio (BTC), el tipo de vegetación predominante en la región. El patrón espacial de daño mostró una distribución muy heterogénea, observándose mayor daño en los valles y zonas más planas del paisaje que en áreas de mayor elevación y con pendientes muy pronunciadas.

Efecto de las heladas extremas en la vegetación: bosque tropical caducifolio

Las bajas temperaturas y las heladas son un factor determinante en la distribución de los grandes biomas del planeta (Holdridge, 1947). Un incremento en la frecuencia e intensidad de eventos de bajas temperaturas podría inducir grandes cambios en la distribución y funcionamiento de los ecosistemas (Allen et al., 2015; Felton y Smith, 2017; Reichstein et al., 2013). Aunque muchos ecosistemas se distribuyen en climas fríos, existen otros cuyo límite de distribución biogeográfica está determinado por temperaturas bajas extremas (Prentice et al., 1992; Woodward et al., 2004). Tal es el caso del bosque tropical caducifolio (BTC) (*sensu* Rzedowski, 2006), que alcanza su distribución más norteña en latitudes subtropicales en América, en la región central del estado de Sonora (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2010; Felger et al., 2001). En esta región, la distribución latitudinal y

altitudinal del BTC está fuertemente influenciada por la isoterma de temperatura mínima cercana a los 0 °C durante la temporada invernal (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2010).

De acuerdo con la resistencia de las plantas a las bajas temperaturas, las plantas tropicales se clasifican dentro del grupo de plantas sensibles al frío y al congelamiento (Larcher, 2003a), lo que explicaría que el BTC se distribuya preferentemente en zonas donde las temperaturas mínimas son mayores a los 0 °C, con un rango de temperaturas medias anuales que va desde los 17 a los 29 °C (Becerra, 2005; Dirzo y Ceballos, 2010; Rzedowski, 2006; Trejo, 1999).

Estudios que aborden el impacto de heladas extremas en ecosistemas tropicales son muy escasos, debido a que la incidencia de este tipo de fenómenos en latitudes tropicales es baja (Kalma et al., 1992b; Larcher, 2003b). Sin embargo, se menciona que muchas plantas tropicales presentan nulo o poco crecimiento cuando las temperaturas mínimas alcanzan valores de entre los 10 y 20 °C (Lambers et al., 2008; Larcher, 2003a, 2003c), pero que el daño puede ser severo cuando se presentan temperaturas ≤ 0 °C (Cunningham y Read, 2006; Lambers et al., 2008), llevando a las plantas a un nivel de estrés que excede su umbral de tolerancia y con ello la muerte total o parcial de los individuos (Bowers, 1980).

Muchos estudios han analizado los procesos fisiológicos y mecánicos que explican el efecto de las bajas temperaturas en las plantas (Coder, 2011; Larcher, 2003d; Pearce, 2001), así como las respuestas al estrés que inducen estos fenómenos (Larcher, 2003d). No todas las especies de plantas presentan la misma capacidad de resistencia a las bajas temperaturas o de congelamiento, y no todas presentan todas las fases de aclimatación (Larcher, 2003a; Ruelland et al., 2009), como por ejemplo, la activación de las proteínas y de los procesos encargados de detectar cambios en la temperatura (Ruelland et al., 2009). Así, con base en la resistencia máxima de las plantas a las bajas temperaturas, se han podido reconocer grupos ecológicos que reflejan el papel de una resistencia específica que influye en su distribución en el planeta. Asimismo, la resistencia de una planta a las bajas temperaturas es usualmente expresada como la temperatura mínima en la que se muere el 50% de las muestras (tejidos u hojas) de la planta (temperatura letal TL_{50}) (Larcher, 2003a). Sin embargo, cuando las bajas temperaturas alcanzan valores extremos por lapsos de tiempo largo debido al cambio abrupto en las condiciones del tiempo atmosférico (Bowers, 1980; Hardiman, 2011), esto aumenta el nivel de letalidad causando en ocasiones hasta un

100% de daño en las plantas (Muller et al., 2016; Whitecross et al., 2012). En cuanto a la respuesta de los ecosistemas a estos daños, ésta puede ser directa e indirecta y presentarse durante o posterior a la ocurrencia del ECE (Frank et al., 2015). De acuerdo con el Felton y Smith (2017) (Figura 2), la respuesta puede propagarse a través de los distintos niveles de organización ecológica, desde el individuo (mortalidad y/o reducción de la adecuación), población (cambio en la abundancia o pérdida local de especies), comunidad (cambio en la composición de especies o biodiversidad), ecosistema (alteración de los almacenes de carbono) que pueden determinar la velocidad en la respuesta o la recuperación de diferentes funciones del ecosistema (productividad y ciclo de nutrientes) (Felton y Smith, 2017).

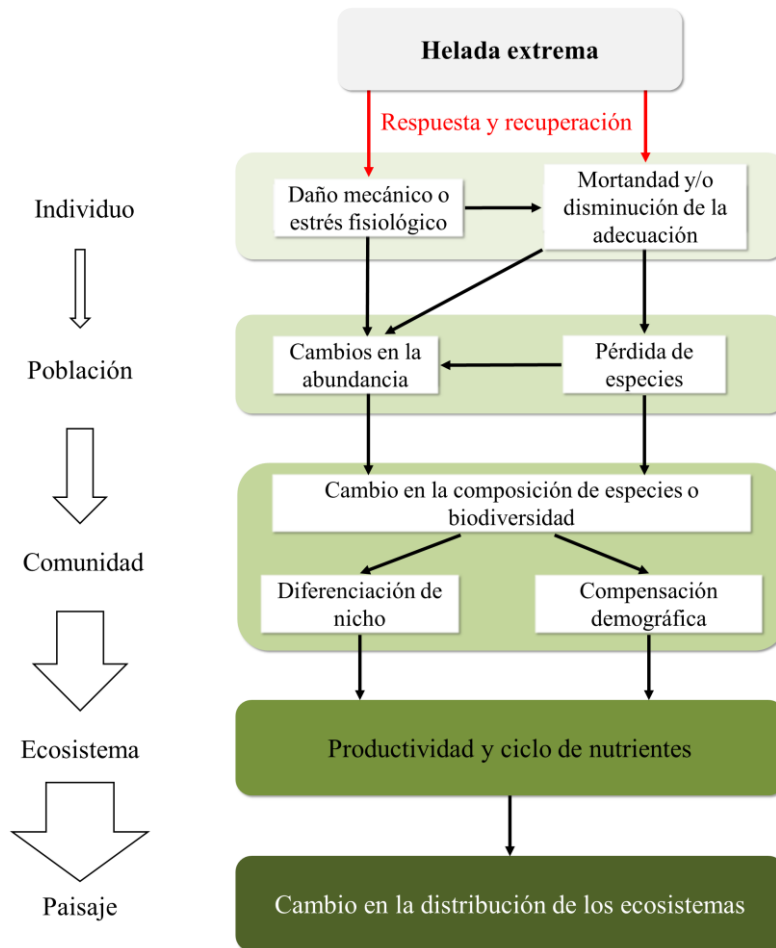


Figura 2. Impacto y recuperación de los ecosistemas naturales durante y después de un evento climático extremo (p.ej., helada extrema), así como su propagación a través de los

distintos niveles de organización ecológica. Tomado de Felton y Smith et al. (2017). Las flechas color blanco indican un incremento en la escala ecológica.

Las heladas ejercen un papel muy importante en la distribución del BTC, como por ejemplo en los límites superiores de elevación, donde la isoterma de los 0 °C en la temporada invernal impone una frontera física en el establecimiento de especies de origen tropical hacia mayores elevaciones (Becerra, 2005; Búrquez y Martínez-Yrizar, 2010; Rzedowski, 2006). En América, este efecto es más notable en la región subtropical, particularmente en el noroeste de México donde esta isoterma se hace más presente en elevaciones < 900 m, indicando una mayor frecuencia de heladas y por lo tanto limitando la distribución del BTC hacia áreas por arriba de esta cota de elevación (Búrquez et al., 1999).

Respecto al efecto de heladas en ecosistemas naturales en la región Neotropical, los estudios se han enfocado mayormente en el Desierto Sonorense y mencionan que este tipo de eventos se asocian con el movimiento de grandes masas de aire frío proveniente del ártico durante la estación invernal (Bowers, 1980; Felger et al., 2001; Snyder y de Melo-Abreu, 2005; Turnage y Hinckley, 1938). En esta región ocurren heladas advectivas leves, severas y extremas, siendo estas últimas las que ocasionan daño severo y mortandad de plantas del desierto, principalmente de aquellas especies de origen tropical (Turnage y Hinckley, 1938; Turner et al., 2005). Se consideran heladas extremas (HE) cuando se presenta una combinación entre las bajas temperaturas extremas y un lapso de tiempo prolongado (varias horas o incluso días sucesivos) (Bowers, 1980; Giardina et al., 2019, 2013) como para causar elevado estrés en las plantas y como consecuencia mortandad de plantas.

La influencia de estos eventos llega hasta el sureste de Sonora, donde el Desierto Sonorense alcanza el límite sur de su distribución, en transición gradual al sureste con el bosque tropical espinoso, y éste a su vez con el BTC (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2010; Felger et al., 2001; Shreve, 1914). A pesar de la cercanía del BTC con el Desierto Sonorense (Felger et al., 2001), no se ha reportado el daño severo o mortandad de árboles inducido por heladas extremas en este tipo de bosque. Sin embargo, sí se ha documentado que después de eventos de heladas, algunos elementos vegetales de este bosque han

presentado daño severo en las copas y con ello una modificación de la arquitectura de los árboles y del dosel (Felger et al., 2001; Martin y Yetman, 2000).

En cuanto a la helada extrema ocurrida en febrero de 2011 en el BTC en estas latitudes, el impacto fue severo, no sólo por el daño observado en las copas de cientos de árboles, sino por la extensa mortandad de árboles que se observó después de la helada en las partes bajas del paisaje de la región. Por ejemplo, en Álamos, Sonora y sus alrededores (Figura 3), ocurrió daño severo en especies leñosas de la familia Fabaceae (*Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. Ex Wild., *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F. Macbr), Burseraceae (*Bursera fagaroides* (Kunth) Engl., *Bursera laxiflora* S. Watson), Cactaceae (*Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm. Ex S. Watson) Britton & Rose, *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb), y Euphorbiaceae (*Jatropha cordata* (Ortega) Müll. Arg., *Croton fantzianus* F. Seym., *C. flavescens* Greenm), entre otras.

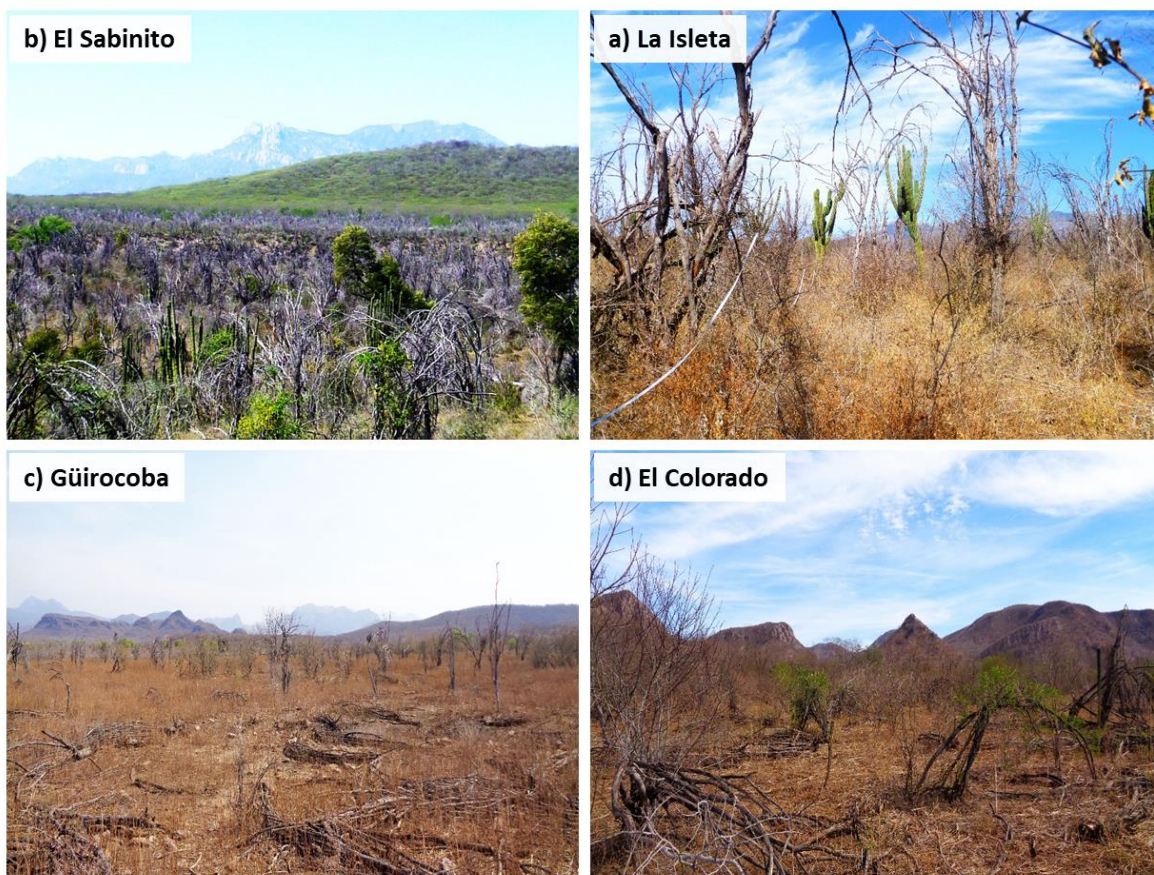


Figura 3. Mortandad de árboles causada por la helada ocurrida del 1-7 de febrero de 2011 en distintas áreas del paisaje en la región del bosque tropical caducifolio al sur del

municipio de Álamos en el sureste de Sonora, México. Las fotografías muestran sitios representativos de bosques secundarios severamente dañados por la helada. (a-c) Sitios de bosque secundario con 30-35 años de abandono. d) Bosque secundario con aproximadamente 35 años de abandono, dominado por *Acacia cochliacantha*. La ubicación de los sitios se puede observar en la figura 5. Imágenes a y b fueron tomadas en marzo y mayo de 2015, mientras que las imágenes c y d, fueron tomadas en junio de 2017 y febrero de 2018, respectivamente.

El cambio en la fisonomía de las comunidades vegetales del BTC después de la HE fue evidente, observándose en la subsecuente temporada de lluvias extensas áreas en el paisaje de coloración café pálido debido a la elevada densidad de árboles muertos en pie. Recorridos de campo post-helada mostraron una alta heterogeneidad espacial en el daño sugiriendo que el relieve y en particular las distintas variantes en las formas topográficas del paisaje como la elevación, inclinación y orientación de las pendientes influyeron en dicho patrón. Así, se pudo observar en las partes bajas de los valles sitios con distintos grados de daño (Figura 3c-d), y otros sin daño aparente, como en las partes altas de las colinas (Figura 3b).

Sistema de estudio: el bosque tropical caducifolio

El bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia (*sensu* Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 2006) forma parte de los bosques tropicales secos estacionales (Dirzo et al., 2011; Pennington et al., 2000). A escala global, se distribuye latitudinalmente al norte y sur del bosque tropical lluvioso (Chapin III et al., 2002; Miles et al., 2006) y una de sus principales características es el cambio marcadamente estacional de la vegetación, llegando los árboles a perder cada año entre el 50 y 70% o más de sus hojas como respuesta a la sequía (que comúnmente dura entre 6 y 8 meses) y renovarlas en el siguiente período de lluvias (Bezaury, 2010; Murphy y Lugo, 1986; Pennington et al., 2000).

En México, el bosque tropical caducifolio (BTC) se distribuye en áreas donde las temperaturas medias anuales van de 19 a 28 °C y las mínimas extremas en general no son menores a los 0 °C (Rzedowski, 2006; Trejo, 1999). En estas áreas, el rango de precipitación va desde los 300 a 1,800 mm anuales (más frecuentemente entre los 600 y

1,200 mm) y su distribución ocurre desde el nivel del mar hasta 1,900 m, aunque se presenta en general en elevaciones menores a los 1,500 m (Rzedowski, 2006). En cuanto a la extensión de los ecosistemas tropicales en el país, el BTC es el tipo de vegetación tropical mejor representado en México (Figura 4), con una mayor distribución por la vertiente del Pacífico, desde Sonora y sur de la Península de Baja California, hasta la depresión central de Chiapas y en el noroeste de la Península de Yucatán. También se presenta en la cuenca del Balsas, y como manchones en las Islas de Revillagigedo, Islas Marías y la Huasteca en el centro de Veracruz (Dirzo y Ceballos, 2010).

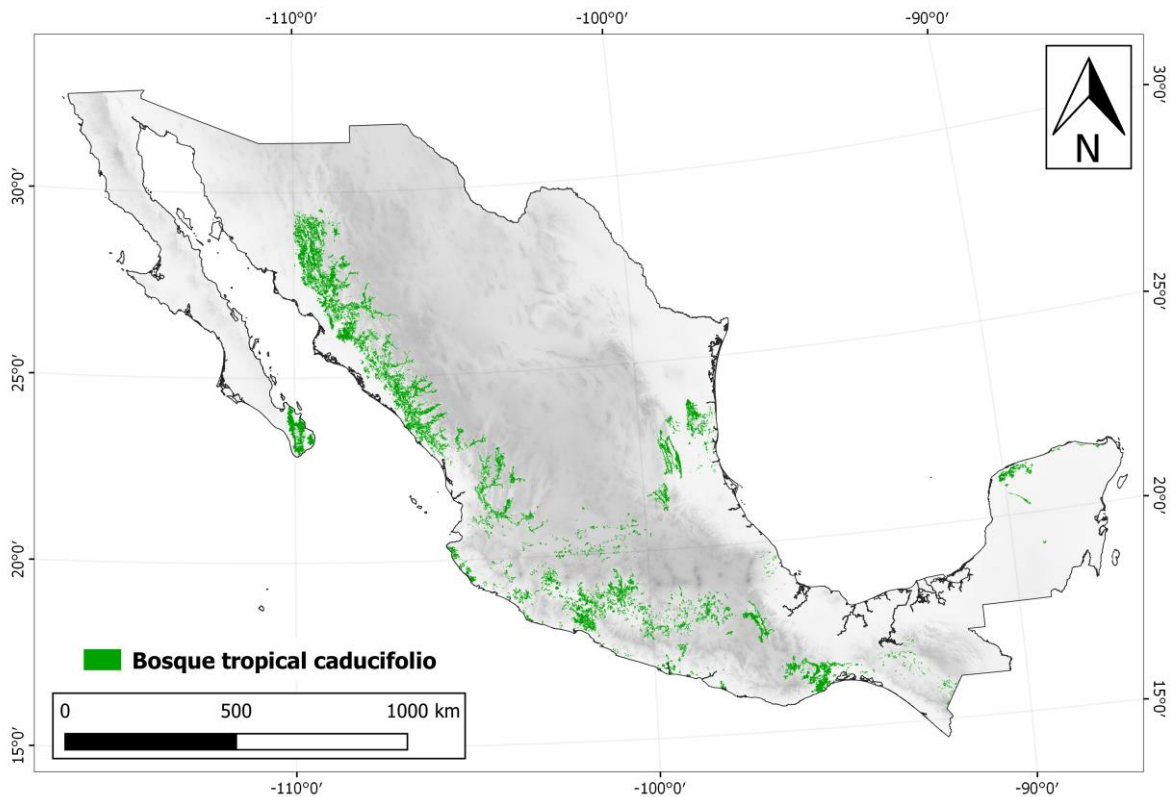


Figura 4. Distribución del bosque tropical caducifolio en México. Los datos de vegetación se obtuvieron de la serie VI de INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, escala 1: 250 000). Modelo digital de elevación (escala 1:50 000) (INEGI). Fuente: elaboración propia.

El amplio rango de distribución que presenta el BTC en México refleja también el amplio ámbito térmico y condiciones topográficas en la que se establecen estas comunidades vegetales (Trejo Vázquez, 1999; Trejo, 1998). Sin embargo, la influencia del clima y la topografía varía con la latitud. Por ejemplo, en su distribución sur y sureste el BTC, entre 21° y 14° N, alcanza distribuciones desde los 0 hasta los 2,000 m de elevación, siendo las temperaturas de congelación las que limitan su distribución altitudinal superior (Rzedowski, 2006). En cambio, en la región del noroeste, por arriba de la línea del trópico de Cáncer, la topografía adquiere mayor relevancia, especialmente los declives occidentales de la Sierra Madre Occidental de Sonora, Chihuahua, Durango y Sinaloa. En esta región el BTC se halla confinado a las porciones de los macizos montañosos entre 300-1,200 msnm y muchas veces restringido a las laderas de los valles y los cañones que han excavado los ríos de la región (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2010; Rzedowski, 2006). La presencia de estas comunidades vegetales hacia la sierra trae como consecuencia que no estén expuestas al estrés hídrico que imponen las bajas precipitaciones hacia la zona costera de su distribución (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2010), ni a los impactos de heladas extremas que se presentan en las planicies del Desierto Sonorense (Shreve, 1914; Turnage y Hinckley, 1938). Además, la topografía es reconocida como un factor que controla distintos patrones ecológicos en el BTC, como la estructura y composición de especies, la diversidad florística, y la fertilidad de los suelos (Álvarez-Yépiz et al., 2017, 2008; Álvarez-Yépiz y Dovčiak, 2015; Gallardo-Cruz et al., 2009).

En las últimas cuatro décadas, el BTC ha disminuido en 70% su distribución potencial en el país por deforestación (CONABIO, 2017). Los principales agentes de cambio son el crecimiento poblacional, los desarrollos turísticos y, en mayor medida, las actividades agrícolas y ganaderas (Maass et al., 2002, 2005; Sánchez-Azofeifa et al., 2005). Con el tiempo, muchas de estas áreas transformadas (mayormente de uso agrícola) han sido abandonadas y han iniciado un proceso de regeneración natural. Esto ha propiciado la predominancia de paisajes modificados conformados por numerosas áreas de bosque secundario con diferentes estados sucesionales, rodeados de áreas de cultivo y parches de bosque maduro (Álvarez-Yépiz et al., 2008; Sánchez-Azofeifa et al., 2009).

Además de los factores de cambio mencionados, el cambio climático (CC) ha incrementado la vulnerabilidad de los ecosistemas en el planeta (IPCC, 2014). En el caso

del BTC, eventos climáticos extremos relacionados con el CC, como huracanes de mayor intensidad, han impactado este ecosistema provocando cambios en la estructura del dosel y pérdida de biomasa (Parker et al., 2018), alteraciones en los flujos de nutrientes (Jaramillo et al., 2018), en la productividad del bosque (Martínez-Yrizar et al., 2018), y en otros procesos a nivel de las poblaciones y las comunidades (Álvarez-Yépiz et al., 2018), lo que ha permitido también analizar la resiliencia del ecosistema ante estos eventos de disturbio (Álvarez-Yépiz et al., 2018). En el norte de su distribución en México, las heladas han contribuido a incrementar su vulnerabilidad, ya que se ha reportado daño severo en las copas de los árboles, modificando su arquitectura (Felger et al., 2001; Martin y Yetman, 2000), pero no se ha reportado mortandad de árboles causada por heladas extremas en el BTC en estas latitudes.

Área de estudio: BTC de Álamos, Sonora, México

El área de estudio de aproximadamente 83,000 ha, se localiza en el municipio de Álamos, en el sureste del estado de Sonora, delimitada por las siguientes coordenadas: 27°1'25.16 a 26°45'30.01 N; 108°56'41.52 a 108°39'34.15 O (Figura 5). De acuerdo con García (2004) el clima que predomina en la región se clasifica dentro de los semiáridos cálidos, $BS_1(h')hw(e)$. La temperatura media anual es de 24 °C y la precipitación media anual de 706 mm, para el periodo 1942-2014, concentrándose principalmente en los meses de junio a octubre, durante los cuales se registra en promedio el 80% de la lluvia total anual (Figura 6) (estación meteorológica de San Bernardo, localizada a 40 km al norte del área de estudio y a 215 m de elevación). La temperaturas promedio anuales de las máximas extremas, promedios mensuales y mínimas extremas son de 45.5, 24.5 y 0.5°C, respectivamente (Figura 7). El tipo de vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio (BTC) (*sensu* Rzedowski, 2006) con áreas de bosque de encino en elevaciones superiores a los 800 msnm (Álvarez-Yépiz et al., 2017; Martin et al., 1998). Dos características importantes del BTC de Sonora son la dominancia de *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F. Macbr. (nombre común mauto) y la abundancia de especies del género *Bursera* (Yetman et al., 1995).

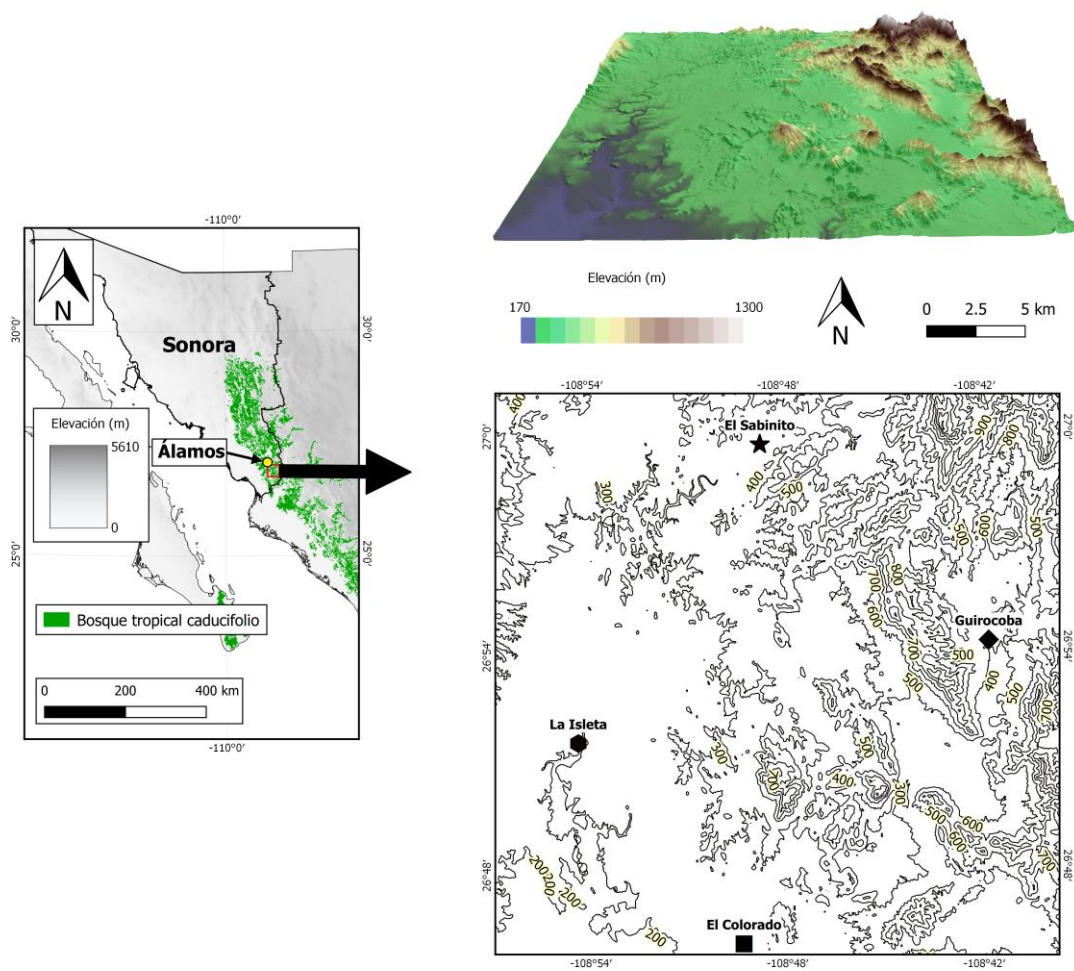


Figura 5. Ubicación geográfica del área de estudio. Escala del modelo digital de elevación (MDE) nacional 1:100,000. Datos de vegetación (SERIE VI) y elevación se obtuvieron de INEGI. Fuente: elaboración propia.

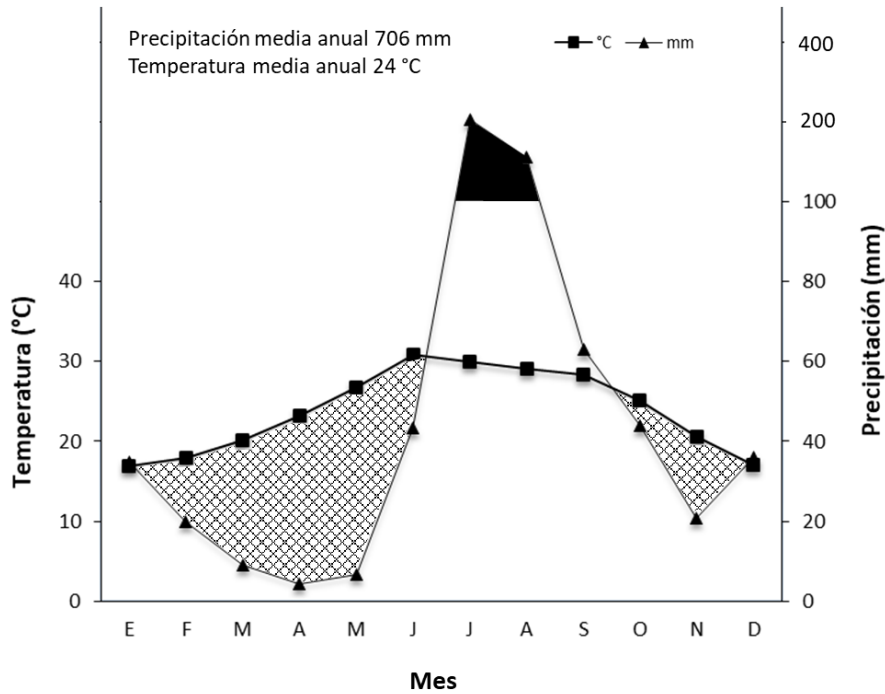


Figura 6. Climograma de la estación climatológica San Bernardo, Álamos, Sonora (periodo 1944-2014). El área con malla indica el periodo de meses secos o de déficit hídrico y el área de color negro, el periodo superhúmedo.

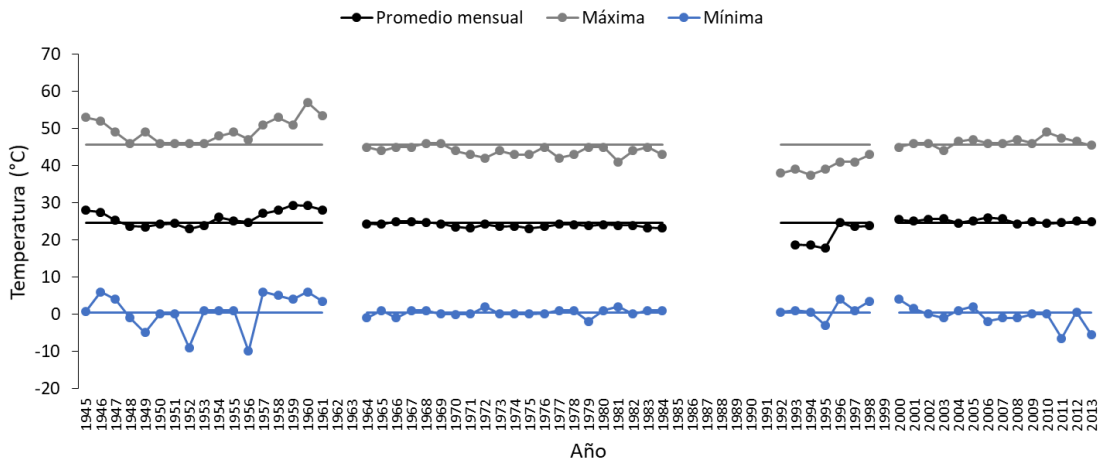


Figura 7. Marcha de temperaturas mínimas, máximas y promedio anuales obtenidas de la estación climatológica de San Bernardo, Sonora (periodo 1944-2014). Las líneas horizontales indican los promedios del periodo. Los espacios entre los periodos indican que no se tienen registros de temperatura para esos años.

En general, la topografía del área de estudio se caracteriza por presentar pendientes muy inclinadas, cañadas muy profundas y estrechos arroyos en lechos rocosos (Van Devender et al., 2000), generando gran variabilidad microclimática que se ve reflejada en los cambios de estructura de la vegetación y de la composición de especies de un sitio a otro (Martin y Yetman, 2000). El principal río de la región es el Cuchujaqui, un tributario del río Fuerte, que nace en el estado de Chihuahua y que tiene como principales afluentes a los arroyos Aduana y Mentidero. Los tres cauces cruzan una porción del área de estudio, y el Cuchujaqui se caracteriza por presentar acantilados y mesetas a lo largo de su cauce (INAFED, 2016).

En cuanto al paisaje actual de la región de estudio, se observa una alta heterogeneidad en el tipo de coberturas originada por actividades antrópicas que se han realizado desde la década de los 70s. Algunas de estas actividades son la agricultura de temporal, el establecimiento y abandono de pastizales, y la extracción continua de recursos forestales. El abandono de las tierras manejadas ha permitido la regeneración del BTC a través del desarrollo de bosques secundarios, vegetación que presenta diferencias florísticas y estructurales respecto al BTC maduro (Álvarez-Yépiz et al., 2008). Así, la matriz del paisaje modificado se conforma por unidades de bosque maduro, bosques secundarios en distintos estadios de desarrollo, y áreas activas de pastoreo y de uso agrícola. Además, la parte norte del área de estudio se encuentra dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui, donde se desarrollan actividades de conservación, protección y recuperación de los recursos naturales de la región por parte de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SEMARNAT-CONANP, 2015), lo que ha permitido una mayor regulación del cambio de uso de suelo en esta sección del área de estudio.

En cuanto a las características de los bosques secundarios, éstos son más simples estructural y florísticamente que los bosques maduros (Álvarez-Yépiz et al., 2008). Se encuentran bosques secundarios que van desde formaciones monoespecíficas de *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex Wild., una especie leguminosa que se desarrolla comúnmente en suelos perturbados, a bosques secundarios con dominancia de *A. cochliacantha* y la especie más común del BTC *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F. Macbr,

hasta sitios con mayor riqueza de especies donde se observan elementos del bosque maduro, como *Heamatoxylum brasiletto* H. Karst. y *Jacquinia macrocarpa* Cav. subsp. *pungens* (A. Gray) B. Stahl (Álvarez-Yépiz et al., 2008).

Estructura de la tesis

Esta tesis se enfocó en evaluar el impacto de la helada extrema del 2011 a escala de paisaje en el BTC en el extremo norte de su distribución en América. La tesis está organizada en cuatro capítulos que se describen a continuación.

Capítulo I: Introducción general y estructura de la tesis

En este capítulo se describen las heladas extremas (HE), su impacto ecológico en los ecosistemas naturales, con énfasis en las comunidades vegetales del BTC. También se presenta una descripción del bosque tropical caducifolio en México, las características climáticas, florísticas y estructurales que definen su fenología y su distribución. Se describen la ubicación y las características generales del área de estudio que incluye aspectos del clima, la vegetación y la topografía.

Capítulo II: Análisis y modelación de los patrones de mortandad de árboles tropicales inducidos por una helada extrema

Este capítulo, en formato de artículo publicado en *Global Change Biology* (2019), analiza a escala de paisaje, el efecto de la topografía y el tipo de bosque en el patrón espacial de la mortandad de árboles inducida por la helada extrema en el bosque tropical caducifolio. Aborda la relación de la topografía con el daño inducido por la helada y se modelan espacialmente las zonas de mayor probabilidad de ocurrencia de daño en la vegetación. También, se explora la relación de las probabilidades de ocurrencia de daño con la severidad (% de individuos muertos) inducida por la helada, para determinar si estas probabilidades ayudan a predecir la severidad del daño en el paisaje.

Capítulo III: Evaluación del daño inducido por una helada en un paisaje en el extremo norte de distribución del bosque Neotropical seco

En este capítulo, en formato de artículo enviado a la revista indizada *Agricultural and Forest Meteorology*, se evalúa la magnitud y la extensión espacial del daño en el bosque tropical caducifolio a escala de paisaje. Para ello se usaron las anomalías del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) como un indicador del cambio del

verdor o densidad de cobertura vegetal removida después de la helada. Para caracterizar la heterogeneidad espacial del daño en función de la topografía, se analizó el cambio en las anomalías del NDVI a lo largo de un gradiente de elevación. También, se relacionan las anomalías con la severidad de la helada, medida como porcentaje de individuos muertos, como una aproximación para identificar si una disminución en el NDVI indica un cambio en la cobertura vegetal. Además, para conocer la respuesta del bosque en función de las anomalías, estas últimas se relacionan con el porcentaje post-helada de individuos reclutados e individuos con rebrote.

Capítulo IV: Discusión y conclusiones generales.

En este capítulo se integra la información de los capítulos anteriores y se discuten las aportaciones de la tesis, sus limitaciones e implicaciones.

Objetivo general

Evaluar el impacto de una helada extrema en el bosque tropical caducifolio en el límite norte de su distribución en América, así como explorar los factores ambientales asociados al impacto y analizar la magnitud y patrón espacial de la mortandad a escala de paisaje.

Los objetivos particulares son los siguientes:


- 1) Analizar el papel de la topografía en el patrón de mortandad de árboles inducido por la helada extrema, así como determinar las áreas más propensas a sufrir daño ante este tipo de eventos climáticos (Capítulo II).
- 2) Evaluar y mapear el daño inducido por la helada extrema en el bosque tropical caducifolio a escala de paisaje, así como relacionar los cambios con la severidad del daño y la recuperación del bosque (Capítulo III).

Capítulo II

Análisis y modelación de los patrones de mortandad de árboles tropicales inducidos por una helada extrema (Álamos, Sonora, México)

Understanding and predicting frost-induced tropical tree mortality patterns. 2019. Glob. Change. Biol. 25(11): 3817-3828

Understanding and predicting frost-induced tropical tree mortality patterns

Adrián Bojórquez¹ | Juan C. Álvarez-Yépez²  | Alberto Búrquez¹ |
Angelina Martínez-Yrizar¹

¹Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Hermsillo, Mexico

²Instituto Tecnológico de Sonora, Ciudad Obregón, Mexico

Correspondence

Juan C. Álvarez-Yépez, Instituto Tecnológico de Sonora, 5 de Febrero 818 Sur, Centro, Ciudad Obregón, Sonora 85000, Mexico.
Email: yepiz@fulbrightmail.org

Funding information

CONACYT, Grant/Award Number: 270082, 36971; PAPIIT-DGAPA, UNAM, Grant/Award Number: IN207315; PROFAPI-ITSON

Abstract

Extreme climatic and weather events are increasing in frequency and intensity across the world causing episodes of widespread tree mortality in many forested ecosystems. However, we have a limited understanding about which local factors influence tree mortality patterns, restricting our ability to predict tree mortality, especially within topographically complex tropical landscapes with a matrix of mature and secondary forests. We investigated the effects of two major local factors, topography and forest successional type, on climate-induced tropical tree mortality patterns using an observational and modeling approach. The northernmost Neotropical dry forest endured an unprecedented episode of frost-induced tree mortality after the historic February 2011 cold wave hit northwestern Mexico. In a moderately hilly landscape covering mature and secondary tropical dry forests, we surveyed 454 sites for the presence or absence of frost-induced tree mortality. In addition, across forty-eight 1 ha plots equally split into the two forest types, we examined 6,981 woody plants to estimate a frost-disturbance severity metric using the density of frost-killed trees. Elevation is the main factor modulating frost effects regardless of forest type. Higher occurrence probabilities of frost-induced tree mortality at lowland forests can be explained by the strong influence of elevation on temperature distribution since heavier cold air masses move downhill during advective frosts. Holding elevation constant, the probability of frost-induced tree mortality in mature forests was twice that of secondary forests but severity showed the opposite pattern, suggesting a cautious use of occurrence probabilities of tree mortality to infer severity of climate-driven disturbances. Extreme frost events, in addition to altering forest successional pathways and ecosystem services, likely maintain and could ultimately shift latitudinal and altitudinal range margins of Neotropical dry forests.

KEYWORDS

extreme climatic events, forest dieback, forest die-off, frost, topography, tree mortality, tropical dry forest

1 | INTRODUCTION

The accelerated increase in global average temperature in the last decades has been recently linked to rapid changes in weather and

climate patterns, including the rise of extreme events (Herring et al., 2018; IPCC, 2014). Extreme climatic/weather events (ECEs) are defined here as extreme climate-related disturbances that lead to extreme biological responses (i.e., forest die-off), which implies

atypical ecosystem changes compared to those of historical records. For instance, severe heat waves and prolonged droughts have been reported as key drivers of widespread tree mortality episodes throughout the world (Allen, Breshears, & McDowell, 2015; Frank et al., 2015; Reichstein et al., 2013). Extensive tree mortality can trigger abrupt changes in forest composition, structure, and functioning since large amounts of biomass are hastily converted to necromass, altering forest carbon stocks (Anderegg et al., 2016; Frank et al., 2015; Lindroth et al., 2009) and successional pathways (Kreyling, Jentsch, & Beierkuhnlein, 2011). However, the effects of ECEs on forests can be modulated by topographic conditions, for example, by redistributing soil moisture during droughts (Hawthorne & Miniat, 2016), changing wind speed and direction during hurricanes (Lugo, 2008), or guiding the movement of air masses during cold waves (Snyder & de Melo-Abreu, 2005). The strong influence of topography on the effects of ECEs is not usually analyzed in detail, which limits our capacity to develop robust models to understand and predict forest tree mortality patterns at local and landscape scales.

Several studies on ECE-induced tree mortality have demonstrated the physiological processes (hydraulic failure and carbon starvation) underlying tree resistance to extreme drought and warmer temperatures (e.g., Adams et al., 2009; Choat et al., 2018; Martin-StPaul, Delzon, & Cochard, 2017; McDowell et al., 2018). Other studies have analyzed global patterns of extensive tree mortality in boreal and temperate regions (e.g., Anderegg, Kane, & Anderegg, 2013; van Mantgem et al., 2009; Peng et al., 2011). The effects of ECEs on tropical and subtropical forests have been less studied despite prolonged droughts affecting the Amazon Basin and much of Australia, and severe cold waves hitting China (Brando & Durigan, 2005; Hou et al., 2018; Nicholls, 2004). Certainly, global warming has directed more scientific attention to the disturbance effects of extreme droughts, heat waves, and floods (Schiermeier, 2018), while other types of ECEs such as severe frosts have received less recognition. Although globally fewer cold temperature extremes are projected for the coming decades, occasional cold winter extremes will continue to occur over some regions (IPCC, 2014). These rare extreme cold events can have a long-lasting effect on tropical forests dynamics because subzero temperatures are not usually expected at tropical latitudes. Recent studies suggest that recurrent frosts can reinforce boundaries between tropical savannas and forests in Brazil (Hoffmann et al., 2019) or between savannas and shrublands in South Africa (Muller, O'Connor, & Henschel, 2016). Extreme freezing events could be thus important for maintaining or reducing tropical and subtropical ecosystems sharp borders and range limits by inducing tree mortality in species with low frost resistance (e.g., Whitecross, Archibald, & Witkowski, 2012). Our limited knowledge about the effects of frost disturbance on tropical forests restricts our ability to accurately identify frost-prone areas, particularly at the landscape scale where forest management planning usually takes place.

A severe advective frost (i.e., related to a cold wave) will most likely induce plant damage and extensive tree mortality at lower

elevations. This occurs because the normal pattern of decreasing temperature with elevation temporarily reverses, and consequently, lower elevations become colder as the heavier cold air masses sink (Bannister, 2007; Muller et al., 2016; Snyder & de Melo-Abreu, 2005). For example, a severe frost in February 2011 linked to a historic cold wave that affected most of North America (NOAA, 2011a, 2011b), penetrated into subtropical northwestern Mexico, and triggered extensive damage to lowland agricultural valleys (Val Noris, 2013). The economic losses caused by this frost event prompted the Mexican federal government to declare a regional state of emergency (Secretaría de Gobernación, 2011). The same extreme weather event led to widespread tree mortality in the tropical dry forest (TDF) that reaches its northernmost distribution in northwestern Mexico. Although there are anecdotal mentions of rare severe winter storms, there are neither recent records of lasting freezing temperatures nor previous studies in this region documenting past episodes of forest die-off in mature or secondary TDFs. Before the February 2011 severe frost, tree mortality was low in this TDF ecosystem, with only 2% of dead individuals in mature and 5% in secondary forests (Álvarez-Yépiz, Martínez-Yrizar, Búrquez, & Lindquist, 2008). The higher background mortality in secondary forests is likely explained by the dominance of pioneer short-lived tree species (Álvarez-Yépiz et al., 2008; Bhaskar et al., 2018). Therefore, in addition to topography, forest type could partially explain patterns of frost-induced tree mortality, principally in highly dynamic tropical landscapes with a matrix of mature and secondary forest fragments.

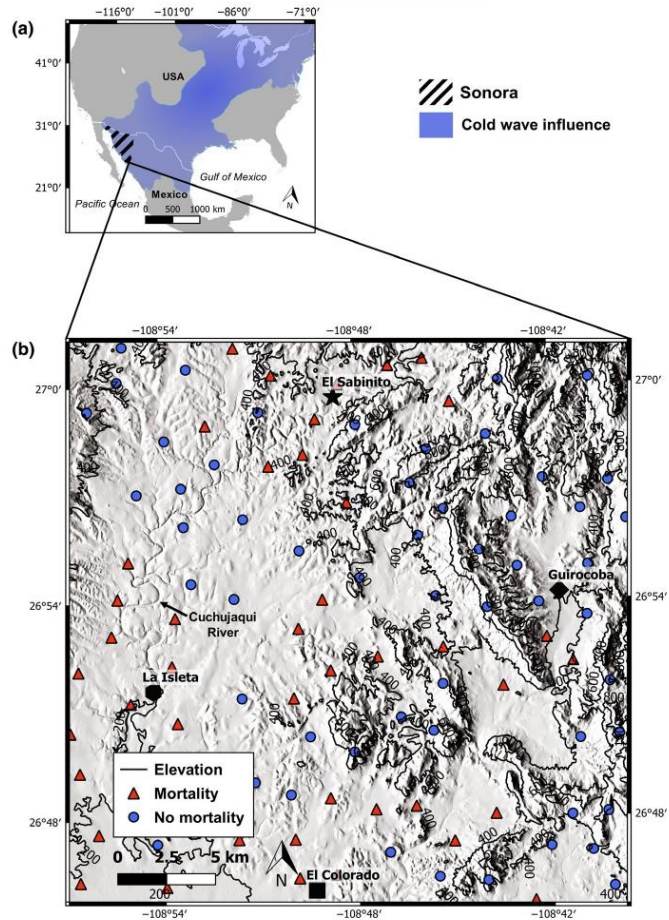
In this paper, we investigate the effects of two key local factors, topography and forest type, on frost-induced tree mortality patterns using an observational and modeling approach. We fitted logistic models with presence/absence data to obtain the probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality at the landscape level. Because of the key role of elevation on temperature redistribution during a frost event, we expect the probability of frost-induced tree mortality to be higher at lower elevations regardless of forest type, but everything else being equal (similar topographic conditions), secondary forests, with higher background mortality than mature forests, should be more prone to the effects of severe frosts. Additionally, we explore the relationship between the probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality and frost-disturbance severity, measured as density of dead individuals, to examine if such probabilities can also be used to predict damage severity. We anticipate that our results will be useful for identifying frost-prone areas and increasing our understanding of ecosystem range limits, especially under ongoing land-use changes and novel future climates.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Study area

The study area of 83,230 ha (c. 29 × 29 km) is located between 27°00' to 26°48'N and 109°54' to 108°42'W in the Alamos municipality, Sonora, in northwestern Mexico (Figure 1a). Climate is classified as semiarid and

FIGURE 1 Depiction of (a) the February 2011 cold wave (blue color) geographical influence in North America (NOAA, 2011b; Reliefweb, 2011), and (b) our study area and sites in a tropical dry forest landscape in southern Sonora, NW Mexico. The map on (b) shows 101 sites surveyed for the presence (red triangles) or absence (blue dots) of frost-induced tree mortality and used for modeling. DEM scale is 1:165,398 and contour interval is 200 m [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]



warm (García, 2004) with a mean annual temperature of 23.1°C and a mean annual precipitation of 729 mm falling mainly between July and October (Minas Nuevas meteorological station, 480 m elevation, 7 km from the study area). This area is characterized by a hilly landscape with a general trend of increasing elevation from SW to NE. About 75% of the area lies below 450 m elevation and the rest mostly between 450 and 1,000 m with some hilltops occupying the highest elevations (Figure 1b). Geology is dominated by Tertiary rhyolite at higher elevations, and Neogene kneaded sandstone, Cretaceous granodiorite, and alluvial Quaternary soils in the lowlands (INEGI, 2003). The main vegetation type is TDF distributed mainly between 200 and 900 m elevation, oak woodlands are prevalent at higher elevations and thornscrub at lower and drier areas (Álvarez-Yépiz et al., 2017). The landscape is a matrix of mature and successional forests ≈30–40 years old, with agricultural and pasture lands occurring mostly on the lowlands (Álvarez-Yépiz et al., 2008).

2.2 | Major steps for modeling frost-induced tree mortality

To model the effect of topography and forest type on the probability of occurrence of frost-induced tree mortality, we followed the steps outlined in Figure 2 and explained below.

2.3 | Field surveys and data collection

During field surveys performed between October 2014 and April 2016, the presence/absence of tree mortality (D) induced by the February 2011 frost was registered on a total of 454 TDF sites covering the main elevational zones and forest types in our study area (221 in mature and 233 in secondary forests of ≈30–40 years old). Geolocation of all sites was recorded using a handheld GPS receiver with an average accuracy

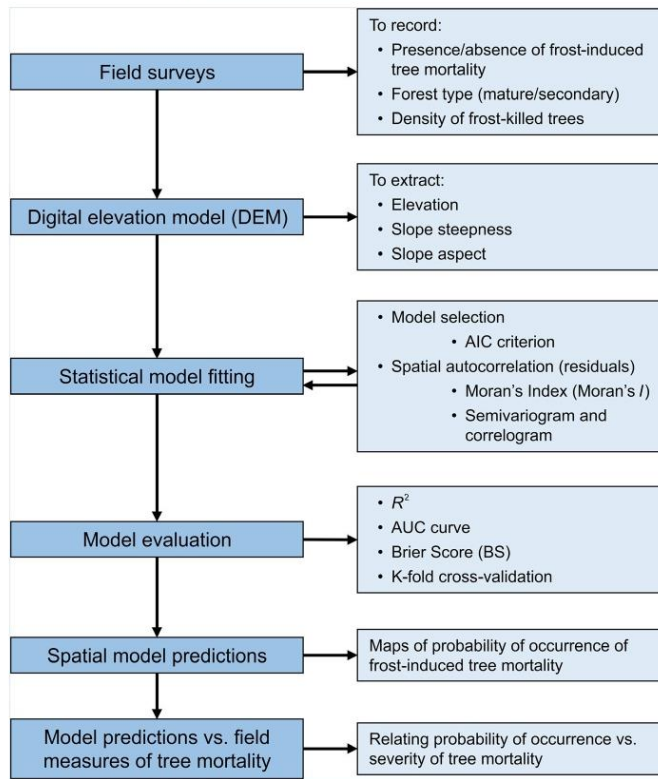


FIGURE 2 Flowchart of major steps for modeling the probability of occurrence of frost-induced tree mortality in a tropical dry forest landscape in northwestern Mexico [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

of 4 m. At each site, the presence or absence of frost-killed trees was recorded using the percentage of dead trees above background tree mortality (>2% and >5% for mature and secondary forests, respectively, Álvarez-Yépiz et al., 2008). Background tree mortality can be identified by very scarce and randomly distributed dead trees (Álvarez-Yépiz et al., 2008), whereas frost-induced tree mortality is very patchy and generally much higher than background mortality (see Figure 3a–c). Other useful criteria for identifying sites with the presence of frost-induced tree mortality were apical resprouting of frost-damaged crowns (Figure 3d) and interviews with landowners.

Topographic variables for each site were derived from a digital elevation model (DEM). A DEM at a spatial resolution of 15 m was downloaded from the National Institute of Statistics and Geography at a scale of 1:50,000 (INEGI, 2013). We obtained elevation (El, m), slope steepness (SS, degrees), and aspect for each site using this DEM. Because aspect is a circular variable, we linearized it by creating two variables, "northness (Nn)" and "eastness (En)" as follows: $Nn = \cos(\text{aspect})$; $En = \sin(\text{aspect})$. Northness values near 1 indicate an aspect toward or close to north, values near -1 to south, and values near 0 to either east or west. Eastness

is interpreted similarly, that is, values near 1 and -1 are east- and west-facing slopes, respectively, and values near 0 are either to north or south (Palmer, 1993). GIS analysis was performed using IDRISI Selva 17.0 and QGIS 2.18.15.

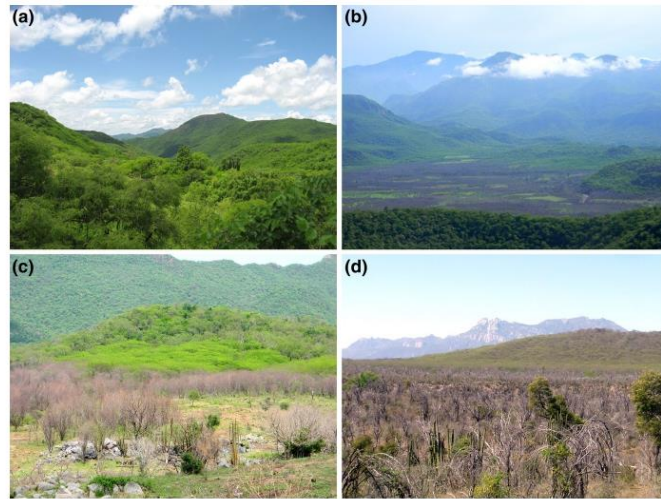
2.4 | Statistical model fitting and model selection

We fitted GLM binomial family regression models (Equation 1) to the global sample (454 points—sites).

$$\log\text{-odds}(D) = \alpha + (\beta_1 \times X_1) + (\beta_2 \times X_2) + \dots + (\beta_n \times X_n). \quad (1)$$

Topographic variables (El, SS, Nn, and En) and forest type (FT) were included as explanatory variables, and the presence (1)/absence (0) of tree mortality (D) as the binary response variable. We fitted 24 models, including a null model and models with different combinations of our predictors. El and SS were strongly correlated ($r = .7$), and therefore, they were not included in the same model to avoid multicollinearity. In addition, we tested for the interaction between El and each of the other predictors, obtaining in all cases nonsignificant results ($p > .05$). We selected the top candidate models as those that minimized the

FIGURE 3 An example of tropical dry forest stands in the Alamos municipality in northwestern Mexico, (a) at the peak of the growing season before the February 2011 frost, (b, c) at the beginning of the first growing season 5 months after the frost, and (d) during fieldwork in March 2015. Photo credit: J. C. Álvarez-Yépiz (a–c) and A. Bojórquez (d) [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]



value of AIC_c (Akaike's information criterion corrected for small samples) and maximized the weights (w_i , the weight of evidence in favor of model i being the best model based on its proportional likelihood) and the likelihood of the model given the data ($L(g|x) > 0.5$). We report the four top candidate models selected with this AIC approach (Burnham & Anderson, 2002). Model fit was performed with the `glm` function in the `stats` package. A pseudo R square (R^2) for each model was calculated based on the variance of the estimated logistic regression logits (latent variable; McKelvey & Zavoina, 1975; Warren, 2008) with the pseudo R^2 function in the `BaylorEdPsych` package.

After we selected the top candidate models, we extracted each model residuals to test for spatial autocorrelation and, if any, to determine the minimum distance at which our sampling points (sites) should become spatially independent. First, we used Moran's Index (Moran's I) to test the null hypothesis of zero spatial autocorrelation on each model residuals using Moran's I function in the `ape` package. Because we could not reject the null hypothesis of spatial independence in any of our top candidate models, we obtained the distance at which each model residuals lost spatial autocorrelation with correlogram analysis using the `correlog` function in the `pgirmess` package. Our analysis determined that spatial independence was lost at a minimum distance of 1,750 m among sampling sites—points (Figure S1). We therefore filtered our initial 454 data points and retained 101 meeting such distance requirement, which were spread out across our entire study area (Figure 1b). This subsample corresponded to 54 mature forest sites (22 presence/32 absence tree mortality) and 47 secondary forest sites (22 presence/25 absence), see Appendix S1. Using this reduced dataset, we fitted all models again and selected the top candidate models as described above. Moran's I tests confirmed the pattern of residuals' spatial independence in each of our final top candidate models. All analyses were performed in R 3.5.2 (R Core Team, 2018).

2.5 | Model evaluation

The predictive power of our final top candidate models was evaluated with (a) Area under the curve (AUC) using the performance function in the `ROCR` package; (b) Brier Score (BS) using the `BrierScore` function in the `DescTools` package; and (c) K-fold cross-validation with `caret` package. AUC tests model capacity to discriminate between sites with presence (1) and absence (0) of tree mortality, that is, proportion of 1's and 0's correctly identified by the model. The higher the AUC value, the better the model at predicting correctly 1's as 1's and 0's as 0's. An $AUC > 0.70$ is considered acceptable (Mandrekar, 2010; Zweig & Campbell, 1993). BS assesses how well a model predicts probabilities. BS output is between 0 and 1, where 0 (or near 0) indicates high model accuracy and 1 indicates the opposite (lack of accuracy). K-fold cross-validation assesses how well a model predicts new values of the target variable on different data subsets using a performance metric, in this case accuracy (proportion of true results predicted by the models). We used the most common variation of this test, the 10-fold cross-validation that splits the dataset into 10 segments or folds of equal size, one fold is held out for validation while the other K-1 folds are used to train the model and predict the target variable in our testing data. A mean accuracy value (CVA) is finally estimated for the 10 models generated for each training set. All analyses were performed in R 3.5.2 (R Core Team, 2018).

2.6 | Spatial model predictions

The top four candidate models were used to obtain spatial predictions of the probability of occurrence of frost-induced tree mortality in our entire study area. Logistic model parameters are in logit values, so $\exp(\text{logit})$ gives us the odds, which take values from 0 to ∞ and are monotonically related to probability values that are bounded

between 0 and 1. Since model predicted values were in log-odds ($y = \log\text{-odd}(p)$), an exponent function was used to convert them into probabilities (i.e., $e^{\log\text{it}}/(1 + e^{\log\text{it}})$). The resulting raster layer shows the probability of occurrence of tree mortality as induced by the February 2011 frost event in our study area. Contour intervals of 200 m are shown on all maps. Operations with raster layers with a cell size of 15×15 m of the explanatory variables (EI, FT, En) were performed in the raster calculator in QGIS 2.15.85.

2.7 | Model predictions of occurrence versus severity of frost-induced tree mortality

For each plot (described below), we used ≈ 54 pixels to obtain average probabilities of frost-induced tree mortality using the predictions by the simplest and best model (M1). Detailed vegetation sampling was performed across $48 \times 50 \times 200$ m plots in four distant subareas within our study area (Figure 1). These subareas are representative of the main elevation zones within our study area: Guirocoba (377–507 m), El Sabinito (330–443 m), El Colorado (267–430 m), and La Isleta (240–277 m; Figure 1b). Our systematic and balanced design included in each subarea an equal number of mature and secondary forest plots (six each) with different levels of frost-induced vegetation damage. On each plot, we established 10 transects of 50×2 m to examine the status of each woody individual and all of its stems with diameter at breast height (DBH at 1.3 m) > 2.5 cm to avoid or minimize the inclusion of post-frost recruits. In all 480 transects, we recorded a total of 26,377 stems (22,193 live and 4,184 dead) corresponding to 6,981 individuals (5,745 live and 1,236 dead). We pooled our data per plot and calculated a metric of severity of woody vegetation damage as the percentage of dead individuals per plot. A severity metric using % of dead stems per plot followed the same pattern (data not shown). Finally, we excluded average background mortality (2% in mature and 5% in secondary forests, Álvarez-Yépez et al., 2008) from our severity metric to approximate the amount of frost-killed trees on each plot. We used Pearson's r to measure the correlation between

our severity values and occurrence probabilities of frost-induced tree mortality.

3 | RESULTS

Four top candidate models were chosen based on our AIC model selection approach. These models retained EI, FT, and En as predictors of the occurrence of frost-induced tree mortality (Table 1). Model complexity increases from M1 to M4, which is slightly penalized by AIC and related metrics (Table 1). All four models have a good capacity to discriminate between sites with the presence or absence of tree mortality (see AUC curves in Figure S2). Only EI was statistically and highly significant in all four models ($p < .001$, Table 1). For predictive purposes, the simplest model (M1 with only EI as predictor) is preferred since additional predictors do not greatly improve model fit or predictive power (Table 1). The effect of forest type and eastness is additive to the effect of elevation since they were only retained in models with EI already present (Table 1). These other top candidate models (M2–M4), as selected with the AIC approach, can be important to identify and understand potential real effects of additional variables. Therefore, we used the four top candidate models to predict the probability of occurrence of frost-induced tree mortality in our study area.

All four models show a very similar effect of elevation on tree mortality. The best model (M1) predicts higher probabilities of frost-induced tree mortality at lower areas ($pd > 0.5$ at $EI < 332$ m, Figure 4). Model M1 indicates that per one unit increase in EI, the odds of tree mortality occurrence "increase" by a multiplicative factor of 0.986 (i.e., $e^{(-0.014)}$, see Table 1), which means that the odds of frost-induced tree mortality actually decrease 1.4% (i.e., $(0.986 - 1) \times 100$) per each meter of elevation increment. Prediction with model M2 also shows that per one unit increase in EI, the odds of tree mortality occurrence "increase" by a factor of 0.985 regardless of forest type (Table 1). However, holding elevation constant, the odds of tree mortality "increase" by a multiplicative factor of 0.487

TABLE 1 Top candidate models (GLM, binomial family) for predicting the probability of occurrence of frost-induced tree mortality across a tropical dry forest landscape in NW Mexico

Models	Variables	α	β_1	β_2	β_3	R^2	AIC _c	w_i	$L(\hat{g} \hat{x})$	AUC	BS	CVA
M1	EI	4.661 (1.43e ⁻⁰⁵)	-.014 (8.71e ⁻⁰⁶)			.57	104.19	0.20	1.00	0.861	0.171	0.744
M2	EI + FT	5.364 (1.11e ⁻⁰⁵)	-.015 (4.92e ⁻⁰⁶)	-.718 (0.164)		.58	104.31	0.19	0.94	0.864	0.167	0.744
M3	EI + En	4.811 (1.17e ⁻⁰⁵)	-.015 (6.59e ⁻⁰⁵)	-.492 (0.182)		.59	104.48	0.17	0.87	0.880	0.166	0.769
M4	EI + En + FT	5.524 (9.20e ⁻⁰⁶)	-.016 (3.75e ⁻⁰⁶)	-.504 (0.178)	-.731 (0.161)	.60	104.61	0.16	0.81	0.882	0.162	0.795

Note: The binary response variable is the presence/absence of tree mortality (D); explanatory variables are elevation (EI), forest type (FT—mature and secondary forest), and eastness (En). α and β_1, \dots, β_3 are the parameters of each of the models (logit scale). The exact p value is shown below each model parameter.

Abbreviations: AIC_c, Akaike's information criteria corrected for small sample sizes; AUC, area under the curve; BS, Brier Score; CVA, mean accuracy obtained with 10-fold cross-validation; $L(\hat{g}|\hat{x})$, likelihood of model given data; R^2 = pseudo R^2 ; w_i , Akaike's weight.

FIGURE 4 Probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality as predicted by the simplest model (M1 with only elevation as predictor) in a tropical dry forest landscape in northwestern Mexico. Range of probability values in the study area is 0–0.90. Contour interval is 200 m. See Table 1 for model details [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

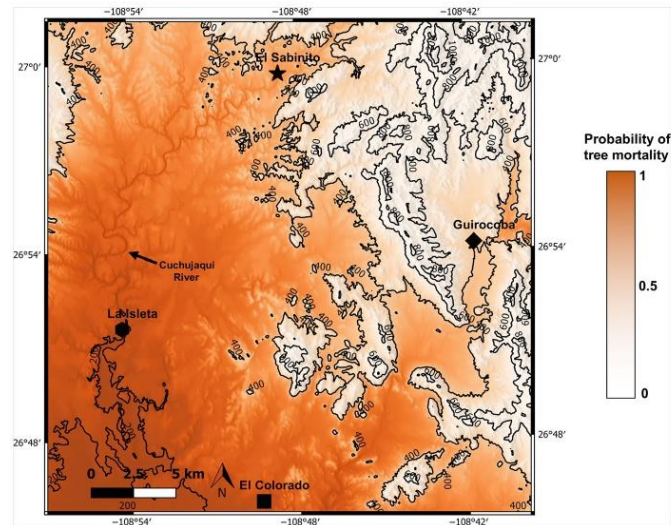
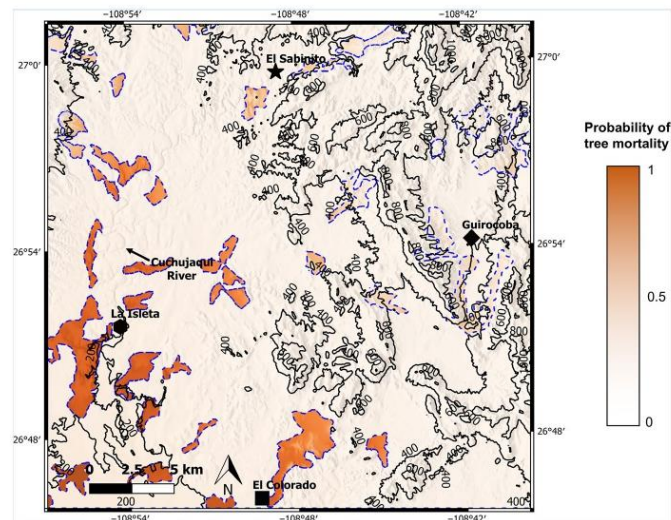


FIGURE 5 Probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality in secondary forests (SF, polygons with blue dashed line) as predicted by the second top candidate model (M2) in a tropical dry forest landscape in northwestern Mexico. Only the effect of elevation is shown out of SF polygons. Range of probabilities for SF is 0–0.88. Contour interval is 200 m. See Table 1 for model details [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]



for secondary forests compared to mature forests (Table 1), which means that odds of frost-induced tree mortality are 51.3% lower for secondary compared to mature forests. For secondary forests, M2 predicts $pd > 0.5$ at elevations lower than 307 m (Figure 5). For mature forests, this model predicts $pd > 0.5$ at elevations lower than 354 m (Figure 6).

Models M3 and M4 perform very similar to previous models (Table 1). According to model M3, per one unit increase in E_i , the odds of occurrence of frost-induced tree mortality "increase" by a

factor of 0.985, and per one unit increase in E_n , these odds "increase" by 0.611, which means that odds of occurrence of frost-induced tree mortality increase as elevation or eastness actually decreases. In this case, declining E_n means that forests oriented primarily to the west should have higher chances of experiencing tree mortality. Model M3 predicts higher pd values ($pd > 0.5$) below 353 m and overall spatial prediction looks very similar to M1 (Figure S3). Lastly, model M4 parameters are very similar to the other models (Table 1) and overall spatial prediction looks very similar to M2 (Figures S4 and S5).

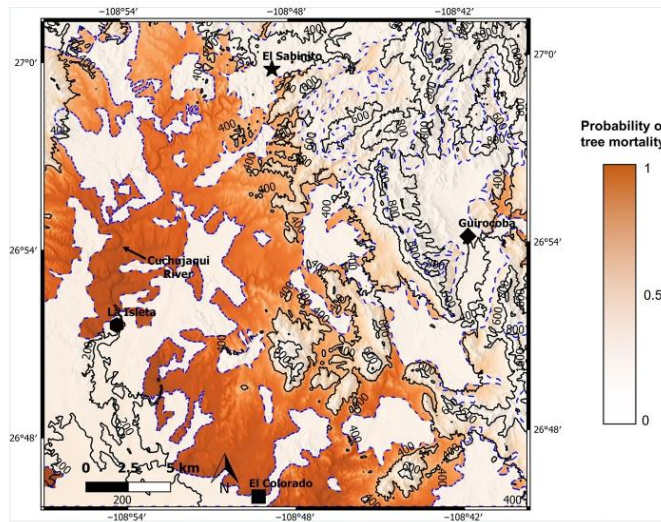


FIGURE 6 Probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality in mature forests (MF, polygons with blue dashed line) as predicted by the second top candidate model (M2) in a tropical dry forest landscape in northwestern Mexico. Only the effect of elevation is shown out of MF polygons. Range of probabilities for MF is 0–0.92. Contour interval is 200 m. See Table 1 for model details [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

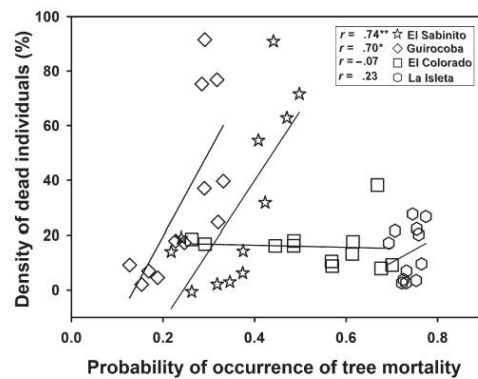


FIGURE 7 Predicted probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality (by model M1) in relation to density of dead individuals (%) in four different sampled subareas (El Sabinito, Guirocoba, El Colorado, and La Isleta) in a tropical dry forest landscape in northwestern Mexico. $N = 12$ plots per subarea. Significant Pearson's r at $p = .003^*$ and $.018^*$. All plots (except the one below the zero line) presented above-background tree mortality

We found an elevation threshold of c. 600 m below which frost-induced tree mortality is likely to occur regardless of forest type or slope aspect (since $pd > 0\%$ at elevations <600 m and 0% at upper elevations; Figure S6). In this frost-prone zone, the probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality are even higher at lower elevations (Figure S6).

The probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality obtained with our simplest top candidate model (M1—best model

for predictive purposes) were related to our metric of severity of tree mortality obtained with field data. We found a significant positive correlation between the probabilities of frost-induced tree mortality and the density of dead individuals in the two subareas at higher elevations (i.e., El Sabinito and Guirocoba, $p < .05$, see Figure 7).

4 | DISCUSSION

In this paper, we show how two major local factors, topography and forest type, influence climate-induced tree mortality patterns in a TDF at the landscape scale using an innovative approach combining observational and modeling techniques. Topography is recognized as a strong driver of several ecological patterns, for example, those related to forest structure and composition, floristic diversity, and soil fertility (Carpenter, 2005; Gallardo-Cruz, Pérez-García, & Meave, 2009; Jucker et al., 2018; Sinha et al., 2018). Previous studies in our study area also highlight the importance of topography, and mainly elevation, for structuring TDF vegetation and soil fertility gradients (e.g., Álvarez-Yépiz & Dovčiak, 2015; Álvarez-Yépiz et al., 2008, 2017). Additionally, elevation seems to be a key modulator of frost-induced tree mortality, helping us to predict where trees will most likely die—or where we will most likely find frost-killed trees—within the landscape. Lowland vegetation is in general more prone to freezing damage when advective frosts occur in agreement with recent studies in savannas in South Africa and Brazil (Hoffmann et al., 2019; Muller et al., 2016; Whitecross et al., 2012). This finding can be explained by the strong influence of elevation on temperature distribution at the regional and landscape level (Florinsky, Kulagina, & Meshalkina, 1994; Hummer-Miller, 1981; Matusick,

Ruthrof, Brouwers, & Hardy, 2014), driving the movement of cold air masses downhill during an advective frost (Kalma, Laughlin, Caprio, & Hamer, 1992; Lindkvist & Lindkvist, 1997). Accordingly, the historic cold wave that caused the February 2011 severe frost entered our study area from the adjacent northeastern mountains and drained into the lowlands where cold air remained for at least three consecutive days, leading to the widespread frost-induced tree mortality episode. Infrequent extreme frosts could be thus important for maintaining the sharp latitudinal and altitudinal range margins of Neotropical dry forests, but more common (or rarer) events may reduce (or increase) this ecosystem's boundaries.

Holding elevation constant, our models identified two potentially interesting patterns in terms of the probability of occurrence of tree mortality: (a) forests on west-facing slopes are more likely to experience frost-induced tree mortality, and (b) mature forests are twice as likely to exhibit frost-induced tree mortality than secondary forests. The first pattern (a) could be explained by the lower soil moisture in west and southwestern slopes in the northern hemisphere (Gilliam, Hédal, Chudomelová, McCulley, & Nelson, 2014; Warren, 2008), which may lead to water-stressed plants that are more vulnerable to frost-induced damage. In addition, plants on west slopes (and on flat or concave terrains) may have been further exposed to freezing wind damage as the February 2011 cold wave moved from NE to SW (Lindkvist & Chen, 1999). The second pattern (b) is possibly related to the higher diversity of mature forests (Álvarez-Yépiz et al., 2008), which could produce a biodiversity sampling effect (Aarssen, 1997; Loreau, 1998), in this case on the probability of tree mortality because higher plant diversity increases the chances of encountering species with low frost resistance. In our study area, two widespread native legume tree species were the most affected by the extreme frost: *Acacia cochliacantha* Humb. and Bonpl. ex Willd. and *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F. Macbr. Interestingly, secondary forests are usually mono-dominated by *A. cochliacantha* and often times co-dominated by *L. divaricatum*. These species are also common in the more diverse mature forests but *A. cochliacantha* occurs in much lower densities (Álvarez-Yépiz et al., 2008). A detailed floristic analysis should reveal the identity of frost-resistant species that could be used for restoring degraded areas likely prone to future frost disturbances.

Severity of tree mortality after the frost, measured as percentage of dead woody individuals, was higher in secondary forests (29%) than in mature forests (14%). Clearly, these rates are much higher than pre-frost tree mortality (5% and 2% in secondary and mature forests, respectively, Álvarez-Yépiz et al., 2008). Excluding background mortality, 24% of dead individuals can be accounted for by the severe frost in secondary forests, twice than in mature forests. This severity pattern is contrary to the expected based on occurrence probabilities of frost-induced tree mortality and could be explained by the differing abundance of frost-sensitive species in mature and secondary forests. Remarkably, the 2011 frost pushed tree mortality to an average of 22% across all 48 plots where we performed detailed surveys and up to 95% in some secondary forest plots. These results suggest the extreme frost event most likely

changed some forest fragments from a carbon sink to a carbon source and altered the ecological dynamics of mature and recovery trajectories of secondary forests. Because extreme disturbance events related to climate are becoming part of the disturbance regime of many different forest ecosystems (e.g., He et al., 2018; Herrero & Zamora, 2014; Saunders et al., 2014), we need to increase our understanding of the possibly different forest recovery pathways or alternative ecosystem states following these disturbances (Álvarez-Yépiz, Martínez-Yrizar, & Fredericksen, 2018). A network of permanent monitoring plots spread across an elevation gradient might be needed to examine the effects of disturbance severity on the ability of mature and secondary TDF to recover, and to enhance our understanding of the role of future climate extremes on long-term ecological patterns.

Our logistic models work well at predicting tree mortality occurrence, as suggested by our different metrics for evaluating model performance, but these models do not necessarily predict frost-disturbance severity. We found a positive relationship between the probabilities of occurrence of tree mortality and the density of frost-killed trees in two subareas sampled at upper elevations that have a concave shape (El Sabinito and Guirocoba). However, this pattern did not hold at elevations below ~332 m, where the other two sampled subareas are mostly located and which do not have a concave shape. Terrain concavity may create a temporary cold air trap increasing disturbance severity (Lindkvist & Chen, 1999), especially in forests where frost-induced tree mortality is likely to occur (i.e., in our study area at elevations <600 m). This conclusion is supported by our severity values that decreased at lower elevation (<~332 m), increased at mid elevation (332–600 m), and were negligible at upper elevation (>600 m, as predicted by our models and confirmed by our field observations). Certainly, probability values predicted by logistic models and scalar values of density of dead individuals measure dissimilar aspects of tree mortality, that is, presence/absence versus severity. Therefore, different biophysical factors may be involved in the probability of occurrence versus severity of tree mortality. In order to better understand frost-disturbance severity patterns, and in addition to the analysis of the abundance of frost-sensitive species, future studies should analyze other predictors that account for terrain complexity such as slope shape (e.g., convex vs. concave).

The February 2011 extreme frost induced an extreme ecosystem response that can be confirmed by our severity metric and may be explained considering five key characteristics of the disturbance regime of our study area. (a) *Frequency*: The last reported extreme frost events date back to 1937 (−1°C; Turnage & Hinckley, 1938), 1952 (−9°C) and 1956 (−10°C). These three events lasted less than 24 hr (San Bernardo, Sonora meteorological station). Thus, before 2011, our studied forest had not experienced a similar prolonged severe frost for at least 50 years. (b) *Severity*: There are no previous reports of an episode of extensive tree mortality as the one observed after the February 2011 frost, and the 30–40 years old trees killed by this frost confirm that at least in that period, no other similar severe frost had occurred. (c) *Timing*: Dry conditions prevailed 2 years before and several years after the 2011 frost since annual

precipitation between 2009 and 2014 remained consistently lower (on average 20%) than the long-term mean (729 mm). These drier than normal conditions likely combined with the effects of the extreme frost to make at least some trees more vulnerable to embolism and death. (d) *Intensity*: temperatures during the 2011 freezing event dropped to -6.5°C , low enough to trigger mortality of tropical trees. (e) *Duration*: below zero temperatures lasted for at least three consecutive days with no precedent in our study area, and these freezing temperatures lasted up to seven consecutive days in more northern mountainous areas.

In conclusion, a very atypical combination of duration, intensity, and timing of the extreme frost may have conjunctly led to the widespread tree mortality episode in our study area with topography, and secondarily forest type, modulating the effects of such extreme event across the TDF landscape. Our study increases our understanding of the different vulnerabilities of lowland (<600 m) versus upland and of mature versus secondary tropical forests to extreme events. Extreme frost events likely maintain and could ultimately shift the altitudinal and latitudinal range margins of Neotropical dry forests.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work is part of the doctoral research of A. Bojórquez who acknowledges Posgrado en Ciencias Biológicas for academic support during his studies at Universidad Nacional Autónoma de México and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for a scholarship (#270082). This work was financially supported through a grant by PAPIIT-DGAPA, UNAM (#IN207315) awarded to AMY and grants by CONACYT (RETROSECE project #36971) and PROFAPI-ITSON awarded to JCAY. Enriqueta Bustamante Ortega provided technical support. We thank Diego Ramos, Jenny Livier, Mirsa Bojórquez, Ricardo Felix, Ana Rosita Villegas, Adriana Quintanilla, Alejandro Grajeda, Andrés Yépiz, Felix García (NCI), and Sra. Eduwiges Yépiz for field assistance and to landowners for granting us permission to perform our fieldwork. Sierra de Alamos Río Cuchujaqui Biosphere Reserve and Nature and Culture International (NCI México) staff provided facilities and logistical support. This study complies with current laws of México. Two anonymous reviewers provided valuable feedback on an earlier version of this manuscript.

ORCID

Juan C. Álvarez-Yépiz  <https://orcid.org/0000-0002-1825-8371>

REFERENCES

- Aarssen, L. W. (1997). High productivity in grassland ecosystems: Effected by species diversity or productive species? *Oikos*, 80(1), 183–184. <https://doi.org/10.2307/3546531>
- Adams, H. D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G. A., Villegas, J. C., Breshears, D. D., Zou, C. B., ... Huxman, T. E. (2009). Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(17), 7063–7066. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901438106>
- Allen, C. D., Breshears, D. D., & McDowell, N. G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), art129. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Álvarez-Yépiz, J. C., Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Teece, M., Yépez, E. A., & Dovciak, M. (2017). Resource partitioning by evergreen and deciduous species in a tropical dry forest. *Oecologia*, 183(2), 607–618. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3790-3>
- Álvarez-Yépiz, J. C., & Dovciak, M. (2015). Enhancing ecosystem function through conservation: Threatened plants increase local carbon storage in tropical dry forests. *Tropical Conservation Science*, 8(4), 999–1008. <https://doi.org/10.1177/194008291500800410>
- Álvarez-Yépiz, J. C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., & Lindquist, C. (2008). Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 256(3), 355–366. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.049>
- Álvarez-Yépiz, J. C., Martínez-Yrizar, A., & Fredericksen, T. S. (2018). Special Issue: Resilience of tropical dry forests to extreme disturbance events. *Forest Ecology and Management*, 426, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.067>
- Anderegg, W. R. L., Kane, J. M., & Anderegg, L. D. L. (2013). Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change*, 3(1), 30–36. <https://doi.org/10.1038/nclimate1635>
- Anderegg, W. R. L., Martínez-Vilalta, J., Cailleret, M., Camarero, J. J., Ewers, B. E., Galbraith, D., ... Trotsiuk, V. (2016). When a tree dies in the forest: Scaling climate-driven tree mortality to ecosystem water and carbon fluxes. *Ecosystems*, 19(6), 1133–1147. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-9982-1>
- Bannister, P. (2007). Godley review: A touch of frost? Cold hardness of plants in the southern hemisphere. *New Zealand Journal of Botany*, 45(1), 1–33. <https://doi.org/10.1080/00288250709509700>
- Bhaskar, R., Arreola, F., Mora, F., Martínez-Yrizar, A., Martínez-Ramos, M., & Balvanera, P. (2018). Response diversity and resilience to extreme events in tropical dry secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 426, 61–71. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.028>
- Brando, P. M., & Durigan, G. (2005). Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (Sao Paulo State, Brazil). *Plant Ecology*, 175(2), 205–215. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-0014-z>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretic approach* (2nd edn., Vol. 172). New York, NY: Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1016/j.econmodel.2003.11.004>
- Carpenter, C. (2005). The environmental control of plant species density on a Himalayan elevation gradient. *Journal of Biogeography*, 32(6), 999–1018. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01249.x>
- Choat, B., Brodribb, T. J., Brodersen, C. R., Duursma, R. A., López, R., & Medlyn, B. E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558(7711), 531–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- Florinsky, I. V., Kulagina, T. B., & Meshalkina, J. L. (1994). Influence of topography on landscape radiation temperature distribution. *International Journal of Remote Sensing*, 15(16), 3147–3153. <https://doi.org/10.1080/01431169408954317>
- Frank, D., Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, D., Mahecha, M. D., ... Zscheischler, J. (2015). Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: Concepts, processes and potential future impacts. *Global Change Biology*, 21(8), 2861–2880. <https://doi.org/10.1111/gcb.12916>
- Gallardo-Cruz, A., Pérez-García, E., & Meave, J. (2009). β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a

- seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, 24(4), 473–482. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9332-1>
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. In E. García (Ed.) (Quinta). Ciudad de México: Comisión Nacional para el Estudio de la Biodiversidad (CONABIO).
- Gilliam, F. S., Hédl, R., Chudomelová, M., McCulley, R. L., & Nelson, J. A. (2014). Variation in vegetation and microbial linkages with slope aspect in a montane temperate hardwood forest. *Ecosphere*, 5(5), art66–art66. <https://doi.org/10.1890/ES13-00379.1>
- Hawthorne, S., & Miniati, C. F. (2016). Topography may mitigate drought effects on vegetation along a hillslope gradient. *Ecohydrology*, 11(1), e1825. <https://doi.org/10.1002/eco.1825>
- He, Z., Du, J., Chen, L., Zhu, X., Lin, P., Zhao, M., & Fang, S. (2018). Impacts of recent climate extremes on spring phenology in arid-mountain ecosystems in China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 260–261, 31–40. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.05.022>
- Herrero, A., & Zamora, R. (2014). Plant responses to extreme climatic events: A field test of resilience capacity at the southern range edge. *PLoS ONE*, 9(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087842>
- Herring, S. C., Christidis, N., Hoell, A., Kossin, J. P., Schreck, C. J., Stott, P. A., ... Stott, P. A. (2018). Explaining extreme events of 2016 from a climate perspective. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 99(1), S1–S157. <https://doi.org/10.1175/BAMS-ExplainingExtremeEvents2016.1>
- Hoffmann, W. A., Flake, S. W., Abreu, R. C. R., Pilon, N. A. L., Rossatto, D. R., & Durigan, G. (2019). Rare frost events reinforce tropical savanna–forest boundaries. *Journal of Ecology*, 107(1), 468–477. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13047>
- Hou, Y., Zhang, M., Liu, S., Sun, P., Yin, L., Yang, T., ... Wei, X. (2018). The hydrological impact of extreme weather-induced forest disturbances in a tropical experimental watershed in South China. *Forests*, 9(12), 734. <https://doi.org/10.3390/f9120734>
- Hummer-Miller, S. (1981). Estimation of surface temperature variations due to changes in sky and solar flux with elevation. *Geophysical Research Letters*, 8(6), 595–598. <https://doi.org/10.1029/GL008i006p00595>
- INEGI. (2003). Conjunto de datos geológicos vectoriales G1206. Escala 1:250 000. Serie I. Retrieved from www.beta.inegi.org.mx/temas/mapas/geologia/#archDescargaTitulo
- INEGI. (2013). Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (CEM 3.0). Retrieved from <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/datosrelieve/continuo/elevaciones.aspx>
- IPCC. (2014). *Climate change 2014: Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. In Core Writing Team, R. K. Pachauri & L. A. Meyer (Eds.). Geneva, Switzerland: Author. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324>
- Jucker, T., Bongalov, B., Burslem, D. F. R. P., Nilus, R., Dalponte, M., Lewis, S. L., ... Coomes, D. A. (2018). Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. *Ecology Letters*, 21(7), 989–1000. <https://doi.org/10.1111/ele.12964>
- Kalma, J. D., Laughlin, G. P., Caprio, J. M., & Hamer, P. J. C. (1992). The occurrence of frost: Types, distribution and prediction. *The bioclimatology of frost. Advances in bioclimatology* (Vol. 2, pp. 5–12). Berlin, Germany: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-58132-8_2
- Kreyling, J., Jentsch, A., & Beierkuhnlein, C. (2011). Stochastic trajectories of succession initiated by extreme climatic events. *Ecology Letters*, 14(8), 758–764. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01637.x>
- Lindkvist, L., & Chen, D. (1999). Air and soil frost indices in relation to plant mortality in elevated clear-felled terrain in Central Sweden. *Climate Research*, 12(1), 65–75. <https://doi.org/10.3354/cr012065>
- Lindkvist, L., & Lindkvist, S. (1997). Spatial and temporal variability of nocturnal summer frost in elevated complex terrain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87(2–3), 139–153. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(97\)00021-X](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(97)00021-X)
- Lindroth, A., Lagergren, F., Grelle, A., Klemetsson, L., Langvall, O., Weslien, P., & Tuulik, J. (2009). Storms can cause Europe-wide reduction in forest carbon sink. *Global Change Biology*, 15(2), 346–355. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01719.x>
- Loreau, M. (1998). Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 82(3), 600. <https://doi.org/10.2307/3546381>
- Lugo, A. E. (2008). Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: An international review. *Austral Ecology*, 33(4), 368–398. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01894.x>
- Mandrekar, J. N. (2010). Receiver operating characteristic curve in diagnostic test assessment. *Journal of Thoracic Oncology*, 5(9), 1315–1316. <https://doi.org/10.1097/JTO.0B013E3181EC173D>
- Martin-StPaul, N., Delzon, S., & Cochard, H. (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters*, 20(11), 1437–1447. <https://doi.org/10.1111/ele.12851>
- Matusick, G., Ruthrof, K. X., Brouwers, N. C., & Hardy, G. S. J. (2014). Topography influences the distribution of autumn frost damage on trees in a Mediterranean-type Eucalyptus forest. *Trees*, 28(5), 1449–1462. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1048-4>
- McDowell, N., Allen, C. D., Anderson-Teixeira, K., Brando, P., Brienen, R., Chambers, J., ... Xu, X. (2018). Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist*, 219(3), 851–869. <https://doi.org/10.1111/nph.15027>
- McKelvey, R. D., & Zavoina, W. (1975). A statistical model for the analysis of ordinal level dependent variables. *The Journal of Mathematical Sociology*, 4(1), 103–120. <https://doi.org/10.1080/0022250X.1975.9989847>
- Muller, K., O'Connor, T. G., & Henschel, J. R. (2016). Impact of a severe frost event in 2014 on woody vegetation within the Nama-Karoo and semi-arid savanna biomes of South Africa. *Journal of Arid Environments*, 133, 112–121. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.06.010>
- Nicholls, N. (2004). The changing nature of Australian droughts. *Climatic Change*, 63(3), 323–336. <https://doi.org/10.1023/B:CLIM.0000018515.46344.6d>
- NOAA. (2011a). A retrospective view of the 2011 blizzard. Retrieved from <https://www.weather.gov/lot/2011blizzard>
- NOAA. (2011b). State of climate: National climate report for February 2011. Published online March 2011. Retrieved from <https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/national/201102>
- Palmer, M. W. (1993). Putting things in even better order: The advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*, 74(8), 2215–2230. <https://doi.org/10.2307/1939575>
- Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., ... Zhou, X. (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 1(9), 467–471. <https://doi.org/10.1038/nclimate1293>
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Reichstein, M., Bahn, M., Ciais, P., Frank, D., Mahecha, M. D., Seneviratne, S. I., ... Wattenbach, M. (2013). Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, 500(7462), 287–295. <https://doi.org/10.1038/nature12350>
- Reliefweb. (2011). Mexico: Cold wave (4 Feb 2011) - Location map. Retrieved from https://reliefweb.int/sites/reliefweb.int/files/resources/CF4243D63D802AF9852578310077C30E-CW-2011-000018-MEX_0802.pdf
- Saunders, M., Tobin, B., Sweeney, C., Gioria, M., Benanti, G., Cacciotti, E., & Osborne, B. A. (2014). Impacts of exceptional and extreme inter-annual climatic events on the net ecosystem carbon dioxide exchange of a Sitka spruce forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 184, 147–157. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.09.009>
- Schiermeier, Q. (2018). Droughts, heatwaves and floods: How to tell when climate change is to blame. *Nature*, 560(7716), 20–22. <https://doi.org/10.1038/d41586-018-05849-9>

- Secretaría de Gobernación. (2011). *Declaratoria de emergencia federal por la ocurrencia de la helada severa del 1 al 3 de febrero de 2011*. *Diario Oficial de la Federación*, 15 de febrero de 2011. México, DF. Retrieved from http://www.dgespe.sep.gob.mx/public/normatividad/acuerdos/acuerdo_650.pdf:%5Cn%5Cn
- Sinha, S., Badola, H. K., Chhetri, B., Gaira, K. S., Lepcha, J., & Dhyani, P. P. (2018). Effect of altitude and climate in shaping the forest compositions of Singaila National Park in Khangchendzonga Landscape, Eastern Himalaya, India. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 11(2), 267–275. <https://doi.org/10.1016/J.JAPB.2018.01.012>
- Snyder, R. L., & de Melo-Abreu, J. P. (2005). *Frost protection: Fundamentals, practice, and economics*. Rome, Italy: FAO. Retrieved from <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/008/y7223e/y7223e00.pdf>
- Turnage, W. V., & Hinckley, A. L. (1938). Freezing weather in relation to plant distribution in the Sonoran Desert. *Ecological Monographs*, 8(4), 529–550.
- Val Noris, A. (2013). *Cuantificación de las superficies afectadas por heladas ocurridas en el mes de febrero de 2011, en el distrito de riego 041, Río Yaqui, utilizando imágenes de satélite y sistemas de información geográfica*. Montecillo, Estado de México: Colegio de Posgraduados.
- van Mantgem, P. J., Stephenson, N. L., Byrne, J. C., Daniels, L. D., Franklin, J. F., Fulé, P. Z., ... Veblen, T. T. (2009). Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science*, 323(5913), 521–524.
- Warren, R. J. (2008). Mechanisms driving understory evergreen herb distributions across slope aspects: As derived from landscape position. *Plant Ecology*, 198(2), 297–308. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9406-1>
- Whitecross, M. A., Archibald, S., & Witkowski, E. T. F. (2012). Do freeze events create a demographic bottleneck for *Colophospermum mopane*? *South African Journal of Botany*, 83, 9–18. <https://doi.org/10.1016/J.SAJB.2012.07.008>
- Zweig, M. H., & Campbell, G. (1993). Receiver-operating characteristic (ROC) plots: A fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry*, 39(4), 561–577. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8472349>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

How to cite this article: Bojórquez A, Álvarez-Yépiz JC, Búrquez A, Martínez-Yrizar A. Understanding and predicting frost-induced tropical tree mortality patterns. *Glob Change Biol*. 2019;25:3817–3828. <https://doi.org/10.1111/gcb.14775>

SUPPORTING INFORMATION

Bojórquez A., et al. Understanding and predicting frost-induced tropical tree mortality patterns

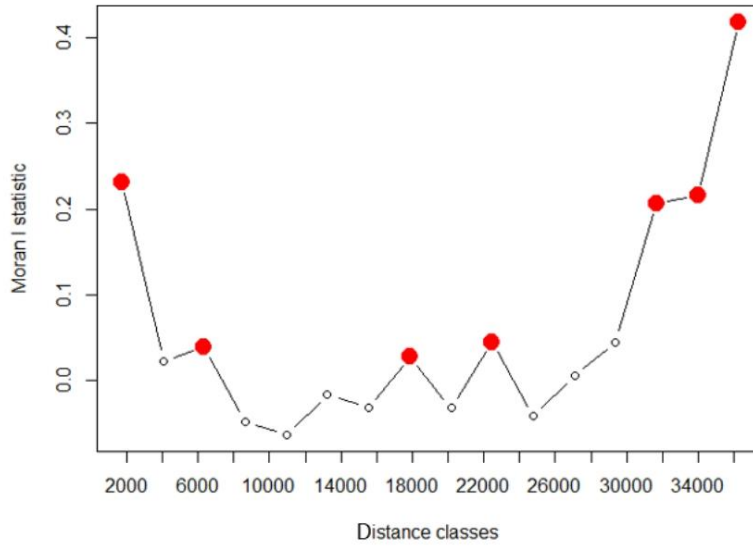


Fig. S1. Correlogram fitted to the first global sample of 454 sites in a tropical dry forest landscape in NW Mexico. Moran' I values obtained with model M1 residuals are plotted against distance classes. Red dots represent distance classes with significant ($p < 0.05$) spatial autocorrelation, while unfilled circles indicate distance classes without spatial autocorrelation ($p > 0.05$). From left to right, the first red point indicates a distance of 1750 m. This analysis was performed with "pgirmess" package and correlog function in R (R Core Team, 2018).

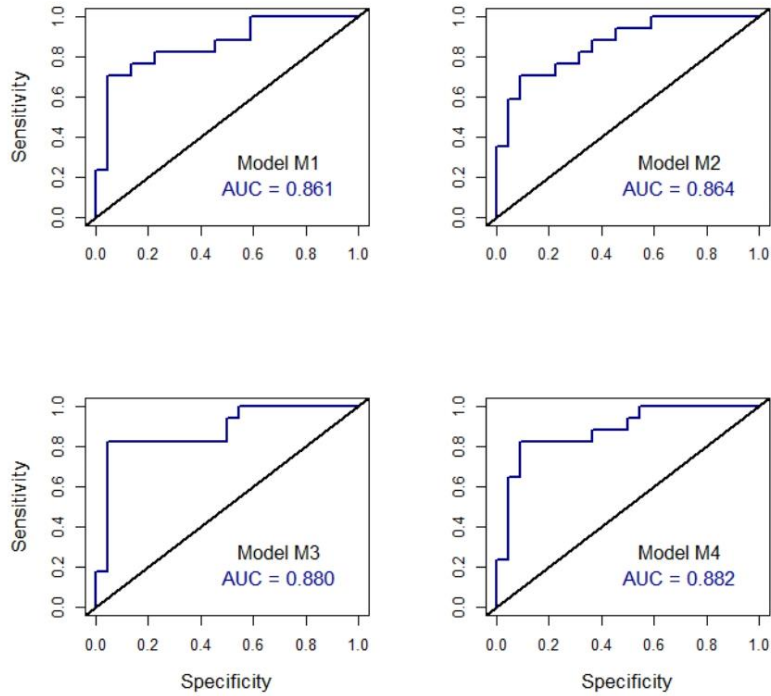


Fig. S2. Area under the curve (AUC) of the top four candidate models (M1-M4). *Y*-axis represents the sensitivity rate (presence) and *x*-axis the specificity (absence). The AUC values indicate our top candidate models are good at predicting presence or absence of frost-induced tree mortality in our study area. See methods and results (Table 1) in main text for additional details. AUC analysis was performed with the “ROCR” package in R (R Core Team, 2018).

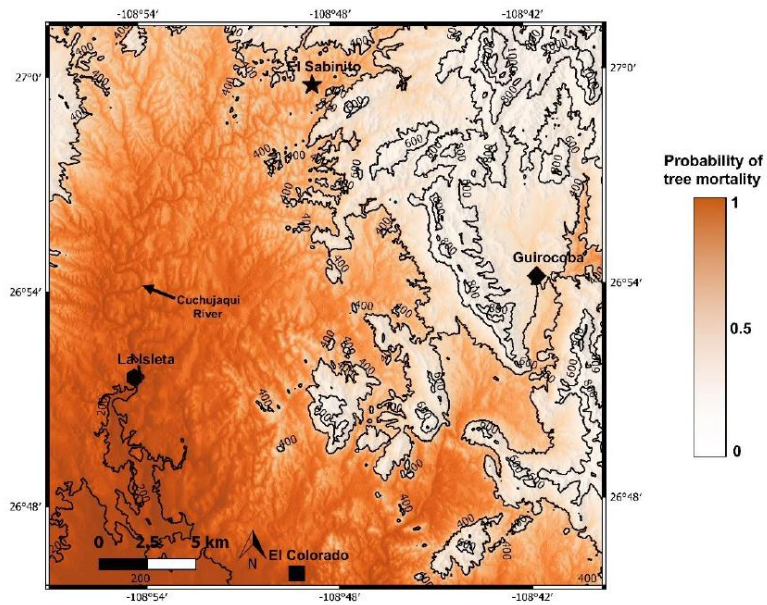


Fig. S3. Probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality as predicted by the third top candidate model (M3) in a tropical dry forest landscape in NW Mexico. Range of values of probability is 0-0.93. Contour interval is 200 m. See Table 1 in main text for model details.

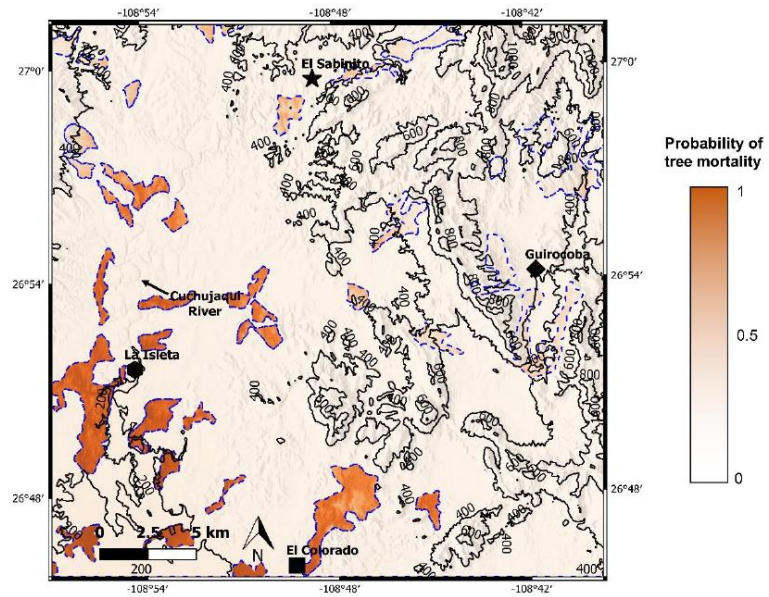


Fig. S4. Probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality in secondary forests (SF, polygons with blue dashed line) as predicted by the model M4 in a tropical dry forest landscape in NW Mexico. Only the effect of elevation is shown out of SF polygons. Range of probabilities for SF is 0 – 0.92. Contour interval is 200 m. See Table 1 in main text for model details.

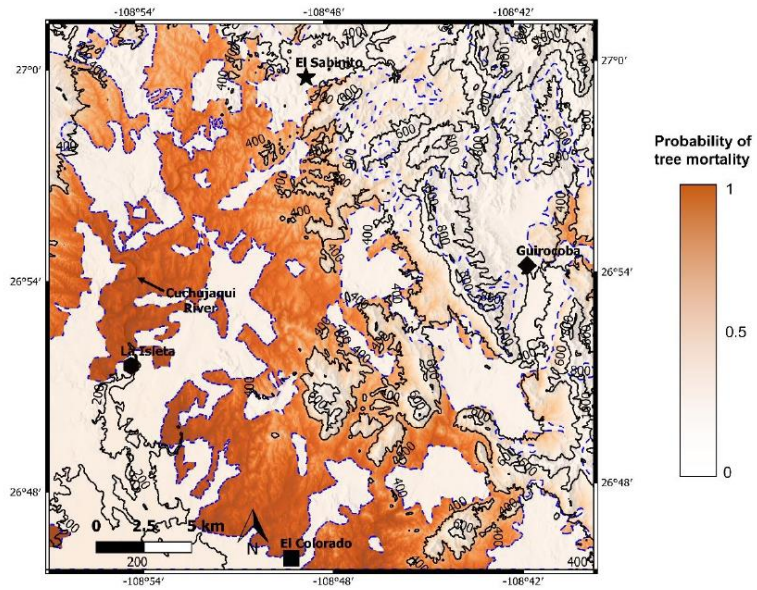


Fig. S5. Probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality in mature forests (MF, polygons with blue dashed line) as predicted by the model M4 in a tropical dry forest landscape in NW Mexico. Only the effect of elevation is shown out of MF polygons. Range of probabilities for MF is 0 – 0.95. Contour interval is 200 m. See Table 1 in main text for model details.

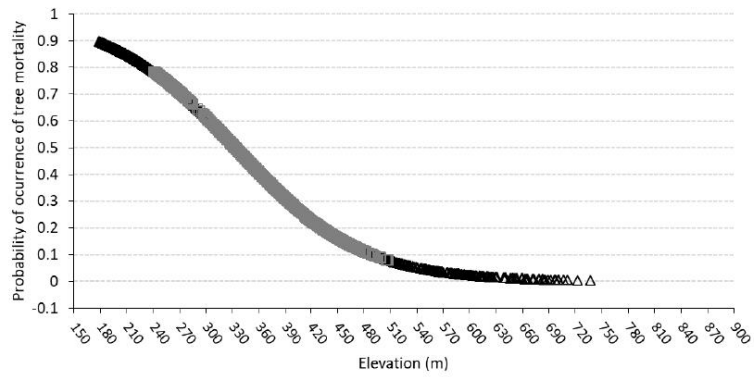


Fig. S6. Probabilities of occurrence of frost-induced tree mortality (predicted by model M1) vs. elevation in a tropical dry forest landscape in NW Mexico. Triangles represent 20,879 sampling points (pixels) separated one another by a minimum distance of 200 m and selected randomly from the entire study area. Grey quadrats represent the 2,898 pixels covering our four study subareas (see methods in main text for additional details).

Capítulo III

Evaluación del daño inducido por una helada en un paisaje en el extremo norte de distribución del bosque Neotropical seco

A landscape assessment of frost damage in the northmost Neotropical dry forest. Agric. For. Meteorol. Enviado.

A landscape assessment of frost damage in the northmost Neotropical dry forest

Adrián Bojórquez^{a*}, Angelina Martínez-Yrizar^a, Juan C. Álvarez-Yépiz^{b*}

^aInstituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Blvd. Colosio y Sahuaripa s/n, Los Arcos, Hermosillo 83250, Sonora, México

^bInstituto Tecnológico de Sonora, 5 de Febrero 818 Sur, Centro, Ciudad Obregón 85000 Sonora, México

*Author for correspondence: *jabojoquezv@gmail.com*, *juan.alvarez@itson.edu.mx*

Abstract

Extreme climatic and weather events are inducing widespread tree mortality in many forest ecosystems worldwide. A severe frost related to the historic cold wave that affected much of North America in early February 2011 led to extensive tree mortality in the lowland tropical dry forest in northwestern Mexico. In this landscape, we assessed frost-induced vegetation damage using anomalies of the widely used NDVI spectral index calculated with a 12-year pre-disturbance reference period. In addition, NDVI anomalies were related to ground-based measures of frost-disturbance severity (density of frost-killed trees) and forest recovery (post-frost recruits and resprouting of surviving trees) obtained in 48 1-ha study plots distributed across the landscape. We found negative NDVI anomalies in 84% of the lowland tropical dry forest landscape, suggesting widespread frost-induced vegetation damage. The relationship between NDVI anomalies and density of frost-killed trees confirmed the level of frost damage across the lowland vegetation, highlighting the key role of elevation during advective frost. Higher frost-disturbance severity stimulated more new recruitment and less tree resprouting. Our results demonstrate the reliability of spectral indices for rapid assessment of climate-induced vegetation change, the high

vulnerability of tropical dry forests to extreme frost and the predominant mechanism of vegetation recovery after severe frost disturbance.

Keywords: extreme climatic events, freezing temperatures, frost-induced damage, landscape, tree mortality, tropical dry forest, NDVI anomalies

1 Introduction

Frost is a meteorological phenomenon that occurs when air temperature near the earth's surface drops below 0 °C (Kalma et al., 1992; Snyder and de Melo-Abreu, 2005). Frost plant injury starts when dehydration of cell membranes triggers xylem vessel embolism, which leads to lethal mechanical damage that may cause apical or whole plant mortality (Coder, 2011; Pearce, 2001). Extensive tree damage can occur when sub-zero temperatures last beyond the usual time of occurrence in temperate forests or when these freezing events occur in ecosystems with species not adapted to low temperatures such as those from tropical and subtropical forests (Bascietto et al., 2018; Gu et al., 2008; Lambers et al., 2008a, 2008b; Larcher, 2003). The effect of frost on forest ecosystems can be similar to, or even more severe than, other extreme climatic and weather events (ECEs) inducing widespread tree mortality episodes worldwide (Allen et al., 2015; Bojórquez et al., 2019; Reichstein et al., 2013). In general, the ecological effects of ECEs depend on ecosystem type, disturbance regime, distance to the coast, latitudinal location, biophysical environment and phenological stage during the event occurrence (Álvarez-Yépiz, 2020; Frank et al., 2015; He et al., 2018; Smith, 2011; Ummenhofer and Meehl, 2017). Particularly, the effects of advective frosts (i.e., related to cold waves) are strongly modulated by topography, since elevation primarily controls the movement of cold air masses across the landscape with denser cold air sinking towards the lowlands (Bojórquez

et al., 2019; Hawthorne and Miniati, 2016; Kalma et al., 1992; Lindkvist et al., 2000).

Consequently, lowland vegetation should be more vulnerable to frost in marginal tropical forests at high latitudes.

The northmost limit of the tropical dry forest in America occurs in northwestern Mexico, where low temperatures set the distributional limit for many Neotropical species (Búrquez and Martínez-Yrizar, 2010; Felger et al., 2001). At this subtropical latitude, mild frosts are a common winter phenomenon essentially associated with incursions of arctic cold waves (Bojórquez et al., 2019; Bowers, 1980; Turnage and Hinckley, 1938). Studies addressing the impact of frost events in this region have focused mainly on the adjacent Sonoran Desert, analyzing frost duration, frequency and intensity (Bowers, 1980; Weiss and Overpeck, 2005), as well as their ecological effects on desert plant communities and annual crops (Shreve, 1911, 1914; Turnage and Hinckley, 1938; Turner et al., 2005; Val Noris, 2013). A severe advective frost related to the historic cold wave that affected much of North America in early February 2011 led to extensive tree mortality also in the lowland tropical dry forest. Although vegetation damage was more severe on lowlands, it was highly heterogeneous and frost-induced tree mortality ranged from negligible to almost 100% in some forest stands, largely exceeding background tree mortality in this landscape (Álvarez-Yépiz et al., 2008; Bojórquez et al., 2019). However, the spatial extent of this forest canopy loss and recovery triggered by the February 2011 frost remains unknown.

Spectral vegetation indices are suitable for assessing landscape changes because of their sensitivity to forest canopy fluctuations driven by partial or complete tree mortality and the ensuing process of vegetation recovery. The predominant mechanism of vegetation recovery depends on the disturbance severity with resprouting dominating in partially-damaged stands and new recruitment in highly-damaged ones (Álvarez-Yépiz et al., 2020).

In this context, the widely used Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) shows a high sensitivity to climate-induced variations in forest canopy structure (Gamon et al., 1995; Glenn et al., 2008). For example, NDVI is used for evaluating forest canopy damage by hurricanes, droughts and freezing temperatures (e.g., Abbas et al., 2017; Abbas et al., 2020; Breshears et al., 2005; Rubio-Cuadrado et al., 2021). A great advantage of using NDVI is the availability of data before and immediately after the disturbance event due to a broad spatial and temporal coverage of Landsat multispectral images worldwide (Hansen and Loveland, 2012; Parker et al., 2018). Therefore, spectral indices validated with ground-based observations represent a powerful tool to assess climate-induced vegetation changes at landscape scales.

In this study, we analyze changes in canopy cover after the February 2011 extreme frost event using NDVI anomalies in a lowland tropical dry forest landscape in northwestern Mexico. We use NDVI anomalies instead of raw values to account for the possible influence of changes in greenness due to seasonal fluctuations in precipitation. In addition, we relate these anomalies to frost-disturbance severity measured as abundance of frost-killed trees and vegetation recovery measured as resprouting of surviving trees and new recruitment after the frost. In general, we expect negative NDVI anomalies after the 2011 frost and more negative anomalies should indicate greater tree mortality. Finally, forests should recover from frost damage by increasing resprouting and/or recruitment of new individuals depending on disturbance severity.

2 Study area

The study area is located in the Alamos municipality, Sonora, in northwestern Mexico ($27^{\circ}1'25.16$ to $26^{\circ}45'30.01$ N; $108^{\circ}56'41.52$ to $108^{\circ}39'34.15$ W; Fig. 1). Climate of the region is semiarid and warm (García, 2004) with a mean annual temperature of 24°C .

Mean annual precipitation is 706 mm, falling mainly between July and October (San Bernardo meteorological station, 215 m elevation and 40 km from the study area). The landscape is rugged above 400 m, while low elevations < 400 m occupy 74% of the lowlands characterized by open, hilly and flat areas. A distinctive characteristic of the 29 × 29 km study area is a SW to NE elevation gradient (Fig. 1). Geologically, the lowlands are dominated by Neogene kneaded sandstone, Cretaceous granodiorite, alluvial Quaternary soils, and Tertiary rhyolite in higher elevations (INEGI, 2003). The vegetation is dominated by tropical dry forest, mainly distributed between 200 and 1000 m elevations, while some patches of oak woodlands are distributed at higher elevations and thornscrub at lower and drier areas (Álvarez-Yépiz et al., 2017). Patches of successional forests ≈30-40 years old, crops and pastures occur mostly in the lowlands (Álvarez-Yépiz et al., 2008).

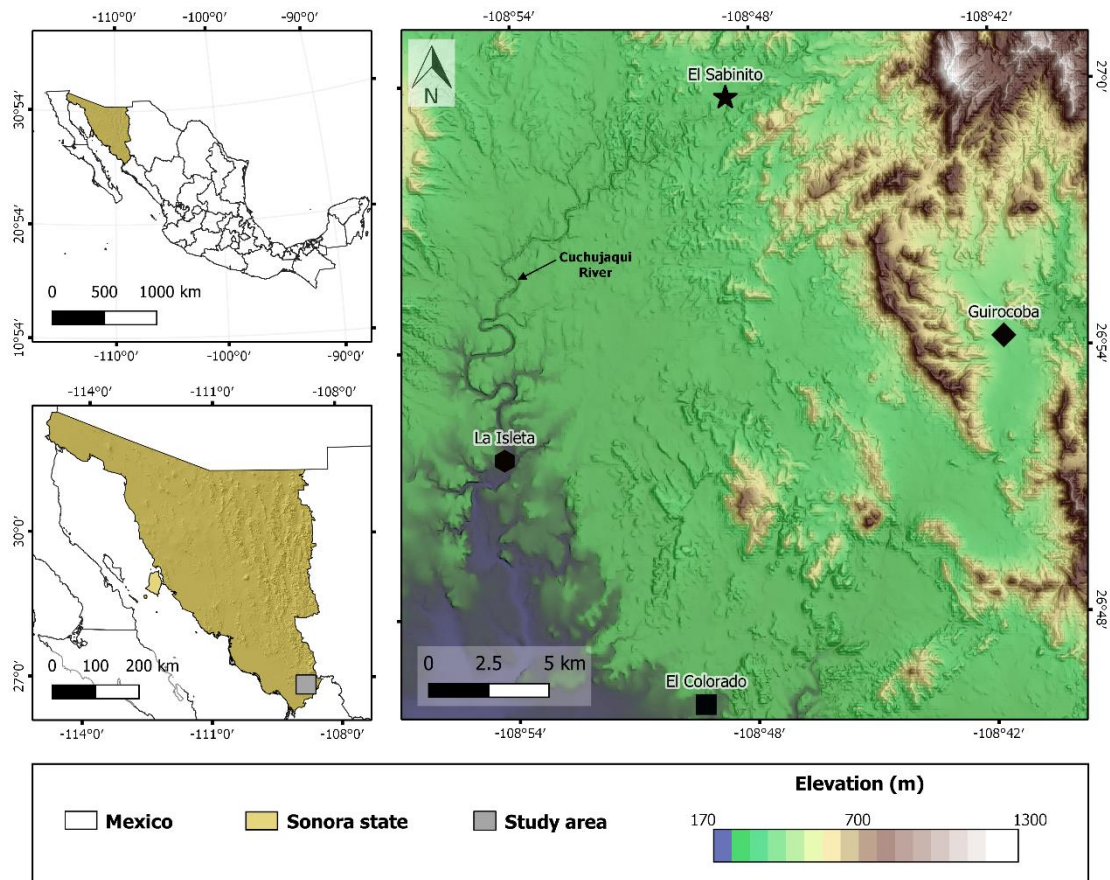


Fig. 1. Location of the study area in southern Sonora, Mexico. The Digital Elevation Model was obtained from INEGI (2013). Symbols indicate main localities within the study area.

3. Materials and methods

3.1 Description of the February 2011 frost

A historic cold wave moved across most of North America in early February 2011 (NOAA, 2011a, 2011b). Cold air masses flowed from northeastern United States towards Mexico, inducing extreme low temperatures along their path (Hardiman, 2011). The influence of this cold wave reached the subtropical areas in northwestern Mexico (Secretaría de Gobernación, 2011). Minimum temperatures at higher elevations reached -13

°C (Yécora climatological station, 1,544 m a.s.l.). At the lowlands, minimum temperatures were as low as -6.5 °C and sub-zero temperatures lasted for at least 7 days near our study area (San Bernardo climatological station, 215 m a.s.l.). This was likely the second most severe frost event in the last 70 years, only surpassed by a frost that occurred in February 1949, when freezing temperatures lasted nine consecutive days reaching < -5 °C (San Bernardo climatological station).

3.2 Satellite images selection and pre-processing

Landsat 5 multispectral 30-m resolution images were obtained from Earth explorer (USGS, 2019). Images without clouds or with < 10% cloud coverage in the study area were selected. These were terrain-corrected by the USGS (radiometry, geometry, precision), while atmospheric corrections were made using the Dark Object Subtraction process (DOS1), which was performed in Quantum Geographic Information System (QGIS 3.4.7). This is a standard procedure based on the assumptions that some pixels are in complete shadow and the radiances received by the sensor of the satellite are due to atmospheric scattering (path radiance) (Chavez Jr, 1996; Fichera et al., 2012), and this effect is removed by subtracting this value to each pixel for each band. This technique considers unchanged atmospheric conditions during image acquisition time (Mei et al., 2016). We selected the best available image at or near the growing season peak of each year (i.e., September), including images before the February 2011 frost from 1999 to 2010 (the reference period) and after the event (September 2011, the first growing season following the frost).

3.3 Normalized difference vegetation index and anomalies

For each corrected image, we calculated the Normalized Difference Vegetation Index as $NDVI = (\rho_{NIR} - \rho_{Red}) / (\rho_{NIR} + \rho_{Red})$ (Eq. 1), where ρ_{Red} and ρ_{NIR} are the reflectance values of red and near-infrared light received at the Landsat 5 Thematic Mapper

sensor. The spectral wavelengths for ρ Red and ρ NIR are 0.63-0.69 (band 3) and 0.76-0.90 μm (band 4), respectively. The NDVI index for a given pixel can vary between -1 and 1, values above 0 generally indicate live green vegetation and values approaching 1 (0.8 – 0.9) indicate the highest possible density of green leaves.

NDVI anomalies for 2011 were calculated as follows: $Anomaly = NDVI_{2011} - NDVI_{mean}$, where $NDVI_{2011}$ is the post-frost NDVI, and $NDVI_{mean}$ is the mean NDVI value obtained for the 12-year reference period images.

Because of the strong influence of elevation on frost effects across the landscape (Abbas et al., 2017; Bojórquez et al., 2019), we calculated the mean NDVI difference ($NDVI_{diff}$) per elevation zone (every 100 m from 100 to 600 m a.s.l.). Our analysis was restricted to the lowlands (<600 m) covering 90% of our study area. We first generated a shapefile with a grid of regular points with a minimum separation of 200 m and distributed across the lowlands. These points were used to extract NDVI values from both images ($NDVI_{2011}$ and $NDVI_{mean}$) and their corresponding elevation. We then calculated the mean NDVI difference per elevation zone. In addition, to identify changes in the area covered by different NDVI values, we categorized $NDVI_{mean}$ and $NDVI_{2011}$ images into six NDVI classes: other (< 0), very low (0-0.2), low (>0.2 - \leq 0.4), intermediate (>0.4 - \leq 0.6), and high (>0.6 – 0.8 the maximum observed value). These were superimposed over the reclassified DEM to obtain the percentage of area covered by each NDVI class within each elevation zone from 100 to 600 m.

3.4 Field surveys

Secondary and mature tropical dry forest sites visibly affected by the February 2011 frost were identified by the presence of clumped standing dead or damaged trees (see Bojórquez et al., 2019). This mortality pattern differs from the normal background

mortality where dead trees are typically scarce and randomly distributed (Álvarez-Yépez et al., 2008). Field surveys were carried out between May 2015 and February 2018 on sites located within four distant subareas (El Sabinito, Guirocoba, El Colorado, and La Isleta) covering the main elevational zones within our study area (Fig. 1). Our balanced vegetation sampling design included within each subarea a selection of 6 mature and 6 secondary (\approx 30-40 years old) forest plots of 50 x 200 m, representing different degrees of frost-induced vegetation damage. On each 1-ha plot, vegetation was surveyed using 10 2x50 m parallel transects (each 20 m apart) where all live and dead DBH \geq 1 cm individuals were identified and measured. In all 480 transects, we recorded a total of 11,205 live and dead woody plants, of which 6,981 (with at least a stem DBH > 2.5 cm) were likely present before the frost (see Bojórquez et al., 2019), and the remaining smaller ones were considered as new recruits regenerated from seeds (4,224 individuals). From those plants present in all four subareas before the frost, 834 showed clear signs of post-frost resprouting. We estimated different metrics related to the severity of frost damage and vegetation recovery pooled per plot: 1) frost-killed trees, as the percentage of dead individuals per plot after excluding average background mortality (2% in mature and 5% in secondary forests, Álvarez-Yépez et al., 2008), 2) post-frost tree recruits, as the percentage of new individuals in relation to total live plants per plot, and 3) post-frost resprouting trees, as the percentage of resprouting individuals in relation to total live plants per plot. We used Pearson's r to measure the correlation between these three metrics and mean NDVI anomalies per plot (obtained with an average of 13 pixels each). GIS and statistical analysis were performed in QGIS 3.4.7 (QGIS, 2019) and R environment (R Core Team, 2018).

4. Results

4.1 Frost-induced changes in NDVI across the tropical dry forest landscape

Before the 2011 frost, 80.2% of the study area was dominated by high NDVI values (0.6–0.8), while intermediate and low NDVI values covered 17.9 and 0.2% of the study area, respectively, mainly at low elevations and open valleys (< 400 m, Fig. 2a). After the frost, the coverage of the high NDVI class (0.6–0.8) decreased to 64.9% (Fig. 2b), while the middle and low classes covered a greater extension (32.1 and 2.8%, respectively), which were also registered mainly at low elevations and open valleys and with some patches at higher elevation (> 300 m, Fig. 2b). Very low NDVI values were not recorded neither before nor after the frost. NDVI anomalies in September 2011, at the peak of the first growing season following the frost, ranged between -0.56 and 0.38 (Fig. 2c). Noteworthy, 84% of the study area showed negative anomalies (i.e., 60,402 ha), while 16% exhibited positive anomalies mostly at lower elevations (Fig. 2c).

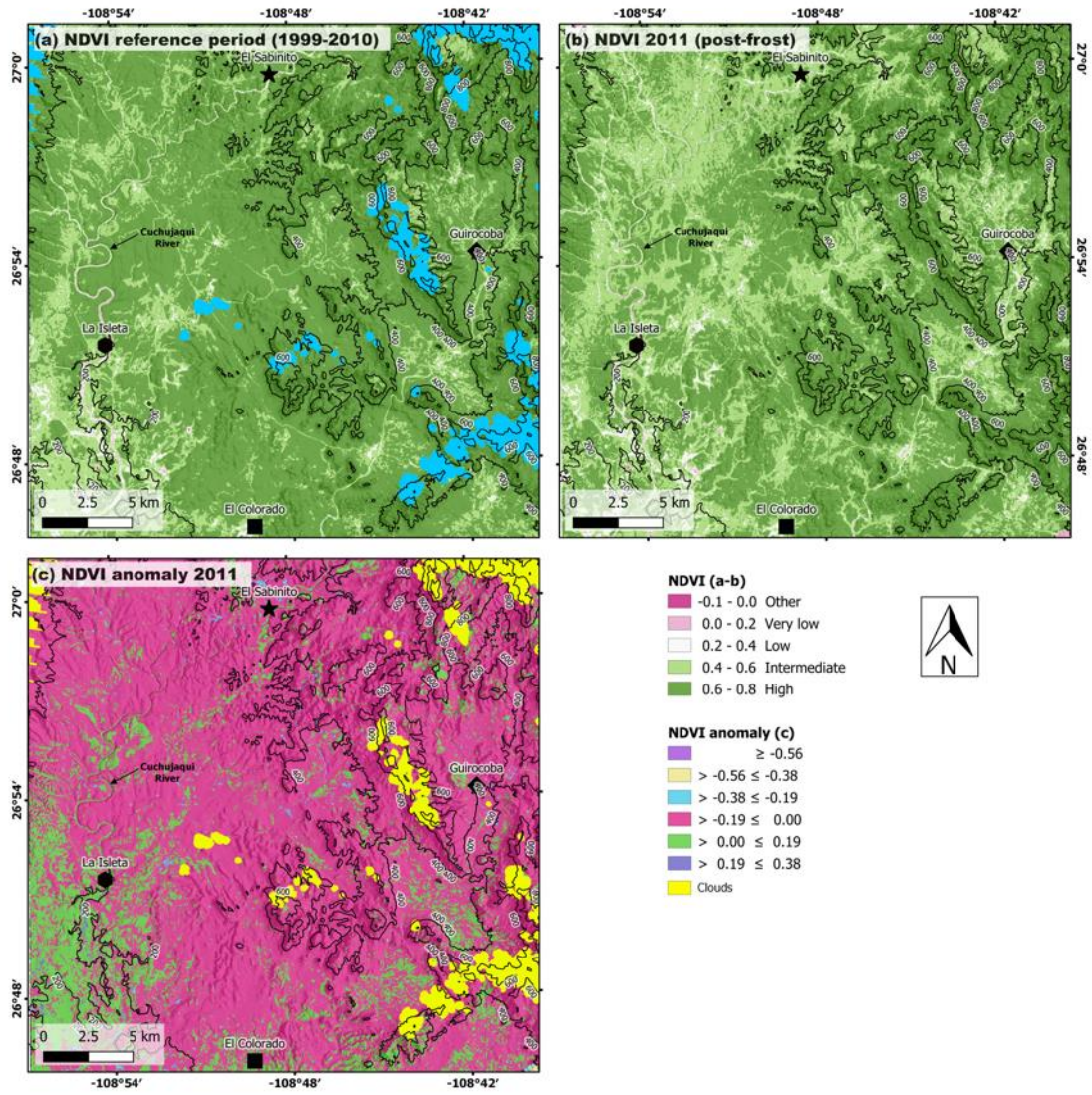


Fig. 2. Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) before (a, $NDVI_{mean}$ of the reference period) and after (b, $NDVI_{2011}$) the extreme frost in February 2011 on the tropical dry forest of Alamos, Sonora, Mexico. Figure 2(c) shows the 2011 NDVI anomaly from the mean reference period.

4.2 Frost-induced NDVI anomalies in relation to elevation

On average, NDVI raw values per elevation zone before (Fig. 3a) and after (Fig. 3b) the frost ranged from 0.52 and 0.68 and from 0.53 and 0.65, respectively. The analysis of

NDVI anomalies across the elevation gradient indicated that areas with more negative values were located between 300 and 600 m (Fig. 3c). In particular, the greatest NDVI changes occurred between 300 and 400 m (Fig. 3c). In contrast, positive anomalies were found only at lower elevations (100-200 m), a zone that occupies a small portion of the study area (4.8%), mostly located in the southeast corner (Fig. 1, Fig. 3c).

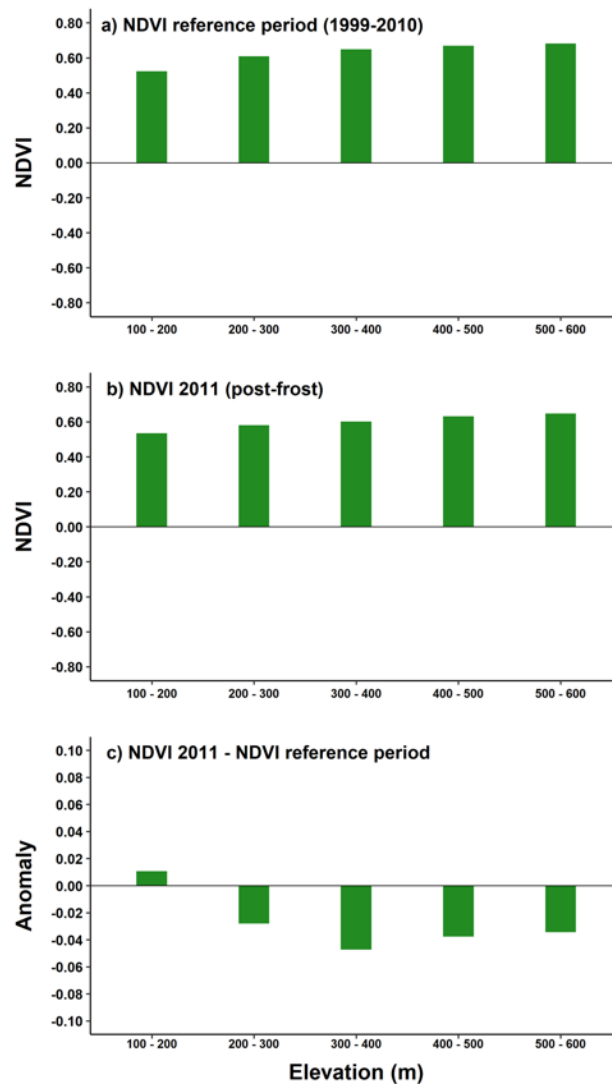


Fig. 3. NDVI values per elevation zone near the peak of the growing season (September) a) before and b) after the February 2011 frost event, and c) anomalies per elevation zone in the tropical dry forest landscape of Alamos, Sonora, Mexico.

Beyond showing average raw values per elevation zone (Fig. 3), the classification of NDVI values into NDVI classes and the calculation of the area covered by each class per elevation zone exhibit more specific patterns (Fig. 4). Before the 2011 frost, high NDVI values likely representing old-growth and advanced secondary forests predominated in each of the elevation zones, except in the 100-200 m that was dominated by intermediate values (Fig. 4a). After the 2011 frost, the high NDVI class also predominated across elevations (Fig. 4b). However, the coverage of high values markedly decreased at elevation zones > 200 m with the greatest reduction between 300 and 400 m (Fig. 4c). At very low elevation (<200 m), the intermediate class was the most negatively affected (Fig. 4c), but increased in the other elevation zones.

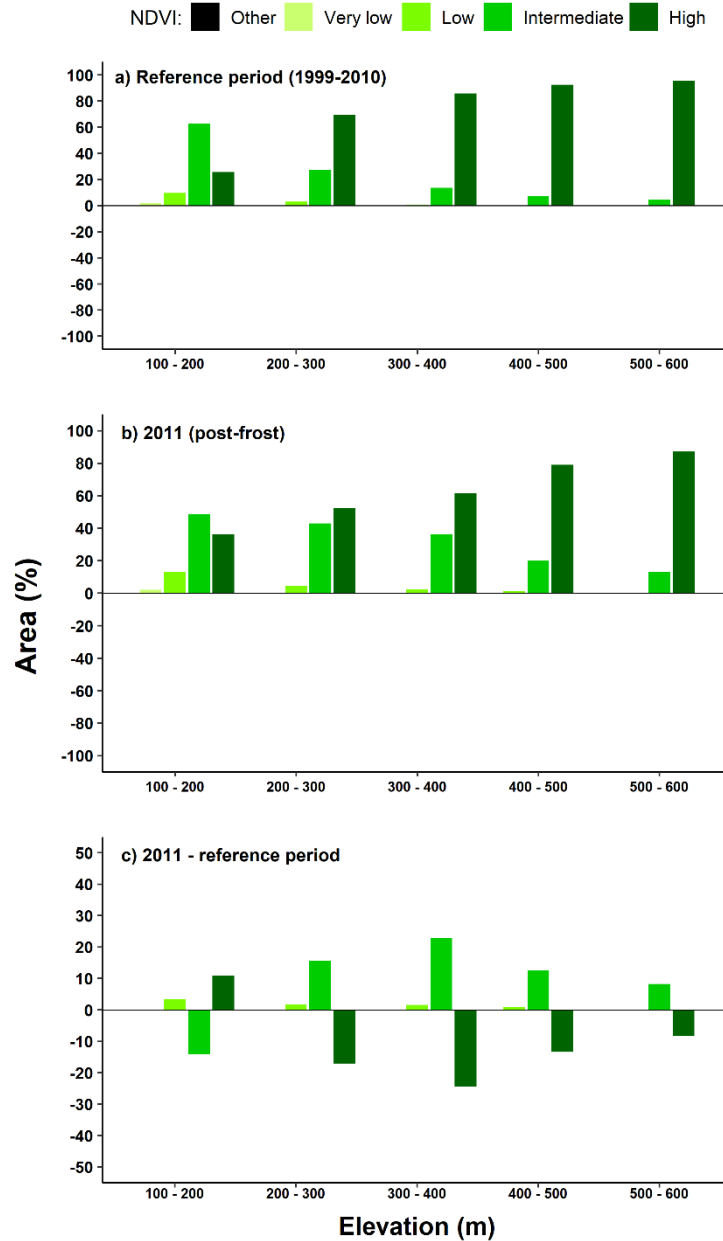


Fig. 4. Area covered by NDVI class in different elevation zones showing a) the reference period (1999-2010), b) after the 2011 frost, and c) difference between post-2011 frost and the reference period in the tropical dry forests of Alamos, Sonora, Mexico. Other NDVI class (black bars, not visible) indicates vegetation-free areas, e.g. soils, water, or rocks. Range of NDVI classes are <0 (other), 0-0.2 (very low), 0.2-0.4 (low), 0.4-0.6 (intermediate) and 0.6-0.8 (high).

4.3 NDVI anomalies vs. field metrics of vegetation damage and recovery

NDVI anomalies were related to the severity of frost on vegetation (frost-killed individuals) and the vegetation recovery recorded in the field after the frost (post-frost recruits and post-frost resprouts). We found significantly high Pearson's r negative correlations between anomalies and abundance of frost-killed trees, post-frost recruits and post-frost resprouting trees (Fig. 5a-c). These correlations separated by forest type (mature and secondary) were not significant ($p > 0.05$; data not shown).

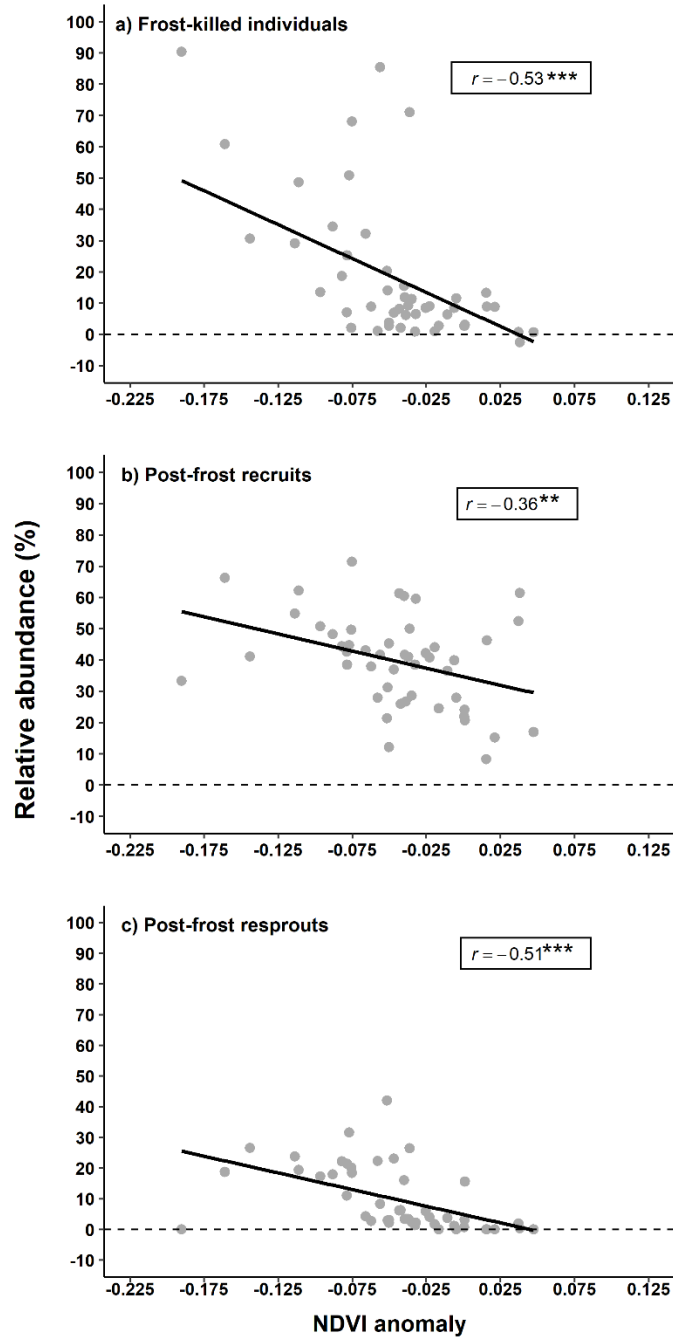


Fig. 5. Relationship between NDVI anomalies (2011 minus reference period) and frost severity measured as frost-killed individuals and vegetation recovery as new recruits and resprouting trees in 48 field study plots in the tropical dry forest of Alamos, Sonora, Mexico. Pearson's r at $p \leq 0.001^{***}$ and $\leq 0.01^{**}$.

5 Discussion and conclusion

In this study, we assess frost-induced vegetation changes in the northmost Neotropical dry forest using NDVI anomalies validated with ground-based observations. The reduction of NDVI values in 84% of our study area suggests a generalized pattern of frost damage over the lowland forest. The reliability of spectral indices for rapid assessment of climate-induced vegetation change can be confirmed with the agreement between NDVI anomalies and density of frost-killed trees, suggesting that even small deviations from long-term mean NDVI values may hint to forest disturbance. Moreover, the observed pattern of more recruitment and less tree resprouting in stands with high frost-disturbance severity further corroborate our results of frost-induced vegetation damage displayed by spectral indices. As we discuss below, the high vulnerability of tropical dry forests to extreme frost is related to topography (i.e., elevation) whereas the predominant mechanism of forest recovery (new recruitment vs. resprouting of surviving trees) is related to the severity of frost-disturbance.

Elevation played a key regional role during the 2011 frost driving cold air masses towards the lowlands. Not surprisingly, the probability of occurrence of frost-induced tree mortality predicted for the studied tropical dry forest landscape is higher at lower elevation (Bojórquez et al., 2019). However, changes in canopy greenness after the frost were highly heterogeneous across this lowland landscape. In particular, the high NDVI class likely representing well-preserved tropical dry forest (old-growth and advanced secondary vegetation) showed the largest NDVI decline, mostly occurring in the 300-400 elevation zone. This pattern could be explained by the increase in topography roughness above 300 m with landform variations (i.e. convex forms and narrow valleys) acting as physical barriers that reduce air speed and accumulate cold air during frost (Burns and Chemel, 2014;

Lindkvist et al., 2000; Tait and Zheng, 2003). Positive anomalies –gain in canopy greenness after the 2011 frost– were found in a small and open area at very low elevation (< 200 m) and further away from the main mountainous zone, where cold air may flow more freely and mix with warmer cold air masses more rapidly, preventing severe frost vegetation damage.

In other ecosystem types, such as temperate and tropical evergreen forests, an opposite post-frost NDVI pattern has been reported, i.e., a decrease in NDVI values at higher elevation (Abbas et al., 2017; Nolè et al., 2018). A longer altitudinal gradient and regional differences in latitude and distance to the sea may exacerbate the loss of forest greenness in these ecosystems through the adiabatic cooling process decreasing temperatures at higher elevations (Rolland, 2003; Tait and Zheng, 2003). The use of spectral indices in tropical dry forests can be challenging because forest phenology, particularly leaf area index, is strongly influenced by seasonal and annual rainfall (Bullock and Solis-Magallanes, 1990; Maass et al., 1995; Rojas-Robles et al., 2020), which could introduce bias in the interpretation of raw NDVI values, i.e., an image from the dry season would show lower canopy greenness compared to one from the rainy season. We minimized this seasonal effect on forest greenness by carefully selecting cloud-free images at the peak of the rainy season and by calculating NDVI anomalies using a multi-year reference period (see Meroni et al., 2019). In order to understand the influence of climatic variability on forest dynamics, future studies should use a longer temporal scale of NDVI anomalies in relation to those of temperature and precipitation.

Our study showed a marked and widespread reduction in forest cover due to the extensive tree mortality induced by the extreme 2011 frost since negative NDVI anomalies usually reflect significant changes in vegetation. In fact, the negative relationship between

anomalies and density of frost-killed trees confirms the severity and extent of frost-induced vegetation damage and the vulnerability of the studied tropical communities to extreme frost. Moreover, background tree mortality after the 2011 frost was largely surpassed in 47 out of 48 study plots (Bojórquez et al., 2019). This abundant tree mortality can be explained by the well-known low tolerance of many tropical plant species to extreme freezing temperatures (Cunningham and Read, 2006; Lambers et al., 2008ab; Larcher, 2003; Osland et al., 2021). Our analysis of forest recovery shows that recruitment of new individuals (by seeds) seems the predominant mechanism of vegetation recovery, especially in stands with higher tree mortality, whereas resprouting predominates in less damaged sites. This result confirms the post-disturbance recovery pattern hypothesized in tropical dry forests under extreme disturbance (Álvarez-Yépiz, 2020). Our combined approach using satellite images and field data seems robust enough to detect canopy changes in tropical dry forests at a large spatial scale and could be used to assess patterns of forest recovery in the long-term.

In summary, the February 2011 frost was an extreme climatic event that caused abrupt and visible extreme changes on the northmost Neotropical dry forest. This was corroborated by the magnitude and extension of negative NDVI anomalies across the studied landscape. The relationship between NDVI anomalies and density of frost-killed trees confirms the high degree of frost damage across the lowland vegetation and highlights the key role of topography and particularly elevation during advective frost. Our results demonstrate the reliability of spectral indices for rapid assessment of climate-induced vegetation change, the great vulnerability of tropical dry forests to extreme frost and the mechanisms of vegetation recovery after climate-induced disturbances. Finally, we expect our results to be useful for planning forest management on different elevation zones, including the restoration of degraded areas to increase landscape connectivity.

Acknowledgments

This work is part of the doctoral research of A. Bojórquez who acknowledges Posgrado en Ciencias Biológicas for academic support during his studies at Universidad Nacional Autónoma de México and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for a scholarship (#270082). This work was financially supported through a grant by PAPIIT-DGAPA, UNAM (#IN207315) awarded to AMY and grants by CONACYT (RETROSECE project #36971) and PROFAPI-ITSON awarded to JCAY. Enriquena Bustamante Ortega provided technical support. We thank Barbara Larraín, Ricardo Félix and Alberto Búrquez for discussion. We also thank Diego Ramos, Jenny Livier, Ana Rosita Villegas, Adriana Quintanilla, Alejandro Grajeda, Andrés Yépiz, Rafael A. Arenas-Wong and Sra. Eduwiges Yépiz for field assistance and to landowners for granting us permission to complete our fieldwork in their lands. Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui Biosphere Reserve and Nature and Culture International (NCI Mexico) staff provided facilities and logistical support. This study complies with current laws of Mexico.

References

- Abbas, S., Nichol, J.E., Fischer, G.A., 2017. Mapping and assessment of impacts of cold and frost on secondary forest in the marginally tropical landscape of Hong Kong. *Agric. For. Meteorol.* 232, 543–549. doi:10.1016/J.AGRFORMET.2016.10.008.
- Abbas, S., Nichol, J.E., Fischer, G.A., Wong, M.S., Irteza, S.M., 2020. Impact assessment of a super-typhoon on Hong Kong's secondary vegetation and recommendations for restoration of resilience in the forest succession. *Agric. For. Meteorol.* 280.

doi:10.1016/j.agrformet.2019.107784.

- Allen, C.D., Breshears, D.D., McDowell, N.G., 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6, 1–55. doi:10.1890/ES15-00203.1.
- Álvarez-Yépiz, J.C., 2020. Restoration ecology in the Anthropocene: learning from responses of tropical forests to extreme disturbance events. *Restor. Ecol.* 28, 271–276. doi:10.1111/rec.13117.
- Álvarez-Yépiz, J.C., Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Teece, M., Yépez, E.A., Dovciak, M., 2017. Resource partitioning by evergreen and deciduous species in a tropical dry forest. *Oecologia* 183, 607–618. doi:10.1007/s00442-016-3790-3.
- Álvarez-Yépiz, J.C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., Lindquist, C., 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *For. Ecol. Manage.* 256, 355–366. doi:10.1016/j.foreco.2008.04.049.
- Bascietto, M., Bajocco, S., Mazzenga, F., Matteucci, G., 2018. Assessing spring frost effects on beech forests in Central Apennines from remotely-sensed data. *Agric. For. Meteorol.* 248, 240–250. doi:10.1016/j.agrformet.2017.10.007.
- Bojórquez, A., Álvarez-Yépiz, J.C., Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., 2019. Understanding and predicting frost-induced tropical tree mortality patterns. *Glob. Chang. Biol.* 25, 3817–3828. doi:10.1111/gcb.14775.
- Bowers, J.E., 1980. Catastrophic freezes in the Sonoran Desert. *Desert plants* 2, 232–236.
- Breshears, D.D., Cobb, N.S., Rich, P.M., Price, K.P., Allen, C.D., Balice, R.G., Romme, W.H., Kastens, J.H., Floyd, M.L., Belnap, J., Anderson, J.J., Myers, O.B., Meyer, C.W., 2005. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought.

- Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 102, 15144–15148. doi:10.1073/pnas.0505734102.
- Bullock, S.H., Solis-Magallanes, J.A., 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22, 22–35. doi:DOI: 10.2307/2388716.
- Burns, P., Chemel, C., 2014. Interactions between downslope flows and a developing cold-Air pool. *Boundary-Layer Meteorol.* 154, 57–80. doi:10.1007/s10546-014-9958-7.
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., 2010. Límites geográficos entre selvas secas y matorrales espinosos y xerófilos: ¿que conservar?, in: Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, G., Bezaury C., J., Dirzo, R. (Eds.), *Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias Para La Conservación de Las Selvas Secas Del Pacífico México*. Ciudad de México, pp. 53–63.
- Chavez Jr, P.S., 1996. Image-based atmospheric corrections-revisited and improved. *Photogramm. Eng. Remote Sensing* 62, 1025–1036.
- Coder, K.D., 2011. Trees & cold temperatures. *Warn. Sch. For. Nat. Resour.* 10.
- Cunningham, S.C., Read, J., 2006. Foliar temperature tolerance of temperate and tropical evergreen rain forest trees of Australia. *Tree Physiol.* 26, 1435–1443. doi:10.1093/treephys/26.11.1435.
- Felger, R.S., Johnson, M.B., Wilson, M.F., 2001. Physical and biological setting, in: Felger, R., Johnson, Matthew B, Wilson F., M. (Eds.), *The Trees of Sonora, Mexico*. Oxford University Press, USA, United States of America, pp. 3–28.
- Fichera, C.R., Modica, G., Pollino, M., 2012. Land cover classification and change-detection analysis using multi-temporal remote sensed imagery and landscape metrics. *Eur. J. Remote Sens.* 45, 1–18. doi:10.5721/EuJRS20124501.
- Frank, D., Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, D., Mahecha, M.D., Smith, P., Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J.G., Ciais, P.,

- Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., Seneviratne, S.I., Walz, A., Wattenbach, M., Zavala, M.A., Zscheischler, J., 2015. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Glob. Chang. Biol.* 21, 2861–2880. doi:10.1111/gcb.12916.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Goulden, M.L., Griffin, K.L., Hartley, A.E., Joel, G., Penuelas, J., Valentini, R., 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecol. Appl.* 5, 28–41. doi:10.2307/1942049.
- García, E., 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, Quinta. ed. Comisión Nacional para el Estudio de la Biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México.
- Glenn, E.P., Huete, A.R., Nagler, P.L., Nelson, S.G., 2008. Relationship between remotely-sensed vegetation indices, canopy attributes and plant physiological processes: What vegetation indices can and cannot tell us about the landscape. *Sensors*. doi:10.3390/s8042136.
- Gu, L., Hanson, P.J., Post, W. Mac, Kaiser, D.P., Yang, B., Nemani, R., Pallardy, S.G., Meyers, T., 2008. The 2007 eastern US spring freeze: increased cold damage in a warming world? *Bioscience* 58, 253–262. doi:10.1641/b580311.
- Hansen, M.C., Loveland, T.R., 2012. A review of large area monitoring of land cover change using Landsat data. *Remote Sens. Environ.* doi:10.1016/j.rse.2011.08.024
- Hardiman, M., 2011. Intense cold wave of february 2011. El paso, Texas/Santa Teresa, New Mexico.
- Hawthorne, S., Miniati, C.F., 2016. Topography may mitigate drought effects on vegetation along a hillslope gradient. *Ecohydrology* 11, e1825. doi:10.1002/eco.1825.

- He, Z., Du, J., Chen, L., Zhu, X., Lin, P., Zhao, M., Fang, S., 2018. Impacts of recent climate extremes on spring phenology in arid-mountain ecosystems in China. *Agric. For. Meteorol.* 260–261, 31–40. doi:10.1016/J.AGRFORMET.2018.05.022.
- INEGI, 2003. Conjunto de datos geológicos vectoriales G1206. Escala 1:250 000. Serie I [WWW Document]. Inst. Nac. Estadística y Geogr. URL www.beta.inegi.org.mx/temas/mapas/geologia/#archDescargaTitulo (accessed 6.19.18).
- INEGI, 2013. Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (CEM 3.0) [WWW Document]. Inst. Nac. Estadística y Geogr. URL <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/datosrelieve/continuoelevaciones.aspx> (accessed 5.21.16).
- Kalma, J.D., Laughlin, G.P., Caprio, J.M., Hamer, P.J.C., 1992. The occurrence of frost: types, distribution and prediction, in: Bet Dagan, G.S., Nebraska, G.L. (Eds.), *Advances in Bioclimatology 2: The Bioclimatology of Frost, Its Occurrence, Impact and Protection*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, p. 158.
- Lambers, H., Chapin, F.S., Pons, T.L., 2008a. Effects of radiation and temperature, in: *Plant Physiological Ecology*. Springer New York, New York, NY, pp. 237–246. doi:10.1007/978-0-387-78341-3_7.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L., 2008b. Growth as affected by temperature, in: Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L. (Eds.), *Plant Physiological Ecology*. Springer Science+Business Media, LLC, New York, NY, pp. 346–347. doi:10.1007/978-0-387-78341-3.
- Larcher, W., 2003. Injury patterns in chilling-sensitive plants, in: Larcher, W. (Ed.), *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional*

- Groups. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 381–382.
- Lindkvist, L., Gustavsson, T., Bogren, J., 2000. A frost assessment method for mountainous areas. *Agric. For. Meteorol.* 102, 51–67. doi:10.1016/S0168-1923(99)00087-8.
- Maass, J., Vose, J. M., Swank, W. T., & Martínez-Yrizar, A., 1995. Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *For. Ecol. Manage.* 74, 171–180. doi.org/10.1016/0378-1127(94)03485-F.
- Mei, A., Manzo, C., Fontinovo, G., Bassani, C., Allegrini, A., Petracchini, F., 2016. Assessment of land cover changes in Lampedusa Island (Italy) using Landsat TM and OLI data. *J. African Earth Sci.* 122, 15–24. doi:10.1016/j.jafrearsci.2015.05.014.
- Meroni, M., Fasbender, D., Rembold, F., Atzberger, C., Klisch, A., 2019. Near real-time vegetation anomaly detection with MODIS NDVI: Timeliness vs. accuracy and effect of anomaly computation options. *Remote Sens. Environ.* 221, 508–521. doi:10.1016/j.rse.2018.11.041.
- NOAA, 2011a. A retrospective view of the 2011 blizzard [WWW Document]. URL <https://www.weather.gov/lot/2011blizzard> (accessed 3.16.19).
- NOAA, 2011b. State of Climate: National Climate Report for February 2011, Published online March 2011, retrieved on April 2, 2018 from <https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/national/201102>. National Oceanic and Atmospheric [WWW Document]. URL <https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/national/201102> (accessed 4.2.18).
- Nolè, A., Rita, A., Ferrara, A.M.S., Borghetti, M., 2018. Effects of a large-scale late spring frost on a beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated Mediterranean mountain forest derived from the spatio-temporal variations of NDVI. *Ann. For. Sci.* 75, 1–11. doi:10.1007/s13595-018-0763-1.

- Osland, M.J., Stevens, P.W., Lamont, M.M., Brusca, R.C., Hart, K.M., Waddle, J.H., Langtimm, C.A., Williams, C.M., Keim, B.D., Terando, A.J., Reyier, E.A., Marshall, K.E., Loik, M.E., Boucek, R.E., Lewis, A.B. and Seminoff, J.A., 2021. Tropicalization of temperate ecosystems in North America: The northward range expansion of tropical organisms in response to warming winter temperatures. *Glob. Chang. Biol.* Accepted Author Manuscript. <https://doi.org/10.1111/gcb.15563>.
- Parker, G., Martínez-Yrizar, A., Álvarez-Yépiz, J.C., Maass, M., Araiza, S., 2018. Effects of hurricane disturbance on a tropical dry forest canopy in western Mexico. *For. Ecol. Manage.* 426, 39–52. doi:10.1016/j.foreco.2017.11.037.
- Pearce, S.R., 2001. Plant freezing and damage. *Ann. Bot.* 87, 417–424. doi:10.1006/anbo.2000.1352.
- QGIS, 2019. Quantum Geographic Information System.
- R Core Team, 2018. R: a language and environment for statistical computing.
- Reichstein, M., Bahn, M., Ciais, P., Frank, D., Mahecha, M.D., Seneviratne, S.I., Zscheischler, J., Beer, C., Buchmann, N., Frank, D.C., Papale, D., Rammig, A., Smith, P., Thonicke, K., van der Velde, M., Vicca, S., Walz, A., Wattenbach, M., 2013. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature* 500, 287–95. doi:10.1038/nature12350.
- Rojas-Robles, N.E., Garatuza-Payán, J., Álvarez-Yépiz, J.C., Sánchez-Mejía, Z.M., Vargas, R. and Yépez, E.A., 2020. Environmental Controls on Carbon and Water Fluxes in an Old-Growth Tropical Dry Forest. *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, 125, p.e2020JG005666. doi.org/10.1029/2020JG005666.
- Rolland, C., 2003. Spatial and seasonal variations of air temperature lapse rates in alpine regions. *J. Clim.* 16, 1032–1046. doi:10.1175/1520-

0442(2003)016<1032:SASVOA>2.0.CO;2.

- Rubio-Cuadrado, Á., Gómez, C., Rodríguez-Calcerrada, J., Perea, R., Gordaliza, G. G., Camarero, J. J., Montes, F., Gil, L., 2021. Differential response of oak and beech to late frost damage: an integrated analysis from organ to forest. *Agric. For. Meteorol.* 297, 108243. doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108243
- Secretaría de Gobernación, 2011. Declaratoria de emergencia federal por la ocurrencia de la helada severa del 1 al 3 de febrero de 2011, *Diario Oficial de la Federación*, 15 de febrero de 2011. México, DF.
- Shreve, F., 1911. The influence of low temperatures on the distribution of the giant cactus. *The Plant World* 14, 136–146.
- Shreve, F., 1914. The role of winter temperatures in determining the distribution of Plants. *Am. J. Bot.* 1, 194. doi:10.2307/2435267.
- Smith, M.D., 2011. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *J. Ecol.* 99, 656–663. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01798.x.
- Snyder, R.L., de Melo-Abreu, J.P., 2005. *Frost protection: fundamentals, practice, and economics*. Rome, Italy.
- Tait, A., Zheng, X., 2003. Mapping frost occurrence using satellite data. *J. Appl. Meteorol.* 42, 193–203. doi:10.1175/1520-0450(2003)042<0193:MFOUSD>2.0.CO;2
- Turnage, W. V., Hinckley, A.L., 1938. Freezing weather in relation to plant distribution in the Sonoran Desert. *Ecol. Monogr.* 8, 529–550.
- Turner, R.M., Bowers, J.E., Burgess, T.L., 2005. *Sonoran desert plants: An ecological atlas*, First. Ed. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Ummenhofer, C.C., Meehl, G.A., 2017. Extreme weather and climate events with

ecological relevance: a review. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 372.

doi:10.1098/rstb.2016.0135.

USGS, 2019. USGS [WWW Document]. URL <https://earthexplorer.usgs.gov/> (accessed 10.23.19).

Val Noris, A., 2013. Cuantificación de las superficies afectadas por heladas ocurridas en el mes de febrero de 2011, en el distrito de riego 041, Río Yaqui, utilizando imágenes de satélite y sistemas de información geográfica. Colegio de Posgraduados. Montecillo, Estado de México.

Weiss, J.L., Overpeck, J.T., 2005. Is the Sonoran Desert losing its cool? *Glob. Chang. Biol.* 11, 2065–2077. doi:10.1111/j.1365-2486.2005.01020.x.

Capítulo IV

Discusión y conclusiones generales



Imágenes de paisajes del bosque tropical caducifolio de Álamos, Sonora, México. Izquierda, marzo 2015; derecha, octubre 2015. En el extremo inferior derecho de la imagen de la izquierda se puede apreciar el efecto de la helada del 2011, aún visible por la coloración café pálido del bosque.

En este proyecto de investigación se evaluó el impacto de una helada extrema de tipo advectiva en el extremo norte de distribución del bosque tropical caducifolio (BTC) en América. La selección del área de estudio surgió porque a pocos meses después de la helada extrema (HE) ocurrida del 1 al 7 de febrero de 2011, se observó mortandad extensiva de árboles en las comunidades vegetales en esta región del país (Álvarez-Yépez y Martínez-Yrizar, 2015). La variación espacial de la mortandad de árboles que se observó en la zona de estudio a lo largo del gradiente de elevación, llevó a plantear la hipótesis de que la topografía podría estar influenciando dicho patrón de daño, ya que se ha documentado que durante la ocurrencia de heladas advectivas, las diferentes variantes en la topografía (elevación, orientación e inclinación de las pendientes) ejercen un papel modulador muy importante en el movimiento de las masas de aire frío (Kalma et al., 1992b; Snyder et al., 2005). Además, la evidencia indica que los eventos climáticos extremos inducen cambios drásticos en los ecosistemas (Frank et al., 2015; Smith, 2011), por lo que se planteó evaluar la dimensión del efecto de la HE en la cobertura del bosque.

La disminución inmediata del verdor del bosque y extensión en el paisaje (Figura 2, Capítulo III) refleja el impacto de las condiciones ambientales que prevalecieron durante la ocurrencia de la helada de febrero de 2011, que según datos climáticos históricos, fueron extremas, sólo comparables con la helada que se presentó en febrero de 1949, un evento que duró nueve días con temperaturas promedio de $-2.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ y una mínima de $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Estación meteorológica San Bernardo, Álamos, Sonora, 215 msnm). Aunque la helada de 2011 fue de menor duración (siete días), la intensidad fue mayor, alcanzándose temperaturas promedio de $-2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ y una mínima de $-6.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Capítulo III sección 3.1). Se ha señalado que durante la ocurrencia de ECEs, el impacto en los ecosistemas puede ser exacerbado por la ocurrencia o combinación de factores externos que pueden ser climáticos o no climáticos (Frank et al., 2015). En particular, se ha reportado que la disponibilidad de agua en el suelo es determinante en la capacidad de respuesta fisiológica de las plantas, principalmente durante el proceso de descongelamiento, para evitar deshidratación y daño, o muerte por embolismos (Pearce, 2001; Räisänen et al., 2006). En los bosques tropicales caducifolios, la principal fuente de agua es la precipitación que se presenta durante el verano (Rzedowski, 2006; Trejo Vázquez, 1999), pero en latitudes subtropicales, se pueden

presentar eventos de lluvia durante la temporada invernal (Figura 6, Capítulo I). En el caso de la helada analizada en el presente estudio, la precipitación un mes antes de dicho evento (enero de 2011) fue de apenas 0.5 mm, muy por debajo de la precipitación histórica reportada para ese mes (34.7 mm, estación climatológica San Bernardo). Esto probablemente indujo escasez de agua en el suelo y estrés fisiológico en las plantas, exacerbando el daño y causando mortandad de árboles en grandes extensiones del bosque. Falta aún por investigar el estrés que inducen las HE en las plantas del BTC, y el estrés fisiológico acentuado por la escasez de humedad en el suelo como consecuencia de la baja precipitación durante la temporada invernal. Esto es sumamente importante ya que los modelos de cambio climático predicen una mayor frecuencia en la ocurrencia de ECEs como HE, y una disminución en la precipitación en estas latitudes subtropicales (IPCC 2014), lo que podría incrementar la vulnerabilidad de estos bosques en las próximas décadas y su persistencia en el largo plazo.

La heterogeneidad en el daño del BTC después de la helada fue evidente, por lo que en este estudio se evaluó a escala de paisaje el papel de la topografía (elevación, inclinación y orientación de las pendientes) y el tipo de bosque (maduro y secundario) sobre el patrón de probabilidades de presencia/ausencia de daño (individuos muertos, individuos con tallos muertos, individuos con copas dañadas) inducida por la helada (Capítulo II). En congruencia con otros estudios (Muller et al., 2016; Whitecross et al., 2012), se encontró que la elevación fue el factor principal que controló el efecto de la helada, lo que permitió modelar las áreas del paisaje con mayor vulnerabilidad al impacto de este tipo de eventos, mostrando que las mayores probabilidades de ocurrencia de daño en el BTC fueron proyectadas en las zonas de menor elevación en el paisaje. Este patrón espacial se explica por la fuerte influencia de la elevación sobre la distribución de las temperaturas (Laughlin y Kalma, 1990; Prabha y Hoogenboom, 2008), tanto a escala regional como de paisaje (Florinsky et al., 1994; Hummer-Miller, 1981; Matusick et al., 2014), ya que durante heladas advectivas, grandes masas de aire frío drenan hacia las áreas de menor elevación (Kalma et al., 1992b; Snyder et al., 2005) induciendo daño a la vegetación en estas áreas del paisaje. Los resultados de este estudio son similares a lo reportado para las sabanas sudafricanas (Muller et al., 2016; Whitecross et al., 2012), en las que se encontró que la

probabilidad de daño en la vegetación está controlada por la elevación, con porcentajes de daño en los árboles > 60% en áreas de baja elevación.

Asimismo, en el presente estudio se encontró que además de la elevación y aunque con un menor efecto, las pendientes orientadas al oeste contribuyeron a incrementar la vulnerabilidad de las comunidades vegetales a la HE. Este patrón puede ser explicado considerando que, durante la ocurrencia de la helada, la masa de aire frío se desplazó desde la Sierra Madre Occidental en dirección noreste-suroeste, causando un mayor impacto en el bosque que se distribuye en las pendientes con exposición oeste. La baja humedad del suelo que generalmente presentan estas zonas en el hemisferio norte (Gilliam et al., 2014; Warren, 2008), pudo haber incrementado el estrés fisiológico de las plantas durante la ocurrencia de la helada, ya que durante el proceso de descongelamiento, requieren transportar gran cantidad de agua desde el suelo a través de sus tejidos para evitar la deshidratación y daño por embolismos (Pearce, 2001; Räisänen et al., 2006).

Es importante resaltar que el tipo de bosque contribuyó a explicar el patrón de distribución de ocurrencia de las zonas más vulnerables a la helada en el BTC a nivel de paisaje (Capítulo II). De acuerdo a los modelos, y en particular, manteniendo la elevación constante, el mayor efecto sobre las probabilidades de daño lo presentó el bosque maduro, indicando que en zonas de menor elevación la probabilidad de presencia daño por la helada es mayor en las comunidades de bosque maduro que las de bosque secundario. En términos de probabilidad de presencia daño, dicho efecto podría ser en parte explicado por las diferencias de diversidad entre los dos tipos de bosque, siendo en general más alta en los bosques maduros (Álvarez-Yépez et al., 2008). Este atributo pudo haber inducido un “efecto de muestreo” (Loreau, 1998), es decir, un incremento en la probabilidad de encontrar un mayor número de especies afectadas por la helada, simplemente como consecuencia de su mayor diversidad. Este resultado es consistente con lo encontrado por Arenas (2021) en esta misma región, donde los sitios de bosques maduros presentaron un mayor número de especies con daño por la helada (individuos muertos), que en los bosques secundarios.

Por otra parte, aunque los modelos generados en el presente estudio predicen con precisión el patrón de ocurrencia de mortandad de árboles en el BTC a nivel de paisaje, es importante destacar que dichos modelos no necesariamente predicen mayor severidad

(porcentaje de individuos muertos) del disturbio por la helada (Figura 7, Capítulo II). Esto se debe a que los valores de probabilidad predichos por los modelos y la severidad miden distintos aspectos de la mortandad de árboles, esto es, los modelos se basan en la presencia/ausencia de árboles muertos mientras que la severidad expresa el porcentaje de árboles muertos. Además, es probable que otros factores biofísicos no considerados a escala de paisaje en este análisis, pudieron haber mediado el impacto de la helada. Por ejemplo, en dos sub-áreas ubicadas en elevaciones altas (El Sabinito y Guirocoba), para las cuales se encontró una relación positiva entre la probabilidad de ocurrencia de daño y la severidad, la forma del terreno es cóncava, donde el aire frío queda atrapado temporalmente incrementando la severidad del disturbio (Lindkvist y Chen, 1999). Otra característica del terreno fue que por arriba de los 300 m de elevación, la rugosidad o formas del terreno se vuelven más pronunciadas (la convexidad de los valles, inclinación de las pendientes) convirtiéndose en barreras físicas que reducen el movimiento del aire advectivo durante las heladas, y con ello un impacto diferencial a través del paisaje (Lindkvist y Chen, 1999). Es notable que la relación positiva entre las probabilidades de ocurrencia de daño y la severidad no se mantuvo en áreas que se ubican en zonas de baja elevación (≤ 300 m), como se observó en las subáreas La Isleta y el Colorado (Figura 7, Capítulo II). En estas dos subáreas, el daño fue en general menos severo y más homogéneo que en las áreas a mayor elevación (subáreas El Sabinito y Guirocoba), donde el terreno es más abierto, lo que probablemente permitió que durante la helada de 2011, el aire frío fluyera hacia el suroeste mezclándose con aire de mayor temperatura, evitando un mayor daño en las comunidades del BTC. Los resultados del presente estudio sugieren que la topografía, además de controlar múltiples patrones ecológicos en el BTC, como por ejemplo la estructura y composición del bosque (Balvanera et al., 2002), la diversidad florística y la fertilidad del suelo (Carpenter, 2005; Gallardo-Cruz et al., 2009; Jucker et al., 2018; Sinha et al., 2018), también ejerce un papel muy importante como controlador de los efectos de las heladas advectivas en las comunidades del BTC en estas latitudes subtropicales. Aunado a esto, el tipo de suelo pudo haber contribuido a incrementar la severidad de daño, ya que se ha documentado que suelos con alto contenido de arena se enfrían más rápido que aquellos suelos con alto contenido de arcilla (Prabha y Hoogenboom, 2008). En el área del presente estudio predominan los suelos arenosos (Regosoles y Cambisoles), cubriendo

aproximadamente el 38% del área (INEGI 2003), y se distribuyen en planicies y lomeríos principalmente dentro de la cota elevacional 300-400 m.

En el siguiente nivel de análisis basado sensoría remota mostró que en las tierras bajas (<600 m de elevación), que representan el 90% del área de estudio (Capítulo II), el 84% del bosque presentó pérdida del verdor después de la helada, hecho que puede confirmarse por la fuerte relación entre las anomalías del NDVI y la severidad del daño (Figura 5a, Capítulo III), siendo mayor la afectación en las comunidades vegetales distribuidas entre los 300 y 400 m de elevación (Figura 3c, Capítulo III). Este resultado es consistente con los hallazgos del Capítulo II, porque coincide con el patrón de distribución de altas probabilidades de presencia de daño (>50%) predichas por los modelos en estas zonas del paisaje.

El análisis de las anomalías del NDVI también mostró, que el bosque presentó ganancia o incremento en el verdor del dosel (anomalías positivas) en las partes más bajas del paisaje en la siguiente estación de crecimiento después de la helada (Figura 4c, Capítulo III). Este resultado es relevante porque explica la baja correlación entre las probabilidades de daño predichas por los modelos y la menor severidad en áreas como La Isleta y El Colorado (Figura 7, Capítulo II). Es importante señalar que en estas áreas del paisaje es común encontrar grandes extensiones de bosques secundarios (Álvarez-Yépiz et al., 2008), que al presentar menor daño, no se interrumpe el proceso sucesional, representado el crecimiento por una ganancia en el verdor en la siguiente temporada de lluvias (Figura 2-3, Capítulo III).

En cuanto a la recuperación del bosque después de la helada (Figura 5, Capítulo III), los resultados de este estudio sugieren que el principal mecanismo de recuperación que presentó la vegetación fue a través del reclutamiento de nuevos individuos, particularmente en aquellos sitios donde se presentaron anomalías más negativas y un alto porcentaje de árboles muertos (Figura 5b, Capítulo III), mientras que en sitios con anomalías menos negativas o cercanas a 0 y de menor mortandad de árboles, predominó la recuperación por el mecanismo del rebrote (Figura 5c, Capítulo III). Estos resultados confirman la hipótesis propuesta por Álvarez-Yépiz (2020), sobre la recuperación de los bosques tropicales caducifolios después de la ocurrencia de un disturbio extremo, donde menciona que dependiendo del tipo y grado de severidad del disturbio, será el mecanismo de recuperación

que desarrollen las comunidades del BTC. Un análisis de NDVI a largo plazo en conjunto con estudios de campo sobre la recuperación de la vegetación, podría darnos una mejor comprensión sobre la recuperación de este ecosistema a la perturbación extrema por heladas.

El estudio confirmó que en estas latitudes subtropicales las heladas pueden tener un papel muy importante en la distribución del BTC, situación que sólo había sido reportada para algunas de las especies en su distribución extrema altitudinal y latitudinal (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2010; Felger et al., 2001). La helada de febrero de 2011 afectó las comunidades vegetales del BTC que se distribuyen en tierras bajas, por lo que un análisis a nivel de comunidades y de especies en estas áreas, ayudará a entender el impacto y respuesta que las heladas extremas inducen en las comunidades vegetales del BTC, ya que se ha documentado que la severidad de una helada depende también del tamaño de las plantas y de la identidad de las especies que componen dicha comunidad (Muller et al., 2016). Sin embargo, es importante resaltar que la sensibilidad de este tipo de vegetación a las bajas temperaturas se explica por la fuerte relación filogenética que presentan la mayoría de las especies de plantas del BTC con el Neotrópico (Pennington et al., 2000), sugiriendo que aunque este tipo de bosque alcance amplias áreas de distribución (p.ej., hasta el noroeste de México) y que algunos de sus componentes vegetales son capaces de tolerar la incidencia repetitiva de heladas (Trejo, 1998; Trejo Vázquez, 1999) en sus márgenes de distribución (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2010; Felger et al., 2001), apoya el hecho de que una mayor frecuencia de heladas extremas, como la ocurrida en febrero de 2011 o de mayor intensidad, podrían tener fuertes modificaciones en la distribución neotropical del BTC.

En conclusión, además de ser el BTC históricamente uno de los tipos de bosques tropicales más amenazados por actividades antrópicas (Janzen, 1988; Miles et al., 2006), los resultados de esta investigación indican que las heladas extremas incrementan la vulnerabilidad del BTC al efecto combinado con el cambio de uso de suelo (Álvarez-Yépiz, 2020; Bojórquez et al., 2019; Gavito et al., 2018; Martínez-Ramos et al., 2018). La ocurrencia de ECEs como consecuencia del CCG, implicarán nuevos y mayores retos para la persistencia de los ecosistemas en el planeta, ya que un incremento de estos eventos podrían inducir impactos ecológicos severos, como pérdida de especies, cambio en la

estructura y composición de los bosques, y en última instancia un cambio en la distribución geográfica de los ecosistemas, sobre todo aquellos que no presentan o muestran muy baja resistencia a impactos de ECEs de mayor intensidad y duración (Frank et al., 2015). Así, documentar el impacto de estos eventos (olas de calor, sequías, huracanes, lluvias intensas y heladas) y la respuesta de los ecosistemas a corto, mediano y largo plazo es de vital importancia para desarrollar mejores planes de manejo y de conservación ante futuros escenarios de cambio climático.

Literatura citada

- Abbas, S., Nichol, J.E., Fischer, G.A., Wong, M.S., Irteza, S.M., 2020. Impact assessment of a super-typhoon on Hong Kong's secondary vegetation and recommendations for restoration of resilience in the forest succession. *Agric. For. Meteorol.* 280. doi:10.1016/j.agrformet.2019.107784.
- Allen, C.D., Breshears, D.D., McDowell, N.G., 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6, 1–55. doi:10.1890/ES15-00203.1.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001.
- Álvarez-Yépez, J.C., Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Teece, M., Yépez, E.A., Dovciak, M., 2017. Resource partitioning by evergreen and deciduous species in a tropical dry forest. *Oecologia* 183, 607–618. doi:10.1007/s00442-016-3790-3.
- Álvarez-Yépez, J.C., Dovciak, M., 2015. Enhancing ecosystem function through conservation: threatened plants increase local carbon storage in tropical dry forests. *Trop. Conserv. Sci.* 8, 999–1008. doi:10.1177/194008291500800410.
- Álvarez-Yépez, J.C., Martínez-Yrizar, A., 2015. Eventos climáticos extremos y sus impactos en los socio-ecosistemas de México. *Oikos* 7.
- Álvarez-Yépez, J.C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., Lindquist, C., 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *For. Ecol. Manage.* 256, 355–366. doi:10.1016/j.foreco.2008.04.049.
- Álvarez-Yépez, J.C., 2020. Restoration ecology in the Anthropocene: learning from responses of tropical forests to extreme disturbance events. *Restor. Ecol.* 28, 271–276. doi:10.1111/rec.13117.
- Arasa-Gisbert, R., Vayreda, J., Román-Cuesta, R.M., Villela, S.A., Mayorga, R., Retana, J., 2018. Forest diversity plays a key role in determining the stand carbon stocks of Mexican forests. *For. Ecol. Manage.* 415–416, 160–171. doi:10.1016/j.foreco.2018.02.023.
- Arenas Wong, R.A., 2021. Linking traditional and formal knowledge to uncover the socioecological effects of an extreme event. Tesis de maestría. Departamento de Ciencias del Agua y Medio Ambiente. Instituto Tecnológico de Sonora.
- Augspurger, C.K., 2009. Spring 2007 warmth and frost: phenology, damage and refoliation in a temperate deciduous forest. *Funct. Ecol.* 23, 1031–1039. doi:10.1111/j.1365-2435.2009.01587.x.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C., Islas, A., 2002. Patterns of β -diversity in a

- Mexican tropical dry forest. *J. Veg. Sci.* 13, 145–158.
- Bascietto, M., Bajocco, S., Mazzenga, F., Matteucci, G., 2018. Assessing spring frost effects on beech forests in Central Apennines from remotely-sensed data. *Agric. For. Meteorol.* 248, 240–250. doi:10.1016/j.agrformet.2017.10.007.
- Becerra, J.X., 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102, 10919–23. doi:10.1073/pnas.0409127102.
- Bezaury, J., 2010. Las selvas secas del Pacífico mexicano en el contexto mundial, en: Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury C., J., Dirzo, R. (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico Mexicano*. Comisión Nacional para el Estudio de la Biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México, pp. 21–41.
- Blennow, K., Lindkvist, L., 2000. Models of low temperature and high irradiance and their application to explaining the risk of seedling mortality. *For. Ecol. Manage.* 135, 289–301. doi:10.1016/S0378-1127(00)00287-5.
- Bojórquez, A., Álvarez-Yépiz, J.C., Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., 2019. Understanding and predicting frost-induced tropical tree mortality patterns. *Glob. Chang. Biol.* 25, 3817–3828. doi:10.1111/gcb.14775.
- Bowers, J.E., 1980. Catastrophic freezes in the Sonoran Desert. *Desert plants* 2, 232–236.
- Brodribb, T.J., Powers, J., Cochard, H., Choat, B., 2020. Hanging by a thread? Forests and drought. *Science* (80-). 368, 261–266. doi:10.1126/science.aat7631
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., 2010. Límites geográficos entre selvas secas y matorrales espinosos y xerófilos: ¿que conservar?, en: Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, G., Bezaury C., J., Dirzo, R. (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico México*. Ciudad de México, pp. 53–63.
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Felger, R.S., Yetman, D., 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert, en: *Ecology of Sonoran Desert plants communities*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, pp. 36–67.
- Carpenter, C., 2005. The environmental control of plant species density on a Himalayan elevation gradient. *J. Biogeogr.* 32, 999–1018. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01249.x.
- Chapin III, S.F., Matson, P.A., Vitousek, P.M., 2002. Relationship of climate to ecosystem distribution and structure, en: Chapin III, S.F., Matson, P.A., Vitousek, P.M. (Eds.), *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer New York, New York, NY, pp. 50–61.
- Coder, K.D., 2011. Trees & cold temperatures. *Warn. Sch. For. Nat. Resour.* 10.
- CONABIO, 2017. Ecosistemas | Biodiversidad Mexicana [WWW Document]. URL <http://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/mapas/mapa.html> (consultado 5.23.17).
- Crawford, R.M.M., 2008. The nature of marginal areas , en: *Plants at the Margin: ecological limits and climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, New

- York, pp. 1–59.
- Cunningham, S.C., Read, J., 2006. Foliar temperature tolerance of temperate and tropical evergreen rain forest trees of Australia. *Tree Physiol.* 26, 1435–1443.
doi:10.1093/treephys/26.11.1435
- Dirzo, R., Ceballos, G., 2010. Las selvas secas de México: un reservorio de la biodiversidad y laboratorio viviente, en: Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Cree-Bezaury, J., Dirzo, R. (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Comisión Nacional para el Estudio de la Biodiversidad (CONABIO), México, DF, pp. 9–11.
- Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G., 2011. *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, 2d ed. Island Press, Washington, DC.
- Felger, R.S., Johnson, Matthew Brian, Wilson, M.F., 2001. Physical and biological setting, en: Felger, R., Johnson, Matthew B, Wilson F., M. (Eds.), *The trees of Sonora, Mexico*. Oxford University Press, USA, United States of America, pp. 3–28.
- Felton, A.J., Smith, M.D., 2017. Integrating plant ecological responses to climate extremes from individual to ecosystem levels. *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.* 372.
- Flores-Casas, R., Ortega-Huerta, M.A., 2019. Modelling land cover changes in the tropical dry forest surrounding the Chamela-Cuixmala biosphere reserve, Mexico. *Int. J. Remote Sens.* 40, 6948–6974. doi:10.1080/01431161.2019.1597305.
- Florinsky, I. V., Kulagina, T.B., Meshalkina, J.L., 1994. Influence of topography on landscape radiation temperature distribution. *Int. J. Remote Sens.* 15, 3147–3153.
doi:10.1080/01431169408954317.
- Frank, D., Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, David, Mahecha, M.D., Smith, P., Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J.G., Ciais, P., Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., Seneviratne, S.I., Walz, A., Wattenbach, M., Zavala, M.A., Zscheischler, J., 2015. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Glob. Chang. Biol.* 21, 2861–2880. doi:10.1111/gcb.12916.
- Gallardo-Cruz, A., Pérez-García, E., Meave, J., 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landsc. Ecol.* 24, 473–482.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Goulden, M.L., Griffin, K.L., Hartley, A.E., Joel, G., Penuelas, J., Valentini, R., 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecol. Appl.* 5, 28–41.
doi:10.2307/1942049.
- Gavito, M.E., Sandoval-Pérez, A.L., del Castillo, K., Cohen-Salgado, D., Colarte-Avilés, M.E., Mora, F., Santibáñez-Rentería, A., Siddique, I., Urquijo-Ramos, C., 2018. Resilience of soil nutrient availability and organic matter decomposition to hurricane impact in a tropical dry forest ecosystem. *For. Ecol. Manage.* 426, 81–90.
doi:10.1016/J.FORECO.2017.08.041.

- Giardina, J.A., Dignonzelli, P.A., Romero, E., Duarte, D., 2013. Frost severity effect on sprouting and seedling emergence of high quality seed cane in Tucuman, Argentina. *Proc. Int. Soc. Sugar Cane Technol.* Vol. 28, 2013 28, 1–11.
- Giardina, J.A., Dignonzelli, P.A., Romero, E.R., Alabarce, F.P., Duarte, D., Medina, M., 2019. Efecto de la severidad de las heladas en la capacidad potencial de brotación y en la emergencia a campo de tres variedades de caña de azúcar (*Saccharum* spp.) Tucumán, R. Argentina. *Rev. Ind. y Agríc. Tucumán* Tomo 96, 23–29.
- Gilliam, F.S., Hédli, R., Chudomelová, M., McCulley, R.L., Nelson, J.A., 2014. Variation in vegetation and microbial linkages with slope aspect in a montane temperate hardwood forest. *Ecosphere* 5, art66–art66. doi:10.1890/ES13-00379.1.
- Hardiman, M., 2011. Intense cold wave of february 2011. El paso, Texas/Santa Teresa, New Mexico.
- Hoffmann, W.A., Flake, S.W., Abreu, R.C.R., Pilon, N.A.L., Rossatto, D.R., Durigan, G., 2019. Rare frost events reinforce tropical savanna–forest boundaries. *J. Ecol.* 107, 468–477. doi:10.1111/1365-2745.13047.
- Holdridge, L.R., 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* (80-.). 105, 367–368. doi:10.1126/science.105.2727.367.
- Hoover, D.L., Knapp, A.K., Smith, M.D., 2014. Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extremes. *Ecology* 95, 2646–2656. doi:10.1890/13-2186.1.
- Hufkens, K., Friedl, M.A., Keenan, T.F., Sonnentag, O., Bailey, A., O’Keefe, J., Richardson, A.D., 2012. Ecological impacts of a widespread frost event following early spring leaf-out. *Glob. Chang. Biol.* 18, 2365–2377. doi:10.1111/j.1365-2486.2012.02712.x.
- Hummer-Miller, S., 1981. Estimation of surface temperature variations due to changes in sky and solar flux with elevation. *Geophys. Res. Lett.* 8, 595–598. doi:10.1029/GL008i006p00595.
- INAFED, 2016. H. Ayuntamiento de Álamos [WWW Document]. URL <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM26sonora/municipios/26003a.html> (consultado 10.21.16).
- IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*[Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. doi:10.1017/CBO9781107415324.
- IPCC, 2013. *Working group I contribution to the IPCC fifth assessment report (AR5), climate change 2013: the physical science basis.* Stockholm.
- Janzen, D.H., 1988. Tropical dry forests the most endangered major tropical ecosystem, en: Wilson, E.O., Peter, F.M. (Eds.), *Biodiversity.* National Academies Press (US), Washington, DC, pp. 130–137.
- Jaramillo, V.J., Maass, M., Nava-Mendoza, M., Castañeda-Gómez, L., Ahedo-Hernández,

- R., Araiza, S., Verduzco, A., 2018. Hurricane impact on biogeochemical processes in a tropical dry forest in western Mexico. *For. Ecol. Manage.* 426, 72–80. doi:10.1016/j.foreco.2017.12.031.
- Jarvis, C.H., Stuart, N., 2001. A comparison among strategies for interpolating maximum and minimum daily air temperatures. Part I: The selection of “guiding” topographic and land cover variables. *J. Appl. Meteorol.* doi:10.2307/26184503.
- Jucker, T., Bongalov, B., Burslem, D.F.R.P., Nilus, R., Dalponte, M., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Qie, L., Coomes, D.A., 2018. Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. *Ecol. Lett.* 21, 989–1000. doi:10.1111/ele.12964.
- Kalma, J.D., Laughlin, G.P., Caprio, J.M., Hamer, P.J.C., 1992b. The occurrence of frost: types, distribution and prediction, en: Bet Dagan, G.S., Nebraska, G.L. (Eds.), *Advances in bioclimatology 2: the bioclimatology of frost, its occurrence, impact and protection.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, p. 158.
- Kalma, Jetse D., Laughlin, G.P., Caprio, J.M., Hamer, P.J.C., 1992a. Distribution of frost, en: Stanhill, G., Hahn, G.L., Kalma, J.D., Loomis, R.S., Woodward, F.I. (Eds.), *Advances in Bioclimatology 2.* Springer-Verlag, New York, p. 6.
- Knapp, A.K., Carroll, C.J.W., Denton, E.M., La Pierre, K.J., Collins, S.L., Smith, M.D., 2015. Differential sensitivity to regional-scale drought in six central US grasslands. *Oecologia* 177, 949–957. doi:10.1007/s00442-015-3233-6.
- Kotikot, S.M., Flores, A., Griffin, R.E., Nyaga, J., Case, J.L., Mugo, R., Sedah, A., Adams, E., Limaye, A., Irwin, D.E., 2020. Statistical characterization of frost zones: Case of tea freeze damage in the Kenyan highlands. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* 84, 101971. doi:10.1016/j.jag.2019.101971.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L., 2008. Effects of low temperatures on photosynthesis, en: Labmers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L. (Eds.), *Plant Physiological ecology.* Springer Science+Business Media, LLC, New York, NY, pp. 61–63. doi:10.1007/978-0-387-78341-3.
- Larcher, W., 2003a. Plant exposed to cold and frost, en: Larcher, W. (Ed.), *Physiological plant ecology.* Springer Berlin Heidelberg, New York, NY, pp. 381–383.
- Larcher, W., 2003b. Extreme temperatures and the temperature limits of life, en: Larcher, W. (Ed.), *Physiological plant ecology.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, NY, pp. 345–437.
- Larcher, W., 2003c. Radiation and climate, en: Larcher, W. (Ed.), *Physiological plant ecology.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, NY, pp. 32–67.
- Larcher, W., 2003d. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*, 4th ed. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Laughlin, G.P., Kalma, J.D., 1990. Frost risk mapping for landscape planning: A methodology. *Theor. Appl. Climatol.* 42, 41–51. doi:10.1007/BF00865525.

- Laughlin, G.P., Kalma, J.D., 1987. Frost hazard assessment from local weather and terrain data. *Agric. For. Meteorol.* 40, 1–16. doi:10.1016/0168-1923(87)90050-5.
- Lindkvist, L., Chen, D., 1999. Air and soil frost indices in relation to plant mortality in elevated clear-felled terrain in Central Sweden. *Clim. Res.* 12, 65–75. doi:10.3354/cr012065.
- Lindkvist, L., Lindqvist, S., 1997. Spatial and temporal variability of nocturnal summer frost in elevated complex terrain. *Agric. For. Meteorol.* 87, 139–153. doi:10.1016/S0168-1923(97)00021-X.
- Loreau, M., 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos* 82, 600. doi:10.2307/3546381.
- Maass, J.M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G.C., Mooney, H.A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V.J., García-oliva, F., Martínez-yrizar, A., Cotler, H., López-blanco, J., Pérez-jiménez, A., Búrquez, A., Tinoco, C., Ceballos, G., Barraza, L., Ayala, R., 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico.
- Maass, J.M., Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., García-Oliva, F., Pérez-Jiménez, A., Sarukhán, J., 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela Jalisco, en: Noguera, F.A., Vega, J.H., García-Aldrete, A.N., Quesada, M. (Eds.), *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, pp. 525–542.
- Martin, P.S., Yetman, D., Fishbein, M., Jenkins, P., Van Devender, T.R., Wilson, R.K., 1998. Oak woodlands, en: Martin, Paul, S., Yetman, D., Fishbein, M., Jenkins, P., Van Devender, T.R., Wilson, R.K. (Eds.), *Gentry's Río Mayo Plants: The Tropical Deciduous Forest & Environs of northwest Mexico*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, pp. 45–50.
- Martin, P.S., Yetman, D.A., 2000. Introduction and prospect: secrets of a tropical deciduous forest, en: Robichaux, R.H., Yetman, D.A. (Eds.), *the tropical deciduous forests of Alamos*. The University of Arizona Press, United States of America, pp. 3–18.
- Martínez-Ramos, M., Balvanera, P., Arreola Villa, F., Mora, F., Maass, J.M., Maza-Villalobos Méndez, S., 2018. Effects of long-term inter-annual rainfall variation on the dynamics of regenerative communities during the old-field succession of a neotropical dry forest. *For. Ecol. Manage.* 426, 91–100. doi:10.1016/J.FORECO.2018.04.048.
- Martínez-Yrizar, A., Jaramillo, V.J., Maass, M., Búrquez, A., Parker, G., Álvarez-Yépez, J.C., Araiza, S., Verduzco, A., Sarukhán, J., 2018. Resilience of tropical dry forest productivity to two hurricanes of different intensity in western Mexico. *For. Ecol. Manage.* 426, 53–60. doi:10.1016/J.FORECO.2018.02.024.
- Matías, L.G., Fuentes, O.A., García, F., 2001. *Heladas, Serie fascículos*. México, D. F.
- Matusick, G., Ruthrof, K.X., Brouwers, N.C., Hardy, G.S.J., 2014. Topography influences the distribution of autumn frost damage on trees in a Mediterranean-type Eucalyptus forest. *Trees* 28, 1449–1462. doi:10.1007/s00468-014-1048-4.

- Menzel, A., Helm, R., Zang, C., 2015. Patterns of late spring frost leaf damage and recovery in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in south-eastern Germany based on repeated digital photographs. *Front. Plant Sci.* 6. doi:10.3389/fpls.2015.00110.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E., 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33, 491–505. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x.
- Miranda, F., Hernández-X, E., 1963. Los tipos de de vegetación de México y su clasificación. *Boletín la Soc. Botánica México* 6-1229–179.
- Mogni, V.Y., Oakley, L.J., Prado, D.E., 2014. The distribution of woody legumes in neotropical dry forests: the pleistocene arc theory 20 years on. *Edinburgh J. Bot.* 72, 35–60. doi:10.1017/S0960428614000298.
- Muller, K., O'Connor, T.G., Henschel, J.R., 2016. Impact of a severe frost event in 2014 on woody vegetation within the Nama-Karoo and semi-arid savanna biomes of South Africa. *J. Arid Environ.* 133, 112–121. doi:10.1016/j.jaridenv.2016.06.010.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E., 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17, 67–88.
- NOAA, 2011a. A retrospective view of the 2011 blizzard [WWW Document]. URL <https://www.weather.gov/lot/2011blizzard> (consultado 3.16.19).
- NOAA, 2011b. State of Climate: National Climate Report for February 2011, Published online March 2011, retrieved on April 2, 2018 from <https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/national/201102>. National Oceanic and Atmospheric [WWW Document]. URL <https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/national/201102> (consultado 4.2.18).
- Parker, G., Martínez-Yrizar, A., Álvarez-Yépiz, J.C., Maass, M., Araiza, S., 2018. Effects of hurricane disturbance on a tropical dry forest canopy in western Mexico. *For. Ecol. Manage.* 426, 39–52. doi:10.1016/j.foreco.2017.11.037.
- Pearce, S.R., 2001. Plant freezing and damage. *Ann. Bot.* 87, 417–424. doi:10.1006/anbo.2000.1352.
- Pennington, R.T., Prado, D.E., Pendry, C.A., 2000. Neotropical seasonally dry forests and quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27, 261–273.
- Portillo-Quintero, C.A., Sánchez-Azofeifa, G.A., 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol. Conserv.* 143, 144–155. doi:10.1016/j.biocon.2009.09.020.
- Prabha, T., Hoogenboom, G., 2008. Evaluation of the weather research and forecasting model for two frost events. *Comput. Electron. Agric.* 64, 234–247. doi:10.1016/j.compag.2008.05.019.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A., Solomon, A., 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties

- and climate. *J. Biogeogr.* 19, 117–134.
- Räisänen, M., Repo, T., Lehto, T., 2006. Effect of thawing time, cooling rate and boron nutrition on freezing point of the primordial shoot in Norway Spruce Buds. *Ann. Bot.* 97, 593–599. doi:<https://doi.org/10.1093/aob/mcl008>.
- Reichstein, M., Bahn, M., Ciais, P., Frank, D., Mahecha, M.D., Seneviratne, S.I., Zscheischler, J., Beer, C., Buchmann, N., Frank, D.C., Papale, D., Rammig, A., Smith, P., Thonicke, K., van der Velde, M., Vicca, S., Walz, A., Wattenbach, M., 2013. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature* 500, 287–95. doi:10.1038/nature12350.
- Reliefweb, 2011. Mexico: cold wave (4 feb 2011) - location map [WWW Document]. URL https://reliefweb.int/sites/reliefweb.int/files/resources/CF4243D63D802AF9852578310077C30E-CW-2011-000018-MEX_0802.pdf (consultado 3.16.19).
- Ruelland, E., Vaultier, M.-N., Zachowski, A., Hurry, V., 2009. Cold signalling and cold acclimation in plants, en: Kader, J.-C., Delseny, M. (Eds.), *Advances in Botanical Research*. Academic Press, San Diego, California, pp. 35–150. doi:10.1016/S0065-2296(08)00602-2.
- Rzedowski, J., 2006. Bosque tropical caducifolio, en: Rzedowski, J. (Ed.), *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Estudio de la Biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México, pp. 200–214.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Kalacska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J.C., Nassar, J.M., Rodríguez, J.P., 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conserv. Biol.* 19, 285–286. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.s01_1.x.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Cuevas-Reyes, P., Castillo, A., Sánchez-Montoya, G., 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 258, 907–912. doi:10.1016/j.foreco.2008.10.030.
- Secretaría de Gobernación, 2011. Declaratoria de emergencia federal por la ocurrencia de la helada severa del 1 al 3 de febrero de 2011, *Diario Oficial de la Federación*, 15 de febrero de 2011. México, DF.
- SEMARNAT-CONANP, 2015. Programa de manejo Área de Protección de Flora y Fauna Silvestres y Acuáticas Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui. México, D. F.
- Seneviratne, S.I., Nicholls, V., 2012. Changes in climate extremes and their impacts on the natural physical environment, en: Field, C.B., Barros, V., Stocker, T.F., Dahe, Q., Dokken, D.J., Ebi, K.L., Mastrandrea, M.D., Mach, K.J., Plattner, G.-K., Allen, S.K., Tignor, M., Midgley, P.M. (Eds.), *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation*. Cambridge University Press, New York, NY, pp. 109–231.
- Senf, C., Buras, A., Zang, C.S., Rammig, A., Seidl, R., 2020. Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe. *Nat. Commun.* 11, 1–8. doi:10.1038/s41467-020-19924-1
- Shreve, F., 1914. The role of winter temperatures in determining the distribution of Plants.

- Am. J. Bot. 1, 194. doi:10.2307/2435267.
- Sinha, S., Badola, H.K., Chhetri, B., Gaira, K.S., Lepcha, J., Dhyani, P.P., 2018. Effect of altitude and climate in shaping the forest compositions of Singalila National Park in Khangchendzonga Landscape, Eastern Himalaya, India. *J. Asia-Pacific Biodivers.* 11, 267–275. doi:10.1016/J.JAPB.2018.01.012.
- Smith, M.D., 2011. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *J. Ecol.* 99, 656–663. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01798.x.
- Snyder, R.L., de Melo-Abreu, J.P., 2005. Frost protection: fundamentals, practice, and economics. Rome, Italy.
- Snyder, R.L., Melo-Abreu, J.P., Matulich, S., 2005. Protección contra las heladas: fundamentos, práctica y economía. Rome, Italy.
- Tei, S., Sugimoto, A., Yonenobu, H., Kotani, A., Maximov, T.C., 2019. Effects of extreme drought and wet events for tree mortality: Insights from tree-ring width and carbon isotope ratio in a Siberian larch forest. *Ecohydrology* 12, e2143. doi:10.1002/eco.2143
- Trejo, I., 1998. Distribución y diversidad de las selvas bajas en México: relaciones con el clima y el suelo. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Trejo Vázquez, I., 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investig. Geográficas* 39, 40–52.
- Turnage, W. V., Hinckley, A.L., 1938. Freezing weather in relation to plant distribution in the Sonoran Desert. *Ecol. Monogr.* 8, 529–550.
- Turner, R.M., Bowers, J.E., Burgess, T.L., 2005. Climates of the Sonoran Desert Region, en: Turner, R.M., Bowers, J.E., Burgess, T.L. (Eds.), *Sonoran Desert Plants: An Ecological Atlas*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, pp. 4–7.
- Val Noris, A., 2013. Cuantificación de las superficies afectadas por heladas ocurridas en el mes de febrero de 2011, en el distrito de riego 041, Río Yaqui, utilizando imágenes de satélite y sistemas de información geográfica. Colegio de Posgraduados. Montecillo, Estado de México.
- Van Devender, T.R., Sanders, A.C., Wilson, R.K., Meyer, S.A., 2000. Study area, en: Robichaux, R.H., Yetman, D.A. (Eds.), *The Tropical Deciduous Forest of Alamos: Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, pp. 39–44.
- Warren, R.J., 2008. Mechanisms driving understory evergreen herb distributions across slope aspects: as derived from landscape position. *Plant Ecol.* 198, 297–308. doi:10.1007/s11258-008-9406-1.
- Whitecross, M.A., Archibald, S., Witkowski, E.T.F., 2012. Do freeze events create a demographic bottleneck for *Colophospermum mopane*? *South African J. Bot.* 83, 9–18. doi:10.1016/J.SAJB.2012.07.008.
- Woodward, F.I., Lomas, M.R., Kelly, C.K., 2004. Global climate and the distribution of

plant biomes. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 359, 1465–1476.
doi:10.1098/rstb.2004.1525.

Yetman, D., Van Devender, T.R., Jenkins, P., Fishbein, M., 1995. The Río Mayo: a history of studies. *J. Southwest* 37, 294–345.

Zou, L., Cao, S., Zhao, A., Sanchez-Azofeifa, A., 2020. Assessing the Temporal Response of Tropical Dry Forests to Meteorological Drought. *Remote Sens.* 12, 2341.
doi:10.3390/rs12142341.