

Umbrales de estrés térmico y respuesta fisiológica en plántulas de *Abies hickelii* (Flous & GausSEN), una especie en peligro de extinción

Thermal stress thresholds and physiological response in seedlings of *Abies hickelii* (Flous & GausSEN), an endangered species

Iván Hernández-Cruz ¹  • IPablo Antúnez ² 

Recibido: 8/9/2025

Aceptado: 17/11/2025

Abstract

Abies hickelii is an endemic, endangered species that is highly sensitive to climatic fluctuations. Increasing drought and extreme temperature events may threaten its long-term survival. This study evaluated the thermal sensitivity of *A. hickelii* seedlings under controlled conditions. Individuals were exposed to four thermal treatments (control, 28 °C, 32 °C, and 36 °C), and both the time required to reach maximum thermal stress and the rate of foliar damage were assessed. Temperature explained more than 60% of the variability in the time to maximum stress. At 36 °C, seedlings exhibited the highest stress levels and a five-fold increase in damage rate compared to the control, indicating that a critical thermal threshold had been surpassed. Additionally, the progression of damage slowed after exceeding 90% foliar loss, suggesting the presence of a physiological inflection point. Although no significant differences were found among the control, 28 °C, and 32 °C treatments, smaller seedlings showed signs of greater resistance. Overall, these results highlight the species' high vulnerability to extreme heat events and provide essential information for guiding conservation and reforestation strategies under climate-change scenarios.

Keywords: Heat stress, maximum temperature, seedlings, climate change, resilience.

1. Maestría en conservación de los recursos forestales. Universidad de la Sierra Juárez, Avenida Universidad S/N, Ixtlán de Juárez, Oaxaca 68725, México. ivanhernandezcruz1@gmail.com
2. División de Estudios de Posgrado, Instituto de Estudios Ambientales, Universidad de la Sierra Juárez, Avenida Universidad S/N, Ixtlán de Juárez, Oaxaca 68725, México. pantunez4@gmail.com

Resumen

Abies hickelii es una especie endémica y en peligro de extinción con alta sensibilidad a las fluctuaciones climáticas. El incremento de las sequías y las temperaturas extremas podría comprometer su supervivencia a largo plazo. En este estudio se evaluó la sensibilidad térmica de plántulas de *A. hickelii* en condiciones controladas. Los individuos fueron expuestos a cuatro tratamientos térmicos (control, 28 °C, 32 °C y 36 °C) y se examinó el tiempo requerido para alcanzar el máximo estrés térmico, así como la tasa de daño foliar. La temperatura explicó más del 60 % de la variabilidad en el tiempo necesario para llegar al estrés máximo. A 36 °C, las plántulas mostraron el mayor nivel de estrés y una tasa de daño cinco veces superior a la del control, indicando la superación de un umbral térmico crítico. Además, la progresión del daño se desaceleró tras superar el 90 % de pérdida foliar, lo que apunta a un posible punto de inflexión fisiológico. Aunque no se detectaron diferencias significativas entre el control, 28 °C y 32 °C, se observaron indicios de mayor resistencia en las plántulas más pequeñas. En conjunto, los resultados evidencian una alta vulnerabilidad de la especie ante episodios de calor extremo, ofreciendo información clave para implementar estrategias de conservación y reforestación bajo escenarios de cambio climático.

Palabras clave: estrés térmico, temperatura máxima, plántulas, cambio climático, resiliencia.

Introducción

En las últimas décadas, ha aumentado la frecuencia, la intensidad y la duración de los fenómenos meteorológicos extremos, incluyendo olas de calor, sequías prolongadas, lluvias torrenciales y fluctuaciones térmicas de la superficie terrestre [1], [2], [3]. Estos cambios, asociados al calentamiento global debido a las actividades antropogénicas, han causado alteraciones en los patrones climáticos regionales y locales, con consecuencias directas en la dinámica de los ecosistemas terrestres. En particular, la variación en la precipitación —en términos de cantidad, distribución temporal y variabilidad interanual— han tenido un impacto directo en la temperatura del ambiente, afectando la funcionalidad ecológica de varios biomas, afectando a procesos clave como la productividad primaria, la resiliencia de los ecosistemas y la regeneración natural de la vegetación [4].

El desplazamiento de las zonas climáticas como resultado de estos cambios se ha documentado en diferentes regiones del planeta, con implicaciones que incluyen la reorganización espacial de las especies

terrestres, muchas de las cuales no logran adaptarse con la suficiente rapidez a las nuevas condiciones ambientales [5], [6]. Así, los ciclos fenológicos, la redistribución geográfica y la capacidad de adaptación de muchas especies se ven alterados, comprometiendo su supervivencia y, en muchos casos, su funcionalidad ecológica dentro de los ecosistemas [6].

Una de las manifestaciones más preocupantes de la alteración climática es la intensificación de las sequías, caracterizadas por la ausencia prolongada de lluvia o su aparición errática, lo que agrava la escasez de agua en regiones ecológicamente sensibles [7], [8]. Este fenómeno aumenta la temperatura del ambiente y tiene consecuencias en la fisiología de las plantas afectando los procesos vitales como la fotosíntesis, la transpiración y el transporte de nutrientes [9], [10]. En especies con rangos ecológicos restringidos o baja plasticidad fisiológica, este tipo de afectación puede provocar una reducción de la productividad, marchitamiento, menor éxito reproductivo o incluso la muerte.

Abies hickelii, una conífera endémica y en peligro de extinción, representa un caso de vulnerabilidad a las fluctuaciones térmicas del ambiente. Esta especie se distribuye en zonas montañosas con condiciones muy específicas de humedad, altitud y temperatura, lo que limita su capacidad para desplazarse o adaptarse a cambios ambientales específicos [11], [12]. La sensibilidad de *A. hickelii* a las alteraciones en los régimen térmicos y pluviométricos la convierte en un modelo adecuado para estudiar los efectos fisiológicos del calentamiento global en especies forestales restringidas y amenazadas.

En particular, las alteraciones en los patrones de precipitación y el aumento de la temperatura durante las etapas críticas del ciclo de vida de las plantas —como la germinación, el establecimiento de las plántulas y la regeneración natural— pueden comprometer los procesos de repoblación [13]. La interacción entre el estrés hídrico y el estrés térmico durante estas primeras etapas representa un desafío para muchas especies longevas con una tasa de regeneración lenta, como *A. hickelii*.

Teniendo en cuenta lo anterior, una pregunta clave que orienta la presente investigación es: ¿a partir de qué umbral térmico comienzan a manifestarse respuestas fisiológicas adversas en *Abies hickelii*, tales como marchitamiento, reducción del crecimiento o mortalidad? Para responderla, se diseñó un experimento en condiciones controladas que evaluó la respuesta de plántulas de *A. hickelii* expuestas a cuatro niveles de temperatura máxima media.

El objetivo de este estudio fue evaluar la sensibilidad térmica de las plántulas de *Abies hickelii* a través de

dos parámetros clave: (1) el tiempo necesario para alcanzar un nivel crítico de estrés térmico y (2) la tasa de incremento del estrés fisiológico por unidad de tiempo. La identificación de estos umbrales críticos permitirá comprender mejor cómo el calor extremo afecta el desarrollo y la supervivencia de esta especie amenazada. Los hallazgos obtenidos son esenciales para orientar estrategias de manejo forestal, apoyar la restauración ecológica y reforzar la conservación genética, especialmente frente a los desafíos del cambio climático acelerado, la fragmentación de hábitats y la creciente frecuencia de eventos climáticos extremos.

Materiales y métodos

La población objetivo se encuentra en el predio boscoso de la comunidad de Santo Domingo Xagacía, Villa Alta, ubicada en la Sierra Norte de Oaxaca, México, dentro de la cuenca del Papaloapan ($17^{\circ}09' N$, $96^{\circ}16' O$; Figura 1). La altitud del área de estudio se localiza entre los 2767 y 3095 metros sobre el nivel del mar. Santo Domingo Xagacía abarca una superficie total de 5657,2 hectáreas, de las cuales aproximadamente 112,27 hectáreas están ocupadas por la población de *Abies hickelii* (Figura 1).

Selección y recolección de individuos

Teniendo en cuenta que los individuos en la etapa inicial de crecimiento no presentaban una distribución uniforme, además de las variaciones en las condiciones locales, incluyendo la topografía, la exposición, la pendiente, la fisiografía, la vegetación predominante y otras características locales [14], se implementó un muestreo selectivo, cuidando que todas las condiciones locales estuvieran representadas.

El estudio se centró en plántulas que cumplían con criterios específicos de selección: ausencia de plagas o enfermedades visibles, tallos y ramas turgentes e integridad física sin daños mecánicos. La muestra consistió en 40 individuos de uno a dos años de edad con una altura total —medida desde el cuello de la raíz hasta el ápice— comprendida entre 2,1 y 21,0 cm. Este tamaño muestral se ajusta al diseño experimental y se consideró adecuado para los análisis, ya que un mayor número de individuos no habría mejorado significativamente el poder estadístico, pero sí el costo en términos de sacrificio. Asimismo, los tamaños seleccionados son representativos de las primeras etapas de desarrollo de *A. hickelii*, en las que los individuos presentan mayor plasticidad fisiológica y,

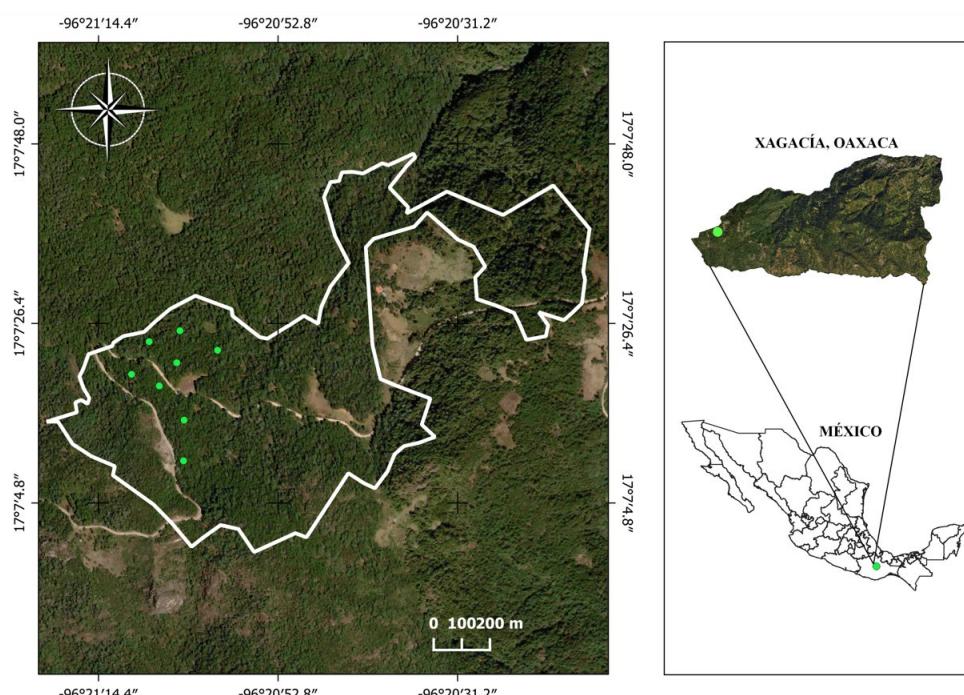


Figura 1. Ubicación de la población de *Abies hickelii* estudiada dentro de los límites de la comunidad de Santo Domingo Xagacía, Villa Alta, Oaxaca, México.

Figure 1. Location of the studied *Abies hickelii* population within the boundaries of the Santo Domingo Xagacía community, Villa Alta, Oaxaca, Mexico.

por lo tanto, una mayor capacidad de adaptación tanto a las condiciones experimentales como al trasplante. Además, las plantas jóvenes son más sensibles a las variaciones térmicas y de humedad, lo que permite evaluar de manera más precisa la respuesta fisiológica a los diferentes tratamientos de temperatura. Este rango de alturas también garantiza homogeneidad entre los individuos, minimizando las variaciones atribuibles a diferencias de tamaño o edad, asegurando que los resultados reflejen la respuesta efectiva de las plántulas en condiciones controladas.

La recolección de individuos se realizó con mayor intensidad en sitios con alta densidad de plántulas y una amplia variación en el tamaño de los individuos, con el fin de capturar la diversidad estructural presente y, al mismo tiempo, minimizar el impacto en la repoblación natural.

Las coordenadas geográficas de los sitios de recolección se registraron utilizando un receptor del Sistema de Posicionamiento Global (GPS Garmin®). Asimismo, se registró la altitud sobre el nivel del mar con el mismo dispositivo. Posteriormente, estos datos se procesaron con el programa QGIS (versión 3.22.11) para generar el mapa de ubicación de los puntos de recolección.

Extracción, trasplante y evaluación térmica de las plántulas de *Abies hickelii*

Después de seleccionar los individuos a estudiar, se trajeron cuidadosamente del hábitat utilizando una pala T 2000 Espadón Truper® asegurando la extracción completa del sistema radicular de cada plántula.



Figura 1. Ilustración de una plántula de *Abies hickelii* en su hábitat natural (A) y transplantada en bolsa de vivero (B).

Figure 2. Photographs of an *Abies hickelii* seedling in its natural habitat (A) and transplanted into a nursery bag (B).

Posteriormente, se trasplantaron a bolsas de vivero de 15x15 cm, utilizando como sustrato el mismo suelo del que fueron extraídas, sin dañar las raíces (Figura 2A-2B). Cada bolsa se etiquetó con la información correspondiente a la unidad experimental, incluyendo la numeración y el tratamiento. Los individuos transplantados se trasladaron al laboratorio de Estudios Ambientales de la Universidad de la Sierra Juárez, donde se sometieron a los tratamientos establecidos.

Teniendo en cuenta que las temperaturas extremas influyen más que los valores centrales en la distribución y abundancia de las plantas en riesgo [15], [16], en este estudio se evaluó la respuesta de plántulas de *Abies hickelii* a distintos niveles de temperatura máxima media anual. Esta variable se obtuvo a partir de registros climáticos históricos de la plataforma WorldClim (versión 2.1) para el periodo 1970–2000, correspondientes tanto a puntos de presencia de la especie recolectados en campo como a registros adicionales disponibles en la plataforma GBIF (www.gbif.org) [17].

Se definieron cuatro tratamientos de temperatura máxima media: Grupo control (TC) ≈18 °C, que corresponde al promedio de la variable estudiada, usado como referencia; Nivel 1 (28 °C), calculado como el promedio más 2,5 desviaciones estándar; Nivel 2 (32 °C), con un incremento de 1 desviación estándar adicional sobre el nivel 1 (promedio + 3,5 desviaciones estándar); y Nivel 3 (36 °C), con un incremento de 1 desviación estándar adicional sobre el nivel 2 (promedio + 4,5 desviaciones estándar). La elección de estos incrementos escalonados se debe a que pruebas preliminares mostraron que aumentos de un solo grado Celsius o de una desviación estándar eran insuficientes para observar respuestas fisiológicas en las plántulas. Por ello, se optó por incrementos más amplios, basados en unidades de desviación estándar, lo que permitió detectar cambios claros en el estrés térmico y evaluar de manera efectiva la sensibilidad y los umbrales de tolerancia de las plántulas ante aumentos progresivos de temperatura. Este diseño simuló así escenarios de calentamiento progresivo. Se utilizaron diez individuos para cada nivel de temperatura.

El experimento se desarrolló en el laboratorio del Instituto de Estudios Ambientales de la Universidad de la Sierra Juárez, usando un horno de vacío (JEIO TECH, modelo OV-12). Una vez que se estabilizó la temperatura a un nivel térmico específico, las plantas asignadas a dicho nivel se sometieron al tratamiento de manera simultánea. Para evitar sesgos en el tiempo de respuesta, se aplicó riego a saturación 24 horas antes de cada ciclo, incluido el grupo control. Las respuestas fisiológicas se registraron cada 24 horas, intervalo determinado mediante una prueba piloto en la que mediciones realizadas a las 8, 10 y 12 horas no mostraron cambios perceptibles.

El daño foliar se cuantificó en una escala de 0 a 100% según el cambio de coloración del follaje, que progresó desde tonos verdes naturales hasta marrón oliva. Este índice expresado en porcentaje se estimó en función de la superficie foliar dañada: 25% (una cuarta parte afectada), 50% (mitad afectada), 75% (tres cuartas partes afectadas) y 100% (afectación total del follaje). Para cada unidad experimental, el ensayo culminó cuando el individuo alcanzó el máximo estrés térmico (100% de daño foliar), independientemente del tiempo transcurrido.

Análisis de datos

Los datos, correspondientes a réplicas independientes y sin evidencia de factores de confusión que afectaran significativamente la respuesta al tratamiento térmico, se analizaron mediante un análisis de varianza (ANOVA) de un factor.

El análisis se realizó con el software R (versión 4.2.2) [18], utilizando como variable dependiente el número de horas hasta alcanzar el máximo estrés térmico (100 % de daño foliar) en los cuatro tratamientos. Se verificaron los supuestos del modelo: la normalidad de los residuos mediante las pruebas de Shapiro-Wilk, Kolmogorov-Smirnov y Anderson-Darling, y la homocedasticidad mediante la prueba de Levene. Para identificar diferencias específicas entre tratamientos, se aplicó la prueba post hoc de comparaciones múltiples de Tukey. La distribución de los datos en cada grupo se visualizó mediante diagramas de caja y bigotes y gráficas de violín. El nivel de significancia se estableció en $\alpha = 0,05$.

Para descartar una posible influencia del tamaño de las plantas se hizo un análisis complementario en el que las muestras se clasificaron en dos grupos de altura: clase A (2,1-10 cm) y clase B (11-21 cm). Esta clasificación permitió comparar de manera preliminar la respuesta térmica entre ambos grupos. Finalmente, se estimaron y compararon las pendientes de regresión para cada tratamiento y grupo. En este contexto, la pendiente se interpretó como la tasa media de incremento del

daño fisiológico por cada unidad adicional de tiempo transcurrido. Por ello el índice del estrés térmico se modeló en función del tiempo en un modelo de regresión lineal.

Resultados

El análisis de varianza reveló diferencias significativas en el tiempo requerido para alcanzar el nivel máximo de estrés térmico entre los tratamientos (Cuadro 1), lo que sugiere una fuerte influencia de la temperatura en la respuesta fisiológica. Aproximadamente, el 64 % de la variabilidad observada en este tiempo fue explicada por el nivel de temperatura ($R^2 = 0,64$). Aunque la prueba de Shapiro-Wilk indicó una desviación de la normalidad en los residuos ($p = 0,0011$), se mantuvo el ANOVA debido a su robustez frente a violaciones moderadas del supuesto de normalidad, respaldada por la homocedasticidad de los residuos y el diseño equilibrado del experimento. Para corroborar estos resultados, de manera complementaria se aplicó también la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, que confirmó que al menos un tratamiento era estadísticamente diferente a los demás ($p = 3,668 \times 10^{-5}$). En conjunto, estos hallazgos confirman que el nivel de temperatura influyó de manera determinante y diferenciada en la velocidad de aparición del daño fisiológico en las plántulas.

Al analizar el efecto de cada nivel de temperatura, se observó que las temperaturas más altas redujeron significativamente el tiempo necesario para alcanzar el punto máximo de estrés térmico. Por ejemplo, el tratamiento a 36 °C requirió en promedio seis veces menos horas que el control, cuatro veces menos que el nivel 28 °C y cinco veces menos que el nivel 32 °C.

Las diferencias entre el nivel más alto y los demás fueron estadísticamente significativas según la prueba de Tukey. En cambio, el control, 28 °C y 32 °C no mostraron diferencias significativas entre sí ($p > 0,05$; Cuadro 2). De manera consistente, los intervalos de confianza del tiempo medio hasta el máximo estrés confirmaron que el tratamiento a 36 °C constituía un

Cuadro 1. Resultados del ANOVA sobre el tiempo necesario para que las plántulas de *Abies hickelii* alcancen el estrés térmico máximo (índice de estrés térmico=100%).

Table 1. ANOVA results on the time required for *Abies hickelii* seedlings to reach maximum thermal stress (thermal stress index = 100%).

| Fuente de variación | Grados de libertad | Suma de cuadrados | Cuadrado medio | Valor de F | Valor de p |
|----------------------|--------------------|-------------------|----------------|------------|------------------------|
| Nivel de temperatura | 3 | 5850507 | 1950169 | 20,9 | $5,168 \times 10^{-8}$ |
| Error residual | 36 | 3359606 | 93322 | | |
| Total | 39 | 9210113 | 23615674 | | |
| R^2 | | 0,64 | | | |

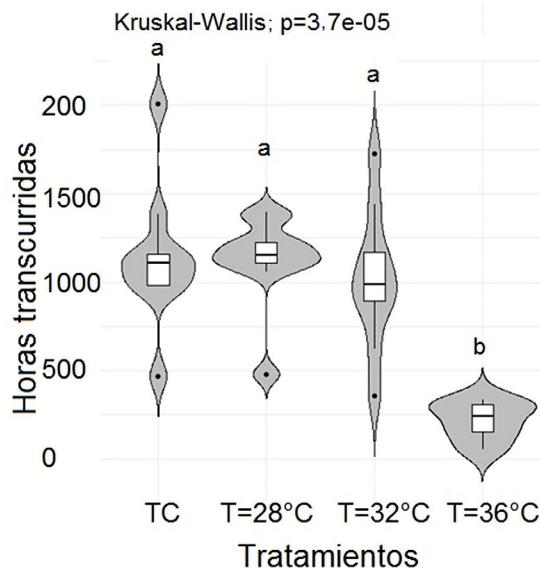


Figura 3. Gráficos de violín con diagramas de caja que muestran el tiempo necesario para alcanzar el máximo estrés térmico por tratamiento. Letras distintas sobre las cajas indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$). TC denota el grupo control.

Figure 3. Violin plots with boxplots showing the time required to reach maximum thermal stress by treatment. Different letters above the boxes indicate significant differences according to Tukey's test ($\alpha = 0.05$). TC is the control group.

grupo significativamente distinto. Además, entre los cuatro tratamientos, el nivel 32 °C presentó la mayor varianza en el número de horas, mientras que el nivel 28 °C mostró la menor (Figura 3).

Como se esperaba, se observó un aumento progresivo en el porcentaje de estrés térmico a lo largo del tiempo en todos los tratamientos. No obstante, la tasa promedio de daño (porcentaje de daño por hora) varió según el nivel de temperatura (Figura 4). En el grupo control, la pendiente de la regresión fue $m=0,048$ equivalente a 4,8 % de daño por hora. En 28 °C la tasa fue de 7,8 % por hora ($m=0,078$); en 32 °C, 6,6 % por hora ($m=0,066$); y, el de 36 °C fue 27 % por hora ($m=0,27$) (Figura 4). Estos resultados muestran que la tasa de daño fue más alta a 36 °C, con la mayor variabilidad en la respuesta. Sin embargo, la relación entre temperatura y tasa de daño no fue estrictamente lineal, como se evidencia en la tasa ligeramente menor a 32 °C en comparación con 28 °C (Figura 4).

En contraste con la tasa horaria de daño, el número total de horas necesarias para alcanzar el máximo estrés térmico aumentó a medida que disminuía la temperatura. Es decir, a menor temperatura, las plántulas sobrevivieron más tiempo antes de alcanzar

el 100 % de daño. Adicionalmente, en más del 65 % de las plántulas (independientemente de su altura o tratamiento), la progresión del daño se ralentizó notablemente una vez que la afectación foliar alcanzó aproximadamente el 90 % (Figura S1). Esto indica que el incremento en el porcentaje de estrés térmico por hora disminuyó, requiriéndose más tiempo para alcanzar el daño total.

Se observó que la progresión del daño en plántulas con alturas superiores a 7 cm se volvió más lenta a medida que se acercaban al punto máximo de estrés térmico. Por el contrario, las plántulas entre 2,1 y 7,0 cm mostraron el patrón opuesto, con una progresión acelerada en la fase final previa al colapso (Figura S1). Asimismo, al examinar la evolución temporal, las plántulas dentro del rango de 4,5 a 11 cm mostraron, en términos generales, una mayor resistencia al requerir más tiempo para alcanzar el máximo estrés térmico. Este patrón se observó en todos los niveles de temperatura, excepto en el grupo control (Figura S1).

Estas observaciones sugieren que el tamaño podría ser un factor importante en la respuesta fisiológica. Sin embargo, los resultados no fueron concluyentes al contrastar los dos subconjuntos de la muestra: clase A (2,1-10 cm), consideradas plántulas más pequeñas, y clase B (11-21 cm), consideradas plántulas más grandes. Se observó que a medida que la temperatura incrementó desde el control (18 °C) hasta 36 °C, el tiempo de resistencia (número de horas para alcanzar el estrés máximo) disminuyó progresivamente en ambas clases. Esta disminución fue más pronunciada en la clase A (Figura 5).

Por el contrario, la clase A presentó una intersección más alta (1241.8 horas), lo que indica una mayor resistencia inicial, pero con pendientes negativas (-113,8; -257,8 y -1046,2; respectivamente) a partir de los 28 °C. Es decir, aunque las plántulas más pequeñas resistieron inicialmente más horas, su disminución en respuesta al aumento térmico fue más abrupta (Figura 5). Estas diferencias en las pendientes (-62,15 vs -43,45) sugieren una mayor sensibilidad térmica en las plántulas más pequeñas.

Sin embargo, el análisis estadístico formal no encontró diferencias significativas en los términos de interacción entre clase de altura y temperatura ($p = 0,279$). Por lo tanto, si bien las tendencias observadas resultan notorias, con la muestra empleada en este estudio no se pudo concluir con certeza estadística que las tasas difieren significativamente entre las clases de altura.

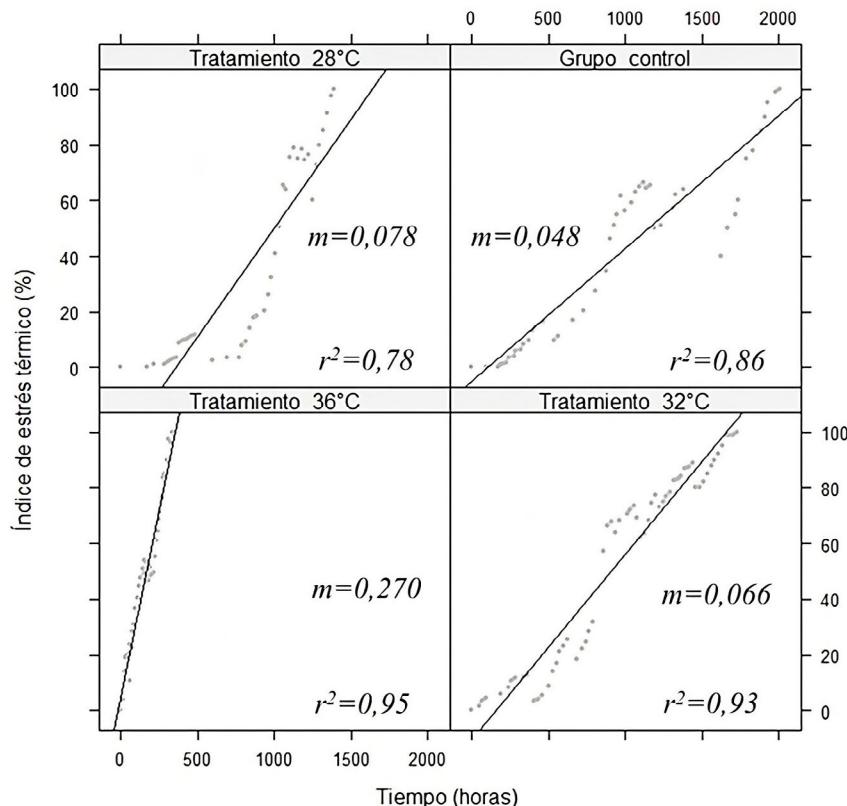


Figura 4. Gráficas de dispersión que muestran la tasa media de cambio (m) del estrés térmico por unidad de tiempo en plántulas de *Abies hickelii* bajo diferentes niveles de tratamiento térmico. Para cada tratamiento se presenta la pendiente de la regresión lineal y su coeficiente de determinación (r^2).

Figure 4. Scatter plots showing the mean rate of change (m) of thermal stress per unit of time in *Abies hickelii* seedlings under different thermal treatment levels. For each treatment, the slope of the linear regression and its coefficient of determination (r^2) are shown.

Discusión

Los resultados obtenidos muestran diferencias significativas en el porcentaje de estrés térmico entre los diferentes niveles de temperatura evaluados, siendo particularmente notable el aumento progresivo del estrés en la parte foliar de *Abies hickelii* a medida que aumenta la temperatura. Este patrón se atribuye al deterioro de los mecanismos fisiológicos que regulan la homeostasis celular en condiciones de temperatura extrema, como la desnaturalización de enzimas, la pérdida de integridad de la membrana celular y la interrupción del transporte de agua [19], [20]. A medida que aumenta la temperatura, los mecanismos naturales de protección térmica de las plantas comienzan a fallar, lo que provoca un aumento gradual de los niveles de estrés en sus órganos. En consecuencia, existe un umbral térmico que las plántulas pueden tolerar; una vez superado, sus defensas se vuelven insuficientes y el daño fisiológico se intensifica rápidamente [21].

En el caso de *Abies hickelii*, la exposición a una temperatura de 36 °C provocó el mayor aumento del estrés térmico. Esto sugiere que este valor supera el umbral térmico que pueden tolerar las plántulas, y sus mecanismos de defensa, como las proteínas de choque térmico (HSP) y los antioxidantes, ya no son suficientes para protegerlas del daño celular [21]. Además, a temperaturas elevadas, las plantas experimentan una mayor pérdida de agua por transpiración y una reducción en la capacidad fotosintética [22].

Estos resultados concuerdan con los obtenidos en investigaciones anteriores; por ejemplo, en estudios realizados con *Arabidopsis* y otras especies arbóreas, se ha documentado que temperaturas superiores a 35 °C causan un daño celular considerable, caracterizado por un aumento del estrés oxidativo y una reducción de la actividad enzimática [23], [24].

La drástica reducción de la sincronización fisiológica observada en el tratamiento a 36 °C sugiere

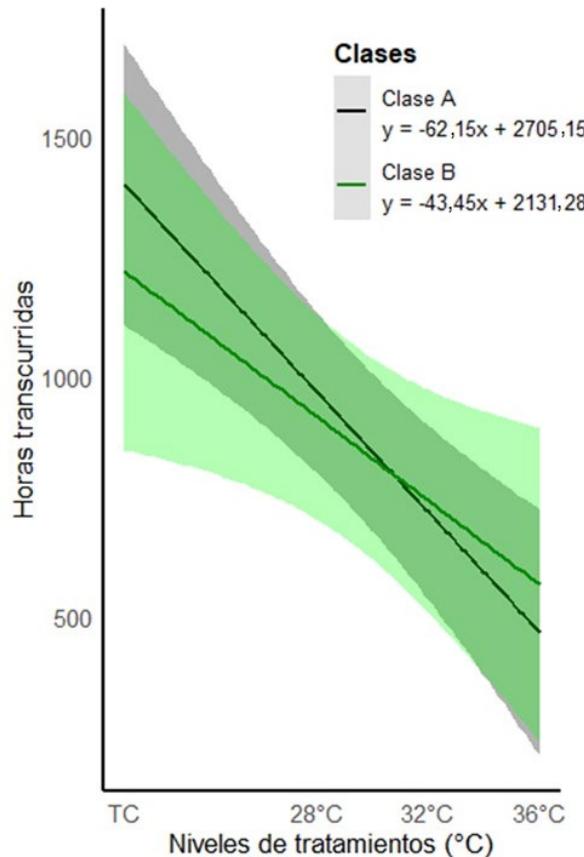


Figura 5. Respuesta media al estrés térmico de las plántulas de *A. hickelii* agrupadas en dos clases a lo largo del tiempo (horas) y sometidas a cuatro niveles de temperatura. La clase A corresponde a plántulas pequeñas y la clase B a plántulas grandes. Cada recta de regresión está acompañada por sus respectivas bandas de predicción al 95%.

Figure 5. Mean thermal stress response of *A. hickelii* seedlings grouped into two size classes over time (hours) under four temperature levels. Class A represents small seedlings, while Class B represents large seedlings. Each regression line is shown with the 95% prediction interval.

implicaciones críticas para la viabilidad de *Abies hickelii* y otras especies en riesgo en escenarios de cambio climático. El incremento de la frecuencia y la intensidad de los episodios de calor extremo podría afectar negativamente a la regeneración natural, limitando el establecimiento de nuevas plántulas y comprometiendo la supervivencia a largo plazo de esta especie endémica y en peligro de extinción [11], [5].

El modelo de temperatura explicó un 64 % de la variabilidad observada en la respuesta de las plántulas (Cuadro 1), lo que confirma su papel como el factor determinante bajo las condiciones experimentales. Sin embargo, un 36 % de la variabilidad no fue capturado por el modelo, lo que indica la influencia de otros factores. Estos podrían incluir variables microambientales como

la humedad relativa, la radiación solar, el contenido de agua del sustrato o incluso, tamaños de los individuos o diferencias genéticas entre individuos [25]. Futuros estudios, que incorporen estas variables en diseños controlados o semicontrolados, permitirían refinar el modelo y explicar una mayor proporción de la varianza.

Aunque la altura total de los individuos no fue estadísticamente significativa ($p = 0,4006$), según la muestra analizada, se observaron tendencias fisiológicas diferenciadas entre las plántulas muy pequeñas (2,1-10 cm) y las más grandes (11-21 cm). Las plántulas más pequeñas mostraron una mayor resistencia al estrés térmico, especialmente a niveles superiores a 28 °C. Esta diferencia podría atribuirse a una mayor eficiencia en la velocidad de enfriamiento o a una distribución más eficiente del agua en los tejidos jóvenes [26]. Además, se ha observado que los individuos más pequeños pueden activar más rápidamente las respuestas hormonales y osmoprotectoras [9]. La falta de significación estadística podría explicarse por el rango estrecho de dimensiones de la muestra estudiada.

Por otro lado, la ralentización en la progresión del daño, observada en más del 65 % de las plántulas tras superar el 90 % de pérdida foliar, sugiere la existencia de un punto de inflexión fisiológico. En otras palabras, una vez alcanzado un umbral crítico de daño, las plantas parecen activar mecanismos de resistencia de emergencia, un estado de colapso parcial en el que reducen su metabolismo en un intento por sobrevivir [27]. Este hallazgo resulta especialmente relevante en especies en peligro de extinción o vulnerables, ya que conocer este umbral permite implementar acciones puntuales de manejo ante fenómenos como sequías prolongadas o aumentos extremos de temperatura, por ejemplo, evitando a que el porcentaje de afectación de daño alcance este umbral.

Además, la tasa media de cambio observada a 36 °C ($0,27 \pm 0,021$) fue aproximadamente cinco veces superior a la del grupo control y cuatro veces mayor que la de los demás tratamientos, lo que sugiere un incremento desproporcionado del estrés térmico bajo condiciones extremas. Dicho patrón de respuesta exponencial coincide con lo documentado en estudios de termotolerancia de *Quercus alba* y *Eucalyptus* spp. [28].

La ausencia de diferencias significativas entre los tratamientos de control, 28 °C y 32 °C, a pesar de las diferentes tasas de cambio fisiológico, puede atribuirse a la resistencia natural de las plántulas. Es probable que los cambios térmicos menores (≤ 4 °C) no generen respuestas visibles en escalas de tiempo cortas. Esta fue una de las razones metodológicas para no adoptar un diseño con incrementos más pequeños (por ejemplo, 18, 19, 20 °C), ya que estudios anteriores han

demonstrado que estas diferencias mínimas a menudo no producen efectos detectables [28].

Para futuros experimentos, se sugiere investigar la interacción de la temperatura con otros factores ambientales, como la luz, la humedad relativa, el viento y la disponibilidad de nutrientes. Estas variables podrían analizarse de manera individual en entornos controlados, como cámaras de simulación climática o sistemas de luz sombra, lo que permitiría una evaluación más completa de las respuestas de las especies vulnerables.

Para identificar genotipos resistentes al calor, sería pertinente realizar ensayos de procedencia. Además, la plantación debe programarse fuera de los meses más calurosos del verano para reducir la exposición al calor extremo. En los programas de migración asistida, debe evaluarse cuidadosamente la idoneidad climática prevista de los sitios receptores. Estas sugerencias son consistentes con las prácticas establecidas para las especies sensibles al calor [19] y están respaldadas por los umbrales empíricos identificados en este estudio.

Conclusiones

En general, *Abies hickelii* —una especie de distribución restringida y en riesgo de extinción— mostró una respuesta diferenciada a los distintos niveles de temperatura en su etapa inicial de crecimiento, lo que indica que un incremento en la temperatura ambiental la afectaría significativamente. El rango intercuartílico reveló que, en el tratamiento control, el tiempo de supervivencia tuvo una amplia dispersión, observándose que el 50 % central de los individuos alcanzó el máximo estrés entre aproximadamente 973 (Q1) y 1219 (Q3) horas. Por el contrario, los tratamientos de 32 °C y 36 °C provocaron una respuesta más homogénea, en la cual las plántulas alcanzaron el colapso en corto tiempo. Este efecto fue particularmente severo a 36 °C, donde el 50% central de la población requirió entre 126 y 312 horas (equivalente a 5 y 13 días, respectivamente) para colapsar, y donde todos los individuos colapsaron en menos de 400 horas continuas (aproximadamente 17 días). Por otro lado, en más del 65 % de las plantas, la progresión del daño se desaceleró notablemente una vez que la afectación foliar alcanzó alrededor del 90 %, independientemente del tamaño de las plántulas o del nivel térmico aplicado.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la fundación IDEA WILD por la financiación de tres equipos de medición forestal, en el marco del proyecto de investigación de donde se deriva este artículo.

Referencias

- [1] L. V. Alexander, et al., "Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation," *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, vol. 111, no. D5, Mar., pp. 1-22, 2006. doi. [10.1029/2005JD006290](https://doi.org/10.1029/2005JD006290)
- [2] K. E. Trenberth, "Changes in precipitation with climate change," *Climate Research*, vol. 47, no. 1-2, Mar., pp. 123-138, 2011. doi. [10.3354/cr00953](https://doi.org/10.3354/cr00953)
- [3] X. Zhang, et al., "Temperature and precipitation trends in Canada during the 20th century," *Atmosphere-Ocean*, vol. 38, no. 3, Feb., pp. 395-429, 2000. doi. [10.1080/07055900.2000.9649654](https://doi.org/10.1080/07055900.2000.9649654)
- [4] G. Forzieri, et al., "Vegetation dynamics within the North American monsoon region," *Journal of Climate*, vol. 24, no. 6, Mar., pp. 1763-1783, 2011. doi. [10.1175/2010JCLI3847.1](https://doi.org/10.1175/2010JCLI3847.1)
- [5] C. Bellard, et al., "Impacts of climate change on the future of biodiversity," *Ecology Letters*, vol. 15, no. 4, Jan., pp. 365-377, 2012. doi. [10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x)
- [6] G. T. Pecl, et al., "Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being," *Science*, vol. 355, no. 6332, Mar., pp. 1-10, 2017. doi. [10.1126/science.aai9214](https://doi.org/10.1126/science.aai9214)
- [7] P. Camberlin, et al., "Components of rainy seasons' variability in Equatorial East Africa: onset, cessation, rainfall frequency and intensity," *Theoretical and Applied Climatology*, vol. 98, no. 3, Feb., pp. 237-249, 2009. doi. [10.1007/s00704-009-0113-1](https://doi.org/10.1007/s00704-009-0113-1)
- [8] K. E. Trenberth, et al., "Attribution of climate extreme events," *Nature Climate Change*, vol. 5, no. 8, Jun., pp. 725-730, 2015. doi. [10.1038/nclimate2657](https://doi.org/10.1038/nclimate2657)
- [9] M. M. Chaves, et al., "Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant," *Functional Plant Biology*, vol. 30, no. 3, Mar., pp. 239-264, 2003. doi. [10.1071/FP02076](https://doi.org/10.1071/FP02076)
- [10] S. Cissé, et al., "Rainfall intra-seasonal variability and vegetation growth in the Ferlo Basin (Senegal)," *Remote Sensing*, vol. 8, no. 1, Jan., pp. 1-24, 2016. doi. [10.3390/rs8010066](https://doi.org/10.3390/rs8010066)
- [11] C. D. Allen, et al., "A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests," *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no. 4, Feb., pp. 660-684, 2010. doi. [10.1016/j.foreco.2009.09.001](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001)
- [12] P. Antúnez, et al., "Effects of distance and neighbor size on *Abies hickelii*: The asymmetric competition

- is aggravated in an endangered species," *Forests*, vol. 14, no. 8, Aug., pp. 1-14, 2023. doi. [10.3390/f14081654](https://doi.org/10.3390/f14081654)
- [13] F. Lloret, et al., "Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests," *Oikos*, vol. 120, no. 12, Jul., pp. 1909-1920, 2011. doi. [10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x)
- [14] I. Hernández-Cruz, et al., "La dirección importa: el inesperado papel del azimut en la distribución espacial de la regeneración de *Abies hickelii* (Flous & Gaussem)," *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 22, no. 50, Jun., pp. 42-51, 2025. doi. [10.18845/rfmk.v22i50.7763](https://doi.org/10.18845/rfmk.v22i50.7763)
- [15] P. Antúnez, "Influence of physiography, soil and climate on *Taxus globosa*," *Nordic Journal of Botany*, vol. 39, no. 3, Mar., pp. 1-11, 2021. doi. [10.1111/njb.03058](https://doi.org/10.1111/njb.03058)
- [16] P. Antúnez, "Main environmental variables influencing the abundance of plant species under risk category," *Journal of Forestry Research*, vol. 33, no. 4, Dec., pp. 1209-1217, 2022. doi. [10.1007/s11676-021-01425-6](https://doi.org/10.1007/s11676-021-01425-6)
- [17] GBIF [Global Biodiversity Information Facility], "GBIF Occurrence Download," 2022. [Online]. Disponible en: <https://www.gbif.org> [Fecha de acceso: 17 de septiembre de 2025].
- [18] R Core Team, "R: A language and environment for statistical computing," R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022.
- [19] A. Wahid, et al., "Heat tolerance in plants: an overview," *Environmental and Experimental Botany*, vol. 61, no. 3, Dec., pp. 199-223, 2007. doi. [10.1016/j.envexpbot.2007.05.011](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011)
- [20] M. Hasanuzzaman, et al., "Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants," *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 14, no. 5, May., pp. 9643-9684, 2013. doi. [10.3390/ijms14059643](https://doi.org/10.3390/ijms14059643)
- [21] C. E. Bita and T. Gerats, "Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops," *Frontiers in Plant Science*, vol. 4, Jul., pp. 1-18, 2013. doi. [10.3389/fpls.2013.00273](https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00273)
- [22] W. Sadok, et al., "Transpiration increases under high-temperature stress: Potential mechanisms, trade-offs and prospects for crop resilience in a warming world," *Plant, Cell & Environment*, vol. 44, no. 7, Dec., pp. 2102-2116, 2021. doi. [10.1111/pce.13970](https://doi.org/10.1111/pce.13970)
- [23] N. Suzuki, et al., "Abiotic and biotic stress combinations," *New Phytologist*, vol. 203, no. 1, Apr., pp. 32-43, 2014. doi. [10.1111/nph.12797](https://doi.org/10.1111/nph.12797)
- [24] R. F. Sage, et al., "Rubisco, Rubisco activase, and global climate change," *Journal of Experimental Botany*, vol. 59, no. 7, Apr., pp. 1581-1595, 2008. doi. [10.1093/jxb/ern053](https://doi.org/10.1093/jxb/ern053)
- [25] A. B. Nicotra, et al., "Plant phenotypic plasticity in a changing climate," *Trends in Plant Science*, vol. 15, no. 12, Dec., pp. 684-692, 2010. doi. [10.1016/j.tplants.2010.09.008](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008)
- [26] H. Lambers, et al., *Plant physiological ecology*, 2^a ed., Springer Science & Business Media, New York, 2008. doi. [10.1007/978-0-387-78341-3](https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3)
- [27] R. Mittler, "Abiotic stress, the field environment and stress combination," *Trends in Plant Science*, vol. 11, no. 1, Jan., pp. 15-19, 2006.
- [28] R. Teskey, et al., "Responses of tree species to heat waves and extreme heat events," *Plant, Cell & Environment*, vol. 38, no. 9, Jul., pp. 1699-1712, 2015. doi. [10.1111/pce.12417](https://doi.org/10.1111/pce.12417)