



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO
FACULTAD DE CIENCIAS



**“DISPONIBILIDAD DE NITRÓGENO EN EL SUELO DEL ECOTONO DEL
LÍMITE SUPERIOR DEL BOSQUE DE *Pinus hartwegii* Lindl. EN EL NEVADO
DE TOLUCA”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

JOSÉ EDUARDO SOLIS CRUZ

DIRECTORA DE TESIS:

Dra. en C.A Marlín Pérez Suárez

Toluca de Lerdo, Estado de México; Febrero de 2020

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	2
ÍNDICE	4
ÍNDICE DE FIGURAS	6
ÍNDICE DE TABLAS	8
RESUMEN.....	9
1. INTRODUCCIÓN	11
2. ANTECEDENTES.....	14
3. MARCO TEÓRICO	17
3.1. <i>Cambio climático, respuesta de las especies vegetales a los incrementos de temperatura</i>	17
3.2. <i>Ciclo del Nitrógeno</i>	21
3.3. <i>Ecotono del LSB</i>	23
3.3.1. <i>Importancia ecológica de los ecotonos y su susceptibilidad al cambio climático</i>	25
4. PROBLEMÁTICA	27
5. JUSTIFICACIÓN	28
6. HIPÓTESIS	29
7. OBJETIVOS	30
7.1. <i>Objetivo general</i>	30
7.2. <i>Objetivos específicos</i>	30
8. MÉTODOS	31
8.1. <i>Área de Estudio</i>	31
8.2. <i>Diseño experimental</i>	32
8.3. <i>Colecta de muestras de suelo</i>	34
8.4. <i>Determinación del N disponible (NO₃⁻ y NH₄⁺)</i>	35
8.5. <i>Análisis físico y químico del suelo</i>	35
8.6. <i>Análisis estadísticos</i>	36
9. RESULTADOS	37
10. DISCUSIÓN	45
11. CONCLUSIONES.....	50

12. RECOMENDACIONES.....	51
REFERENCIAS.....	52

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Factores principales, factores antrópicos, procesos ecológicos clave y respuestas de los ecosistemas frente al cambio climático	19
Figura 2. Registro de las concentraciones de CO ₂ en la atmósfera terrestre a partir de 1958 y hasta 2019 obtenidos por la estación meteorológica NOAA.....	20
Figura 3. Principales fuentes de emisión de CO ₂ a nivel mundial a partir de 1751 y proyectadas hasta 2010	21
Figura 4. Principales procesos de los que consiste el ciclo del N.....	22
Figura 5. (a) Interacción entre dos ecosistemas donde se forma un espacio de transición denominado ecotono. (b) Ecotono en una zona alpina, la línea discontinua más oscura representa el LSB y las líneas más claras representan el sitio hipotético donde podría avanzar el bosque o la especie arbórea en un futuro.....	23
Figura 6. Ejemplo de las formas de un ecotono (a) difusa [Loveland Pass, CO, USA], (b) abrupta [Lewis Pass, New Zealand], (c) Islas [Lee Ridge (Glacier National Park, MT, USA], (d) <i>Krummholz</i> [Glacier National Park, MT, USA]	24
Figura 7. Ejemplo del desplazamiento de árboles a lugares más altos como efecto del calentamiento global durante el siglo pasado en un ecotono del LSB en los Montes Iremels en Urals, Rusia.	26
Figura 8. Localización geográfica del Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca.....	31
Figura 9. Establecimiento de los transectos con dirección noreste (a) y este-sureste (b) alrededor del cráter del Nevado de Toluca.	33
Figura 10. Esquemmatización del diseño de muestreo. (a) La flecha punteada muestra el gradiente altitudinal creciente a lo largo de los transectos, mientras la línea punteada muestra el LSB, a partir del cual se establecieron los transectos perpendiculares, (b) establecimiento de las subparcelas.....	34
Figura 11. Ajuste lineal de los datos registrado para (a) NO ₃ ⁻ (g m ⁻²) y (b) NH ₄ ⁺ (g m ⁻²), donde los niveles altitudinales están dados por Bos = bosque y Pas = pastizal en el ecotono del LSB de <i>P. hartwegii</i> en el Nevado de Toluca.....	38

Figura 12. Ajuste lineal de los datos registrado para (a) DA (g cm^{-3}), (b) Humedad (%) y pH, donde los niveles altitudinales están dados por Bos = bosque y Pas = pastizal en el ecotono del LSB de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca..... 40

Figura 13. Ajuste lineal para los datos registrados de la textura en (a) Arena (%), (b) Limo (%) y (c) Arcilla (%), donde los niveles altitudinales están dados por Bos = bosque y Pas = pastizal en el ecotono del LSB de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca. 42

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Matriz de los coeficientes de correlación de Pearson entre el N disponible y otras variables físicas y químicas del suelo a lo largo del ecotono del LSB de <i>P. hartwegii</i> del Nevado de Toluca.	44
--	----

RESUMEN

El ecotono del Límite Superior del Bosque (LSB) es la línea que delimita el punto máximo al cual se distribuye un bosque. Dado que dichos sitios son sumamente dinámicos y susceptibles a cambios ambientales como el aumento en la temperatura, se consideran excelentes sitios para evaluar el impacto del cambio climático en los ecosistemas forestales a nivel mundial. Además de la temperatura como factor limitante en el establecimiento de plantas como *Pinus hartwegii* Lindl., la disponibilidad de nutrimentos como Nitrógeno (N), podría ser un factor limitante para el crecimiento y la potencial migración de esta especie a mayores altitudes como respuesta al cambio climático. El objetivo de este trabajo fue determinar si la forma del ecotono del LSB de *P. hartwegii* se define por la disminución de N conforme se avanza de bosque a pastizal alpino. Lo anterior se llevó a cabo en el ecotono del LSB de *P. hartwegii* del Nevado de Toluca mediante muestreo en 5 transectos, dos en dirección Noroeste y tres en dirección Este-sureste, en los cuales se establecieron 6 parcelas de 20 m x 20 m, tres por debajo y tres por encima del LSB. Las parcelas se dividieron en cuadrantes de 10 m x 10 m en los que se establecieron subparcelas de 3m x 3m, de las cuales se extrajeron las muestras de suelo. Con dichas muestras se determinó el N disponible mediante el contenido de nitratos y amonio (NO_3^- y NH_4^+). También fueron analizadas otras propiedades físicas y químicas del suelo como: Densidad aparente (DA), humedad, pH y textura. Las muestras fueron colectadas a 15 cm de profundidad. Los resultados muestran que la disponibilidad de NO_3^- es mayor en la zona de pastizal alpino ($\text{Pas5} = 1.1683 \pm 0.1455 \text{ g m}^{-2}$) en comparación con la zona de bosque ($\text{Bos1} = 0.7758 \pm 0.1455 \text{ g m}^{-2}$), así mismo resultó para NH_4^+ , con mayor disponibilidad en la zona de pastizal ($\text{Pas6} = 0.7273 \pm 0.1159 \text{ g m}^{-2}$) en comparación con la zona de bosque ($\text{Bos2} = 0.415 \pm 0.1216 \text{ g m}^{-2}$). Por su parte en las propiedades físicas y químicas se obtuvo un máximo de la DA en el pastizal ($\text{Pas4} = 0.3918 \pm 0.0108 \text{ g cm}^{-3}$), mientras que el mínimo fue registrado en el bosque ($\text{Bos1} = 0.347 \pm 0.0108 \text{ g cm}^{-3}$). La humedad no mostro un patrón definido dentro del ecotono ya que tanto los mayores valores ($\text{Pas6} = 22.4907 \pm 2.4345 \%$) como los menores valores ($\text{Pas4} = 15.1983 \pm 2.4345 \%$) se registraron en la zona de pastizal. El pH más ácido se obtuvo en el bosque

(Bos1 = 4.915 ± 0.0773), mientras que el pH más alcalino se encontró en el pastizal (Pas6 = 5.0583 ± 0.0773). La textura del suelo tendió a disminuir en su composición de limo y arcilla con el aumento en altitud, mientras que la textura más gruesa como la arena aumento con la altitud a pesar de no mostrar un patrón definido. El coeficiente de correlación de Pearson mostró correlación entre NO_3^- y NH_4^+ , así mismo se mostró correlación entre la DA y NO_3^- y NH_4^+ . Además, se encontró que la proporción de limo y arcilla se correlacionan de forma negativa con la arena. Los resultados muestran que en el ecotono del LSB la disponibilidad de N tiene una relación positiva con el aumento en la altitud, lo que señala que la disponibilidad de N no se ve afectada por las características físicas y químicas de una montaña alpina, sino que está siendo influenciada por factores externos. Lo anterior sugiere llevar a cabo mediciones de las entradas de N vía deposito atmosférico, además de analizar el impacto de las interacciones microbiológicas en este proceso.

1. INTRODUCCIÓN

El ecotono del Límite Superior del Bosque (LSB) es la línea que delimita el punto máximo en altitud a la que se distribuye de manera natural un bosque (Körner y Paulsen, 2004). Este ecotono marca la transición entre el bosque subalpino y ecosistemas distribuidos a mayor altitud como el pastizal alpino, las tuberas o el páramo de altura (Hernández *et al.*, 2005). Un ecotono del LSB de acuerdo a su estructura puede ser clasificado en una de cuatro formas, ya sea como difuso, abrupto, islas, o *krummholz* (Harsch y Bader, 2011). De los tipos de ecotonos mencionados, los difusos son el tipo más común (Smith *et al.*, 2003; Grabherr *et al.*, 2010 Harsch y Bader, 2011).

Uno de los principales factores que varían gradualmente conforme se asciende en altitud es la temperatura, de tal manera que los pisos altitudinales llegan a denominarse desiertos fríos. Lo anterior debido a que la presencia de lluvia es muy reducida, además del aumento en las heladas nocturnas que promueven la creación de mayor extensión de áreas de suelo desnudo (Rundel *et al.*, 1994). Por ello la temperatura es uno de los principales factores que controlan el crecimiento vegetal (Moen *et al.*, 2008; Müller *et al.*, 2016). Aunado a lo anterior, las especies arbóreas que forman ecotonos del LSB son considerados altamente susceptibles al incremento de temperatura resultante del calentamiento global (Camarero y Gutiérrez, 1999; Chersich *et al.*, 2015). Básicamente existen tres probables respuestas a través de las cuales los árboles en el ecotono pueden responder al calentamiento global, a través de adaptación a las nuevas condiciones climáticas, sucumbiendo ante ellas y exponerse a la extinción o bien, migrando hacia mayores altitudes donde prevalezcan las condiciones de temperatura a las que están adaptados (Aitken *et al.*, 2008).

La migración hacia mayores altitudes, es una respuesta que ya ha sido reportada para algunas especies arbóreas que forman LSB en diversas partes del mundo. Un ejemplo de ello es *Salix phylicifolia* cuyos organismos juveniles se han visto obligados a desplazarse a sitios más altos y fríos a consecuencia del cambio climático en un lapso de 5 años (Björk y Molau, 2007). Algo similar ocurre con *Larix*

sibirica y *Pinus uncinata* en los que se han registrado un acenso estacional (primavera) durante los últimos cincuenta años (Jobbágy y Jackson, 2000). Así mismo se registra migración altitudinal por parte de *Pinus hartwegii* (Camarero y Gutiérrez, 2004; Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017). Así, el efecto del cambio climático varía entre especies y condiciones del sitio en donde se desarrolla cada una de ellas. Sin embargo, la migración es un proceso complejo en el que no sólo están involucradas las características y dinámica poblacional de la especie; sino las condiciones del sitio y micrositos, en donde el suelo y sus características fisicoquímicas podrían ser determinantes en el establecimiento de nuevos individuos hacia mayores altitudes (Germino y Smith, 2000; Camarero y Gutiérrez, 2004; Harsch y Bader, 2011). En este sentido, los suelos de alta montaña se caracterizan por ser suelos menos consolidados, con una gran cantidad de arena y baja proporción de materia orgánica debido a la menor cobertura vegetal, resultando en menor disponibilidad de nutrimentos como nitrógeno (N), principal limitante de la productividad primaria en ambientes terrestres (Bowman *et al.*, 1993; Butler *et al.*, 2007).

En México, *Pinus hartwegii* Lindl., es la especie predominante en las grandes elevaciones (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005). De acuerdo con Alfaro-Ramírez *et al.* (2017), esta especie conforma ecotonos difusos en el Nevado de Toluca, disminuyendo gradualmente tanto la densidad como la altura y diámetro de los individuos de *P. hartwegii* conforme se incrementa en altitud a partir de 3, 980 a 4, 120 m a través del ecotono del LSB. Harsch y Bader (2011) sugieren que lo anterior es indicador de la disminución en las condiciones idóneas para el crecimiento vegetal. No obstante, hasta ahora no han sido reportados datos que permitan determinar un patrón en los factores limitantes del crecimiento de esta especie conforme se incrementa la altitud. Por lo que es importante precisar cuáles son o si existen recursos en el suelo que determinen el límite de este bosque y si el patrón de disponibilidad de esos recursos, particularmente la disponibilidad de N, es acorde al patrón de reducción en la dimensión de los árboles característico del ecotono tipo difuso. Por lo anterior, el objetivo de este estudio es determinar si el N disponible en el suelo disminuye a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii* en

el Nevado de Toluca y si está relacionada la gradual disminución del arbolado con la disponibilidad de N, y si este nutrimento está fungiendo como un limitante en la posible migración de la especie hacia mayores.

2. ANTECEDENTES

Los ecotonos del LSB son áreas de transición del bosque subalpino a pastizal alpino, sumamente dinámicas y susceptibles a cambios ambientales (Holtmeier y Broll, 2005). Por ello han sido considerados como parte central de los estudios del impacto del cambio climático en diversos aspectos relacionados con los bosques subalpinos (Camarero *et al.*, 2000). Uno de los principales enfoques que se ha dado a los estudios en ecotonos alpinos ha sido su papel en los procesos de adaptación que suelen ser muy marcados a causa del cambio climático global. Por ejemplo, en un estudio realizado al norte de Suecia, Björk y Molau (2007) encontraron casos de adaptación representativa en la respuesta al cambio climático de individuos juveniles de *S. phylicifolia*. Estos últimos mostraron un avance en su gradiente altitudinal, rebasando el LSB y llegando a la zona nival. Destaca que en la zona nival fue donde se registró una gran disponibilidad de N-NH_4^+ , y las mayores tasas de mineralización. Así mismo Camarero y Gutiérrez (2004) en los Pirineos españoles han registrado desplazamiento altitudinal por parte de *L. sibirica* Ledeb. y *P. uncinata*, los cuales durante los últimos cincuenta años estacionalmente en primavera, ocupan un rango altitudinal mayor en comparación con otras estaciones del año. Por otra parte, Carlsson *et al.* (1999) demostró que los factores físicos (fuertes vientos, bajas temperaturas extremas, estrés mecánico, etc.) que hay a grandes altitudes afectan la estructura y composición de las comunidades vegetales. Cabe mencionar que han sido pocos los trabajos de investigación (Körner y Paulsen, 2004) que se han enfocado a los cambios o limitaciones a nivel del suelo. Por ejemplo, Cairns (1999) dirigió su trabajo a analizar las características edáficas heterogéneas dentro del LSB en el Glacier National Park, Montana, para conocer el funcionamiento de las características en el suelo de los entornos forestales alpinos (ecotonos subalpinos y subyacentes a la tundra). En dicho trabajo, se determinó el impacto del clima y la humedad en la disponibilidad y el estado de nutrientes como carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K), en relación con la estructura del LSB, encontrando que la disponibilidad de nutrientes en sitios con poca humedad es menor en comparación con los sitios más húmedos y que la respuesta

del entorno edáfico al cambio climático está ligada con la heterogeneidad de los sitios.

Por su parte Germino y Smith (2000), evaluaron la fotoinhibición a bajas temperaturas y la distribución de especies de coníferas (*Abies lasiocarpa* y *Picea engelmannii*) y herbáceas perenes (*Caltha leptosepala* y *Erythronium grandiflorum*) a nivel de micrositos en el ecotono del LSB de la cordillera nevada del bosque nacional de Medicine Bow en el Sureste de Wyoming. El fenómeno de la fotoinhibición a bajas temperaturas es adjudicado a la alta radiación solar y las bajas temperaturas, vinculándose así con el cambio climático que a consecuencia afecta la dinámica del LSB por las dificultades en el establecimiento de plántulas, abordando como posible factor influyente la asimilación de N.

En el caso de Butler *et al.* (2007), resaltaron la importancia de procesos geológicos y geomorfológicos en el ecotono del LSB. Estos autores relacionan los procesos anteriormente mencionados con la influencia del clima y los cambios que este puede tomar, en términos de cambio climático global, ya que mencionan la influencia del terreno en el desplazamiento altitudinal del LSB de *P. longaeva* hacia relieves similares. Por ello, procesos como la soliflucción, el cual se lleva a cabo por el desplazamiento de la capa de suelo que ocurre a causa del congelamiento y descongelamiento en las pendientes, podría cambiar la respuesta de las plantas ante el cambio climático (Avenard, 1990).

En México, los pocos estudios en relación a los ecotonos del LSB han sido enfocados a aspectos de regeneración de bosques, donde se aborda la diversidad y riqueza de especies vegetales que se establecen a lo largo de este gradiente altitudinal, en el cual se observan variables ambientales que modifican la estructura vegetal (Sánchez-González y López-Mata, 2005). O bien, sólo a registros presenciales de *P. Hartwegii* como principal especie que conforma el LSB en los volcanes, Popocatépetl, Iztaccíhuatl y Nevado de Toluca, sin embargo, no se toman en cuenta factores como calidad del suelo, factores ambientales o dinámica del ecotono (Almeida-Leñero *et al.* 2004 y 2007).

Por otra parte, el único trabajo asociado a dinámica de ecotonos del LSB ha sido realizado por Alfaro-Ramírez *et al.* (2017), el cual aborda el posible cambio altitudinal de *P. hartwegii* en el ecotono del LSB del Nevado de Toluca. Dicho trabajo fue realizado analizando imágenes satelitales de 25 años entre 1989 y 2014 por medio del método de ventana móvil, en cuyo análisis se reportó que no hubo diferencias en la distribución altitudinal del ecotono del LSB de *P. hartwegii* entre los periodos que fueron evaluados, por ello en dicho trabajo se sugiere seguir realizando monitoreos a largo plazo para determinar si la especie es capaz de migrar altitudinalmente frente a un aumento en la temperatura. La carencia de estudios relacionados con la dinámica del suelo de los ecotonos del LSB no ha permitido saber si en realidad *P. hartwegii* es capaz de migrar altitudinalmente.

3. MARCO TEÓRICO

3.1. **Cambio climático, respuesta de las especies vegetales a los incrementos de temperatura**

Cambio climático

En el sistema Tierra-atmósfera, el clima es la respuesta al estímulo que recibe de la radiación solar, resultando en un balance energético entre la radiación absorbida y la manera en que se distribuye esta energía entre los continentes, océanos y atmósfera. Y se puede calcular mediante el valor medio de las variables meteorológicas de un determinado lugar durante un periodo determinado (Castillo, 1999). Cuando ocurre variación en la media de las propiedades del estado del sistema climático que persisten generalmente décadas o más, para alcanzar un nuevo equilibrio se le denomina cambio climático (Cubash *et al.*, 2013).

A lo largo de su historia, el planeta tierra y su clima han pasado por numerosos cambios siguiendo ciclos naturales, pero durante el último siglo estos cambios se han ido acelerando debido a actividades antrópicas con la emisión de gases de efecto invernadero, principalmente de CO₂ y destrucción de la capa de ozono (Lorente *et al.*, 2004). Actualmente el nivel de CO₂ en la atmósfera ha superado las 400 ppm, un límite que se pensaba es crítico en el incremento de temperatura ambiental (Scripps Institution of Oceanography, 2019). Por lo acontecido en siglos anteriores, existe una tendencia a que la temperatura de la tierra aumenta y puede estar relacionado con el aumento de las emisiones de CO₂ y la emisión de otros gases de efecto invernadero. De tal manera que lo anterior ha provocado alteraciones en la circulación del aire atmosférico, en las precipitaciones, en el nivel del mar y en el desarrollo de glaciares (Lorente *et al.*, 2004).

Aunado a lo anterior, algunas de las actividades antrópicas que ejercen gran presión adicional a los ecosistemas terrestres, son la sobreexplotación y contaminación de los mismos, además del cambio de usos del suelo, la fragmentación de hábitats, el

incremento en la deposición de nitrógeno y la introducción de especies alóctonas, promueven que el cambio climático acelere su ritmo natural (Lorente *et al.*, 2004).

Aspectos relacionados con la fenología y fisiología se asocian con un rango térmico, de humedad y de radiación con la mayoría de las especies y el aumento en la temperatura, así como la variación en las precipitaciones a consecuencia del cambio climático, llegaría a modificar su hábitat disminuyendo los rangos de distribución de dichas especies (Hughes, 2000; Lorente *et al.*, 2004). No sólo se ve afectada la configuración de los ecosistemas, sino que también pasan por un proceso de reorientación de funciones como en la productividad, dinámica poblacional, abundancia y distribución de especies, entre otros. Pudiendo llegar el denominado reemplazo de algunos grupos de flora y fauna por medio de migración, colonización/invasión, o bien, extinción por parte de los grupos menos aptos o menormente favorecidos por los cambios en la temperatura y las grandes concentraciones de CO₂ (Figura 1; Lorente *et al.*, 2004).

La rapidez con la que sucede actualmente el cambio climático provoca que muchas especies de plantas no identifiquen el clima al que están adaptadas actualmente, ampliando el riesgo a la extinción. La creación de nuevas poblaciones en sitios nuevos es una posibilidad de respuesta que algunas plantas han desarrollado, y lo que deja a los procesos adaptativos como recurso muy pocas veces utilizado frente al cambio climático (Jump y Peñuelas, 2005).

Existen varios escenarios que predicen como reaccionaran las comunidades vegetales, de acuerdo a las tasas de crecimiento, de migración, de recuperación y respuesta a las perturbaciones, los distintos biomas no cambiaran de manera intacta, sin embargo, algunas plantas son capaces de migrar con facilidad y relativa rapidez, pero requieren de ecosistemas naturales continuos y relativamente tranquilos (Walker y Steffen, 1997). En varias partes del mundo como en América y Europa se ha registrado que algunas especies de árboles han migrado altitudinalmente como respuesta al calentamiento global (Gottfried *et al.*, 2012).

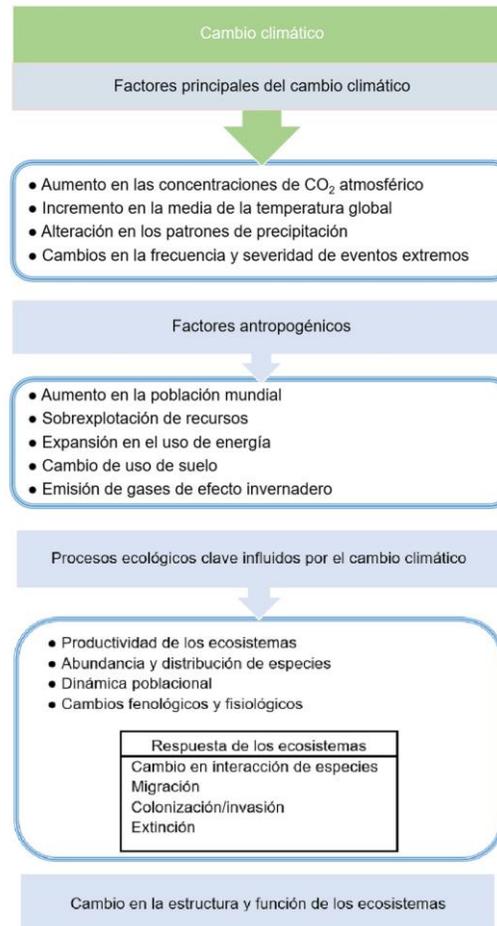


Figura 1. Principales factores antropogénicos del cambio climático y procesos ecológicos claves que son influenciados por este fenómeno en los ecosistemas terrestres (Modificación al esquema de Lorente *et al.*, 2004)

Fuentes de emisión de CO₂

El CO₂ es uno de los principales responsables del calentamiento global, ya que su emisión procede de todo tipo de proceso de combustión como la quema de combustibles fósiles ya sea carbón, petróleo o gas (Rodríguez-Bernate y Martínez-Cortes, 2019). Por ser el gas de efecto invernadero más prevalente la mayoría de los estudios se ha enfocado a este GEI. De acuerdo a los registros de la estación meteorológica NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) en Mauna Loa en 1958 y después en 1974, las tasas de concentración de CO₂ se han ido

acelerando. En los primeros años de registro, las tasas de concentración eran de 0.7 ppm (partes por millón) por año; incrementando a 2.2 ppm por año durante la última década. Sin embargo, en lo que va del 2019 las concentraciones de CO₂ fueron 3.5 ppm más altas que en 2018 (411.3 ppm), alcanzando un máximo total de 414.8 ppm en mayo (Figura 2; Scripps Institution of Oceanography, 2019).

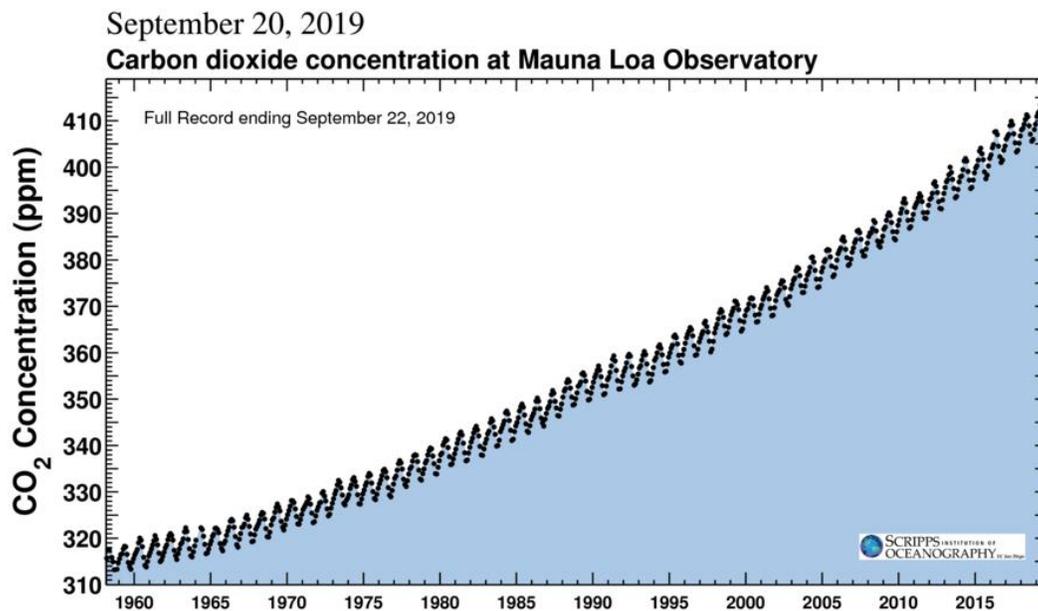


Figura 2. Registro de las concentraciones de CO₂ en la atmósfera terrestre a partir de 1958 y hasta 2019 obtenidos por la estación meteorológica NOAA (Scripps Institution of Oceanography, 2019).

En 2007, la emisión de CO₂ a partir del uso de combustibles fósiles representó un máximo histórico alcanzando 8.365 millones de toneladas métricas de carbono, aumentando en un 1.7 % desde 2006. Mundialmente las principales fuentes de emisión de CO₂ son los combustibles líquidos y sólidos, que representaron el 76.3 % de las emisiones de la quema de combustibles fósiles y la producción de cemento en 2007. Mientras que la combustión de combustibles gaseosos como gas natural representó el 18.5 % (1, 551 millones de toneladas métricas de carbono) de las emisiones totales de los combustibles fósiles en 2007 y refleja un aumento gradual

de la utilización mundial de gas natural. Además de los 377 millones de toneladas métricas de carbono en 2007 por la producción de cemento (Figura 3; Boden *et al.*, 2010).

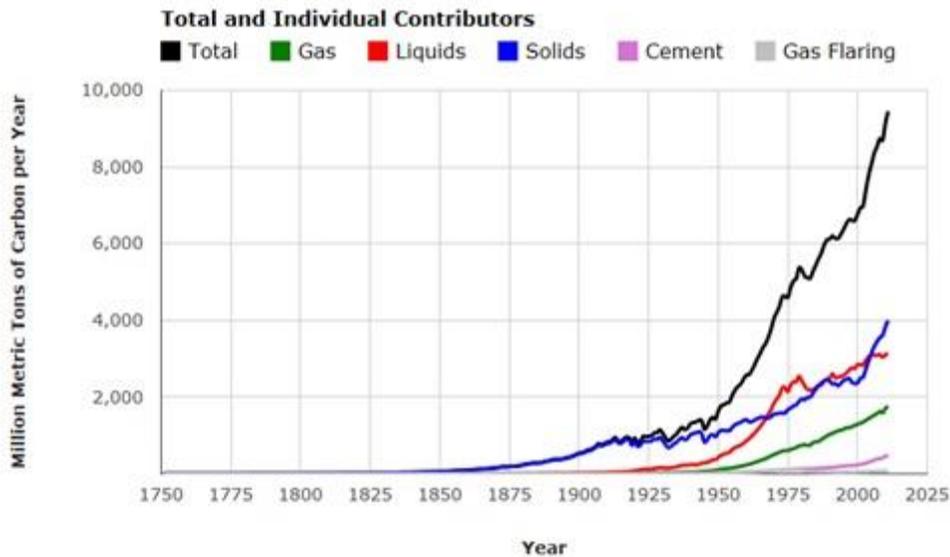


Figura 3. Principales fuentes de emisión de CO₂ a nivel mundial a partir de 1751 y proyectadas hasta 2010 (Tomada de Boden *et al.*, 2010).

3.2. Ciclo del Nitrógeno

El N es uno de los gases más abundantes en la atmósfera y en su mayoría está presente en moléculas de dinitrógeno (N₂). La mayoría de los organismos no pueden asimilar N y requieren de otros organismos como los diazótofos (bacterias endosimbiontes, bacterias libres, arqueas y cianobacterias), los únicos capaces de fijar el nitrógeno atmosférico en la materia orgánica. Se estima que en su conjunto la fijación biológica de N en formas asimilables (NO_x, NH_x y N orgánico) alcanza aproximadamente 198 teragramos (Tg) anuales; mientras que por tormentas eléctricas se fijan otros 5 Tg. La industria química, por su parte, contribuye en la fijación de 120 Tg de N a partir del proceso de Haber-Bosch; además de 60 Tg fijados por parte de los cultivos (leguminosas de interés agrícola) y finalmente, 30

Tg más a partir de la quema de combustibles fósiles (García-Velázquez y Gallardo, 2017).

El ciclo del N tiene seis fases esenciales, la primera es la fijación, en ella las moléculas diatómicas de N_2 reaccionan para dar lugar a la formación de cualquier otro compuesto de sí mismo. La fijación biológica ocurre por reducción catalizada mediante enzimas de N_2 , NH_3 , NH_4^+ o bien, por cualquier compuesto orgánico del N. La segunda es la asimilación de NH_3 , esta ocurre cuando un organismo absorbe NH_3 o NH_4^+ y los convierte en parte de su biomasa en forma de compuestos orgánicos. La tercera fase es la nitrificación que ocurre cuando los organismos que absorbieron NH_3 o NH_4^+ , lo oxidan a NO_2^- o NO_3^- para poder usarlo como energía. La cuarta fase consiste en la reducción asimilatoria de Nitrato (NO_3^-), aquí el NO_3^- se reduce ya que fue absorbido como biomasa. La quinta fase es la amonificación, que ocurre cuando los organismos transforman los compuestos orgánicos en NH_3 o NH_4^+ . Finalmente, la sexta fase es la desnitrificación, en la cual el NO_3^- es reducido a cualquier compuesto gaseoso de N (por ejemplo: N_2 o N_2O ; Figura 4; Jaffe, 1992)

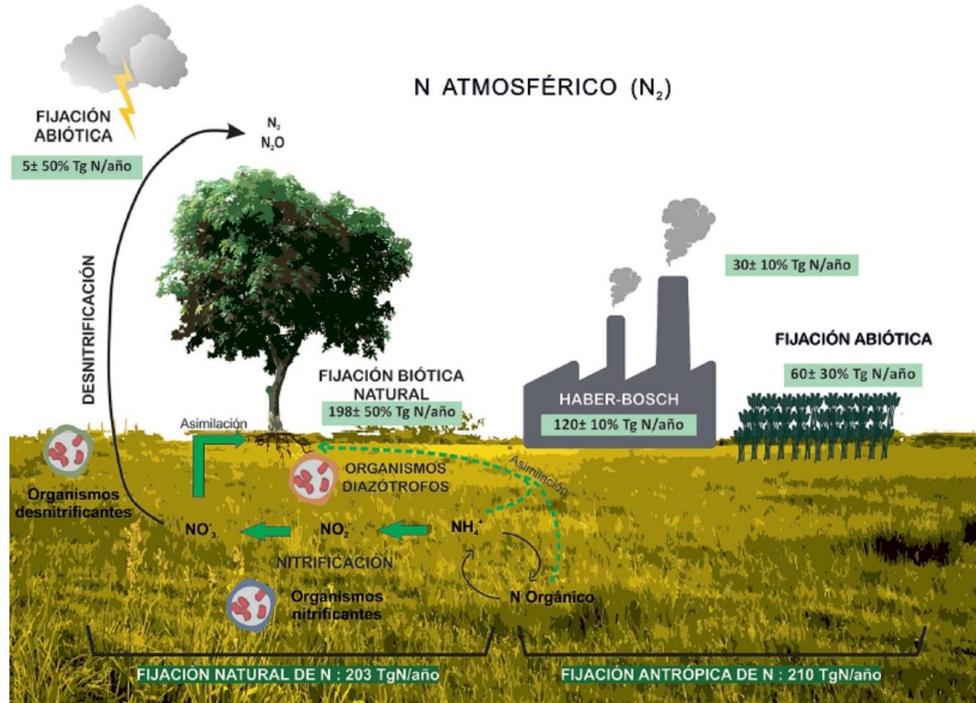


Figura 4. Principales procesos de los que consiste el ciclo del N (Tomada de García-Velázquez y Gallardo, 2017).

3.3. *Ecotono del LSB*

Los ecotonos son zonas de transición donde dos ecosistemas o biomas adyacentes cambian en composición y/o la forma de la vegetación delimitando estos sitios ecológicamente (Figura 5a; Hole *et al.*, 2011; Young, 2011). El ecotono del LSB es una zona de transición entre el bosque y el pastizal alpino (Figura 5b; Billings, 1974).

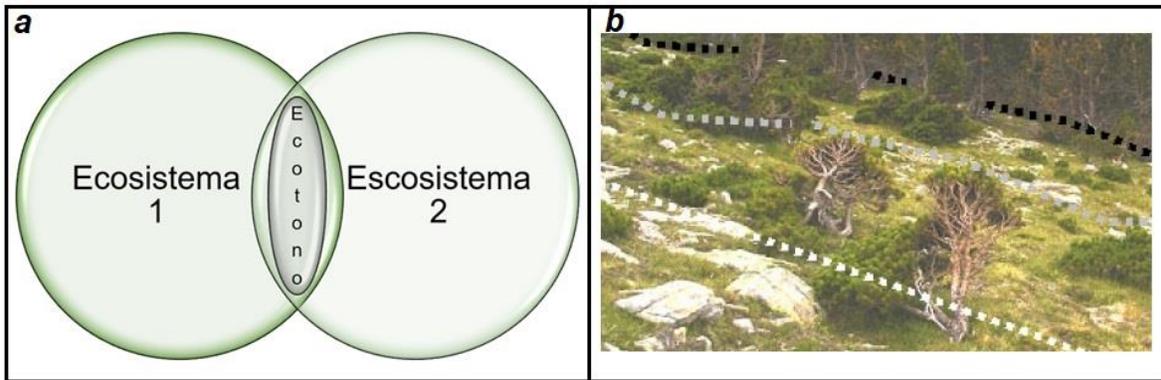


Figura 5. (a) Interacción entre dos ecosistemas donde se forma un espacio de transición denominado ecotono. (b) Ecotono en una zona alpina, la línea discontinua más oscura representa el LSB y las líneas más claras representan el sitio hipotético donde podría avanzar el bosque o la especie arbórea en un futuro (Camarero y Fortin, 2006).

Los ecotonos son importantes debido a sus características y como dichas características actúan ecológica, taxonómica y evolutivamente ya que son sitios intermedios, y los seres vivos que habitan esas zonas pueden presentar adaptaciones para vivir en cualquiera de los biomas que generan esa frontera (Armand, 1992; Cieraard y McGlone, 2014). De acuerdo con Harsh y Bader (2011), se distinguen cuatro tipos de ecotonos del LSB:

- a) **Difuso:** se caracteriza por la correlación negativa entre el gradiente altitudinal con la densidad y dimensión de los árboles, los cuales disminuyen debido a la limitación de recursos y las bajas temperaturas que existe a elevadas altitudes. (Figura 6a).

- b) **Abrupto:** posee un bosque continuo, que en cierto punto cambia rápidamente tanto en densidad como en la altura de los árboles, debido a factores de estrés como el aumento abrupto en la muerte de plántulas. Es común que esta forma se desarrolle en elevaciones bajas a nivel global siguiendo un régimen de temperatura estacional en el periodo de crecimiento en el LSB, debido a que son límites agudos y de “aspecto antinatural”, en muchos casos no se consideran como LSB climáticos (Figura 6b).
- c) **Islas:** característicamente su estructura está dada por parches aglomerados o franjas lineales que son controlados por el deceso de las plántulas, o muerte paulatina de las mismas; pero también por la microtopografía del sitio. Los ecotonos de islas ocurren predominantemente en América del Norte (Figura 6c).
- d) **Krummholz:** son aquellos que contienen árboles que crecen en forma vertical conocidos como *krummholz*. Su crecimiento puede ocurrir como parches en cinturón continuo o difuso sobre un bosque cerrado. Esta forma es una respuesta de adaptación a distintos tipos de estrés en el LSB (Figura 6d; Harsch *et al.*, 2009; Harsch y Bader, 2011).

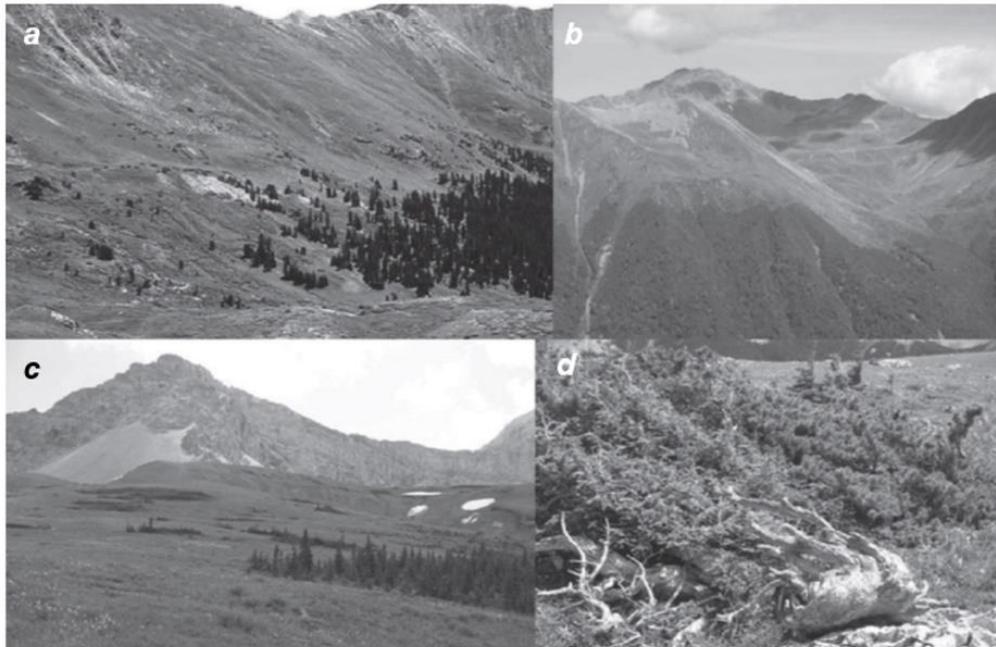


Figura 6. Ejemplo de las formas de un ecotono (a) difusa [Loveland Pass, CO, USA], (b) abrupta [Lewis Pass, New Zealand], (c) Islas [Lee Ridge (Glacier National Park, MT, USA)], (d) *Krummholz* [Glacier National Park, MT, USA] (Tomada de Harsch y Bader, 2011).

3.3.1. Importancia ecológica de los ecotonos y su susceptibilidad al cambio climático

El ecotono del LSB es importante ecológicamente ya que ayuda a entender la posición y dinámica de los árboles y cuáles son sus mecanismos de respuesta frente al cambio climático, mediante su forma y las retroalimentaciones internas que explican el tipo y la fuerza con la que responden a este fenómeno (Harsch y Bader, 2011). Las especies establecidas en el ecotono del LSB son muy susceptibles a perturbaciones por clima o por factores antrópicos (Young, 2011), debido a que las plantas se establecen cuesta arriba, buscando las condiciones a las cuales se han adaptado. Así, el aumento en la temperatura ambiental podría ocasionar el desplazamiento altitudinal notable o bien, la extinción de especies que no soporten el cambio en las condiciones ambientales (Fagre, 2009). Dicho desplazamiento podría suceder de forma gradual hacia las laderas altitudinal y lateralmente, con un desfase temporal sujeto a las condiciones climáticas y edáficas; o bien podría suceder de manera rápida y de forma dispersa siendo el clima el principal factor limitante de este fenómeno (Kupfer y Cairns, 1996; Aitken *et al.*, 2008).

Durante el desplazamiento altitudinal de los árboles, las plantas con lento crecimiento, alta exigencia de luz y menor estatura, tendrían menor ventaja sobre su desarrollo ante los árboles con los que competirían por los recursos del sitio (Gottfried *et al.*, 2012). Un ejemplo de ello es la distribución de tipo restringida que poseen algunas de las especies de plantas, las cuáles podrían presenciar una severa fragmentación, reducción de hábitat, incluso una disminución significativa en su población aumentando el riesgo a su extinción regional (Batllori *et al.*, 2009). Existe evidencia donde se ha comparado que hay gran relación entre el cambio climático y la probabilidad de que los ecotonos del LSB sean afectados provocando

que avancen altitudinalmente, como sucede en los Montes Iremels en Urals, Rusia, donde en el último siglo se ha registrado que los árboles se han desplazado a sitios de mayor altitud (Figura 7). Principalmente los ecotonos del LSB difusos son más susceptibles a un cambio en su gradiente altitudinal, esto debido a que la temperatura es el factor principal que controla el crecimiento y establecimiento de los árboles (Harsch *et al.*, 2009). El establecimiento de las plántulas es beneficiado por crestas sólidas, numerosos microsítios con corredores mayormente ininterrumpidos, y promoviendo, por tanto, el desplazamiento o migración altitudinal (Pauli *et al.*, 2003).

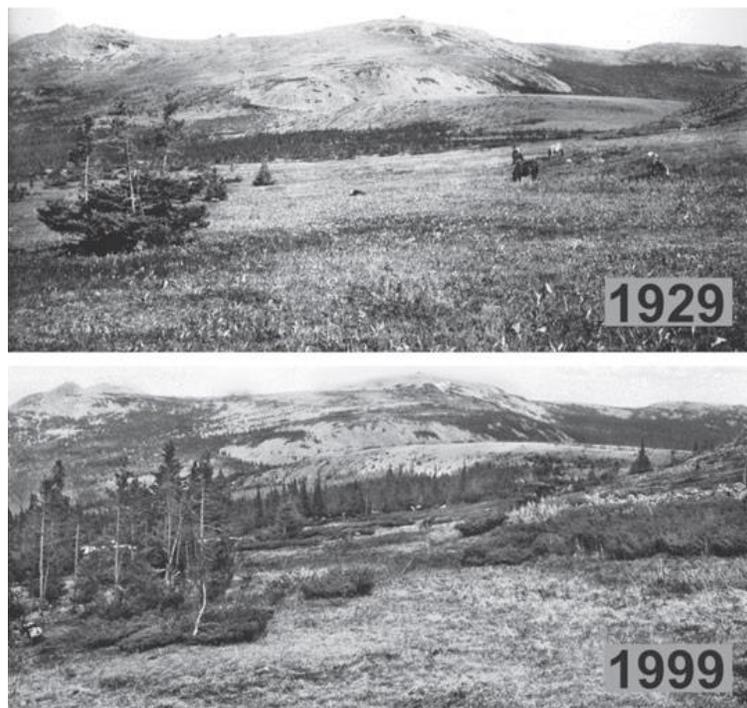


Figura 7. Ejemplo del desplazamiento de árboles a lugares más altos como efecto del calentamiento global durante el siglo pasado en un ecotono del LSB en los Montes Iremels en Urals, Rusia. (Tomada de Grabherr *et al.*, 2010).

4. PROBLEMÁTICA

Los ecotonos del LSB, el límite altitudinal máximo en el que se distribuye una especie arbórea, son zonas de transición del bosque subalpino a pastizal alpino, sumamente dinámicas y susceptibles a cambios ambientales, particularmente temperatura (Holtmeier y Broll, 2005). Por lo anterior, estas zonas responden rápidamente a los cambios anteriormente mencionados, haciéndolos excelentes sitios para evaluar el impacto del cambio climático en los ecosistemas forestales a nivel mundial (Camarero *et al.*, 2000). Sin embargo, los estudios han sido enfocados en su mayoría a evaluar aspectos estructurales a nivel de comunidad o individuo (Korner, 1998; Harsch y Bader, 2011) y a como se ha visto modificada su distribución debido a los incrementos en la temperatura ambiental (Camarero y Gutiérrez, 2004; Körner y Paulsen, 2004; Björk y Molau 2007). En México, se ha reportado que *P. hartwegii*, una especie que forma ecotonos del LSB de tipo difuso, los cuales son altamente sensibles a los cambios en la temperatura, en los cuales se ha reportado que modifican su distribución altitudinal hacia mayores altitudes en función de cambios ambientales. Sin embargo, los trabajos en torno a este ecotono son mínimos (Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017), y solo registran los cambios estructurales del arbolado a lo largo del ecotono, sin considerar la importancia de la calidad del suelo como parte importante en la migración potencial de esta especie. Lo anterior debido a que los suelos de alta montaña son caracterizados por tener baja disponibilidad de materia orgánica, alto contenido de arena y baja disponibilidad de nutrimentos, como N, principal limitante de la productividad primaria en ecosistemas terrestres (Müller *et al.*, 2016). De esta manera la disponibilidad y dinámica de este nutrimento podría limitar el establecimiento de individuos arbóreos por arriba del ecotono del LSB de *P. hartwegii*.

5. JUSTIFICACIÓN

De acuerdo con Alfaro-Ramírez *et al.* (2017), *P. hartwegii* forma ecotonos difusos en el Nevado de Toluca, mostrando una reducción gradual de 8 y 70 % en los niveles altitudinales, tanto en la densidad como dimensión de los individuos de esta especie a través del ecotono del LSB (bosque-pastizal). Así, además de la temperatura, la disponibilidad de nutrimentos como N, podría ser un factor limitante para el crecimiento y potencial migración de esta especie a mayores altitudes como respuesta al cambio climático. Por lo que es importante determinar si las limitaciones en su crecimiento más allá de su límite de distribución altitudinal, en la parte subterránea son acordes a las reducciones de los individuos dando paso al pastizal alpino, o a especies con mejor requerimiento de recursos. Lo anterior como primer paso para poder incrementar el conocimiento y predicción a largo plazo de una potencial migración altitudinal de *P. hartwegii* como respuesta al cambio climático.

6. HIPÓTESIS

Dado que el ecotono del LSB de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca muestra una conformación del tipo difusa definida por la disminución gradual de recursos, se espera que al ser el N un nutriente limitante en los ecosistemas terrestres, el contenido de NO_3^- y NH_4^+ disminuirá gradualmente conforme se avanza en la transición de bosque hacia pastizal alpino.

7. OBJETIVOS

7.1. *Objetivo general*

Analizar si el ecotono del LSB está definido por la disminución en la disponibilidad de N conforme se avanza en la transición de bosque a pastizal alpino.

7.2. *Objetivos específicos*

- Determinar si existen cambios en la disponibilidad de nitratos (NO_3^-) y amonio (NH_4^+) en suelo a lo largo de la transición bosque subalpino de *P. hartwegii* a pastizal alpino en el Nevado de Toluca.
- Determinar la relación entre la disponibilidad de nitrógeno y otras propiedades físicas y químicas del suelo a lo largo del ecotono del LSB.

8. MÉTODOS

8.1. Área de Estudio

El presente trabajo se realizó en el Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) Nevado de Toluca en el Estado de México, localizado entre 19° 09' N y 99° 45' O, a 4, 680 m de altitud (Figura 8) en su punto más alto (García-Palomo *et al.*, 2002). El tipo de suelo predominante es andosol, el clima varía de semifrío a subhúmedo, con temperaturas de -3 °C a 16 °C, y una media anual de 16 °C (Vargas, 1997). La precipitación registrada es de 1, 240 mm que se registra en los meses de mayo a octubre (Almeida-Leñero *et al.*, 2004), además de presentarse caída de nieve durante los meses de invierno (Toscana-Aparicio y Granados-Ramírez, 2015). La vegetación dominante está dada por especies arbóreas del género *Pinus*, *Abies*, *Alnus* y *Quercus* (Vargas, 1997; Villers-Ruíz *et al.*, 1998), mientras que en el área de pastizal predominan especies como *Festuca toluensis*, *Calamagrostis toluensis*, y *Muhlenbergia tridentata* (Lauer, 1978).

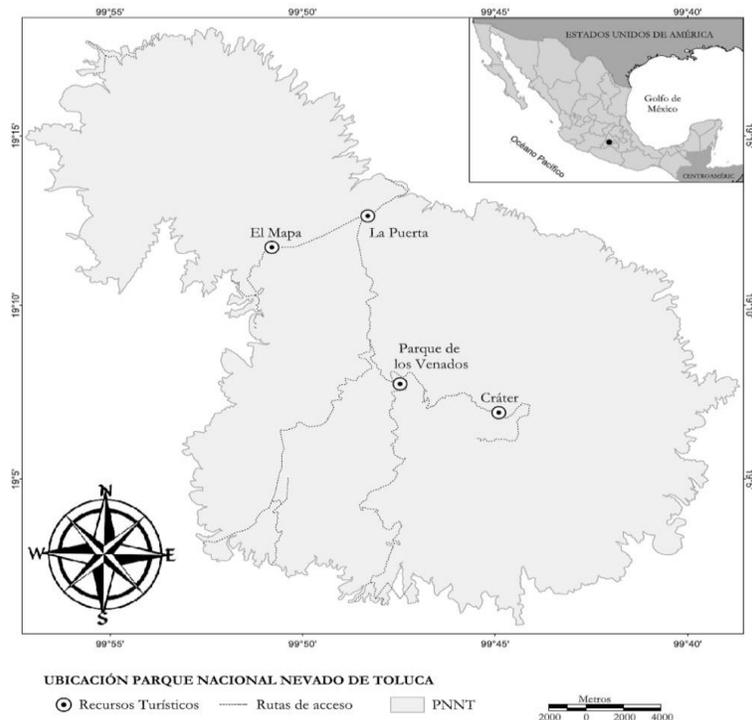


Figura 8. Localización geográfica del Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca (Tomada de Osorio-García *et al.*, 2011).

P. hartwegii también conocido como pino de las alturas se distribuye desde México hasta Guatemala (Manzanilla-Quiñones *et al.*, 2019). En México ocupa el 1% de del territorio nacional y puede ser localizado en zonas altas del eje Neovolcánico y la sierra Madre Oriental (Jiménez *et al.*, 1994; Iglesias-Andreu y Tivo-Fernández, 2006). A partir de los 3000 m hasta los 3700 m *P. hartwegii* forma bosques puros y a partir de los 4000 m hasta los 4300 m de altitud se desarrolla en forma semiarbusciva (Manzanilla-Quiñones *et al.*, 2019). El límite de la vegetación arbórea de *P. hartwegii* en las partes altas forma ecotonos del LSB con bosques de *Abies religiosa* y vegetación de páramos como los pastizales o zacatonal alpino (Narave-Flores y Taylor, 1997). Su crecimiento está restringido principalmente a laderas de origen volcánico, que suelen ser relativamente ácidos y arenosos (Velázquez *et al.*, 2000). Además, es considerado como una especie del género *Pinus* spp que se distribuye a mayores altitudes, con alta tolerancia a las bajas temperaturas y escasa precipitación (Campos, 1993; Iglesias-Andreu y Tivo-Fernández, 2006).

En función de la calidad del sitio la altura de un individuo adulto de *P. hartwegii* variará de 15 a 30 m (Jiménez *et al.*, 1994). El tronco llega a medir hasta 128 cm de diámetro (Biondi, 2001), su corteza es rugosa de color que varía del marrón al grisáceo (Narave-Flores y Taylor, 1997). Las ramas contienen fascículos que miden de 8 cm a 16.5 cm y están conformados de 3 a 5 acículas (Iglesias-Andreu y Tivo-Fernández, 2006). Los conos tienen forma oval con coloración que va del púrpura al negro y estos maduran aproximadamente 22 meses después de la polinización que ocurre a finales de la primavera (Narave-Flores y Taylor, 1997).

8.2. Diseño experimental

El diseño de muestreo fue de tipo aleatorio-sistemático (Otzen y Manterola, 2017), donde se tomó el LSB como punto de partida (Camarero y Fortin, 2006) para establecer 5 transectos paralelos entre sí y perpendiculares al LSB. Dos transectos fueron establecidos en dirección noroeste (Figura 9a), mientras que otros tres en dirección este-sureste (Figura 9b).

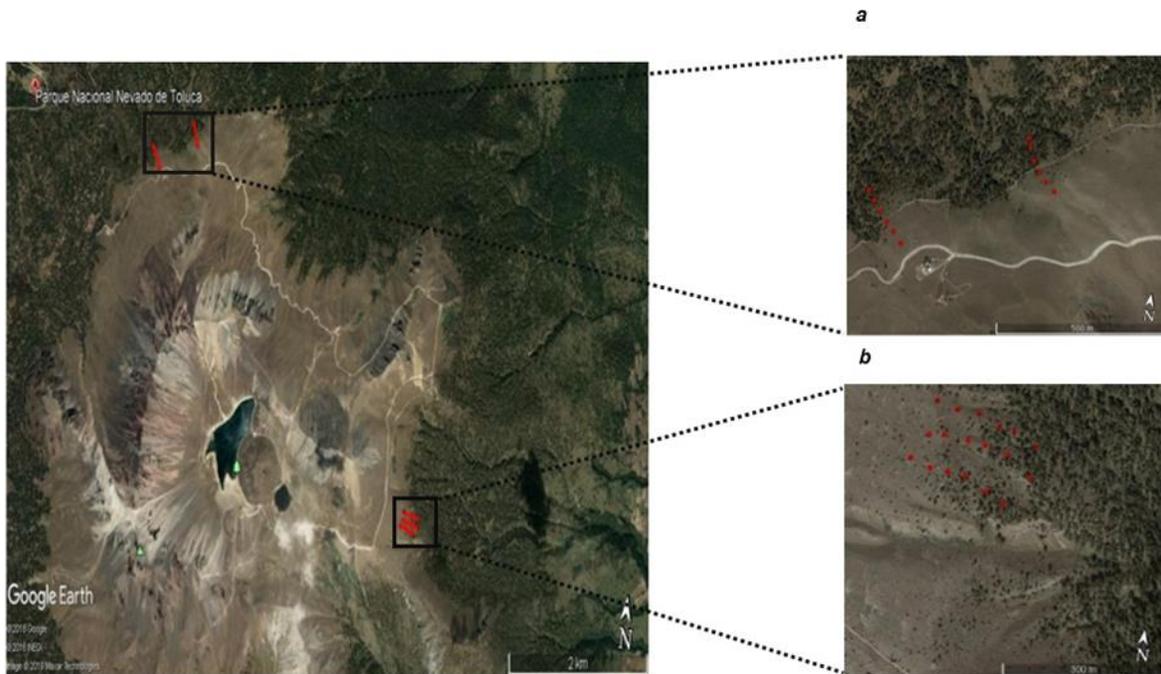


Figura 9. Establecimiento de los transectos con dirección noreste (a) y este-sureste (b) alrededor del cráter del Nevado de Toluca.

El establecimiento de los transectos fue de acuerdo con la accesibilidad al sitio, estado de conservación de la línea del arbolado, así como de la pendiente (Camarero y Fortin, 2006). En cada transecto se establecieron seis parcelas de 20 m x 20 m, tres por debajo y tres por arriba del LSB respectivamente, con una separación entre parcelas de 20 m (Figura 10a). Cada parcela fue dividida en cuatro cuadrantes de 10 m x 10 m que se enumeraron del 1 al 4 en el sentido de las manecillas del reloj desde la parte baja de la pendiente. En cada parcela se seleccionaron de manera alterna dos cuadrantes opuestos (1-3 o 2-4) para homogeneizar el efecto de la pendiente, en los que se ubicaron aleatoriamente dos subparcelas de 3 m x 3 m (Figura 10b). De la misma forma que fue hecho en las parcelas, cada subparcela fue dividida en cuatro cuadrantes enumerados en sentido de las manecillas del reloj; seleccionando los cuadrantes opuestos mediante la misma lógica de los cuadrantes de mayor tamaño (1-3 o 2-4) para la obtención de las muestras de suelo.

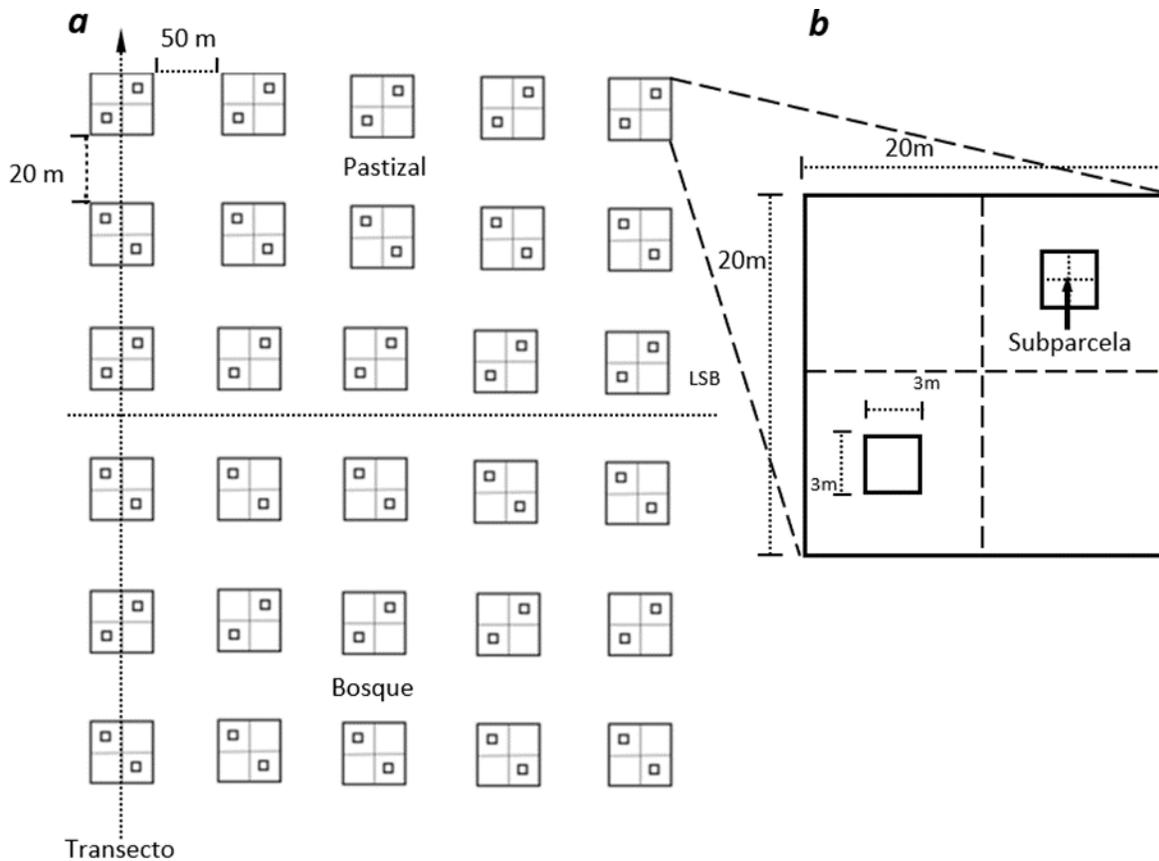


Figura 10. Esquematización del diseño de muestreo. (a) La flecha punteada muestra el gradiente altitudinal creciente a lo largo de los transectos, mientras la línea punteada muestra el LSB, a partir del cual se establecieron los transectos perpendiculares, (b) establecimiento de las subparcelas (Tomado de Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017).

8.3. *Colecta de muestras de suelo*

En cada subparcela (3 m x 3 m) fueron seleccionados los cuadrantes opuestos (1-3 o 2-4) para realizar la colecta de muestras de suelo, con ayuda de una barrena metálica de 60 cm y 8 cm de diámetro a una profundidad de 15 cm. Las muestras fueron colocadas en bolsas de polipropileno y trasladadas en contenedores térmicos (hieleras) al laboratorio de Edafología del Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR), con la finalidad de llevar a cabo su caracterización física y química (densidad aparente (DA), humedad, pH y textura). Paralelamente,

en estos mismos cuadrantes fue colectada otra muestra de suelo (15 g) la cual fue colocada en viales de 100 ml que contenía una solución de cloruro de potasio (KCl) 2 M con la finalidad de fijar los iones de NO_3^- y NH_4^+ para su posterior extracción en laboratorio.

8.4. Determinación del N disponible (NO_3^- y NH_4^+)

Los viales con la solución de KCl 2 M y el suelo fueron agitados durante una hora con ayuda del agitador orbital (Lab – line® ORBIT shaker nº 3591). Posteriormente se realizó el filtrado de la solución del suelo, con ayuda de embudos de vidrio y papel filtro (Whatman No. 42), los cuales fueron previamente acidificados con ácido sulfúrico (H_2SO_4) y así eliminar la nitrocelulosa del papel filtro. El filtrado fue colocado en viales esterilizados y lavados cuidadosamente para su almacén y posterior traslado al laboratorio de Física de Suelos del Colegio de Postgraduados para la determinación de la concentración de NO_3^- y NH_4^+ . El análisis fue realizado a través de espectrofotometría a 540 nm para la determinación de NO_3^- (Miranda *et al.*, 2001) y para la determinación de NH_4^+ a 660 nm (Keeney y Nelson, 1982).

8.5. Análisis físico y químico del suelo

Aunado a la determinación de NO_3^- y NH_4^+ , se determinaron otras propiedades del suelo como la DA, porcentaje de humedad, pH y textura del suelo. La DA fue determinada a través del método del cilindro mediante muestras no alteradas de suelo (Blake y Hartge, 1986); para ello se dividió el peso de cada muestra de suelo entre el volumen de la barrena reportando la densidad en g cm^{-3} . La humedad se determinó mediante el método gravimétrico para lo cual se calculó la diferencia entre el peso del suelo fresco y el peso del suelo secado en estufa, reportando los valores en porcentaje. Posteriormente, las muestras de suelo se secaron a temperatura ambiente hasta peso constante y tamizadas a 2 mm. La acidez del suelo se determinó midiendo el pH del suelo en una solución con una relación suelo:agua (1:2). La textura se midió a través del método de Bouyoucos, determinando el contenido (%) de arena, arcilla y limo, con ayuda del triángulo de texturas. Todos

los análisis edafológicos se llevaron a cabo en el Laboratorio de Suelos del Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR), de la Universidad Autónoma del Estado de México (UAEM).

8.6. Análisis estadísticos

Para llevar a cabo el análisis estadístico se estableció a cada parcela como la unidad de muestreo y las muestras extraídas en cada una de ellas como submuestras. Con la finalidad de determinar si existía variación de N disponible a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca, se llevó a cabo el ajuste lineal de NO_3^- y NH_4^+ , disponible a lo largo del ecotono del LSB, de la misma manera se realizó con el resto de las variables: DA, humedad, pH y textura. Posteriormente se determinó la correlación entre el N disponible y las otras propiedades físicas y químicas del suelo a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca. Dichos análisis estadísticos fueron realizados con el software de análisis estadístico Statgraphics Centurion XVI.I. con un nivel de confianza del 95%.

9. RESULTADOS

La disponibilidad de N en el ecotono del LSB de *P. hartwegii* del Nevado de Toluca se evaluó determinando el contenido de NO_3^- y NH_4^+ en los primeros 15 cm de suelo colectado a través del gradiente altitudinal establecido por el ecotono. Los resultados obtenidos sobre el contenido de NO_3^- a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii* se ajustaron significativamente ($P = 0.0029$; Figura 11a) al modelo lineal ($R^2 = 0.9129$), indicando que esta forma disponible de N se incrementa conforme se pasa de bosque a pastizal alpino. De esta manera, la mayor concentración de NO_3^- fue encontrada en el pastizal alpino ($\text{Pas5} = 1.1683 \pm 0.1455 \text{ g m}^{-2}$) y la menor en la zona correspondiente a la zona del bosque de *P. hartwegii* ($\text{Bos1} = 0.7758 \pm 0.1455 \text{ g m}^{-2}$).

En cuanto a NH_4^+ , las concentraciones de esta forma disponible de N registradas a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii* (Figura 11b) se ajustó significativamente ($P = 0.0192$) al modelo lineal ($R^2 = 0.7825$), indicando un patrón de aumento en la disponibilidad NH_4^+ conforme se incrementa la altitud a 15 cm de profundidad. En la figura 11 se muestra que la mayor concentración de NH_4^+ , se registró en la zona de pastizal (Pas6) a una altitud de 4,096 m con $0.7273 \pm 0.1159 \text{ g m}^{-2}$; mientras que la menor fue registrada en la zona de bosque (Bos2) a una altitud de 4,050 ($0.415 \pm 0.1216 \text{ g m}^{-2}$).

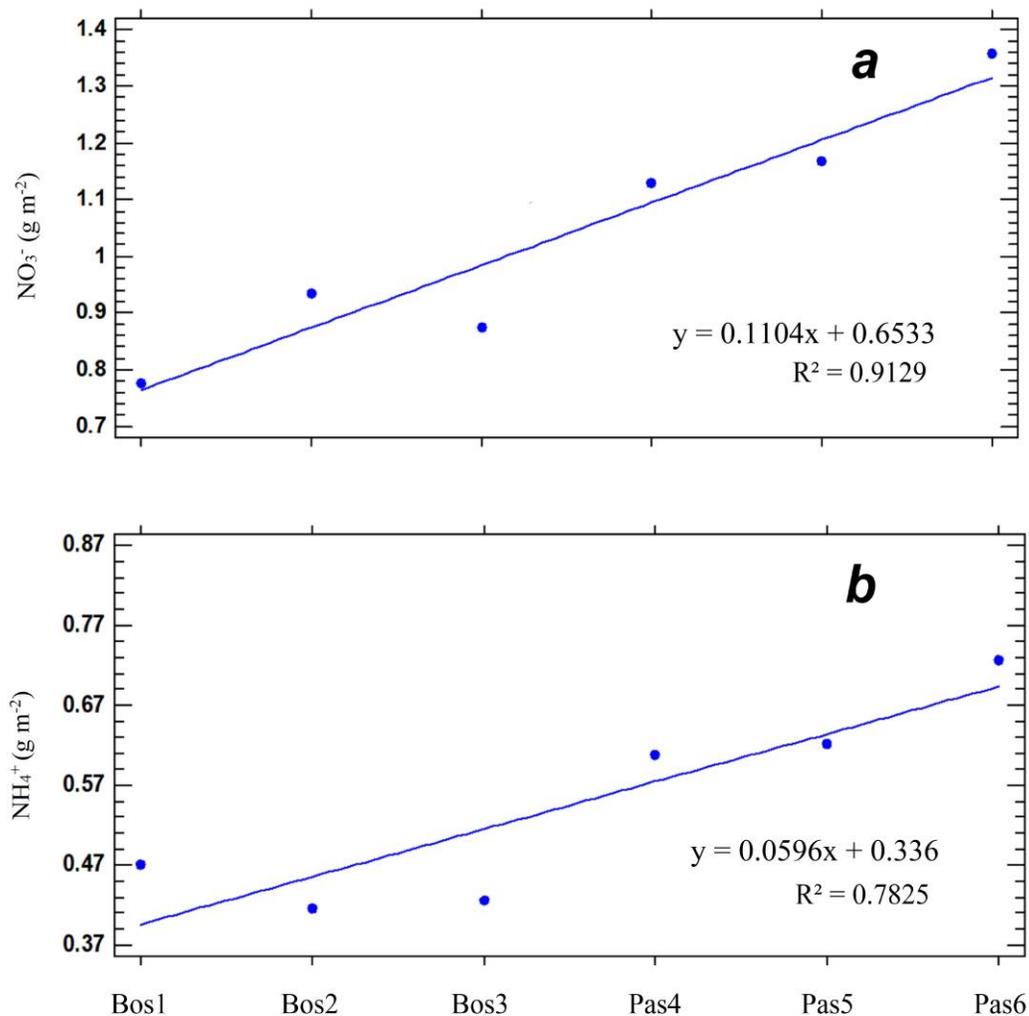


Figura 11. Ajuste lineal de los datos registrados para (a) NO_3^- y (b) NH_4^+ , donde los niveles altitudinales están dados por Bos = bosque y Pas = pastizal en el ecotono del LSB de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca. El rango altitudinal va de los Bos1: 4,043; Bos2:4,050, Bos3:4,062; Pas4:4,072; Pas5:4,083, Pas6:4,096.

Respecto al resto de las variables del suelo evaluadas en el ecotono del LSB de *P. hartwegii* del Nevado de Toluca, se encontró que la DA tuvo un ajuste significativo ($P = 0.0148$; Figura 12a) al modelo lineal ($R^2 = 0.8078$), indicando, que a medida que se incrementa la altitud también se incrementa esta variable en los primeros 15 cm de profundidad. Así la DA llegó a un máximo en Pas4 ($0.3918 \pm 0.0108 \text{ g cm}^{-3}$), mientras que el mínimo fue registrado en Bos1 ($0.347 \pm 0.0108 \text{ g cm}^{-3}$). La humedad

del suelo, por su parte, fue mayor en Pas6 ($22.4907 \pm 2.4345 \%$) y menor en Pas4 ($15.1983 \pm 2.4345 \%$), sin un patrón definido a lo largo del gradiente del ecotono del LSB de *P. hartwegii* del Nevado de Toluca (Figura 12b).

El pH por otra parte (Figura 12c), registró un ajuste significativo ($P = 0.0438$) al modelo lineal ($R^2 = 0.9129$), de tal manera que tuvo un incremento significativo conforme se incrementó en altitud, indicando que a medida que se avanza en altitud el suelo se vuelve menos ácido en los primeros 15 cm de profundidad. De tal manera que el pH más bajo (ácido) fue registrado en Bos1 (4.915 ± 0.0773); en comparación con el más alto (alcalino) registrado en Pas6 (5.0583 ± 0.0773).

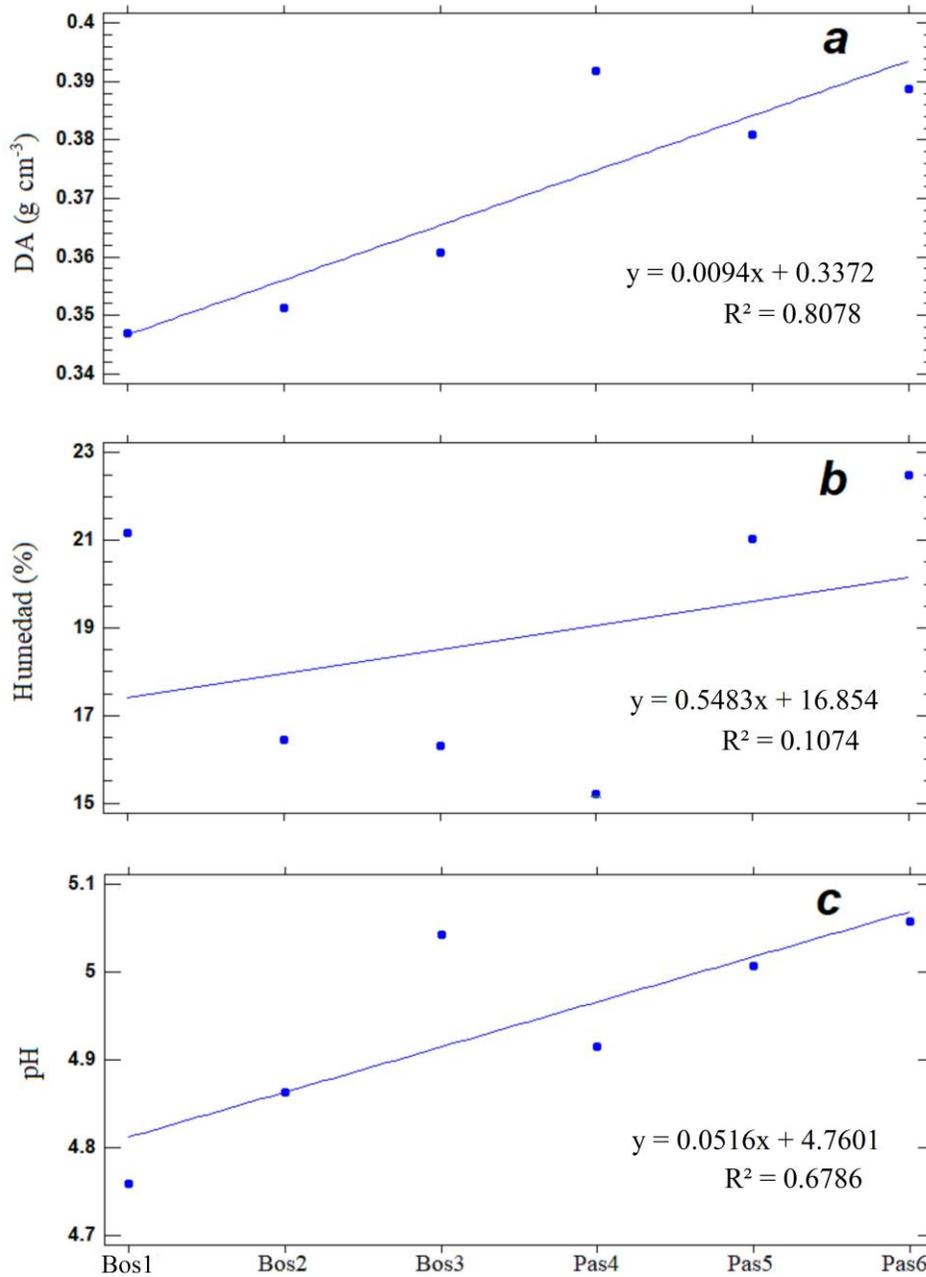


Figura 12. Ajuste lineal de los datos registrado para (a) DA, (b) Humedad y (c) pH, donde los niveles altitudinales están dados por Bos = bosque y Pas = pastizal en el ecotono del LSB de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca. El rango altitudinal va de los *Bos1*: 4043; *Bos2*: 4,050, *Bos3*: 4,062; *Pas4*: 4,072; *Pas5*: 4,083, *Pas6*: 4,096.

Los resultados obtenidos en cuanto a los tipos de textura, particularmente la arena mostró un nivel mayor de porcentaje en Bos2 ($66.5833 \pm 2.3247 \%$), mientras que el menor valor se registró en Pas5 ($53.3333 \pm 2.3247 \%$); no obstante, no se muestra un patrón definido a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii*. A pesar de ello, los resultados muestran una relación positiva con la altitud (Figura 13a). El porcentaje de limo por su parte mostró una relación negativa con la altitud, es decir, decreció conforme se pasó de bosque a pastizal con un mayor valor promedio para Bos1 ($20.3333 \pm 1.4769 \%$); y menor en Pas4 ($15.3333 \pm 1.4769 \%$), pero sin mostrar un patrón fijo a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii* del Nevado de Toluca en los primeros 15 cm de profundidad (Figura 13b). Los resultados del porcentaje de arcilla muestran un mayor nivel de porcentaje en Pas5 ($27.3333 \pm 2.4817 \%$), mientras que un mismo menor valor tanto en Bos2 como en Pas6 ($17.0 \pm 2.4817 \%$), y sin un patrón fijo a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii* del Nevado de Toluca (Figura 13c).

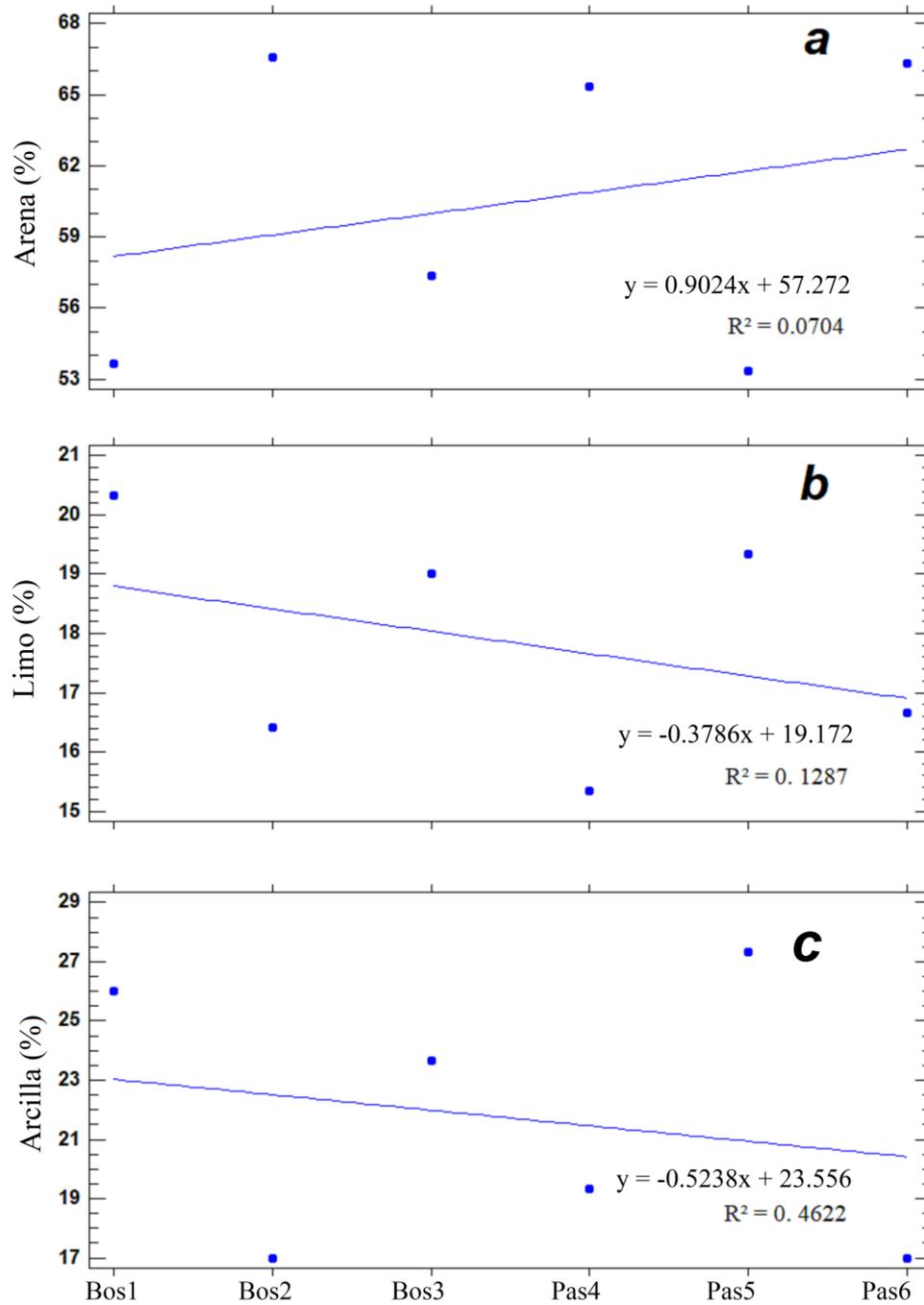


Figura 13. Ajuste lineal para los datos registrados de la textura en (a) Arena (%), (b) Limo (%) y (c) Arcilla (%), donde los niveles altitudinales están dados por Bos = bosque y Pas = pastizal en el ecotono del LSB de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca. El rango altitudinal va de los *Bos1*: 4,043; *Bos2*: 4,050, *Bos3*: 4,062; *Pas4*: 4,072; *Pas5*: 4,083, *Pas6*: 4,096.

El análisis del coeficiente de correlación de Pearson para evaluar el grado de relación entre la disponibilidad de N y las otras propiedades físicas y químicas evaluadas en el suelo a lo largo del ecotono del LSB en el Nevado de Toluca, demuestra una correlación positiva ($r = 0.9278$) significativa ($P = 0.0076$) entre la cantidad de NO_3^- y NH_4^+ , registrada. En este mismo sentido, el contenido de NO_3^- y la DA mostraron una elevada correlación positiva ($r = 0.8940$) significativa ($P = 0.0163$). El valor significativo ($P = 0.0202$) entre NH_4^+ y la DA también demuestra una correlación positiva ($r = 0.8816$), indicando que tanto el contenido de NO_3^- como el de NH_4^+ conservan una correlación significativa con la DA, lo que significa que existe efecto entre el aumento en la disponibilidad de N y el aumento de la DA a una profundidad de 15 cm a lo largo del gradiente bosque de *P. hartwegii*-pastizal alpino en el ecotono del LSB en el Nevado de Toluca. También se demuestran que tanto el limo ($r = -0.9400$) como la arcilla ($r = -0.9890$) tiene correlación negativa con la arena, pero presentan correlación positiva ($r = 0.8793$) entre ellas, indicando que el aumento en el porcentaje de arena ocasiona que disminuya el porcentaje de limo y arcilla del suelo a una profundidad de 15 cm a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii* (bosque-pastizal alpino) en el Nevado de Toluca (Tabla 1).

Tabla 1. Matriz de los coeficientes de correlación de Pearson entre el N disponible y otras variables físicas y químicas del suelo a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii* del Nevado de Toluca.

		NO₃⁻ (g m⁻²)	NH₄⁺ (g m⁻²)	DA (g cm⁻³)	Humedad (%)	pH	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
NO₃⁻ (g m⁻²)	Correlación de Pearson Valor-P N								
NH₄⁺ (g m⁻²)	Correlación de Pearson Valor-P N	0.9278** 0.0076 (6)							
DA (g cm⁻³)	Correlación de Pearson Valor-P N	0.8940* 0.0163 (6)	0.8816* 0.0202 (6)						
Humedad (%)	Correlación de Pearson Valor-P N	0.3462 0.5015 (6)	0.5277 0.2819 (6)	0.0895 0.8661 (6)					
pH	Correlación de Pearson Valor-P N	0.6552 0.1578 (6)	0.4968 0.3162 (6)	0.6185 0.1906 (6)	0.0921 0.8623 (6)				
Arena (%)	Correlación de Pearson Valor-P N	0.4433 0.3787 (6)	0.2273 0.6649 (6)	0.3359 0.5151 (6)	-0.3461 0.5016 (6)	0.1442 0.7852 (6)			
Limo (%)	Correlación de Pearson Valor-P N	-0.5181 0.2924 (6)	-0.3176 0.5397 (6)	-0.5276 0.2821 (6)	0.4660 0.3516 (6)	-0.1734 0.7425 (6)	-0.9400** 0.0053 6		
Arcilla (%)	Correlación de Pearson Valor-P N	-0.3945 0.4390 (6)	-0.1798 0.7332 (6)	-0.2405 0.6461 (6)	0.2814 0.5891 (6)	-0.1262 0.8117 (6)	-0.9890** 0.0002 (6)	0.8793* 0.0210 (6)	

** . La correlación es significativa en el nivel 0.01

* . La correlación es significativa en el nivel 0.05

10. DISCUSIÓN

En el presente trabajo se encontró que la disponibilidad de N aumenta conforme se avanza altitudinalmente a lo largo del ecotono del LSB de *P. hartwegii* del Nevado de Toluca. Así, las mayores concentraciones tanto de NO_3^- como de NH_4^+ fueron en la zona de pastizal en comparación con la zona de bosque. En un estudio realizado por Alfaro-Ramírez *et al.* 2017 hubo un decremento significativo tanto en altura como en diámetro de los individuos de *P. hartwegii* conforme se incrementó la altitud. En relación a la altura la disminución fue de 8 % y 70 % en la densidad del arbolado y una disminución en la altura promedio de 4.09 m a 2.2 m; mientras que para el diámetro los individuos se redujeron de un diámetro promedio de 12.5 cm a 9.96 cm. Los datos anteriores sobre la disminución en la altura y densidad de los árboles señalan que no necesariamente se trate de organismos jóvenes, en especial en *P. hartwegii* la tasa de crecimiento se reduce a causa de las bajas temperaturas y las limitaciones que éstas imponen como la disminución en nutrientes. En este sentido, Köchy y Wilson (2005) señalan disminución en la disponibilidad de N de una zona de pastizal a una zona de bosque, sin embargo, el principal factor de este resultado fue debido a regímenes de incendios y por pastoreo. Por su parte Alfredsson *et al.* (1998) compararon las cantidades de N en suelo entre un bosque de pino y un pastizal, obteniendo mayores cantidades de N en los pastizales en comparación con el bosque de pino, similar a lo reportado en el presente trabajo, aunque se explica que las diferencias del N entre los sitios son debido a posibles cambios de la micro y macro flora con el sistema de rices además del nivel de pH asociado a los pinos. Al igual que Björk y Molau (2007), quienes encontraron una gran disponibilidad de N-NH_4^+ , así como mayores tasas de mineralización en zonas de gran altitud, pero dicho aumento en la disponibilidad de N fue obtenido en la zona nival por encima de la altitud del ecotono del LSB, ya que la nieve funge como reservorio de N atmosférico. Bauman *et al.* (2009) encontraron relación positiva significativa entre la disponibilidad de NO_3^- y la temperatura. Sin embargo, Anic *et al.* (2010), registraron disminución del N disponible a 20 cm de profundidad conforme se avanzaba altitudinalmente. Esto concuerda con lo obtenido por Owen *et al.* (2003) en cuyo sitio de estudio encontró mayores cantidades tanto de NO_3^-

como de NH_4^+ en la zona de bosque en comparación con la zona de pastizal, siendo diferente a lo encontrado en el presente estudio. De acuerdo con Körner (1989), es común que en el ecotono del LSB, el N sea afectado por las grandes altitudes y la disminución en la temperatura, ocasionando reducción y restricción considerable en la disponibilidad de N conforme se avanza altitudinalmente.

Una entrada importante de N en los sistemas terrestres ha sido la deposición atmosférica de N, la cual impacta de diferente manera según el tipo de vegetación y la vía por la cual sea depositado. Como lo mencionan Butterbach-Bahl *et al.* (2011) en su estudio, donde encontraron que, en la vegetación corta, la principal entrada de N atmosférico es a través de deposición húmeda, es decir, a través de la lluvia, mientras que, en bosques la deposición seca, es decir, a través de gases y partículas, es la principal entrada de N atmosférico.

En México, en los bosques circundantes a la Ciudad de México se ha registrado una elevada deposición de N atmosférico que se ve impulsado por el aumento de agentes contaminantes como el aumento del ozono en la atmósfera, emisión de óxidos de N y las altas tasas de combustión de combustibles fósiles, sumando a ello el viento, el cuál funge como transportador hacia esos bosques (Fenn *et al.*, 1999). Lo que podría explicar el aumento en la disponibilidad de N obtenida en el presente trabajo.

La deposición húmeda se encarga de eliminar partículas y gases a partir de la lluvia, nieve, granizo y niebla, propiciando deposición ácida, principalmente de NO_3^- , NH_4^+ , sulfato (SO_4^{2-}) y cloruro de hidrógeno (HCl), los cuales se ven incrementados por deposición húmeda en zonas que van a favor del viento, (p. ej. Volcán Popocatepetl) (Baez *et al.*, 1997; Tsai *et al.*, 2014) Otro aspecto importante de la deposición húmeda es que ocasiona acidez en la lluvia con $\text{pH} < 4.5$ que puede provocar deterioro ecológico como la reducción de bosques (Tsai *et al.*, 2014). En estudios anteriores se ha registrado un decremento en las concentraciones de NO_3^- y NH_4^+ en bosques del Valle de México por deposición húmeda, cabe mencionar que aquellos sitios se encuentran menos expuestos a la contaminación del aire de la Ciudad de México (Fenn *et al.*, 1999).

Por su parte, la deposición seca el N en formas reducidas es predominante, además de otros minerales como potasio (K^+), sodio (Na^+), calcio (Ca^{2+}) y magnesio (Mg^+) los cuáles son recogidos del polvo atmosférico y depositados en el suelo junto con este nutrimento (Balestrini *et al.*, 2000). Así mismo, la deposición seca de N puede contribuir de forma importante a la deposición húmeda, debido a que las partículas que se encuentran suspendidas en forma de gas son atrapadas y después liberadas por las precipitaciones (González-Benítez *et al.*, 2009). En sitios abiertos es más efectiva la deposición seca debido a que se facilita la filtración y la recolección de N atmosférico, mientras que en la deposición húmeda esto no es tan sencillo (Fenn *et al.*, 1999). También se han registrado altas tasas de deposición seca que ocurren en los bosques adyacentes a zonas industriales, observando que mientras más se alejan de estas potenciales zonas de contaminación la deposición seca de N en zonas abiertas disminuye (Fenn *et al.*, 2015). Con base en ello en el presente estudio la mayor disponibilidad de N en la zona de pastizales podría explicarse por una posible mayor entrada de N atmosférico debida a la cercanía con una importante zona urbana industrializada como lo es la ciudad de Toluca, beneficiando así la deposición de N en los pastizales y por ende ocasionando que haya mayor disponibilidad de este nutrimento en dicho sitio.

Por su parte, los resultados de la DA en el presente trabajo señalan una relación lineal positiva ($P = 0.0148$) con la altitud; de acuerdo con Charan *et al.* (2013), no hay una relación significativa ($p < 0.05$) de la DA entre los distintos gradientes altitudinales de sus sitios de estudio, los cuales se situaron en tres niveles altitudinales diferentes entre los 3,048 m a $> 3,657$ m. Unger (1991) explica que la DA depende en gran medida de otras variables físicas tales como la textura del suelo y a los procesos de congelación y descongelación. Hamaya y Aguilera (1972) explican que un sitio homogéneo con suelo reducido en porosidad promueve el aumento de la densidad a mayores altitudes. Esto se debe a que generalmente los suelos alpinos son arenosos, y dicha característica va de acuerdo en función del aumento en la altitud, como lo es registrado por Rutherford (1964) ya que encontró mayores cantidades de arena en suelos alpinos en Nueva Guinea, en comparación

con las cantidades de limo y arcilla encontradas, tal y como se registra en este estudio.

Aunado a lo anterior, en el presente trabajo el porcentaje de arena se relacionó positivamente con el gradiente altitudinal tendiendo a aumentar en función de la altitud, mientras que el limo y la arcilla se relacionaron negativamente con la altitud tendiendo a disminuir en función de la altitud. Algo similar reporta Podwojewsky *et al.* (2011) donde la cantidad de arcilla es aproximadamente del 20% y más del 40% era de arena a 20 cm de profundidad y a mayores altitudes. No obstante, el tipo de suelo fue Umbrisol a comparación del presente estudio donde el suelo es de tipo Andosol. Soriano *et al.* (1996), mencionan que un mayor porcentaje de arena, en comparación con partículas más pequeñas como limo y arcilla, es ocasionado por la pedregosidad superficial del suelo en montañas alpinas, sumado a ello la pendiente, la escasa vegetación y las condiciones de temperatura, precipitación y escorrentía.

Por otra parte, el nivel de pH analizado en el presente trabajo muestra un aumento conforme se avanza altitudinalmente. Un patrón similar en el aumento de pH en función de la altitud es reportado por Nam y Lee (2018). El aumento en el pH podría ser causado por algún tipo de perturbación como se menciona en Jhonston y Jhonston (2004). Sin embargo, Anic *et al.* (2010) no atribuyen correlación en el nivel de pH con el aumento en la altitud. Mientras que Pérez-Suárez *et al.* (2008) encontraron que generalmente las coníferas, en especial los pinos, suelen acidificar los suelos en comparación con zonas de pastizal, lo que concuerda con los resultados obtenidos en este estudio.

Otro aspecto evaluado en el presente trabajo fue la humedad del suelo, en cuyo caso no se encontró un patrón de relación significativa de los porcentajes encontrados con el avance en el gradiente altitudinal. Liu y Luo (2011) reportan cambios entre distintas temporadas, sin embargo, estas fluctuaciones no se correlacionan con la altitud. Uno de los factores para que la humedad del suelo disminuya es la profundidad, como lo describe Penna *et al.* (2012), quienes registran disminución en la media del porcentaje de humedad entre los 20 cm de profundidad.

Aunado a ello Levit (1980) reporta que, con el incremento en la altitud, la presión atmosférica y la temperatura descienden y esto ocasiona a su vez reducción en las lluvias y la cobertura vegetal ocasionando disminución en la humedad del suelo.

La correlación entre la DA y la textura con la disponibilidad N demuestra que las propiedades físicas del suelo anteriormente mencionadas tienen un efecto positivo en la disponibilidad de N en el ecotono del LSB de *P. hartwegii* del Nevado de Toluca. De acuerdo con Monsalve *et al.* (2017) existe una relación importante entre la mineralización de N y la textura que conlleva efectos directos en la disponibilidad de este nutrimento, ellos reportan que en especial suelos más arenosos promueven una mejor aireación del suelo optimizando la mineralización de N y por ende la disponibilidad de N, concordando con lo que se obtuvo en el presente estudio. Por ello, mientras se aumenta la cantidad de arena también lo hará la DA, como lo registran Salamanca-Jiménez y Sadeghian Khalajabadi (2005) ya que en suelos de textura fina la DA es menor en comparación con suelos arenosos. Sin embargo, con el aumento en la disponibilidad de N, la DA debería disminuir, como en el estudio de Chaudhari *et al.* (2013), ya que ellos obtuvieron disminución en la DA mientras que el contenido total de N aumentó, contrario a lo que se obtuvo en el presente trabajo.

11. CONCLUSIONES

En el presente estudio se evaluó la disponibilidad de NO_3^- y NH_4^+ a lo largo del gradiente establecido por el ecotono del LSB de *P. hartwegii* del Nevado de Toluca. Se obtuvo una relación positiva entre la altitud y la disponibilidad de N, es decir, el N disponible aumentó conforme se avanzaba altitudinalmente en el ecotono. Dicho aumento no es congruente con las propiedades físicas del suelo como el aumento en la densidad aparente y la composición del suelo mayormente de arena. Dado que este es un patrón distinto al encontrado en otras montañas, donde la disponibilidad de N disminuye en función del aumento en la altitud. Este aumento en la disponibilidad de N señala que se está viendo beneficiada la disponibilidad de este nutrimento por factores externos a las características del del Nevado de Toluca ya que en especial el aumento en la DA no influye negativamente en la disponibilidad de N y las demás propiedades físicas y químicas no parecen estar influyendo significativamente en el patrón de aumento que se obtiene en este estudio.

12. RECOMENDACIONES

Dados los resultados obtenidos se recomienda llevar a cabo mediciones de las entradas de N vía depósito atmosférico. Lo anterior considerando el impacto de la contaminación atmosférica de la Ciudad de Toluca podría estar teniendo en el ciclo biogeoquímico de este elemento en los bosques del Nevado de Toluca.

Así mismo se sugiere llevar a cabo una investigación sobre la importancia y el impacto de las interacciones microbiológicas y como funcionan el proceso de disponibilidad de nitrógeno en el ecotono del LSB.

REFERENCIAS

- Aitken, S., Yeaman, S., Holliday, J., Wang, T. y Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95-111.
- Alfaro-Ramírez, F. U., Arredondo-Moreno, J. T., Pérez-Suárez, M. y Endara-Agramont, Á. R. (2017). *Pinus hartwegii* Lindl. treeline ecotone: structure and altitudinal limits at Nevado de Toluca, Mexico. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 23(2), 261-273.
- Alfredsson, H., Condrón, L. M., Clarholm, M. y Davis, M. R. (1998). Changes in soil acidity and organic matter following the establishment of conifers on former grassland in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 112(3), 245-252.
- Almeida-Leñero, L., Giménez de Azcárate, J., Cleef, A. M. y González-Trápaga, A. (2004), Las comunidades vegetales del zacatonal alpino de los volcanes Popocatepetl y Nevado de Toluca, Región Central de México. *Phytocoenologia*, 34(1), 91-132.
- Almeida-Leñero, L., Giménez de Azcárate, J., Cleef, A. M. y González-Trápaga, A. (2007), Vegetación alpina de los volcanes Popocatepetl, Iztaccíhuatl y Nevado de Toluca. En: Luna I., Morrone J.J. y Espinoza D. Eds. Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, UNAM, México, 485-502.
- Anic, V., Hinojosa, L. F., Díaz-Forester, J., Bustamante, E., de la Fuente, L. M., Casale, J. F., De la Harpe, J. P., Montenegro. y Ginocchio, R. (2010). Influence of soil chemical variables and altitude on the distribution of high-alpine plants: the case of the Andes of central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 42(2), 152-163.
- Armand, A. D. (1992). Sharp and gradual mountain timberlines as a result of species interaction. En *Landscape boundaries*, 92, 360-378.

- Avenard, J. M. (1990). Sensibilité aux mouvements en masse (solifluxion). *Cah. ORSTOM, sér. Pédol*, 25(1-2), 119-129.
- Baez, A. P., Belmont, R. D., Azpra, E., Torres, M. B. y Padilla, H. G. (1997). Cloudwater and precipitation chemistry at Popocatepetl volcano: a high elevation site. *Journal of environmental quality*, 26(1), 253-258.
- Balestrini, R., Galli, L. y Tartari, G. (2000). Wet and dry atmospheric deposition at prealpine and alpine sites in northern Italy. *Atmospheric Environment*, 34(9), 1455–1470.
- Batllori, E., Blanco-Moreno, J. M., Ninot, J. M., Gutiérrez, E. y Carrillo, E. (2009). Vegetation patterns at the alpine treeline ecotone: the influence of tree cover on abrupt change in species composition of alpine communities. *Journal of vegetation science*, 20(5), 814-825.
- Baumann, F., HE, J. S., Schmidt, K., Kuehn, P. y Scholten, T. (2009). Pedogenesis, permafrost, and soil moisture as controlling factors for soil nitrogen and carbon contents across the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 15(12), 3001-3017.
- Billings, D. W. (1974), Adaptations and Origins of Alpine Plants, *Arctic and Alpine Research*, 6(2), 129-142.
- Biondi, F. (2001). A 400-year tree-ring chronology from the tropical treeline of North America. *Ambio* 30,162-166.
- Björk, R. G. y Molau, U. (2007). Ecology of alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(1), 34-43.
- Blake, G. R. y Hartge, K. H. (1986), Bulk density. In A. Klute (Ed), *Methods of soil analysis* (pp. 363-365). Madison, WI, USA: American Society of Agronomy.
- Boden, T. A., Marland, G. y Andres, R. J. (2010). Global, Regional, and National Fossil-Fuel CO₂ Emissions. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tenn., U.S.A.
- Bowman, W. D. (1992). Inputs and storage of nitrogen in winter snowpack in an alpine ecosystem. *Arctic and Alpine Research*, 24(3), 211-215.

- Bowman, W. D., Theodose, T. A., Schardt, J. C., y Conant, R. T. (1993). Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology*, 74(7), 2085-2097.
- Butler, D. R., Malanson, G. P., Walsh, S. J., y Fagre, D. B. (2007). Influences of geomorphology and geology on alpine treeline in the American West—More important than climatic influences? *Physical Geography*, 28(5), 434-450.
- Butterbach-Bahl, K., Gundersen, P., Ambus, P., Augustin, J., Beier, C., Boeckx, P., Dannenmann, M., Sánchez-Guimeno, B., Ibrom, A., Kiese, R., Kitzler, B., Rees, R. M., Smith, K. A., Stevens, C., Vesala, T. y Zechmeister-Boltenstern, S. (2011) Nitrogen processes in terrestrial ecosystems. En *The European nitrogen assessment: sources, effects and policy perspectives* (pp. 99-125). Cambridge University Press.
- Cairns, D. M. (1999). Multi-scale analysis of soil nutrients at alpine treeline in Glacier National Park, Montana. *Physical Geography*, 20(3), 256-271.
- Calderon de Rzedowski, G. y Rzedowski, J. (2005). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Michoacán, México: INECOL-CONABIO.
- Camarero, J. J. y Fortin, M. J. (2006). Detección cuantitativa de fronteras ecológicas y ecotonos. *Revista Ecosistemas*, 15(3), 76-87.
- Camarero, J. y Gutiérrez, E. (1999). Spatial pattern of a subalpine forest-alpine pasture ecotone (Las Cutas, Ordesa, Central Pyrenees). *Forest Systems*, 8(1), 171-205.
- Camarero, J. J. y Gutiérrez, E. (2004). Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic change*, 63(1-2), 181-200.
- Camarero, J. J., Gutiérrez, E. y Fortin, M. J. (2000). Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management*, 134(1-3), 1-16.

- Campos, J.L. (1993). Claves para la determinación de los pinos mexicanos. Universidad Autónoma Chapingo, México, 70 pp.
- Carlsson, B. A., Karlsson, P. S., y Svensson, B. M. (1999). Alpine and subalpine vegetation. *Acta Phytogeographica Suecica*, 84, 75-90.
- Castillo, C. C. (1999). Meteorología y Clima. Barcelona: Edicions UPC.
- Charan, G, Bharti, V K, Jadhav, S.E, Kumar, S, Acharya, S, Kumar, P, Gogoi, D, y Srivastava, R.B. (2013). Altitudinal variations in soil physico-chemical properties at cold desert high altitude. *Journal of soil science and plant nutrition*, 13(2), 267-277
- Chaudhari, P. R., Ahire, D. V., Ahire, V. D., Chkravarty, M. y Maity, S. (2013). Soil bulk density as related to soil texture, organic matter content and available total nutrients of Coimbatore soil. *International Journal of Scientific and Research Publications*, 3(2), 1-8.
- Chersich, S., Rejšek, K., Vranová, V., Bordoni, M. y Meisina, C. (2015). Climate change impacts on the Alpine ecosystem: an overview with focus on the soil. *Journal of Forest Science*, 61(11), 496-514.
- Cieraad, E. y McGlone, M. S. (2014). Thermal environment of New Zealand's gradual and abrupt treeline ecotones. *New Zealand Journal of Ecology*. 38(1), 12-25.
- Cubasch, U., Wuebbles, D., Chen, D., Facchini, M. C., Frame, D., Mahowald, N. y Winther, J. G. (2013). Introduction. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

- Fagre, D. B. (2009). Introduction: Understanding the importance of alpine treeline ecotones in mountain ecosystems. *Developments in earth surface processes*, 12, 1-9.
- Fenn, M. E., De Bauer, L. I., Quevedo-Nolasco, A. y Rodriguez-Frausto, C. (1999). Nitrogen and sulfur deposition and forest nutrient status in the Valley of Mexico. *Water, Air, and Soil Pollution*, 113(1-4), 155-174.
- Fenn, M. E., Bytnerowicz, A., Schilling, S. L. y Ross, C. S. (2015). Atmospheric deposition of nitrogen, sulfur and base cations in jack pine stands in the Athabasca Oil Sands Region, Alberta, Canada. *Environmental pollution*, 196, 497-510.
- García-Palomo, A., Macías, J. L., Arce, J. L., Capra, L., Garduño, V. H. y Espíndola, J. M. (2002). Geology of Nevado de Toluca volcano and surrounding areas, central Mexico. *Geological Society of America Map and Chart Series*, 1–48
- García-Velázquez, L. y Gallardo, A. (2017). El ciclo global del nitrógeno. Una visión para el ecólogo terrestre. *Revista Ecosistemas*, 26(1), 4-6.
- Germino, M. J. y Smith, W. K. (2000). Differences in microsite, plant form, and low-temperature photoinhibition in alpine plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32(4), 388-396.
- Grabherr, G., Gottfried, M. y Pauli, H. (2010). Climate change impacts in alpine environments. *Geography Compass*, 4(8), 1133-1153.
- González-Benítez, J. M., Cape, J. N., Heal, M. R., van Dijk, N. y Vidal-Díez, A. (2009). Atmospheric nitrogen deposition in south-east Scotland: Quantification of the organic nitrogen fraction in wet, dry and bulk deposition. *Atmospheric Environment*, 43(26), 4087-4094.
- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Benito Alonso, J. L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández Calzado, M. R., Kazakis, G., Krajčí, J., Larsson, P., Mallaun, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., Nagy, L., Nakhutsrishvili, G., Pedersen, B.,

- Pelino, G., Púscas, M., Rossi, G., Stanisci, A., Theurillat, J. P., Tomaselli, M., Villar, L., Vittoz, P., Vogiatzakis, I. y Grabherr, G. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature climate change*, 2(2), 111.
- Hayama, L. y Aguilera, N. (1972). Mineralogía de los suelos del volcán Xinantecatl, Estado de México. Panel on Volcanic Soils of America. Pasto Colombia. 309-348.
- Harsch, M. A. y Bader, M. Y. (2011). Treeline form—a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 582-596.
- Harsch, M. A., Hulme, P. E., McGlone, M. S. y Duncan, R. P. (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, 12(10), 1040–1049.
- Hernández, A. J. C., Gutiérrez, G. G., Almeida, L. L. y Ordóñez, D. J. A. B. (2005). Análisis dendroclimático de *Pinus hartwegii* en el volcán nevado de Toluca. México. En I Simposio Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México. Memorias. Laboratorio de Biotecnología y Ecología Aplicada. LABIOTECA. Xalapa, Veracruz, México, 102-103.
- Hole, D. G., Young, K. R., Simeón, A., Gomez-Wichtendahl, C., Hoffmann, D., Schutze-Paez, K., Sánchez, S., Muchoney, D., Grau, H. R. y Ramirez, E. (2011). Adaptive Management for Biodiversity Conservation under Climate Change – a Tropical Andean Perspective, En Herzog, S.K *et al.* (Eds). Range Shifts and Extinctions Driven by Climate Change in the Tropical Andes: Synthesis and Directions, Inter-American Institute for Global Change Research, 19-46.
- Holtmeier, F. K. y Broll, G. (2005). Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global ecology and Biogeography*, 14(5), 395-410.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in ecology & evolution*, 15(2), 56-61.

- Iglesias-Andreu, L. G. y Tivo-Fernández, Y. (2006). Caracterización morfométrica de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Ra Ximhai: revista científica de sociedad, cultura y desarrollo sostenible*, 2(2), 449-468.
- Jaffe, D. A. (1992). The Nitrogen Cycle. En *International Geophysics*, 50, 263-284.
- Jiménez, J., Aguirre, O., Niembro, M., Navar, J. y Domínguez, A. (1994). Determinación de la forma externa de *Pinus hartwegii* Lindl. en el noreste de México. *Forest Systems*, 3(2), 175-182.
- Jobbágy, E. G. y Jackson, R. B. (2000). Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography*, 9(3), 253-268.
- Johnston, F. M. y Johnston, S. W. (2004). Impacts of road disturbance on soil properties and on exotic plant occurrence in subalpine areas of the Australian Alps. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 36(2), 201-207.
- Jump, A. y Peñuelas A. S. (2005), Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change, *Ecology Letters*, 8, 1010–1020.
- Keeney, D. R. y Nelson, D. W. (1982). Nitrogen—Inorganic Forms 1. *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties*, (methodsofsoilan2), 643-698.
- Köchy, M. y Wilson, S. D. (2005) Variation in Nitrogen deposition and available soil nitrogen in a Forest-Grassland ecotone in Canada. *Landscape Ecology*, 20(2), 191-202.
- Körner, C. (1989). The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, 81(3), 379-391.
- Körner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115(4), 445-459.
- Körner, C y Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31, 713-723
- Kupfer, J. A. y Cairns, D. M. (1996). The suitability of montane ecotones as indicators of global climatic change. *Progress in Physical Geography*, 20(3), 253-272.

- Lauer, W. (1978). Timberline Studies in Central Mexico. *Arctic and Alpine Research*, 10(2), 383-396.
- Levit, J. (1980). Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York. 497-607.
- Liu, X. y Luo, T. (2011). Spatiotemporal variability of soil temperature and moisture across two contrasting timberline ecotones in the Sergyemla Mountains, southeast Tibet. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 43(2), 229-238.
- Lorente, I., Gamo, D., Gómez, J. L., Santos, R., Flores, L., Camacho, A., Galinod, L. y Navarro, J. (2004). Los efectos biológicos del cambio climático. *Revista Ecosistemas*, 13(1), 103-110.
- Manzanilla-Quiñones, U., Aguirre-Calderón, Ó. A., Jiménez-Pérez, J., Treviño-Garza, E. J. y Yerena-Yamallel, J. I. (2019). Distribución actual y futura del bosque subalpino de *Pinus hartwegii* Lindl en el Eje Neovolcánico Transversal. *Madera y bosques*, 25(2).
- Miranda, K. M., Espey, M. G., y Wink, D. A. (2001). A rapid, simple spectrophotometric method for simultaneous detection of nitrate and nitrite. *Nitric oxide*, 5(1), 62-71
- Moen, J., Cairns, D. M. y Lafon, C. W. (2008). Factors structuring the treeline ecotone in Fennoscandia. *Plant Ecology & Diversity*, 1(1), 77-87.
- Monsalve, O. I., Gutiérrez, S. J. y Cardona, W. A. (2017). Factores que intervienen en el proceso de mineralización de nitrógeno cuando son aplicadas enmiendas orgánicas al suelo. Una revisión. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 11(1), 200-209.
- Müller, M., Schickhoff, U., Scholten, T., Drollinger, S., Böhner, J. y Chaudhary, R. P. (2016). How do soil properties affect alpine treelines? General principles in a global perspective and novel findings from Rolwaling Himal, Nepal. *Progress in Physical Geography*, 40(1), 135-160.

- Nam, K. J. y Lee, E. J. (2018). Variation in leaf functional traits of the Korean maple (*Acer pseudosieboldianum*) along an elevational gradient in a montane forest in Southern Korea. *Journal of Ecology and Environment*, 42(1), 1-7.
- Narave-Flores, H. y Taylor, K. (1997). Flora de Veracruz: Pinaceae. *Instituto de Ecología, AC Xalapa, Veracruz, México. University of California, Riverside, Ca. Fascículo*, 98, 50.
- Osorio-García, M., Maass, S. F., Nava-Bernal, G., Novo Espinosa de los Monteros, G. y Regil, H. H. (2011). El visitante del Parque Nacional Nevado de Toluca, México. Análisis del comportamiento en un área natural protegida. *Investigaciones geográficas*, (76), 56-70.
- Otzen, T. y Manterola, C. (2017). Técnicas de Muestreo sobre una Población a Estudio. *International Journal of Morphology*, 35(1), 227-232.
- Owen, J. S., Wang, M. K., Sun, H. L., King, H. B., Wang, C. H. y Chuang, C. F. (2003). Comparison of soil nitrogen mineralization and nitrification in a mixed grassland and forested ecosystem in central Taiwan. *Plant and soil*. 251(1), 167-174.
- Pauli, H., Gottfried, M. y Grabherr, G. (2003). Effects of climate change on the alpine and nival vegetation of the Alps. *Journal of mountain ecology*, 7, 9-12.
- Penna, D., Brocca, L., Borga, M. y Dalla Fontana, G. (2013). Soil moisture temporal stability at different depths on two alpine hillslopes during wet and dry periods. *Journal of Hydrology*, 477, 55-71.
- Pérez-Suárez, M., Fenn, M. E., Cetina-Alcalá, V. M. y Aldrete, A. (2008). The effects of canopy cover on throughfall and soil chemistry in two forest sites in the México City air basin. *Atmósfera*, 21(1), 83-100.
- Podwojewski, P., Poulénard, J., Nguyet, M. L., De Rouw, A., Pham, Q. H. y Tran, D. T. (2011). Climate and vegetation determine soil organic matter status in an alpine inner-tropical soil catena in the Fan Si Pan Mountain, Vietnam. *Catena*, 87(2), 226-239.

- Rundel, P. W., Smith, A. P. y Meinzer, F. C. (Eds.). (1994). *Tropical alpine environments: plant form and function*. Cambridge University Press.
- Rutherford, G. K. (1964). The tropical alpine soils of Mt. Giluwe, Australian New Guinea. *Canadian Geographer/Le Géographe canadien*, 8(1), 27-33.
- Rodríguez-Bernate, M. M. y Martínez-Cortes, C. D. (2019). Inventario de emisiones de gases de efecto invernadero de la Universidad Libre–Sede Principal, 1-97.
- Sánchez-González, A. y López-Mata, L. (2005). Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distributions*, 11(6), 567-575.
- Salamanca-Jiménez, A. y Sadeghian Khalajabadi, S. (2005). La densidad aparente y su relación con otras propiedades en suelos de la zona cafetera colombiana. *Cenicafé*, 56(4), 381-397.
- Scripps Institution of Oceanography. (2019). Carbon Dioxide Levels Hit Record Peak in May. Recuperado de <https://scripps.ucsd.edu/programs/keelingcurve/2019/06/04/carbon-dioxide-levels-hit-record-peak-in-may/>
- Smith, W. K., Germino, M. J., Hancock, T. E. y Johnson, D. M. (2003). Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. *Tree physiology*, 23(16), 1101-1112.
- Soriano, M. D., Calvo, A., Boix, C. y Pons, V. (1996). Variaciones en las propiedades de los suelos y su agregación en un transecto altitudinal de la provincia de Alicante. *Cuaternario y Geomorfología*, 10(1-2), 45-58.
- Toscana-Aparicio, A. y Granados-Ramírez, R. (2015). Recategorización del Parque Nacional Nevado de Toluca. *Política y cultura*, (44), 79-105.
- Tsai, Y. I., Kuo, S.-C., Young, L.-H., Hsieh, L.-Y. y Chen, P.-T. (2014). Atmospheric dry plus wet deposition and wet-only deposition of dicarboxylic acids and

- inorganic compounds in a coastal suburban environment. *Atmospheric Environment*, 89, 696-706.
- Unger, P. W. (1991). Overwinter changes in physical properties of no-tillage soil. *Soil Science Society of America Journal*, 55(3), 778-782.
- Vargas, F. (1997). Parques Nacionales de México. Aspectos físicos, sociales, legales, administrativos, recreativos, biológicos, culturales, situación actual y propuestas en torno a los Parques Nacionales de México. Unidad Coordinadora de Áreas Naturales Protegidas. Instituto Nacional de Ecología. México. 720 pp.
- Velázquez, A., Toledo, V. M., y Luna, I. (2000). Mexican temperate vegetation. *North American terrestrial vegetation*, 2, 573-592.
- Villers-Ruiz, L., García del Valle, L. y López-Blanco, J. (1998). Evaluación de los bosques templados en México: una aplicación en el parque nacional Nevado de Toluca. *Investigaciones geográficas*, (36), 7-19.
- Walker, B. y Steffen, W. (1997). An overview of the implications of global change for natural and managed terrestrial ecosystems. *Conservation ecology*, 1(2).
- Young, K. R., (2011). En Herzog, S.K *et al.* (Eds). Introduction to Andean Geographies: *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*. *Inter-American Institute for Global Change Research*, 128-140.