

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO



EFFECTO DE LAS VARIABLES ABIÓTICAS EN LA CONCENTRACIÓN
DE PROTEÍNAS TOTALES SOLUBLES EN DOS ESPECIES DE PINOS
DEL NORESTE DE MÉXICO

Tesis

Que presenta VÍCTOR EDUARDO ARREOLA ZACARÍAS

como requisito parcial para obtener el Grado de
MAESTRO EN CIENCIAS EN PRODUCCIÓN AGROPECUARIA

Torreón, Coahuila

Julio 2024

EFFECTO DE LAS VARIABLES ABIÓTICAS EN LA CONCENTRACIÓN DE
PROTEÍNAS TOTALES SOLUBLES EN DOS ESPECIES DE PINOS DEL NORESTE
DE MÉXICO

Tesis

Elaborada por VÍCTOR EDUARDO ARREOLA ZACARÍAS como requisito
parcial para obtener el grado de Maestro en Ciencias Agrarias con la
supervisión y aprobación del Comité de Asesoría

Dr. Anselmo González Torres
Director de Tesis

Dr. Juan Antonio Núñez
Colima

Asesor

Dr. Alan Sebastián Alvarado
Espino

Asesor

Dra. Dalia Ivette Carrillo Moreno
Jefe del Departamento de Postgrado

Dr. Antonio Flores Naveda
Subdirector de Postgrado

Agradecimientos

A Dios por haber guiado mis pasos durante el inicio y término en esta etapa de mi vida, por proveerme de sabiduría, determinación y paciencia ya que sin Dios y sin su infinita gracia jamás hubiera podido afrontarme a cada uno de los retos que se me presentaron.

A mi madre Ramona Zacarías Soto por siempre estar ahí cuando lo necesitaba, por darme aliento cuando la presión me invadía, por apoyarme en cada decisión y por siempre impulsarme a superarme y crecer en forma personal y profesional.

A mi padre Máximo Arreola Rodríguez, por siempre escucharme y darme sus mejores consejos con la finalidad de ser siempre una mejor persona, fuerte y decidida.

A mi prima Issanelly Trujillo Zacarías y mi tío Ulises Trujillo Herrada por haberme apoyado durante mis estudios e impulsarme a cumplir mis metas.

A mi amigo y hermano Jesús López que junto con su familia me asistieron y me brindaron su casa y hospitalidad cada ocasión que tenía que trasladarme a Saltillo para continuar con mi investigación.

A mi mejor amigo Abner Alfredo García Bermúdez, por haberme aconsejado en momentos de desesperación y siempre impulsarme a superar cada obstáculo que se me presentaba.

A La Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro por permitirme estudiar en una de las mejores universidades del país, guiado por excelentes docentes y acompañado de excelentes compañeros doctorantes y maestrantes.

Al Posgrado en Ciencias en Producción Agropecuaria, por el apoyo brindado en la realización del proyecto de investigación.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología (CONAHCYT) por el apoyo económico brindado durante la realización de mis estudios.

Al Dr. Anselmo González Torres, Dr. Juan Antonio Núñez Colima y Al Dr. Alan Sebastián Alvarado Espino por su confianza, apoyo y su mentoría durante la realización de mis estudios.

Al Laboratorio de Biotecnología y Biología Molecular de la UAAAN por permitirme el uso de su equipo para el procesamiento de las muestras.

Dedicatoria

Dedico mi tesis principalmente a Dios, por darme la fuerza necesaria para culminar esta meta y porque en todo momento Él estuvo conmigo dándome de su infinita sabiduría para poder cumplir con cada objetivo que me proponía.

A mis padres, Ramona Zacarías Soto y Máximo Arreola Rodríguez por todo su amor, por su confianza, su apoyo, sus consejos y por siempre motivarme a seguir hacia adelante y a tomar las mejores decisiones para mi crecimiento personal y profesional.

A mi prima Issanelly Trujillo Zacarías y mi tío Ulises Trujillo Herrada porque gracias a ellos este logro en mi vida es posible, porque siempre me apoyaban con sus consejos y palabras de aliento para seguir mejorando.

A mi mejor amigo Abner Alfredo García Bermúdez, por haberme acompañado en múltiples etapas en vida, por siempre brindarme su consejo cuando lo necesito y estar en todo momento dispuesto a apoyarme

A todas estas personas les agradezco infinitamente por ser parte de mi vida, y estar conmigo en las buenas y en las malas porque gracias ellas logré culminar esta etapa

Los amo con todo mi corazón

Índice General	
Agradecimientos	
Dedicatoria	
RESUMEN	i
ABSTRACT	i
INTRODUCCIÓN	1
Hipótesis	4
Justificación	4
Objetivo general	4
Objetivos específicos	4
REVISIÓN DE LITERATURA	5
1. Pinos en México	5
1.1 Pinos piñoneros	7
2. <i>Pinus pinceana</i> Gordon	8
2.1 Morfología.....	8
2.2 Taxonomía.....	9
2.3 Origen.....	10
3. <i>Pinus cembroides</i> Zucc.	10
3.1 Morfología.....	10
3.2 Taxonomía.....	12
3.3 Origen.....	12
4. Reservas vegetativas	13
5. Nutrición mineral	16
6. Nitrógeno	17
7. Proteínas	20
8. Factores ambientales	23
8.1 Temperatura	25
8.2 Humedad relativa.....	27
8.3 Irradiación.....	28
9. Plasticidad fenotípica	31
9.1 Tipos de plasticidad fenotípica	32
9.1.1 Plasticidad fisiológica.....	32
9.1.2 Plasticidad de asignación de biomasa	32
9.1.3 Plasticidad morfológica	33
MATERIALES Y MÉTODOS	36
Procesamiento de las muestras.....	36
Deshidratado de muestras.....	36

Análisis de proteínas totales solubles (PTS)	37
Datos climáticos.....	37
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	38
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	39
Resultados del modelo lineal general univariante	39
Resultados de las regresiones lineales múltiples	46
CONCLUSIONES	61
LITERATURA CITADA	69

Índice de cuadros

Cuadro 1. Clasificación taxonómica de <i>Pinus pinceana</i> Gordon según GBIF Secretariat (2022).....	9
Cuadro 2. Clasificación taxonómica de <i>Pinus cembroides</i> Zucc según GBIF Secretariat (2022).....	12
Cuadro 3. Características del Nitrógeno (N) según Leal Pérez, (2017).	18
Cuadro 4. media (\pm eem) del contenido de miligramos de proteína sobre gramos de materia seca (mg de Proteína/g MS) en dos especies de <i>pinus</i> (<i>P.pinceana</i> y <i>P.cembroides</i>) evaluado durante los meses del año 2022	39
Cuadro 5. Resultado del modelo lineal general univariante.....	40
Cuadro 6. Resultados obtenidos en la regresión lineal múltiple de <i>P. pinceana</i> en raíz, 0 m y 1.3 m.....	46
Cuadro 7. Resultados del ANOVA en la regresión lineal múltiple de <i>P. pinceana</i> en raíz, 0 m y 1.3 m.....	46
Cuadro 8. Coeficientes obtenidos en la regresión lineal múltiple de <i>P. pinceana</i> en raíz, 0 m y 1.3 m.....	47
Cuadro 9. Resultados obtenidos en la regresión lineal múltiple de <i>P. cembroides</i> en raíz, 0 m y 1.3 m.....	54
Cuadro 10. Resultados del ANOVA en la regresión lineal múltiple de <i>P. cembroides</i> en raíz, 0 m y 1.3 m.....	54
Cuadro 11. Coeficientes obtenidos en la regresión lineal múltiple de <i>P. cembroides</i> en raíz, 0 m y 1.3 m.....	55

Índice de figuras

Figura 1. Fotografía de <i>Pinus pinceana</i> Gordon. Ilustración de GBIF Secretariat (2022)	10
Figura 2. Fotografía de <i>Pinus cembroides</i> Zucc. Ilustración de GBIF Secretariat (2022)	12
Figura 3. Concentración de PTS de mes por especie durante el ciclo anual 2022	40
Figura 4. Concentración de PTS de especie por mes durante el ciclo anual 2022	41
Figura 5. Concentración de PTS de especie por órgano durante el ciclo anual 2022 ..	42
Figura 6. Concentración de PTS de órgano por especie durante el ciclo anual 2022 ..	43
Figura 7. Concentración de PTS de mes por especie durante el ciclo anual 2022	44
Figura 8. Concentración de PTS de órgano por especie durante el ciclo anual 2022 ..	45
Figura 9. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en la raíz de <i>P. pinceana</i> durante un ciclo anual.....	48
Figura 10. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en la raíz de <i>P. pinceana</i> durante un ciclo anual.....	48
Figura 11. Comportamiento entre la radiación solar (W/m ^2) y las proteínas totales solubles en la raíz de <i>P. pinceana</i> durante un ciclo anual.....	49
Figura 12. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de <i>P. pinceana</i> durante un ciclo anual.....	50
Figura 13. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de <i>P. pinceana</i> durante un ciclo anual.....	50
Figura 14. Comportamiento entre la radiación solar (W/m ^2) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de <i>P. pinceana</i> durante un ciclo anual.....	51
Figura 15. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de <i>P. pinceana</i> durante un ciclo anual.....	52
Fig 16. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de <i>P. pinceana</i> durante un ciclo anual.....	52
Figura 17. Comportamiento entre la radiación solar (W/m ^2) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de <i>P. pinceana</i> durante un ciclo anual.....	53
Figura 18. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en la raíz de <i>P. cembroides</i> durante un ciclo anual.....	56
Figura 19. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en la raíz de <i>P. cembroides</i> durante un ciclo anual.....	56
Figura 20. Comportamiento entre la radiación solar (W/m ^2) y las proteínas totales solubles en la raíz de <i>P. cembroides</i> durante un ciclo anual.....	57
Figura 21. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de <i>P. cembroides</i> durante un ciclo anual.....	58
Figura 22. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de <i>P. cembroides</i> durante un ciclo anual.....	58
Figura 23. Comportamiento entre radiación solar (W/m ^2) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de <i>P. cembroides</i> durante un ciclo anual.....	59
Figura 24. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de <i>P. cembroides</i> durante un ciclo anual.....	60
Figura 25. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de <i>P. cembroides</i> durante un ciclo anual.....	60
Figura 26. Comportamiento entre la radiación solar (W/m ^2) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de <i>P. cembroides</i> durante un ciclo anual.....	61

RESUMEN

Efecto de las variables abióticas en la concentración de proteínas totales solubles en dos especies de pinos del noreste de México

Por: Víctor Eduardo Arreola Zacarías
Para obtener el grado de Maestro en Ciencias en Producción Agropecuaria

Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro
Director de tesis: Dr. Anselmo González Torres

Pinus pinceana Gordon y *Pinus cembroides* Zucc son coníferas endémicas de México, protegidas por la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 y la NOM-059-SEMARNAT-2010 debido a que se encuentran amenazadas por el sobrepastoreo, incendios, cambio climático, extracción de frutos y leña; sin embargo, aún no hay suficiente información para desarrollar estrategias de manejo y conservación para ambas especies. El objetivo de esta investigación fue i) cuantificar la concentración de proteínas totales solubles (PTS) contenidas en la raíz y tronco en ambas especies durante un año y observar el comportamiento de las PTS en función de las variables ambientales. Las PTS se determinaron por el método de Bradford 1976. Las pruebas estadísticas se realizaron con el Software IBM.SPSS 18 con una significancia de $\alpha \leq 0.05$, utilizando un modelo lineal general univariante y un análisis de regresión lineal múltiple. La concentración de PTS fue diferente durante todos los meses del año ($P=0.000$), siendo mayo el mayor registro de PTS para *P. pinceana* (7.02 ± 0.31 mg gMS⁻¹) y para *P. cembroides* (7.12 ± 0.44 mg gMS⁻¹) fue julio. Los resultados del coeficiente de determinación de *P. pinceana* ($R^2 = 0.379$) y *P. cembroides* ($R^2 = 0.181$) indican que ninguna de las variables analizadas tiene un impacto significativo en la concentración de las PTS. *P. pinceana* y *P. cembroides* presentaron un comportamiento similar entre sí, teniendo una concentración de PTS parecidas durante el año, coincidiendo con trabajos previos que indican concentraciones menores de PTS durante el invierno.

Palabras clave: *Pinus pinceana*, *Pinus cembroides*, Reservas vegetativas, Nutrientes, Ecofisiología, Temperatura.

ABSTRACT

Effect of abiotic variables on the concentration of total soluble proteins in two pine species from northeastern Mexico

By: Víctor Eduardo Arreola Zacarías

To obtain the degree of Master of Science in Agricultural Production

Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro

Thesis director: Dr. Anselmo González Torres

Pinus pinceana Gordon and *Pinus cembroides* Zucc are piine conifers endemic from Mexico, protected by the Official Mexican Standard NOM-059-ECOL-2001 and NOM-059-SEMARNAT-2010 therefore they are threatened by overgrazing, fires, climate change, fruit extraction and firewood; However, there is still not enough information to develop management and conservation strategies for both species. The objective of this research was to i) quantify the concentration of total soluble proteins (TSP) contained in the root and trunk in both species for one year and evaluate the influence of the enviremnental variables on TSP. TSP were determined by Bradford 1976 method. Statistical tests were performed with IBM.SPSS 18 Software with a significance of $\alpha \leq 0.05$, using a univariate general linear model to determine the annual PTS concentrations and to observe the relationship between TSP and environmental variables, multiple linear regression analysis was used. The concentration of PTS was different during all months of the year ($P=0.000$), the month of may was highest record concentration for *P. pinceana* (7.02 ± 0.31 mg gMS⁻¹) and for *P. cembroides* (7.12 ± 0.44 mg gMS⁻¹) was the month of July. The results of the coefficient of determination of *P. pinceana* ($R^2 = 0.379$) and *P. cembroides* ($R^2 = 0.181$) indicate that none of the variables analyzed have an impact on the concentration and fluctuation of the TSP. *P. pinceana* and *P. cembroides* exhibited similar behavior to each other, having comparable PTS concentrations throughout the year, which is consistent with previous studies indicating lower PTS concentrations during the winter.

Keywords: *Pinus pinceana*, *Pinus cembroides*, vegetative reserves, nutrients, ecophysiology, temperature.

INTRODUCCIÓN

Los pinos son especies que proviene del hemisferio Norte, extendiéndose por todo el continente americano desde el norte de Canadá hasta el sur de Nicaragua (Sánchez Castillo, 2022; Torres & Roma, 2004). México destaca como un centro diversidad secundario del género *Pinus*, albergando alrededor de 400 taxones, ubicadas principalmente en las sierras Madre Oriental y Occidental (Gernandt & Pérez de La Rosa, 2014), de las 49 especies en México, 22 son endémicas, representando aproximadamente el 42% a nivel global, con más del 55% de estas concentradas en islas biogeográficas (Gernandt & Pérez de La Rosa, 2014; Perez-Miranda et al., 2021).

Pinus pinceana Gordon y *Pinus cembroides* Zucc son coníferas endémicas de México, su distribución comprende algunas partes de los estados de Coahuila, Nuevo León, Zacatecas, San Luis Potosí y Querétaro (Villareal-Quintanilla et al., 2009). Sus poblaciones son pequeñas y asiladas, ubicadas en la sierra Madre Oriental (Quiroz-Vázquez et al., 2017). Ambas son especies de gran importancia no solo ecológica sino también económica ya que para los habitantes en esas zonas funge como la principal fuente de leña y combustible, a su vez también se emplea como alimento animales domésticos y por su fruto que es comestible (CONAFOR, 2019; Martiñón-Martínez et al., 2010). Son especies clave en los ecosistemas de piñonares ya que muchas especies vegetales y animales dependen de estas coníferas porque la usan como fuente de alimento o como su hábitat (Martiñón-Martínez et al., 2010). Además, *P. pinceana* se encuentra bajo protección especial en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 y la NOM-059-SEMARNAT-2010 por tener poblaciones muy restringidas y en pequeños rodales, aunado a esto, las diversas actividades humanas como lo es el pastoreo de caprinos, la extracción de leña y sus semillas han colocado a esta especie en peligro de extinción (Villareal Quintanilla et al., 2009; Martiñón-Martínez et al., 2010; Quiroz-Vázquez et al., 2017).

La nutrición mineral es esencial, contribuyendo al desarrollo de madera en los árboles durante su fase de crecimiento, así mismo, la optimización de la generación de biomasa constituye un factor significativo (Cañas et al., 2016). Los elementos minerales esenciales poseen un rol primordial y particular en el metabolismo de las plantas ya que pueden actuar como activadores de determinadas reacciones enzimáticas, reguladores osmóticos y son componentes fundamentales en la construcción de estructuras orgánicas (Latsague et al., 2014).

Las proteínas conforman los principales componentes orgánicos del protoplasma, son moléculas altamente complejas con propiedades nitrogenadas, poseen un alto peso molecular y suelen variar en forma, propiedades superficiales, tamaño y función (Ortiz Sánchez et al., 2015). Estas proteínas se acumulan en grandes cantidades en las hojas, tallos tubérculos y raíces (Valenzuela Nuñez, 2006; El Zein et al., 2011). En casi todas las especies leñosas se pueden localizar principalmente en el parénquima del xilema y el floema, almacenándose en mayor proporción durante el otoño e invierno en los órganos perennes y luego son movilizadas cuando el crecimiento *se reanuda durante* primavera o según la demanda de nutrientes que la planta necesite (Espino-Castillo et al., 2018).

El Nitrógeno es abundante en las plantas y una de las formas de nitrógeno orgánico dentro de las plantas son las proteínas solubles, siendo de vital importancia para el establecimiento y formación de nuevas estructuras celulares, metabólicas y de codificación genética; mientras que su falta y/o deficiencia produce disminución del crecimiento y desarrollo de las plantas (Espino-Castillo et al., 2018; Ferlian et al., 2017; Frak et al., 2006), afecta negativamente la absorción de nutrientes esenciales (Toca et al., 2018; Uscola et al., 2015; Villar-Salvador et al., 2015) y la deficiencia de este nutriente tiene efectos en la productividad, resultando en frutos más pequeños, pobres y con un mayor porcentaje de daño por exposición al sol (Carranca et al., 2018a). Así mismo se

pueden encontrar a las proteínas de reserva vegetativas, estas son depósitos de Nitrógeno de suma importancia en muchas plantas (Staswick, 1994).

Los cambios en el entorno, como la temperatura, la humedad relativa y la radiación solar intensa, suelen influir significativamente en el crecimiento de los árboles, acelerándolo o retardándolo (Cherbuy et al., 2001; Taiz & Zeiger, 2006). Estos factores pueden disminuir la biomasa y la tasa de transpiración, mientras que la exposición a una radiación solar intensa puede causar sobrecalentamiento en los tejidos vegetales (Colavita, 2021; Sellin et al., 2017). Además, el aumento de la temperatura ha sido asociado con la alteración de proteínas en las plantas, resultando en la pérdida de su estructura y función (Savchenko et al., 2002).

Debido a la tendencia del aumento de temperatura y sequías derivadas del cambio climático y las actividades humanas como el pastoreo de caprinos, extracción de leña y semillas han llevado a que las poblaciones de estos pinos ubicadas en zonas de mayor aridez se encuentren amenazadas por la explotación desmedida de sus recursos (Martión-Martínez et al., 2010). Los estudios que abarcan las especies leñosas y el comportamiento de las proteínas totales solubles son actualmente muy escasos, algunas de las especies mencionadas en la literatura incluyen *Caladium bicolor* (Ortiz-Sánchez et al., 2015), *Quercus petraea* y *Fagus sylvatica* L (Valenzuela-Núñez et al., 2010), *Carya illionensis Koch* (Valenzuela-Núñez et al., 2010, 2011; Espino-Castillo et al., 2018; NúñezColima et al., 2019, 2021). Así mismo los estudios que describen el almacenamiento de los compuestos nitrogenados en el tronco y raíces (El Zein et al., 2011) y la movilización hacia los tejidos de nuevo crecimiento también son escasos (Villar-Salvador et al., 2015).

Del mismo modo aún no se cuenta con la información suficiente para establecer un planes de manejo y conservación adecuado para ambas especies (Fuentes Amaro, Legaria Solano, & Herrera Ramírez, 2019) a pesar de la gran importancia económica que tienen estos pinos por su fruto (Fuentes Amaro, Legaria Solano, & Herrera Ramírez, 2019; Martión-Martínez et al., 2010).

Hipótesis

Las concentraciones de proteínas totales solubles contenidas en el tronco y raíz de *P. pinceana* Gordon y *P. cembroides* Zucc podrían ser diferentes durante los diferentes meses del año.

Los cambios en las concentraciones de proteínas totales solubles contenidas en el tronco y raíz de *P. pinceana* Gordon y *P. cembroides* podrían estar influenciadas por las variables abióticas.

Justificación

P. pinceana y *P. cembroides* tienen un valor ecológico y económico significativo para los residentes de esas áreas, ya que se utilizan como fuente de leña y combustible, así como para la obtención de piñones comestibles y forraje para el ganado. Por otro lado, la explotación desmedida de los recursos de estos pinos a evocado en que se encuentren amenazadas y en peligro de extinción aunado a que la literatura científica carece de estudios sobre el comportamiento de proteínas solubles y almacenamiento de compuestos nitrogenados en estas especies, aunado a la ausencia de información sobre estos pinos ha impedido el desarrollo de programas adecuados de manejo y conservación.

Objetivo general

Evaluar la fluctuación y el efecto de las variables abióticas en la concentración de las proteínas totales solubles en dos especies de pinos

Objetivos específicos

- ❖ Determinar la concentración de proteínas totales solubles en ambas especies de pinos en raíz y tronco durante un ciclo anual
- ❖ Evaluar la influencia de las variables abióticas (temperatura, irradiación y humedad relativa) en la concentración de proteínas totales solubles en *P. pinceana* Gordon y *P. cembroides* Zucc

REVISIÓN DE LITERATURA

1. Pinos en México

Las especies de pinos son nativas del hemisferio norte, se distribuyen por el continente americano desde los 66°00'00"N en el norte de Canadá hasta los 12°00'00"N en el sur de Nicaragua (Sánchez-Castillo et al., 2022). México es el país con la mayor diversidad de especies del género *Pinus* (*Pinaceae*) en el mundo, con alrededor de 400 taxones, concentrándose principalmente en las sierras Madre Oriental y Occidental (Gernandt & Pérez de La Rosa, 2014).

México se destaca como un centro secundario de diversidad para el género *Pinus*, albergando 49 de las especies identificadas a nivel mundial; de estas, 22 son endémicas, incluyendo 10 pinos piñoneros, esto representa aproximadamente el 42% de las especies conocidas, con una notable cantidad de endemismos que superan el 55%, distribuidos principalmente en islas biogeográficas (Sánchez-González, 2008; Gernandt & Pérez de la Rosa, 2014; Pérez Miranda et al., 2019). El pino se destaca como la principal conífera en climas templados y fríos en México, con presencia en 24 estados de la república, siendo especialmente prominente en dos regiones del centro norte, una en la región occidental, otra en el sur y dos más en la región del Golfo Centro (Moctezuma López & Flores, 2020).

Los ecosistemas forestales no solo son esenciales para los sistemas biogeoquímicos globales y la biodiversidad, sino que también desempeñan un rol vital en la mitigación de los efectos derivados del cambio climático (Quiroz-Vázquez et al., 2017; CONAFOR, 2019). Estos ecosistemas actúan como reguladores del ciclo del agua, mantienen la fertilidad del suelo, albergan una alta cantidad de especies de plantas y animales, y se consideran una importante solución para contrarrestar los impactos negativos del cambio climático (CEMDA, 2018; Moctezuma-López & Flores, 2020).

Los pinos proporcionan hábitat y alimento a la fauna silvestre y poseen un notable valor económico como fuente principal de madera, leña, pulpa, resinas y semillas comestibles, apoyando así la industria forestal del país. Además, ofrecen importantes servicios ambientales, como la provisión de agua y oxígeno, oportunidades de recreación y captura de carbono, y también influyen en el clima regional (Fuentes Amaro, Legaria Solano, & Ramírez Herrera, 2019).

En México los pinos tienen una relevancia significativa en aspectos económicos y sociales ya que contribuyen sustancialmente al Producto Interno Bruto (PIB) forestal del país (Moctezuma-López et al., 2018), por consiguiente, su importancia va más allá los intereses monetarios, ya que estas áreas boscosas son el hogar de comunidades rurales, con aproximadamente el 23% de la población mexicana (cerca de 113.5 millones de habitantes) viviendo en zonas rurales según datos del INECC, (2015) y el INEGI, (2015), se estima que alrededor de 5.3 millones de personas dependen directamente de los bosques para obtener medios de subsistencia (Moctezuma López & Flores, 2020).

En México, los pinos poseen una relevancia trascendental desde perspectivas ecológicas, económicas y sociales ya que son el componente dominante de la vegetación y ejercen una fuerte influencia en los procesos funcionales del ecosistema, como los ciclos biogeoquímicos, hidrológicos y los regímenes de fuego (Ramírez-Herrera et al., 2005; Fuentes-Amaro, Legaria-Solano, & Ramírez-Herrera, 2019).

La gran mayoría de estas especies se encuentran restringidas a rangos geográficos específicos, limitadas por factores como el clima y el suelo (Guitérrez & Trejo, 2014; Escobar-Alonso & Trejo, 2019), los cambios climáticos y la actividad humana han generado modificaciones en la fenología, desarrollo y distribución poblacional de estas especies, desencadenando ajustes en sus rangos de distribución (Parmesan, 2006; Peterson et al., 2006). Esta dinámica evidencia la estrecha relación entre el cambio climático, la actividad antropogénica y los

impactos sobre la fenología y distribución de las especies de pinos en México (Aceves-Rangel et al., 2018).

1.1 Pinos piñoneros

Los bosques de piñonero, principalmente ubicados en áreas áridas y semiáridas del norte de México, representan un ecosistema crucial ya que desempeñan un papel estratégico para el equilibrio hidrológico de las cuencas y estas especies juegan un importante papel en el microclima (Keane et al., 1990; Quiroz-Vázquez et al., 2017). Aunado a esto, estas zonas son fundamentales para la supervivencia de diversas especies de flora y fauna (Martíñón-Martínez et al., 2010). Las especies de piñoneros, incluidos *P. pinceana* y *P. cembroides*, son significativas tanto ecológicamente como en términos de producción., son especies que al paso del tiempo son encargados de la generación de valiosos recursos como madera, la leña, forraje para algunos animales domésticos pequeños y los apreciados piñones, cuyo valor alimenticio se equipara con frutos de alto prestigio (Aceves-Rangel et al., 2018; CONAFOR, 2019, 2021; García Aranda et al., 2018).

Los piñoneros son de alta importancia para las zonas áridas de México, a veces siendo constituyentes de la única fuente de recursos forestales disponibles en dichos lugares (Escobar-Alonso & Trejo, 2019), de igual manera, se destacan por su amplia capacidad de adaptarse y resistir condiciones adversas, lo que les otorga un alto potencial para la restauración ecológica (Soto Carrasco, 2021). Sin embargo, la disminución alarmante en la extensión de los bosques de piñoneros ha resultado en la pérdida de área boscosa y cambios significativos en su estructura, composición (Ramiro Pérez et al., 2019). Esta reducción del área forestal no solo representa un peligro para la biodiversidad y la funcionalidad de estos ecosistemas de piñoneros, sino que también ha conducido a una marcada y preocupante reducción en las comunidades de pino piñonero, muchas de las cuales están ahora amenazadas y en peligro de extinción piñoneros (Chávez-García et al., 2022; Sánchez-Castillo et al., 2022).

Esta disminución se atribuye a diversos factores tanto antropogénicos como naturales, incluyendo la extracción maderable, el sobrepastoreo, cambios en el uso del suelo, incendios forestales provocados por el hombre, plagas, enfermedades y la competencia con otras especies más agresivas que colonizan estas áreas perturbando a los piñoneros (Chávez-García et al., 2022; Figueroa-Corona et al., 2021; Pérez Miranda et al., 2019).

En México, los piñoneros han recibido poca atención en su manejo en comparación con otras coníferas, lo cual se debe al limitado valor maderable de sus bosques. Sin embargo, estos bosques ofrecen una cantidad significativa de bienes y servicios que podrían fomentar la creación de programas de manejo adaptados a las condiciones actuales de los piñonares y a las necesidades de las comunidades locales (Fuentes Amaro, Legaria Solano, & Ramírez Herrera, 2019; Martiñón-Martínez et al., 2010).

2. *Pinus pinceana* Gordon

2.1 Morfología

P. pinceana es una especie perennifolia que conserva su follaje durante todo el año, alcanza una altura que oscila entre seis y 12 metros, con un diámetro de tronco de 25 cm, en su juventud, presenta corteza lisa de tono gris pálido, pero en la etapa adulta, se forman escamas delgadas de color gris-marrón en la base del tronco y su madera es suave y con poca resina (CONAFOR, 2019), su copa se caracteriza por ser densa y redondeada, con ramas irregulares y ramillas que cuelgan hacia abajo, las hojas son rígidas, brillantes y delgadas, con un color verde azulado, tienen una longitud que varía de seis a 12 cm y se agrupan en fascículos de tres (CONABIO, 2022).

Las ramificaciones en esta especie suelen estar cercanas a la base del tronco, presentan formas irregulares, cenicientas, delgadas y colgantes, casi lisas y apenas con marcas de los fascículos (Hernández Cortés, 2005). En la parte

interior de las hojas suelen tener una tonalidad glauca y un borde entero, su estructura interna muestra paredes delgadas en las células del endodermo y un hipodermo uniforme con dos hileras de células y cuentan con conductos resiníferos externos (Madrid-Aispuro et al., 2021).

Este árbol produce conos que cuelgan de pedúnculos delgados de uno a tres cm de longitud, estos son oblongos y presentan un ligero estrechamiento en ambas extremidades (Hernández Cortés, 2005). Las escamas de los conos son gruesas y tienen protuberancias en forma de agujijones, con una punta gruesa que apunta hacia la base del cono, los conos son simétricos, colgantes y se desprenden con facilidad, su color varía entre tonalidades rojizas y amarillo anaranjadas, y presentan un umbo dorsal grueso e irregular de dimensiones 25 mm de ancho por 33 de largo y las semillas miden alrededor de 12 mm, son oscuras y comestibles, carecen de ala, a veces, solo una de las dos semillas correspondientes a cada escama se desarrolla (CONAFOR, 2019).

2.2 Taxonomía

Cuadro 1. Clasificación taxonómica de *Pinus pinceana* Gordon según GBIF Secretariat (2022).

Reino	Plantae
Filo	Tracheophyta
Clase	Pinopsida
Orden	Pinales
Familia	Pinaceae
Género	<i>Pinus</i> L.
Especie	<i>Pinus pinceana</i> Gordon

2.3 Origen



Figura 1. Fotografía de *Pinus pinceana* Gordon. Ilustración de GBIF Secretariat (2022)

Pinus pinceana Gordon, es un tipo de pino que produce piñones, es exclusivo de México y prospera en ambientes extremadamente secos a lo largo de las zonas desérticas del noreste y centro este del país, se desarrolla en áreas boscosas puras y ocasionalmente se encuentra junto con otras especies de pinos (Martíñón-Martínez et al., 2010).

Esta especie se encuentra distribuida en tres áreas principales: el norte (Coahuila, Zacatecas, Nuevo León), el centro (San Luis Potosí) y el sur (Hidalgo y Querétaro) (Alanís Flores et al., 2017). Estas áreas están separadas por zonas montañosas y grandes extensiones de zonas áridas, *P. pinceana* no solo está en diversas comunidades, sino que también está fragmentado y aislado por obstáculos geográficos (CONAFOR, 2019), lo que se traduce en dificultades para el intercambio genético y la conectividad entre sus poblaciones, particularmente en el norte (Coahuila), donde su aislamiento se acentúa debido a extensas zonas áridas, lo que limita su distribución y da lugar a las poblaciones más septentrionales (Alanís Flores et al., 2017). Esta especie se encuentra limitada a un total de 17 poblaciones que son pequeñas y aisladas; ubicadas en las montañas semiáridas de la Sierra Madre Oriental, según lo indicado por Quiroz-Vázquez et al. (2017).

3. *Pinus cembroides* Zucc

3.1 Morfología

P. cembroides es una especie de crecimiento lento y clasificada como monoica,

es un árbol que puede alcanzar entre cinco y 10 metros de altura, llegando incluso hasta los 15 metros, con un diámetro de tronco que varía desde 30 cm hasta 70 cm, y su copa presenta una forma redondeada a piramidal; Por lo general, su tronco es corto y las ramas son escasas, especialmente en condiciones ambientales secas (CONAFOR, 2021) , su corteza presenta una tonalidad grisácea, es delgada y presenta grietas, dividiéndose en placas cortas e irregulares y las ramillas son grisáceas y ásperas, mostrando las marcas dejadas por las hojas al caer (Romero González, 2005).

Los árboles de esta especie necesitan alrededor de 30 a 36 meses para producir frutos por primera vez (SIRE-CONABIO, 2021), la madera de esta especie tiene una albura de color amarillo y duramen de tono castaño pálido, su textura es fina con un veteado suave y agradable, no obstante, el fuste es corto y presenta nudos, lo que limita su utilidad en la fabricación de muebles de alta calidad. (Benavides Meza et al., 2019).

Las acículas se agrupan mayormente en tres, a veces en grupos de dos o tres; tienen una longitud de tres a siete cm y presentan rigidez, curvatura y color verde oscuro y cuentan con dos canales resiníferos externos y las ramificaciones con las que cuenta esta especie son de baja altura, gruesas y extendidas de forma irregular, muchas veces en forma verticilada (CONAFOR, 2021). Los conos son de forma globulosa y simétrica, miden entre tres y cuatro cm de longitud y de tres a seis cm de diámetro, su pedúnculo mide de dos a cinco mm (CONABIO, 2022).

Las vainas exhiben una tonalidad café clara y tienden a desprenderse rápidamente, formando una pequeña roseta en la base del fascículo, estas pueden encontrarse de manera individual o agrupadas en hasta cinco, siendo fácilmente desprendibles y con escaso desarrollo de pedúnculo y se caracterizan por la presencia limitada de escamas, dichas escamas presentan mayor grosor en la base y los bordes son más delgados. Por lo general, solo las escamas de la parte media son fértiles, con frecuencia albergando una semilla desarrollada y

otra que no se desarrolla (Madrid-Aispuro et al., 2021).

Las semillas de esta especie poseen forma subcilíndrica y semitriangular con una longitud de 10mm de largo de color negro, estas se abultan en la parte superior y se adelgazan hasta la base, es necesario resaltar que estas semillas son comestibles y cuentan con un alto valor nutricional (Romero González, 2005).

3.2 Taxonomía

Cuadro 2. Clasificación taxonómica de *Pinus cembroides* Zucc según GBIF Secretariat (2022).

Reino	Plantae
Filo	Tracheophyta
Clase	Pinopsida
Orden	Pinales
Familia	Pinaceae
Género	<i>Pinus</i> L.
Especie	<i>Pinus cembroides</i> Zucc

3.3 Origen



Figura 2. Fotografía de *Pinus cembroides* Zucc. Ilustración de GBIF Secretariat (2022)

Pinus cembroides Zucc es originaria de México y se encuentra en áreas que se extienden hacia Texas, Nuevo México y Arizona, en la parte sur de los Estados Unidos y su distribución geográfica varía entre las latitudes 18° a 32° N y longitudes 90° a 116° W (Benavides Meza et al., 2019). Es importante resaltar que esta

especie se destaca como uno de los tipos de pinos más ampliamente distribuidos en México, formando agrupaciones homogéneas en la Sierra Madre Oriental al norte del Trópico de Cáncer y las mayores concentraciones de esta especie se encuentran en los estados de Chihuahua, Durango, Coahuila, Nuevo León, Hidalgo y Zacatecas (Benavides Meza et al., 2019).

Su distribución puede dividirse en dos zonas principales por consecuencia de la variación en la temperatura: una al norte del Trópico de Cáncer, que se extiende desde Coahuila y Durango hasta Baja California, donde la temperatura varía en más de 10°C, y otra al sur, donde la fluctuación anual de temperatura es menor a 10°C, esta última abarca estados como el Distrito Federal, Baja California, Puebla, Aguascalientes, Chihuahua, Sonora, Veracruz, Baja California Sur, Tamaulipas, Coahuila, México, Querétaro, Jalisco, Nuevo León, Guanajuato, San Luis Potosí, Hidalgo y Zacatecas (García Aranda et al., 2018).

4. Reservas vegetativas

Las plantas, en su proceso vital, demandan una cantidad sustancial de nutrientes y energía para sustentar actividades cruciales, tales como el crecimiento, respiración, reproducción y la defensa contra diversos factores; esta necesidad latente de recursos es fundamental para sostener estas todas estas funciones en marcha (Aerts & Chapin, 1999; Villar-Salvador et al., 2015).

En múltiples ocasiones, estas actividades ocurren de manera simultánea, lo que incrementa aún más los requerimientos energéticos y nutricionales de las plantas y es este consumo concurrente de recursos lo que subraya la complejidad y la demanda continua que enfrentan las plantas para asegurar su desarrollo y supervivencia simultánea (Uscola et al., 2015; Villar-Salvador et al., 2009).

Las reservas de nutrientes en árboles se encuentran almacenadas en células parenquimatosas presentes en la madera y la corteza, a menudo cerca de los

tejidos vasculares, lo que facilita su transporte a través de la planta (Hillinger Claudia et al., 1996; Pallardy, 1997). En los árboles, las reservas de nutrientes esenciales se acumulan principalmente en diferentes órganos, como raíces, tallos y ramas, así como en tejidos especializados como el floema y el xilema, estos órganos actúan como almacenes de nutrientes clave como carbohidratos, proteínas, lípidos y minerales (Millard & Proe, 1992; Sánchez et al., 1991), dicha reserva nutricional tiene un papel crucial para el desarrollo óptimo de los árboles, ya que proporciona una fuente de energía y materiales de construcción para el crecimiento, floración, fructificación y resistencia a condiciones adversas (Loescher et al., 1990; Y. Xu & Xiao, 2017), esta capacidad de almacenamiento resulta esencial para las plantas perennes, ya que les permite sobrevivir y adaptarse a condiciones ambientales (Dickson, 1989).

En algunas especies de árboles como los de hoja caduca se produce un proceso especial durante la caída de las hojas en otoño, durante este período, los nutrientes son redistribuidos y acumulados en órganos específicos, especialmente raíces y tallos, para su almacenamiento durante la temporada de invierno (Babst & Coleman, 2018; Gilson et al., 2014). Durante la temporada invernal, cuando la fotosíntesis es mínima o nula, estas reservas acumuladas se utilizan como fuente principal de energía para mantener funciones metabólicas básicas y para el crecimiento temprano en la primavera (Babst & Coleman, 2018; Rennenberg et al., 2010).

La movilización de las reservas almacenadas durante la primavera es esencial para el desarrollo inicial de nuevos brotes y hojas en árboles ya que estos nutrientes, que fueron acumulados previamente, son redistribuidos desde los sitios de almacenamiento hacia los tejidos en crecimiento, facilitando un rápido crecimiento y desarrollo vegetativo al comienzo de la temporada de crecimiento (Babst & Coleman, 2018; Gilson et al., 2014), en este período, estos nutrientes, como el carbono y el nitrógeno, son movilizados para abastecer el desarrollo del nuevo follaje y el crecimiento de los brotes antes de que la fotosíntesis esté plenamente

activa (Tromp & Ova, 1973), este proceso asegura un suministro inicial de nutrientes necesario para el crecimiento temprano de la planta, permitiéndole iniciar su ciclo de crecimiento de manera vigorosa y eficiente (Legaz et al., 1995; Malagoli et al., 2005). Siendo este proceso de movilización y redistribución de nutrientes de vital importancia durante el ciclo de vida de los árboles de hoja caduca, asegurando un crecimiento vigoroso y una adaptación efectiva a los cambios estacionales (Roccuzzo et al., 2017).

El término "reservas vegetativas" fue introducido por Stuart Chapin et al. (1990) y se refiere a los recursos que los árboles almacenan y pueden utilizar según sea necesario para cubrir las necesidades de crecimiento. Esta habilidad de almacenamiento no solo asegura la supervivencia de los árboles en condiciones ambientales variables, sino también su capacidad para mantener un óptimo desarrollo (Sauter & Neumann, 1994; Stepien & Sauter, 1994). Millard (1988) y Stuart et al., (1990) proponen una clasificación de las reservas vegetativas en tres categorías principales:

- **La acumulación** es el aumento de compuestos que no se encargan directamente el crecimiento de la planta y esto se da debido a que la oferta de recursos excede las demandas de crecimiento y mantenimiento (Millard, 1988).
- **La formación de reservas** que implica la síntesis de compuestos de almacenamiento que alimentan (o pudieran alimentar) directamente los tejidos de crecimiento., la formación de reservas está regulada por el metabolismo, pero no existe una competencia directa entre los recursos con el crecimiento y defensa (Rennenberg et al., 2010).
- **El reciclaje** es la reutilización de compuestos cuya función fisiológica contribuye al crecimiento o la defensa, pero que posteriormente pueden movilizarse para respaldar el crecimiento futuro, en ausencia de reciclaje, estos compuestos se perderían como basura (Millard & Grelet, 2010; Stuart et al., 1990).

5. Nutrición mineral

Las plantas no pueden subsistir únicamente con aire y agua; requieren una variedad de elementos químicos que generalmente obtienen de las sustancias minerales presentes en el suelo a través de su sistema de raíces, aunque estos elementos representan solo una fracción pequeña del peso total de la planta su importancia para el bienestar de la planta es innegable, razón por la cual se consideran elementos esenciales para su nutrición (Barrera et al., 2019; Sánchez & Curetti, 2021). La planta obtiene su nutrición primordialmente del agua y el dióxido de carbono presentes en el aire, los cuales se utilizan en la fotosíntesis para producir azúcares simples y son empleados actúan como materia prima para la síntesis de una amplia variedad de compuestos esenciales, como proteínas, grasas, pigmentos y hormonas necesarios para el funcionamiento celular (Sánchez & Curetti, 2021).

En el crecimiento y desarrollo de las plantas, se ha identificado que los nutrientes minerales son fundamentales para el desarrollo de la planta (Lázara et al., 2020). La nutrición mineral de las plantas desempeña un papel crucial en su susceptibilidad a los patógenos, puede tener un impacto significativo en la agresividad de los patógenos al afectar su supervivencia, la germinación de esporas o su habilidad para penetrar en el huésped (Hasanuzzaman et al., 2018).

Una nutrición equilibrada contribuye a fortalecer la resistencia fisiológica de la planta frente a estos patógenos, induciendo cambios morfológicos por los efectos de la nutrición mineral (Lázara et al., 2020). La importancia de los nutrientes minerales esenciales para el desarrollo vegetal se evidencia en su diversidad de funciones, cuya demanda varía en cada etapa de la planta (Mejía de Tafur & Menjívar, 2017), cada genotipo y especie de planta requiere una composición mineral óptima para su crecimiento y desarrollo saludables (Calderón Sáenz, 2021), lo que resalta la necesidad de considerar las necesidades específicas de cada planta para maximizar su potencial.

La nutrición mineral se convierte en un pilar esencial para el desarrollo óptimo de madera en los árboles durante su etapa de crecimiento activo, más allá de simplemente promover la generación de madera, la adecuada optimización de la biomasa se posiciona como un factor crucial para garantizar una estructura arbórea sólida y resistente (Cañas et al., 2016; Torres García et al., 2018).

El suministro adecuado de nutrientes minerales esenciales es crucial para asegurar la integridad estructural y la longevidad de los árboles en su entorno (Gutierrez & Resumen, 1997; Velasco Velasco, 1999). Los elementos minerales esenciales desempeñan roles indispensables y específicos en el metabolismo vegetal ya que actúan como catalizadores de reacciones enzimáticas vitales, reguladores del equilibrio hídrico en las células y componentes esenciales en la formación de estructuras orgánicas fundamentales para la salud y desarrollo de la planta (Jonard et al., 2015; Latsague et al., 2014).

6. Nitrógeno

El nitrógeno es un elemento no metálico perteneciente al grupo (V) (A) de la tabla periódica, se manifiesta como un gas que carece de color, olor y sabor; constituyente más prevalente en la atmósfera terrestre, comprendiendo aproximadamente el 78 % en volumen, además, desempeña un papel fundamental en toda forma de vida, siendo un componente esencial que conforma cerca del 18% del peso de las proteínas (Leal Pérez, 2017). El nitrógeno constituye un componente esencial en numerosas y fundamentales biomoléculas, como las proteínas, aminoácidos, ácidos nucleicos, coenzimas y pigmentos (Y. Xu & Xiao, 2017). A continuación, se presentan algunas de las características del nitrógeno en el **Cuadro 3**.

Cuadro 3. Características del Nitrógeno (N) según Leal Pérez, (2017).

Características del Nitrógeno (N)	Valor
Número atómico	7
Peso atómico	14,0067
Punto de fusión	-210° C
Punto de ebullición	-195,8° C
Densidad (1 atm, 0°C):	1,2506 g/l
Estado de oxidación común	-3, +3, +5
Estado natural	En forma combinada se encuentra en el nitrato de potasio (KNO ₃) y nitrato de sodio (NaNO ₃); en la atmósfera, lluvia, suelo y guano en la forma de amonio (NH ₄ ⁺) o sales de amonio, en el agua de mar como iones de amonio o nitrito (NO ₂ ⁻) y nitrato (NO ₃ ⁻).

En el suelo, existen diversas formas de nitrógeno disponibles para las plantas, que incluyen amonio en sus variantes de NH₃ y NH₄⁺, nitratos, aminoácidos, péptidos solubles y compuestos insolubles ricos en nitrógeno, no obstante, cuando se presentan en el entorno las formas inorgánicas de NO₃⁻ y NH₄⁺, estas son las preferidas y absorbidas prioritariamente por las plantas (G. Xu et al., 2012).

El nitrógeno se erige como un elemento crucial en el crecimiento y desarrollo de las plantas, desempeñando un papel fundamental en la síntesis de proteínas, ácidos nucleicos y una variedad de compuestos orgánicos esenciales (Ohyama & Sueyoshi, 2010), su importancia radica en ser uno de los nutrientes más demandados por las plantas, ya que juega un papel vital en su crecimiento y desarrollo (Butnariu, 2018) este elemento nutritivo no solo es esencial en la formación de moléculas vitales para las funciones celulares, sino que también es un componente esencial en numerosos procesos metabólicos que aseguran el adecuado desarrollo de las plantas a lo largo de su ciclo de vida (El Zein et al., 2011; Millard & Grelet, 2010).

Su participación en la estructura molecular de la clorofila resulta fundamental para la fotosíntesis y el desarrollo de nuevas estructuras celulares, además de contribuir significativamente a las vías metabólicas y a la codificación genética

(Moreau et al., 2019).

La asimilación del nitrógeno (N) desde el suelo hacia las plantas se encuentra influenciada de manera significativa por la etapa de desarrollo de la planta (G. Xu et al., 2012). La insuficiencia de este elemento es un factor limitante crucial para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Ferlian et al., 2017), dentro de las plantas el nitrógeno y otros nutrientes suelen ser muy móviles, dichos recursos les ayudarán para un posterior desarrollo (Perdomo et al., 2010; Valenzuela Nuñez et al., 2010). El contenido total de nitrógeno en las plantas abarca el nitrógeno proteico, aminoácidos y nitratos, representando una combinación esencial para su crecimiento y funcionamiento adecuado (Gomez & Faurobert, 2002)

Los flujos de nitrógeno (N) en el xilema de los árboles están regulados por tres procesos fundamentales: la movilización de las reservas internas, la absorción de N desde el suelo por las raíces y el reciclaje del xilema del floema (Nilsson et al., 1995) y esta movilización de N almacenado resulta ser esencial para el crecimiento de árboles, especialmente en especies de hoja caduca en la temporada primaveral, (Millard, 1995).

El nitrógeno representa uno de los elementos más restringidos para el desarrollo de las plantas, por lo que la mayoría de estas especies vegetales han desarrollado diversas estrategias para maximizar la absorción de nitrógeno del suelo (Sánchez Chávez, 2016). En contextos donde la absorción de nutrientes no logra satisfacer las demandas nutricionales, los árboles recurren en gran medida a las reservas almacenadas, tales como proteínas, aminoácidos y nitratos, para suplir los déficits de compuestos esenciales como los derivados del nitrógeno (Millard & Proe, 1991).

Esta insuficiencia nutricional tiene implicaciones adversas significativas en la captación de nutrientes fundamentales, como el nitrógeno y el fósforo, afectando

negativamente el desarrollo global de las plantas (Toca et al., 2018). Esta dependencia de las reservas internas se convierte en un recurso crítico en momentos en los que las condiciones ambientales dificultan la adquisición directa de nutrientes del suelo (Dhont et al., 2006; Tromp, 1983).

El impacto de esta limitación nutricional no solo restringe el crecimiento actual de la planta, sino que también puede influir en su capacidad para recuperarse y responder a futuros cambios ambientales, comprometiendo su salud y supervivencia a largo plazo (Gloser, 2005; Weyand M. & Schultz R., 2006).

7. Proteínas

Las proteínas de almacenamiento vegetativo representan los principales compuestos empleados para almacenar nitrógeno. Las proteínas se sintetizan generalmente desde finales del verano hasta la senescencia de las hojas (Millard & Grelet, 2010; Valenzuela-Núñez et al., 2011).

El proceso de almacenamiento de nitrógeno en forma de proteínas demanda la utilización de recursos de carbono, necesarios para proveer tanto una estructura de carbono como una fuente de energía (Wang & Faust, 1987). Las proteínas de almacenamiento son aquellas que se generan utilizando recursos que podrían ser destinados tanto al fomento del crecimiento como a futuros procesos de descomposición para respaldar el crecimiento posterior (Chapin et al., 1990), dichas proteínas pueden categorizarse como proteínas de almacenamiento si su producción y desintegración están dirigidas por la necesidad de almacenar reservas de nitrógeno, en contraposición a desempeñar una función enzimática, y si permanecen biológicamente inactivas durante el período en que se encuentran almacenadas (Staswick, 1994).

Durante el ciclo estacional de los árboles, las secciones más jóvenes, como las raíces (medianas y finas), ramas y los anillos más recientes, son los

compartimentos predominantes para el almacenamiento de nitrógeno (Bazot et al., 2013). En este proceso de almacenamiento y redistribución, las proteínas presentes en las hojas se hidrolizan, dando lugar a aminoácidos libres que son transportados a través del floema hacia los tejidos de reserva, donde se transforman en proteínas de reserva (Marafon et al., 2016; Sauter & Neumann, 1994). En la temporada primaveral, se inicia una removilización casi completa de las proteínas de reserva vegetativa antes del brote (Langheinrich & Tischner, 1991) estas proteínas representan solo una pequeña fracción (5%) del nitrógeno total removilizado (mientras que el 55% proviene de la fracción no proteica), estudios como el de Gomez & Faurobert, (2002) sugieren que, si bien tienen un papel cualitativo en lugar de cuantitativo, desempeñan una función significativa para iniciar y reactivar el crecimiento en la temporada de primavera.

Las proteínas, son elementos vitales del protoplasma, se destacan por su complejidad y composición nitrogenada, presentando una variabilidad notable en sus formas, propiedades superficiales, dimensiones y funciones que, a pesar de estas diferencias, comparten la característica fundamental de estar compuestas por aminoácidos, otorgándoles propiedades ácidas, básicas y coloidales (Ortiz Sánchez et al., 2015) del mismo modo Melo & Cuamatzi, (2009) reporta que los aminoácidos representan los componentes primordiales de las proteínas, siendo estas biomoléculas indispensables para los organismos vivos, al igual que los carbohidratos, lípidos, vitaminas y ácidos nucleicos. La nutrición nitrogenada representa un factor crucial en el desarrollo vegetal, ya que va más allá de simplemente influir en el crecimiento de las plantas, extendiendo su impacto hacia la optimización de procesos fisiológicos vinculados estrechamente con la resistencia al estrés (Oliet et al., 2013; Villar-Salvador et al., 2012).

El Nitrógeno, al ser un nutriente esencial para la síntesis de proteínas y otras moléculas vitales, desempeña un papel fundamental en la respuesta de las plantas frente a situaciones de estrés (Barrera et al., 2019). La disponibilidad adecuada de nitrógeno no solo impulsa el crecimiento y desarrollo vegetal, sino

que también fortalece la capacidad de las plantas para hacer frente a condiciones ambientales adversas, al influir en la producción de compuestos relacionados con la respuesta antioxidante, la regulación osmótica y la biosíntesis de metabolitos secundarios, todos ellos cruciales para enfrentar el estrés abiótico y biótico (Lamers et al., 2020).

Las plantas han desarrollado estrategias para tolerar y resistir el estrés ambiental, activando respuestas regulatorias que restauran la homeostasis celular o reducen los efectos negativos (Mickelbart et al., 2015), estas condiciones estresantes provocan diversas reacciones en las plantas, como la supresión del crecimiento de estructuras aéreas para favorecer la elongación de las raíces, cambios en el metabolismo del carbono (Xiong & Zhu, 2002), disminución en la producción de polen viable (Alqudah et al., 2011) y posibles disfunciones fenológicas que pueden desincronizar el desarrollo floral con la presencia de polinizadores (B. Dawson & Spannagle, 2009; I. K. Dawson et al., 2011).

Estos mecanismos adaptativos y de defensa contra el estrés ambiental en las plantas involucran una amplia diversidad de compuestos químicos que regulan transportadores, reacciones bioquímicas y la expresión génica, como explican (Tuteja & Sopory, 2008), las plantas, se han enfrentado a una diversidad de factores ambientales como la intensidad lumínica, altas temperaturas, salinidad, sequía, disponibilidad de nutrientes, ozono y estrés anaeróbico, entre algunos otros y han tenido que evolucionar a sistemas altamente eficientes de señalización a nivel de membrana como respuesta a su condición sésil (Koyro et al., 2012; Suzuki et al., 2014).

El perfil de proteínas se ha establecido como un componente esencial en la investigación del estrés abiótico en las plantas, como lo mencionan Bohnert et al. (2006) y Upendra & Dagla (2016) en sus respectivos estudios, además, se ha observado una correlación directa entre una mayor resistencia invernal y la presencia elevada de un grupo específico de proteínas solubles en la corteza de

algunas especies como *Malus domestica* (Cyr et al., 1989; Kang & Titus, 1987), esta acumulación de proteínas solubles ha sido asociada con la tolerancia a la congelación, demostrando la relación entre la cantidad de estas proteínas y la resistencia frente a condiciones climáticas extremas (Buchner et al., 2011; Dhont et al., 2006). Del mismo modo, ante niveles severos de sequía, las plantas despliegan mecanismos defensivos para proteger los tejidos contra el daño celular, principalmente a través de la acción de solutos y proteínas protectores, revelando estrategias adaptativas frente a condiciones ambientales heterogéneas (Alqudah et al., 2011; Brunner et al., 2015; Tuberosa, 2012).

8. Factores ambientales

Las plantas, siendo organismos sésiles que dependen de la luz solar para obtener energía, tienen la notable capacidad de transformar esta luz en energía química a través de la fotosíntesis, generando carbohidratos (Torres García et al., 2018).

Giacomelli et al., (2018) menciona que a diferencia de los animales que pueden migrar hacia lugares más propicios cuando enfrentan condiciones adversas, las plantas han evolucionado para modificar eventos específicos de su desarrollo en respuesta a cambios ambientales, optimizando así la utilización de los nutrientes disponibles, esta capacidad adaptativa les permite ajustarse a variaciones en su entorno sin necesidad de movimiento físico, utilizando estrategias internas para sobrevivir y prosperar.

El estrés abiótico, conformado por factores ambientales que perturban los procesos fisiológicos y metabólicos de las plantas (Taiz & Zeiger, 2006), se ha identificado como la causa principal de la pérdida de más del 50 % de los principales cultivos agrícolas (Boyer, 1980) y de la disminución en el crecimiento, desarrollo y rendimiento vegetal, afectando extensamente más del 95 % de las áreas de cultivo (Sah et al., 2016). Esta situación se ve exacerbada por el cambio climático, que incide en la frecuencia de incendios, aumentos rápidos de

temperatura y perturbaciones en los patrones de precipitación (Giacomelli et al., 2018), las condiciones de estrés ejercen un impacto significativo en el crecimiento, desarrollo y reproducción de las plantas, como se ha evidenciado en investigaciones como las de Cherbuy et al., (2001) además, algunos estudios concluyen que los cambios ambientales pueden estimular el crecimiento y la productividad de los bosques (Dong et al., 2012), existen factores bióticos y abióticos, así como antropológicos que generan estrés en las plantas, a nivel global, alrededor del 22 % de los suelos agrícolas exhiben altos niveles de salinidad, aunado a lo anterior las áreas con escasez de agua continúan en aumento (Boyer, 1980).

El cambio climático, por otro lado, ha provocado un desajuste entre las plantas y los climas a los que se adaptaron a lo largo de un extenso proceso evolutivo (Saenz-Romero et al., 2012), los árboles tienen una vida útil prolongada que limita su capacidad de adaptación rápida a los cambios ambientales, los ecosistemas forestales son especialmente susceptibles a los impactos del cambio climático (Sellin et al., 2017). Los cambios ambientales influyen en el crecimiento de los árboles, retrasándolo o acelerándolo, como en el aumento de la mortalidad, dependiendo de las condiciones específicas (Sellin et al., 2017), este estrés ambiental se ve agravado por fluctuaciones extremas de temperatura, la presencia de compuestos tóxicos en el suelo, ya sean de origen natural o antropogénico, y el daño mecánico ocasionado por fenómenos climáticos diversos (Giacomelli et al., 2018).

Las plantas se enfrentan al desafío de desarrollar mecanismos defensivos frente a los cambios climáticos (Gillooly et al., 2001), siendo crucial para los científicos el comprender y anticipar las implicaciones de estos cambios en los ecosistemas (Allen et al., 2010; Bonan, 2008), no obstante, mejorar la eficiencia en el uso del nitrógeno constituye un desafío significativo en la agricultura actual, investigar los mecanismos de captación, almacenamiento y reciclaje del nitrógeno se vuelve cada vez más vital, junto con comprender cómo estos procesos interactúan con

la regulación del desarrollo y la defensa de las plantas contra el estrés (Winter et al., 2015)

8.1 Temperatura

La adaptación de las plantas a condiciones variables de temperatura es fundamental, ya que pocos entornos mantienen una temperatura constante dentro de los rangos óptimos para sus funciones vitales (aproximadamente 5-25 °C) (Chaves-Barrantes & Gutiérrez-Soto, 2016). Esta variabilidad térmica, influenciada por factores geográficos, ciclos diurnos y estacionales, desencadena una respuesta amplia en las plantas, manifestando una notable plasticidad estructural y fisiológica para ajustarse a distintos rangos térmicos (Larcher, 1980).

La mayoría de las especies de plantas son sensibles a los extremos de temperatura, siendo vulnerables a daños tanto en condiciones de frío intenso, como a altas temperaturas que excedan sus límites definidos (Cabrera, 2002; Chaves-Barrantes & Gutiérrez-Soto, 2016). Por ejemplo, en plantas tropicales se presentan daños a temperaturas inferiores a los 10 ° C (conocido como "chilling injury"), mientras que la mayoría enfrenta problemas cuando las temperaturas alcanzan entre 30 y 40 °C, incluso aumentos moderados en la temperatura, de 30 a 35 ° C, pueden afectar los órganos reproductivos de diversos cultivos esenciales como el trigo, maíz, arroz, maní y tomate (Chaves-Barrantes & Gutiérrez-Soto, 2016), a pesar de estas respuestas conocidas, los mecanismos moleculares de percepción de la temperatura por parte de las plantas, así como la identificación y función precisa de posibles termo-sensores, continúan siendo en gran medida un misterio (Samach & Wigge, 2005).

El aumento de las temperaturas tiene un impacto significativo en las plantas, provocando una serie de cambios anatómicos, morfológicos y funcionales similares a los causados por el estrés hídrico (Wang et al., 2018), estos cambios incluyen la reducción del tamaño celular, menor conductancia estomática con el cierre de estomas, alteraciones en la permeabilidad de las membranas, y un

aumento en la densidad de estomas, tricomas y vasos del xilema. En conjunto, estos efectos resultan en un crecimiento deficiente y una menor productividad en las plantas (Wahid, 2007).

Las membranas celulares constituyen uno de los primeros blancos de este estrés térmico (Wang et al., 2011). El incremento de temperatura produce una desnaturalización de proteínas en las plantas, la síntesis de la mayoría de proteínas se inhibe debido a las altas temperaturas, provocando la pérdida de su estructura y función (Savchenko et al., 2002).

En respuesta a esta situación, las plantas activan un conjunto de proteínas denominadas "proteínas de choque térmico" (HSPs), estas HSPs, como la Hsp100, Hsp90, Hsp70 y Hsp60, actúan como chaperonas moleculares, las cuales estabilizan enzimas, preservan la estructura de proteínas y protegen el aparato fotosintético y la integridad de las membranas (Porch & Hall, 2013), interviniendo también para mantener separadas las proteínas desnaturalizadas, marcándolas para su destrucción o facilitando su reconfiguración luego del estrés térmico (Porch & Hall, 2013), las HSPs, asociadas con diversas estructuras celulares como la pared celular, los ribosomas, las mitocondrias y los cloroplastos, previenen la agregación de proteínas, permitiendo su replegamiento funcional incluso después de ser desnaturalizadas por el estrés térmico y es vital su rápida inducción y síntesis intensa para mantener la funcionalidad celular durante episodios de altas temperaturas (Cardozo & Quiriban, 2014).

El estrés térmico impacta negativamente en la actividad fotosintética al dañar componentes esenciales de múltiples procesos metabólicos, provocando una reconfiguración metabólica en los cloroplastos, incluyendo la degradación de la clorofila, la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y la activación de defensas antioxidantes (Song et al., 2018), por consiguiente, la síntesis de HSPs juega un papel crucial en la creación de termotolerancia a corto plazo (Vierling, 1991), estudios recientes han identificado factores de transcripción que regulan

la expresión de numerosos genes responsivos al estrés por altas temperaturas (Sato et al., 2014).

8.2 Humedad relativa

El ambiente que rodea a las plantas desencadena una danza compleja que moldea su funcionamiento interno y su adaptación al entorno, el incremento en la humedad del aire desempeña un rol crucial al reducir la diferencia de presión de vapor de agua entre el interior de la hoja y la atmósfera, un impulsor fundamental de la transpiración vegetal (Sellin et al., 2017), esta disminución en el déficit de vapor conlleva inevitablemente a una reducción en la tasa de transpiración de la hoja (Hölscher et al., 2005).

La importancia de este fenómeno no se limita solo al rendimiento de las plantas; tiene un impacto trascendental en los ecosistemas forestales ya que la disminución en la transpiración del dosel vegetal no solo preserva las reservas de agua en el suelo, sino que también altera la actividad microbiana y ejerce influencia en la dinámica del agua, carbono y nutrientes en estos ecosistemas (Hansen et al., 2013).

El estudio de Sellin et al., (2017) revelan que la densidad media del flujo de la savia disminuye significativamente en condiciones de alta humedad relativa; En respuesta a largos periodos de humedad atmosférica, los árboles tienden a redistribuir su inversión en tejido vegetal, disminuyendo la proporción de tejido fotosintético (hojas) en favor del tejido conductor del agua (albura) en los tallos, este cambio podría generar mayores costos de mantenimiento para la respiración celular, determinados por el volumen de células del parénquima vivo, y reducir los recursos disponibles para el proceso de crecimiento (Spicer & Holbrook, 2007), la temperatura y la humedad relativa emergen como actores fundamentales en la fisiología vegetal, impactando directamente en su rendimiento y calidad (Rodríguez-Yzquierdo et al., 2021).

La transpiración foliar no solo promueve el crecimiento de la planta y facilita la movilización de nutrientes, sino que también el déficit de presión de vapor (DPV) actúa como un indicador crucial que regula este proceso. Un DPV alto acelera la transpiración y aumenta la movilización de nutrientes a través del xilema, mientras que un DPV bajo disminuye este proceso de transporte (Briet et al., 2019).

Estas interacciones complejas entre la humedad del aire, la transpiración y el intercambio de nutrientes en las plantas son esenciales para comprender cómo los ecosistemas se adaptan y responden a los cambios ambientales (Taiz & Zeiger, 2006).

Entender estos mecanismos es fundamental para enfrentar los desafíos de conservación y gestión sostenible de los recursos naturales en nuestros bosques y entornos naturales. (Varela, 2010).

8.3 Irradiación

La radiación solar desempeña un papel fundamental en la vida del planeta al influir significativamente en los ecosistemas terrestres y acuáticos, este fenómeno regula procesos fotobiológicos vitales como la fotosíntesis, el fotoperíodo y los fototropismos, al tiempo que ejerce su influencia sobre factores ambientales clave como la temperatura, la humedad y los ciclos naturales diarios, anuales y hídricos (Gómez Aparicio et al., 2006). La luz solar posibilita la fotosíntesis en las plantas, permitiendo la síntesis de compuestos orgánicos vitales como azúcares simples, aminoácidos, ácidos nucleicos y lípidos, esenciales para su metabolismo primario (Almanza, 2004). Sin embargo, aunque esta fuente de energía es crucial para el desarrollo de la vida, puede transformarse de ser un factor determinante en niveles bajos a convertirse en un factor estresante cuando su intensidad es excesiva (Gómez-Aparicio et al., 2006).

Las altas intensidades y variaciones en la composición espectral de la radiación pueden tener impactos significativos en los organismos, especialmente en las

plantas, que, al ser incapaces de desplazarse, se ven obligadas a adaptarse a dichos cambios (Carrasco-Ríos, 2009). Esta adaptación se vuelve crucial ya que, niveles excesivos de radiación pueden ser perjudiciales para las plantas, llegando a dañar su sistema fotosintético hasta el punto de inducir la fotooxidación de las clorofilas (Jones, 1992).

Existen cuatro procesos primordiales en los cuales la radiación desempeña un papel crucial para el desarrollo de la vida vegetal descritos por Varela (2010) :

- 1) La fotosíntesis implica el uso de una parte de la radiación captada por las plantas para sintetizar compuestos de carbono con alta energía química. Este proceso es característico de las plantas y constituye la principal fuente de entrada de energía disponible en la biosfera.
- 2) Los flujos térmicos representan la principal forma de intercambio energético entre las plantas y la atmósfera. La radiación solar es la fuente principal de energía para las plantas. Gran parte de esta energía se convierte en calor, lo que da lugar a varios intercambios y procesos, como la transpiración. Esta conversión térmica afecta la temperatura de las hojas y, por lo tanto, las tasas de los procesos metabólicos y su equilibrio.
- 3) La fotomorfogénesis es crucial para regular el crecimiento y desarrollo de las plantas, especialmente a través de la composición lumínica y el incremento en la distribución de radiación de longitud de onda corta.
- 4) La mutagénesis involucra una gran cantidad de radiación altamente energética, como los rayos ultravioleta, radiación X y gamma, que tienen el potencial de dañar las células vivas y afectar la configuración del ADN, causando cambios genéticos.

La radiación solar resulta beneficiosa para las plantas al dirigir y estar vinculada a procesos metabólicos esenciales para su existencia, la mayor parte de la

radiación que llega a los órganos vegetales se emite de nuevo en forma de radiación infrarroja, mientras que otra porción se disipa a través de la conducción, convección y la evaporación de agua que ocurre durante la transpiración (Colavita, 2021).

Una fracción mínima de la radiación se almacena como variaciones de temperatura en los órganos de las plantas, principalmente en el agua presente en los mismos organelos. Además, una parte específica del espectro electromagnético es absorbida por pigmentos moleculares que se activan, con una parte de la energía de activación acumulada como energía química para la fotosíntesis, mientras que el exceso se disipa como fluorescencia, fosforescencia, calor o se transfiere a otros pigmentos (Taiz & Zeiger, 2006). No obstante, en algunas situaciones, especialmente bajo condiciones radiación alta, la planta puede no ser capaz de disipar toda esa energía absorbida y en tales circunstancias, el exceso de energía puede actuar como un catalizador para reacciones metabólicas que producen radicales libres, como peróxidos y otras especies reactivas de oxígeno. (Ritchie, 2006).

Cuando la radiación incidente alcanza niveles elevados y los mecanismos de regulación no pueden disiparla eficientemente, se genera un exceso de energía de excitación que provoca un calentamiento excesivo en el órgano vegetal (Colavita, 2021). Este exceso de energía de excitación activa al máximo las moléculas de clorofila y aumenta la producción de electrones mediante la oxidación del agua, lo que eleva los niveles de H_2O_2 (Foyer & Shigeoka, 2011), la cantidad de este exceso de energía de excitación que experimenta la planta está influenciada por factores ambientales y de desarrollo que determinan la energía necesaria para los procesos celulares.

Cuando la radiación solar excede el nivel máximo característico para cada planta, pueden ocurrir efectos adversos conocidos como "estrés fotooxidativo" (Muñoz & Munné-Bosch, 2018), el exceso de energía de excitación puede ser

desencadenado por condiciones como enfermedades, limitaciones en el estado hídrico y nutricional, así como cambios abruptos en la temperatura. Incluso niveles de iluminación que normalmente no serían problemáticos bajo condiciones adecuadas pueden contribuir al estrés fotooxidativo (Demmig Adams & Adams, 1992).

El fenómeno conocido como "estrés fotooxidativo", descrito por P. Muñoz & Munné-Bosch (2018), engloba los perjuicios a nivel celular ocasionados por un exceso de radiación solar, incluyendo rayos UV, IR y luz visible, que generan un aumento en la energía de excitación. El desequilibrio electrónico en las moléculas y el aumento de temperatura en los órganos vegetales expuestos tienen un impacto directo en la salud de la planta, (Almanza, 2004). Por otra parte, la porción de alta energía del espectro UV-B ocasiona principalmente mutaciones irremediables en el material genético vegetal (Azcón Bieto & Talón, 2013)

La exposición a la luz UV-B conlleva la dimerización de las bases de timina, daños en el ADN y la destrucción de la proteína D1 del fotosistema II, además de incrementar la pérdida de electrolitos debido a la peroxidación de lípidos, este tipo de radiación también puede reducir las defensas antioxidantes del organismo, lo que contribuye a los efectos destructivos de la radiación UV mediante la generación directa o indirecta de especies reactivas de oxígeno (EROs) (Schrader et al., 2008; Walter Heldt, 2005).

9. Plasticidad fenotípica

La plasticidad se define como la capacidad inherente de un genotipo o población para manifestar una diversidad de fenotipos en reacción a variaciones ambientales, se refleja en ajustes morfológicos y fisiológicos, siendo la plasticidad fenotípica la habilidad de los organismos para generar distintos rasgos según las condiciones del entorno, implicando cambios fenotípicos impulsados por factores ambientales (Hernández-Verdugo et al., 2015)

La plasticidad fenotípica se puede manifestar en rasgos específicos en respuesta a condiciones ambientales particulares o heterogéneas (Vega Pino, 2023), los cambios se pueden exponer en la morfología, fisiología, desarrollo, distribución de biomasa y comportamiento de los seres vivos (Ovalle Arguello et al., 2022), las respuestas flexibles de las plantas ante la variabilidad ambiental les permiten adaptarse y tener un mejor aprovechamiento de los recursos limitados para sobrevivir (León de La Rocha et al., 2023).

9.1 Tipos de plasticidad fenotípica

9.1.1 Plasticidad fisiológica

La plasticidad fenotípica se observa a través de cambios en la morfología, distribución de biomasa o comportamiento, todos fundamentados en procesos fisiológicos subyacentes. Por lo tanto, puede considerarse un fenómeno de naturaleza fisiológica fisiológico (Zeballos Bravo Byron et al., 2022). Los ajustes fisiológicos, que pueden ocurrir en cualquier etapa del desarrollo del organismo, son mayormente reversibles y se interpretan como aclimatación, siendo la base esencial de la homeostasis a nivel individual. En esencia, la plasticidad fenotípica describe un estado fisiológico modificado del organismo en respuesta a un entorno variable (Ayelen Galizia, 2022).

9.1.2 Plasticidad de asignación de biomasa

La asignación de biomasa se refiere a la manera en que la planta distribuye los recursos disponibles (tales como carbohidratos, proteínas, nutrientes y agua) entre sus diferentes partes, y cómo controla la acumulación de materia seca, esto implica una interacción compleja de factores internos, genéticos y ambientales que regulan su crecimiento (Carranca et al., 2018b).

La distribución de biomasa en una planta es cambiante y se encuentra ligada

medida que ésta crece, siendo influenciada por la deriva ontogénica, una interdependencia entre el desarrollo de la planta y la variación en la proporción de biomasa en sus diferentes estructuras, dicha relación explica la flexibilidad observada en los patrones de asignación de biomasa, resultado de la capacidad de la planta para ajustar su crecimiento, lo que genera una aparente adaptabilidad en estos atributos (Wright et al., 2002).

La capacidad de las plantas para adaptar la distribución de su biomasa les permite asignar proporciones variables de esta biomasa a distintas partes de su estructura, como hojas, raíces y órganos receptores de luz (Bernacchi et al., 2000). Al ajustar la biomasa, las plantas pueden mejorar su acceso a recursos específicos, como nutrientes, luz o agua, especialmente en entornos donde estos recursos son escasos (Rundel et al., 2019), por ejemplo, cuando el agua es escasa, las plantas dirigirán más biomasa hacia sus raíces para maximizar la absorción de este recurso (Martín-Gómez et al., 2017). Esto genera una dinámica donde el crecimiento de las partes aéreas afecta el desarrollo de las subterráneas y viceversa (Ryser & Eek, 2000). Sin embargo, esta capacidad de adaptación varía entre diferentes especies de plantas (Crick & Grime, 1987)

9.1.3 Plasticidad morfológica

Las plantas tienen la capacidad de modificar su estructura morfológica en respuesta a cambios en la disponibilidad de recursos ambientales, ajustando el tamaño, número o forma de sus partes para lograr compensar de alguna forma todas aquellas carencias que el ambiente les ha impuesto, alguno de los cambios que se pueden presentar son, por ejemplo, la disminución de la biomasa total o el crecimiento reducido (Villar-Salvador et al., 2015), de esta manera, características como el área foliar y la longitud de las raíces, responsables de la captación de recursos aéreos y del suelo respectivamente, muestran plasticidad fenotípica, permitiendo una mejor explotación y optimización de los recursos disponibles (Toca et al., 2018). Cuando las plantas se enfrentan a una escasez de

luz, adaptan su estructura reduciendo la cantidad de hojas y aumentando el tamaño de cada una para maximizar la superficie de captación de luz (Sultan, 2003).

En condiciones de estrés por falta de agua, se observa una reducción en el área foliar específica, lo que provoca un aumento en el grosor de las hojas (Landete Tormo et al., 2018), logrando una mayor concentración de células del mesófilo, lo que resulta crucial para llevar a cabo la fotosíntesis, siendo esta capacidad de adaptación de las plantas es una de las respuestas plásticas más reconocidas (Liñan Vigo, 2018).

Para las raíces, la respuesta en sus ajustes morfológicos se evidencia por un aumento en la longitud de las raíces cuando hay escasez de agua o nutrientes disponibles (Barrios Torres, 2020). Otra característica adaptable de las raíces es su longitud específica, que es la cantidad de raíz producida por cada unidad de tejido invertido, este valor tiende a incrementarse en situaciones de escasez de recursos como el agua y los nutrientes (Robinson et al., 2010).

Este aumento sugiere una reducción en el grosor de la raíz para lograr prolongarla, durante este proceso, la inversión de la masa de la planta se enfoca en alargar la raíz sin aumentar su grosor, lo que conlleva a una mayor superficie de absorción por cada gramo de tejido invertido (Martínez-Moreno et al., 2020), no obstante, cada una de estas reacciones cambiarán según la especie (Medina Leyva et al., 2023), ya que algunas incrementan la longitud específica de la raíz en condiciones de abundancia de agua (Bell & Sultan, 1999), fenómeno que también se asocia con la formación de tejido aerífero (Matesanz et al., 2019).

Finalmente, cada planta adaptará la distribución de sus estructuras (ramas o raíces) para priorizar las áreas con mayor disponibilidad de recursos (Ovalle Arguello et al., 2022), cuando se trata del suelo, aumentarán la cantidad de raíces sin necesariamente alargarlas, sino incrementando la densidad de tejidos; por lo

tanto, la longitud específica de la raíz se utiliza como una medida para estimar esta capacidad (Nicoglou, 2015). Algunas plantas extenderán sus raíces hacia capas más superficiales del suelo, donde el oxígeno está disponible y es esencial para su crecimiento continuo o para capturar nutrientes o agua en áreas específicas del suelo con altas concentraciones de estos recursos (Avendaño et al., 2018).

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio tuvo una duración de un año de enero a diciembre de 2022. Las variables analizadas fueron temperatura, humedad relativa e irradiación solar. El sitio de muestreo fue el ejido Jagüey de Ferniza al sur del municipio de Saltillo Coahuila (longitud: - 101°02' 17', latitud: 25°14'47''), donde fueron seleccionados cinco individuos de ambas especies de manera sistemática acorde al diámetro del tronco (± 60 cm). Se extrajeron muestras mensualmente de la raíz y del tronco a una altura de 0 m y 1.3 m.

Procesamiento de las muestras

Las muestras fueron lavadas con agua corriente para eliminarles la suciedad y una vez limpias se colocaron en bolsas de aluminio previamente perforadas, para posteriormente almacenarse en una hielera en donde se les aplicó nitrógeno líquido, realizándose movimientos suaves en forma circular para distribuirlo de manera homogénea en todas las muestras siguiendo la metodología descrita por Núñez Colima (2021).

Deshidratado de muestras

Las muestras se sometieron a un proceso de deshidratación en una estufa de secado (Novatech HS45-AIA) a 50 °C durante una semana, después de este tiempo se realizó una molienda de todas las muestras con ayuda de un molino (SV-MO-100T) y la materia molida fue almacenada en contenedores plásticos previamente etiquetados.

Análisis de proteínas totales solubles (PTS)

Las muestras se analizaron mediante el método Bradford (1976). Se pesaron 10 mg de materia seca en una balanza analítica (Adventurer™ Pro), las muestras se añadían en microtubos de 2 mL a los cuales también se les depositaba una perlitita de vidrio y se les agregó 2 mL de la solución de extracción (KH_2PO_4 , Na_2HPO_4 y polivinilpirrolidona) a cada uno de los microtubos, posterior a eso las muestras fueron agitadas en un vortex durante 10 min y se centrifugaron por un tiempo de 15 min a 10,000 rpm. Se vertieron 500 μL de esta solución en celdillas de plástico y se le agregaron también 500 μL del reactivo Bradford (The Quick Start Protein Assay®). Las celdillas con la solución se agitaron y se dejaron reposar durante cinco minutos para posteriormente registrar en un espectrofotómetro UV sensible (JENWAY 6320D) a una absorbancia de 595 nm.

Datos climáticos

Los datos climáticos se obtuvieron de la Red Universitaria de Observatorios Atmosféricos (RUOA) de Saltillo Coahuila, México.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se realizó la prueba de Kolmogórov-Smirnov y Shapiro-Wilk con la finalidad de observar si los datos cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Si los datos no cumplían con los criterios de normalidad fue necesario realizar una transformación por el método de función inversa para lograr una distribución normal. Una vez cumpliendo con los supuestos anteriormente mencionados, la comparación de las concentraciones de PTS de cada especie, fue evaluada mediante un análisis de modelo lineal general donde los principales factores incluidos en el modelo fueron mes, especie y altura.

Se realizó un análisis de regresión lineal múltiple para observar la influencia de las variables ambientales (temperatura, humedad relativa y radiación solar) sobre el cambio de concentración de proteínas totales solubles en la raíz y tronco (0 y 1.3 m) de ambos pinos (*P. pinceana* y *P. cembroides*). Todos los procedimientos estadísticos fueron realizados con el software SPSS 18, con un nivel de significancia de $\alpha \leq 0.05$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Resultados del modelo lineal general univariante

La concentración de PTS fue estadísticamente diferente ($F=39.179$, g.l.= 11, 1001 $P=0.000$), siendo el mes de mayo con el mayor registro de concentración de PTS para *P. pinceana* 7.02 ± 0.31 mg gMS⁻¹ y el menor fue junio (6.33 ± 0.43 mg gMS⁻¹); para *P. cembroides* el mes de julio tuvo mayor registro de PTS (7.12 ± 0.44 mg gMS⁻¹) y el menor fue junio (6.26 ± 0.42 mg gMS⁻¹) tal cómo se puede apreciar en el **Cuadro 4**.

Cuadro 4. Contenido de miligramos de proteína sobre gramos de materia seca (mg de proteína/g MS) en dos especies de *pinus* (*P. pinceana* y *P. cembroides*) evaluado durante los meses del año 2022

Mes	<i>Pinceana</i>	Mes	<i>Cembroides</i>	Mes	Total
Enero	6.53 ± 0.43 AB	Enero	6.45 ± 0.38 CD	Enero	6.49 ± 0.41 DE
Febrero	6.76 ± 0.37 AB	Febrero	6.85 ± 0.31 AB	Febrero	6.80 ± 0.34 BC
Marzo	7.01 ± 0.37 A	Marzo	6.94 ± 0.41 AB	Marzo	6.98 ± 0.39 AB
Abril	6.99 ± 0.27 A	Abril	6.58 ± 0.37 C	Abril	6.78 ± 0.38 C
Mayo	7.02 ± 0.31 A	Mayo	6.89 ± 0.35 AB	Mayo	6.95 ± 0.34 ABC
Junio	6.33 ± 0.43 B	Junio	6.26 ± 0.42 D	Junio	6.29 ± 0.42 F
Julio	6.94 ± 0.44 AB	Julio	7.12 ± 0.44 A	Julio	7.03 ± 0.45 A
Agosto	6.84 ± 0.42 AB	Agosto	7.07 ± 0.39 AB	Agosto	6.96 ± 0.42 ABC
Septiembre	6.39 ± 0.37 B	Septiembre	6.33 ± 0.41 CD	Septiembre	6.36 ± 0.39 EF
Octubre	6.83 ± 0.44 AB	Octubre	6.87 ± 0.41 B	Octubre	6.85 ± 0.43 ABC
Noviembre	6.53 ± 0.39 AB	Noviembre	6.53 ± 0.41 C	Noviembre	6.53 ± 0.40 DE
Diciembre	6.60 ± 0.38 AB	Diciembre	6.55 ± 0.34 C	Diciembre	6.58 ± 0.36 D

A,F= medias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente ($P \leq 0.05$).

Para las interacciones mes*especie ($F=3.971$ g.l.= 11, 1001, $P=.000$), mes*órgano ($F=1.904$ g.l.= 22, 1001, $P=.007$) y especie*órgano ($F=5.284$ g.l.= 2, 1001, $P=.005$) se encontró que existe diferencia estadística significativa tal como se puede apreciar en el **Cuadro 5**.

Cuadro 5. Resultado del modelo lineal general univariante

Origen	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Mes * Especie	6.510	11	.592	3.971	.000
Mes * Órgano	6.244	22	.284	1.904	.007
Especie * Órgano	1.575	2	.788	5.284	.005
Error	149.201	1001	.149		

Interacción mes*especie

En la **Figura 3** se puede observar la concentración de PTS en ambas especies durante el año 2022 teniendo aumentos y disminuciones de PTS en los mismos meses.

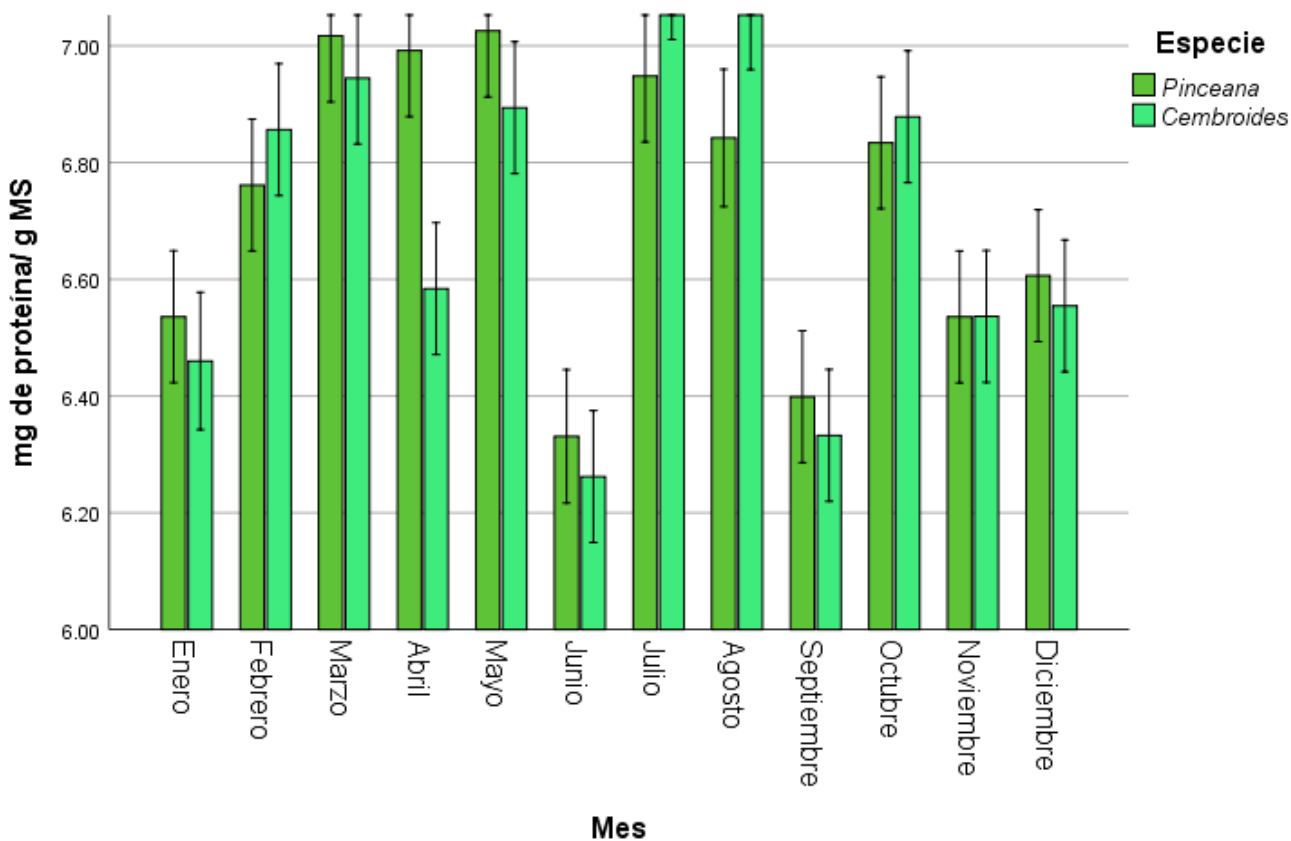


Figura 3. Concentración de PTS de mes por especie durante el ciclo anual 2022

En la **Figura 4** se puede observar el que el mayor y menor registro de PTS para *P. pinceana* fue durante mayo y junio respectivamente, pero para el caso de *P. cembroides* fue en julio y junio el mayor y menor registro de PTS.

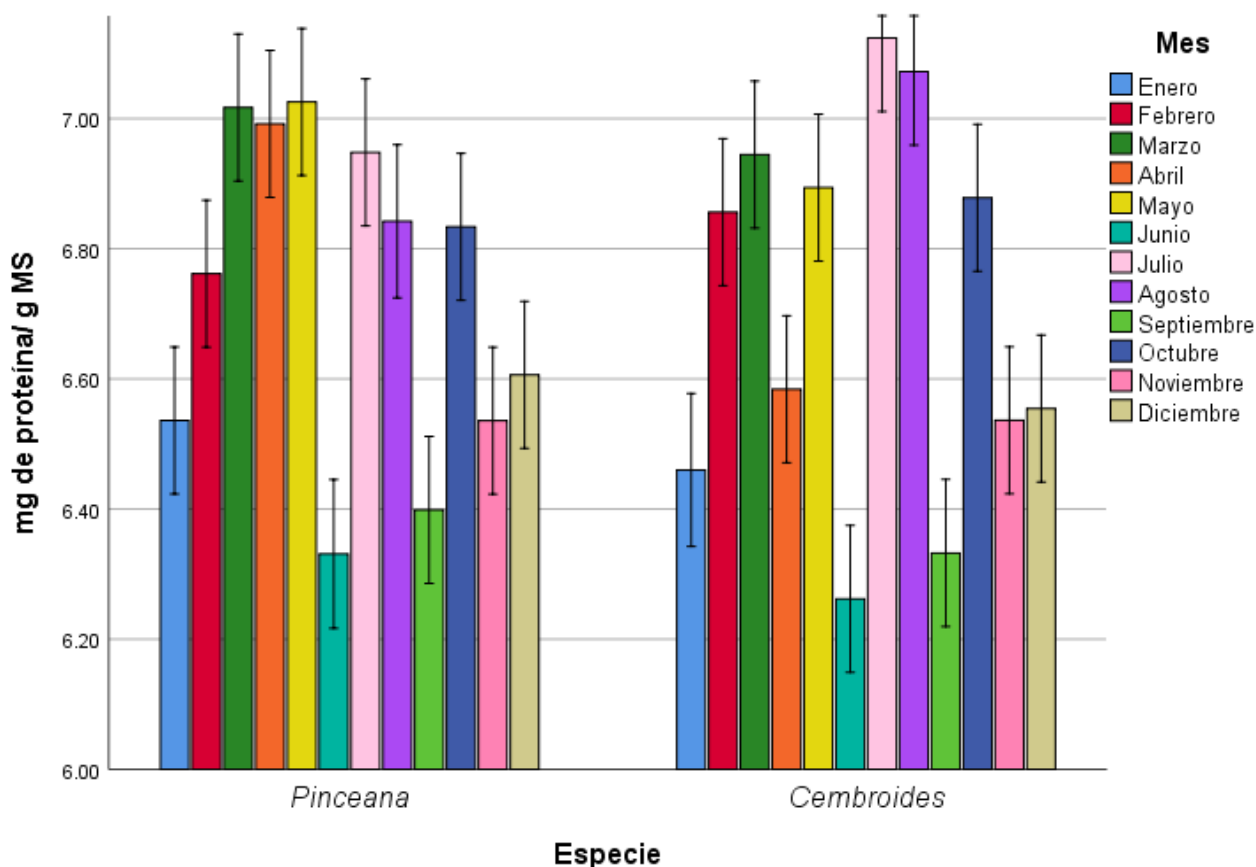


Figura 4. Concentración de PTS de especie por mes durante el ciclo anual 2022

Interacción especie*órgano

En la **Figura 5** se puede observar la concentración en cada órgano de cada especie evaluada, se puede notar que *P. cembroides* tuvo una mayor acumulación en la raíz, mientras que *P. pinceana* acumuló más PTS en el tronco a 1.3 m.

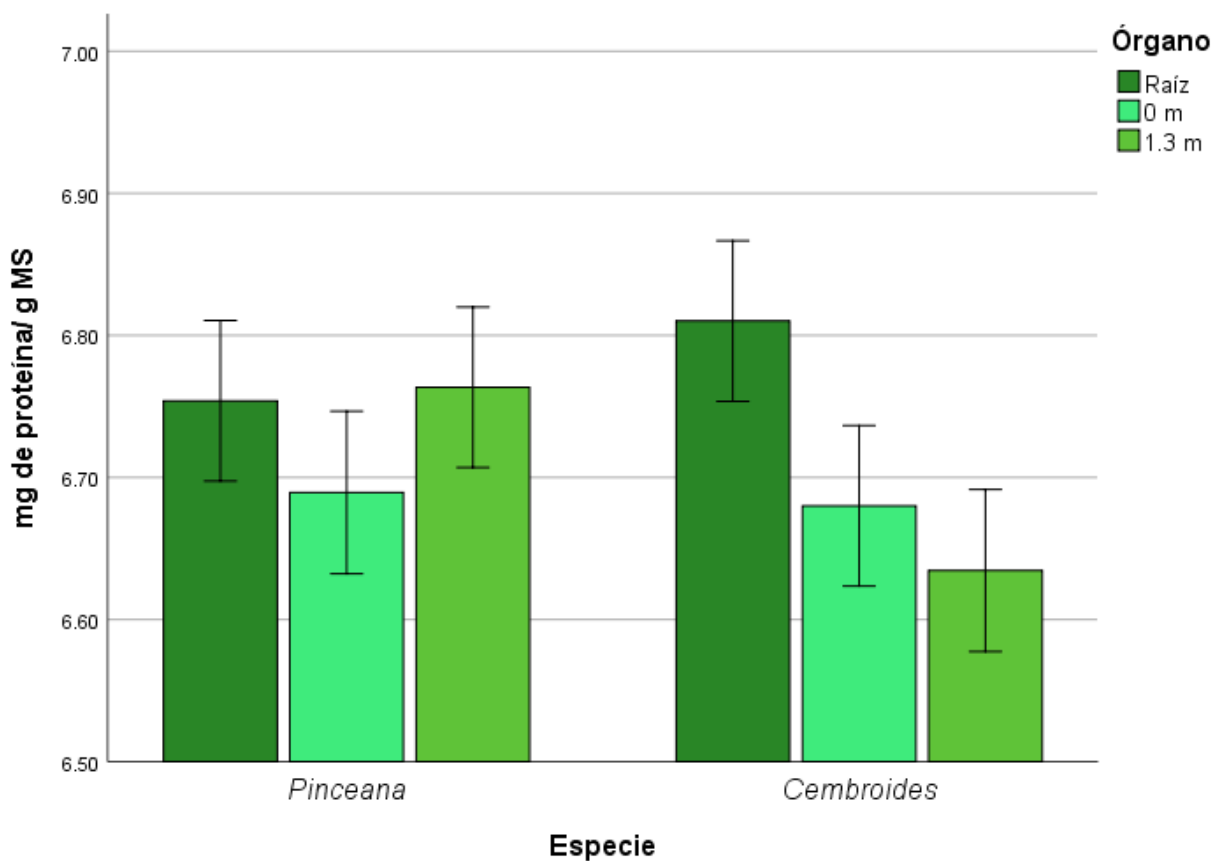


Figura 5. Concentración de PTS de especie por órgano durante el ciclo anual 2022

En la **Figura 6** se logra observar el patrón descendente en la concentración de PTS en *P. cembroides* mientras que *P. pinceana* tuvo un patrón asociado y su concentración en sus alturas fue más irregular.

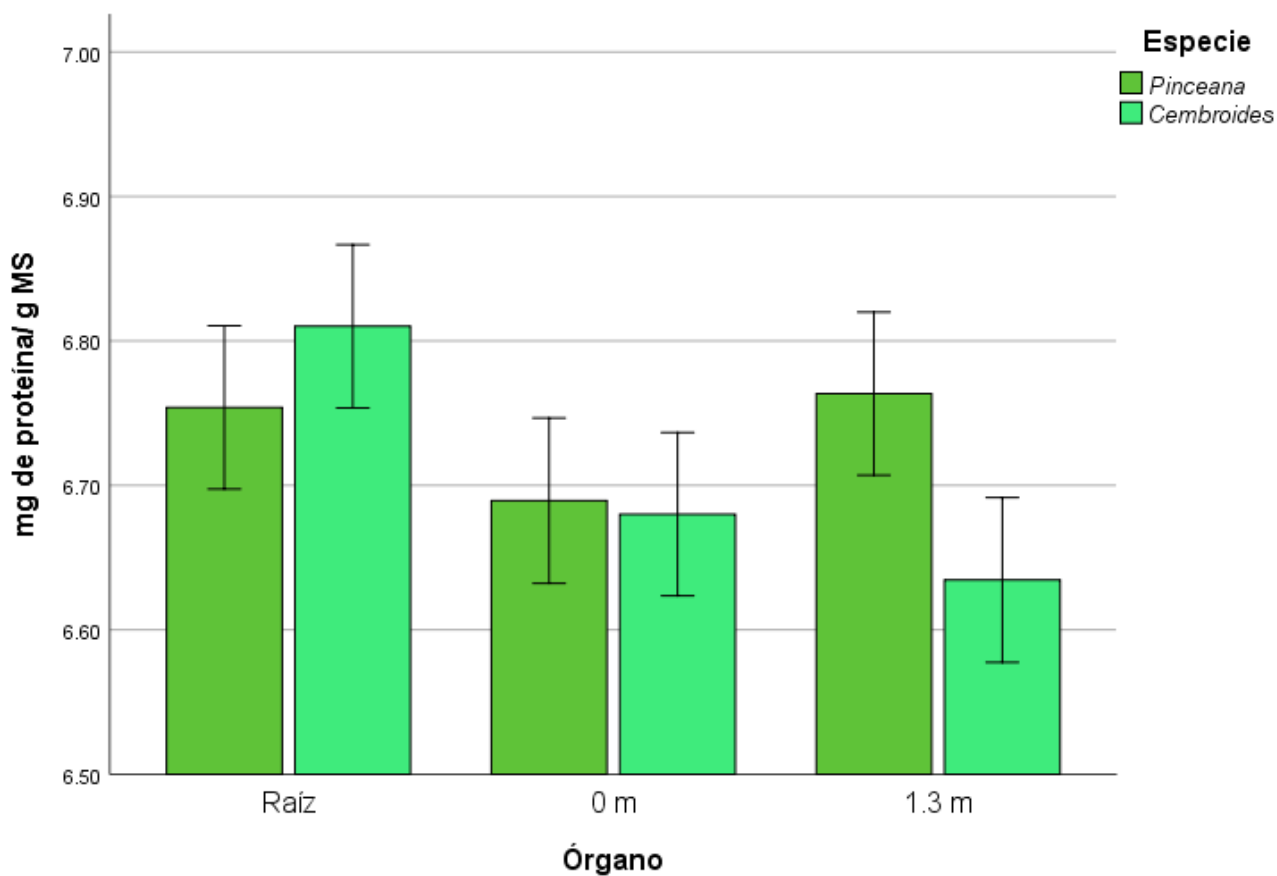


Figura 6. Concentración de PTS de órgano por especie durante el ciclo anual 2022

Interacción mes*órgano

En la **Figura 7** se muestra la concentración de PTS de ambos pinos durante el año 2022, de igual forma no se logra observar un patrón establecido y las concentraciones fueron distintas en cada altura y mes del año.

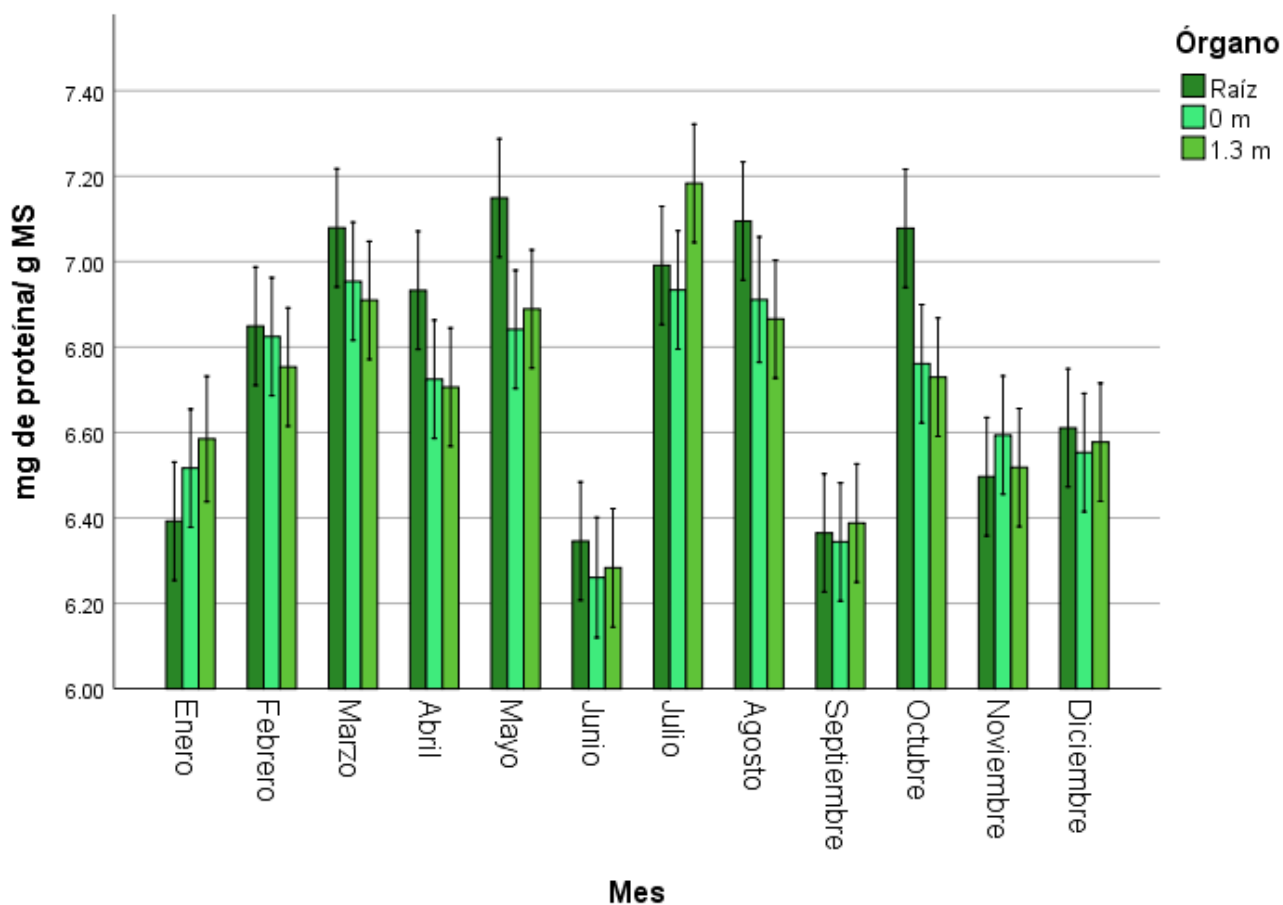


Figura 7. Concentración de PTS de mes por órgano durante el ciclo anual 2022

En la **Figura 8**, al igual que la figura anterior se presentan las concentraciones de PTS en cada altura en ambas especies en los diferentes meses del año en ambas y nuevamente podemos notar que no se aprecia ningún patrón ascendente o descendente en las concentraciones.

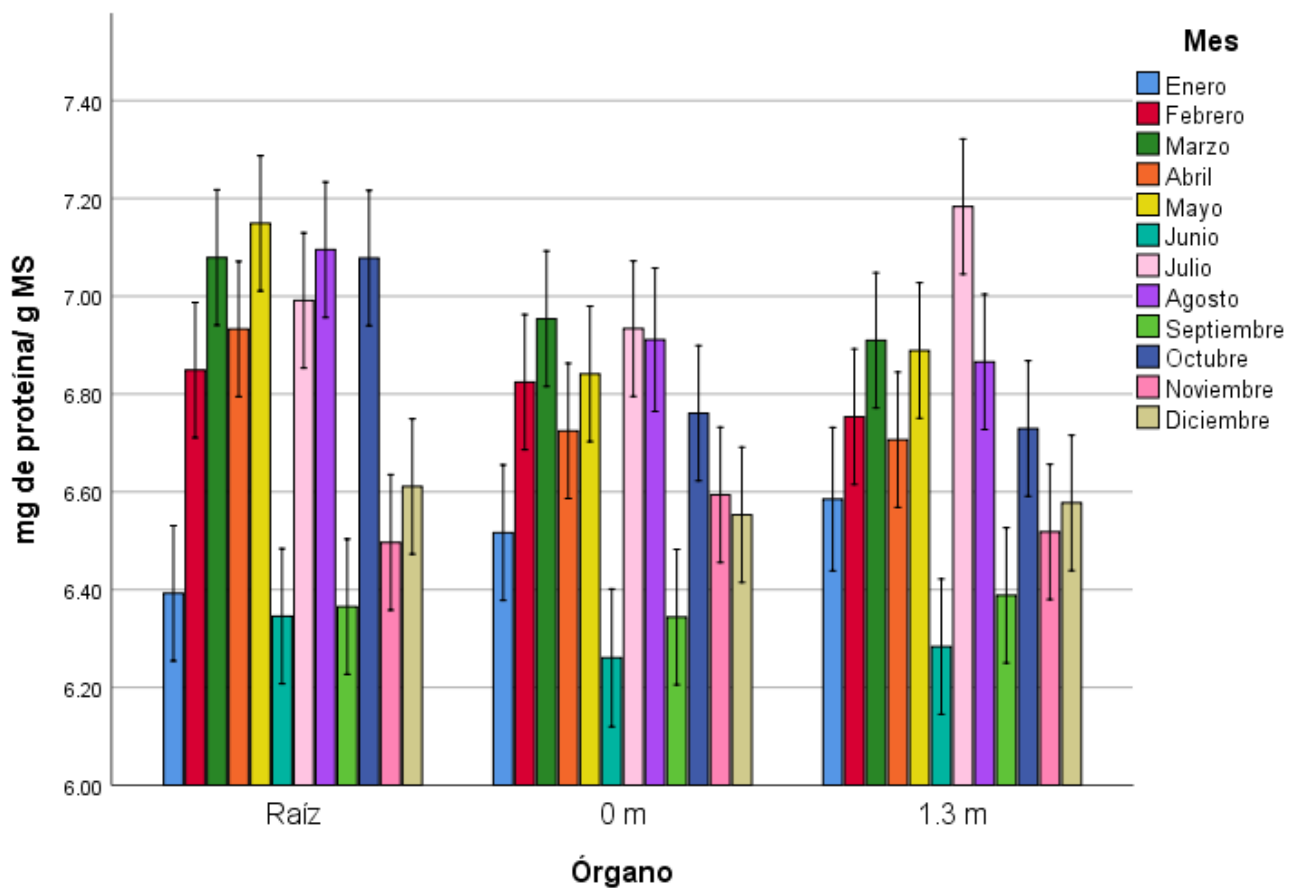


Figura 8. Concentración de PTS de órgano por mes durante el ciclo anual 2022

Resultados de las regresiones lineales múltiples

P. pinceana**Cuadro 6.** Resultados obtenidos en la regresión lineal múltiple de *P. pinceana* en raíz, 0 m y 1.3 m.

	Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación
Raíz	1	.386 ^a	.149	-.170	.160001637
0 m	1	.593 ^a	.352	.109	.369087957
1.3 m	1	.616 ^a	.379	.147	.094300053

Cuadro 7. Resultados del ANOVA en la regresión lineal múltiple de *P. pinceana* en raíz, 0 m y 1.3 m.

	Modelo		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Raíz	1	Regresión	.036	3	.012	.467	.713 ^b
		Residuo	.205	8	.026		
		Total	.241	11			
0 m	1	Regresión	.592	3	.197	1.449	.299 ^b
		Residuo	1.090	8	.136		
		Total	1.682	11			
1.3 m	1	Regresión	.043	3	.014	1.629	.258 ^b
		Residuo	.071	8	.009		
		Total	.115	11			

Cuadro 8. Coeficientes obtenidos en la regresión lineal múltiple de *P. pinceana* en raíz, 0 m y 1.3 m.

Modelo			Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados		t	Sig.
			B	Desv. Error	Beta			
Raíz	1	(Constante)	6.924	.364			19.040	.000
		Radiación_solar	.001	.002	.229		.312	.763
		Temperatura	-.006	.023	-.185		-.268	.796
		Humedad_relativa	-.004	.006	-.301		-.756	.471
0 m	1	(Constante)	8.053	.839			9.601	.000
		Temperatura	-.014	.054	-.159		-.264	.798
		Humedad_relativa	-.023	.014	-.579		-1.665	.134
		Radiación_solar	-.001	.004	-.099		-.155	.880
1.3 m	1	(Constante)	6.608	.214			30.834	.000
		Temperatura	.000	.014	-.018		-.030	.977
		Humedad_relativa	-.001	.003	-.128		-.377	.716
		Radiación_solar	.001	.001	.574		.917	.386

El resultado del análisis de regresión lineal múltiple de *P. pinceana* indicó que la temperatura, la irradiación y la humedad relativa no predicen ni influyen de manera significativa el contenido de proteínas totales solubles en la raíz y el tronco de *P. pinceana*: raíz ($F = .467$; g.l. = 11; $P = 0.713$; $R^2 = 0.149$), tronco 0 m ($F = 1.449$; g.l. = 11; $P = 0.299$; $R^2 = 0.352$) y tronco a 1.3 m ($F = 1.629$; g.l. = 11; $P = 0.258$; $R^2 = 0.379$). Las ecuaciones de regresión fueron las siguientes:

$$\text{Proteína raíz} = 6.924 + -.006 * TMM + -.004 * HR + .001 * RS$$

$$\text{Proteína 0 m} = 8.053 + -.014 * TMM + -.023 * HR + .001 * RS$$

$$\text{Proteína 1.3 m} = 6.608 + .000 * TMM + -.001 * HR + .001 * RS$$

donde TMM = temperatura media mensual (°C); HR = humedad relativa (%); RS = radiación solar (W/m²); Constante= 6.924; 8.053; 6,608. Ninguna de las tres variables analizadas se encuentra relacionadas con el cambio de concentración de proteínas totales solubles a lo largo del año para *P. pinceana*.

Comportamientos entre las variables abióticas (temperatura °C, humedad relativa % y radiación solar W/m^2) y la concentración de PTS en la raíz de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

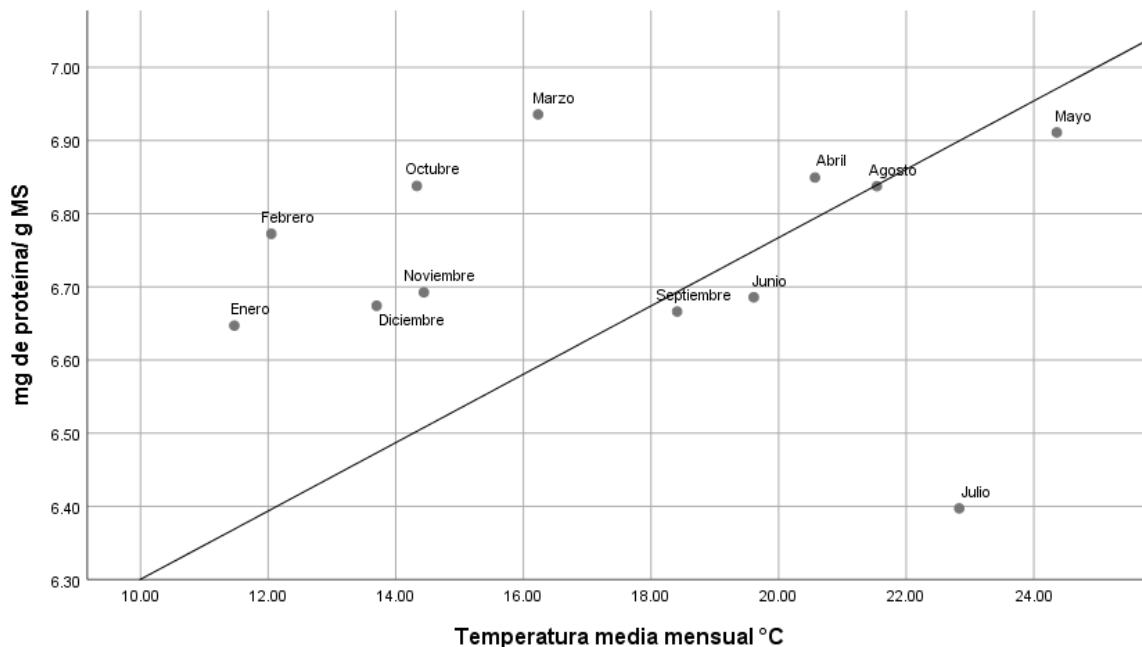


Figura 9. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en la raíz de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

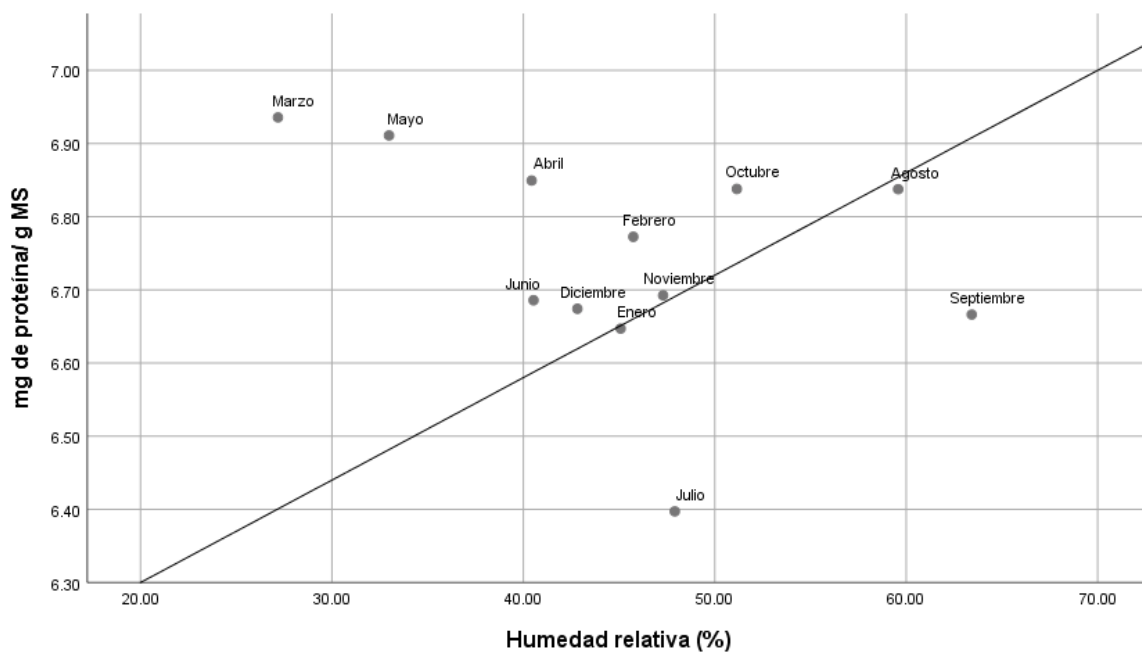


Figura 10. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en la raíz de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

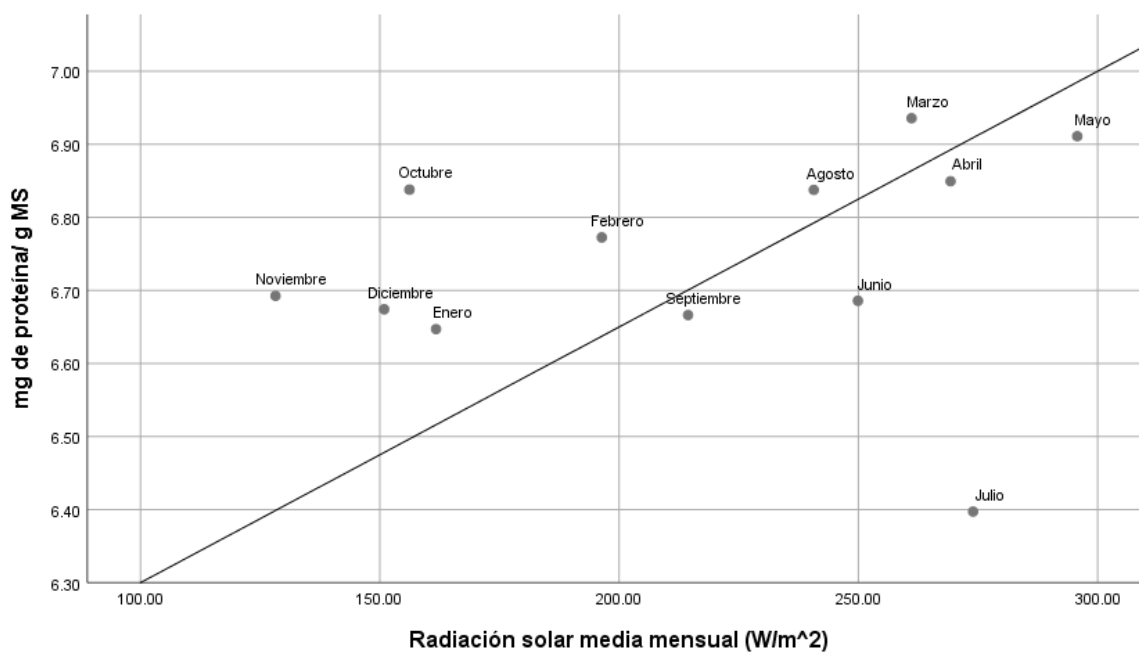


Figura 11. Comportamiento entre la radiación solar (W/m^2) y las proteínas totales solubles en la raíz de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

En las **Figuras 9 a 11** se puede observar la concentración de PTS de la raíz de *P. pinceana* en función de las variables abióticas, el resultado del coeficiente de determinación (R^2 : .149) indica que ninguna de las variables evaluadas (temperatura °C, humedad relativa % y radiación solar W/m^2) se encuentra relacionadas con los cambios y fluctuación de las PTS durante el año evaluado.

Comportamientos entre las variables abióticas (temperatura °C, humedad relativa % y radiación solar W/m^2) y la concentración de PTS en el tronco (0 m) de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

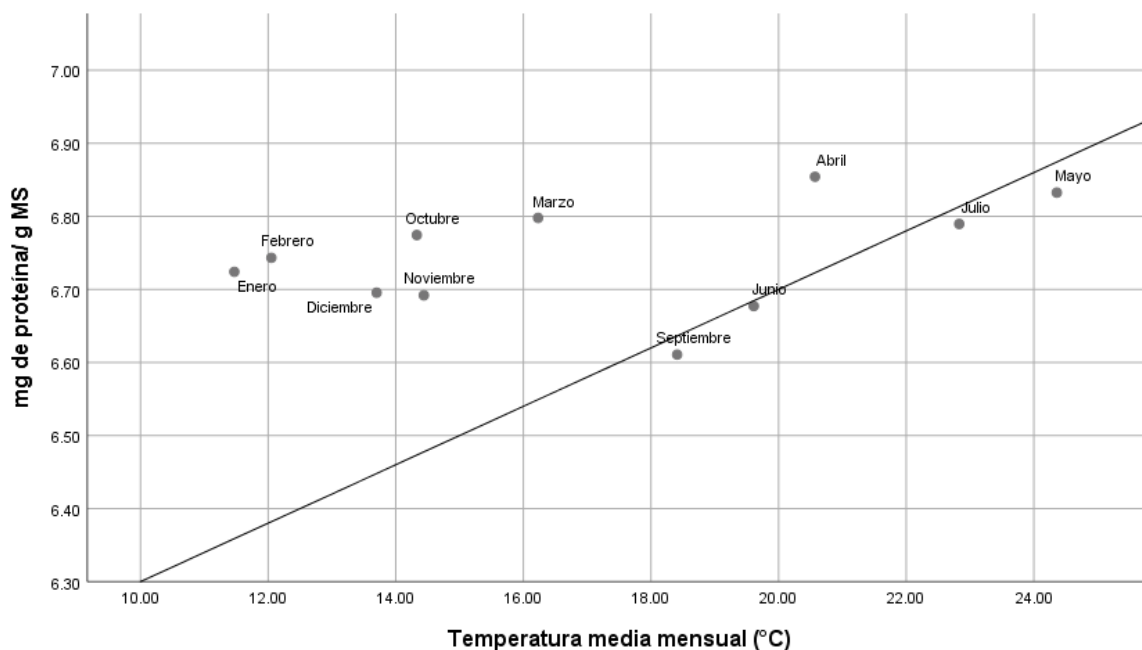


Figura 12. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

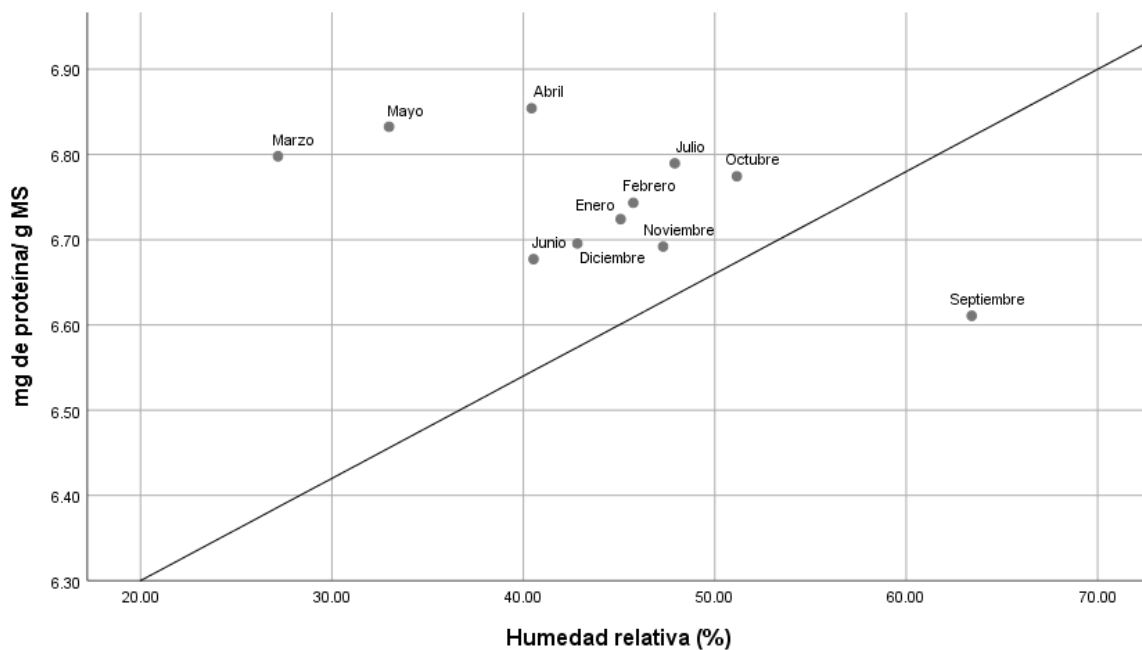


Figura 13. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

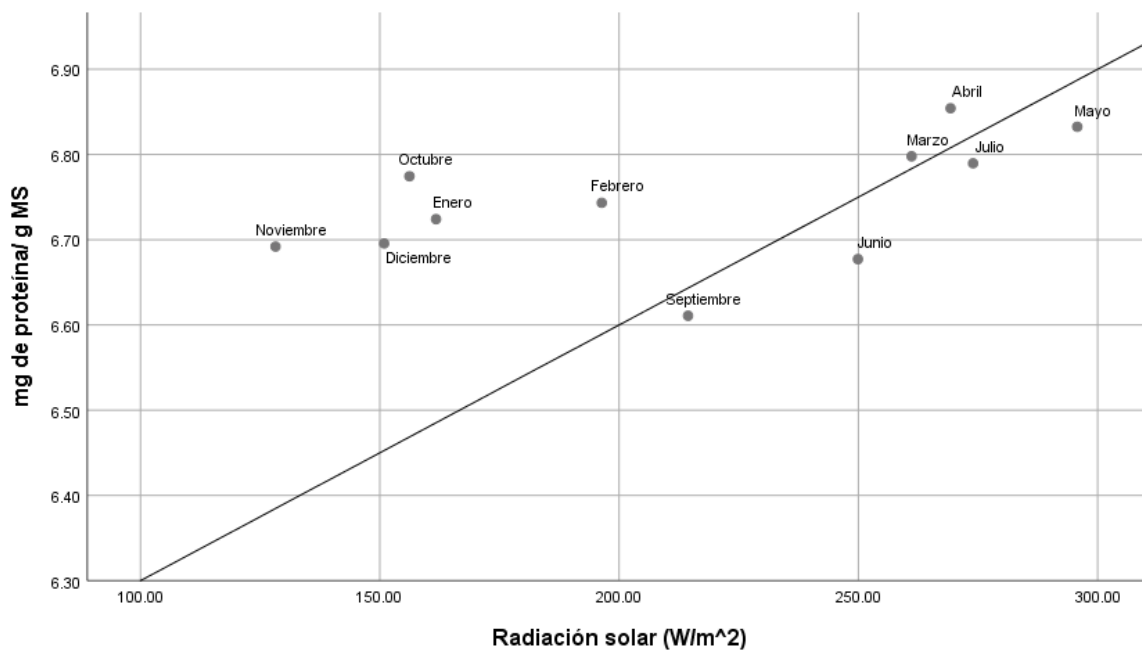


Figura 14. Comportamiento entre la radiación solar (W/m^2) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

En las **Figuras 12 a 14** se observa la concentración de PTS en el tronco a 0 m de *P. pinceana*, el coeficiente de determinación (R^2 : .352) demuestra que tampoco hubo una relación entre los cambios en la concentración de PTS y las variables abióticas.

Comportamientos entre las variables abióticas (temperatura °C, humedad relativa % y radiación solar W/m ²) y la concentración de PTS en el tronco (1.3 m) de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

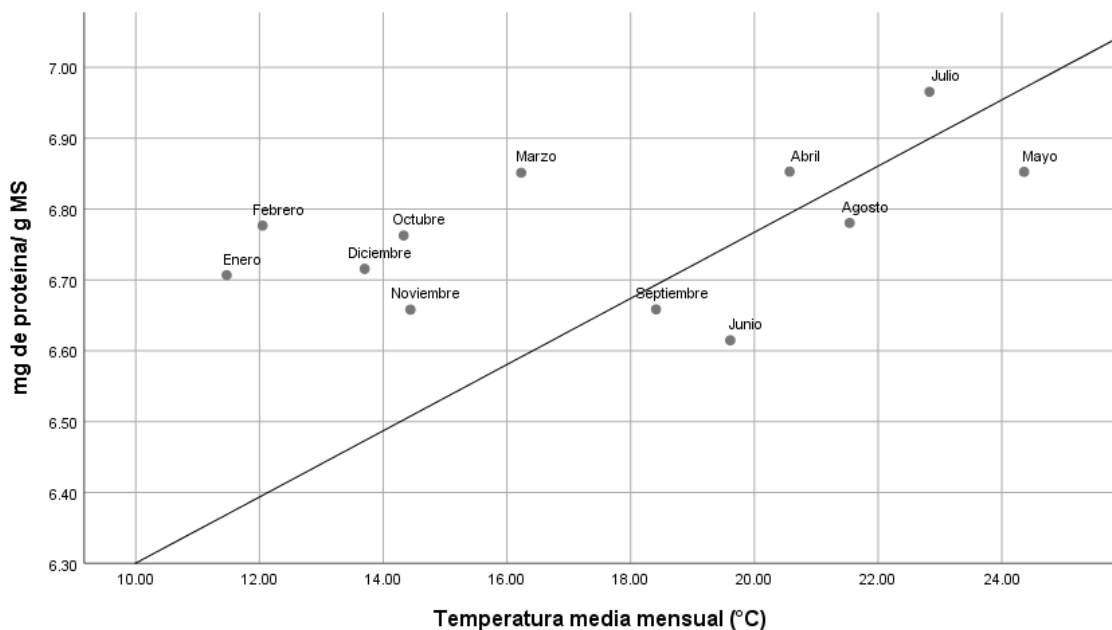


Figura 15. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

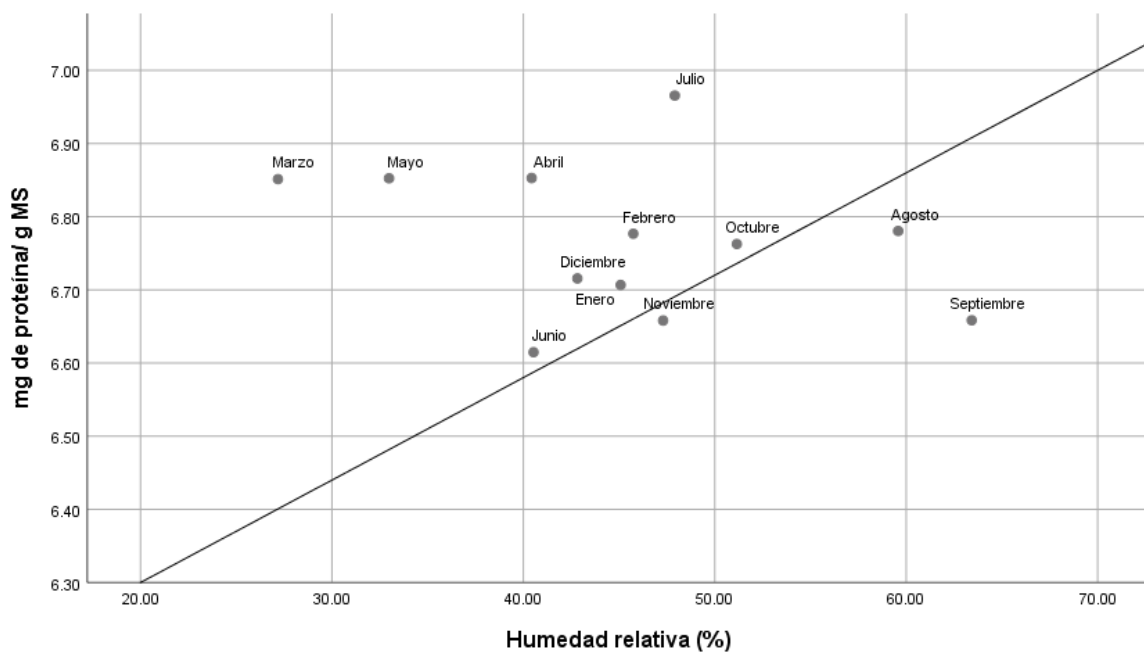


Figura 16. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

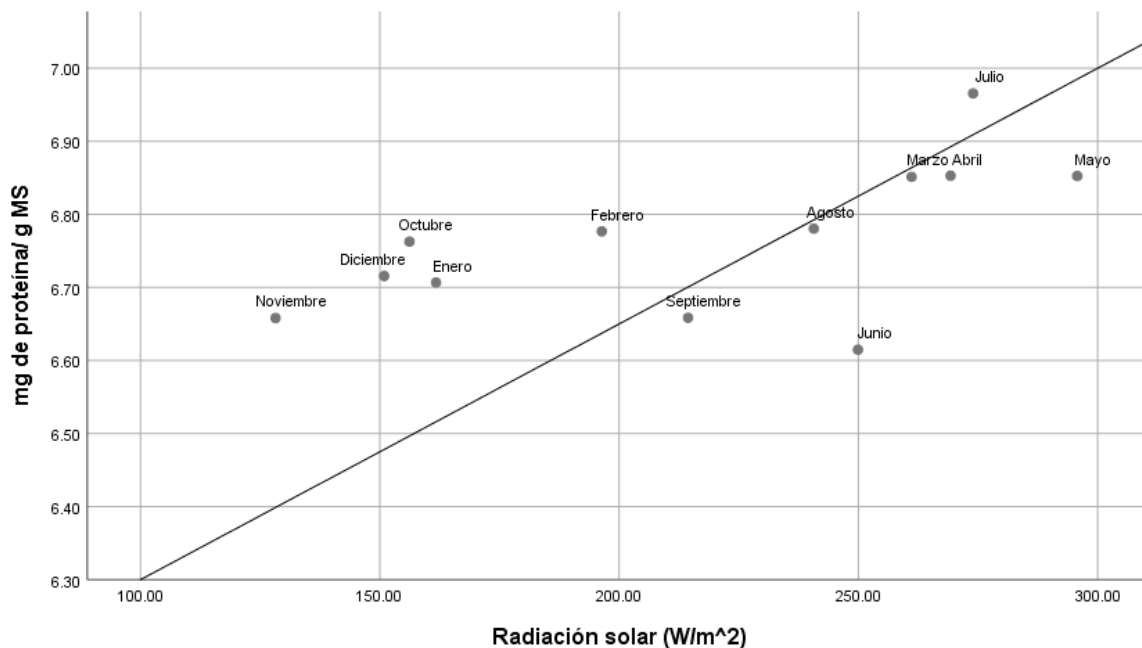


Figura 17. Comportamiento entre la radiación solar (W/m^2) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de *P. pinceana* durante un ciclo anual.

En las **Figuras 15 a 17** se muestra el comportamiento de las PTS en el tronco a 1.3 m de *P. pinceana*, según lo indica el resultado del coeficiente de determinación ($R^2: .379$), en esta altura tampoco se encontró una relación entre el contenido de PTS y las variables ambientales.

P. cembroides**Cuadro 9.** Resultados obtenidos en la regresión lineal múltiple de *P. cembroides* en raíz, 0 m y 1.3 m.

	Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación
Raíz	1	.659 ^a	.434	.222	.132485346
0 m	1	.469 ^a	.220	-.072	.461459224
1.3 m	1	.425 ^a	.181	-.126	.453442868

Cuadro 10. Resultados del ANOVA en la regresión lineal múltiple de *P. cembroides* en raíz, 0 m y 1.3 m.

	Modelo		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Raíz	1	Regresión	.108	3	.036	2.047	.186 ^b
		Residuo	.140	8	.018		
		Total	.248	11			
0 m	1	Regresión	.481	3	.160	.753	.551 ^b
		Residuo	1.704	8	.213		
		Total	2.185	11			
1.3 m	1	Regresión	.363	3	.121	.589	.639 ^b
		Residuo	1.645	8	.206		
		Total	2.008	11			

Cuadro 11. Coeficientes obtenidos en la regresión lineal múltiple de *P. cembroides* en raíz, 0 m y 1.3 m.

Modelo	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados			
	B	Desv. Error	Beta	t	Sig.	
Raíz 1	(Constante)	6.236	.301		20.711	.000
	Humedad_relativa	.005	.005	.327	1.007	.343
	Temperatura	.025	.019	.713	1.267	.241
	Radiación_solar	-.001	.002	-.221	-.370	.721
0 m 1	(Constante)	7.850	1.049		7.485	.000
	Temperatura	-.032	.068	-.309	-.467	.653
	Humedad_relativa	-.016	.017	-.355	-.931	.379
	Radiación_solar	.000	.006	-.019	-.027	.979
1.3 m 1	(Constante)	5.979	1.031		5.802	.000
	Temperatura	.058	.067	.591	.872	.409
	Humedad_relativa	-.002	.017	-.039	-.101	.922
	Radiación_solar	-.002	.005	-.212	-.295	.776

El resultado del análisis de regresión lineal múltiple de *P. cembroides* indicó que la temperatura, la irradiación y la humedad relativa no predicen ni influyen de manera significativa el contenido y comportamiento de las proteínas totales solubles en la raíz y el tronco de *P. cembroides*: raíz ($F = 2.047$; g.l. = 11; $P = 0.186$; $R^2 = 0.434$), tronco 0 m ($F = .753$; g.l. = 11; $P = 0.551$; $R^2 = 0.220$) y tronco a 1.3 m ($F = 0.589$; g.l. = 11; $P = 0.639$; $R^2 = 0.181$). Las ecuaciones de regresión fueron las siguientes:

$$\text{Proteína raíz} = 6.236 + .025 * TMM + -.005 * HR + -.001 * RS$$

$$\text{Proteína 0 m} = 7.850 + -.032 * TMM + -.016 * HR + .000 * RS$$

$$\text{Proteína 1.3 m} = 5.979 + .058 * TMM + -.002 * HR + -.002 * RS$$

donde TMM = temperatura media mensual (°C); HR = humedad relativa (%); RS = radiación solar (W/m^2); Constante = 6.236; 7.850; 5.979. Ninguna de las tres variables analizadas se encuentra relacionadas con el comportamiento y concentración de proteínas totales solubles a lo largo del año para *P. cembroides*.

Comportamientos entre las variables abióticas (temperatura °C, humedad relativa % y radiación solar W/m^2) y la concentración de PTS en la raíz de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

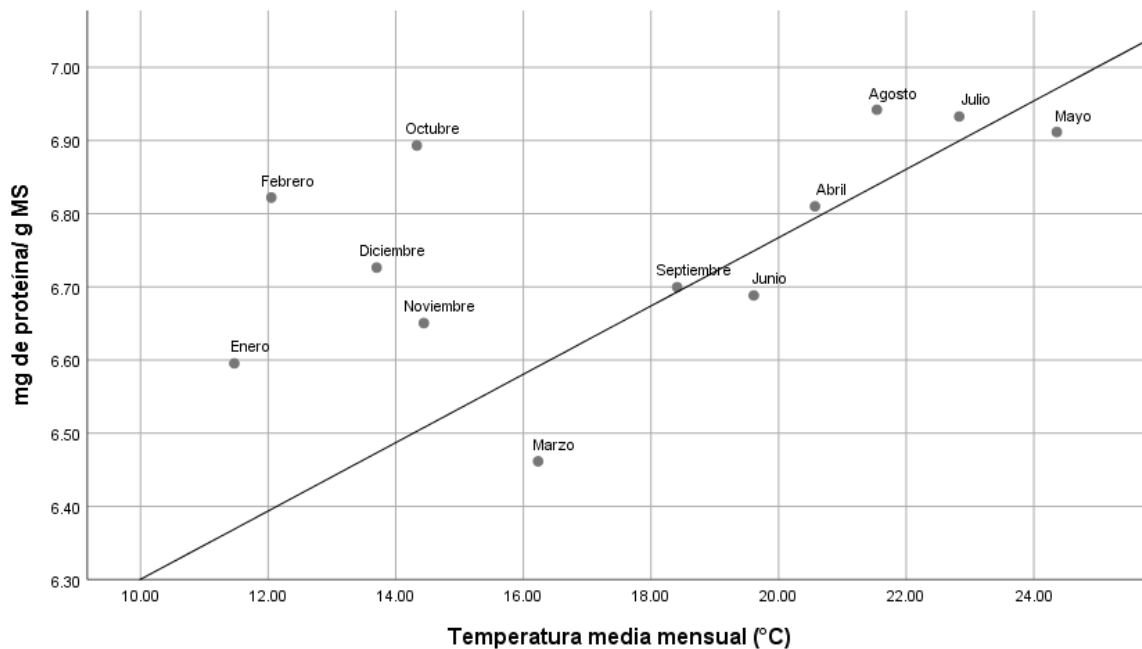


Figura 18. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en la raíz de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

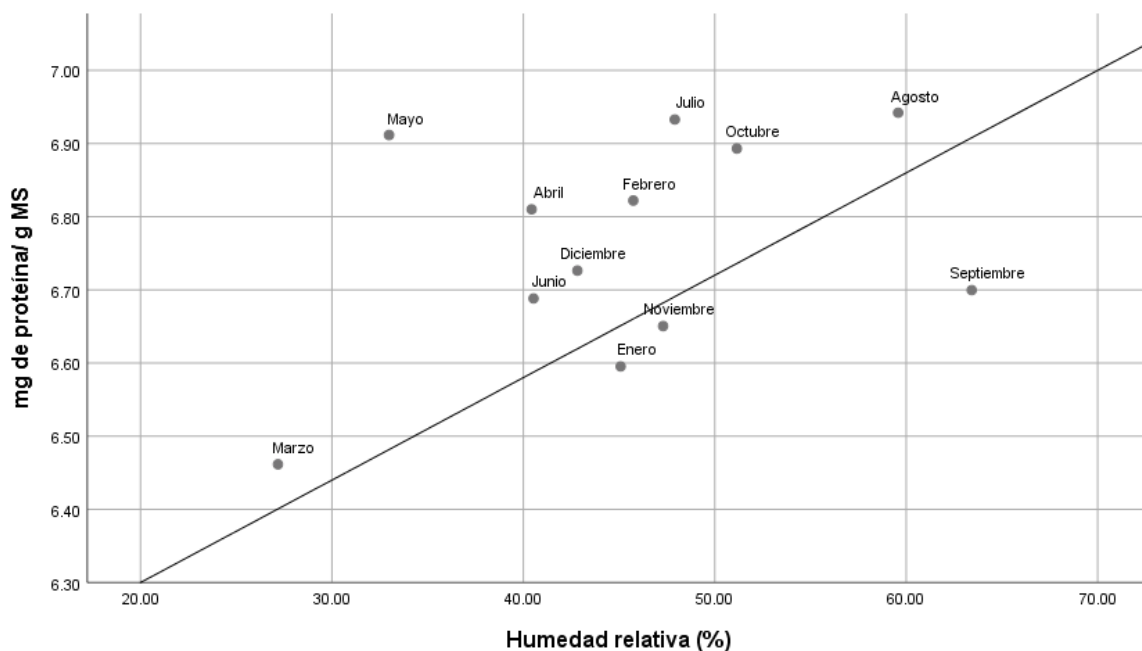


Figura 19. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en la raíz de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

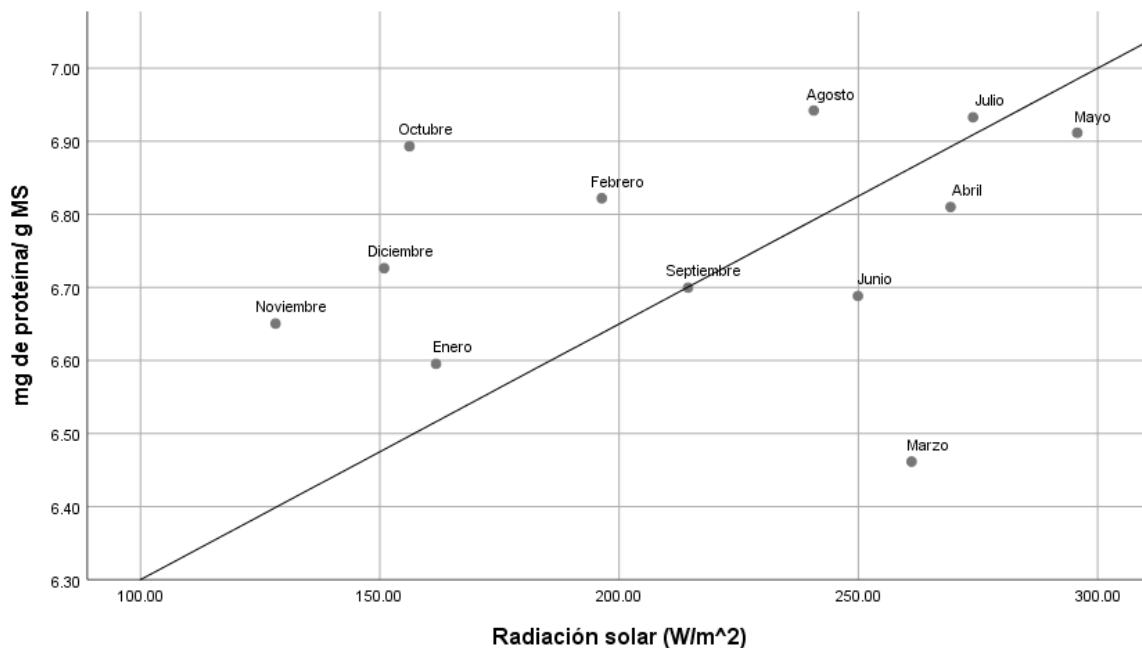


Figura 20. Comportamiento entre la radiación solar (W/m^2) y las proteínas totales solubles en la raíz de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

En las **Figuras 18 a 20** se presentan las diferentes concentraciones de PTS en la raíz de *P. cembroides*, el coeficiente de determinación (R^2 : .434) demuestra que ninguna de las variables se encuentra estrechamente asociadas al cambio en la concentración de PTS durante el año 2022.

Comportamientos entre las variables abióticas (temperatura °C, humedad relativa % y radiación solar W/m^2) y la concentración de PTS en el tronco (0 m) de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

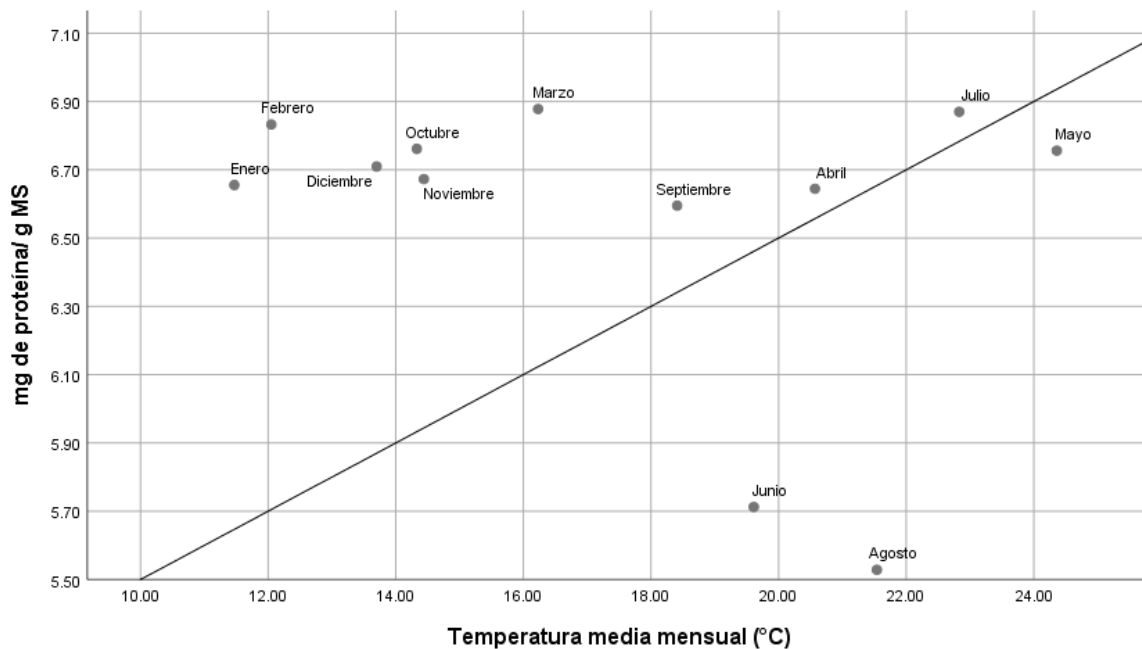


Figura 21. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

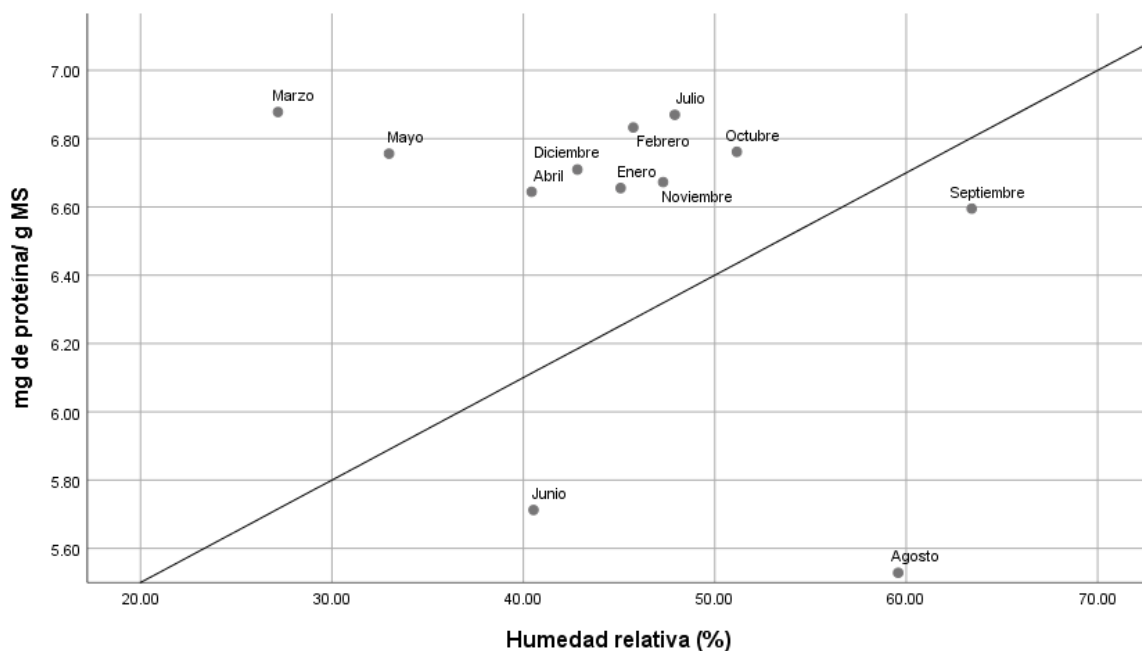


Figura 22. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

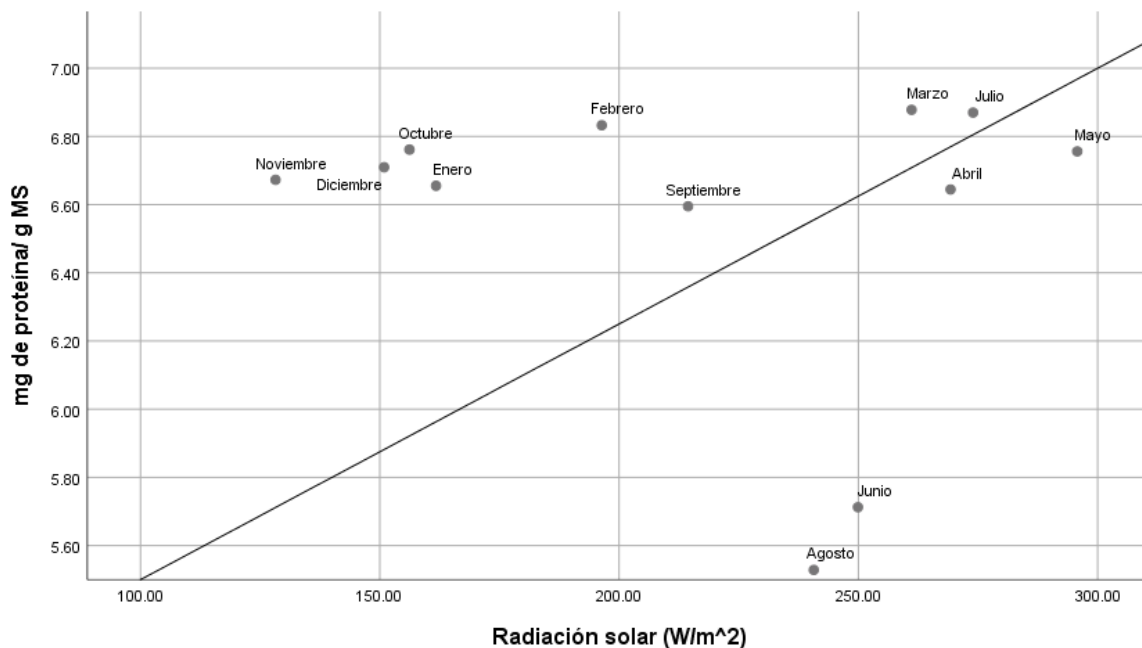


Figura 23. Comportamiento entre radiación solar (W/m²) y las proteínas totales solubles en el tronco (0 m) de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

En las **Figuras 21 a 23** se logran apreciar las concentraciones de PTS en el tronco a 0 m de *P. cembroides*, al igual que en la raíz, el coeficiente de determinación (R^2 : .220) indicó que en esta altura evaluada tampoco se encontró una relación entre las variables abióticas y la concentración de PTS.

Comportamientos entre las variables abióticas (temperatura °C, humedad relativa % y radiación solar W/m ^2) y la concentración de PTS en el tronco (1.3 m) de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

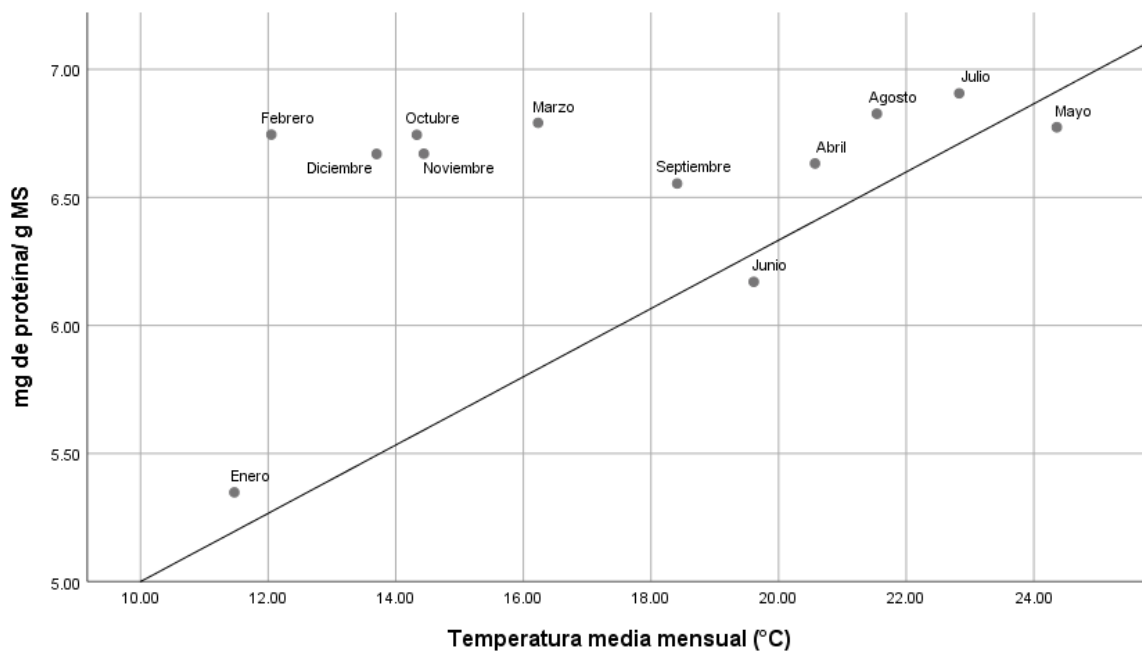


Figura 24. Comportamiento entre la temperatura (°C) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

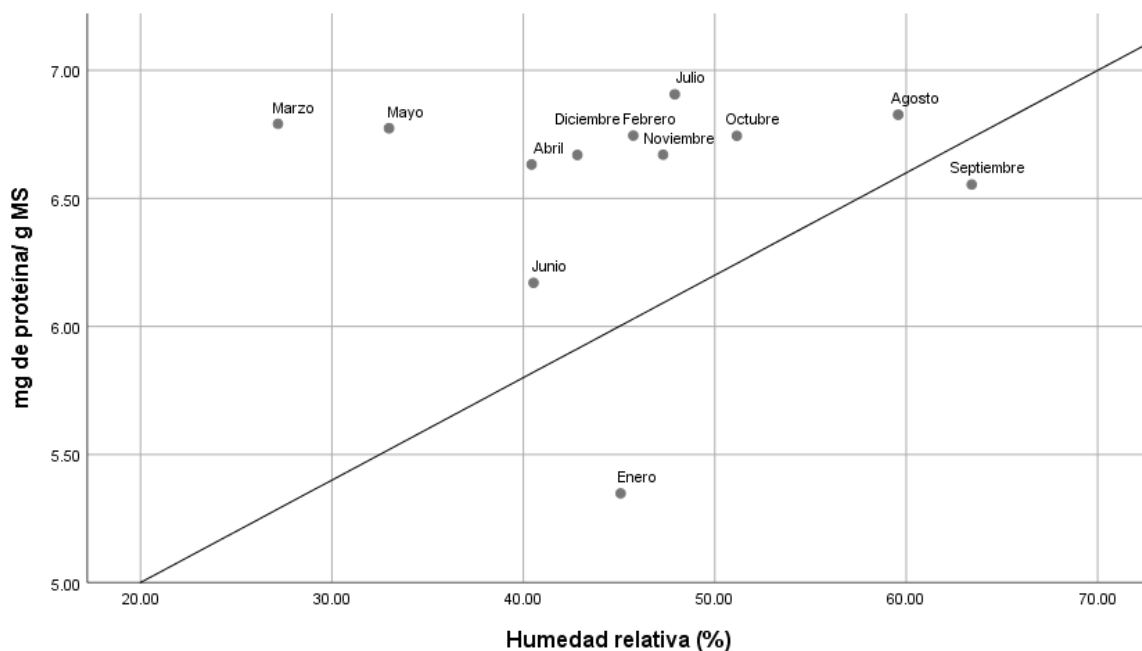


Figura 25. Comportamiento entre la humedad relativa (%) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

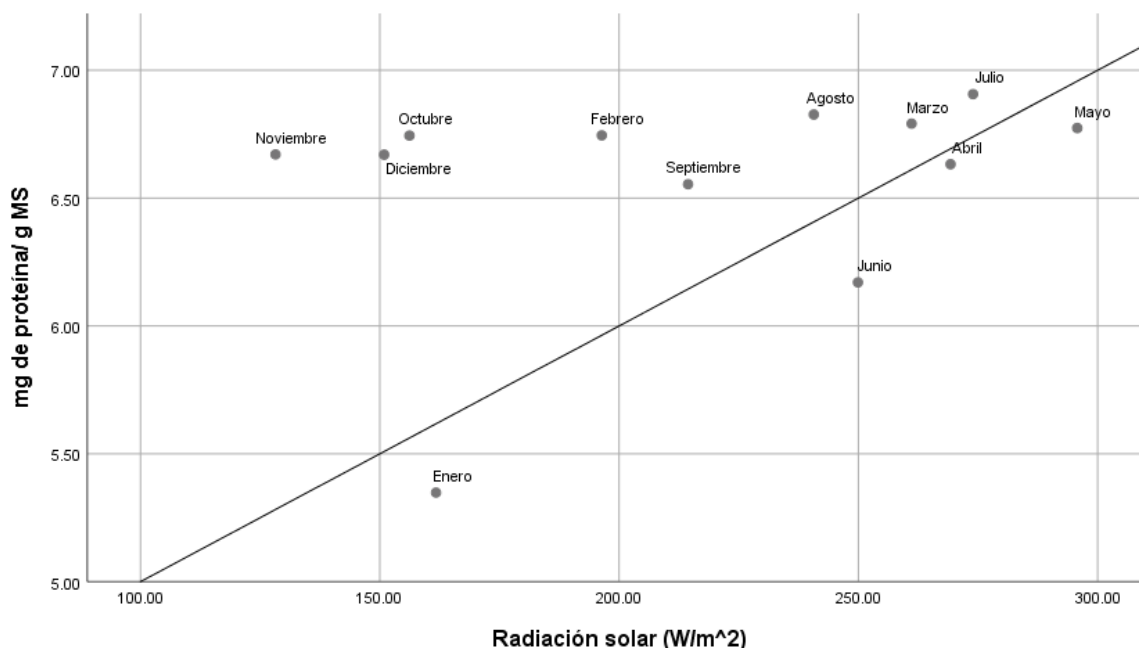


Figura 26. Comportamiento entre la radiación solar (W/m^2) y las proteínas totales solubles en el tronco (1.3 m) de *P. cembroides* durante un ciclo anual.

Finalmente, en las **Figuras 24 a 26** se pueden observar las concentraciones e PTS del tronco a 1.3 m de *P. cembroides*, el coeficiente de determinación obtenido ($R^2: .181$) nuevamente nos muestra que en esta última altura evaluada tampoco se encontró una relación entre las concentraciones de PTS y las variables abióticas evaluadas.

El mayor registro de concentración de proteínas totales solubles fue diferente para cada especie evaluada, sin embargo se pudo observar que en ambos pinos hubo un comportamiento muy similar en los aumentos y decrementos en la concentración de PTS siendo el mes de mayo con el mayor registro de PTS para *P. pinceana* ($7.02 \pm 0.31 \text{ mg gMS}^{-1}$), *P. cembroides* el mes de julio tuvo mayor registro ($7.12 \pm 0.44 \text{ mg gMS}^{-1}$), dichos resultados difieren parcialmente con el estudio de Valenzuela et al., (2011) en *Quercus robur* ya que se reportó que el contenido más alto se observó en el mes de octubre ($0.15 \pm 0.03 \text{ g} \cdot 100\text{g}^{-1}$) y en el mes de junio se registró una disminución significativa en la concentración de PTS, esta disminución de PTS coincide con el comportamiento de *Quercus robur* ya que fue en junio el mes con menor registro de PTS para ambos pinos (*P.*

pinceana (6.33 ± 0.43 mg gMS⁻¹) *P. cembroides* (6.26 ± 0.42 mg gMS⁻¹).

Los resultados obtenidos indican que en *P. pinceana* tuvo un comportamiento muy similar al estudio de Muñoz et al., (1993), con *P. pérsica* teniendo un aumento en el contenido de N de enero hasta marzo manteniéndose con poca variación hasta el mes de mayo, para el caso de *P. cembroides* fue muy similar con respecto a *P. persica* y *P. pinceana*, presentando un incremento en las PTS desde enero hasta marzo, pero en los meses de abril y mayo se presentó un decremento significativo en comparación a los meses anteriores. Por otra parte, el aumento en la concentración de proteínas el comportamiento en *P. pinceana* y *P. cembroides* se dio en los meses de enero a mayo, dichos resultados no concuerdan con lo reportado por Tian et al., (2003) donde se observó en *P. pérsica* que las concentraciones de proteínas aumentaron en otoño hasta enero para después disminuir bruscamente antes de la plena floración en abril.

Las especies *P. pinceana* y *P. cembroides* presentaron un incremento de proteínas durante los meses de primavera y el decremento ocurrió durante los meses invernales, este comportamiento difiere con en el estudio realizado por Wetzel & Greenwood (1989) donde encontraron que en *L. decidua* el contenido de proteínas en la corteza del árbol disminuyeron durante los meses de verano, y hubo una mayor acumulación de proteínas durante los meses de otoño.

Durante el mes de mayo se pudo observar en *P. pinceana* el mayor registro de concentración de PTS (7.02 ± 0.31 mg gMS⁻¹), para *P. cembroides* fue el mes de julio (7.12 ± 0.44 mg gMS⁻¹) y no se observó en ninguno de los pinos que la concentración de PTS estuvieran ligadas con los cambios en la temperatura, teniendo una diferencia con lo que reportó Goulas et al. (2001), en su estudio realizado en *T. repens* L. donde el mayor contenido de proteínas fue en febrero (19 %) y este contenido de proteínas se vio afectado de manera directamente proporcional en función de la temperatura.

Los resultados revelan que en *P. pinceana* y *P. cembroides* se observó un incremento en las concentraciones de proteínas totales solubles durante la etapa de la floración y que hubo un decremento durante la etapa de recolección de los frutos, concordando con el estudio realizado por Ortiz Sánchez et al. (2015) en *C. bicolor*, donde midieron la concentración de PTS en diferentes etapas fenológicas de la planta y encontraron que la concentración más alta de proteínas se observó en la etapa de floración y la más baja en la etapa de dormancia.

En base a los resultados obtenidos de estas especies de pinos (*P. pinceana* y *P. cembroides*) se logró observar que la mayor cantidad de proteínas totales solubles fueron almacenadas en las raíces de ambos árboles ($6.78 \pm 0.31 \text{ mg gMS}^{-1}$), concordando con los resultados que obtuvo Valenzuela Nuñez et al., (2010) en el estudio donde analizó las concentraciones de PTS en *Q. petraea* (Matts.) Liebl y *F. sylvatica* L. donde encontraron que estos árboles almacenan principalmente la mayor cantidad de proteínas totales solubles en las raíces (1,8-1,9 g. $100\text{g}^{-1}\text{MS}$).

Los resultados de *P. pinceana* y *P. cembroides* mostraron variaciones en la concentración de PTS a lo largo del año, siguiendo un patrón similar de aumento y disminución pero durante los meses de marzo y abril *P. pinceana* mostró un aumento en el contenido de proteínas mientras que *P. cembroides* experimentó un aumento en marzo y una disminución significativa en abril comparado con el mes anterior, este comportamiento coincide con lo establecido por Benavides Meza et al. (2019) y CONAFOR (2019), quienes indican que la floración de estos pinos comienza entre marzo y abril, y la recolección de piñas ocurre en noviembre y diciembre.

Esta diferencia entre el comportamiento de estos pinos podría estar asociada a que la producción de piñones puede variar considerablemente de un año a otro en un mismo árbol, inclusive en diferentes especies, y esto podría encontrarse influenciado por la disponibilidad o cantidad de recursos y las condiciones

ambientales necesarias para la reproducción Manzanares et al. (1996; Quiroz-Vázquez et al., 2017).

La variación en la concentración de PTS puede atribuirse a una combinación de factores, como las diferencias entre especies y las distintas etapas de desarrollo de las plantas (Tromp & Ova, 1973). Es crucial destacar que estos compuestos pueden experimentar cambios significativos en su concentración en un período corto, ya sea aumentando o disminuyendo, ya que las plantas tienen la capacidad de movilizar sus reservas de nutrientes durante todo el año (Perdomo et al., 2010), dichos movimientos les ayudarán para un posterior desarrollo y crecimiento óptimo tal como lo mencionan Millard (1995) y Nilsson et al (1995), siendo el nitrógeno uno de los elementos con mayor demanda para el desarrollo de las plantas (Sánchez Chávez, 2016).

El análisis de regresión simple de *P. pinceana* ($F = 1.629$; g.l. = 11; $P = 0.258$; $R^2 = 0.379$) y de *P. cembroides* ($F = 0.589$; g.l. = 11; $P = 0.639$; $R^2 = 0.181$) indica que las variables abióticas y el contenido de proteínas totales solubles en el tronco de los pinos no se encuentran relacionados de una manera significativa, difiriendo así con lo que reportaron Núñez et al (2021) en *Carya illinoensis* donde obtuvieron para la variedad Wichita ($F = 6.87$; g.l. = 3,8; $P = 0.013$; $R^2 = 0.720$) y para la variedad Western ($F = 10.476$; g.l. = 3,8; $P = 0.004$; $R^2 = 0.797$), encontraron una relación proporcional entre la concentración de nitrógeno proteico y el aumento de temperatura, ya que cuando la temperatura aumenta también lo hace el porcentaje de nitrógeno proteico y dicho comportamiento no fue observado en los pinos de este estudio.

Los resultados de *P. pinceana* revelan que no se observó ningún efecto adverso en relación al aumento o disminución de la temperatura, estos resultados difieren con el estudio de Martiñón-Martínez et al (2010) que realizó también en *P. pinceana*, donde observaron que un aumento promedio de solo 2 °C en la temperatura condujo a una disminución en la velocidad de crecimiento de las

plantas estudiadas durante un lapso de 160 días.

Dados los resultados obtenidos en los coeficientes de determinación de *P. pinceana* ($R^2 = 0.379$) y *P. cembroides* ($R^2 = 0.181$), demuestran que no se encontró que los pinos se vieran afectados en la concentración de PTS en ninguno de los órganos evaluados (raíz y tronco) por las variables ambientales (temperatura, humedad relativa y radiación solar), estos resultados no se alinean con lo señalado por otros autores como Martiñón-Martínez et al (2010), Kozłowski & Pallardy (1997) y Teskey O & Will E (1998), quienes han reconocido que las temperaturas por encima de lo óptimo tienen un impacto negativo en varios procesos fisiológicos de las plantas, incluida la fotosíntesis, la respiración y la gestión del agua.

Los resultados del presente estudio revelan que el porcentaje de nitrógeno proteico en los pinos y las variables abióticas no se encuentran relacionados de forma significativa, lo que indica que el contenido de N proteico no se ve afectado por las condiciones climáticas, difiriendo con lo que se reportó en el estudio de Taulavuori et al (2014), en dicho estudio se observó que el contenido de nitrógeno proteico se incrementa con altas temperaturas, además, en el estudio de Brunner et al (2015) observaron que, en situaciones de estrés hídrico severo, las plantas desencadenan respuestas adaptativas para contrarrestar el daño celular potencial, este proceso implica la activación de mecanismos bioquímicos que incluyen la síntesis y acumulación de proteínas protectoras en los tejidos vegetales.

Taulavuori et al(2014) y Brunner et al (2015) corroboran los hallazgos de Coder (2020), quien presenta una perspectiva al abordar el impacto del cambio climático en la composición química de los árboles, en su estudio señala que, conforme aumenta la temperatura, se observa una reducción en el contenido de nitrógeno en el tronco de los árboles. Este fenómeno podría estar relacionado con cambios en la fisiología del árbol, como una disminución en la absorción de nutrientes o

un aumento en la tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo. La pérdida de nitrógeno en el tronco del árbol podría tener implicaciones significativas en su crecimiento y desarrollo, así como en la dinámica de los ecosistemas forestales en general.

Una de las posibles razones al poco o nulo efecto de las variables ambientales sobre el comportamiento y fluctuación en la concentración de PTS en los órganos evaluados de *P. pinceana* y *P. cembroides* es que ambas especies poseen un potencial adaptativo muy alto tal y como lo señalan Benavides Meza et al (2019) y CONAFOR, (2019, 2021), dichas afirmaciones también son respaldadas por Zárete Castrejón et al (2021) mencionando que los piñoneros han captado la atención debido a su relevancia ecológica, se consideran una opción valiosa para proyectos de reforestación, restauración ecológica e incluso para arbolado urbano. Su capacidad para adaptarse a condiciones de sequía ha sido documentada por Constante García et al (2009) quienes, en un estudio dendrológico que abarca desde 1784 hasta el año anterior a su publicación, encontraron que los pinos piñoneros son capaces de soportar prolongados periodos de escasez de agua.

Una posible repuesta a este gran potencial adaptativo puede deberse a la plasticidad, se define como la capacidad intrínseca de un genotipo o una población específica para expresar una variedad de fenotipos en respuesta a cambios en el entorno, tanto bióticos como abióticos (Hernández et al., 2015; Villamizar et al., 2012). Esta adaptabilidad fenotípica no solo implica ajustes en la morfología y la fisiología de las plantas, sino también cambios a nivel molecular que pueden influir en su capacidad para tolerar y sobrevivir bajo condiciones estresantes tal como lo señala Matesanz & Valladares (2023), en este contexto, la capacidad de las plantas para ajustar rápidamente su metabolismo y sus respuestas bioquímicas ante variaciones ambientales imprevistas subraya la importancia de estudiar la plasticidad como un mecanismo crucial para su supervivencia y adaptación. Este fenómeno ha sido documentado en diversas

investigaciones que han demostrado cómo diferentes especies modifican su comportamiento fisiológico y bioquímico para adaptarse a condiciones ambientales heterogéneas (Villar et al., 2013).

CONCLUSIONES

P. pinceana y *P. cembroides* presentaron un comportamiento muy similar entre sí, teniendo una distribución y concentración de PTS muy parecido durante el año evaluado, del mismo modo ambos pinos tuvieron similitud con trabajos previos ya que presentaron concentraciones menores de PTS durante el invierno. Los meses del año y la altura de tronco afectaron la concentración de PTS teniendo mayor concentración de PTS en las raíces de los pinos.

El contenido de PTS en los pinos no mostró ninguna alteración en sus concentraciones con respecto a las variables abióticas evaluadas (temperatura, humedad relativa y radiación solar) y por lo tanto no es posible predecirlo de manera significativa mediante alguna función matemática que involucre factores ambientales (temperatura, humedad relativa y radiación solar).

Es importante realizar estudios que abarquen un perfil completo del árbol, su parte aérea, como el tronco en diferentes alturas, las ramas y las hojas, sino también las raíces. Esta perspectiva integral permitirá comprender mejor la distribución y la movilización de los compuestos nitrogenados en toda la planta, aunado a lo anterior, se recomienda realizar estudios de suelo para evaluar la disponibilidad y la dinámica del nitrógeno en el entorno radicular del árbol. En particular, la medición de parámetros como las proteínas totales solubles, los aminoácidos y el contenido de nitrógeno total en diferentes partes del árbol y en el suelo proporcionará una visión más completa de los procesos bioquímicos y fisiológicos relacionados con la respuesta de la planta al estrés y su capacidad de adaptación a condiciones ambientales cambiantes, también sería pertinente someter a análisis más variables ambientales tales como el déficit de vapor hídrico, concentración de dióxido de carbono y porcentaje de humedad en suelo, temperaturas mínimas y máximas, porcentaje de precipitación mensual, presión atmosférica, dirección del viento, velocidad del viento para generar una función matemática más completa que pueda predecir las variables de interés antes mencionadas de una manera más precisa.

LITERATURA CITADA

- Aceves-rangel, I. D., méndez-gonzález, j., garcía-aranda, m. A., nájera-luna, j. A., & león, n. (2018). Distribución potencial de 20 especies de pinos en México. *Agrociencia*, 52, 1043–1057.
- Aerts, r., & chapin, f. S. (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in ecological research*, 30(c), 1–67. [https://doi.org/10.1016/s0065-2504\(08\)60016-1](https://doi.org/10.1016/s0065-2504(08)60016-1)
- Alanís flores, g., limón aguirre, v., gonzález rojas, i. J., & favela lara, s. (2017). Variación genética de *Pinus pinaster* Gordon evidencia de conectividad en poblaciones fragmentadas. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 8, 41–42.
- Allen, c. D., macalady, a. K., chenhouni, h., bachelet, d., mcdowell, n., vennetier, m., kitzberger, t., rigling, a., breshears, d. D., hogg, e. H. (ed), 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. *Forest ecology and management*, 259(4), 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Almanza, p. J. (2004). Radiación solar uv-b y estrés en las plantas.
- Alqudah, a. M., samarah, n. H., & mullen, r. E. (2011). Drought stress effect on crop pollination, seed set, yield and quality. In *alternative farming systems, biotechnology, drought stress and ecological fertilisation* (pp. 193–213). Springer netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0186-1_6
- Avendaño, y., fedón, i. C., barreto pittol, e. M., marrero, m. De los á., barreto, m. B., & suárez villasmil, i. M. (2018). Patrones espaciales en un herbazal halófilo: suelos, comunidades vegetales y plasticidad fenotípica de *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth, révis. *Gramin* (1829) en el estado miranda, venezuela. *Biota colombiana*, 19(1), 21–38. <https://doi.org/10.21068/c2018.v19n01a02>
- Ayelen galizia, i. (2022). Plasticidad fenotípica y bases genéticas de la producción y partición de biomasa en el cultivo de maíz. Universidad de buenos aires.
- Azcón bieto, j., & talón, m. (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (vol. 2).
- Babst, b. A., & coleman, g. D. (2018). Seasonal nitrogen cycling in temperate trees: transport and regulatory mechanisms are key missing links. In *plant science* (vol. 270, pp. 268–277). Elsevier ireland ltd. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.02.021>
- Barrera, j., cruz, m., & melgarejo, i. M. (2019). Nutrición mineral.
- Barrios torres, j. I. (2020). Plasticidad fenotípica de *espeletia brassicoidea* Cuatrec. Universidad de pamplona.
- Bazot, s., barthes, i., blanot, d., & fresneau, c. (2013). Distribution of non-structural nitrogen and carbohydrate compounds in mature oak trees in a temperate forest at four key phenological stages. *Trees - structure and function*, 27(4), 1023–1034. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0853-5>
- Bell, d. L., & sultan, s. E. (1999). Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: a comparative study. *American journal of botany*, 86(6), 807–819. <https://doi.org/10.2307/2656702>
- Benavides meza, h. M. Y e. G. M., eguiluz piedra, teobaldo., flinta, c. M., goor, a. Y. , and c. W. Barney., malusa, j., martínez, maximino., pérez ayala, p. R. Y j. T. M.

- Montiel., rejmánec, m. And d. M. Richardson., robert, m. F., & zavalá chávez, fernando. (2019). *Pinus cembroides*.
- Bernacchi, c. J., coleman, j. S., bazzaz, f. A., & mcconnaughay, d. M. (2000). Biomass allocation in old-field annual species grown in elevated co 2 environments: no evidence for optimal partitioning. *Global change biology*, 6, 855–863.
- Bohnert, h. J., gong, q., li, p., & ma, s. (2006). Unraveling abiotic stress tolerance mechanisms - getting genomics going. In *current opinion in plant biology* (vol. 9, issue 2, pp. 180–188). <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.01.003>
- Bonan, g. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444–1149. <http://science.sciencemag.org/>
- Boyer, j. S. (1980). Plant productivity and environment. *Proc. Nati. Acad. Sci. U.s.a*, 3, 89. <http://science.sciencemag.org/>
- Bradford, m. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. In *analytical biochemistry* (vol. 72).
- Briet, l., leavitt, m., & boyd, a. (2019). Understanding vpd and transpiration rates for cannabis cultivation operations. *Cannabis science and technology*, 2, 52–61.
- Brunner, i., herzog, c., dawes, m. A., arend, m., & sperisen, c. (2015). How tree roots respond to drought. *Frontiers in plant science*, 6(july). <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00547>
- Buchner, o., neuner, g., & ball, m. (2011). Winter frost resistance of pinus cembra measured in situ at the alpine timberline as affected by temperature conditions. *Tree physiology*, 31(11), 1217–1227. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr103>
- Butnariu, m. (2018). “the nitrogen cycle in the soil, impact on the environment.” *Environmental analysis & ecology studies*, 4(4). <https://doi.org/10.31031/eaes.2018.04.000593>
- Cabrera, h. M. (2002). Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de altamontaña. *Revista chilena de historia natural*, 75, 625–637.
- Calderón sáenz, f. (2021). Lineamientos en nutrición para el cultivo de cannabis.
- Cañas, r. A., de la torre, f., pascual, m. B., avila, c., & cánovas, f. M. (2016). Nitrogen economy and nitrogen environmental interactions in conifers. In *agronomy* (vol. 6, issue 2). Mdpi ag. <https://doi.org/10.3390/agronomy6020026>
- Cardozo, p. M., & quiriban, a. (2014). Las proteínas en la tolerancia al estrés hídrico en plantas. *Semiárida revista de la facultad de agronomía unlpam*, 24(1), 55–67.
- Carranca, c., brunetto, g., & tagliavini, m. (2018a). Nitrogen nutrition of fruit trees to reconcile productivity and environmental concerns. *Plants*, 7(1). <https://doi.org/10.3390/plants7010004>
- Carranca, c., brunetto, g., & tagliavini, m. (2018b). Nitrogen nutrition of fruit trees to reconcile productivity and environmental concerns. *Plants*, 7(1). <https://doi.org/10.3390/plants7010004>
- Carrasco-ríos, l. (2009). Efecto de la radiación ultravioleta-b en plantas.
- Cemda. (2018). Fortalecimiento de la transparencia forestal.
- Chapin, s. F., schulze, e.-d., & mooney, h. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. In *annu. Rev. Ecol syst* (vol. 21). www.annualreviews.org
- Chaves-barrantes, n. F., & gutiérrez-soto, m. V. (2016). Respuestas al estrés por calor en los cultivos. I. Aspectos moleculares, bioquímicos y siológicos. *Agronomía*

- mesoamericana, 28(1), 237. <https://doi.org/10.15517/am.v28i1.21903>
- Chávez-garcía, a. S., hernández-ramos, j., muñoz-flores, h. J., garcía-magaña, j. J., gómez-cardenas, m., & gutiérrez-contreras, m. (2022). Phenotypic plasticity of tree progenies of *pinus pseudostrobus* lindl. Superiors in resin production in nursery. *Madera y bosques*, 28(1). <https://doi.org/10.21829/myb.2022.2812381>
- Cherbuy, b., joffre, r., gillon, d., & rambal, s. (2001). Internal remobilization of carbohydrates, lipids, nitrogen and phosphorus in the mediterranean evergreen oak *quercus ilex*. *Tree physiology*, 21, 9–17.
- Coder, k. D. (2020). Heat damage in trees.
- Colavita, g. M. (2021). “respuesta antioxidante y hormonal al estrés por alta radiación solar en frutos de manzana.”
- Conabio. (2022). Claves taxonómicas para la identificación de los pinos del noreste de México.
- Conafor. (2019). *Pinus pinceana* gordon.
- Conafor. (2021). *Pinus cembroides* zucc. In clasificación (fao) leptosol (vol. 3, issue 8).
- Constante garcía, v., villanueva díaz, j., paredes, j. C., cornejo oviedo, e. H., & manzo, s. V. (2009). Dendrocronología de *pinus cembroides* zucc. Y reconstrucción de precipitación estacional para el sureste de coahuila. *Revista ciencia forestal en México*, 34(106), 17–39.
- Crick, j., & grime, j. (1987). Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New phytologist*, 107(2), 403–414. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb00192.x>
- Cyr, d. R., derek bewley cyr, j., cyr, d. R., & bewley, d. (1989). Carbon and nitrogen reserves of leafy spurge (*euphorbia esula*) roots as related to overwintering strategy. *Physiologia plantarum*, 77, 67–72.
- Dawson, b., & spannagle, m. (2009). The complete guide to climate change.
- Dawson, i. K., vinceti, b., weber, j. C., neufeldt, h., russell, j., lengkeek, a. G., kalinganire, a., kindt, r., lillesø, j. P. B., roshetko, j., & jamnadass, r. (2011). Climate change and tree genetic resource management: maintaining and enhancing the productivity and value of smallholder tropical agroforestry landscapes. A review. In *agroforestry systems* (vol. 81, issue 1, pp. 67–78). <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9302-2>
- Demmig adams, b., & adams, w. (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant phvsiol. Plant mol. Bioi*, 43, 599–626. www.annualreviews.org
- Dhont, c., castonguay, y., nadeau, p., bélanger, g., drapeau, r., laberge, s., avice, j. C., & chalifour, f. P. (2006). Nitrogen reserves, spring regrowth and winter survival of field-grown alfalfa (*medicago sativa*) defoliated in the autumn. *Annals of botany*, 97(1), 109–120. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj006>
- Dickson, r. E. (1989). Carbon and nitrogen allocation in trees. *Tree physiology*, 46, 631–647.
- Dong, s. X., davies, s. J., ashton, p. S., bunyavejchewin, s., nur supardi, m. N., kassim, a. R., tan, s., & moorcroft, p. R. (2012). Variability in solar radiation and temperature explains observed patterns and trends in tree growth rates across four tropical forests. *Proceedings of the royal society b: biological sciences*, 279(1744), 3923–3931. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1124>
- El zein, r., bréda, n., gérant, d., zeller, b., & maillard, p. (2011). Nitrogen sources for

- current-year shoot growth in 50-year-old sessile oak trees: an in situ ^{15}N labeling approach. *Tree physiology*, 31(12), 1390–1400. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr118>
- Escobar-alonso, s., & trejo, d. A. R. (2019). State of the art of the research on seedling quality of the genus *Pinus* in Mexico. In *Revista mexicana de ciencias forestales* (vol. 10, issue 55). National institute of forestry, agricultural and livestock research. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v10i55.558>
- Espino-castillo, d. A., valenzuela-nuñez, l. M., legaria-solano, j. P., briceño-contreras, e. A., esparza-rivera, j. R., rodríguez-bautista, g., & garcía-de-la-peña, c. (2018). Evidencia de una proteína de reserva vegetativa de 20 kDa en raíz de nogal (*Carya illinoensis* Koch) durante la etapa de letargo. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 5(14), 309–317. <https://doi.org/10.19136/era.a5n14.1616>
- Ferlian, o., wirth, c., & eisenhauer, n. (2017). Leaf and root C-to-N ratios are poor predictors of soil microbial biomass C and respiration across 32 tree species. *Pedobiologia*, 65, 16–23. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2017.06.005>
- Figueroa-corona, l., delgado valerio, p., wegrzyn, j., & piñero, d. (2021). Transcriptome of weeping pinyon pine, *Pinus pinaster*, shows differences across heterogeneous habitats. *Trees - structure and function*, 35(4), 1351–1365. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02125-8>
- Foyer, c. H., & shigeoka, s. (2011). Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. *Plant physiology*, 155(1), 93–100. <https://doi.org/10.1104/pp.110.166181>
- Frak, e., roux, x. L. E., millard, p., guillaumie, s., & wendler, r. (2006). Nitrogen availability, local light regime and leaf rank effects on the amount and sources of N allocated within the foliage of young walnut (*Juglans nigra* x *regia*) trees. *Tree physiology*, 26(1), 43–49. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.1.43>
- Fuentes amaro, s. L., legaria solano, j. P., & herrera ramírez, c. (2019). Estructura genética de poblaciones de *Pinus cembroides* de la región central de México. *Fitotec. Mex.*, 1, 57–65.
- Fuentes amaro, s. L., legaria solano, j. P., & ramírez herrera, c. (2019). Estructura genética de poblaciones de *Pinus cembroides* de la región central de México. *Fitotecnia*, 42, 57–65.
- García aranda, m. A., méndez-gonzález, j., & hernández-arizmendi, j. Y. (2018). Distribución potencial de *Pinus cembroides*, *Pinus nelsonii* y *Pinus culminicola* en el noreste de México. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 5(13), 3–13. <https://doi.org/10.19136/era.a5n13.1396>
- Gernandt, d. S., & pérez de la rosa, j. A. (2014). Biodiversity of pinophyta (conifers) in Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(suppl.). <https://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- Giacomelli, j. I., cabello, j. V., arce, a. L., carlos, a., dezar, f., damián, a., & chan, r. L. (2018). Mecanismos moleculares de respuesta a distintos tipos de estrés abiótico en las plantas.
- Gillooly, j. F., brown, j. H., west, g. B., savage, v. M., & charnov, e. L. (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293(5538), 2248–2251. <https://doi.org/10.1126/science.1061967>
- Gilson, a., barthes, l., delpierre, n., dufrêne, é., fresneau, c., & bazot, s. (2014). Seasonal changes in carbon and nitrogen compound concentrations in a *Quercus petraea*

- chronosequence. *Tree physiology*, 34(7), 716–729. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu060>
- Gloser, v. (2005). The consequences of lower nitrogen availability in autumn for internal nitrogen reserves and spring growth of *calamagrostis epigejos*. *Plant ecology*, 179(1), 119–126. <https://doi.org/10.1007/s11258-004-6736-5>
- Gómez aparicio, l., vallardes, f., & zamora, r. (2006). Differential light responses of mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree physiology*, 26, 947–958.
- Gomez, l., & faurobert, m. (2002). Contribution of vegetative storage proteins to seasonal nitrogen variations in the young shoots of peach trees (*prunus persica* l. Batsch). *Journal of experimental botany*, 53(379), 2431–2439. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf098>
- Goulas, e., le dily, f., teissedre, l., corbel, g., robin, c., & ourry, a. (2001). Vegetative storage proteins in white clover (*trifolium repens* l.): quantitative and qualitative features. *Annals of botany*, 88(4 spec. Iss.), 789–795. <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1501>
- Guitérrez, e., & trejo, i. (2014). Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(1), 179–188. <https://doi.org/10.7550/rmb.37737>
- Gutierrez, m. ~, & resumen. (1997). Nutrición mineral de las plantas: avances y aplicaciones. In *agronomía costanicense* (vol. 21, issue 1).
- Hansen, r., mander, ü., soosaar, k., maddison, m., löhmus, k., kupper, p., kanal, a., & söber, j. (2013). Greenhouse gas fluxes in an open air humidity manipulation experiment. *Landscape ecology*, 28(4), 637–649. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9775-7>
- Hasanuzzaman, m., bhuyan, m. H. M. B., nahar, k., hossain, m. S., al mahmud, j., hossen, m. S., masud, a. A. C., moumita, & fujita, m. (2018). Potassium: a vital regulator of plant responses and tolerance to abiotic stresses. In *agronomy* (vol. 8, issue 3). Mdpi ag. <https://doi.org/10.3390/agronomy8030031>
- Hernández cortés, a. (2005). Evaluación de una plantación de árboles de navidad de *pinus halepensis* miller y *pinus pinceana* gordon, tratada con fertilización y podas, en saltillo, coahuila. Universidad autónoma agraria antonio narro.
- Hernández-verdugo, s., gonzález-sánchez, r. A., porras, f., parra-terrazza, s., valdez-ortiz, a., pacheco-olvera, a., & lópez-españa, r. G. (2015). Plasticidad fenotípica de poblaciones de Chile silvestre (*capsicum annuum* var. *Glabriusculum*) en respuesta a disponibilidad de luz. *Botanical sciences*, 93(2), 275–290. <https://doi.org/10.17129/botsci.237>
- Hillinger claudia, wolfgang höll, & ziegler hubert. (1996). Urids and lipolytic enzymes in the trunkwood of robinio pseudoacacia l. During heartwood formation i. Radial distribution of lipid classes. In *trees* (vol. 10). Springer-verlag.
- Hölscher, d., koch, o., korn, s., & leuschner, c. (2005). Sap flux of five co-occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees - structure and function*, 19(6), 628–637. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0426-3>
- Inecc. (2015). Conceptualización de las metodologías de valoración económica y de la evaluación de los apoyos otorgados por servicios ambientales en materia de bosques y selvas. <http://www.inecc.gob.mx>

- Inegi. (2015). Principales resultados de la encuesta intercensal 2015 estados unidos mexicanos.
- Jonard, m., fürst, a., verstraeten, a., thimonier, a., timmermann, v., potočić, n., waldner, p., benham, s., hansen, k., merilä, p., ponette, q., de la cruz, a. C., roskams, p., nicolas, m., croisé, l., ingerslev, m., matteucci, g., decinti, b., bascietto, m., & rautio, p. (2015). Tree mineral nutrition is deteriorating in europe. *Global change biology*, 21(1), 418–430. <https://doi.org/10.1111/gcb.12657>
- Kang, s.-m., & titus, j. S. (1987). Specific proteins may determine maximum cold resistance in apple shoots. *Journal of horticultural science*, 62(3), 281–285. <https://doi.org/10.1080/14620316.1987.11515781>
- Keane, r. E., arno, s. F., brown, j. K., & tomback, d. F. (1990). Modelling stand dynamics in whitebark pine (*pinus albicaulis*) forests. *Ecological modelling*, 51, 73–95.
- Koyro, h. W., ahmad, p., & geissler, n. (2012). Abiotic stress responses in plants: an overview. In *environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change* (pp. 1–28). Springer new york. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4_1
- Kozłowski, t., & pallardy, s. G. (1997). *Physiology of woody plants second edition* (vol. 2).
- Lamers, j., der meer, t. Van, & testerink, c. (2020). How plants sense and respond to stressful environments. *Plant physiology*, 182(4), 1624–1635. <https://doi.org/10.1104/pp.19.01464>
- Landete tormo, m., sesmero, r., & quesada, m. (2018). Relaciones hídricas y plasticidad fenotípica en cultivares de fragaria x ananassa como estrategia frente a un escenario de limitación hídrica y cambio climático. *Agroecología*, 1, 1–6.
- Langheinrich, u., & tischner, r. (1991). Vegetative storage proteins in poplar1 induction and characterization of a 32-and a 36-kilodalton polypeptide. In *plant physiol* (vol. 97). www.plantphysiol.org
- Latsague, m., sáez, p., & mora, m. (2014). Efecto de la fertilización con nitrógeno, fósforo y potasio, sobre el contenido foliar de carbohidratos, proteínas y pigmentos fotosintéticos en plantas de *berberidopsis corallina hook.f.* 37–42.
- Lázara, g., miranda, s., nicolás, a., marrero, g., luisa, e., lema, r., regal, m. R., nicolás gonzález marrero, a., & rodríguez regal, m. (2020). Efecto de los macroelementos primarios en la susceptibilidad a enfermedades. 47(3), 66–74. <http://cagricola.uclv.edu.cu>
- Leal p rez, f. (2017). *Fisiologia vegetal parte iii nutrici n mineral*.
- Legaz, e., serna, m. D., & primo-millo, e. (1995). Mobilization of the reserve n in citrus. In *plant and soil* (vol. 173). Kluwer academic publishers.
- Le n de la rocha, j. F., d az l pez, e., bravo delgado, h. R., b ez rodr guez, i., francisco francisco, n., & morales ruiz, a. (2023). Plasticidad fenot pica del frijol bajo cuatro niveles de nitr geno en tehuac n. *Revista mexicana de ciencias agr colas*, 14, 1–12.
- Li an vigo, n. F. (2018). Plasticidad fenot pica en plantas de *origanum vulgare ‘nigra’* (or gano) en respuesta al estr s h drico en condiciones de invernadero. Universidad nacional jorge basadre grohmann, tacna.
- Loescher, w. H., mccamant, t., & keller, j. D. (1990). Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots.

- Madrid-aispuro, r. E., prieto-ruíz, j. Á., hernández-díaz, j. C., aldrete, a., wehenkel, c., & Chávez-simental, j. A. (2021). Growth of *Pinus cembroides* zucc. In nursery and field produced in different type of container. In artículo científico rev. Fitotec. Mex (vol. 44, issue 3).
- Malagoli, p., laine, p., rossato, l., & ourry, a. (2005). Dynamics of nitrogen uptake and mobilization in field-grown winter oilseed rape (*Brassica napus*) from stem extension to harvest: i. Global n flows between vegetative and reproductive tissues in relation to leaf fall and their residual n. *Annals of botany*, 95(5), 853–861. <https://doi.org/10.1093/aob/mci091>
- Manzanares, a. R., moya, e. G., & passini, m. F. (1996). *Pinus cembroides* s. L. Y *Pinus johannis* del altiplano mexicano: una síntesis. *Acta botanica gallica*, 143(7), 681–693. <https://doi.org/10.1080/12538078.1996.10515368>
- Marafon, a. C., herter, f. G., hawerth, f. J., & bierhals, a. N. (2016). Aminoácidos livres na seiva do xilema de pereiras durante a dormência. *Ciencia rural*, 46(7), 1136–1141. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20131515>
- Martínez-moreno, d., reyes-matamoros, j., andrés-hernández, a. R., sombra, y., & rivsarancia, p. (2020). Desarrollo de variedades de camote morado bajo la óptica de plasticidad fenotípica development of purple sweet potato varieties under the perspective of phenotypic plasticity. *Revista rd*, 6(18), 17–25.
- Martín-gómez, p., serrano, l., & ferrio, j. P. (2017). Short-term dynamics of evaporative enrichment of xylem water in woody stems: implications for ecohydrology. *Tree physiology*, 37(4), 511–522. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw115>
- Martiñón-martínez, r. J., jesús vargas-hernández, j., lópez-upton, j., gómez-guerrero, a., & vaquera-huerta, h. (2010). Respuesta de *Pinus pinaster* Gordon a estrés por sequía y altas temperaturas. In artículo científico rev. Fitotec. Mex (vol. 33, issue 3).
- Matesanz, s., ramos muñoz, m., blanco sánchez, m., garcía fernández, a., sánchez, a. M., & escudero, a. (2019). Migration, genetic variation and phenotypic plasticity of gypsophiles and their role on climate change responses. *Ecosistemas*, 28(1), 48–59. <https://doi.org/10.7818/ecos.1525>
- Matesanz, s., & valladares, f. (2023). El papel de la plasticidad fenotípica en la respuesta.
- Mcclaran, m. P., mcmurtry, c. R., & archer, s. R. (2013). A tool for estimating impacts of woody encroachment in arid grasslands: allometric equations for biomass, carbon and nitrogen content in *Prosopis velutina*. *Journal of arid environments*, 88, 39–42. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.08.015>
- Medina leyva, j., eichler löbermann, b., campos posada, r., campos posada, g., lópez sánchez, r. C., benavides mendoza, a., & rodríguez larramendi, l. A. (2023). Plasticidad fenotípica de plántulas de *Anacardium occidentale* L. Al estrés salino en base a indicadores fisiológicos. *Terra latinoamericana*, 41, 1–11. <https://doi.org/10.28940/terra>
- Mejía de tafur, s., & menjívar, j. C. (2017). Nutrición mineral del arroz. In producción ecoeficiente del arroz en américa latina (pp. 306–333).
- Melo, v., & cuamatzi, ó. (2009). *Bioquímica de los procesos metabólicos* (vol. 2).
- Mickelbart, m. V., hasegawa, p. M., & bailey-serres, j. (2015). Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. In *Nature reviews genetics* (vol. 16, issue 4, pp. 237–251). Nature publishing group.

- <https://doi.org/10.1038/nrg3901>
- Millard, p. (1988). The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. In *plant, cell and environment* (vol. 11).
- Millard, p. (1995). Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth* summary-zusammenfassung.
- Millard, p., & grelet, g. A. (2010). Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. In *tree physiology* (vol. 30, issue 9, pp. 1083–1095). <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq042>
- Millard, p., & proe, m. F. (1991). Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore (*acer pseudoplatanus* l.) Seedlings in relation to nitrogen supply. *New phytologist*, 117(4), 587–596. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00963.x>
- Millard, p., & proe, m. F. (1992). Storage and internal cycling of nitrogen in relation to seasonal growth of sitka spruce. *Tree physiology*, 10(1), 45–48. <https://doi.org/10.1093/treephys/10.1.33>
- Moctezuma lópez, g., & flores, a. (2020). Importancia económica del pino (*pinus* spp.) Como recurso natural en méxico. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 11(60). <https://doi.org/10.29298/rmcf.v11i60.720>
- Moctezuma lópez, g., galicia, l. C. A., & alexis pib forestal, c. (2018). Pib forestal. *Revista mexicana de agronegocios*, 42.
- Moreau, d., bardgett, r. D., finlay, r. D., jones, d. L., & philippot, l. (2019). A plant perspective on nitrogen cycling in the rhizosphere. In *functional ecology* (vol. 33, issue 4, pp. 540–552). Blackwell publishing ltd. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13303>
- Muñoz, n., guerri, j., legaz, f., & primo-millo, e. (1993). Seasonal uptake of sn-nitrate and distribution of absorbed nitrogen in peach trees. *Plant and soil*, 150, 263–269.
- Muñoz, p., & munné-bosch, s. (2018). Photo-oxidative stress during leaf, flower and fruit development. In *plant physiology* (vol. 176, issue 2, pp. 1004–1014). American society of plant biologists. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01127>
- Nicoglou, a. (2015). The evolution of phenotypic plasticity. *History and philosophy of biological and biomedical sciences*, 50. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2015.01.003>
- Nilsson, l. O., hüttl, r. F., johansson, u. T., & jochheim, h. (1995). Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems - present status and future research directions. *Planr and soil*, 168, 5–13.
- Núñez colima, j. A., de la peña garcía, c., valenzuela núñez, l. M., gonzález torrea, a., esparza rivera, r., & rodríguez martínez, r. (2021). Factores ambientales y su relación con el nitrógeno contenido. *Acta universitaria*, 31, 1–10.
- Núñez colima, j. A., garcía de la peña, c., valenzuela núñez, l. M., gonzález torres, a., rivera esparza, r., & martínez rodríguez, r. (2021). Factores ambientales y su relación con el nitrógeno contenido en proteínas solubles totales (pst) en *carya illinoensis*. *Acta universitaria*, 31, 1–10.
- Núñez colima, j. A., moreno reséndez, a., valenzuela núñez, l. M., rodríguez martínez, r., gonzález torres, a., garcía de la peña, c., esparza rivera, j. R., & molina ochoa, j. (2019). Influencia de variables climáticas en el contenido de n en *carya illinoensis* koch. *Nova scientia*, 11(22), 207–223. <https://doi.org/10.21640/ns.v11i22.1823>

- Ohyama, takuji., & sueyoshi, kuni. (2010). Nitrogen assimilation in plants. Research signpost.
- Oliet, j. A., puértolas, j., planelles, r., & jacobs, d. F. (2013). Nutrient loading of forest tree seedlings to promote stress resistance and field performance: a mediterranean perspective. *New forests*, 44(5), 649–669. <https://doi.org/10.1007/s11056-013-9382-8>
- Ortiz sánchez, a. l., álvarez reyna, v. De p., gonzález cervantes, g., manuel valenzuela núñez, l. M., potisek talavera, m. Del c., & chávez simental, j. A. (2015). Concentration of starch and soluble proteins in tubers of *caladium bicolor* under different phenological stages. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 6, 483–494.
- Ovalle arguello, m. X., pérez cruz, g., rodríguez rodríguez, l. C., & ocampo villamil, l. F. (2022). Plasticidad fenotípica. Revisión.
- Pallardy, g. S. (1997). *Physiology of woody plants* third edition (vol. 3).
- Parmesan, c. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. In *annual review of ecology, evolution, and systematics* (vol. 37, pp. 637–669). <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Perdomo, c., barbazán, m., & durán manzoni, j. M. (2010). Nitrógeno.
- Pérez miranda, r., romero-sánchez, m. E., gonzález hernández, a., rosales mata, s., moreno sánchez, f., & arriola padilla, v. J. (2019). Modelado de la distribución actual y bajo cambio climático de pinos piñoneros endémicos de México. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 10(56). <https://doi.org/10.29298/rmcf.v10i56.613>
- Perez-miranda, r., gonzález-hernández, a., velasco-bautista, e., romero-sánchez, m. E., arriola-padilla, v. J., acosta-mireles, m., & anzures, f. C. (2021). Temporal analysis of the distribution of *dendroctonus mexicanus hopkins* (1905) in Mexico (2009–2018). *Revista mexicana de ciencias forestales*, 12(67), 27–55. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v12i67.1079>
- Peterson, a. T., sánchez-cordero, v., martínez-meyer, e., & navarro-sigüenza, a. G. (2006). Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. *Ecological modelling*, 195(3–4), 229–236. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.11.020>
- Porch, t. G., & hall, a. E. (2013). Heat tolerance. In *genomics and breeding for climate-resilient crops: vol. 2 target traits* (pp. 167–202). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-37048-9_4
- Quiroz-vázquez, r. l., lópez-upton, j., cetina-alcalá, v. M., & ángeles-pérez, g. (2017). Capacidad reproductiva de *pinus pinceana gordon* en el límite sur de su distribución natural. *Agrociencia*, 51, 91–104.
- Ramírez-herrera, c., vargas-hernández, j. J., & lópez-upton, j. (2005). Distribución y conservación de las poblaciones naturales de *pinus greggii*. *Acta botánica mexicana*, 72, 1–16. <https://doi.org/10.21829/abm72.2005.997>
- Ramiro pérez, m., sánchez romero, m. E., gonzález hernández, a., rosales mata, s., moreno sánchez, f., & arriola padilla, v. J. (2019). Modeling of the current distribution and under climate change of endemic pinyon pines of Mexico. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 10(56). <https://doi.org/10.29298/rmcf.v10i56.613>
- Rennenberg, h., wildhagen, h., & ehling, b. (2010). Nitrogen nutrition of poplar trees. In

- plant biology (vol. 12, issue 2, pp. 275–291). <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00309.x>
- Ritchie, g. A. (2006). Chlorophyll fluorescence: what is it and what do the numbers mean? *Usda forest service proceedings*, 34–43.
- Robinson, d., davidson, h., trinder, c., & brooker, r. (2010). Root-shoot growth responses during interspecific competition quantified using allometric modelling. *Annals of botany*, 106(6), 921–926. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq186>
- Roccuzzo, g., scandellari, f., allegra, m., torrisi, b., stagno, f., mimmo, t., zanotelli, d., giacchini, p., millard, p., & tagliavini, m. (2017). Seasonal dynamics of root uptake and spring remobilisation of nitrogen in field grown orange trees. *Scientia horticulturae*, 226, 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.08.010>
- Rodríguez-yzquierdo, g. A., patiño-moscoso, m. A., & betancourt-vásquez, m. (2021). Physiological characterization in medicinal cannabis plants during different phenological stages under biotic stress. *Agronomía mesoamericana*, 32(3), 823–840. <https://doi.org/10.15517/am.v32i3.44443>
- Romero gonzález, o. G. (2005). Variación morfológica de conos y semillas de cinco procedencias de *Pinus cembroides* Zucc en hidalgo. Universidad autónoma del estado de hidalgo.
- Rundel, p. W., rasoul sharifi, m., vu, m. K., montenegro, g., & mooney, h. A. (2019). Guyana botánica seasonal patterns of growth phenology and nutrient dynamics in four matorral shrubs in central Chile. In *Gayana bot* (vol. 76, issue 2).
- Ryser, p., & eek, l. (2000). Consequences of phenotypic plasticity vs. Interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. In *source: american journal of botany* (vol. 87, issue 3). <http://www.jstor.orghttp://www.jstor.org/stable/2656636>
- Saenz-romero, c., rehfeldt, g. E., crookston, n. L., moc, c., saézn-romero, s., & campbell, e. M. (2012). North american vegetation model for land-use planning in a changing climate: a solution to large classification problems. *Ecological applications*, 22(1), 119–141. <https://doi.org/10.2307/41416748>
- Sah, s. K., reddy, k. R., & li, j. (2016). Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. In *frontiers in plant science* (vol. 7, issue may2016). *Frontiers media s.a.* <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>
- Samach, a., & wigge, p. A. (2005). Ambient temperature perception in plants. In *current opinion in plant biology* (vol. 8, issue 5, pp. 483–486). <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.07.011>
- Sánchez castillo, e. J. (2022). Importancia de los aminoácidos en la agricultura bajo condiciones de estrés abiótico. Universidad técnica de babahoyo.
- Sánchez Chávez, e. (2016). Nutrición mineral de las plantas : avances en la nutrición de cultivos. [s.n.].
- Sánchez, e., & curetti, m. (2021). Nutrición mineral de frutales de clima templado.
- Sanchez, e. E., righetti, t. L., sugar, d., & lombard, p. B. (1991). Recycling of nitrogen in field-grown ‘cornice’ pears. *Journal of horticultural science*, 66(4), 479–486. <https://doi.org/10.1080/00221589.1991.11516177>
- Sánchez-castillo, c., wehenkel, c., golubov, j., vanoye-eligio, v., martínez-gallegos, r., de la rosa-manzano, e., torres-castillo, j. A., & martínez-ávalos, j. G. (2022). Structure and composition of *Pinus pinaster* Gordon (Pinaceae) forests in northeastern Mexico. *Botanical sciences*, 100(1). <https://doi.org/10.17129/botsci.2946>

- Sánchez-gonzález, a. (2008). Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. In *107 madera y bosques* (vol. 14, issue 1).
- Sato, h., mizoi, j., tanaka, h., maruyama, k., qin, f., osakabe, y., morimoto, k., ohori, t., kusakabe, k., nagata, m., shinozaki, k., & yamaguchi-shinozaki, k. (2014). Arabidopsis *dpb3-1*, a *dreb2a* interactor, specifically enhances heat stress-induced gene expression by forming a heat stress-specific transcriptional complex with *nf-y* subunits. *Plant cell*, 26(12), 4954–4973. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.132928>
- Sauter, j. J., & neumann, u. (1994). The accumulation of storage materials in ray cells of poplar wood (*populus x canadensis* <robusta>): effect of ringing and defoliation. *Journal of plant physiology*, 143(1), 21–26. [https://doi.org/10.1016/s0176-1617\(11\)82092-4](https://doi.org/10.1016/s0176-1617(11)82092-4)
- Savchenko, g. E., klyuchareva, e. A., abramchik, i. M., & serdyuchenko, e. V. (2002). Effect of periodic heat shock on the inner membrane system of etioplasts. *Russian journal of plant physiology*, 49, 390–401.
- Schrader, l., sun, j., zhang, j., felicetti, d., & tian, j. (2008). Heat and light-induced apple skin disorders: causes and prevention. *Acta hort.*, 51–58.
- Sellin, a., alber, m., keinänen, m., kupper, p., lihavainen, j., löhmus, k., oksanen, e., sōber, a., sōber, j., & tullus, a. (2017). Growth of northern deciduous trees under increasing atmospheric humidity: possible mechanisms behind the growth retardation. *Regional environmental change*, 17(7), 2135–2148. <https://doi.org/10.1007/s10113-016-1042-z>
- Song, y., jin, l., & wang, h. (2018). Vegetation changes along the qinghai-tibet plateau engineering corridor since 2000 induced by climate change and human activities. *Remote sensing*, 10(1). <https://doi.org/10.3390/rs10010095>
- Soto carrasco, y. (2021). Plasticidad fenotípica en los anillos de crecimiento de *pinus hartwegii* lindl. En relación al cambio climático. Colegio de postgraduados.
- Spicer, r., & holbrook, n. M. (2007). Parenchyma cell respiration and survival in secondary xylem: does metabolic activity decline with cell age? *Plant, cell and environment*, 30(8), 934–943. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01677.x>
- Staswick, p. E. (1994). Storage proteins of vegetative plant tissues contents introduction. In *annu, rev, plant physiol plant mol. Bioi* (vol. 45). www.annualreviews.org
- Stepien, v., & sauter, j. J. (1994). Ringing induces the accumulation of vegetative storage proteins in poplar bark. *Structure and function trees*, 88–92.
- Sultan, s. E. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development introduction: phenotypic plasticity and ecological development. In *evolution & development* (vol. 5, issue 1).
- Suzuki, n., rivero, r. M., shulaev, v., blumwald, e., & mittler, r. (2014). Abiotic and biotic stress combinations. *New phytologist*, 203(1), 32–43. <https://doi.org/10.1111/nph.12797>
- Taiz, l., & zeiger, e. (2006). *Fisiología vegetal* (vol. 2).
- Taulavuori, k., taulavuori, e., & sheppard, l. J. (2014). Truths or myths, fact or fiction, setting the record straight concerning nitrogen effects on levels of frost hardiness. *Environmental and experimental botany*, 106, 132–137. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.12.022>
- Teskey o, r., & will e, r. (1998). Acclimation of loblolly pine (*pinus taeda*) seedlings to high temperatures. *Tree physiology*, 19, 519–525.

- Tian, w. M., wu, j. L., hao, b. Z., & hu, z. H. (2003). Vegetative storage proteins in the tropical tree *swietenia macrophylla*: seasonal fluctuation in relation to a fundamental role in the regulation of tree growth. *Canadian journal of botany*, 81(5), 492–500. <https://doi.org/10.1139/b03-045>
- Toca, a., oliet, j. A., villar-salvador, p., maroto, j., & jacobs, d. F. (2018). Species ecology determines the role of nitrogen nutrition in the frost tolerance of pine seedlings. *Tree physiology*, 38(1), 96–108. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx165>
- Torres garcía, a., fidel, e., ardisana, h., luis, j., & garcía, c. (2018). Fisiología vegetal volumen i: nutrición hídrica y mineral de las plantas. <https://www.researchgate.net/publication/324975554>
- Torres, j. M., & roma, r. (2004). Estudio de tendencias y perspectivas del sector forestal en américa latina al año 2020: informe nacional: méxico.
- Tromp, j. (1983). Nutrient reserves in roots of fruit trees, in particular carbohydrates and nitrogen. In *plant and soil* (vol. 71).
- Tromp, j., & ova, j. C. (1973). Mobilization of protein nitrogen: in apple spring mobilization of protein nitrogen in apple bark. In *physiol. Plant* (vol. 29).
- Tuberosa, r. (2012). Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. *Frontiers in physiology*, 3 sep. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00347>
- Tuteja, n., & sopory, s. K. (2008). Plant signaling in stress: g-protein coupled receptors, heterotrimeric g-proteins and signal coupling via phospholipases. In *plant signaling and behavior* (vol. 3, issue 2, pp. 79–86). Landes bioscience. <https://doi.org/10.4161/psb.3.2.5303>
- Upendra, j. M., & dagla, h. R. (2016). Growth and biochemical analysis of evergreen haloxeric tree species *salvadora oleoides* and *salvadora persica* under nacl stress. *Acta physiologiae plantarum*, 38(5). <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2121-y>
- Uscola, m., villar-salvador, p., gross, p., & maillard, p. (2015). Fast growth involves high dependence on stored resources in seedlings of mediterranean evergreen trees. *Annals of botany*, 115(6), 1001–1013. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv019>
- Valenzuela nuñez, l. M. (2006). Comparaison interspécifique de la dynamique saisonnière de composés azotés et carbonés chez le chêne sessile (*quercus petraea* matt. Liebl.), le chêne pédonculé (*quercus robur* l.) Et le hêtre (*fagus sylvatica* l.) Aux stades juvéniles et adultes; effet de la défoliation et de la lumière sur la gestion des réserves.
- Valenzuela nuñez, l. M., gérald, d., maillard, p., & bréda, n. (2010). Seasonal dynamics of total soluble proteins in adult trees of *quercus petraea* (matts.) Liebl. And *fagus sylvatica* l. *Revista mexicana ciencias*, 1, 76–83.
- Valenzuela-núñez, l. M., maillard, p., & nathalie, b. (2011). Evidence for a 26kda vegetative storage protein in the stem sapwood of mature pedunculate oak. <https://www.researchgate.net/publication/230675753>
- Varela, s. A. (2010). Aspectos básicos de la fisiología en respuesta a estrés y el clima como condicionante del mismo en las plantas.
- Vega pino, p. S. (2023). La plasticidad fenotípica de rasgos fisiológicos y agronómicos del trigo primaveral (*triticum aestivum* l.) Bajo condiciones de ambientes mediterráneo en la zona centro sur de chile. Universidad de talca facultad de ciencias agrarias .
- Velasco velasco, a. V. (1999). Papel de la nutrición mineral en la tolerancia a las

- enfermedades de las plantas. *Terra latinoamericana*, 3, 193–200.
- Vierling, e. (1991). The roles of heat shock proteins in plants. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 42(1), 579–620. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.003051>
- Villamizar cújar, j. M., rodríguez lópez, n. F., & tezara fernández, w. (2012). Phenotypic plasticity in plants of *lippia dulcis* (verbenaceae) subjected to water deficit. In *acta biol. Colomb* (vol. 17, issue 2).
- Villareal quintanilla, j. Á., mares arreola, o., cornejo oviedo, e., & capó arteaga, m. A. (2009). Estudio florístico de los piñonares de *pinus pinceana* gordon. *Acta botánica mexicana*, 87–124.
- Villar-salvador, p., heredia, n., & millard, p. (2009). Remobilization of acorn nitrogen for seedling growth in holm oak (*quercus ilex*), cultivated with contrasting nutrient availability. *Tree physiology*, 30(2), 257–263. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp115>
- Villar-salvador, p., peñuelas, j. L., & jacobs, d. F. (2013). Nitrogen nutrition and drought hardening exert opposite effects on the stress tolerance of *pinus pinea* l. Seedlings. *Tree physiology*, 33(2), 221–232. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps133>
- Villar-salvador, p., puértolas, j., cuesta, b., peñuelas, j. L., uscola, m., heredia-guerrero, n., & rey benayas, j. M. (2012). Increase in size and nitrogen concentration enhances seedling survival in mediterranean plantations. Insights from an ecophysiological conceptual model of plant survival. *New forests*, 43(5–6), 755–770. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9328-6>
- Villar-salvador, p., uscola, m., & jacobs, d. F. (2015). The role of stored carbohydrates and nitrogen in the growth and stress tolerance of planted forest trees. *New forests*, 46(5–6), 813–839. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9499-z>
- Wahid, a. (2007). Physiological implications of metabolite biosynthesis for net assimilation and heat-stress tolerance of sugarcane (*saccharum officinarum*) sprouts. *Journal of plant research*, 120(2), 219–228. <https://doi.org/10.1007/s10265-006-0040-5>
- Walter heldt, h. (2005). *Plant biochemistry* (vol. 3).
- Wang, l. C., tsai, m. C., chang, k. Y., fan, y. S., yeh, c. H., & wu, s. J. (2011). Involvement of the arabidopsis hit1/atvps53 tethering protein homologue in the acclimation of the plasma membrane to heat stress. *Journal of experimental botany*, 62(10), 3609–3620. <https://doi.org/10.1093/jxb/err060>
- Wang, q. L., chen, j. H., he, n. Y., & guo, f. Q. (2018). Metabolic reprogramming in chloroplasts under heat stress in plants. In *international journal of molecular sciences* (vol. 19, issue 3). Mdpi ag. <https://doi.org/10.3390/ijms19030849>
- Wang, s. Y., & faust, m. (1987). Metabolic changes associated with bud break induced by thidiazuron. *J plant growth regul*, 6, 85–95.
- Wetzel, s., & greenwood, j. S. (1989). Proteins as a potential nitrogen storage compound in bark and leaves of several softwoods. In *trees* (vol. 3). Springer-verlag.
- Weyand m., k., & schultz r., h. (2006). Long-term dynamics of nitrogen and carbohydrate reserves in woody parts of minimally and severely pruned riesling vines in a cool climate.
- Winter, g., todd, c. D., trovato, m., forlani, g., & funck, d. (2015). Physiological

- implications of arginine metabolism in plants. *Frontiers in plant science*, 6(july). <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00534>
- Wright, s. D., m mcconnaughay, k. D., mcconnaughay, k., wright, s. D., & m mcconnaughay, k. D. (2002). Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny phenotypic plasticity and the importance of ontogeny. *Plant species biology*, 17. <https://doi.org/10.1046/j.1441>
- Xiong, l., & zhu, j.-k. (2002). Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. In *plant, cell and environment* (vol. 25).
- Xu, g., fan, x., & miller, a. J. (2012). Plant nitrogen assimilation and use efficiency. In *annual review of plant biology* (vol. 63, pp. 153–182). <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105532>
- Xu, y., & xiao, h. (2017). Free amino acid concentrations and nitrogen isotope signatures in *pinus massoniana* (lamb.) Needles of different ages for indicating atmospheric nitrogen deposition. *Environmental pollution*, 221, 180–190. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.11.062>
- Zárete castrejón, j., gonzález pacheco, b., ruiz nieto, j., ávila ramos, l., & ávila ramos, f. (2021). El árbol *pinus cembroides* como alternativa para reforestar ciudades, parques y jardines. *Abanico agroforestal*, 3. <https://doi.org/10.37114/abaagrof/202.1>
- Zeballos bravo byron, félix lópez manuel, & ormanza cedeño katty paola. (2022). Estimacion de la plasticidad fenológica del tomate silvestre (*solanum pimpinellifolium* l.) En el canton bolivar, provincia de manabí. Ecuador.