



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO
FACULTAD DE PLANEACIÓN URBANA Y REGIONAL



ABUNDANCIA RELATIVA DE *Lupinus* Y DISPONIBILIDAD DE NITRÓGENO EN
EL ECOTONO DEL LÍMITE SUPERIOR DEL BOSQUE DE *Pinus hartwegii* Lindl.
EN EL NEVADO DE TOLUCA

T E S I S

Para Obtener El Título De:

LICENCIADA EN CIENCIAS AMBIENTALES

P R E S E N T A:

CYNTHYA MALDONADO MOJICA

DIRECTORES:

Dra. Marlín Pérez Suárez

Dr. Ángel Roberto Martínez Campos

Toluca, Estado de México; Agosto 2021.

Contenido

Contenido	4
Índice De Figuras	6
Índice De Tablas	7
Resumen.....	8
INTRODUCCIÓN	10
CAPÍTULO 1. ESQUEMA DE LA INVESTIGACIÓN	12
1.1 Relación del trabajo de investigación y las Ciencias ambientales	12
1.2 Planteamiento del problema	13
1.3 Justificación	14
1.4 Pregunta de investigación.....	15
1.5 Hipótesis	15
1.6 Objetivos.....	16
1.6.1 Objetivo general.....	16
1.6.2 Objetivos específicos.....	16
CAPÍTULO 2. MARCO CONCEPTUAL.....	17
2.1 La montaña y su importancia	17
2.2 <i>Pinus harwegii</i> en la alta montaña	20
2.3 Ecotono del límite superior del bosque (<i>treeline</i>).....	21
2.4 El cambio climático y la migración altitudinal	22
2.5 <i>Lupinus</i> y su distribución.....	30
2.6 Requerimientos del género <i>Lupinus</i>	32
2.7 Importancia de <i>Lupinus</i>	33
2.8 Nitrógeno en el suelo	34
2.9 Fijación de nitrógeno	37
2.10 <i>Lupinus</i> y su papel en la fijación biológica de nitrógeno (FBN).....	38
CAPÍTULO 3. MARCO CONTEXTUAL: DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO.....	41
3.1 Localización	41
3.2 Geología y Geomorfología	43
3.3 Clima.....	44

3.4 Hidrología.....	45
3.5 Edafología.....	45
3.6 Fauna.....	46
3.7 Flora.....	47
3.8 Nevado de Toluca y el hombre.....	49
CAPÍTULO 4. MARCO NORMATIVO.....	50
CAPÍTULO 5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	53
5.1 Metodología.....	53
5.2 Diseño de muestreo.....	54
5.3 Determinación de la abundancia relativa de <i>Lupinus</i>	56
5.4 Análisis de suelo.....	57
5.4.1 Preparación de las muestras de suelo.....	57
5.4.2 Determinación de las propiedades físicas del suelo.....	57
5.4.3 Determinación de las propiedades químicas del suelo.....	60
5.5 Análisis estadístico.....	63
CAPÍTULO 6. RESULTADOS.....	65
6.1 Abundancia relativa de <i>Lupinus</i>	65
6.2 Propiedades físicas del suelo.....	68
6.3 Propiedades químicas del suelo.....	71
6.4 Abundancia de <i>Lupinus</i> y disponibilidad de nitrógeno en el suelo.....	75
DISCUSIÓN.....	77
CONCLUSIONES.....	83
BIBLIOGRAFÍA.....	84

Índice De Figuras

Figura 1.- Ubicación del Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca, donde el punto rojo muestra el sitio de muestreo en la exposición Este-Sureste mientras que el punto amarillo señala la exposición Noreste	42
Figura 2.- Etapas seguidas en la conducción del presente trabajo de investigación a) obtención de datos derivados del análisis de las muestras, b) análisis estadístico de los datos obtenidos.....	54
Figura 3.- Diseño de muestreo de transectos y parcelas donde los símbolos color negro señalan el cuadrante donde se tomó la muestra con su respectivo número en color rojo. Mientras que los símbolos de color verde representan el lugar donde no hubo presencia de individuos de <i>Lupinus</i> a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de <i>P. hartwegii</i> en el Nevado de Toluca	55
Figura 4.- Número de individuos por especie: <i>L. aschenbornii</i> (a), <i>L. campestris</i> (b) y <i>Lupinus</i> sp. (c) por nivel altitudinal en cada ladera a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de <i>P. hartwegii</i> en el Nevado de Toluca.....	67
Figura 5.- Distribución de la abundancia relativa del género <i>Lupinus</i> por nivel altitudinal a lo largo de ecotono del límite superior del bosque de <i>P. hartwegii</i> en el Nevado de Toluca	68
Figura 6.- Contenido relativo de arena, limo y arcilla en el suelo por nivel altitudinal del ecotono del límite superior del bosque de <i>P. hartwegii</i> en el Nevado de Toluca.	70
Figura 7.- Distribución de humedad (a) y Da (b) en el suelo por nivel altitudinal a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de <i>P. hartwegii</i> en el Nevado de Toluca	71
Figura 8.- Distribución del pH (a) y contenido relativo de MOS (b) en el suelo a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de <i>P. hartwegii</i> en el Nevado de Toluca	73
Figura 9.- Distribución del contenido de NH_4^+ , NO_3^- y N B-M en el suelo por nivel altitudinal a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de <i>P. hartwegii</i> en el Nevado de Toluca	74

Índice De Tablas

Tabla 1.- Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables del suelo y las especies de plantas más abundantes a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de <i>P. hartwegii</i> en el Nevado de Toluca	76
--	----

Resumen

Lupinus es un género conformado por plantas fijadoras de nitrógeno (N) con gran importancia para la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña. Estas especies podrían contribuir a la germinación, establecimiento y supervivencia de especies forestales que migren a mayores altitudes como consecuencia al cambio climático. El objetivo principal de esta investigación fue evaluar la influencia de *Lupinus* sobre la disponibilidad de N en el suelo a través del ecotono del límite superior del bosque de *Pinus hartwegii* en el Nevado de Toluca. El muestreo se basó en el modelo estratificado-sistemático así como en el de transectos y parcelas. Los transectos se ubicaron en las laderas Este-Sureste y Noreste con respecto al cráter; mientras que para las parcelas se tomó como base el límite superior del bosque (desde el bosque de *P. hartwegii* hasta el pastizal alpino). Se recolectaron 60 muestras de suelo tomadas a una profundidad de 15 cm y, se cuantificaron y registraron todas las especies vegetales presentes en cada parcela. Los resultados mostraron la presencia de *L. aschenbornii*, *L. campestris* y *Lupinus* sp., siendo esta última identificada solo a nivel de género por su grado de desarrollo. *Lupinus* se encontró en todos los niveles altitudinales y su abundancia aumentó conforme incrementó la altitud, siendo más abundante en el área de pastizal. *L. aschenbornii* fue una de las especies con mayor abundancia y *Calamagrostis tolucensis* fue la especie más dominante. Ambas laderas mostraron signos de perturbación siendo más frecuentes en la exposición Este-Sureste. Se encontraron diferencias significativas en el contenido de MOS ($F= 3.01$ y $p = 0.01$) y Da ($F = 5.9$ y $p = 0.0002$) entre bosque y pastizal; así como una relación significativa entre *Lupinus* y el contenido de NO_3^- en el suelo ($r = 0.36$; $p = 0.04$). El análisis de resultados mostró que las condiciones edáficas concuerdan con valores volcánicos y al tipo de ecosistema. La ladera y condiciones del suelo no limitan el establecimiento de *Lupinus* en la alta montaña pero su abundancia depende del grado de perturbación y su aportación de N al suelo depende del grado de NO_3^- contenido en el mismo. Lo anterior sugiere continuar con el estudio

de los aspectos funcionales de este género ya que es de gran importancia en la fertilidad del suelo a elevadas altitudes.

Palabras clave: Fijación biológica de Nitrógeno, alta montaña, cambio climático, migración altitudinal

INTRODUCCIÓN

El nitrógeno (N) es un macronutriente imprescindible para el desarrollo y crecimiento de las plantas en todos los ecosistemas terrestres (Binkley & Giardina, 1998). Este nutriente es parte esencial de las paredes celulares, clorofila, aminoácidos, ácidos nucleicos, enzimas, proteínas, nucleoproteínas y otros compuestos que intervienen en el funcionamiento y supervivencia de los organismos vegetales (Baca *et al.*, 2000; Santi *et al.*, 2013). La mayor abundancia de N se encuentra en la atmósfera (78 %); sin embargo, al encontrarse en forma diatómica (N_2), es decir en estado gaseoso, no puede ser asimilado directamente por las plantas (Baca *et al.*, 2000; Mays, 2004; Valles *et al.*, 2003). Las dos formas de N disponibles para las plantas son nitratos (NO_3^-) y amonio (NH_4^+), formas inorgánicas (Celaya-Michel & Castellanos-Villegas, 2011; Stewart, 1991; Whitford, 2002). De este modo, para que el N_2 pueda estar en forma disponible debe pasar por distintos procesos de transformación, comenzando por la fijación espontánea mediante descargas eléctricas, radiación UV, y fijación biológica, principalmente; además de la fijación industrial-química por Haber-Bosch. La fijación biológica es realizada por microbios libres o en asociación con plantas superiores; primordialmente con bacterias fijadoras de N que se encuentran asociadas a leguminosas como las pertenecientes al género *Lupinus* (Fabaceae) (Huber *et al.*, 2007; López & Fuentes, 1991).

Las plantas del género *Lupinus* son de las especies fijadoras de N más eficientes, debido a su asociación simbiótica con bacterias del género *Rhizobium* o *Bradyrhizobium* (De la Cruz-Landero *et al.*, 2010). Mediante esta relación se crean nódulos que hacen a las plantas tolerantes a distintas formas de estrés abiótico (sequía, salinidad, metales pesados, herbicidas, encharcamiento, deficiencia en la disponibilidad de N, etc.) (Fernández *et al.*, 2007). Al ser el N un nutriente esencial limitante en el ambiente terrestre, las plantas fijadoras son sumamente importantes, particularmente en aquellos suelos pobres en nutrientes. Estas plantas fijadoras no solo se autoabastecen de N, sino que también promueven el

ingreso del N al suelo permitiendo que este nutrimento esté disponible para otras plantas en el ecosistema (Bahmanyar & Ranjbar, 2008; Falkengren & Schotter, 2004; Garden & Parbery, 1983; Gross, 1982).

En los ecosistemas de alta montaña (aquellos por arriba de los 2,800 msnm) (Challenger & Soberón, 2008), el papel de las especies fijadoras de N podría ser particularmente importante debido a que estas están adaptadas a un amplio rango de temperatura ambiental (entre 0 y 28 °C); así como a suelos poco fértiles que se vuelven cada vez más jóvenes (poco consolidados y pobres en nutrimentos) conforme se asciende en altitud (López-Bellido & Fuentes, 1986). El género *Lupinus* cuenta con aproximadamente 500 especies en todo el mundo, las cuales se distribuyen principalmente en Europa y América, sus centros de diversificación (Bermúdez-Torres *et al.*, 1999). Para México, han sido identificadas 100 especies distribuidas principalmente en la Sierra Madre Occidental y en el Eje Neovolcánico Transversal (Ruiz-López *et al.*, 2006). En el Nevado de Toluca *Lupinus* se distribuye desde los 3,000 hasta los 4,300 msnm (SEMARNAT, 2016), y acompaña a *Pinus hartwegii* a lo largo del ecotono del límite superior del bosque, el ecotono con especies de conífera que se encuentra a mayor altitud en el mundo (Alfaro-Ramírez, 2015; Almeida-Leñero *et al.*, 2004; Rzedowski & Calderón de Rzedowski, 2005). Bajo este contexto, las especies de *Lupinus* podrían fungir como facilitadoras potenciales de la migración altitudinal para *P. hartwegii*; sin embargo, ello dependería de su propia subsistencia ante nuevas condiciones de temperatura. Con base en lo anterior, es necesario generar información sobre la distribución de estas especies y determinar la relación de la abundancia de *Lupinus* con la disponibilidad de N a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii*. Por lo tanto, los objetivos del presente estudio fueron los siguientes: (1) Determinar la abundancia relativa de *Lupinus* sp. en el ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca; (2) Cuantificar el N contenido en la biomasa microbiana y propiedades fisicoquímicas del suelo a través del ecotono bosque-pastizal; y (3) Determinar la relación de la abundancia relativa de *Lupinus* sp. con la disponibilidad y dinámica de N a lo largo del gradiente bosque-pastizal.

CAPÍTULO 1. ESQUEMA DE LA INVESTIGACIÓN

1.1 Relación del trabajo de investigación y las Ciencias ambientales

El cambio climático es causado principalmente por actividades antropogénicas, siendo el problema ambiental más grande del siglo XX a nivel mundial. Debido al aumento de temperatura ambiental causada por el cambio climático, la biodiversidad de la alta montaña se ha visto en la necesidad de movilizarse a mayores altitudes, en busca de condiciones ambientales óptimas para su desarrollo y crecimiento (IPCC, 1992). De esta manera, conocer el grado de perturbación, el estado actual de ecosistemas susceptibles a aumento de temperatura como lo son los pisos altitudinales (alta montaña) y las especies clave que en ellos habitan como por ejemplo *Lupinus*, un género integrado por plantas nodrizas, fijadoras de N e indicadoras de perturbación como el fuego, son esenciales para entender no solo el funcionamiento de estos ecosistemas sino para poder establecer las bases que permitan llegar en algún momento a predicciones de los cambios potenciales que implica el cambio climático y la actividad humana. Esto es parte del objetivo principal de la Licenciatura en Ciencias Ambientales, la cual integra diversas disciplinas como edafología, estadística, biología, ecología, química ambiental, métodos de investigación, entre otras. El conocimiento de estas disciplinas en conjunto permite analizar el funcionamiento del medio ambiente como fuente de recursos, funciones ambientales. Así mismo brinda las herramientas para comprender el impacto provocado de manera directa o indirecta por actividades humanas y a su vez el manejo y deterioro del lugar de estudio. Siendo así que la presente investigación es un estudio integral en el que se determina, analiza e interpretan las propiedades físicas y químicas del suelo relacionadas con la funcionalidad ambiental de las especies de *Lupinus*, su papel como especies acompañantes de *P. harwegii* en su ascenso altitudinal y se rectifica su capacidad como especie colonizadora e indicadora ambiental.

1.2 Planteamiento del problema

Lupinus es un género compuesto por plantas resistentes al frío, a suelos poco desarrollados y a distintos tipos de estrés (Bermúdez-Torres *et al.*, 2015). Son consideradas especies colonizadoras y plantas nodrizas al contribuir en la formación de condiciones necesarias para el establecimiento y supervivencia de otras especies por medio de su capacidad de aportar N asimilable al suelo (Alderete, 2008). Este género se puede encontrar hasta los 4,000 msnm, en el límite superior del bosque de *P. hartwegii*, lugar de transición entre los ecosistemas bosque-pastizal (Alfaro-Ramírez, 2015). Sin embargo, se han reportado ascensos de nivel altitudinal de *P. hartwegii* de hasta 30 m en algunos puntos de su distribución natural como en el Parque Nacional Izta-Popo (Torres-Beltrán & Vázquez-Salem, 2013), el Pico de Orizaba y Cofre de Perote (Iglesias-Andreu & Tivo-Fernández, 2006) los cuales han sido relacionados con el incremento de temperatura ambiental. No obstante, aún no es claro si la migración de las poblaciones de *P. hartwegii* será realmente posible debido a las limitantes ambientales mencionadas (Gray & Spies, 1997), por lo que se considera que las especies acompañantes en el ecotono podrían tener un papel primordial en facilitar la migración altitudinal de *P. hartwegii* a través de su influencia en la calidad del micrositio, particularmente la disponibilidad de N, promoviendo así la germinación, establecimiento y supervivencia de individuos de esta especie por arriba de su límite de distribución altitudinal (Brooker *et al.*, 2008).

1.3 Justificación

La presente investigación surge de la necesidad de estudiar la influencia que tiene el género *Lupinus* sobre la disponibilidad de N en el suelo a lo largo del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca, con el propósito de identificar si existe una relación entre ambos. También se busca contribuir con información sobre el papel potencial de este género en el establecimiento de otras especies y por tanto, en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña; los cuales son base para la provisión de múltiples beneficios para las comunidades establecidas desde lo alto de la montaña hasta tierra abajo, donde se localizan los grandes centros urbanos.

1.4 Pregunta de investigación

¿Existe una relación entre la disponibilidad de N en el suelo y la abundancia relativa de *Lupinus* a través del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii*?

1.5 Hipótesis

El patrón de la abundancia relativa del género *Lupinus* a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* es consistente con la disponibilidad de N en el suelo.

1.6 Objetivos

1.6.1 Objetivo general

- Evaluar la influencia de *Lupinus* sobre la disponibilidad de N en el suelo a través del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca.

1.6.2 Objetivos específicos

- Determinar la abundancia relativa de *Lupinus* en el ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca.
- Evaluar la variación espacial de propiedades físicas y químicas del suelo a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii*.
- Determinar la relación de la abundancia relativa de *Lupinus* con la disponibilidad del N a lo largo de gradiente bosque-pastizal.

CAPÍTULO 2. MARCO CONCEPTUAL

2.1 La montaña y su importancia

Las montañas son elevaciones de terreno causados por acontecimientos tectónicos que pueden llegar a provocar cinturones altitudinales de poca extensión sobre la superficie terrestre (IDEAM, 2010). Alrededor del mundo cubren aproximadamente el 12 % y 23% del territorio mexicano (Gómez & Villalobos, 2020). El relieve, la altitud, la orientación, el clima, el suelo, la flora y la fauna de cada región y condición geomorfológica le da una característica única a cada montaña pero con rasgos básicos que permiten identificar la esencia de cada una (García, 2003).

En las montañas la altitud juega un papel importante en el tipo de flora y fauna que se establece ya que conforme ésta va aumentando las características cambian. Al elevarse la altitud la presión atmosférica disminuye y con ella la temperatura del aire (aproximadamente $-0.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ por cada 100 m) (Shedayi, 2016). La pendiente forma una barrera que impide el paso a las masas de aire que en su esfuerzo por superar el obstáculo hacen un movimiento vertical que inevitablemente provoca la condensación, formación de nubes y lluvia con precipitaciones elevadas; llegando a tener niveles superiores a 2,000 mm anuales (Lugo, 1990). Conforme avanzan las nubes en la pendiente las masas de aire se desvanecen y la lluvia poco a poco se detiene, siendo así que la cima se vuelve seca, fría, con nieve y el suelo cada vez más delgado y poco fértil parecido a la roca madre (García, 2003).

De acuerdo con García (2003) cuanto mayor es la altitud de la montaña las condiciones de vida se dificultan. El establecimiento de especies de flora y fauna silvestre se vuelve limitado ya que solo algunas de ellas pueden sobrevivir, principalmente endémicas o específicas, adaptadas a condiciones extremas, de tal manera que a mayor altitud la vegetación con características únicas se vuelve más

evidente. Las diferencias a lo largo de la montaña generan la segmentación por zonas altitudinales llamados pisos bioclimáticos. Cada piso sustenta vida con características específicas, llegando a tener nieves de carácter permanente y sin presencia de vida. La clasificación de los niveles bioclimáticos desde la base hacia la cima son los siguientes (García, 2003):

Piso colino: Este nivel corresponde a los primeros metros donde se eleva la montaña alrededor de los 500 y 2,700 msnm. Tiene condiciones parecidas a la llanura pero con precipitaciones mayores, consecuencia de las nubes que desean superar la montaña. El suelo forestal es rico en nutrimentos, habitado por bosques caducifolios y flora propia de la zona (García, 2003).

Piso montano: Se sitúa entre los 2,700 y 3,300 msnm. No hay presencia de temperaturas bajo cero. Los inviernos son poco fríos y los veranos bastante húmedos y cálidos. Estas condiciones propician el establecimiento de bosques alpinos. La abundancia de árboles propicia la variabilidad de tamaños en tronco, ramas y forrados de helechos, musgos, líquenes y otras plantas epífitas (García, 2003).

Piso subalpino: Se encuentra entre los 3,300 y 4,000 msnm, en la transición del ambiente de media y alta montaña. En las partes altas presenta vegetación herbácea formando naturalmente prados con arbustos enanos y pocos árboles dispersos arrasados por la nieve, el hielo y el frío. En el límite inferior del piso se ubica el bosque que a partir de cierta cota su crecimiento de árboles empieza a detenerse. Este nivel tiene veranos cortos con temperatura media de 10 °C e inviernos prolongados y muy fríos de aproximadamente -5 °C (García, 2003).

Piso alpino: Se ubica por debajo del piso nival entre los 4,000 y 4,500 msnm. Aquí la roca desnuda y derrubios son notables, las plantas especializadas se desarrollan en ellos y se hacen presentes plantas leñosas de bajo porte o arbustos enanos. Las plantas aprovechan los veranos frescos pero de corta duración. Los inviernos son sumamente fríos y largos, lo que propicia que los

suelos aparte de ser pobres permanezcan congelados casi todo año (García, 2003).

Piso nival: Llega a tener temperaturas anuales por debajo de los 0 °C con nieve cada año. Las rocas que sobresalen, con presencia de líquenes son características, así como la poca abundancia de algunos insectos y aves, aunque a veces hay avistamientos por oleadas de viento o porque buscan comida. La vegetación es escasa pero con presencia de plantas vasculares, almohadilladas y rastreras. Estas están adaptadas al clima extremo con cambios bruscos de temperatura por lo cual tiene hojas duras y flores pequeñas. Las plantas glerícolas se establecen en los derrubios. Las grietas de las rocas acumulan partículas que forman suelo, conservan la humedad, ofrecen protección a la radiación, al viento y a fríos extremos, lo que ayuda al establecimiento y desarrollo de plantas fisurícolas (García, 2003).

La importancia de las montañas es enorme al proporcionar servicios ecosistémicos esenciales. Por ejemplo: los bosques, que generan el principal sustento de vida llamado oxígeno, además fijan carbono, contribuyendo en la disminución de la contaminación ambiental y regulando la calidad del aire. Las montañas alimentan los mantos acuíferos y por medio de sus redes hídricas abastece de agua a poblaciones asentadas en la parte media y baja. La flora y la fauna que habita las montañas hacen que los hábitats sean diversos, con especies endémicas que tienen virtudes singulares que pueden llegar a soportar climas extremos. La vegetación también ayuda a la producción de suelo evitando la erosión, con ello minimiza las inundaciones en comunidades aledañas, proporciona recursos maderables y abastece alimentariamente a cerca del 10% de la población. Además, son lugares atractivamente turísticos donde la población acude para tener contacto con la naturaleza, vislumbrar el paisaje, realizar actividades de recreación como senderismo o escalar, además del elevado valor cultural que identifica a los residentes con el lugar (IDEAM, 2010).

2.2 *Pinus hartwegii* en la alta montaña

Los ecosistemas de alta montaña se ubican por arriba de los 2,800 msnm (Challenger & Soberón, 2008). Representan a nivel mundial el 3% del territorio que cuenta con vegetación, albergando al 4 % de las especies arbóreas totales conocidas (Körner, 1995). En México se ubican en el Sistema Volcánico Transversal en los enormes edificios volcánicos activos (Almeida-Leñero *et al.*, 2004). Estos ecosistemas están adaptados a temperaturas bajas extremas de hasta -30 °C donde se encuentran principalmente los bosques de coníferas (Körner, 1998).

P. hartwegii es mejor conocido como el pino de las alturas, nombrado así porque a nivel mundial su distribución está en altitudes entre 2,800 hasta 4,200 msnm, siendo el único en México que se establece por arriba del rango natural de distribución del género *Pinus spp.* (Campos, 1993). Su desarrollo y crecimiento está limitado por condiciones ambientales específicas relacionadas con zonas altas con bajas temperaturas extremas y mínimas precipitaciones (Hernández *et al.*, 2005). Es un árbol alto que mide entre 8 y 25 m (Eguiluz, 1978), con diámetro normal entre 40 a 70 cm, con ramas en descenso pero con copa gruesa y circular (Perry, 1991). Los conos tienen un largo de 8 a 12 cm con tono moreno-purpura casi negro (Yáñez, 2004). Cada 5 años la producción de conos es enorme, aunque cada año crecen en el invierno para madurar de octubre a enero (Patiño *et al.*, 1983). Es una especie perenne; en la Ciudad de México, Puebla y Estado de México la etapa de floración es durante los meses de marzo y abril (García, 2013).

Los arboles de *P. hartwegii* en la alta montaña siempre mantienen su color verde y se instalan sin problema en pronunciadas pendientes. Su rápida regeneración y crecimiento les permite soportar las condiciones climáticas más duras (heladas, periodos extensos de sequía, incendios forestales y pastoreo) (Rodríguez, 2001). Para soportar la llegada de épocas nevadas entre los meses de diciembre a febrero (Challenger & Soberón, 2008) se establecen donde las bajas temperaturas (de hasta -30 °C) los obligan a adaptarse como mecanismo

para asegurar su sobrevivencia (Challenger & Soberon, 2008; Körner, 1998). Específicamente en el Estado de México se conoce su presencia en Áreas Naturales protegidas como Parque Nacional Itza-Popo, Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca (APFFNT), Sierra de las cruces y Monte Tláloc (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2019).

2.3 Ecotono del límite superior del bosque (*treeline*)

La transición entre dos ecosistemas diferentes a lo largo de la montaña y sus diferentes pisos se le conoce como ecotono (Risser, 1993). En estos lugares las condiciones ambientales suelen ser específicas o extremas. La convivencia entre las plantas de distintas especies o distintos niveles es única, lo que estimula la suma de organismos endémicos y su dinámica. Incluso puede haber más endemismo y diversidad en los ecotonos que dentro de los ecosistemas a los que pertenecen (Chacón, 1998; Vetaas & Grytnes, 2002).

El tipo de ecotono depende del comportamiento de las plántulas ya que se encuentran expuestas a distintas condiciones de estrés o irregularidades a las que normalmente no estarían y su respuesta ante estas circunstancias no siempre es la misma (Harsch & Bader, 2011). Existen varios tipos de ecotono, como el abrupto, isla, *krummholz* y difuso. El primero se reconoce por las plantas en mortandad, mientras que las islas se crean con la muerte en retroceso al generar agrupaciones de árboles aisladas entre sí. El tipo *krummholz* se forma por árboles afectados por vientos fuertes o existencia de nieve encima de estos. Finalmente el más usual es el difuso, identificado por la reducción del crecimiento de la vegetación derivado de distintos factores (Körner, 1998).

Los ecosistemas de alta montaña no solo tiene un ecotono sino más bien tienen varios (Risser, 1993), esto es derivado del efecto del gradiente altitudinal en una área pequeña (Körner, 1998). Al ecotono que se encuentra en el punto más alto de la zona arbórea se le denomina ecotono del límite superior del bosque o

tree|line| (Körner, 1998). Este ecotono se ubica entre la vegetación arbórea del bosque superior (como *P. hartwegii*) y la zona elevada de la montaña donde se encuentra el páramo de altura, turbera, zacatonal, pastizal, etc. (Callaway *et al.*, 2002). En el territorio nacional el ecotono del límite superior del bosque se ubica entre los 4,000 y los 4,200 msnm (Lauer, 1978). La transición es por el impedimento que tiene el bosque para ascender a la cima, causada por la presencia del excesivo frío, la sequía, la violenta velocidad del viento y los suelos pobres de nutrimentos que causan una limitante en el propio bosque y en sus mecanismos principales como producción de semillas, germinación o incluso desarrollo (Camarero & Gutiérrez, 2004).

El ecotono del límite superior del bosque es un área de reorganización relativamente breve a nivel espacial y temporal comparado con los ecosistemas que lo integran (Camarero & Gutiérrez, 2004). Representa la transición entre dos hábitats ajustados a condiciones específicas (Aitken, *et al.* 2008). Por lo que está intensamente regulado por las bajas temperaturas y es muy sensible a las perturbaciones ambientales, en especial al aumento de temperatura ambiental derivado por el cambio climático (Callaway *et al.*, 2002).

2.4 El cambio climático y la migración altitudinal

El cambio climático es una alteración en el clima de la superficie terrestre que puede durar periodos de tiempo extensos hasta llegar nuevamente a un equilibrio (IPCC, 2002). El cambio climático es natural en el planeta Tierra, sin embargo, en los últimos años se ha intensificado causando un serio problema ambiental (Ruiz, 2001), tan serio que se cree que pone en peligro la existencia humana y la de las especies actuales, pudiendo ser la causa de la sexta extinción a nivel mundial (García, 2013). La variación de temperatura en el estado medio del clima es atribuido a procesos naturales y cambios directa o indirectamente causados por la actividad humana ya que alteran la composición de la atmósfera del planeta (IPCC, 2007). Desde 1980 la Organización Meteorológica Mundial (OMM) y el Programa de Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA) han tratado de

atacar este fenómeno por medio de distintas iniciativas; una de estas es la formación del Panel Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC, 2002).

De acuerdo con el IPCC (2002) las actividades que realiza el hombre en los ecosistemas no son las mejores para la naturaleza ya que muchas de ellas han sido un factor determinante en el aumento de temperatura de la Tierra. La acción humana ha sido responsable en gran medida por el cambio climático causado en los últimos 50 años siendo las actividades que se destacan: la deforestación, explotación de ganado, agricultura, contaminación por residuos sólidos, la contaminación del aire por medio de combustibles fósiles (emisión de gases efecto invernadero) y el cambio de uso de suelo. En conjunto estos actos han contribuido a afectaciones drásticas como, sequías extremas, aumento de agua en los mares por el deshielo de los polos, disminución de la cantidad de nieve, reducción del agua potable, ciclones tropicales inusuales, lluvias torrenciales, intensificación en la frecuencia e impacto de fenómenos relacionados con El Niño y La Niña, pero lo más representativo es el calentamiento global (García-Romero *et al.*, 2010).

El calentamiento global aumenta la temperatura en todo el mundo aunque calienta más en la superficie terrestre que en la marina. Las elevadas y medias altitudes se vuelven más calientes que los trópicos y la noche más cálida que el día (Moore & Allard, 2008). Este hecho ha sido más notorio en los últimos 100 años con días y meses calurosos (Ruiz, 2001). El aumento de temperatura comenzó a hacerse notorio desde 1880 al incrementar en promedio 0.06 °C por década y siendo bastaste calientes los años posteriores al año 2000 (García, 2013). De acuerdo al comportamiento actual de la humanidad se espera que la temperatura global siga aumentando un aproximado de 0.2 °C cada década (1.1 °C para el 2025, 2.6 °C para el 2050 y hasta 5.8 °C para 2100) (IPCC, 2002). Actualmente se están tomando medidas para disminuir las repercusiones causadas por el hombre por lo que si la emisión de gases de efecto invernadero se conserva constante el aumento sería de 0.1 °C por década; es importante tomar en cuenta este factor, ya que si no se mantienen regulares los gases de

efecto invernadero pueden provocar el aumento de hasta 4 °C acompañado de sus efectos en potencia (Guntiñas, 2009).

Por su parte los ecosistemas se verán afectados por el aumento de temperatura ya que el clima es un determinante en la supervivencia terrestre. Se espera una disminución de riqueza causada por la inadaptabilidad de las plantas. En el suelo, la mayoría de la biota es tolerante al calor y se verá poco afectado en este aspecto (Kimble *et al*, 1998). Sin embargo, el aumento de temperatura provoca mayor actividad microbiana en el suelo, esta puede aumentar exponencialmente a la temperatura, por cada 10 °C la actividad microbiana se puede duplicar, es decir, un incremento de 2 – 3 °C que generalmente se asocia al cambio climático puede tener como resultado un incremento de actividad microbiana de entre 15 y 23 % (Sinclair, 1992). Los tipos funcionales de los suelos también se verán afectados. Las raíces de las plantas ya no se producirán de la misma manera, incluso pueden llegar a escasear provocando una alteración en la humedad y en la producción de biomasa. La rápida mineralización de la materia orgánica del suelo (MOS) se verá impulsada, alterando los procesos asociados como la desnitrificación y toda una cadena de cambios como encostramientos, compactación, riesgo de erosión, pérdida de fertilidad, degradación y desertificación del suelo (Guntiñas, 2009).

Con el cambio climático se prevé que la interacción entre las diversas especies tanto vegetales como animales se verá afectada al modificar los calendarios naturales o de comportamiento (García, 2003). Los ciclos de vida de las plantas ya no serán los mismos, el establecimiento de germinación, la abundancia, la estación de crecimiento y desarrollo se alargaran. Una de las principales reacciones hacia el aumento de temperatura es el movimiento de los hábitats actuales a altitudes y latitudes superiores o bien a los polos (Matías, 2012). El objetivo de la migración es que los hábitats se establezcan en un lugar donde puedan crecer, reproducirse y cubrir sus necesidades de requerimiento climático (Escudero *et al.*, 2012; IPCC, 2007).

Según García (2003), los pisos vegetativos de las montañas se identifican por el tipo de clima, este origina variaciones en la precipitación, comunidad vegetativa y propiedades del suelo. Sus límites tanto inferior como superior se acotan por la humedad y temperatura, cualquier cambio climático incluso la modificación de 1 °C afecta de inmediato la organización potencial del piso llegando a subir o bajar alrededor de 150 metros los límites altitudinales. Cuando la alteración de temperatura genera enfriamiento, los ecosistemas se trasladan hacia alturas menores, en casos remotos hasta llegar a la planicie, siendo ahí donde las condiciones son parecidas a las que anteriormente tenía la cima (Klanderud & Birks, 2003). Pasa lo opuesto cuando el planeta se empieza a calentar, la flora y la fauna asciende a lugares con más frescura, donde su existencia prevalezca (Molau & Alatalo, 1998). Un acontecimiento parecido ocurrió durante el Pleistoceno cuando la vegetación se vio obligada constantemente a trasladarse al sur por cuestiones de frío, solo una cadena montañosa pudo detener el curso al estar también descendiendo la vegetación de la cúspide y en conjunto formar una misma cubierta vegetal, una vez llegado el calentamiento se vieron impulsadas a regresar a sus lugares de origen o incluso a lugares más altos y menos cálidos (Dirnböck, 2003). Para el año 2100 se espera que casi todo el territorio continental de alta y media altitud se caliente 5.8 °C y con ello las áreas climáticas templadas y boreales se desplacen aproximadamente 200 – 1,200 km en dirección al norte (IPCC, 2002).

La modificación en la distribución de las especies es indispensable, porque el clima cambia más rápido que la capacidad de adaptación de algunas especies arbóreas. No obstante, este proceso es muy lento, depende de cada planta y como puedan responder a las barreras puestas por el hombre, consecuencia de sus actividades. Se espera que la cubierta de bosques tarde más en moverse tardando décadas o siglos detrás de la modificación, así como le ocurrió a los árboles que lo vivieron en la última glaciación (IPCC, 2002). Los cambios en la distribución de las especies vegetales, puede ser en un primer momento por las necesidades individuales de las especies y no por las necesidades del

ecosistema, ya que las especies pueden desplazarse cambiando la altitud o la latitud de su actual distribución (Ciesla, 1995).

En 2008, Moore y Allard observaron que las especies de plantas con periodos de existencia cortos y reproducción acelerada (hierbas, musgos y helechos) eran más rápidas para movilizarse, mientras que, los árboles o arbustos con periodos de vida más longevos no mostraron signos relevantes de traslado. Esto indica que cada especie vegetal se moverá a su propio ritmo. Hay especies que realizarán la movilización de forma más ágil adaptándose con facilidad a las condiciones ambientales lo suficientemente rápido para sobrellevar su existencia o recuperarse del estrés causado por los cambios. Las especies que tienen requerimientos específicos, rangos climáticos determinados, hábitats restringidos, endemismo, longevidad, con poblaciones escasas o de periodos largos de reproducción, corren el riesgo de tener sus propias características en contra al ser limitantes que las hacen propensas al rezago en la migración altitudinal (Ciesla, 1995). Al igual que aquellas especies vegetales que logren hacerlo y vayan a altitudes mayores pero cuando lleguen a la cima ya no tengan a donde ir tendrán que adaptarse o en conjunto crearán una limitante que les provocará la muerte, dando pie a la llegada de su extinción (Shedayi, 2016; Aitken *et al.*, 2008).

Todas las especies no pueden moverse juntas al mismo ritmo o a la misma vez, cada una responde de manera individual con variación en tiempo y reorganización. Pero hay especies que dependen unas de otras por lo que si las modificaciones no se llegan a realizar al mismo tiempo se producirá una alteración entre todas ellas (Lutz *et al.*, 2013). Los ecosistemas ya formados no serán los mismos, se crearan grupos con las poblaciones que si se pueden aclimatar. En su mayoría, especies colonizadoras son más versátiles y se establecen rápido o bien tienden a crear apertura para especies nuevas, formando una nueva estructura ecosistémica pero con menos diversidad (Guntiñas, 2009).

Las alteraciones causadas por el cambio climático también afectan el funcionamiento de los ecosistemas forestales, los cuales sobresalen por albergar

gran parte de la biodiversidad terrestre (Pardos, 2010). En ellos las comunidades montañosas de niveles altitudinales bajos están adaptadas al clima cálido y son de rápido crecimiento por lo que se estima que pondrán presión sobre las poblaciones de alta montaña obligándolas a desplazarse a niveles más altos que cumplan con sus requerimientos climáticos (Matías, 2012). Los bosques de coníferas (principalmente *Pinus* sp.) y encinos, aparentemente con poco potencial de migración y habituados a condiciones de frío serán los más afectados debido a su limitada adaptabilidad (Arriaga & Gómez, 2004). El territorio de los niveles superiores de la montaña se verá reducido hasta llegar a la cima donde el suelo es menos fértil y la superficie es condenablemente más pequeña que la base. A medida que las especies se dirijan a mayores altitudes por el aumento de temperatura tendrán poco o nulo espacio para avanzar, provocando una reducción en el área ocupacional de la montaña, disminuyendo a las poblaciones y siendo propensos a las presiones genéticas y ambientales (Peter, 1990; Marris, 2007). Este desplazamiento involucra tiempo a largo plazo y siendo lento en comparación con los cambios que está sufriendo el mundo, pone a la alta montaña en una vulnerabilidad importante con un futuro incierto (Peters, 1990; Inouye, 2008).

La alta montaña tiene características extremas que disminuyen la probabilidad de que los árboles del límite superior del bosque tengan un desarrollo óptimo por el efecto inhibidor de la radiación UV y solar directas, los fríos excesivos, vientos torrenciales, frecuencia de nieve, escases de agua y el suelo poco fértil (Escudero *et al.*, 2012; Feeley *et al.*, 2011). Este último es un factor importante ya que aporta los nutrientes necesarios para que la planta pueda desarrollarse correctamente además del soporte suficiente para soportar los vientos fuertes característicos de las altas elevaciones. En la cima el suelo tiende a estar poco desarrollado y con mínima cantidad de MOS (Tranquillini, 1964). Por esto los matorrales y hierbas tienen un tamaño pequeño, solo hay algunos organismos especializados que soportan las condiciones complejas de frío completamente distintas a las aledañas (Escudero *et al.*, 2012). Hay especies expertas en desarrollar recursos y mecanismos de supervivencia para soportar las

adversidades de altitudes mayores, casi siempre se comportan como islas (García, 2003). Esta ultra especialización es desfavorable para dar frente a la migración altitudinal ya que tienen características como requerir abundante percepción de luz, ser plantas pequeñas de poco espacio, de crecimiento lento, soporte al frío y no al calor, lo que las hace incapaces de situarse en lugares distintos (Pauli *et al.* 2003).

A pesar de las condiciones intensas de la alta montaña y por las que tiene que pasar la vegetación arbustiva y árboles forestales ya se han reportado varias especies que han tenido cambios en su conducta, fisiología, morfología y han tenido desplazamientos altitudinales como respuesta al incremento térmico (García-Romero *et al.*, 2010; IPCC, 2002). En zonas tropicales ha habido avances altitudinales en los ecosistemas de bosques higrofiticos nubosos (Jones *et al.*, 2008). En los Alpes austriacos las especies vegetativas están avanzando a las cimas de las montañas entre 1 y 4 m cada año (Grabherr *et al.*, 1994). Para México, *P. hartwegii* es un importante ejemplar que se ha desplazado en Cofre de Perote (Iglesias & Tivo, 2006), Parque Nacional Izta-Popo (Beaman, 1962) y Nevado de Toluca (Lauer, 1978). En este último lugar se ha percibido cambios en el clima de 1960 a 2010 con promedios anuales en ascenso de temperatura, donde el valor máximo incrementó 1.5° C y la mínima 2.8 °C, junto con el aumento de 411 mm de lluvia (García, 2013). Estas condiciones ayudan a que las especies de rápido crecimiento que soportan el calor hagan presión contra los bosques de *P. hartwegii* y estos se vean comprometidos a desplazarse a límites superiores cercanos a la cumbre (Barrera *et al.*, 2000).

El aumento de temperatura ha registrado alteración en las tasas de germinación y crecimiento en algunas especies (Ortega-Mata *et al.*, 2003) que han logrado establecerse por arriba del límite altitudinal de distribución en busca de condiciones parecidas a las originales (Matías, 2012). *P. hartwegii* está respondiendo a la necesidad de adaptación al buscar condiciones ambientales parecidas a las originales siendo su opción desplazarse a altitudes superiores (Jobbágy & Jackson, 2000) en busca de la supervivencia de la especie y evitar la

extinción que pudiera causar el calentamiento global (Aitken *et al.*, 2008). En la actualidad en el Nevado de Toluca *P. hartwegii* se encuentra establecido aproximadamente entre los 3,500 y los 4,085 msnm. De acuerdo a sus condiciones geográficas y la elevación de la temperatura se espera un traslado de 40 m (3,540 – 4,120 msnm) en la línea forestal con una disminución de la masa boscosa de hasta 8.76 % ya que al dirigirse a la cima el espacio es más pequeño que la base de la montaña (García, 2013).

El ecotono del límite superior del bosque demarca el punto donde se encuentra el estrato arbóreo y donde se puede apreciar mejor la migración del bosque a la zona de pastizal alpino (Körner, 1998; Risser, 1993). En este lugar *P. hartwegii* hace un esfuerzo por desplazarse, sin embargo, la temperatura baja extrema, los vientos fuertes y los suelos pobres disminuyen las posibilidades de desarrollo. El crecimiento de los árboles se vuelve más lento, lo que los hace vulnerables a fenómenos ambientales como al cambio climático (García, 2013). Los ejemplares que logran superar el límite superior del bosque presentan características deficientes en el diámetro y la altura. La edad puede ser de hasta 25 años pero tener un diámetro de 16 cm con 4.5 m de altura, sus condiciones son raquíticas, con deformidades y pocas posibilidades de supervivencia (Camarero & Gutiérrez, 1999).

La migración arbórea a altitudes superiores es un proceso lento. Depende de la plasticidad de cada especie, nivel de adaptación fisiológica, morfológica y a las bajas temperaturas extremas presentes por arriba del ecotono del límite superior del bosque (Maestre *et al.*, 2009). Debe de tomarse en cuenta que la fragmentación de los hábitats consecuencia de actividades humanas lo puede retrasar décadas o incluso siglos (IPCC, 2002). Una forma de agilizar la migración arbórea es la facilitación de plantas en interacción (Brooker, 2006). En la facilitación una planta funge como benefactor y proporciona beneficios de distintos aspectos a la planta beneficiada. La planta benefactor puede proteger de vientos fuertes, bajas temperaturas, brinda condiciones adecuadas para el establecimiento y supervivencia, así como disminuyen el estrés de la planta beneficiada (Brooker

et al., 2008; Germino *et al.*, 2002). Las bajas temperaturas y otros factores del ecotono del límite superior del bosque hacen que el estrés de las especies vegetales aumente, con ello la frecuencia de interacciones de facilitación (Körner, 1998). La biocenosis y la interacción entre la competencia y la facilitación de los organismos que integran el ecotono, ayudan a saber cómo será la movilización y cuales especies pueden ser las más perjudicadas ante el cambio climático (Camarero & Fortin, 2006). El bosque de *P. hartwegii* por ejemplo, está adaptado a condiciones frías y necesitará de facilitadores para que su migración sea óptima (Arriaga & Gómez, 2004). En este contexto el ecotono juega un papel primordial ya que si éste no es capaz de migrar a la par, o la demás flora que se encuentra no se asocia con el bosque, la tasa de movilidad será aún menor hasta el punto de poder anularse en su totalidad formando una barrera que impide el avance y la supervivencia de *P. hartwegii* (Alfaro-Ramírez, 2015; Lutz *et al.*, 2013).

2.5 *Lupinus* y su distribución

El género *Lupinus* L. pertenecen a la familia de las Leguminosas (Fabaceae) y de la subfamilia *Papilionácea* (Rzedowski & Calderón, 2005). Está integrado en su mayoría por especies que van desde anuales a perennes. Incluye plantas herbáceas y leñosas. La altura promedio de los individuos oscila entre 0.3 – 1.5 m aunque existen algunos arbustos de 3 a 4.5 m (Alderete, 2008; Dunn, 1984) y árboles con troncos de 30 cm de ancho que puede crecer hasta 8 m (Turner, 1995). Generalmente son de color verde, de hábitos rastreros, cuentan con hojas de diferentes tamaños y grandes flores en racimos terminales. Las flores son autopolinizantes, aunque también se pueden polinizar por agentes externos como abejas o insectos. Los pétalos son estándar que van desde el color azul o azul-morado al blanco, del naranja o rojo hasta el amarillo, y del tono violeta al rosado. Durante la senescencia las flores cuentan con una mancha entre blanca y amarillenta en el centro del estandarte (Barbey, 2011; Wolko *et al.*, 2011; Dunn, 2005; McVaugh, 1987). El fruto es una vaina que contiene de 3 a 8 semillas. El tamaño de las semillas es variable al igual que el color, este último va desde

blanco puro hasta negro pero generalmente es parecido al color del suelo donde viven (Dunn, 2005; Ortega & Palacios, 1995)

Lupinus es un género relativamente grande y con una distribución geográfica extendida. Comprende entre 220 (Lewis *et al.*, 2005) y 500 especies en todo el mundo (Zamora-Natera, 2012). Su centro de diversidad se encuentra en dos grupos conocidos como el Viejo y el Nuevo Mundo. El Viejo mundo está ubicado en Europa y el Norte de África, donde se sabe que 12 especies son originarias. El Nuevo Mundo está situado en América, siendo este el poseedor del mayor número de especies (Wolko *et al.*, 2011). En ambos grupos geográficos *Lupinus* se puede encontrar desde el nivel del mar hasta los 4,000 m en la tundra alpina. La diferencia entre las especies del mediterráneo y las de América se definen por que las europeas se caracterizan por ser plantas anuales, herbáceas, con semillas grandes, sin hibridación interespecífica y con presencia en zonas perturbadas de clima subtropical, principalmente alrededor del Mar Mediterráneo (Plitmann, 1981). Mientras que las especies americanas tienen una extensa variación fenotípica, pueden ser anuales, perennes o ambas, con semillas pequeñas, hibridación interespecífica, con una variada cantidad de hábitats, se puede ubicar en climas alpinos, subtropicales y tropicales (Bermúdez-Torres, 2015; Planchuelo, 1994). Tiene una amplia distribución latitudinal en América, que va desde Alaska hasta Argentina pero con mayor concentración en América central y México (Dunn, 1984). En el Popocatepetl la presencia de *L. aschenbornii* muestra un patrón de alcaloides que indica la hibridación entre las especies de la costa del Este de América y Norteamérica (Bermúdez *et al.*, 2000).

En México *Lupinus* se encuentran en casi toda la República Mexicana desde Baja California hasta Chiapas. Se distribuye en zonas templadas, frías, en ocasiones húmedas y secas (Zamora-Natera & Terraza, 2012). En latitudes Norte se encuentra al nivel del mar principalmente en Baja California. En el centro de México se pueden apreciar especies entre los 1,800 y 4,500 msnm. Mientras que en el Eje Neovolcánico Transversal las especies están distribuidas en el gradiente altitudinal desde 1,770 a 4,387 msnm (Bermúdez-Torres *et al.*, 2015). En el país

se han reportado 110 especies de *Lupinus*, lo que representa el 22.2 % de las especies reportadas a nivel mundial (Bermúdez *et al.*, 2000) y de las cuales el 60 % son endémicas (Sousa & Delgado, 1998). 15 especies son nativas de Jalisco (Ruiz & Sotelo, 2001), 5 de Hidalgo (Porrás-Saavedra *et al.*, 2008) y 22 en el valle de México (Alderete, 2008). *Lupinus* crece mejor en pendientes y la falda de las montañas por lo que su concentración se ubica en las cadenas montañosas en la región central del país. El Eje Neovolcánico Transversal en la zona Neártica cuenta con 44 especies (Bermúdez-Torres *et al.*, 2015; Kaye & Kuykendall 2001), seguida de la Sierra Madre Occidental con 35 y la Sierra Madre Oriental con menor número. Entre las especies más numerosas resaltan; *L. campestris* y *L. aschenbornii*, entre otras (Benítez, 1986; Bermúdez, *et al.*, 1999). Comúnmente se les conoce como flor de San Pedro, flor de San Juan, alfalfilla o mazorquilla (McVaugh, 1987; Pablo-Pérez *et al.*, 2013).

2.6 Requerimientos del género *Lupinus*

Las plantas pertenecientes al género *Lupinus* son plantas que crecen en una gran variabilidad de hábitats y condiciones. Requieren de buena iluminación, lugares abiertos, no toleran la sombra, tienen un rango de temperatura de crecimiento entre -9.5 y 28 °C. Tienen una extensa adaptación climática, desde valles desérticos hasta tierras altas tropicales y desde alta montaña hasta llanuras costeras (Bermúdez-Torres *et al.*, 2015; Rodas *et al.*, 2001; Wolko *et al.*, 2011). Este género prefiere suelos bien drenados, con buena estructura, variabilidad de MOS, con pH de ácido a neutro y limitado en el rango alcalino (Wolko *et al.*, 2011; Gladstones, 1998). *Lupinus* también se suele establecer en bosques de pino, pino-encino, pastizal, orilla de caminos, laderas de cerros, y zonas semiáridas. Resiste situaciones de estrés abiótico provocado por la sequía en periodos prolongados, salinidad, encharcamientos, NO₃⁻, herbicidas, acidez, metales pesados, frío extremo, etc. (Espinosa, 2014). Soporta la desecación y sus bajos requerimientos nutricionales le permiten establecerse en suelos secos, pobres de nutrimentos e incluso con poco tiempo de formación. En suelos con poca fertilidad y ligeros, la humedad ayuda en su desarrollo. Cuando son de rápida maduración la

precipitación mínima puede ser de 350 mm de agua en la fase vegetativa, aunque algunas especies están adaptadas a zonas de baja precipitación pluvial (Alderete, 2008). Los requerimientos de supervivencia varían dependiendo de la especie y la variabilidad se hace más evidente conforme aumenta la pendiente del sitio donde se establecen, por lo que están adaptadas a lugares con diversas características edáficas y altitudinales (Alderete, 2008).

2.7 Importancia de *Lupinus*

La importancia del género *Lupinus* depende de su uso. Es una de las leguminosas con mayor potencial en la nutrición humana al tener una elevada cantidad de ácidos grasos, minerales, carbohidratos, fibra cruda y aceite comestible (Pablo-Pérez *et al.*, 2013; Porras-Saavedra *et al.*, 2008). Por su bajo costo *Lupinus* se utiliza en la panadería y en la generación de pastas, productos tradicionales fermentados y cárnicos (Porras-Saavedra *et al.*, 2008). En las semillas el nivel de proteína es tan alto que las de *L. campestris* contienen entre 30 y 40 % de proteínas; siendo un producto similar a la leche, por lo que se emplea para generar yogurt comercial (Jiménez-Martínez *et al.*, 2003). En ocasiones las semillas también se tuestan para ser usadas como café. Por el uso de sus semillas las primeras domesticaciones fueron hace aproximadamente 4,000 años en el Europa y Australia siendo este último el primer productor a nivel mundial (Kurlovich, 2002). Las principales especies domesticadas son *L. albus*, *L. angustifolius*, *L. luteus* y *L. mutabilis* Sweet (Barbey, 2011; Gladstones, 1998; Lagunes-Espinoza *et al.*, 2012).

Lupinus también es aprovechado en distintos campos, como la medicina donde se utiliza por su contenido de alcaloides. Sus flores coloridas incentivan la comercialización como adorno (Dunn, 2005; Erbas *et al.*, 2004; Gladstones 1994). En la ganadería se emplea como alimento para las reses. Dentro de la agronomía la importancia de *Lupinus* radica en el uso como abono verde contribuyendo a la fertilización y optimización de la estructura del suelo; principalmente para áreas de baja productividad agrícola y para la rotación sobre todo en cereales (trigo)

(Zapata, 2015). Se suele asociar con otras especies como maíz, pinos de navidad y otras plantas, ya que estas crecen vigorosas, alcanzan tallas comerciales y mejoran significativamente la productividad (Alderete, 2008; Espinosa, 2014; Rodas *et al.*, 2001). Incluso se aprovecha para el establecimiento de sistemas forestales con especies de coníferas (Aureoles & Lindig, 2007; Gómez-Romero *et al.*, 2013; López-Bellido & Fuentes, 1986).

Lupinus cumple una importante función ecológica ya que es pionera en la recuperación de suelos erosionados y en la revegetación de zonas destruidas por actividades antrópicas. Sus raíces tienen características como ser fitorremediadoras, es decir, absorbe metales como plomo, mercurio, zinc, cromo y cadmio (De la Cruz-Landero *et al.*, 2010). La raíz es pivotante y profunda, lo que le permite aprovechar los nutrientes en capas hondas del suelo; al mismo tiempo son raíces en racimo por lo que pueden extender su sistema radicular provocando que el aprovechamiento sea más eficiente (Gross, 1982). Las especies del género *Lupinus* también son conocidas como indicadoras de disturbio al establecerse en lugares con modificación del ecosistema o perturbados por incendios, tala, pastoreo de ganado y campos cultivados (Alderete, 2008; Kaye & Kuykendall, 2001; López-Bellido & Fuentes, 1986; Ruiz-López, *et al.*, 2006). Al ser colonizadora es pieza clave en los modelos de sucesión ecológica ya que modifica de manera favorable las propiedades del suelo, y al no formar micorrizas cambia el pH de su rizosfera, mejorando así el micrositio de los hábitats naturales (Alderete, 2008; Zapata, 2015). Desde épocas antiguas se le atribuye la propiedad de producir un efecto fertilizante en el suelo al desempeñar un papel activo en el ciclo del N, ya que fija el N atmosférico y lo transforma en formas asimilables (Whitford, 2002). Por medio del mecanismo de nodulación puede fijar el 95 % de N proveniente del aire (Barrientos *et al.*, 2001).

2.8 Nitrógeno en el suelo

El N es un elemento imprescindible para la vida, al ser una de las biomoléculas principales de todos los seres vivos y es uno de los más abundantes

en el planeta Tierra (Binkley & Hart, 1989). El mayor reservorio de N se encuentra en la atmósfera terrestre en su estado gaseoso (78%), siendo la fuente primaria de entrada a los ecosistemas (Fernández *et al.*, 2006). Es uno de los macronutrientes más limitantes en la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Chapin *et al.*, 2002). El N es indispensable para el crecimiento de las plantas y el funcionamiento de organismos vegetales (Troncoso *et al.*, 2013), desempeña un papel importante en la fertilización, composición y diversidad de especies florales. Además forma parte de compuestos esenciales de las plantas como la clorofila, ácidos nucleicos y proteína; al igual que afecta el desarrollo de las semillas (Baca *et al.*, 2000). La mayoría de las plantas nativas de cada región están adaptadas y su funcionamiento óptimo va de acuerdo a las concentraciones más bajas de N disponible en sus suelos (Celaya-Michel & Castellanos-Villegas, 2011).

El N en el suelo suele ser escaso sin embargo, las plantas, animales y microorganismos que lo habitan dependen de él para su nutrición y supervivencia. Las plantas inmovilizan el N al incorporarlo a sus cuerpos por medio de la asimilación, una vez que mueren sus hojas o raíces también reincorporan el N al suelo, a otros microorganismos y a otras plantas, completando así el ciclo (Celaya-Michel & Castellanos-Villegas, 2011). El contenido de N en la planta en relación a su peso seco total normalmente se encuentra entre 1 y 5 %. No todas las plantas contienen las mismas concentraciones de nutrientes, por ejemplo, los tejidos jóvenes necesitan más N que los longevos y las plantas leguminosas o las que están debajo del dosel de una leguminosa lo tienen en mayor medida que las gramíneas o las plantas en espacios abiertos aledaños (Celaya-Michel & Castellanos-Villegas, 2011). La inmovilización controla el N disponible para las plantas, junto con la relación C:N cercana a 10:1 (Cerón & Aristizábal, 2012).

En el suelo, el N se encuentra en mayor medida en forma orgánica (90 %) y con poca presencia de forma inorgánica (10 %). El N orgánico se encuentra en una gran variedad de formas, como amino azúcares, purinas y proteínas (Binkley & Vitousek, 1989); mientras que en forma inorgánica se encuentra como N

mineral, NH_4^+ y NO_3^- . En los ecosistemas la cubierta vegetal solo puede usar N combinado, esto es, la formación de iones de N con otros elementos (NO_3^- y NH_4^+) y macromoléculas pequeñas orgánicas de bajo peso molecular (Zapata, 2015). El NO_3^- es el que más demandan las plantas ya que es el más accesible. Aunque la accesibilidad depende de la especie y factores ambientales como pH, temperatura y concentración de N en el suelo (Unkovich *et al.*, 1997). El NH_4^+ es absorbido en mayor medida en condiciones específicas, casi siempre anaerobias así como en la etapa temprana de crecimiento. Al avanzar el crecimiento de la planta la absorción de NO_3^- aumenta paulatinamente (Perdomo & Barbazán, 1994), siendo así que el NH_4^+ , NO_3^- y compuestos orgánicos son una limitante para los procesos biológicos del suelo (Barajas, 2008; Haynes & Goh, 1978).

La entrada de N al suelo puede ser por medio de la mineralización de la MOS o la fijación del N atmosférico (Fernández *et al.*, 2006). La mineralización es la transformación de nutrientes orgánicos por microorganismos del suelo a formas inorgánicas asimilables para las plantas (Binkley & Hart, 1989). La mineralización bruta es el recambio total del N emitido por la MOS y la mineralización neta es la resultante de la eliminación de la inmovilización microbiana (Binkley y Vitousek, 1989). La tasa de mineralización depende de factores como la temperatura, humedad, pH, aireación, tipo de N orgánico, propiedades físicas y químicas del suelo así como de la presencia de otros nutrientes e incluso de las prácticas de manejo (Greaves *et al.*, 1980). El N contenido en los compuestos orgánicos de organismos muertos como plantas, animales, hongos y bacterias se hace disponible en el suelo en un periodo a largo plazo. La descomposición sucesiva de la materia muerta afecta las propiedades del suelo, aumentando la agregación y estabilidad de los agregados. Incrementa la capacidad de intercambio catiónico y aporta nutrimentos como el N durante la larga descomposición (Guerrero-Ortiz, *et al.*, 2012). La velocidad de la transformación de la MOS está regulada por la actividad microbiana en el suelo, la diversidad de especies, entre otros (Binkley y Hart, 1989). Los microbios del suelo pueden descomponer la MOS más recalcitrante y son indicadores de la cuantificación de la dinámica del N al

controlar la disponibilidad y la pérdida en los ecosistemas (Atlas & Bartha 2002; Moore *et al.*, 2000). Las tasas de descomposición y liberación de nutrientes también están motivadas por la calidad de la MOS y esta calidad está delimitada por el contenido de nutrientes que contienen los residuos orgánicos, las especies que distinguen el ecosistema y las condiciones físicas y químicas del suelo (Swift *et al.*, 1979). La descomposición de plantas fijadoras de N como *Lupinus* ha demostrado que tiene un incremento en la calidad de la MOS, estructura y retención de humedad en el suelo (Guerrero-Ortiz, *et al.*, 2012).

Dentro de la mineralización primero se forma el amoníaco (NH_3). Al obtener un hidrógeno más se convierte en NH_4^+ (amonificación). La amonificación es realizada por microorganismos heterótrofos (Philippot & Germon, 2005). El NH_4^+ puede ser fijado por la MOS, por arcillas o asimilado por las plantas y microorganismos. Por medio de la volatilización se puede volver NH_3 , también puede perder átomos de hidrógeno por la nitrificación de bacterias autótrofas, ser oxidado a nitrito (NO_2^-) y luego a NO_3^- o bien puede ser lixiviado a los mantos acuíferos (Barajas, 2008). El NO_3^- se puede desnitrificar al oxidarse a NO_2^- o regresar a la atmósfera como N elemental (N_2) (Binkley & Vitousek, 1989). El N es uno de los elementos más dinámicos en el suelo y se puede perder de manera acelerada por lixiviación, nitrificación, desnitrificación, volatilización de NH_4^+ o erosión del suelo (Philippot & Germon, 2005), sin embargo se puede mantener un equilibrio si hay una relación C/N estrecha a 10:1 (Fernández *et al.*, 2006).

2.9 Fijación de nitrógeno

La fijación de N es el proceso por medio del cual el N que se encuentra en la atmósfera es reducido a una forma activa para las plantas (Celaya-Michel & Castellanos-Villegas, 2011). Hay tres formas en que este nutrimento puede ser fijado, estas son por medio de la fijación espontánea, industrial o biológica, cada uno aporta el N en distintas cantidades (Rodríguez *et al.*, 1984). La fijación espontánea retiene alrededor de 30 millones de toneladas de N al año (Rodríguez *et al.*, 1984) y se obtiene del agua de lluvia. El agua contiene N aprovechable que puede estar en forma

de óxido de N (NO) o NO_3^- sintetizados por descargas eléctricas y reducción fotoquímica resultante de la radiación de la contaminación ambiental (Alcántar & Trejo, 2007). La fijación industrial de N asegura anualmente un aproximado de 70 millones de toneladas y fue descubierta a principios del siglo XX (Tilak *et al.*, 2005). Este tipo de proceso es conocido como Haber-Bosch, en el cual se generan fertilizantes nitrogenados a partir del NH_3 obtenido de la fijación química del N atmosférico con hidrógeno (H) gaseoso (Baca *et al.*, 2000). La Fijación biológica de N (FBN) fija alrededor de 180 millones de toneladas cada año. Este proceso puede ser por medio de organismos simbiotes en vida libre o por la simbiosis de bacterias con plantas superiores que desarrollan mecanismos para romper el triple enlace covalente del N. Si el enlace no se rompe entonces el N en el suelo es inerte, inestable e inaccesible (Baca *et al.*, 2000; Zapata, 2015). La fijación de N es complicada e implica desde plantas y animales hasta microfauna y organismos del suelo. Algunas especies como las de la familia de leguminosas son reconocidas por tener la capacidad de realizar este proceso de fijación de N por medio de la simbiosis con bacterias fijadoras (Celaya-Michel & Castellanos-Villegas, 2011).

2.10 *Lupinus* y su papel en la fijación biológica de nitrógeno (FBN)

La FBN es un proceso que algunas especies vegetales como *Lupinus* tienen para autoabastecerse de N atmosférico por medio de la simbiosis con bacterias fijadoras y al mismo tiempo lo suministran al suelo a un costo mínimo ya que no usa energía fósil para su producción (Urzua, 2005; Gallego, 2012). Las bacterias del género *Rhizobium* y *Bradyrhizobium* son organismos procariontes, muy primitivas de vida y tienen la singularidad de incorporar N del aire al suelo. Generan NH_4^+ a través de órganos llamados nódulos (Cerón & Aristizábal, 2012). Estas bacterias crean un vínculo en las raíces de las leguminosas donde las plantas les brindan nutrientes a las bacterias como carbohidratos y un ambiente adecuado para fijar el N. A su vez los *Rhizobios* vuelven accesible a la planta hospedadora nutrientes nitrogenados (Aureole & Lindig, 2007). La FBN permite que la leguminosa pueda desarrollarse sin fertilizante nitrogenado ni empobrecer

los suelos que habita, más bien los enriquece lo que le permite crecer en lugares donde no lo podrían hacer otras plantas por la carencia de N (Pérez-Fernández & Calvo-Magro, 2005). Permitiendo la recuperación y aumento de biodiversidad en lugares perturbados.

Lupinus es capaz de satisfacer sus propias necesidades de N en más del 80 % por medio de la FBN (Evans & Heenan, 1998). Además puede aportar este nutriente a una planta acompañante, ya sea para ayudarla a establecerse o apoyarla en su desarrollo, y normalmente se trata de una especie no leguminosa (Zapata, 2015). El N también puede quedar en el suelo para cultivos posteriores siempre y cuando se incorpore abono verde y el N sea mineralizado en forma inorgánica (López-Bellido & Fuentes, 1986). La cantidad de N fijado por *Lupinus* depende de la especie, de la bacteria, el área geográfica y condiciones ambientales. La cantidad de N que puede fijar va desde 128 a 282 kg por hectárea (Barrientos *et al.*, 2001). Una vez que el N es incorporado al suelo alrededor del 27 % se mineraliza cada año y el 74 % de N mineralizado es aprovechado por cada planta posterior (Zapata, 2015). *Lupinus* es considerada una planta nodriza por su virtud de modificar las condiciones del suelo y con ello la tasa de crecimiento, germinación y posibilidad de supervivencia de otras plantas y desarrollo de organismos en el suelo (Alderete, 2008). Lugares afectados por el fuego influyen en su distribución natural al eliminar competencia y propiciar su establecimiento (Alderete, 2008). En bosques de coníferas como *P. hartwegii*, la asociación de *Lupinus* incrementa la calidad del árbol al aumentar su altura alrededor de 22.7 %, la longitud de la raíz es más larga, el rendimiento de biomasa aérea es mayor, así como el contenido nutrimental del árbol al que se asocia (Alderete, 2008; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009).

Las actividades realizadas en los ecosistemas por mano del hombre, como sobrepastoreo del ganado, presencia de fuego, desmontes, siembra de especies exóticas, etc., pueden provocar perturbaciones que fracturan el equilibrio en los procesos naturales y del suelo, así como su capacidad auto-reguladora, reciclaje de nutrientes y MOS, lo que ayuda a generar pérdidas de N en el sistema y en la

fertilidad del suelo (Celaya-Michel & Castellanos-Villegas, 2011). Aunado a ello el incremento de temperatura en el planeta Tierra podría modificar la velocidad de mineralización, aumentando la disponibilidad de N en el suelo (Huber *et al.*, 2007). Los tipos funcionales de plantas que pueden facilitar las condiciones del micrositio mejorando el establecimiento y desarrollo de otros individuos, como las que cuentan con la capacidad de asociarse con bacterias y establecer la FBN, son una fuente importante de N inorgánico al suelo de ecosistemas como la alta montaña que a grandes altitudes tiende a tener suelos jóvenes limitados de N (Celaya-Michel & Castellanos-Villegas, 2011).

CAPÍTULO 3. MARCO CONTEXTUAL: DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

3.1 Localización

El Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca (APFFNT) fue decretada Área Natural Protegida (ANP) como Parque Nacional en 1936 por el presidente Lázaro Cárdenas. Esta área se encuentra incluido dentro del Cinturón Volcánico Transmexicano (CVTM), en la porción centro-sur del Estado de México entre los 2, 102,398 y los 2, 134,398 m Norte; y los 399,833 y los 432,253 m Este, en el sistema de coordenadas Universal Transversal de Mercator (UTM) (Figura 1) (Rojas-Merced *et al.*, 2006; Endara, 2007). En esta Área se encuentra el volcán Xinantécatl o Nevado de Toluca la cuarta montaña más alta del país. Se localiza desde la cota 3,000 m hasta el Pico del Fraile en el punto más alto del volcán (4,680 m) (SEMARNAT & CONANP, 2016). Esta ANP abarca aproximadamente 54,000 hectáreas e incluye los municipios de Zinacantepec, Villa Guerrero, Texcaltitlan, Temascaltepec, Amanalco de Becerra, Villa Victoria, Almoloya de Juárez, Toluca, Calimaya, Coatepec de Harinas y Tenango del Valle, 24 comunidades dentro de esta área (Vargas, 1997; Villers & López, 1995). El APFFNT es una de las ANPs más importantes de México por ser parteaguas de las cuencas de los ríos Lerma y Balsas, así como por su diversidad biológica y su provisión de servicios ambientales para el Valle de Toluca y el Valle de México (García, 2013).

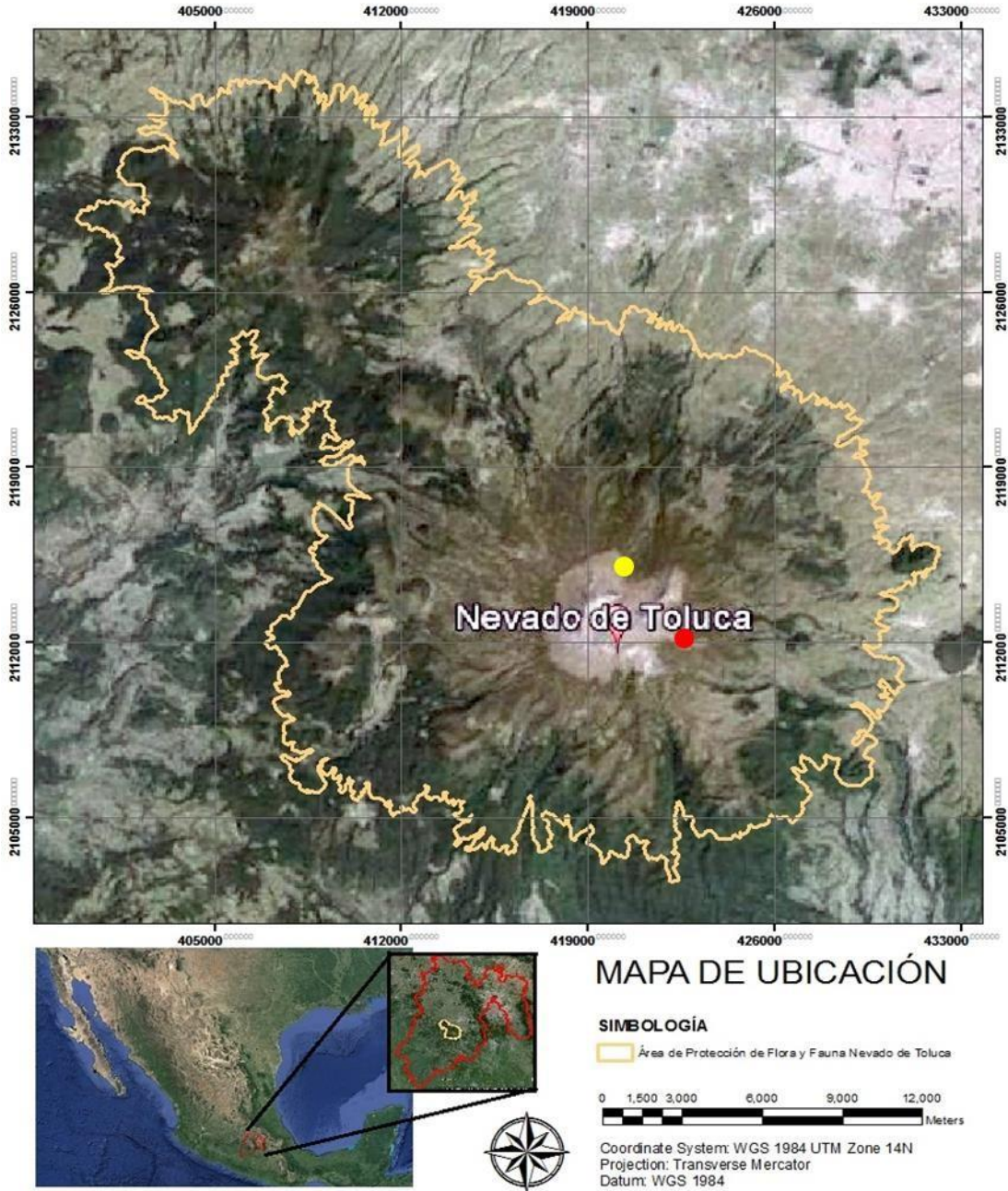


Figura 1.- Ubicación del Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca, donde el punto rojo muestra el sitio de muestreo en la exposición Este-Sureste mientras que el punto amarillo señala la exposición Noreste. Elaboración propia con base en Programa de Manejo del APFFNT.

3.2 Geología y Geomorfología

El Nevado de Toluca se formó hace poco más de 28,000 años. Es un estratovolcán que se caracteriza por erupciones violentas de tipo pliniano, constituido por flujos de lava andesítica y dacítica. Por lo anterior el APFFNT es una zona muy accidentada debido a sus cráteres erosivos. El Nevado de Toluca tuvo la última actividad volcánica hace 11,500 años donde se produjo el domo central del cráter tipo caldera, este está constituido por varias capas de lava de roca andesita y en el centro se eleva un domo dacítico llamado "El ombligo" (Franco-Maass, & Burrola, 2010). El APFFNT también se caracteriza por tener roca fuertemente intemperizada principalmente en pendientes convexas. La cima tiene un cráter elíptico de aproximadamente 2 x 1.5 km de diámetro formado por remanentes de estructuras antiguas que dejaron una morfología de picos, entre ellos dos domos dacíticos fuertemente alterados; el Pico del Fraile que tiene una altitud de 4,680 m y el del Águila a 4,550 m cuyo interior contiene dos lagos cráter separados por El Ombligo (Villers *et al.*, 1998). Así mismo las laderas del lado Oeste del cráter se constituyen por remanentes de flujos de lava y domos, en el lado Sur la topografía accidentada con valles de glaciares y fluviales se asocia con circos de erosión. De igual manera el Nevado de Toluca presenta domos dacíticos y está cubierto por secuencias de depósitos piroclásticos, sobretensiones y depósitos de caída (Capra & Macías, 2000). Está constituido también por rocas ígneas extrusivas del Terciario-Cuaternario, andesitas, basaltos, tobas y brechas. El Nevado de Toluca cuenta con domos, flujos de lava cortos y viscosos, depósitos de flujos piroclásticos y epiclásticos que descansan sobre un basamento complejo volcánico sedimentario con edad de Jurásico al Mioceno Tardío (García-Palomo *et al.*, 2002; SEMARNAT & CONANP, 2016). Asimismo se encuentra sobre el cruce de tres sistemas de fallas activas los cuales son; el Sistema Taxco-Querétaro, Sistema San Antonio y Sistema Tenango (SEMARNAT & CONANP, 2016).

3.3 Clima

De acuerdo a la clasificación climática de Köppen modificada por García (1973) en el APFFNT se distribuyen dos tipos de climas; el clima frío subhúmedo de alta montaña (E(T)HC(w 2) y semifrío subhúmedo (C(E)wig) (SEMARNAT & CONANP, 2016). El clima frío subhúmedo de alta montaña se presenta en la cima del volcán a partir de los 3,700 m, aquí la temperatura media anual se encuentra entre -2 y 5 °C. En el mes más frío la temperatura es menor de 0 °C y en el más caluroso se encuentra entre 0 y 10 °C. El régimen de lluvias es en la estación de verano, pero en invierno puede haber nevadas. Por arriba de los 4,000 m hay una rápida disminución de la precipitación y humedad relativa (Lauer, 1978). El clima semifrío subhúmedo rodea a todo el volcán, en una franja entre los 2,800 y 3,700 m. En este clima la temperatura media anual oscila entre -2 y 7 °C. El régimen pluviométrico presenta dos temporadas: invierno seco (diciembre-abril) y verano lluvioso (mayo-octubre), en general las lluvias se pueden presentar en cualquier época el año, sin embargo, en la temporada de verano lluvioso se recibe más del 85% de precipitación total anual, siendo mayor a 800 mm. El mes con mayor precipitación es julio pero a veces julio o agosto tienen menor presencia de lluvias pero en septiembre vuelve a aumentar como consecuencia del dinamismo de los hidrometeoros tropicales. Anualmente se acumulan en promedio 59.9 días de granizo, de mayo a octubre suelen ser los meses con mayor frecuencia con un intervalo de 5.6 a 9.8 días de granizo. La radiación, el número de días despejados, con neblina, granizo y hielo aumenta conforme lo hace la altitud (Almeida-Leñero, *et al.*, 2007). El Nevado de Toluca tiene una diferencia de altitud de casi 2,020 m con el Valle de Toluca y 3,000 m con la vertiente sur por lo cual el APFFNT tiene características meteorológicas particulares en el que el costado norte es más frío que el sur considerando solo el gradiente térmico vertical (SEMARNAT & CONANP, 2016).

3.4 Hidrología

De las elevaciones del APFFNT, aproximadamente 61 arroyos contribuyen a la formación de las Regiones Hidrológicas Lerma-Santiago y la del Balsas (CONAGUA, 2010). Entre las subcuencas que abarca están La Gavia con pendientes de 12 a 25°, Tajalpa, Verdiguél y Almoloya-Otzolotepec que se ubican al pie del monte intermedio con pendientes de 12 a 30° (Jiménez, 2002). Las subcuencas contribuyen a la infiltración y escurrimientos que recargan los mantos acuíferos, estos benefician a la Ciudad de Toluca y su zona conurbana, al igual que parte de la Ciudad de México (Colin & Nuncio, 2006). Del APFFNT nacen distintos ríos, entre los que destacan los ríos Temascaltepec y Tilostoc, este último da origen a los arroyos La Garrapata, La Cascada y Los Hoyos, que alimentan la presa Valle de Bravo que a su vez es relevante para el Sistema Cutzamala. Los escurrimientos del sur y sureste corresponden a la subcuenca Alto Amacuzac quienes irrigan a Villa Guerrero, importante productor y exportador de flores. Coatepec Harinas y Tenango del Valle surten de agua a los balnearios turísticos de Ixtapan de la sal. En el cráter del Nevado de Toluca se encuentran dos lagunas, la de la Luna con profundidad de 5 m y la del Sol que tiene 6 m de profundo, ambas son formadas por la acumulación del deshielo y el agua de lluvia (SEMARNAT & CONANP, 2016).

3.5 Edafología

Dentro de APFFNT predomina el tipo de suelo andosol que abarca casi el 90% de la zona, mientras que en el otro 10% se presenta suelo feozem, regosol, cambisol, fluvisol y leptosol. Estos tipos de suelo son resultado de la presencia de rocas ígneas extrusivas del Terciario-Cuaternario: pómez, tobas, brechas, andesitas y basaltos. (INEGI, 2000). Los andosoles se extienden en 47,210.63 hectáreas derivados de las cenizas volcánicas ricas en alófonos, que junto con el clima semifrío subhúmedo genera un pH ácido con alta capacidad de intercambio catiónico, textura esponjosa, baja saturación de bases y facilidad para retener agua y nutrientes para el desarrollo de bosques de pino-encino (Vilchis, 2006). El

suelo feozem se ubica al nornoroeste en 3,585.29 ha, es rica en MOS, su textura es arenosa o arcillosa, con pH más ácido que el andosol y su ocupación actual es de agricultura de temporal (Vilchis, 2006). El suelo regosol se encuentra en 1,808.27 hectáreas en el cráter del volcán, formado por las cenizas volcánicas con un solo horizonte \bar{A} órtico, son suelos con poca MOS, arenosos, gravosos o pedregosos, su fertilidad es variable y su uso agrícola está condicionado por su profundidad (INEGI, 2000). El cambisol se encuentra en 736.88 ha en la zona noroeste del APFFNT, se caracterizan por ser suelos jóvenes, poco desarrollados, con un horizonte \bar{A} órtico y un horizonte \bar{B} cámbico, con textura media, alta porosidad y pobre de nutrientes (INEGI, 2000). El suelo leptosol se ubica en la zona plana al interior del cráter con 139.84 hectáreas, son suelos con una profundidad menor a 10 cm, limitados por tepetate, caliche duro o roca (INEGI, 2000). Los fluvisoles tienen una textura gruesa, fertilidad variable y con pocos nutrientes. Se encuentran en menor medida con una superficie de 86.37 hectáreas en la base aluvial del arroyo la Ciénega en el municipio de Tenango del Valle (Vilchis, 2006; INEGI, 2000). En general la estructura los suelos presentes en el APFFNT presentan inestabilidad que junto con la deforestación, sobrepastoreo, cambio de uso de suelo, lluvias torrenciales y las fuertes pendientes generan procesos de erosión intensos que desarrollan cárcavas y procesos subsuperficiales de hundimiento del suelo (Sánchez-Jasso, 2013).

3.6 Fauna

El APFFNT se encuentra en un área de diversidad singular debido a su ubicación, vegetación y características climáticas. Tiene diversidad de mamíferos, aves, reptiles y anfibios que cuentan con elementos de las regiones Neártica y Neotrópica (Villers & López, 1995). La riqueza faunística cuenta con 227 especies de rotíferos, artrópodos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, de los cuales 42 de estas especies se ubican en alguna categoría de riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. El 25% de la fauna son invertebrados, 20% reptiles, 20% especies de aves y 35% (SEMARNAT & CONANP, 2016).

Entre los pequeños mamíferos destacan las tuzas, ardillas, zorrillos, conejos, ratones, mapaches, armadillos, tejones, entre otros. Los mamíferos mediados presentes son lince o gatos montés, coyotes, pecarís, etc. Las aves están representadas por el pradero gorjeador o pradero tortilla-con-chile (*Sturnella magna*), el chipe rojo o mejillas de plata (*Ergaticus ruber*), el azulejo (*Sialia mexicana*), el halcón chitero o cernícalo americano (*Falco sparverius*), azulejo garganta canela (*Sialia sialis*), el junco ojos de fuego (*Junco phaeonotus*), el gorrión cachetiobscuro o zacatonero rayado (*Oriturus superciliosus*) y el cuervo común (*Corvus corax*). Los anfibios presentes son Salamandra pinta (*Pseudoeurycea cephalica*), ranita de árbol plegada o surcada (*Hyla plicata*), siredón de Toluca (*Ambystoma rivularis*), lagartijas (*Sceloporus* spp.), culebras (*Conopsis*, *Storeria*), lagartija falso escorpión (*Barisia ciliaris*) y culebra terrestre dos líneas (*Conopsis biserialis*) (SEMARNAT & CONANP, 2016). Entre las especies que se encuentran en alguna de las categorías de riesgo de la la NOM-059-SEMARNAT-2010 se encuentran la tuza humeada (*Cratogeomys fumosus*), el águila real (*Aquila chrysaetos*), el teporingo o conejo de los volcanes (*Romerolagus diazi*), el tlalcoyote (*Taxidea taxus*), la ardilla voladora del sur (*Glaucornis volans herranus*), gallinita de monte (*Dendrortyx macroura*), la rana leopardo (*Lithobates spectabilis*), el gavilán pecho rufo (*Accipiter striatus*), el gorrión zacatero (*Xenospiza baileyi*), el tecolote canelo (*Aegolius ridgwayi*), pájaro hormiguero (*Grallaria guatemalensis*), el sapito (*Spea multiplicata*), salamandra (*Caudata*), la serpiente cascabel (*Crotalus*), lagartija escamosa de mezquite (*Sceloporus grammicus*), la rana verde (*Pelophylax perezii*), el lagarto alicante cuello rugoso (*Barisia rudicollis*) y la culebra (*Colubridae*) (SEMARNAT & CONANP, 2016).

3.7 Flora

El Nevado de Toluca tiene registrado un total de 831 especies florales en los que se encuentran algas, musgos, líquenes, helechos, plantas acuáticas y terrestres.

De estas 19 se encuentran en la Norma Oficial Mexicana Nom-059-Semarnat-2010. Al igual que en otras zonas templadas del país, en el APFFNT predominan las especies herbáceas y en menor medida arbustos, árboles y epífitas. Las familias más numerosas son las que tienen plantas en su mayoría con hábitos de crecimiento herbáceos como las Fabaceae, Solanaceae, Apiaceae, Poaceae, Lamiaceae, Asteraceae y Scrophulariaceae (SEMARNAT & CONANP, 2016). El 71.4% de la superficie del APFFNT corresponde a distintos bosques poco densos, talados y mezclados con ganadería. El 20.6% a la agricultura, 2.8% a terrazas con vegetación secundaria, 3.6% a zacatonal alpino y 1.6 a pastizales inducidos (Villers *et al.*, 1998). Las zonas boscosas están determinadas por pino, oyamel y bosques mixtos (encino, oyamel y pino). En las zonas bajas del Nevado de Toluca domina el encino (*Quercus spp.*) y aile (*Alnus spp.*). En la ladera se encuentra en gran extensión los bosques de pino (*P. montezumae* y *P. hartwegii*) y oyamel (*Abies religiosa*) (Vargas, 1997). El bosque de oyamel se puede encontrar entre los 2,800 y 3,400 m. *P. montezumae* crece en pequeños manchones en las laderas norte entre los 3,000 msnm y 3,200 msnm. Mientras que, el encino se ubica en la zona noreste, oeste y sur, en la altitud entre los 3,000 y 3,500 m, mismos que son la prolongación de los bosques mesófilos de montaña de las zonas bajas de las cañadas. La población de *P. hartwegii* al ser el pino de las alturas se ubica entre 3,500 y 4,000 m junto con vegetal de origen secundario como matorral y pastizal inducido (Candeau, 2005). Las zonas bajas del APFFNT son ricas en coníferas con especies como *Pinus leiophylla*, *P. teocote*, *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus*. En las zonas altas y muy aisladas se observa el enebro (*Juniperus fláccida*) y *P. rudis*. La presencia de bosques artificiales como el cedro blanco (*Cupressus lusitanica*) no puede faltar. Finalmente existen áreas reforestadas con *P. cembroides*, *P. radiata* y *P. patula* (CONANP, 2013). El zacatonal alpino se ubica entre 4,000 y 4,300 msnm mientras que el páramo de las alturas de encuentra a partir de los 4,300 en la cima del volcán. En estos lugares se puede observar el pastizal alto y denso integrado por *Calamagrostis tolusensis*, *Trisetum spicatum*, *Festuca Tulusensis*, *Eryngium proteiflorum*, *Arenaria bryoides*, *Luoinu montanus*, *Agrostis tolusensis* y

Muhlenbergia montana; así como el zacatonal disperso por *Festuca lívida* y *Drava nivicola*, las cuales se asocian con *Castilleja tolusensis*, *Senecio procumbens*, *Arenaria bryoides*, *Festuca hephaestophila* y *Plantado tolusensis* (CONANP, 2013; Rzedowski *et al.*, 2005).

3.8 Nevado de Toluca y el hombre

El Nevado de Toluca ha sido sometido a sobreexplotación de sus recursos forestales maderables, llegando a tener una disminución del 50% de su cobertura vegetal original desde su decreto como área natural protegida en 1936 (Endara, 2007). A partir de la década de los treinta la actividad humana causada por los centros de población dentro del APFFNT ha incrementado y con ello la perturbación directa (Villers, & López, 1995). A pesar de que el Nevado de Toluca está dentro del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas de México se llevan a cabo actividades ilegales como el cambio de uso de suelo causado por la población local, urbanización, incendios provocados para incitar el crecimiento de brotes tiernos de los pastos que sirven para alimentar al ganado, la presencia de plagas y la llegada de turistas y alpinistas en el zacatonal alpino que provocan la generación de veredas y la tala selectiva para fines comerciales han provocado la deforestación de los bosques, fragmentación, y deterioro de todo el Nevado de Toluca (Endara, 2007).

CAPÍTULO 4. MARCO NORMATIVO

En el presente capítulo se identifican por escrito las leyes y artículos relacionados en el manejo, conservación y preservación del medio ambiente en el APFFNT. De todos los artículos que contempla cada una de las leyes que rigen al país mexicano solo se muestran las que tienen impacto con el manejo de recursos naturales.

En primera instancia el artículo 4 de la Constitución Política de los Estados Unidos Mexicanos menciona que toda persona tiene derecho a un medio ambiente sano para su desarrollo y bienestar (GOF, 2017) y ahí mismo el artículo 27 indica que la nación tendrá en todo tiempo el derecho de regular el aprovechamiento de los elementos naturales susceptibles de apropiación, con objeto de cuidar su conservación, lograr el desarrollo equilibrado del país y el mejoramiento de las condiciones de vida de la población rural y urbana. En consecuencia, establecer adecuadas provisiones, usos, reservas y destinos de tierras, aguas y bosques, para preservar y restaurar el equilibrio ecológico (DOF, 2015). Es por esto que el estudio de áreas consideradas de alto valor ecológico como el APFFNT es sumamente importante tanto de manera general como en particular de los elementos que la conforman.

Así mismo la Ley General Del Equilibrio Ecológico y La Protección Al Ambiente en su artículo 3 define como áreas naturales protegidas a "las zonas del territorio nacional y aquéllas sobre las que la nación ejerce su soberanía y jurisdicción, en donde los ambientes originales no han sido significativamente alterados por la actividad del ser humano o que requieren ser preservadas, restauradas y están sujetas al régimen previsto en la presente Ley" (DOF, 2018. p.2). Por otro lado la Ley General De Cambio Climático define el cambio climático como la "variación del clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana, que altera la composición de la atmósfera global y se suma a la variabilidad natural del clima observada durante períodos comparables" (INECC, 2018). El artículo 2 de la Ley General Del Equilibrio Ecológico y La Protección Al Ambiente considera de utilidad pública el establecimiento, protección y preservación de las áreas naturales

protegidas y de las zonas de restauración ecológica, al igual que la formulación y ejecución de acciones de mitigación y adaptación al cambio climático (DOF, 2018. p.2). Es por ello que la realización de esta investigación contribuye a brindar información relevante para la futura adaptación de las especies arbóreas sobre el cambio climático. Lo anterior se confirma con el Artículo 41 de esta misma ley la cual indica que "El Gobierno Federal, las entidades federativas y los municipios con arreglo a lo que dispongan las legislaturas locales, fomentarán la investigación científica, desarrollo tecnológico e innovación, asimismo promoverán programas para propiciar el aprovechamiento sustentable de los recursos naturales, preservar, proteger y restaurar los ecosistemas para prevenir desequilibrios ecológicos y daños ambientales, determinar la vulnerabilidad, así como las medidas de adaptación y mitigación al cambio climático" (DOF, 2018. p.33).

De acuerdo al artículo 54 de la la Ley General Del Equilibrio Ecológico y La Protección Al Ambiente la categoría de área natural protegida Nevado de Toluca permite la realización de actividades relacionadas con la preservación, repoblación, propagación, aclimatación, refugio, investigación y aprovechamiento sustentable de los recursos naturales (DOF, 2018). Asimismo el artículo 79 menciona que "para la preservación y aprovechamiento sustentable de la flora y fauna silvestre, se considera el fomento y desarrollo de la investigación de la fauna y flora silvestre, y de los materiales genéticos, con el objeto de conocer su valor científico, ambiental, económico y estratégico para la Nación" (DOF, 2018. p.50).

De acuerdo al artículo 3 de la Ley General Del Equilibrio Ecológico y La Protección Al Ambiente que define a la flora silvestre como "las especies vegetales, que subsisten sujetas a los procesos de selección natural y que se desarrollan libremente, incluyendo las poblaciones o especímenes de estas especies que se encuentran bajo control del hombre" (DOF, 2018. p.4). *Lupinus* se consideraría flora silvestre sin embargo, debido a su funcionalidad clave dentro de los procesos ecológicos de la alta montaña debería de considerarse dentro de la categoría de la NOM-059-SEMARNAT-2010 para la protección ambiental-Especies nativas de

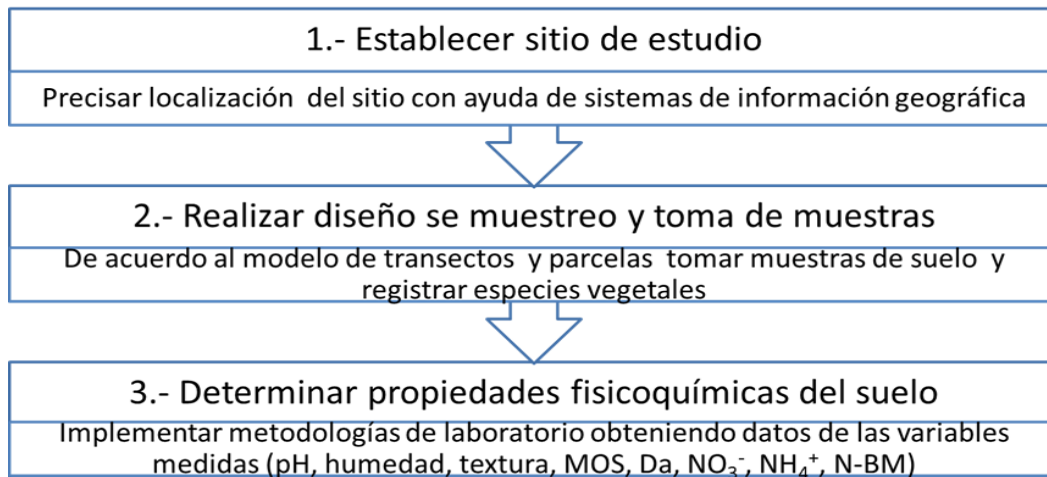
México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo (DOF, 2010).

CAPÍTULO 5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Metodología

La metodología del presente trabajo de investigación se dividió en dos etapas, la primera referente al análisis de las muestras y la obtención de datos, y la segunda al análisis de los mismos (Figura 2).

a) Obtención de datos:



b) Análisis de datos:

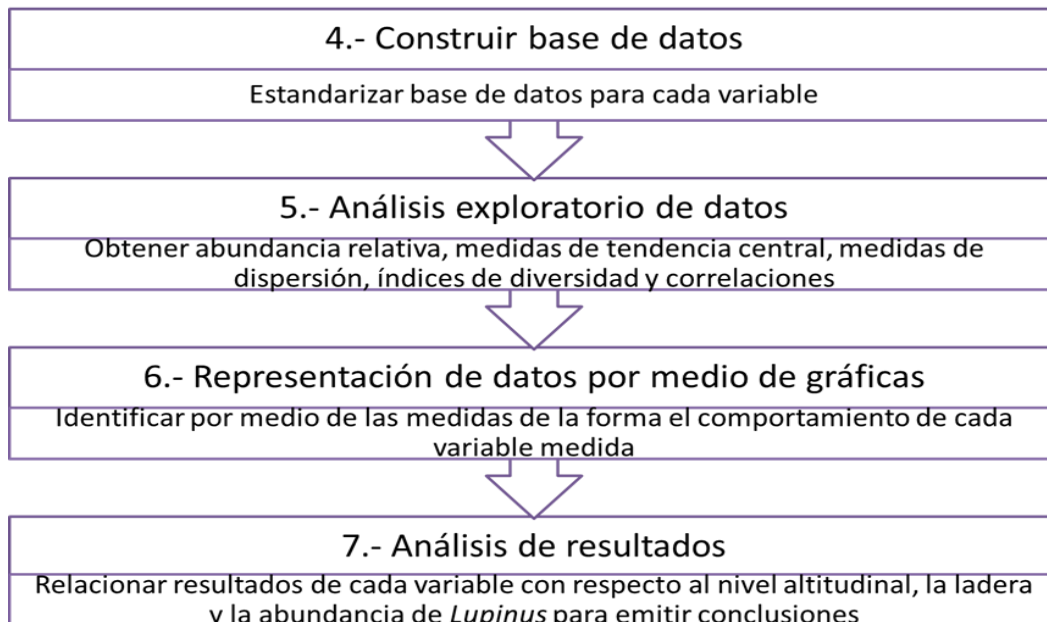


Figura 2.- Etapas seguidas en la conducción del presente trabajo de investigación
a) obtención de datos derivados del análisis de las muestras, b) análisis estadístico de los datos obtenidos.

Elaboración propia con base en García, 2013.

5.2 Diseño de muestreo

El estudio se llevó a cabo en los sitios utilizados previamente por Alfaro-Ramírez, (2015) y Alfaro-Ramírez *et al.* (2017) en el Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca (APFFNT). Este diseño de muestreo está basado en el tipo estratificado-sistemático (Matteucci & Colma, 1982) donde se tomó como base el límite superior del bosque a partir del cual se fijaron cinco transectos perpendiculares. De estos, dos se ubicaron en dirección Noreste con respecto al cráter, mientras los otros tres en dirección Este-Sureste. Para el muestreo se tomaron en cuenta aspectos como la accesibilidad, el grado de conservación del área arbolada y la pendiente del sitio ubicando los lugares más característicos.

De acuerdo a Camarero & Fortín (2006) y el modelo de transectos con parcelas, en los cinco transectos perpendiculares al límite superior del bosque se ubicaron seis parcelas de 20 X 20 m cada una. Posteriormente, se eligieron tres parcelas por debajo de la línea forestal (Bos1, Bos2, Bos3) y las otras tres por encima de la misma (Pas1, Pas2, Pas3) separadas una de otra por 20 m (Figura 3). Todas las parcelas se fraccionaron en cuatro cuadrantes de 10 x 10 m, asignándoles un número del 1 al 4 en dirección a las manecillas del reloj. En cada una de las parcelas se ubicaron de manera alterna dos cuadrantes en sentido opuesto (1-3 o 2-4) situando de forma aleatoria dos parcelas de 3 x 3 m. Todas las parcelas fueron georeferenciadas con un GPS.

Posteriormente, se tomaron muestras de suelo a una profundidad de 15 cm con la ayuda de una barrena metálica en forma de cilindro. Las muestras de suelo colectadas fueron etiquetadas debidamente y transportadas con cuidado al laboratorio de suelos del Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR) de

la Universidad Autónoma del Estado de México (UAEMéx) para su caracterización física (humedad, textura y densidad aparente (D_a)) y química (pH, MOS, N-BM, NO_3^- y NH_4^+). Aunado a ello se cuantificaron y registraron todas las especies vegetales presentes en cada parcela, y se recolectaron distintos ejemplares que fueron identificados por especie en el Herbario Hortorio Chapa del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo.

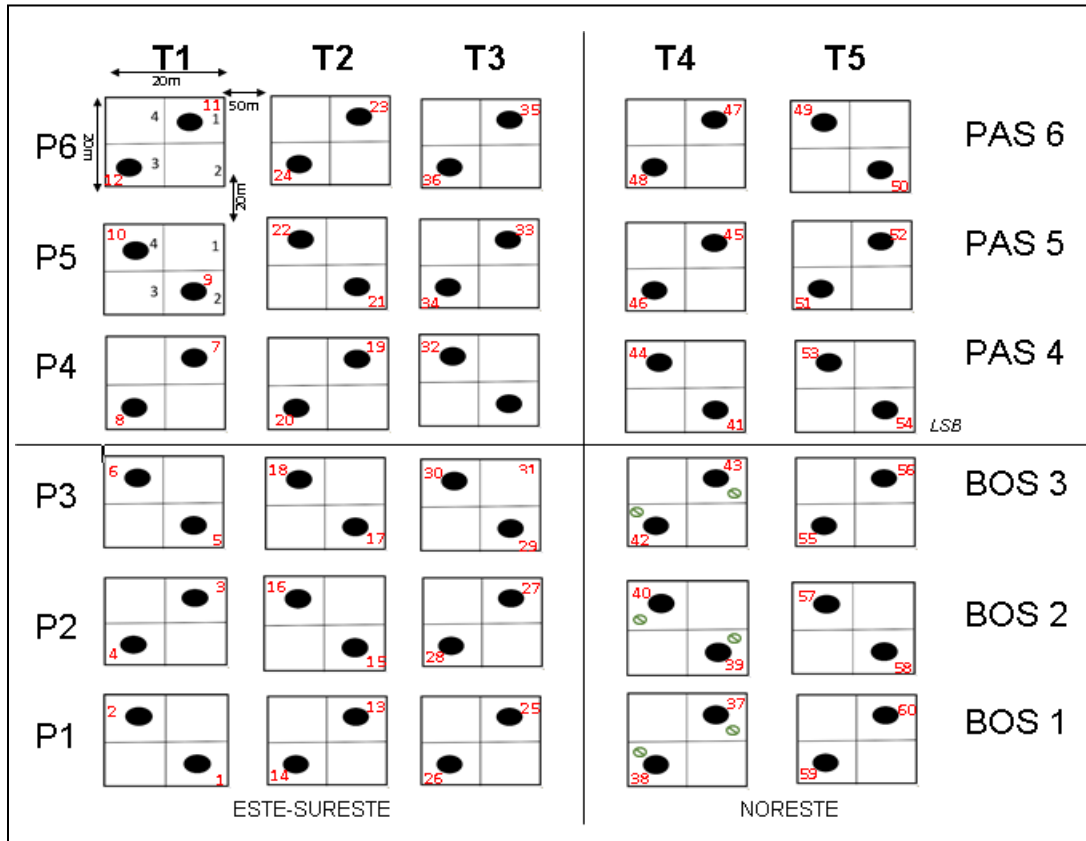


Figura 3.- Diseño de muestreo de transectos y parcelas donde los símbolos color negro señalan el cuadrante donde se tomó la muestra con su respectivo número en color rojo. Mientras que los símbolos de color verde representan el lugar donde no hubo presencia de individuos de *Lupinus* a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca.

Elaboración propia con base en Camarero & Fortín (2006) y Alfaro-Ramírez (2015).

5.3 Determinación de la abundancia relativa de *Lupinus*

Realizada la identificación de los ejemplares ubicados en el área de estudio, la información se ordenó por cuadrante, transecto, parcela, posición y cobertura para poder ubicar la cantidad de individuos de cada especie de manera espacial. Aquellos espacios donde *Lupinus* estuvo ausente fueron marcados con un signo de color verde (Figura 3). Para la abundancia relativa (P_i) de las especies vegetales se consideró el resultado de la siguiente ecuación en porcentaje (%) (Pauro *et al.*, 2011).

$$P_i = \text{No. de individuos de una especie} / \text{No. total de individuos de todas las especies} \times 100$$

A partir de la información conseguida se ubicaron las 10 especies más abundantes con el fin de confirmar que las especies de *Lupinus* estuviesen dentro de ellas. Se calculó el índice de Shannon-Weaver (H') (Shannon & Weaver, 1949) para conocer el nivel de diversidad de las especies, con la siguiente ecuación:

$$H = -\sum P_i \cdot \ln(P_i)$$

Dónde:

P_i : Abundancia relativa

\ln : Logaritmo natural

El valor de H varía entre 0 y 5, donde 0 indica que no existe diversidad, es decir, se tiene solo una especie en el área de estudio. Conforme el valor de H se incrementa, indica que la riqueza de especies y los individuos se distribuyen de manera uniforme entre las especies; llegando a un valor máximo $H = 5$, el cual indica que todas las especies presentes cuentan con el mismo número individuos, o sea, hay una distribución equitativa (Somarriba, 1999).

Para conocer el nivel de dominancia y variedad de especies, se utilizaron el índice básico de Simpson (D') y el índice de diversidad de Simpson (S_{iD})

(Simpson, 1949). Estos índices parten de la base de que un sistema es más diverso cuanto menos dominancia de especies tienen y la distribución es más equitativa. Tanto D' como S_{iD} toman valores entre 0 y 1, donde 0 indica menor dominancia de una especie sobre el resto y mayor diversidad; mientras que 1 es todo lo contrario, es decir, señala mayor dominancia de alguna especie disminuyendo la diversidad biológica. Las fórmulas empleadas para la determinación de dichos índices fueron las siguientes:

$$D' = \frac{1}{\sum p_i^2} \quad S_{iD} = 1 - \sum p_i^2$$

Dónde:

Pi: Abundancia relativa

5.4 Análisis de suelo

5.4.1 Preparación de las muestras de suelo

En el laboratorio las muestras de suelo fueron ordenadas y extendidas sobre papel estraza debidamente etiquetadas. Dichas muestras fueron colocadas sobre una superficie plana, en bandeja de plástico, en un lugar fresco y ventilado para que las muestras se secan a temperatura ambiente durante dos semanas. Una vez seco el suelo, se procedió a retirar las rocas y trozos grandes de madera y raíces, rompiendo los agregados con un martillo de goma. Hecho lo anterior cada muestra de suelo fue tamizada en una malla de 2 mm de diámetro. El suelo tamizado fue colocado en bolsas de plástico debidamente etiquetadas y almacenado en un sitio fresco y seco.

5.4.2 Determinación de las propiedades físicas del suelo

La textura del suelo, el tamaño de las partículas se determinó por el método de Bouyoucos (1962). El primer paso fue destruir la materia orgánica pesando 60 g de suelo de cada muestra, la cual fue colocada en un vaso de precipitado, se agregó agua oxigenada al 30 % de 10 en 10 ml hasta llegar a 40 ml mientras se agitaba vigorosamente entre cada adición con un agitador de vidrio. La mezcla se

dejó secar en la estufa a 100 °C. Una vez que el suelo estuvo seco se tomaron 50 g para colocarlos en un vaso metálico donde se agregaron también 5 ml de solución de oxalato de sodio y 5 ml de solución de metasilicato de sodio. Después se añadió agua destilada hasta casi llegar al borde del vaso para ser batidos por 5 minutos. Transcurrido el periodo de tiempo se vertió la mezcla del vaso en una probeta de Bouyoucos con ayuda de una piseta. Luego se agregó cuidadosamente agua, pero antes de completar el llenado se introdujo el hidrómetro para medir la densidad y la temperatura de la mezcla. Una vez hecha la medición se dejó en un lugar seguro para permanecer inmóvil durante 2 horas. Después se procedió a realizar una segunda medición en donde primero se introdujo la varilla metálica para agitar la muestra de formas ascendente y descendente por un periodo de 60 segundos y medir nuevamente con el hidrómetro exactamente al segundo 100 después de iniciar la agitación. El porcentaje de arena, limo y arcilla se obtuvo con las fórmulas que se observan abajo y la clase textural se comparó con el triángulo de textura del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA, 2014).

$$\% \text{ LA} = \text{PL} / (\text{GM}) * 100$$

Dónde:

% LA: Porcentaje de limos + porcentaje de arcillas

PL: Primera lectura

GM: Gramos de muestra

$$\% \text{ ARC} = \text{SL} / (\text{GM}) * 100$$

Dónde:

% ARC: Porcentaje de arcillas

SL: Segunda lectura

GM: Gramos de muestra

$$\% \text{ LIM} = \% \text{ LA} - \% \text{ ARC}$$

Dónde:

% LIM: Porcentaje de limos

% LA: Porcentaje de limos + arcillas

% ARC: Porcentaje de arcillas

$$\% \text{ ARE} = 100 - \% \text{ LA}$$

Dónde:

% ARE: Porcentaje de arena

% LA: Porcentaje de limos + arcillas

La humedad del suelo fue determinada por el método gravimétrico (Radulovich, 2009), pesando 10 g de suelo fresco en una charola de aluminio previamente identificada y pesada. Posteriormente cada charola fue colocada en la estufa a 105 °C durante 48 horas. Pasado este tiempo se sacaron las charolas de la estufa, se ubicaron en desecadores hasta alcanzar la temperatura ambiente, para ser pesadas otra vez y calcular el peso seco. El porcentaje de humedad se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$H = (PI - PF) / PI * 100$$

Dónde:

H: Porcentaje de humedad

PI: Peso inicial

PF: Peso final

La Da del suelo fue determinada por el método de la probeta (Atarés, 2015; Forsythe, 1985). Se llevó a cabo pesando una probeta de 10 ml completamente seca a la cual le fue agregado gradualmente suelo seco. Posteriormente, se dieron 30 golpes sobre una franela húmeda extendida en la mesa del laboratorio. Una vez que la cantidad de suelo tocó la marca de 10 ml se pesó nuevamente la probeta. Este procedimiento se replicó en 5 ocasiones para cada muestra de suelo, anotando en la bitácora los resultados de cada pesaje y poder sacar un promedio. Después se aplicaron las siguientes operaciones:

$$Da = (Mps - Mp) / Vt$$

Dónde:

Da: Densidad aparente

Mps: Masa de la probeta + suelo

Mp: Masa de la probeta

Vt: Volumen total de la probeta

5.4.3 Determinación de las propiedades químicas del suelo

Para conocer el potencial de hidrógeno (pH) de las muestras de suelo colectadas a lo largo del ecotono del límite superior del bosque se utilizó el método potenciométrico (Willard *et al.*, 1974). Se comenzó pesando 10 g de suelo seco en un vaso de precipitado de 100 ml. A la muestra se le añadieron 25 ml de agua destilada agitando de manera uniforme por un lapso de 15 minutos y dejando reposar por 5 minutos más. Terminado este tiempo con un potenciómetro previamente calibrado con soluciones buffer de pH 7 y pH 4 se midió el pH a la mezcla.

La MOS fue determinada por el procedimiento de Walkley & Black (1934), para lo cual se pesó 0.1 g de suelo seco y tamizado, el cual fue colocado en un matraz Erlenmeyer de 500 ml. Posteriormente, fueron agregados 10 ml de solución de dicromato potásico (1 N), moviendo suavemente de forma circular y constante logrando que todo el suelo quedara humedecido con esta solución. En seguida, se agregaron 20 ml de ácido sulfhídrico concentrado repitiendo el movimiento durante 30 segundos. Finalmente, la mezcla se dejó reposar durante media hora en la campana de extracción, para después añadir 200 ml de agua destilada, 5 ml de ácido fosfórico concentrado y 5 gotas de indicador de difenilamina. Las muestras fueron tituladas con sulfato ferroso hasta ver un cambio a color verde claro (Prat & Sánchez, 1973). Al mismo tiempo se procesaron tres blancos, es decir, se realizó el mismo procedimiento, pero sin la presencia de suelo. El porcentaje de carbono (C) orgánico se multiplicó por el factor de corrección (1.724) para obtener el porcentaje de MOS.

$$\% \text{ C Orgánico} = (B - T) / g \text{ (N)} (0.39) \text{ mcf}$$

Dónde:

% C Orgánico: Porcentaje de carbono orgánico

B: Volumen de sulfato ferroso gastado para valorar el blanco de reactivos

T: Volumen de sulfato ferroso gastado para valorar la muestra

N: Normalidad exacta del sulfato ferroso

g: Peso de la muestra empleada

mcf: factor de corrección de humedad

$$\text{MOS} = \% \text{ C Orgánico} \times 1.724$$

La determinación de NH_4^+ fue realizada empleando el método azul de indofenol modificado por Keeney & Nelson (1982, 1983). Primero se tomaron 1.5 ml de extracto de suelo, moviendo lentamente se fueron agregando las siguientes soluciones: (1) 0.5 ml de EDTA disódico, (2) 2.0 ml de solución nitroprusiato-silicilato, (3) 2.5 ml de agua destilada y (4) 1 ml de buffer de hipoclorito. Los movimientos circulares fueron continuos hasta la aparición de un color verde. En ese momento se adicionaron 2.5 ml de agua destilada, sometiendo a agitación en bortex por unos segundos. Se calentaron las muestras a baño maría durante 30 minutos a temperatura entre 37 - 40 °C, después de lo cual las muestras se dejaron enfriar durante 10 minutos para leer en el espectrómetro a absorbancia de 660 nm, incluyendo 3 blancos como referencia.

En cuanto al N disponible en forma de NO_3^- fue determinada por el método espectrofotométrico propuesto y adaptado por Miranda *et al.* (2001). Para la realización de la prueba se prepararon 3 reactivos: (1) 400 mg de VCl_3 en 50 ml de HCl (1N); (2) 1 % w/v de NEDD (N-(1-naftil etilendiamina diclorhidrato) en agua y (3) 2 % W/V de sulfanilamide en HCl al 5 % (v/v). Las tres soluciones se colocaron en frascos ámbar con tapa oscura. Tomando 1500 μl del extracto filtrado de suelo se adicionó 1500 μl de solución (1), 750 μl de solución (2) y 750 μl de solución (3), moviendo suavemente para mezclar las soluciones. La mezcla fue incubada a 37 °C por 30 minutos. Finalmente se procedió a leer en el espectrofotómetro la absorbancia de la muestra a 540 nm.

El N en la biomasa microbiana (N-BM) del suelo fue determinado por la técnica de N reactivo a la solución de ninhidrina (Amato & Ladd, 1988), mediante

el método de fumigación-extracción con cloroformo libre de etanol propuesto por Brookes *et al.* (1985) y Vance *et al.* (1987). Para iniciar el análisis cada una de las muestras se dividió en dos partes, una parte para aplicar fumigación y otra sin fumigar. Para cada una se pesaron 20 g de suelo con humedad a capacidad de campo. Las muestras fumigadas fueron colocadas en frascos color ámbar y cuidadosamente posicionadas en un desecador. Al fondo del mismo se ingresaron dos toallas húmedas debajo de dos cajas Petri llenas de agua y un vaso con 80 ml de cloroformo libre de etanol. El desecador se selló perfectamente y se procedió a someter a vacío, después se provocó la ebullición vigorosa del cloroformo durante dos minutos. Transcurrido el periodo se dejó reposar 24 horas en la oscuridad. Una vez transcurrido el tiempo, se abrió el desecador, para retirar el cloroformo, las toallas y las cajas Petri. Después de ello el desecador se volvió a sellar para aplicar vacío por 5 minutos, dejándolo estabilizar por los siguientes 10 minutos más. Este último paso se repitió en 3 ocasiones para finalmente abrir el desecador y retirar las muestras fumigadas. En las muestras marcadas como "no fumigadas" se omitió este proceso, pero se realizó la extracción de N el mismo día de la fumigación.

La extracción de N se efectuó en muestras fumigadas y no fumigadas las cuales se transfirieron a viales para aplicar 80 ml de sulfato de potasio (K_2SO_4) 0.5 M en proporción de 1:4. Los viales se agitaron por 1 hora para después filtrar por papel Whatman No. 42. Del filtrado se obtuvo una alícuota de 0.75 ml que se añadió a tubos de ensayo de 50 x 16 junto con 1.75 ml de buffer de ácido cítrico y 2.5 ml de reactivo de ninhidrina. Los tubos se colocaron cuidadosamente en vasos metálicos intercalados con pedazos de papel revolución ya que este ayuda a evitar una ebullición intensa que provoque la contaminación de las muestras. Los vasos se calentaron a baño maría sobre la estufa durante 25 minutos y se dejaron enfriar en un lugar fresco. Una vez que los tubos estuvieron fríos se adicionaron 4.5 ml de etanol-agua al 50 %. La solución en los tubos se mezcló perfectamente durante 1 minuto para proceder a la medición de absorbancia por medio del espectrofotómetro a 570 nm, procesando 3 blancos junto con las muestras. En el caso de las muestras que excedían el rango de absorbancia se realizaron

diluciones 1:5 con etanol-agua 50 %. Se hizo el mismo proceso para calcular la curva de calibración de 0 - 10 µg N totales con sulfato de amonio. Los cálculos se realizaron con la siguiente formula:

$$\mu\text{g N/Kgss} = ((\text{Abs} * \text{Vol ext} * 1000 * 100)) / [\text{M} * \text{Alic} * \text{Wsuelo} * (100 - \% \text{Hum})]$$

Dónde:

µg N/Kgss: Microgramos de N por cada kilogramo de suelo seco

Abs: Lectura del problema

Vol. ext: Volumen del extracto

M: Pendiente de la curva

Alic: Alícuota

Wsuelo: Peso de suelo

% Hum: Porcentaje de humedad

$$\text{N-BM} = \mu\text{g N FUMIGADO} - \mu\text{g N NO FUMIGADO}$$

5.5 Análisis estadístico

Con los datos obtenidos del análisis físico y químico de las muestras de suelo se elaboró una base de datos en Excel. Los resultados se agruparon en el siguiente orden: número de muestra compuesta (1 - 60), transecto (1 – 5), cuadrante (1 – 4), parcela (1 – 6), nivel altitudinal (m), cobertura (Bos1, Bos2, Bos3, Pas4, Pas5, Pas6), textura (%), humedad (%), Da (g cm⁻³), pH, MOS (%), N-BM (µg g⁻¹), NO₃⁻ (g m⁻²) y NH₄⁺ (g m⁻²). La abundancia relativa (Pi), el índice de Shannon Wiener (H') y el índice de diversidad de Simpson (S_{ID}) se utilizaron para conocer la riqueza y diversidad de especies en el área de estudio y el índice básico de Simpson (D') para determinar la dominancia de las mismas. Se aplicó una corrección de supuesto de normalidad para los datos que no estaban distribuidos de manera normal. El análisis ANOVA se utilizó para determinar diferencias significativas entre los distintitos niveles altitudinales; mientras que el coeficiente de correlación de Pearson, fue utilizado para conocer la relación entre las variables evaluadas.

Los análisis estadísticos se realizaron con los programas Statgraphics Centurion XVII, IBM SPSS statistics 22 y Past con un nivel de confianza de 95 % ($\alpha \leq 0.05$).

CAPÍTULO 6. RESULTADOS

Se registraron un total de 43 especies vegetales en la zona de estudio incluyendo a las del género *Lupinus*. Las especies con mayor abundancia fueron *Calamagrostis tolucensis* (2.8 %), seguida de herbáceas como *Oxalis alpina* (2.4 %), *Euphorbia* sp. (1.5 %), *L. aschenbornii* (1.2 %) y finalmente *Eryngium monocephalum* (1.1 %). *Euphorbia* sp. fue el género más abundante en el nivel intermedio de bosque (Bos2; 3.7 %) en comparación con los otros niveles (≤ 1.5 %).

En el caso del género *Lupinus*, este tuvo una abundancia relativa en el área total muestreada de 0.4 %. De este género se identificaron 2 especies: *L. aschenbornii* y *L. campestris*, mientras que una tercera, *Lupinus* sp., fue solo identificada a nivel de género debido a que no presentaba flores al momento de la colecta. *L. aschenbornii* fue la más abundante (1.2 %) de las tres especies mencionadas, esto en ambas áreas de exposición (Noreste y Este-Sureste) pero con mayor presencia en el lado Noreste. En segundo lugar se presentó *L. campestris* (0.6 %) con mayor ocurrencia en el lado Sureste. Estas dos especies se encontraron en todos los niveles altitudinales, sin embargo, la mayor abundancia fue encontrada en el área de pastizal. Finalmente *Lupinus* sp. (0.1 %) solo se ubicó en el área boscosa, principalmente en Bos2, y en la ladera Este-Sureste (Figura 4). Cabe destacar que de los 5 transectos muestreados en ambas exposiciones, sólo en el transecto 4 ubicado en la cara Noreste hubo ausencia de individuos de *Lupinus* en las parcelas ubicadas por debajo del límite superior del bosque (Bos1, Bos2 y Bos3).

6.1 Abundancia relativa de *Lupinus*

En el ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca, se encontró que la abundancia relativa promedio del género *Lupinus* fue de 0.4 % en el área total muestreada. La mayor abundancia de *Lupinus* se encontró en el área de pastizal (Pas6 = 0.6 %), es decir en el mayor nivel

altitudinal (4,072 msnm). En contraste, en los niveles ubicados por debajo del límite superior del bosque de *P. hartwegii*, se registró la menor abundancia, particularmente en Bos1 fue de 0.2 % (Figura 5). Así, la presencia de individuos del género *Lupinus* se incrementó gradualmente conforme incrementó la altitud. Respecto de la cara del volcán, en la ladera Noreste se registró 0.5 veces mayor abundancia de *Lupinus* en comparación con la ladera Este-Sureste ($F = 0.5$ y $p = 0.7$; Figura 5).

Por otra parte, el índice de Shannon indicó que el área de estudio resultó ser moderadamente diversa ($H' = 2.9$) en especies vegetales. Las parcelas ubicadas en la zona de transición entre los ecosistemas bosque-pastizal (Bos3 y Pas4) presentaron el valor más alto de diversidad ($H' = 2.9$). En cambio, los datos más bajos (H' entre 2.4 y 2.7) se detectaron en las parcelas ubicadas en la parte inferior del límite superior del bosque, particularmente en Bos1. Respecto a las exposiciones, el lado Este-Sureste tuvo mayor diversidad ($H' = 3$), acentuándose en la cobertura Bos2 ($H' = 2.9$) y en el lado Noreste fue menor ($H' = 2.8$). Mientras que la dominancia de las diferentes especies señaladas a través del índice de Simpson, señaló menor dominio de especies vegetales en el área boscosa ($D' = 0.8$). Se detectó un incremento de dominancia de especies a medida que aumenta la altitud, como ejemplo, en el área de pastizal fue más dominante *C. toluensis* ($D' = 0.9$).

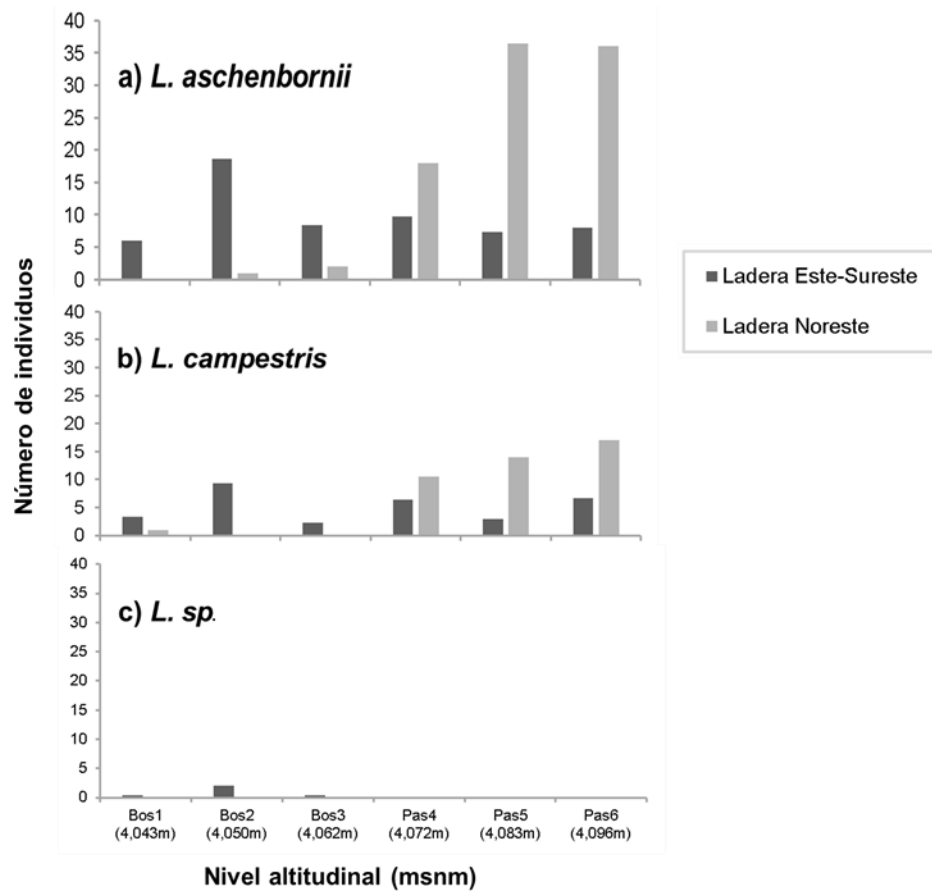


Figura 4.- Número de individuos por especie: *L. aschenbornii* (a), *L. campestris* (b) y *Lupinus* sp. (c) por nivel altitudinal en cada ladera a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca. Elaboración propia con base en datos obtenidos de la investigación.

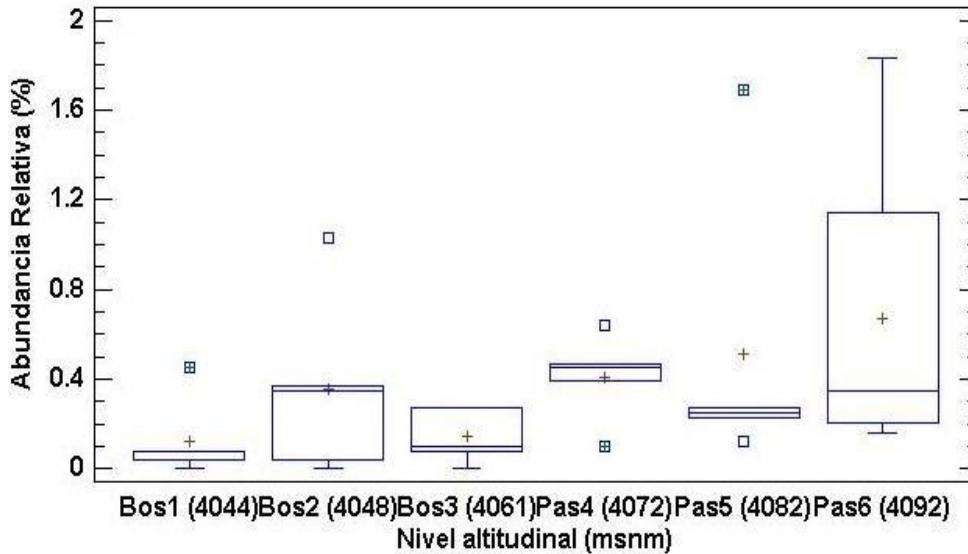


Figura 5.- Distribución de la abundancia relativa del género *Lupinus* por nivel altitudinal a lo largo de ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca.

Elaboración propia con base en datos obtenidos de la investigación.

6.2 Propiedades físicas del suelo

En cuanto a las características físicas del suelo, se encontró que la textura estuvo en los límites entre el tipo de suelo franco arcillo-arenoso y franco arenoso, predominando el primero. La cantidad de arena, limo y arcilla cambió de acuerdo al nivel altitudinal (Figura 6), donde las coberturas Bos1 y Bos2 mostraron estar sobre suelo franco arcillo-arenoso; mientras que en Bos3 la textura fue arcilla-arenosa. Finalmente, en el área de pastizal (Pas4, Pas5 y Pas6) el suelo resultó ser franco arenoso. Esto es, a menores altitudes se tuvo una textura arcillosa y conforme se aumentó en altitud la textura se tornó más arenosa.

En cuanto al contenido de humedad del suelo a través del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca se encontró que la humedad tuvo un promedio de 21.1 %. Cada nivel altitudinal presentó variación en la cantidad de humedad del suelo, pero sin presentar una diferencia significativa entre ellos ($F= 0.6$, $p = 0.6$). La zona boscosa tuvo mayor humedad promedio en

comparación con el área de pastizal; siendo Bos2 el que mostró mayor humedad (25.4 %) y Pas4 la menor (18 %; Figura 7). En cuanto a la cara volcánica, la ladera Noreste tuvo los valores más elevados de humedad, los cuales tuvieron un rango de valores entre 15.9 y 47.7 %; mientras que, el lado Este-Sureste se ubican los resultados con menor porcentaje de hasta 7.7 %. En resumen, las parcelas por debajo del límite superior del bosque y la ladera Noreste contienen mayor humedad, la cual disminuye al ascender a la zona de pastizal.

Respecto de la Da, la media para el área de estudio fue de 0.9 g cm^{-3} en un rango de 0.7 g cm^{-3} a 1.1 g cm^{-3} . La Da mostró diferencia estadística significativa ($F = 5.9$ y $p = 0.0002$) entre el área boscosa (Bos1, Bos2 y Bos3) y la zona de pastizal (Pas4, Pas5 y Pas6), con una diferencia mayor a 0.07 g cm^{-3} entre ambos grupos (Figura 7). Los valores más altos de Da se registraron en las 3 coberturas ubicadas por arriba del límite superior del bosque particularmente en Pas5 (1.1 g cm^{-3}), lado Este-Sureste. Los valores mínimos, por otra parte, fueron los encontrados en Bos1 (0.7 g cm^{-3}) en la exposición Noreste, indicando así que la Da aumentó conforme la altitud.

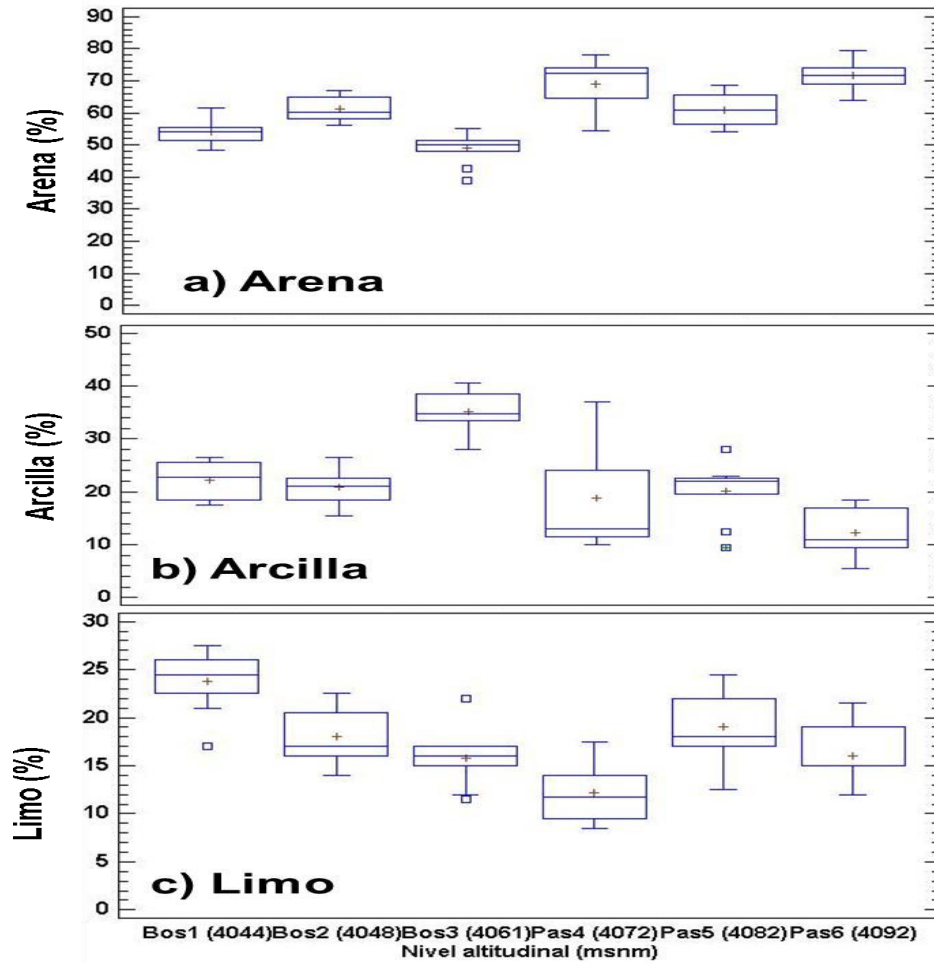


Figura 6.- Contenido relativo de arena, limo y arcilla en el suelo por nivel altitudinal del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca. Elaboración propia con base en datos obtenidos de la investigación.

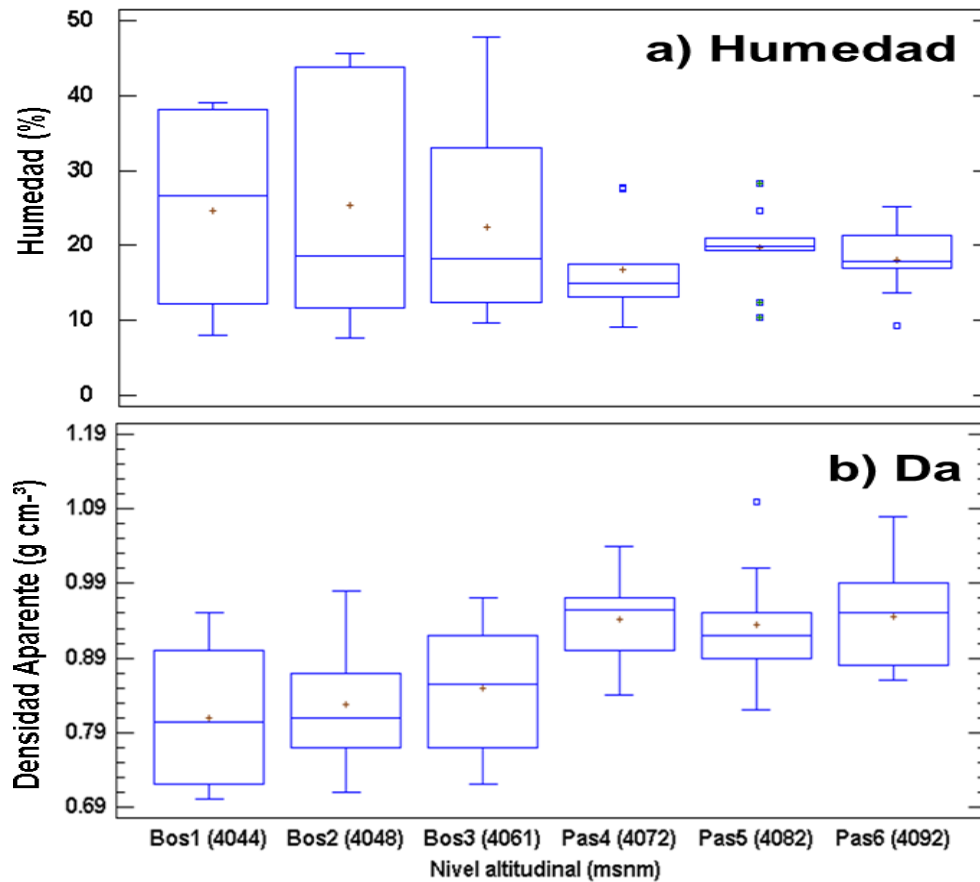


Figura 7.- Distribución de humedad (a) y D_a (b) en el suelo por nivel altitudinal a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca.

Elaboración propia con base en datos obtenidos de la investigación.

6.3 Propiedades químicas del suelo

Los resultados del pH mostraron que el suelo tiende a ser ácido a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii*, desde extremadamente ácido (pH = 3.9) hasta fuertemente ácido (pH = 5.4), con un valor promedio de pH = 4.8. Los valores de pH revelaron que los suelos de las parcelas ubicadas en el área del bosque de *P. hartwegii* fueron menos ácidos (pH = 4.6 y 4.7) que las ubicadas por arriba del límite superior del bosque (pH = 4.9). Al igual que los valores de pH de la exposición Este-Sureste tienden a ser extremadamente ácidos

(hasta 5.3); mientras que los fuertemente ácidos se ubican en la exposición Noreste (desde 3.9). Sin embargo, de acuerdo con la prueba de ANOVA el pH del suelo no fue significativamente distinto entre los 6 niveles altitudinales ($F = 1.5$ y $p = 0.2$) (Figura 8). En cuanto a la MOS, el contenido relativo oscila entre 2 y 5 % siendo el promedio de las 30 parcelas muestreadas de 3.8 %. Particularmente, Bos1 registró un valor promedio de MOS de 6.2 %, presentando diferencias estadísticas significativas ($F = 3.01$ y $p = 0.01$) con las otras coberturas (Bos2, Pas4, Pas5, Pas6). Los menores contenidos de MOS fueron registrados en Pas4 y Pas6 (2.4 %; Figura 8), específicamente en la exposición Noreste. Por tanto, el área de bosque contiene más MOS a diferencia de las parcelas ubicadas en el área de pastizal.

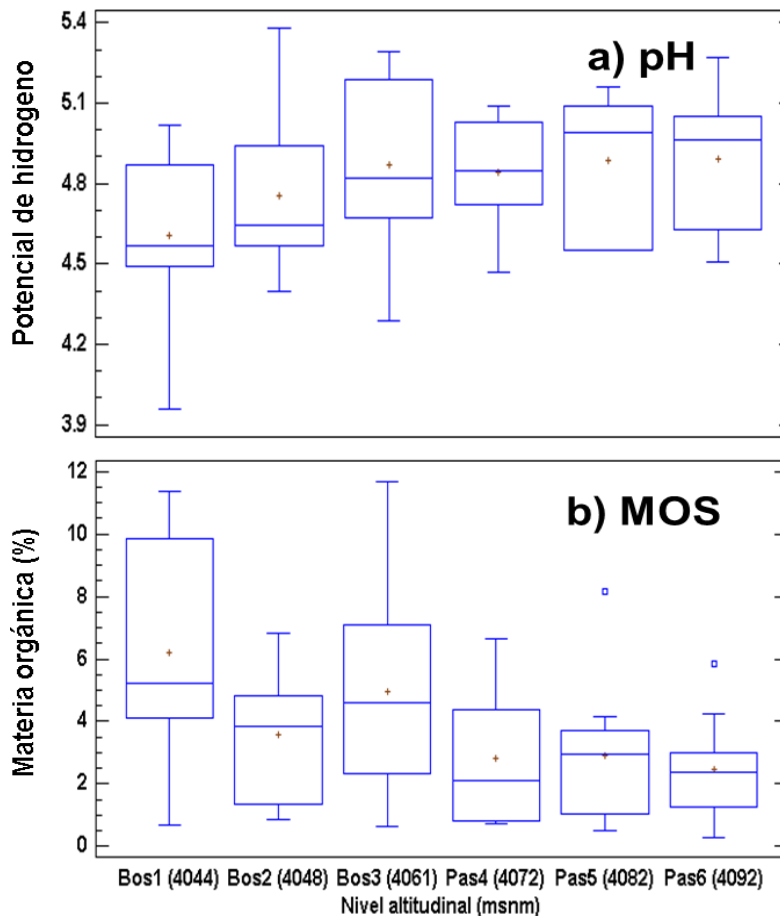


Figura 8.- Distribución del pH (a) y contenido relativo de MOS (b) en el suelo a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca.

Elaboración propia con base en datos obtenidos de la investigación.

El NH_4^+ contenido en el suelo del ecotono del límite superior del bosque fluctuó entre 0.0003 y 0.0019 g m^{-2} , registrándose el mayor promedio en Bos2, particularmente en la ladera Este-Sureste (0.0012 g m^{-2}). En tanto que, el lugar con menor contenido de NH_4^+ fue Pas4 en la exposición Noreste (0.0010 g m^{-2}). No obstante, la diferencia entre los niveles altitudinales respecto al contenido de NH_4^+ no fue estadísticamente significativa ($p = 0.7$; $F = 0.5$) (Figura 9). En cuanto al contenido de NO_3^- en el suelo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca, este tuvo un valor promedio de 0.2 g m^{-2} . A lo largo de cada nivel altitudinal existió variación en la cantidad de NO_3^- (Figura 9) sin embargo, el ANOVA no mostró diferencia significativa entre ellos ($p = 0.3$; $F = 1.2$; $\alpha = 0.05$). La media más alta de NO_3^- (0.3 g m^{-2}) fue registrada en Bos3 y Pas4 en la ladera Noreste. En cambio, Pas5 y Pas6 fueron las coberturas con menor cantidad de NO_3^- (0.1 g m^{-2}) en el lado Este-Sureste. De manera que la cantidad de NO_3^- fue mayor en el área boscosa y en la primera parcela de pastizal, posteriormente el contenido disminuyó a medida que la altitud fue más elevada.

Por otra parte, el N-BM tuvo un promedio de 59.2 $\mu\text{g g}^{-1}$ a lo largo del área donde se realizó el muestreo, sin diferencia significativa por nivel altitudinal ($F = 0.6$ y $p = 0.7$; Figura 9). El promedio más alto de N-BM se localizó en la parte boscosa de *P. hartwegii*, específicamente en Bos2 (101.2 $\mu\text{g g}^{-1}$) seguido de Pas6 (62 $\mu\text{g g}^{-1}$) y finalmente Pas5 (34.6 $\mu\text{g g}^{-1}$). En ambas exposiciones se presentó más N-BM en bosque pero solo en la exposición Noreste los valores disminuyeron conforme aumento la elevación.

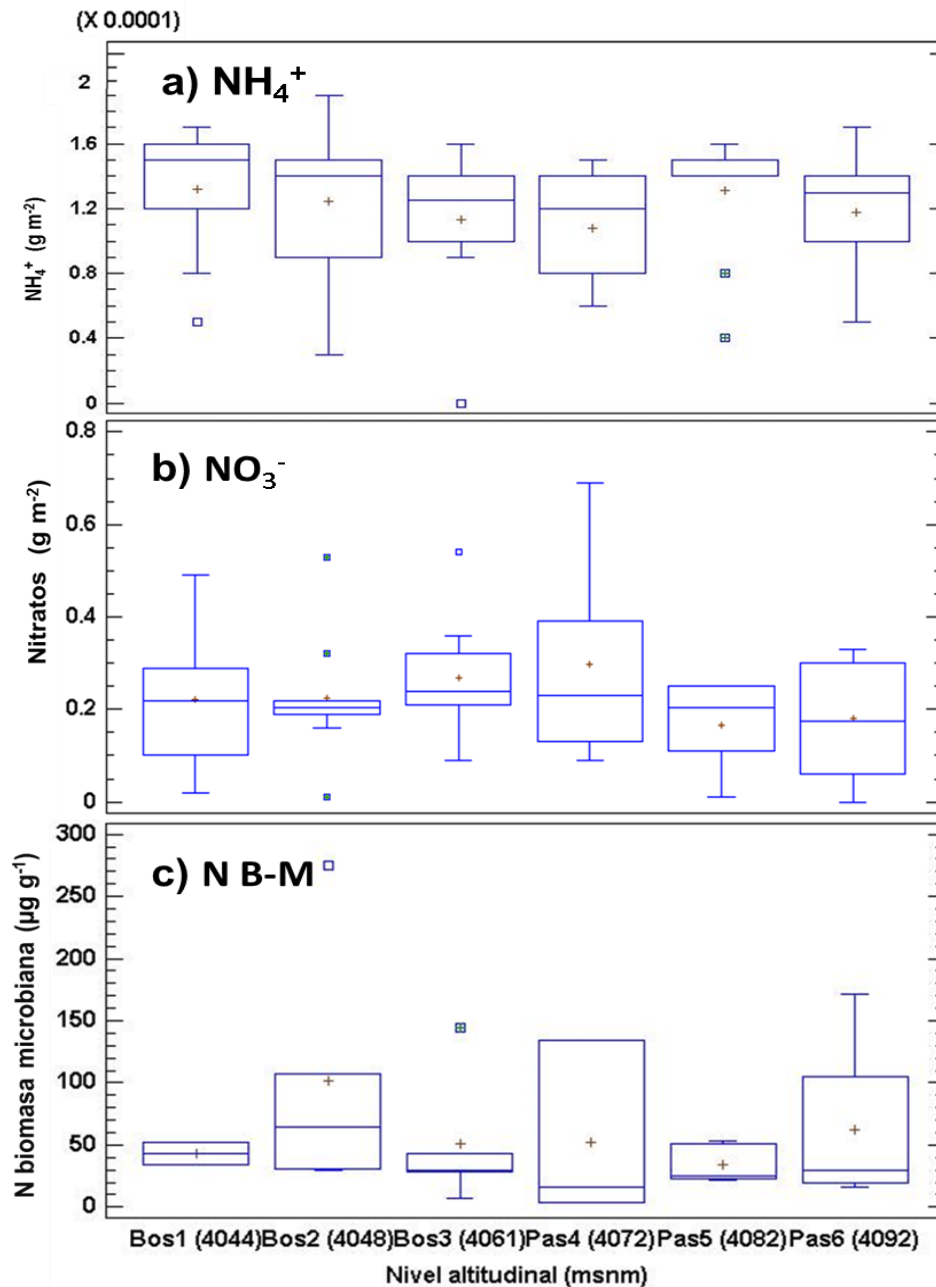


Figura 9.- Distribución del contenido de NH_4^+ , NO_3^- y N B-M en el suelo por nivel altitudinal a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca.

Elaboración propia con base en datos obtenidos de la investigación.

6.4 Abundancia de *Lupinus* y disponibilidad de nitrógeno en el suelo

De acuerdo al coeficiente de correlación de Pearson se observó una relación directa entre NO_3^- y la abundancia del género *Lupinus*, es decir, a medida que incrementa la presencia de individuos de *Lupinus* a lo largo del ecotono del límite superior del bosque fue mayor el contenido NO_3^- ($r = 0.36$; $p = 0.04$). Sin embargo, la disponibilidad de N en forma de NH_4^+ mostró una relación inversa con *Euphorbia* sp. ($r = -0.64$ y $p = 0.0002$) ya que a mayor presencia de esta especie la disponibilidad de N en forma de NH_4^+ se vio reducida. El N-BM, por su parte, tuvo una relación positiva con *Hieracium dysonymum* ($r = 0.43$ y $p = 0.02$) al aumentar a medida que dicha especie se hace más abundante, no obstante el valor de probabilidad indica que existen otras variables que están relacionada de manera más cercana con esta disminución. *Calamagrostis toluensis*, contrario a lo anterior, tuvo una relación significativamente inversa ($r = -0.46$ y $p = 0.01$), debido a que a medida que hubo mayor presencia de *C. toluensis*, fueron menores los valores de N-BM en el suelo a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii*. Referente a la MOS esta tuvo una relación significativamente directa con *C. toluensis* ($r = 0.43$; $p = 0.02$). *H. dysonymum* por su parte, mostró una relación significativamente inversa con la MOS ($r = -0.43$ y $p = 0.02$), por lo que la MOS disminuyó donde hubo mayor dominancia de *H. dysonymum* (Tabla 1).

Especies	MOS	NO_3^-	NH_4^+	N-BM
<i>Euphorbia</i>	0.35	0.14	-0.64**	-0.002
<i>Calamagrostis toluensis</i>	0.43*	-0.26	-0.14	-0.46**
<i>Hieracium dysonymum</i>	-0.43*	-0.05	0.24	0.43*
Género <i>Lupinus</i>	-0.58	0.36*	-0.66	-0.71

* $\alpha \leq 0.05$; ** $\alpha \leq 0.01$

Tabla 1.- *Coefficientes de correlación de Pearson entre las variables del suelo y las especies de plantas más abundantes a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de P. hartwegii en el Nevado de Toluca.*

Elaboración propia con base en datos obtenidos de la investigación.

DISCUSIÓN

Los resultados mostraron que *L. aschenbornii* fue una de las especies más abundantes en el área de estudio. Sin embargo, no fue la única, especies como *Calamagrostis tolucensis*, *Oxalis alpina*, *Euphorbia* sp. y *Eryngium monocephalum* también fueron especies con una abundancia notable. La presencia del género *Lupinus* se encontró en todos los niveles altitudinales y su abundancia aumento conforme incrementó la altitud. El área de pastizal tuvo mayor abundancia de *Lupinus* en comparación con el bosque, igualmente la ladera Noreste presentó mayor número de individuos de *Lupinus* que la ladera Este-Sureste. Los hallazgos obtenidos a partir del índice de Shannon indicaron que la zona más diversa fue la de transición entre los dos ecosistemas. La exposición Noreste fue más diversa en la cobertura boscosa, el mismo lugar donde no hubo presencia de *Lupinus* en el transecto 4; mientras que la ladera contraria presentó más diversidad en el área de pastizal. El índice de Simpson indicó una dominancia de especies, principalmente por *C. tolucensis*. Esto quiere decir que las condiciones del suelo y la exposición de la ladera a lo largo del ecotono del límite superior del bosque no limitan el establecimiento de *Lupinus* pero si su abundancia.

Los resultados coinciden con lo reportado por Almeida-Leñero *et al.* (2004, 2007) quienes indican que en el Nevado de Toluca *Lupinus*, *C. tolucensis*, *Eryngium* sp. y *O. alpina* son especies tanto abundantes como dominantes. Mencionan también que la presencia de *Lupinus* en diferentes altitudes es debido a la estabilidad o inestabilidad del suelo. Afirman que *Lupinus* tiene mayor presencia por arriba del límite superior del bosque de coníferas, en el zacatonal alpino; y una de las principales causas de que este género se encuentre en mayor abundancia en una zona más que en otras es por su capacidad colonizadora, por lo que dentro del bosque de *P. hartwegii* suele establecerse en zonas deforestadas o aclareadas por diversas perturbaciones y estas perturbaciones pueden extenderse hasta altitudes superiores. Así mismo Endara (2010), describe que en el Nevado de Toluca existen perturbaciones como tala, pastoreo e

incendios forestales, esto último de una a dos veces al año, siendo la zona de pastizal la más susceptible.

Chacón *et al.* (1998) y, Vetaas & Grytnes (2002) concuerdan con que en la zona de transición bosque-pastizal existe mayor diversidad, aún más que en los ecosistemas contiguos y añaden que un lugar diverso no da cabida a especies colonizadoras. Es por esto que al haber más diversidad en la zona de transición y en la parte boscosa de la exposición Noreste, la presencia de *Lupinus* como colonizadora no es tan pronunciada. Aunque, en lugares como el pastizal donde hay perturbaciones como el fuego, la presencia de *Lupinus* es más alta. Esta afirmación concuerda con los resultados obtenidos por Alderete (2008), quien argumenta que el fuego estimula la germinación de semillas provenientes de plantas del género *Lupinus*. Por otro lado, Bautista-Bello *et al.* (2019), menciona que una zona perturbada por la actividad humana tiene menor diversidad que una zona no perturbada, o aquella donde ya pasó mucho tiempo después del incidente. Aunado a esto Alderete (2008) indica que después de una perturbación, *Lupinus* permite un incremento en la diversidad florística debido a su capacidad de fertilizar el suelo. Lo que podría indicar que la zona de pastizal en la ladera Noreste en algún momento fue perturbada por actividades humanas y *Lupinus* actuó como colonizadora, propiciando las condiciones necesarias para el aumento de diversidad.

De acuerdo con Grime (2006) la dominancia de especies en un lugar puede significar el antecedente de alguna perturbación por pastoreo, tala, incendio, etc. o sucedió algo que provocó que algunas especies abundaran, ligado a que estas son de vida corta, anual o perenne lo que les permite ser de rápido crecimiento y de distribución amplia. Esta información concuerda con los resultados de Rubio (2010) y García-Romero (2004), quienes mencionan que *Eryngium* sp. y *O. alpina* están asociadas a ambientes post-fuego y son indicadoras de deterioro. Almeida-Leñero, *et al.* (2007) también declaran que en los bosques de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca las gramíneas como *Calamagrostis* son las más dominantes al ser de rápido crecimiento, regeneración y distribución, su abundancia se asocia

con la veloz adaptación a temperaturas bajas extremas, vientos y expansión causada por la ocurrencia de incendios. Refieren que los incendios son causados por los campesinos con la intención de propagar y fomentar el crecimiento de brotes tiernos de pastos para alimento de su ganado. Mientras que *Lupinus* es el resultado de dicha perturbación, considerándose una planta indicadora de disturbio y por eso se le utiliza como plantas fito-indicadoras de la ecología del fuego (Rodríguez & Sierra, 1992). Analizando los resultados la presencia de *Lupinus* se puede encontrar en el ecosistema de alta montaña pero su mayor abundancia depende del grado de perturbación del lugar, al ser los pastizales los más afectados para realizar actividades como incendios o pastoreo es aquí donde *Lupinus* abunda junto con otras especies que también son indicadoras de deterioro.

Con la evaluación espacial de las propiedades tanto físicas como químicas del suelo en el área de estudio, se pudo encontrar que de manera general la textura cambió de franco arcillo-arenoso a franco arenoso conforme aumentó la altitud. Las propiedades físicas (Da y humedad) y químicas (MOS, NO_3^- , NH_4^+ y N-BM) fueron mayores en el suelo boscoso en comparación con el pastizal. Se encontraron diferencias significativas en el contenido de MOS ($F= 3.01$ y $p = 0.01$) y Da ($F = 5.9$ y $p = 0.0002$) entre ambos ecosistemas. El suelo de la ladera Noreste que fue donde se encontró mayor presencia de *Lupinus* tuvo los valores más altos de humedad, NO_3^- , y N-BM; así como menor cantidad de MOS, acidez, NH_4^+ y Da. Por el otro lado en la exposición Este-Sureste hubo mayor presencia de *Lupinus* sp., mayor cantidad de MOS, NH_4^+ , y Da; además el suelo fue extremadamente ácido y con menor NO_3^- . Esto indica que de acuerdo a las condiciones físicas y químicas la exposición Noreste pudo haber sido menos expuesta a perturbaciones, o ya ha pasado un largo periodo después del suceso. En la exposición Este-Sureste, la mayor presencia de *Lupinus* sp., podría indicar que hubo alguna perturbación reciente que ocasionó que empezara a crecer de nuevo la planta o bien que iniciara la colonización, de ahí también su desarrollo temprano que no permitió que se pudiera identificar la especie.

Estos resultados concuerdan con valores volcánicos similares a los de Ravelo & Panchuelo (2003, 2006) quienes enfatizan que conforme aumenta la altitud de la montaña la textura del suelo se vuelve arenosa, con ello la humedad y la Da. Estos autores sostienen que en los suelos franco arenosos suelen establecerse la mayoría de ejemplares de *Lupinus* constituyendo la vegetación propia de zonas supraforestales y tiene un mejor desarrollo con un pH entre 4.5 y 6.5 (Gladstones, 1970). Según Shedayi (2016) y Weil & Magdoff (2004) hay más MOS en el área boscosa debido a las bajas temperaturas y a la textura arenosa del suelo en pastizal. Sostiene que estos dos factores provocan que a elevadas altitudes el establecimiento de plántulas disminuya lo que repercute en la cantidad y tamaño de hojas, así como en la fertilidad del suelo ya que es menor el N disponible (NO_3^- y NH_4^+). La proporción de arena en los suelos juega un papel importante al perder rápidamente MOS, ya que las partículas de arena son tan gruesas que no pueden retener gran cantidad de nutrimentos. Como lo hace notar Fernández *et al.* (2006), el N es muy dinámico, pero se mantiene si hay una relación C/N cercana a 10:1, sin embargo, de acuerdo con los resultados no existe una relación entre ambos por lo que puede haber una pérdida de N por nitrificación, desnitrificación, volatilización de NH_4^+ o erosión del suelo. La cantidad de humedad en el área boscosa influye en las especies que se establecen, ya que de acuerdo con Mayfield (2010) *Euphorbia* sp. tiene un hábitat específico y se establece en condiciones de alta humedad, como los lugares boscosos donde la cobertura funge como regulador y retenedor de agua. Lo que explica por qué su número de individuos es abundante pero con poca cobertura en la zona de estudio.

Los valores de la ladera Este-sureste concuerdan con los resultados de Iglesias & Walter (2001), Montaña (2008), y Shedayi (2016) quienes mencionan que después de una exposición al fuego la acidez del suelo es mayor, la cantidad de humedad es reducida lo que provoca resequedad, y con ello, la sucesión florística también se ve afectada al verse disminuida. El incendio también genera residuos orgánicos lo que con lleva a que haya más MOS. En tal sentido, bajo lo referido anteriormente y al analizar estos resultados se confirmó que las

condiciones edáficas están relacionadas con el tipo de ecosistema y su grado de alteración. Cada ladera presenta resultados con cierto grado de perturbación lo que propicia el establecimiento de *Lupinus*; siendo el lado Este-sureste quien presenta más signos de perturbación provocadas por fuego reciente.

Al relacionar la abundancia relativa de *Lupinus* con la disponibilidad de N se halló que a medida que aumenta la presencia de este género también lo hace el contenido de NO_3^- en el suelo ($r = 0.36$; $p = 0.04$). Respecto a la abundancia de las otras especies se encontró que al aumentar el número de individuos de *Euphorbia* sp. La cantidad de NH_4^+ se vio reducido; mientras que el N-BM aumentó junto con la especie *H. dysonymum* pero disminuyó con la abundancia de *C. toluensis*. Por último, la MOS tuvo una correlación negativa con *H. dysonymum* y positiva con *C. toluensis*. Estos resultados se pueden comparar con los datos de Temprano *et al.* (1997) quienes mencionan que *Lupinus* es simbióticamente tolerante a NO_3^- aún más que otras leguminosas. Sin embargo el aumento de NO_3^- disminuye la cantidad y el tamaño de los nódulos en las plantas, lo que reduce su capacidad de FBN por lo que el N obtenido se utiliza para autoabastecerse, aportando poca cantidad de N al suelo. La aseveración de este autor justifica el hecho de que no hubiera una correlación con el NH_4^+ ya que *Lupinus* no lo aportó notablemente al suelo. La relación negativa de la presencia de *Euphorbia* sp. con el NH_4^+ es debido a que, como da a conocer Mayfield (2010) esta especie tiene requerimientos específicos para optimizar su desarrollo, dentro de los cuales se establece en lugares con poca cantidad de NH_4^+ . Los resultados también concuerdan con Del Vitto & Petenatti (2015) quienes mencionan que *H. dysonymum* es de rápida adaptación en suelos perturbados o erosionados, estos tipo de suelo escasean de MOS a la vez de que esta especie es de flores tan pequeñas que generan poca MOS. La correlación de *C. toluensis* concuerda con los resultados que dan a conocer Iglesias & Walter (2001), quienes indican que al ser una especie post-fuego y de rápida adaptación es una de las primeras que se establecen después de un incendio. Los primeros 8 meses después de un incendio es cuando la MOS es abundante y hay menor biomasa microbiana por la muerte de microorganismos y solo algunos sobrevivieron o están mejor

adaptados. Aproximadamente hasta los 2 años el ecosistema llega a condiciones más o menos parecidas a las originales. Además de que *C. toluensis* al ser una especie dominante, es un pasto comido por los rumiantes que son introducidos a la zona ocasionando que haya menor MOS. Con base en lo mencionado anteriormente se puede confirmar que la relación que tiene *Lupinus* con la cantidad de N depende del grado de perturbación del suelo. Ya que esta perturbación va a modular la cantidad de N que *Lupinus* puede utilizar o aportar al suelo para uso de otras plantas. Así mismo la relación de las variables medidas con otras especies depende de sus requerimientos y su fácil adaptación a consecuencias de actividad antropogénica.

CONCLUSIONES

Con base en los resultados obtenidos en la presente investigación se puede concluir que no existe una relación directa entre la abundancia de *Lupinus* con la disponibilidad de N en el suelo de a través del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca.

Lupinus resultó ser una de las especies más abundantes, a pesar de que la exposición limita su abundancia no limita su establecimiento, por lo que estuvo presente en todo el gradiente altitudinal, lugar donde las condiciones climáticas juegan un papel importante en la distribución natural de las especies arbóreas.

Las propiedades físicas y químicas del suelo concuerdan con valores volcánicos; sin embargo, revelaron que la zona de estudio ha sido expuesta a distintos grados de perturbación, siendo la ladera Este-Sureste la más afectada y con dominancia de especies post-fuego.

Los resultados sugieren que a pesar de que las especies del género *Lupinus* son tolerantes a distintos tipos de estrés, hubo una relación positiva con la cantidad de NO_3^- en el suelo sugiriendo que el estrés o disturbio al que están sometidas permiten su establecimiento pero no su óptima función en la FBN y por lo tanto en su capacidad para ayudar a *P. hartwegii* en su desplazamiento a causa del cambio climático.

De manera que la hipótesis de este estudio no fue cumplida, es decir, el patrón de la abundancia de *Lupinus* no es consistente con la disponibilidad de N en el suelo a lo largo del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii*.

Sería interesante poder determinar la dinámica temporal del N en el área de estudio ya que el cambio climático extiende la época de sequías, con ello los incendios y al mismo tiempo la funcionalidad de *Lupinus* en la funcionalidad de la FBN.

BIBLIOGRAFÍA

- Aitken, N. S., Yeaman S., Holliday J. A., Wang, T. & Curtis-McLane S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1:95-111.
- Alcántar, G. G., & Trejo, T. L. (2007). *Nutrición de cultivos*. México: Colegio de Postgraduados, Mundi-Prensa.
- Alderete, A. (2008). Distribución altitudinal, tratamientos pregerminativos e influencia de *Lupinus* spp. (Fabaceae: Papilionoideae) en la fertilidad de suelos forestales. (Tesis de doctorado). Colegio de Postgraduados. Texcoco, Estado de México.
- Alfaro-Ramírez, F. (2015). Efecto de la diversidad funcional sobre la disponibilidad de nitrógeno del suelo del ecotono del límite superior del bosque de *Pinus hartwegii* en el Nevado de Toluca. (Tesis de maestría). Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, Estado de México.
- Alfaro-Ramírez, F., Arredondo-Moreno, J., Pérez-Suárez, M. & Endara-Agramont, A. (2017). *Pinus hartwegii* Lindl. treeline ecotone: structure and altitudinal limits at Nevado de Toluca, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 23:261-273.
- Almeida-Leñero, L., Escamilla, M., Giménez De Azcarate, J., González-Trápaga, A. & Cleef, A. M. (2007). Vegetación alpina de los volcanes Popocatepetl, Iztaccíhuatl y Nevado de Toluca. *In: Luna, I., J. J. Morrone & Espinosa D. (Eds.) Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. UNAM, México, D. F., 179-198.
- Almeida-Leñero, L., Giménez de Azcárate, J., Cleef, A. M. & González, A. (2004). Las comunidades vegetales del zacatonal alpino de los volcanes Popocatépetl y Nevado de Toluca, Región Central de México. *Phytocoenologia*, 34:91-132.
- Amato, M. & Ladd, J. (1988). Assay for microbial biomass based on ninhydrin-reactive nitrogen in extracts of fumigated soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 20:107-114.

- Arriaga, L., & Gómez, L. (2004). Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México. *Cambio climático: una visión desde México*, 253-263.
- Astudillo-Sánchez, C. C., Fowler, M. S., Villanueva-Díaz, J., Endara-Agramont, A. R., & Soria-Díaz, L. (2019). Recruitment and facilitation in *Pinus hartwegii*, a Mexican alpine treeline ecotone, with potential responses to climate warming. *Trees*, 33:1087-1100.
- Atarés, L. (2015). Determinación de la porosidad. Universidad Politécnica de Valencia.
- Atlas, R. M. & Bartha, R. (2002). *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications*. Benjamin, Cummings, Redwood City.
- Aureoles, E. & Lindig, R. (2007). Estudios de nodulación y crecimiento de *Lupinus elegans* en arenales de origen volcánico. *Ciencia Nicolaita*, 47:33-42.
- Baca, E., Soto, U., & Pardo, R. (2000). Fijación Biológica de Nitrógeno. *Elementos*, 38:43-49.
- Bahmanyar, M. A., & Ranjbar, G. A. (2008). The role of potassium in improving growth indices and increasing amount of grain nutrient elements of wheat cultivars. *Journal of Applied Sciences*, 8:1280-1285.
- Barajas, M. (2008). Ensayos de metabolismo microbiano en suelo: actividad deshidrogenasa y tasa de mineralización del nitrógeno. *In: Ramírez, P. & Mendoza, A. (Eds.) Ensayos toxicológicos para la evaluación de sustancias químicas en agua y suelo; la experiencia en México*. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología. 291-303.
- Barbey, V. (2011). Biodiversidad y ecogeografía del género *Lupinus L.* (Leguminosae) en Colombia. (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia.
- Barrera, M. D., Frangi, J. L., Richter, L. L., Perdomo, M. H. & Pinedo, L. B. (2000). Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 11:179-188.

- Barrientos, D., Montenegro, A., & Pino, I. (2001). Evaluación de la fijación simbiótica de nitrógeno de *Lupinus albus* y *L. angustifolius* en un andosol vilcun del sur de Chile. *Terra*, 20:39-44.
- Bautista-Bello, A. P., López-Acosta, J. C., Castillo-Campos, G., Gómez-Díaz, J. A., & Krömer, T. (2019). Diversidad de arbustos a lo largo de gradientes de elevación y perturbación en el centro de Veracruz, México. *Acta botánica mexicana*, 126:1-22.
- Beaman, J. H. (1962). The Timberlines of Iztaccihuatl and Popocatepetl, Mexico. *Ecology*, 43:377-385.
- Benítez, B. G. (1986). Árboles y flores del Ajusco. México
- Bermúdez, K., Robledo, N., Martínez, J., Tei, A., & Wink, M. (2000). Patrón de acumulación de alcaloides en hojas y semillas de *Lupinus aschenbornii* crecidos en México. *Revista Latinoamericana de Química*, 27:101-105.
- Bermúdez-Torres, K., Ferval, M. & Legal, L. (2015). *Lupinus* species in Central Mexico in the era of climate change: adaptation, migration or extinction? In Öztürk, M. (Eds.) *Climate change impacts on high-altitude ecosystems*, Springer.
- Bermúdez-Torres, K., Robledo-Quintos, K., Martínez-Herrera, J., Tei, A. & Wink, M. (1999). Biodiversity of the genus *Lupinus* in Mexico. *Proceedings of the 9th International Lupin Conference*, 9:294-296.
- Binkley, D. & Giardina, C. (1998). Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry*, 42:89-106.
- Binkley, D. & Vitousek, P. (1989). Soil nutrient availability. In: Pearcy, R. W., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A. & Rundel, P. W. (eds.). *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation*. Chapman and Hall. London, 75-96.
- Binkley, D., & Hart, S. C. (1989). The components of nitrogen availability assessments in forest soils, Springer, 57-112.
- Bouyoucos, G., J. (1962). Hydrometer method for making particle size analysis de soils. *Agronomy Journal* 54:464-465.

- Brooker, R. W. (2006). Plant-plant interactions. *New Phytologist*, 171:271-284.
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., & Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of ecology*, 96(1), 18-34.
- Brookes, P., Landman, A., Pruden, G. & Jenkinson, D. (1985). Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 17:837-842.
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet R...Cook, B.J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417:844-848.
- Camarero, J. J. & Fortin, M. J. (2006). Detección cuantitativa de fronteras ecológicas y ecotonos. *Ecosistemas*, 15:77-88.
- Camarero, J. J. & Gutiérrez, E. (1999). Estructura espacial de un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos en los Estanys de la pera (pirineos orientales) formado por manchas de árboles. *Ecología*, 13:225-256.
- Campos, J. (1993) Claves para la determinación de los pinos mexicanos. Universidad Autónoma Chapingo, México 22:1-70.
- Candeau, D. R. (2005). Regionalización Socioeconómica Automatizada del Parque Nacional Nevado de Toluca y su relación con el Deterioro Ambiental (Tesis de maestría), Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- Capra, L., & Macías, J. L. (2000). Pleistocene cohesive debris flows at Nevado de Toluca Volcano, central Mexico. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 102:149-167.
- Celaya-Michel, H., & Castellanos-Villegas, A. (2011). Mineralización de nitrógeno en el suelo de zonas áridas y semiáridas. *Terra Latinoamericana*, 29:343-356.
- Cerón, L. & Aristizábal, F. (2012). Dinámica del ciclo del nitrógeno y fósforo en suelos. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 14:285-295.

- Chacón, S. J. M., Velázquez, M. A. & Musálem, M. A. (1998). Comportamiento de la repoblación natural de *Pinus arizonica* Engelm. bajo diferentes coberturas. *Madera y Bosques*, 4:39-44.
- Challenger, A. & Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. *In: Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO). Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*, 87-108.
- Chapin, F. S., Matson, P. A. & Mooney H. A. (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer. New York, NY, USA.
- Ciesla, W. M. (1995). *Cambio climático, bosques y ordenación forestal: una visión de conjunto*. FAO. Roma. ISBN 9253036648. 146 pp.
- Colín, S. A., & Nuncio, Q. A. K. (2006). *El abatimiento del manto freático en el municipio de San Mateo Atenco en el periodo 1970-2000*. (Tesis de Licenciatura). Universidad Autónoma del Estado de México. Estado de México.
- CONAGUA (Comisión Nacional del Agua), (2010). *Estadísticas del Agua en México, Edición 2010*. CONAGUA, SEMARNAT.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2013. *Borrador del Programa de Manejo del Área de Protección Flora y Fauna Nevado de Toluca*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Gobierno del Estado de México, México.
- De la Cruz-Landero, N., Espinosa-Hernández, V., Guevara, E., López-López, M. A., Santos, A., Ojeda-Trejo, E. & Alderete-Chavez, A. (2010). *Lupinus versicolor* response in soils contaminated heavy metals from a petroleum extraction field. *Journal of Applied Sciences*, 10:694-698.
- Del Vitto, L. A., & Petenatti, E. M. (2015). *Asteráceas de importancia económica y ambiental Segunda parte: Otras plantas útiles y nocivas*. *Multequina*, 24:47-74.

- Dirnböck, T., Dullinger, S., & Grabherr, G. (2003). A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography*, 30(3), 401-417.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría de Gobernación. México.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). (2017). Constitución Política De Los Estados Unidos Mexicanos. Unidad General de Asuntos Jurídicos. 1:237
- DOF (Diario Oficial de la Federación). (2018). Ley General de Cambio Climático. Cámara de Diputados del H. Congreso de la Unión. 1:58
- Dunn, D. C. (1984). Cytotaxonomy and distribution of New World Lupin species *In: Proceedings of the Third International Lupin Conference*, La Rochelle, Francia, 68-85.
- Dunn, D., (2005). *Lupinus* L. *In: Calderón, G., & Rzedowski, J. (Eds.) Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2:290-300.
- Eguiluz, T. (1978). Ensayo de la Integración de Conocimientos sobre el Género *Pinus* en México. (Tesis de ingeniero). División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, México.
- Endara, A. (2007). Estructura forestal de *Pinus hartwegii* en el Parque Nacional Nevado de Toluca. (Tesis de maestría). Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, Estado de México.
- Endara, A. A. R. (2010). Análisis de los procesos de recuperación en el bosque templado del Parque Nacional Nevado de Toluca (tesis de doctorado). México: Universidad Autónoma del Estado de México.
- Escudero, A., García-Camacho, R., García-Fernández, A., Gavilán, R. G., Giménez-Benavides, L., Iriondo, J. M., Lara-Romero, C., Morente, J. & Pescador, D. S. (2012). Vulnerabilidad al cambio global en la alta montaña mediterránea. *Ecosistemas*, 21:63-72.

- Espinosa, J. (2014) Efecto nutricional de *Lupinus montanus* sobre *Zea mays* L. empleando rizotronos. (Tesis de maestría). Colegio de Posgraduados. Texcoco, Estado de México.
- Evans, J., & Heenan, D. P. (1998). Simplified methods for assessing quantities of N₂ fixed by *Lupinus angustifolius* L. and its benefits to soil nitrogen status. *Australian journal of agricultural research*, 49:419-426.
- Falkengren, G. U., & Schotter-Indreier, M. (2004). Vascular plants as indicators of nitrogen enrichment in soils. *Plant Ecology*, 172:51-62.
- Feeley, K. J., Silman, M. R., Bush, M. B., Farfan, W., Cabrera, K. G., Malhi, Y., Meir, P., Revilla, N. S., Quisiyupanqui, M. N. R. & Saatchi, S. (2011). Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography*, 38:783-791.
- Fernández, L. C., Rojas, N. G., Roldán, T. G., Ramírez, M. E., Zegarra, H. G., Uribe, R., Reyes, R. J., Flores, D., & Arce, J. M. (2006). Manual de técnicas de análisis de suelos aplicadas a la remediación de sitios contaminados. Instituto Mexicano del Petróleo, Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales e Instituto Nacional de Ecología, 35-40.
- Fernández, M. T. (2007). Fósforo: amigo o enemigo. ICIDCA. Sobre los derivados de la caña de azúcar, 41:51-57.
- Forsythe, W. (1985). Física de Suelos (Manual de Laboratorio). Instituto Interamericano de cooperación para la agricultura, San José de Costa Rica.
- Franco-Maass, S. & Burrola, C. (2010). Los hongos comestibles del nevado de Toluca. Universidad Autónoma del Estado de México. ISBN 607422089.
- Gallego, J. (2012). Efecto de dos abonos verdes sobre la mineralización del nitrógeno y la dinámica de bacterias oxidantes del amoníaco y del nitrito en un ciclo de cultivo de maíz *Zea mays* L. (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia.
- García de Miranda, E. (1973). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana).
- García, J. C. (2003). Biogeografía. El mosaico de las regiones de montaña. Open course ware. Universidad de Cantabria.

- García, M. F. (2013). Patrones de distribución de *Pinus hartwegii*, como posible estrategia de adaptación al cambio climático en el Parque Nacional Nevado de Toluca. (Tesis de licenciatura). Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, Estado de México.
- Garcia-Palomo, A., Macías, J. L., Arce, J. L., Capra, L., Garduno, V. H., & Espindola, J. M. (2002). Geology of Nevado de Toluca volcano and surrounding areas, central Mexico. Geological Society of America Map Series, 1-48.
- García-Romero, A. (2004). Dinámica del paisaje post-fuego en el pastizal tropical de alta montaña. Volcán Iztaccíhuatl, México. *Interciencia*, 29:604-611.
- García-Romero, A., Muñoz, J., Andrés, N. & Palacios, D. (2010). Relationship between climate change and vegetation distribution in the Mediterranean mountains: Manzanares Head valley, Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Climatic Change*, 100:645-666.
- Garden, W. K. & Parbery, D. G. (1983). The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. Some characteristics of the soil/root interface. *Plant and Soil*, 68:19-32.
- Germino, M. J., Smith, W. K. & Resor, A. C. (2002). Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology*, 162:157-168.
- Gladstones, J. S. (1970). *Lupins* as crop plants. *Field Crop Abstract*, 23:123-148.
- Gladstones, J. S. (1998) Distribution, origin, taxonomy, history and importance. *In: Gladstones, J. S., Atkins, C. & Hamblin, J., (eds) Lupins as crop plants. Biology: production and utilization. CABI, Oxon, 1-39.*
- Gladstones, JS (1994) An historical review of lupins in Australia. *In: Dracup M. & Palta, J. (eds), Proceedings of the 1st Australian lupin technical symposium, Department of Agriculture, Western Australia, 1-38.*

- Gómez, J. A. & Villalobos, F. (2020). Montañas: cómo se definen y su importancia para la biodiversidad y la humanidad. *CIENCIA ergo-sum*, 27:1-8.
- Gómez-Romero, M., De la Barrera, E., Villegas, J. & Lindig-Cisenros, R. (2013). Fertilización y asociación con especies pioneras herbáceas en el crecimiento de *Pinus pseudostrobus*. *Revista Internacional de Botánica Experimental*, 82:135-143.
- Grabherr, G., Gottfried, M. & Pauli, H. (1994). Climate effects on mountain plants. *Nature*, 369:448.
- Gray, A. N. & Spies, T. A. (1997). Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology*, 78:2458-2473.
- Greaves M. P., Poole, N. J., Domsch, K. H., Jagnow G. & Verstraete, W. (1980). Recommended test for assessing the side effect of pesticides on soil microflora. Technical Report Research Council, Weed Research Organization, 59:1-15.
- Grime, J. P. (2006). Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. England: John Wiley & Sons.
- Gross, R. (1982). El cultivo y la utilización del Tarwi *Lupinus mutabilis* Sweet. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- Guerrero-Ortiz, P., Quintero-Lizaola, R., Espinoza-Hernández, V., Benedicto-Valdés G. & Sánchez-Colín M. (2012). Respiración de CO₂ como indicador de la actividad microbiana en abonos orgánicos de *Lupinus*. *Terra, Latinoamericana*, 30:355-362.
- Guntiñas, M. E. (2009). Influencias de la temperatura y de la humedad en la dinámica de la materia orgánica de los suelos de Galicia y su relación con el cambio climático. (Tesis doctoral). Instituto de investigaciones agrobiológicas de Galicia. Santiago de Compostela.
- Harsch, M. A. & Bader, M. Y. (2011). Treeline form - a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography*. 20:582-596.

- Hernández, A., Gutiérrez, G., Almeida, L. & Ordóñez, D. (2005). Análisis dendroclimático de *Pinus hartwegii* en el volcán Nevado de Toluca, México. *In: Memorias del I Simposio Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*. LABIOTECA, Universidad Veracruzana, Xalapa, México. 102-103
- Huber, E., Wanek, W., Gottfried, M., Pauli, H., Schweiger, P., Arndt S.K., Reiter, K. & Richter, A. (2007). Shift in soil-plant nitrogen dynamics of an alpine-nival ecotone. *Plant Soil*, 301:65-76.
- IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales). (2010). *Ecosistemas: Aspectos de cambio climático y adaptación en el ordenamiento territorial de la alta montaña*. Bogotá, Colombia
- Iglesias, A. L. G. & Tivo, F. Y. (2006), Caracterización morfométrica de la población de *P. hartwegii* del cofre de perote, Veracruz, México. *Ra Ximhai*, 2:449-468.
- Iglesias, M. T. & Walter I. (2001). Dinámica de la biomasa microbiana en un área forestal incendiada del sistema central. *In: S.E.C.F.-Junta de Andalucía (Eds.), III Congreso Forestal Español. Montes para la Sociedad del Nuevo Milenio*, Sevilla.
- Iglesias-Andreu, G. & Tivo-Fernández, Y. (2006). Caracterización morfométrica de la población de *P. hartwegii* Lindl. del cofre de perote, Veracruz, México. *Ra Ximhai*, 2:449-468.
- INECC (Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático). (2018). *Ley General de Cambio Climático 2012 y reforma 2018*. Cámara de Diputados del H. Congreso de la Unión.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). (2000). *Cartografía Edafológica, Temática, escala 1:250,000*. Instituto, Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Citado por: SEMARNAT & CONANP (2016). *Programa de Manejo Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca*, Ciudad de México, México.

- Inouye, D. (2008). Effects of climate change on phenology, frost damage and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology* 89:353-362.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). (2002). Cambio Climático y Biodiversidad, Documento técnico V del IPCC. IPCC, Ginebra, Suiza.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). (1992). Climate change 2001: The scientific basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Ginebra, Suiza.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). (2007). Climate change 2007-impacts, adaptation and vulnerability: Working group II contribution to the fourth assessment report of the IPCC. Cambridge University Press.
- Jiménez, G. P. (2002). Cuenca Hidrográfica Terrerillos del Municipio de Zinacantepec, Estado de México. Diagnóstico Ambiental Cualitativo y Propuestas de Manejo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Geografía. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Jiménez-Martínez, C., Hernández-Sánchez, H. & Dávila-Ortiz, G. (2003). Production of a yogurt-like product from *Lupinus campestris* seeds. *Journal of the science of food and agricultura*, 83:515-522.
- Jobbágy, E. G. & Jackson, R. B. (2000). Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography*, 9:253-268.
- Jones, R. W., O'Brien, C. W., Ruiz-Montoya, L. & Gómez-Gómez, B. (2008). Insect diversity on tropical montane forests: diversity and spatial distribution of weevils (Coleoptera: Curculionidae) inhabiting leaf litter in southern Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, 101:128-139.
- Kaye, T. N. & Kuykendall. (2001). Effects of scarification, cold stratification on germination of *Lupinus sulphureus* ssp. *Kincaidii*. *Seed Science Technology*, 29:663-668.

- Keeney, D. & Nelson D. (1982). Nitrogen-inorganic forms. *In*: Page, A., Miller, R., Kenney D. (Eds.) *Methods of Soil Analysis. Series Agronomy*, 9:643-698.
- Keeney, D. R., & Nelson, D. W. (1983). Nitrogen–inorganic forms. *Methods of soil analysis: Part 2 chemical and microbiological properties*, 9:643-698.
- Kimble, J. M., Lal, R. & Grossman, R. B. (1998). Alteration of soil properties caused by climate change. *Advances in GeoEcology*, 31:175-184.
- Klanderud, K. & Birks, H. J. (2003). Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *Holocen*, 13:1-6.
- Körner, C. (1995). Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. *In* Chapin, F.S., III and Körner, Ch. (Eds.) *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences* (pp. 45-62), Springer-Verlag, Berlin.
- Körner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115:445-459.
- Kurlovich, B. S., Tikhonovich, I., Kartuzova, L., & Heinanem, J. (2002). Nitrogen Fixation. *In*: Kurlovich, B. S. (Ed.), *Lupins Geography, Classification, Genetic Resources and Breeding*. St. Petersburg: Pub. House, 269-287.
- Lagunes-Espinoza, L., López-Upton, J., García-López E., Jasso-Mata, J., Delgado-Alvarado, A. & García, G. (2012). Diversidad morfológica y concentración de proteína de *Lupinus spp.* en la región centro-oriental del Estado de Puebla, México. *Acta Botánica Mexicana*, 99:73-90.
- Lauer, W. (1978). Timberline Studies in Central Mexico. *Arctic and Alpine Research*, 10:383-396.
- Lehninger, A. L. (1978). *Biochemistry* (Segunda ed.). New York: Worth Publishers.
- Lewis, G., Schrire B., MacKinder B., & Lock M. (2005). *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens, Kew.

- López, B. L., & Fuentes, M. (1991). El altramuz. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Córdoba. España, 50-75.
- López-Bellido, L. & Fuentes, M. (1986). Lupin Crop as an alternative source of protein. *Advances in Agronomy*, 40:239-295.
- Lorenzo, J. L. (1964). Los glaciares de México. Monografías del Instituto de Geofísica, UNAM, México, D.F.
- Lugo, H. J. (1990). El relieve de la República Mexicana. *Revista Instituto de Geología*, UNAM, México 9:82-111.
- Lutz, J. A., Larson, A. J., Freund, J. A., Swanson, M. E., & Bible, K. J. (2013). The importance of large-diameter trees to forest structural heterogeneity. *PLoS One*, 8(12).
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F. & Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97:199-205.
- Marris, E. (2007). The Escalator Effect. *Nature Climate Change*, 1:94-96.
- Matías, L. (2012). Cambios en los límites de distribución de especies arbóreas como consecuencia de las variaciones climáticas. *Ecosistemas*, 21:91-96.
- Matías, L., Jiménez, M., García, F., Eslava, H., & Mendoza, D. (2008). Aplicación de la metodología para obtener mapas de riesgo por bajas temperaturas y nevadas en la Comunidad de Raíces, Estado de México. *Secretaría de Gobernación*, 1:1-7.
- Matteucci, S. D. & Colma, A. (1982). Metodología para el Estudio de la Vegetación. OEA. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- Mayfield, M. H. & Steinmann, V. W. (2010). EUPHORBIA SPELLENBERGIANA (EUPHORBIACEAE), A NEW SPECIES FROM MEXICO. *Acta Botánica Mexicana*, 90:43-50.
- Mays, F. J. (2004). Fijación biológica del nitrógeno. *UDO Agrícola*, 1:1-20.

- McVaugh, R. (1987). *Lupinus*. In: W. Anderson (Ed.). *Flora Novo-Galiciana. Leguminosae*. The University of Michigan Press, 580-599.
- Mejía, A., Franco-Maass, S., Endara, A. R. & Ávila, V. (2018). Caracterización del sotobosque en bosques densos de pino y oyamel en el Nevado de Toluca, México. *Madera y Bosques*, 24:1-15.
- Miranda, K. M., Espey, M. G., & Wink, D. A. (2001). A rapid, simple spectrophotometric method for simultaneous detection of nitrate and nitrite. *Nitric oxide*, 5:62-71.
- Molau, U. & Alatalo, J. M. (1998). Responses of subarctic-alpine plant communities to simulated environmental change: biodiversity of bryophytes, lichens, and vascular plants. *Ambio*, 27:322-329.
- Montaña, N. M. (2008). Efecto del carbono orgánico sobre la disponibilidad de fósforo y nitrógeno en el suelo de un ecosistema tropical estacional mexicano. (Tesis de doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Moore, B., & Allard, G. (2008). Los impactos del cambio climático en la sanidad forestal. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), Roma Italia.
- Moore, J. M., Klose, S., & Tabatabai, M. A. (2000). Soil microbial biomass carbon and nitrogen as affected by cropping systems. *Biology and fertility of soils*, 31:200-210.
- Ortega, R. & Palacios, J. (1995). Efecto del tiempo de remojo, cocción y lavado sobre el contenido de alcaloides y proteína en chocho (*Lupinus mutabilis* Sweet). (Tesis de ingeniería). Universidad Técnica de Ambato. Ambato, Ecuador.
- Ortega-Mata, A., Mendizábal, H. L., Alba, L. J. & Aparicio, R. A. (2003). Germinación y crecimiento inicial de *Pinus hartwegii* Lindl. De siete poblaciones del Estado de México. *Foresta Veracruzana*, 5:29-34.
- Pablo-Pérez, M., Lagunes-Espinoza, L., Lopez-Upton, J., Ramos-Juárez, J. & Aranda-Ibáñez, E. (2013). Morfometría, germinación y composición mineral de semillas del *Lupinus silvestres*. *Bioagro*, 25:101-108.

- Pardos, J. (2010). Los ecosistemas y el secuestro de carbono ante el calentamiento global. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA) y Ministerio de Ciencia e Innovación. Madrid, España.
- Patiño, F., De la Garza, P., Villagómez, Y., Talavera, I. & Camacho, F. (1983). Guía para la Recolección y Manejo de Semillas de Especies Forestales. Boletín Divulgativo No. 63. INIF - SF-SARH. México, D.F.
- Pauli, H., Gottfried, M. & Grabherr, G. (2003). Effects of climate change on the alpine and nival vegetation of the Alps. *Journal of Mountain Ecology*, 7:9-12.
- Pauro J. J., González, F., Gamarra, B. M., Pauro, J. R., Mamani, F. & Huerta, R. B. (2011). Plantas alimenticias, medicinales y biocidas de las comunidades de Muñani y Suatia, provincia de Lampa (Puno - Perú). *Ecología Aplicada*, 10:41-49.
- Perdomo, C., Barbazán, M. & Duran, J. (1994). Nitrógeno. Cátedra de Fertilidad. Facultad de Agronomía. Universidad de la Republica. Montevideo. Uruguay.
- Pérez, F. M. & Calvo, M. (2005). Uso de vegetación autóctona en restauración ambiental. In *Congreso Internacional de Medio Ambiente en Extremadura*, 1-19.
- Perry, J. (1991). *The Pines of México and Central America*. Timber Press Inc., Portland, Oregon, USA. 231 p.
- Peters, R. L. (1990). Effects of global warming on forests. *Forest Ecology and Management*, 35:13-33.
- Philippot, L. & Germon, J. (2005). Contribution of bacteria to initial input and cycling of nitrogen in soils. *In: Buscot, F. & Varmav A. (Eds.). Microorganisms in soils: roles in genesis and functions*. Soil Biology. Springer-Verlag, 1:59-176.
- Planchuelo, A. M. (1994). Wild lupin distribution and its implications as germplasm resources. *In: Neves J.M. & Beirao M. L. (Eds.). Advances in Lupin Research*. International Lupin Association, 65-69.

- Plitmann, U. (1981). Evolutionary history of the old world Lupines. *Taxon* 30:430-437.
- Porras-Saavedra, J., López-López, H., Soto-Simental, S., Dávila-Ortiz, G., Hernández-Fuentes, A., & Güemes-Vera, N. (2008). Evaluación Química y digestibilidad *in vitro* de *Lupinus ssp.* del Estado de Hidalgo (Mineral del Chico). V Congreso Internacional de Ingeniería Bioquímica CMIB. México.
- Prat, P., L. & Sánchez, R., B. (1973). Contribución al estudio de la técnica de Walkley y Black para la determinación de carbono orgánico de suelos.
- Radulovich, R. (2009). Método gravimétrico para determinar *in situ* la humedad volumétrica del suelo. *Agronomía costarricense*.
- Ramírez-Contreras, A. & Rodríguez-Trejo, D. A. (2009). Plantas nodriza en la reforestación con *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo*. 15:43-48
- Ravelo, A. C. & Planchuelo, A. M. (2003). Aptitud agroecológica de la pradera pampeana argentina para el cultivo del lupino blanco (*Lupinus albus* L.). *Agrisciencia*, 20:35-44.
- Ravelo, A. C. & Planchuelo, A. M. (2006). Evaluation of agroecological conditions for selected cultivars of white lupin (*Lupinus albus* L.) in Argentina. *In: Van Santen y G. D. Hill (eds). Where Old and New World Lupins Meet*, 9-14.
- Risser, P. G. (1993). Ecotones at local to regional scales from around the world. *Ecological Applications* 3:367-368.
- Rodas, A., Núñez, R., Espinosa, V., & Alcántar G. (2001). Asociación Lupino-Maíz en la nutrición fosfatada en un andosol. *Terra*, 19:141-154.
- Rodríguez, C. B., Servillano, F. G., & Subramaniam, P. (1984). La fijación del nitrógeno atmosférico. Una biotecnología en la producción agraria, Temas de divulgación. Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología.
- Rodríguez, D. (2001). Ecología del fuego en el ecosistema de *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 7:145-151.

- Rodríguez, D. A. & Sierra, A. (1992). Bosquejo histórico sobre diversos aspectos de los incendios forestales en México. *Ciencia Forestal en México* 72:115-174.
- Rojas-Merced, E., Valdez-Pérez, M., Mireles-Lezama, P., Reyes-Enríquez, A., & Pastor-Medrano, J. (2007). Estimación de la producción de agua superficial del parque nacional Nevado de Toluca, para el año 2006. *Quivera Revista De Estudios Territoriales*, 9:159-176.
- Rubio, M. (2010). Los pastizales del suelo de conservación de la delegación Magdalena Contreras, D.F. (Tesis de licenciatura). Universidad Nacional Autónoma De México. Los Reyes Iztacala, Estado de México.
- Ruiz M. A. & Sotelo, A. (2001). Chemical Composition, Nutritive Value, and Toxicology Evaluation of Mexican Wild *Lupins*. *Journal Agricultural Food Chemistry*, 49:5336-5339.
- Ruiz, A. (2001). Clima y cambio climático. *Ecosistemas*, 3:1-7.
- Ruiz-López, M. A., Rodríguez, M. R. & Navarro S. (2006). Evaluación químico-nutricional de *Lupinus exaltatus* Zucc., del Nevado de Colima, México, como fuente potencial de forraje. *Interciencia*, 31:758-761.
- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (2005). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y CONABIO, Michoacán, México.
- Sánchez-Jasso, J. M., Aguilar-Miguel, X., Medina-Castro, J. P., & Sierra-Domínguez, G. (2013). Riqueza específica de vertebrados en un bosque reforestado del Parque Nacional Nevado de Toluca, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84:360-373.
- Santi, C., Bogusz, D., & Franche, C. (2013). Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Annals of Botany*, 5:743-767.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) & CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) (2016). Programa de Manejo Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca, Ciudad de México, México.

- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2016). Programa de Manejo Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca. D.F. México.
- Shannon, C. E. & Weaver W. (1949). The mathematical theory of communication. University of Illinois Press. Urbana, IL, EEUU.
- Shedayi, A. A., Xu, M. & Naseer, I. (2016). Altitudinal gradients of soil and vegetation carbon and nitrogen in a high altitude nature reserve of Karakoram ranges. SpringerPlus, 5:1-14
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. Nature, 163:688-688.
- Sinclair, T. R. (1992). Mineral nutrition and plant growth response to climate change. Journal of Experimental Botany 43:1141-1146.
- Somarriba, E. (1999). Diversidad Shannon. Agroforestería en las Américas (CATIE), 6:23:72-74.
- Sousa, S. M. & Delgado A. (1998). Leguminosas mexicanas: fitogeografía, endemismo y orígenes. *In*: Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. & Fa, J. (Eds.). Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México, 449-500.
- Stewart, G. R. (1991). The comparative ecophysiology of plant nitrogen metabolism. *In*: Porter, J. R. & Lawlor D. W. (Eds.). Plant grown Interactions with nutrition and Environment. Society for experimental biology, Cambridge, 7:81-91.
- Swift, M. J., Heal, O. W. & Anderson, J. M. (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell Scientific Publications. Witham, Essex, UK.
- Temprano, F. J., Santamaría, C., Daza, A., Leidi, E. O., & Rodríguez-Navarro, D. N. (1997). Tolerancia simbiótica a nitrato de distintas leguminosas.
- Tilak, K. V. B. R., Ranganayaki, N., Pal, K. K., De, R., Saxena, A. K., Nautiyal, C. S., ... & Johri, B. N. (2005). Diversity of plant growth and soil health supporting bacteria. Current science, 136-150.

- Torres-Beltrán, C. & Vázquez-Selem, L., (2013). Análisis de los cambios del límite superior del Bosque en el volcán Iztaccíhuatl, Memorias del 3er Congreso Nacional de Investigación en Cambio Climático, México.
- Tranquillini, W. (1964). The physiology of plants at high altitudes. *Plant Physiology* 15:345-362.
- Troncoso, P. A., Pérez, C. A., Larrain, J. & Ardiles, V. (2013). Desarrollo de la fijación simbiótica de nitrógeno en una cronosecuencia primaria en la Isla Santa Inés, Región Magallanes, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86:345-355.
- Turner, B. L. (1995). A new species of *Lupinus* (Fabaceae) from Oaxaca, Mexico: a shrub or tree mostly three to eight meters high. *Phytologia* 79:102-107.
- Unkovich, M. J., Pate, J. S., & Sanford, P. (1997). Nitrogen fixation by annual legumes in Australian Mediterranean agriculture. *Australian Journal of Agricultural Research*, 48:267-293.
- Urzua, H. (2005). Beneficios de la fijación simbiótica de nitrógeno en Chile. *Ciencia en Investigación Agraria*, 32:133-150.
- USDA (United States Department of Agriculture). (2014). Soil Survey Staff. US-Environmental Protection Agency, Washinton.
- Valles, M., Cadisch, G., & Aluja, S. (2003). Comparación de metodologías de isotopos para evaluar fijación de nitrógeno atmosférico y su destino en suelos y plantas. *Agrociencia*, 37:117-128.
- Vance, E., Brookes, P. & Jenkinson, D. (1987). An extraction method for measuring soil microbial C. *Soil Biology and Biochemistry*, 196:703-707.
- Vargas, M. F. (1997). Parques Nacionales de México. Instituto Nacional de Ecología - SEMARNAP. Vol I: Zonas Centro, Occidente y Oriente. México.
- Vetaas, O. R. & Grytnes, J. A. (2002). Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology & Biogeography*, 11:291-301.

- Vilchis, M. I. (2006). Cartografía morfoedáfica escala 1:20,000; 7 estudios de caso en el volcán Nevado de Toluca, México. (Tesis de Licenciatura). Universidad Autónoma del Estado de México. México.
- Villers, L., García, L. & López, J. (1998). Evaluación de los bosques templados en México: una aplicación en el parque nacional Nevado de Toluca. *Investigaciones Geográficas* 36:7-21.
- Villers, R., L., & López, B., J. (1995). Evaluación del uso agrícola y forestal del suelo en la cuenca del río Temascaltepec, Nevado de Toluca, México. *Investigaciones geográficas*, 31:69-92.
- Walkley, A. & Black, I. (1934). An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37:29-37.
- Weil, R. R. & Magdoff, F. (2004). Significance of soil organic matter to soil quality and health. *In: Magdoff, F. & Weil, R. R. (Eds), Soil organic matter in sustainable agriculture*. Estados Unidos, CRC Press. 1-42.
- Whitford, W. (2002). *Ecology of desert systems*. Academic Press. London.
- Willard, H. H., Merrit, L. L. & Dean, J. A. (1974). *Instrumental methods of analysis*. 5th edition Van Nostrand.
- Wolko, B., Clements, J. C., Naganowska, B., Nelson, M. & Yang, H. (2011). *Lupinus*. *In: Cole, C. (Ed.) Wild crop relatives: Genomic and breeding resources: Legume crops and forages*. Springer Berlin, 153-206.
- Yáñez, L. (2004). Las principales familias de árboles en México, Universidad Autónoma Chapingo – División de Ciencias Forestales. Chapingo Estado de México. México.
- Zamora-Natera, J. & Terrazas, T. (2012). Anatomía foliar y del pecíolo de cuatro especies de *Lupinus* (Fabaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83:687-697.
- Zapata, I. (2015). Acumulación de materia seca y fijación biológica de Nitrógeno en diferentes especies del género *Lupinus* cultivadas en suelos de Zapopan, Jalisco. (Tesis de maestría). Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco.