

Pinus hartwegii Lindl. treeline ecotone: structure and altitudinal limits at Nevado de Toluca, Mexico

Ecotono del límite superior del bosque de *Pinus hartwegii* Lindl.: estructura y límites altitudinales en el Nevado de Toluca, México

Farid U. Alfaro-Ramírez¹; José T. Arredondo-Moreno²;
Marlín Pérez-Suárez^{1*}; Ángel R. Endara-Agramont^{1,2}

¹Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR). Carretera Toluca-Ixtlahuaca km 15.5, El Cerrillo Piedras Blancas. C. P. 50295. Toluca de Lerdo, Estado de México, México.

²Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, División de Ciencias Ambientales. Camino a la Presa de San José núm. 2055 Lomas 4a. C. P. 78216. San Luis Potosí, S. L. P., México.

*Corresponding author: marpersua@gmail.com, tel.: 52+ (722) 296 5552.

Abstract

Introduction: Treeline ecotone complexity might function as a barrier to altitudinal migration of *Pinus hartwegii* Lindl.

Objectives: *P. hartwegii* forest structure was characterized through its treeline ecotone at Nevado de Toluca; in addition, possible changes in altitudinal limits over the last 25 years were determined.

Materials and methods: Height and diameter at breast height (DBH) of each tree were determined, as well as natural forest regeneration and tree density. Altitudinal limits were determined on satellite images from 1989 and 2014 using the moving split window method.

Results and discussion: Tree density fell between 8 and 70 % across altitudinal gradient. Altitudinal limits (3,980-4,130 m) did not show significant differences ($P = 0.07$) between two evaluated years. The *P. hartwegii* ecotone displays a diffuse form, regulated by growth limitations. This implies that the forest might modify its altitudinal distribution based on environmental changes, according to its ecological amplitude and how fast new individuals can become established at higher altitudes.

Conclusion: Long-term monitoring is important to know if *P. hartwegii* is actually capable of migrating altitudinally as a result of increased environmental temperature.

Keywords: High mountain, diameter classes, dendrometry, altitudinal gradient, forest patches, transition zone.

Resumen

Introducción: La complejidad del ecotono del límite superior del bosque de *Pinus hartwegii* puede funcionar como una barrera para la migración altitudinal.

Objetivos: La estructura del bosque de *P. hartwegii* se caracterizó a través del ecotono de su límite superior en el Nevado de Toluca; además, se determinaron los posibles cambios en los límites altitudinales en los últimos 25 años.

Materiales y métodos: Se determinaron la densidad arbórea, altura y diámetro normal de cada árbol, y la regeneración natural del bosque. Los límites altitudinales se determinaron mediante el método de la ventana móvil en imágenes de satélite de 1989 y 2014.

Resultados y discusión: La densidad del arbolado se redujo entre 8 y 70 % en el gradiente altitudinal. Los límites altitudinales (3,980-4,130 m) no presentaron diferencias significativas ($P = 0.07$) entre los años evaluados. El ecotono es de forma difusa, regulado por limitaciones al crecimiento. Esto implica que el bosque modificará su distribución altitudinal en función de los cambios ambientales, de acuerdo con su amplitud ecológica y la rapidez con que puedan establecerse nuevos individuos a mayores altitudes.

Conclusión: Es importante establecer monitoreos, a largo plazo, para saber si la especie es realmente capaz de migrar altitudinalmente como resultado del incremento de temperatura ambiental.

Palabras clave: Alta montaña, clases diamétricas, dendrometría, gradiente altitudinal, parches de bosque, zona de transición.

Introduction

Treeline ecotones represent the highest point at which an arboreal stratum can be found (Körner, 1998; Lutz, Larson, Freund, Swanson, & Bible, 2013); they are conspicuous zones of transition between forest ecosystems and peatlands, high moorland or alpine grasslands (Camarero & Gutiérrez, 2004; Körner, 1998). Since extreme low temperatures are the main regulator of physiological and ecological processes of trees at high altitudes (Tranquillini, 1964), these ecotones are considered highly sensitive to climate change (Holtmeier & Broll, 2005; Körner, 1998). In this context, the presence of trees of various species (e. g., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus uncinata* Raymond ex A. DC., *P. hartwegii* Lindl.) above their altitudinal limits (enclaves) is associated with their need to find similar environmental conditions to their original niche (Camarero & Gutiérrez, 2004; Holtmeier & Broll, 2005; Jobbágy & Jackson, 2000). Therefore, altitudinal migration, in addition to adaptation and extinction, is one possible response of alpine vegetation to environmental temperature increase (Aitken, Yeaman, Holliday, Wang, & Curtis-McLane, 2008). This response will depend on species and the extent to which its distribution is controlled by temperature (Jobbágy & Jackson, 2000). However, if the ecotone is not able to migrate at the same rate as the species on an individual basis, the rate of movement will decrease and even migration will be inhibited in its entirety, so the complexity of the ecotone could function as a barrier to altitudinal migration (Lutz et al., 2013).

In general, the treeline ecotone presents additional stress conditions to those present in the forest core (Viveros-Viveros et al., 2009). Low temperatures reduce the activity of apical meristems and new tissue formation (Tranquillini, 1964), generating trees with structural deformation or *krummholz* (Camarero & Gutiérrez, 2004; Körner, 1998) or reducing seed production, germination and seedling survival (Coop & Givnish, 2008), which modifies the structure of treeline ecotones. In this respect, based on the dominant regulatory mechanism in the ecotone, Harsch and Bader (2011) classify treeline ecotones in four types: diffuse, abrupt, island and *krummholz*. Diffuse type, the most common of the four, is characterized by growth limitations (Harsch & Bader, 2011); the abrupt ecotones are formed due to an increase in seedling mortality, while dieback produces islands or groups of trees isolated from each other (Bader, Rietkerk, & Bregt, 2007; Harsch, Hulme, McGlone, & Duncan, 2009). Shape of the trees can also be altered due to the incidence of intense winds or snow presence on trees, producing *krummholz* (Körner, 1998). Therefore, tree height and density are key attributes to understand structure and processes that regulate establishment

Introducción

Los ecotonos del límite superior del bosque (LSB) delimitan el punto más alto en el cual puede encontrarse un estrato arbóreo (Körner, 1998; Lutz, Larson, Freund, Swanson, & Bible, 2013); son zonas conspicuas de transición entre ecosistemas boscosos y turberas, páramos de altura o pastizales alpinos (Camarero & Gutiérrez, 2004; Körner, 1998). Debido a que las bajas temperaturas extremas son el principal factor regulador de los procesos fisiológicos y ecológicos de los árboles en altitudes elevadas (Tranquillini, 1964), estos ecotonos se consideran altamente sensibles al cambio climático (Holtmeier & Broll, 2005; Körner, 1998). Bajo este contexto, la presencia de árboles de diversas especies (e. g., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus uncinata* Raymond ex A. DC., *P. hartwegii* Lindl.) por arriba de sus límites altitudinales (enclaves) se asocia a la necesidad de buscar condiciones ambientales semejantes a su nicho original (Camarero & Gutiérrez, 2004; Holtmeier & Broll, 2005; Jobbágy & Jackson, 2000). Por tanto, la migración altitudinal, además de la adaptación y extinción, es una de las posibles respuestas de la vegetación alpina al incremento de temperatura ambiental (Aitken, Yeaman, Holliday, Wang, & Curtis-McLane, 2008). La respuesta estará en función de la especie y de la magnitud en que su distribución esté controlada por la temperatura (Jobbágy & Jackson, 2000). No obstante, si el ecotono no es capaz de migrar a la misma velocidad que la especie en forma individual, la tasa de movimiento disminuirá e incluso la migración se inhibirá en su totalidad, por lo que la complejidad del ecotono podría funcionar como una barrera para la migración altitudinal (Lutz et al., 2013).

En general, el ecotono del LSB presenta condiciones de estrés adicionales a las que se presentan en el núcleo del bosque (Viveros-Viveros et al., 2009). Las bajas temperaturas reducen la actividad de los meristemos apicales y la formación de tejido nuevo (Tranquillini, 1964), generando árboles con deformación estructural o *krummholz* (Camarero & Gutiérrez, 2004; Körner, 1998) o reduciendo la producción de semillas, la germinación y la supervivencia de plántulas (Coop & Givnish, 2008), lo cual modifica la estructura del ecotono del LSB. Al respecto, con base en el mecanismo regulador dominante en el ecotono, Harsch y Bader (2011) clasifican a los ecotonos del LSB en cuatro tipos: difusos, abruptos, islas y *krummholz*. El tipo difuso, el más común, se caracteriza por las limitaciones al crecimiento (Harsch & Bader, 2011); los ecotonos abruptos se forman debido al incremento en la mortalidad de plántulas; mientras que la muerte en retroceso produce islas o grupos de árboles aislados entre sí (Bader, Rietkerk, & Bregt, 2007; Harsch, Hulme, McGlone, & Duncan, 2009). La forma de los árboles también puede verse alterada debido a incidencia

in treeline ecotones (Bader et al., 2007), and the local factors that could limit altitudinal migration of forests, in the climate change context (Harsch & Bader, 2011).

Pinus hartwegii is the highest-altitude (2,800 to 4,200 m) pine species in the world (Perry, 1991). This species forms monospecific forests that form ecotones with high mountain grasslands (Challenger & Soberón, 2008); it presents great adaptation to extreme low temperatures down to $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Perry, 1991), supporting snowfall during the months of December to February (Challenger & Soberón, 2008). However, the adaptation of this species to low temperatures also makes it one of the most vulnerable to climate change (Ricker, Gutierrez-García, & Daly 2007).

In Mexico, changes in altitudinal distribution of *P. hartwegii* in Izta-Popo National Park (Beaman, 1962), Nevado de Toluca (Lauer, 1973) and Cofre de Perote (Iglesias & Tivo, 2006), associated with changes in local temperature, have been reported. However, such reports are focused on *P. hartwegii* as a species, without considering the structure, composition and dynamics of the ecotone as a whole (Harsch & Bader, 2011). Based on the above, it is important to know *P. hartwegii* structure through the transition zone to the alpine grassland established at higher altitude and under more adverse environmental conditions. Therefore, the objectives of the present study were to characterize the structure of *P. hartwegii* treeline ecotone at Nevado de Toluca and determine if any changes in its altitudinal limits occurred during the last 25 years. This study was conducted with the expectation that it could serve as a baseline to monitor potential effect of climate change on altitudinal distribution of *P. hartwegii*.

Materials and methods

Study area

The study was carried out in Nevado de Toluca Flora and Fauna Protection Area (APFF for its initials in Spanish) in the State of Mexico, between the Toluca and Tenango valleys (Figure 1). Study area is located between $18^{\circ} 51' - 19^{\circ} 19' \text{ NL}$ and $99^{\circ} 38' - 100^{\circ} 09' \text{ WL}$, with an altitudinal range between 3,000 and 4,680 m (Körner & Paulsen, 2004). The semicold-subhumid C(E) wig and cold E(T)Hwig climates predominate (García, 1990); mean annual temperature ranges between -2 and $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ and mean annual precipitation between 200 and 1,800 mm, with snowfall in the months of December to February (Challenger & Soberón, 2008). The dominant soil group is Andosol, with Phaeozem, Regosol, Cambisol and Leptosol groups occurring to a lesser extent (Körner & Paulsen, 2004). The main ecosystems are temperate forests consisting of species of *Abies*, *Pinus* and *Quercus*, located at an altitude of 3,000

de vientos intensos o la presencia de nieve sobre los árboles, produciendo *krummholz* (Körner, 1998). Por lo anterior, la altura y densidad de individuos son atributos clave para entender la estructura y procesos que regulan el establecimiento en el LSB (Bader et al., 2007), y los factores locales que podrían limitar la migración altitudinal de los bosques, bajo el contexto del cambio climático (Harsch & Bader, 2011).

Pinus hartwegii es la especie de pino que se distribuye a mayor altitud (2,800 a 4,200 m) en el mundo (Perry, 1991). Esta especie forma bosques monoespecíficos que forman ecotonos con el pastizal de alta montaña (Challenger & Soberón, 2008); presenta gran adaptación a temperaturas bajas extremas hasta de $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Perry, 1991), soportando la caída de nieve durante los meses de diciembre a febrero (Challenger & Soberón, 2008). No obstante, la adaptación de la especie a las bajas temperaturas la expone como una de las más vulnerables al cambio climático (Ricker, Gutierrez-García, & Daly 2007).

En México, se han reportado cambios en la distribución altitudinal de *P. hartwegii* en el Parque Nacional Izta-Popo (Beaman, 1962), Nevado de Toluca (Lauer, 1973) y Cofre de Perote (Iglesias & Tivo, 2006), asociados a cambios en la temperatura local. Sin embargo, tales reportes están enfocados en *P. hartwegii* como especie, sin considerar la estructura, composición y dinámica del ecotono en conjunto (Harsch & Bader, 2011). Con base en lo anterior, es importante conocer la estructura de *P. hartwegii* a través de la zona de transición hacia el pastizal alpino desarrollado a mayor altitud y bajo condiciones ambientales más adversas. Por lo tanto, los objetivos del presente trabajo fueron caracterizar la estructura del ecotono del LSB de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca y determinar si ocurrió algún cambio en los límites altitudinales durante los últimos 25 años. Esto, bajo la expectativa de que el estudio pueda servir como línea base para monitorear el efecto potencial del cambio climático sobre la distribución altitudinal de *P. hartwegii*.

Materiales y métodos

Área de estudio

El trabajo se realizó en el Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) Nevado de Toluca en el Estado de México, entre los valles de Toluca y Tenango (Figura 1). El área de estudio se localiza entre los $18^{\circ} 51' - 19^{\circ} 19' \text{ LN}$ y $99^{\circ} 38' - 100^{\circ} 09' \text{ LO}$, con un intervalo altitudinal entre 3,000 y 4,680 m (Körner & Paulsen, 2004). Predominan los climas semifrío-subhúmedo C(E)wig y frío E(T)Hwig (García, 1990); la temperatura media anual oscila entre los -2 y $7\text{ }^{\circ}\text{C}$; y la precipitación media anual, entre 200 y 1,800 mm con caída de nieve en los meses de diciembre

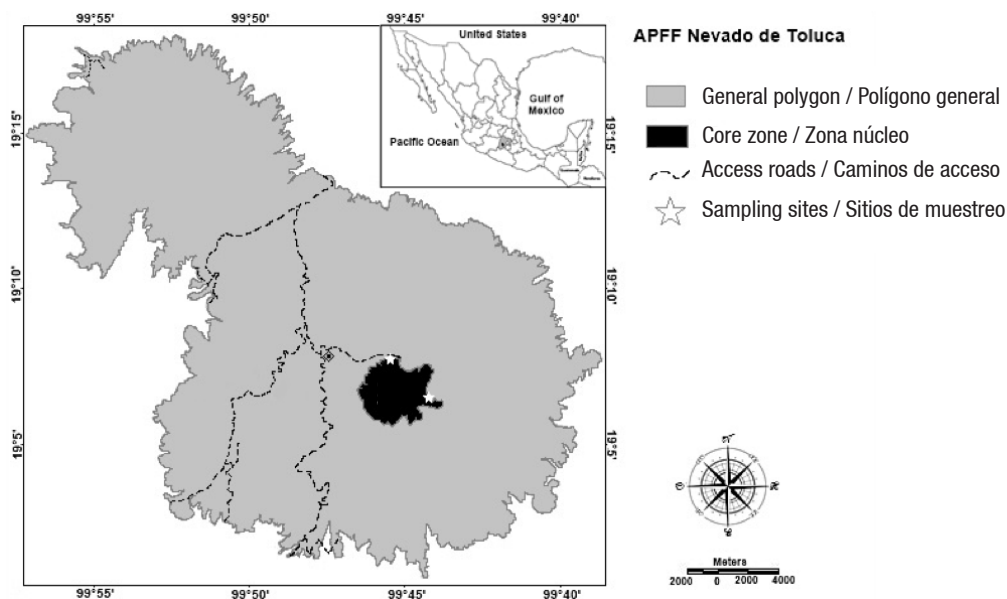


Figure 1. Nevado de Toluca Flora and Fauna Protection Area (APFF) and sampling sites for the characterization of the structure of *Pinus hartwegii* forest treeline ecotone.

Figura 1. Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) Nevado de Toluca y sitios de muestreo para la caracterización de la estructura del ecotono del límite superior del bosque de *Pinus hartwegii*.

to 4,100 m, and high mountain grassland composed of *Festuca* and *Calamagrostis*, at altitudes of 4,100 to 4,500 m (Calderón de Rzedowski & Rzedowski, 2005).

Species under study

Pinus hartwegii is a pine adapted to extreme low temperatures that is distributed on the tops of the highest mountains, from Nuevo León in northeastern Mexico to El Salvador (Calderón de Rzedowski & Rzedowski, 2005; Perry, 1991), at elevations of 3,000 to 4,200 m (Beaman, 1962; Lauer, 1973; Perry, 1991). Its natural distribution is discontinuous and restricted to high-elevation sites such as Nevado de Colima, Pico de Tancítaro, Nevado de Toluca, Ajusco, Popocatepetl, Iztaccíhuatl, Malinche and Pico de Orizaba, in the Trans-Mexican Volcanic Belt, where it constitutes the treeline (Calderón de Rzedowski & Rzedowski, 2005; Vera-Vilchis & Rodríguez-Trejo, 2007). This species is of great ecological importance due to its limited geographical distribution and its tolerance to extreme low temperatures, which can reach as low as -30 °C (Beaman, 1962; Perry, 1991).

Sampling design

In this study stratified-systematic sampling (Matteucci & Colma, 1982) was used. Treeline was taken as a starting point and five perpendicular transects of 220 m in length were established from there. Two transects were located in a northwest direction and three in an east-southeast direction with respect to the volcanic crater. Accessibility, state of treeline conservation and slope similarity were considered to establish transects.

a febrero (Challenger & Soberón, 2008). El grupo de suelo dominante es Andosol, presentándose en menor proporción los grupos Feozem, Regosol, Cambisol y Litosol (Körner & Paulsen, 2004). Los principales ecosistemas son el bosque templado de especies de los géneros *Abies*, *Pinus* y *Quercus*, situados a una altitud de 3,000 a 4,100 m; y el pastizal de alta montaña compuesto por los géneros *Festuca* y *Calamagrostis*, en altitudes de 4,100 a 4,500 m (Calderón de Rzedowski & Rzedowski, 2005).

Especie en estudio

Pinus hartwegii es un pino adaptado a temperaturas bajas extremas que se distribuye en las cimas de las montañas más altas, desde Nuevo León en el noreste de México hasta El Salvador (Calderón de Rzedowski & Rzedowski, 2005; Perry, 1991), en altitudes de 3,000 a 4,200 m (Beaman, 1962; Lauer, 1973; Perry, 1991). La distribución natural es discontinua y está restringida a sitios de gran altitud como el Nevado de Colima, el Pico de Tancítaro, Nevado de Toluca, Ajusco, Popocatepetl, Iztaccíhuatl, Malinche y Pico de Orizaba, en la Faja Volcánica Transmexicana, donde constituye el límite altitudinal de la vegetación arbórea (Calderón de Rzedowski & Rzedowski, 2005; Vera-Vilchis & Rodríguez-Trejo, 2007). La especie es de gran importancia ecológica debido a su distribución geográfica limitada y su tolerancia a bajas temperaturas, las cuales pueden alcanzar hasta los -30 °C (Beaman, 1962; Perry, 1991).

Diseño de muestreo

El muestreo fue de tipo estratificado-sistemático (Matteucci & Colma, 1982). La línea del LSB se tomó como

In each transect six plots of 20 m x 20 m were formed based on the model of Camarero and Fortin (2006); three plots were located below treeline (forest area) and three above it (grassland area), with a distance of 40 m between the center of two adjacent plots, as shown in Figure 2. Plots located at the same altitudinal level of a different transect were considered as repetitions in tree density calculations, while for the height and DBH (1.3 m above the ground) calculations, trees were considered individually.

punto de partida y a partir de ella se establecieron cinco transectos perpendiculares de 220 m de longitud. Dos transectos se ubicaron en dirección noroeste y tres en dirección este-sureste con respecto al cráter volcánico. En el establecimiento de los transectos se consideró la accesibilidad, estado de conservación de la línea del arbolado y similitud de la pendiente. En cada transecto se formaron seis parcelas de 20 m x 20 m con base en el modelo de transectos y parcelas de Camarero y Fortin (2006); tres parcelas se ubicaron por debajo de la línea

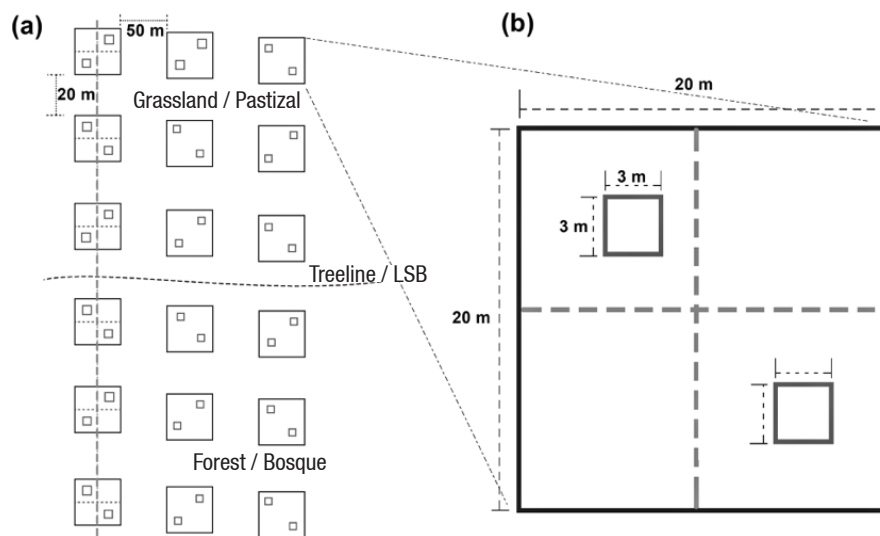


Figure 2. a) Sampling design in the ecotone formed by the *Pinus hartwegii* forest and the alpine pasture on Nevado de Toluca, b) Dimensions of the sampling plots.

Figura 2. a) Diseño de muestreo en el ecotono formado por el bosque de *Pinus hartwegii* y el pastizal alpino en el Nevado de Toluca, b) Dimensiones de las parcelas de muestreo. LSB: límite superior del bosque.

Structure of treeline ecotone of *P. hartwegii* forest

The structure of *P. hartwegii* treeline ecotone was characterized in the months of August to October 2014, by recording height and DBH of each tree in the plots (Cárdenas, Martínez, Bravo, Núñez, & Caballero, 2008) and tree density in the altitudinal gradient (3,980 to 4,120 m). Dimension of trees was compared by establishing diameter classes by altitudinal level and identifying the strata that make up the ecotone. The percentage of proportional reduction in tree density between altitudinal levels was calculated in order to identify the form presented by the Nevado de Toluca treeline ecotone, according to Harsch and Bader (2011) classification. Forest regeneration was evaluated by counting and calculating the density of seedlings and individuals less than 1.3 m in height and 10 cm in DBH.

Altitudinal delimitation of *P. hartwegii* treeline ecotone

Upper and lower altitudinal limits between which the transition zone of the *P. hartwegii* forest to alpine

forestal (área de bosque) y tres por arriba de la línea (área de pastizal), con una separación de 40 m entre el centro de dos parcelas adyacentes, como se ilustra en la Figura 2. Las parcelas ubicadas en un mismo nivel altitudinal de diferente transecto se consideraron como repeticiones en los cálculos de densidad del arbolado; mientras que para los cálculos de altura y diámetro normal (DN a 1.3 m de altura), los árboles se consideraron de manera individual.

Estructura del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii*

La estructura del ecotono del LSB de *P. hartwegii* se caracterizó en los meses de agosto a octubre de 2014, a través del registro dendrométrico de los árboles (altura y DN de cada individuo) en las parcelas (Cárdenas, Martínez, Bravo, Núñez, & Caballero, 2008) y de la densidad del arbolado en el gradiente altitudinal (3,980 a 4,120 m). La dimensión de los árboles se comparó estableciendo clases diamétricas por nivel altitudinal e identificando los estratos que componen el ecotono. El porcentaje de reducción proporcional de la densidad

grassland is distributed at Nevado de Toluca were determined by adapting the moving split window method of Camarero and Fortin (2006). This was done by taking as reference the pixels for the 2014 Landsat image, the spatial resolution of which was adjusted to 15 m by fusion with a panchromatic image of the same year. The tree density averages per pixel and the ecotone boundaries in the pixels that presented significant statistical differences were obtained with IDRISI Selva software (Clark Labs, 2012). These boundaries were corroborated by the supervised classification of 30 georeferenced points within the ecotone and 30 points in each cover that forms the transition zone (forest and high mountain grassland), which were obtained in the field with an altimeter GPS (Garmin brand, model V, USA). Altitudinal limits were extrapolated to the whole ecotone on Nevado de Toluca; based on the delimitation, an analysis of altitudinal changes was made to determine the modifications in altitudinal distribution of *P. hartwegii* treeline ecotone in the last 25 years. Two Landsat images were used, one from 1989 and the other from 2014, adjusted to 15 m resolution, which were compared through the IDRISI Selva's Land Change Modeler module (Clark Labs, 2012).

Statistical analysis

Tree height, DBH and individual density were used as the main factors in a one-way analysis of variance (ANOVA), followed by a Tukey's multiple comparison test. On the other hand, in order to establish the relationship between height and DBH of trees along the altitudinal gradient, a linear regression was applied for the following association of variables: height vs. DBH, height vs. altitude, DBH vs. altitude, height-DBH vs. altitude. The results of the ANOVA applied to the density of the trees were used to obtain the points in altitude between which the differences in density were statistically significant; these points were used as reference in the extrapolation of the altitudinal limits. All analyses were performed in JMP8 (Statistical Analysis System [SAS], 2008) with a confidence level of 95 %.

Results and discussion

Structure of *P. hartwegii* treeline ecotone

The *P. hartwegii* treeline ecotone of the Nevado de Toluca conforms to the diffuse form of the Harsch and Bader (2011) classification. This form describes the gradual reduction in tree height and density from the forest center to higher altitude.

The trees of *P. hartwegii* treeline ecotone ranged from 0.3 to 22.0 m in height with a mean of 3.88 m (SD = 4.5). Below the forest line (Bos1, Bos2 and Bos3), trees had an average height of 4.09 m (SD = 4.7), while above the line

del arbolado entre los niveles altitudinales se calculó con la finalidad de identificar la forma que presenta el ecotono del LSB del Nevado de Toluca, de acuerdo con la clasificación de Harsch y Bader (2011). La regeneración del bosque se evaluó mediante el conteo y cálculo de la densidad de plántulas e individuos menores de 1.3 m de altura y 10 cm de DN.

Delimitación altitudinal del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii*

Los límites altitudinales, inferior y superior, entre los que se distribuye la zona de transición del bosque de *P. hartwegii* a pastizal alpino en el Nevado de Toluca se determinaron mediante la adaptación del método de la ventana móvil de Camarero y Fortin (2006). Esto se llevó a cabo tomando como referencia los píxeles de la imagen correspondiente al año 2014, cuya resolución espacial fue ajustada a 15 m mediante fusión con una imagen pancromática del mismo año. Los promedios de densidad del arbolado por píxel y los bordes del ecotono en los píxeles que presentaron diferencias estadísticas significativas se obtuvieron con el programa IDRISI versión Selva (Clark Labs, 2012). Estos bordes se corroboraron mediante la clasificación supervisada de 30 puntos georreferenciados dentro del ecotono y 30 puntos en cada cobertura que conforma la zona de transición (bosque y pastizal de alta montaña), los cuales se obtuvieron en campo con ayuda de un GPS con altímetro (marca Garmin, modelo V, EUA). Los límites altitudinales se extrapolaron a todo el ecotono en el Nevado de Toluca; con base en la delimitación realizada, se hizo un análisis de cambios altitudinales para determinar las modificaciones en la distribución altitudinal del ecotono del LSB de *P. hartwegii* en los últimos 25 años. Para ello, se utilizaron dos imágenes Landsat, una de 1989 y otra de 2014, ajustadas a 15 m de resolución, que se compararon a través del módulo Land Change Modeler de IDRISI versión Selva (Clark Labs, 2012).

Análisis estadístico

La altura y DN de los árboles, y la densidad de individuos se utilizaron como factores principales en un análisis de varianza de una vía (ANOVA), seguido de una prueba de comparación múltiple de Tukey. Por otra parte, con la finalidad de establecer la relación entre la altura y el DN de los árboles a lo largo del gradiente altitudinal, se aplicó una regresión lineal para la siguiente asociación de variables: altura vs. DN, altura vs. altitud, DN vs. altitud, altura-DN vs. altitud. Los resultados del ANOVA aplicado a la densidad del arbolado se utilizaron para obtener los puntos en altitud entre los cuales, las diferencias en densidad fueron estadísticamente significativas; dichos puntos se utilizaron como referencia en la extrapolación de

(Pas4, Pas5 and Pas6) the mean was 2.2 m (SD = 1.4). Trees at 4,043 m (Bos1) recorded the highest and lowest height.

Regarding DBH, trees measured between 1.0 and 72.0 cm, with a mean of 11.82 cm (SD = 11.85). Figure 3 shows that the largest diameters were recorded in the trees of the Bos1 (4,043 m) and Bos2 (4,050 m) levels. Below the forest line (Bos1, Bos2 and Bos3), trees measured between 1.0 and 72.0 cm in DBH, with a mean of 12.05 cm (SD = 12.3), while above the line (Pas4, Pas5 and Pas6) they measured between 1.5 and 26.5 cm, with a mean of 9.96 cm (SD = 5.63).

Separation by diameter classes allowed identifying the height range of the regeneration trees (DBH \leq 10 cm), which was between 0.3 and 4.0 m; for juvenile and adult-size individuals (DBH > 10 cm), height ranged between 1.5 and 22 m. Both height ($r^2 = 0.144$, SE = 4.23) and DBH ($r^2 = 0.06$, SE = 11.39) presented significant negative relationships ($P = 0.0001$) with increased altitude.

los límites altitudinales. Todos los análisis se realizaron en JMP8 (Statistical Analysis System [SAS], 2008) con un nivel de confianza de 95 %.

Resultados y discusión

Estructura del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii*

El ecotono del LSB del bosque de *Pinus hartwegii* en el Nevado de Toluca se ajusta a la forma difusa de la clasificación propuesta por Harsch y Bader (2011). Dicha forma describe la reducción gradual de la altura y densidad de individuos conforme se alejan del centro del bosque y la altitud incrementa.

Los árboles del ecotono del LSB de *P. hartwegii* se encontraron en un rango de 0.3 a 22.0 m de altura con una media de 3.88 m (DE = 4.5). Por debajo de la línea forestal (Bos1, Bos2 y Bos3), los árboles tuvieron una altura media de 4.09 m (DE = 4.7); mientras que por

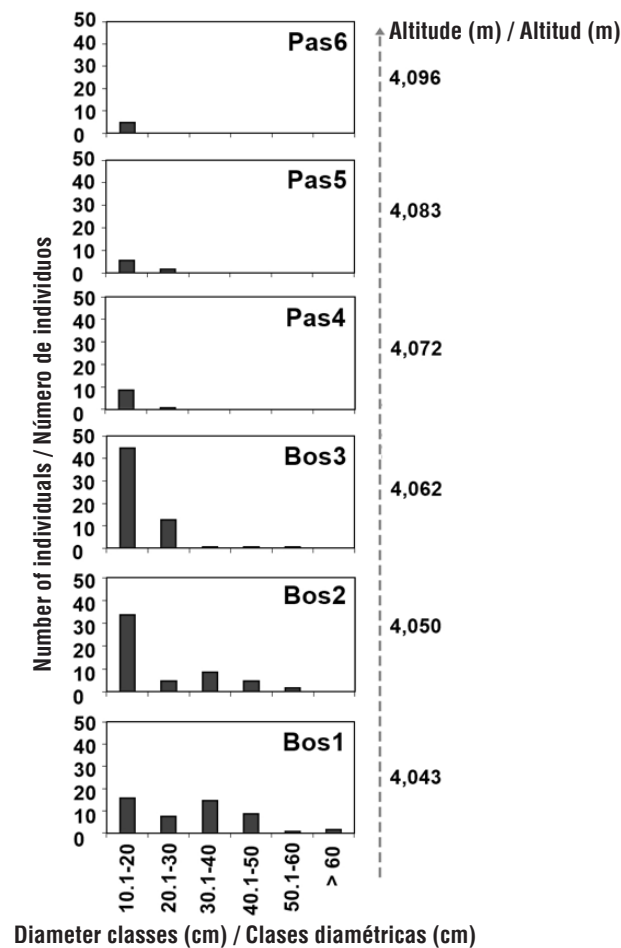


Figure 3. Number of *Pinus hartwegii* individuals per diameter classes in the altitudinal levels above (Pas4, Pas5 and Pas6) and below (Bos1, Bos2 and Bos3) the forest line.

Figura 3. Número de individuos de *Pinus hartwegii* por clases diamétricas en los niveles altitudinales por arriba (Pas4, Pas5 y Pas6) y por abajo (Bos1, Bos2 y Bos3) de la línea forestal.

According to Wong and Lertzman (2001), reduction in tree height and DBH along the altitudinal gradient does not necessarily imply a lower age in individuals. At high altitudes, the growth rate of *P. hartwegii* is lower due to limitations imposed by low temperatures (Tranquillini, 1964). At these sites, mature individuals (62 years old) can be found above 4,000 m with significantly smaller sizes compared to the forest core trees (Beaman, 1962); the great adaptation of this species to freezing temperatures also makes it vulnerable to changes in environmental temperature ranges, affecting growth. In this regard, Ricker et al. (2007) predict a 10.6 % reduction in growth rate of *P. hartwegii* associated with an increase of 0.6 °C in average environmental temperature in the next 100 years. In addition to the above, *P. hartwegii* can present a caespitose state during the first years; that is, its growth is reduced or practically zero, with this state being able to last up to seven years (González-Rosales & Rodríguez-Trejo, 2004). The above makes it even more difficult to determine the time of establishment and the relationship it might have with biotic and abiotic variables. Therefore, it is essential to develop and apply techniques to determine the precise age of individuals in the treeline ecotone and enclaves to elucidate the effect of increased environmental temperature on the altitudinal distribution of the species in question.

In terms of tree density, some authors (Holtmeier & Broll, 2005; Jobbágy & Jackson, 2000) point out that this variable has important effects on seed production and germination, as well as on the establishment and development of new individuals. According to Figure 4, along the treeline ecotone, tree density showed a gradual reduction

arriba de la línea (Pas4, Pas5 y Pas6), la media fue de 2.2 m (DE = 1.4). Los árboles presentes a 4,043 m (Bos1) registraron la mayor y menor altura.

Respecto al DN, los árboles midieron entre 1.0 y 72.0 cm, con una media de 11.82 cm (DE = 11.85). La Figura 3 muestra que los diámetros más grandes se registraron en los árboles de los niveles Bos1 (4,043 m) y Bos2 (4,050 m). Por debajo de la línea forestal (Bos1, Bos2 y Bos3), los árboles midieron entre 1.0 y 72.0 cm de DN, con una media de 12.05 cm (DE = 12.3); mientras que por arriba de la línea (Pas4, Pas5 y Pas6), midieron entre 1.5 y 26.5 cm, con una media de 9.96 cm (DE = 5.63).

La separación por clases diamétricas permitió la identificación del intervalo de altura de los árboles de regeneración (DN ≤ 10 cm), el cual se encontró entre 0.3 y 4.0 m; para individuos de porte juvenil y adulto (DN > 10 cm), la altura varió entre 1.5 y 22 m. Tanto la altura ($r^2 = 0.144$, EE = 4.23) como el DN ($r^2 = 0.06$, EE = 11.39) presentaron relaciones negativas significativas ($P = 0.0001$) con el incremento en altitud.

De acuerdo con Wong y Lertzman (2001), la reducción de la altura y DN de los árboles a lo largo del gradiente altitudinal, no implica necesariamente una menor edad en los individuos. En altitudes elevadas, la tasa de crecimiento de *P. hartwegii* se reduce debido a las limitaciones impuestas por las bajas temperaturas (Tranquillini, 1964). En estos sitios pueden encontrarse individuos maduros (62 años) por arriba de los 4,000 m con tallas significativamente menores en comparación con los árboles del núcleo del bosque (Beaman, 1962); la gran adaptación de la especie a temperaturas

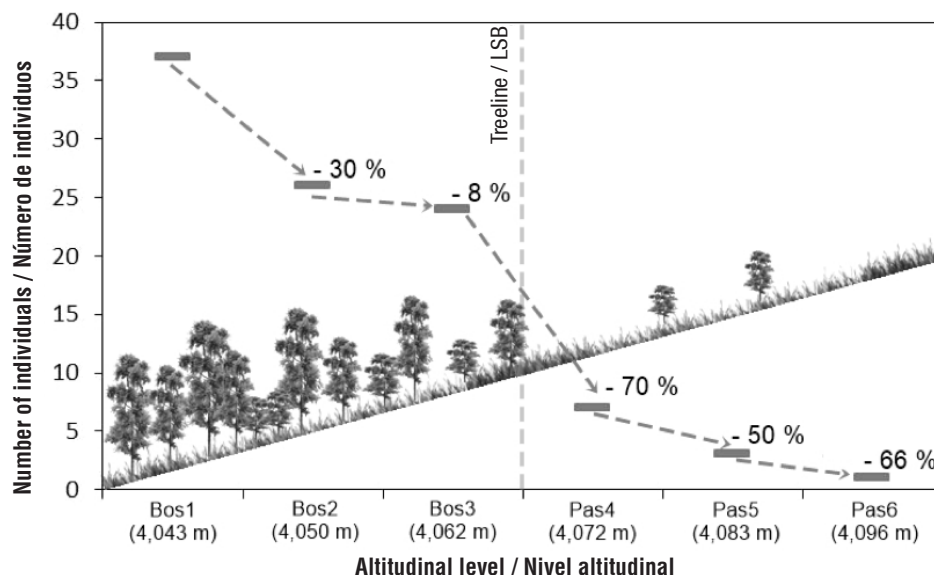


Figure 4. Proportional reduction in *Pinus hartwegii* tree density with respect to the immediately preceding altitudinal level.

Figura 4. Reducción proporcional de la densidad del arbolado de *Pinus hartwegii* con respecto al nivel altitudinal inmediato anterior. LSB: límite superior del bosque.

between 8 and 70 % in the altitudinal levels. On the other hand, Figure 5 shows that the highest density was recorded in the forest area; the Bos1 altitudinal level (4,043 m) had the highest average with 37 trees per plot (925 trees·ha⁻¹; SD = 37.3), while the Pas6 level (4,096 m) had the lowest density, being one tree per plot (25 trees·ha⁻¹). Based on this reduction along the altitudinal gradient, it can be said that the *P. hartwegii* treeline ecotone corresponds to the diffuse form of the Harsch and Bader (2011) classification, being relevant that the diffuse ecotones have recorded altitudinal advances with the greatest frequency at the global level (Harsch & Bader, 2011; Holtmeier & Broll, 2005; Körner, 1998). This confirms that environmental conditions limit the growth of *P. hartwegii* above 3,980 m, resulting in a well-defined treeline (Harsch & Bader, 2011).

congelantes, la hace al mismo tiempo vulnerable a los cambios en los rangos de temperatura ambiental, repercutiendo en el crecimiento. Al respecto, Ricker et al. (2007) predicen una reducción de 10.6 % en la tasa de crecimiento de *P. hartwegii* asociada al incremento de 0.6 °C en la temperatura media ambiental en los próximos 100 años. Aunado a lo anterior, *P. hartwegii* puede presentar un estado cespitoso durante los primeros años; es decir, su crecimiento es reducido o prácticamente nulo, pudiéndose prolongar hasta siete años (González-Rosales & Rodríguez-Trejo, 2004). Lo anterior dificulta aún más la determinación del momento de establecimiento y la relación que pudiese tener con las variables bióticas y abióticas. Por lo tanto, es imprescindible el desarrollo y la aplicación de técnicas que permitan determinar la edad precisa de

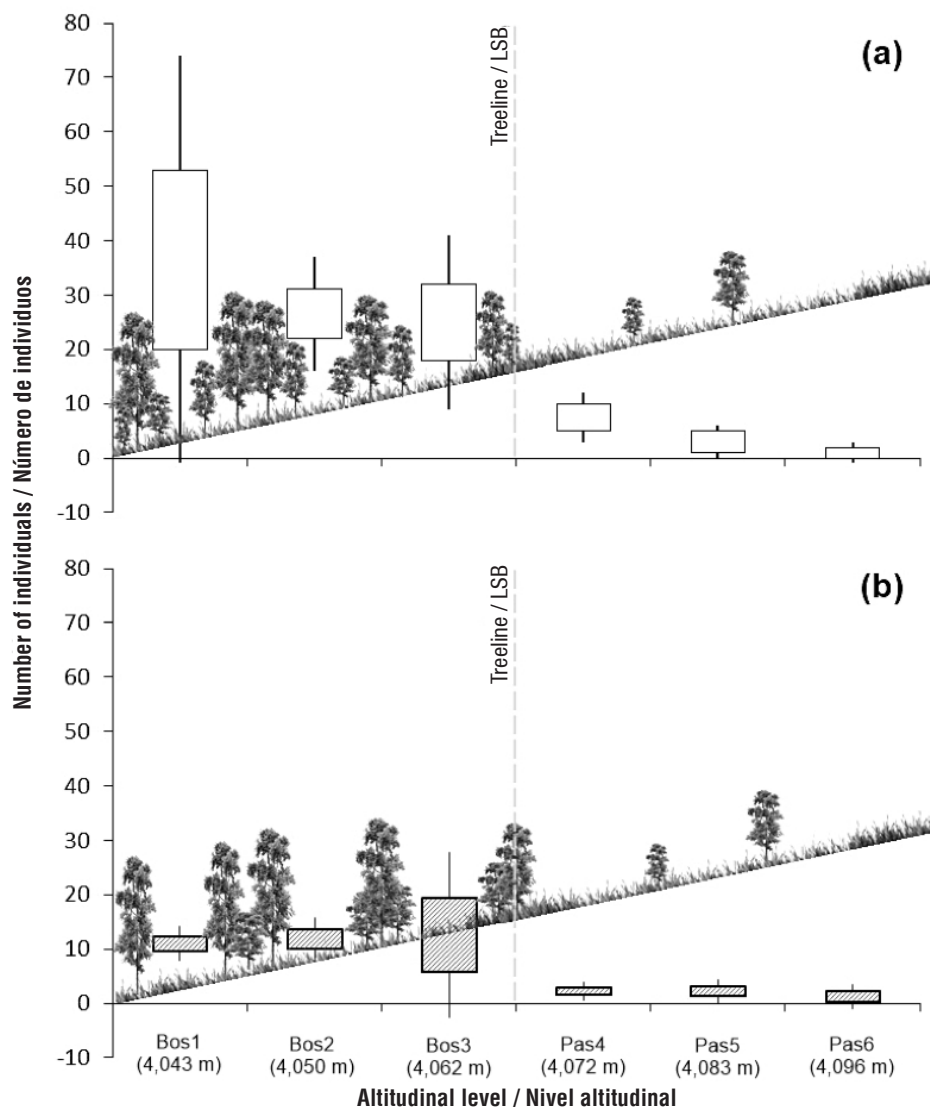


Figure 5. a) Total density of trees in the forest's treeline ecotone and b) density of trees larger than 10 cm in DBH and 1.3 m in height.

Figura 5. a) Densidad total de árboles en el ecotono del límite superior del bosque (LSB) y b) densidad de árboles mayores de 10 cm de diámetro normal y 1.3 m de altura.

A low density of adult-size individuals (300 to 700 trees·ha⁻¹) favors tree regeneration (Camarero & Gutiérrez, 2004) because the presence of other trees mitigates the effects of extreme low temperatures and increases microsite availability (Coop & Givnish, 2008). Low density also provides sufficient space for the establishment and development of new individuals (Viveros-Viveros et al., 2009); by contrast, with a density of more than 1,000 trees·ha⁻¹, development decreases considerably due to reduced survival capacity of the regeneration individuals (Vera-Vilchis & Rodríguez-Trejo, 2007). This is reflected in the presence of enclaves, which is considered an indicator of the altitudinal advance of *P. hartwegii*; however, it does not imply an advance of the forest itself, rather it represents the success of the more genetically resistant individuals, which were able to overcome the adverse conditions and find a favorable microsite for seedling establishment.

Under high mountain conditions, a higher density can even lower the soil temperature under the trees due to shading, reducing survival and development capacity of the root system and seedlings in general. In this regard, Körner and Paulsen (2004) reported that temperatures lower than 5 °C and higher than 12 °C reduce germination success and initial growth of *P. hartwegii* at Nevado de Toluca and Pico de Orizaba. Such a narrow optimal temperature range suggests that a minimal change in environmental temperature could significantly impact the population dynamics of the species. This demonstrates the need to know, in a more precise way, the effect of environmental conditions (temperature and soil characteristics) and the altitudinal gradient on the mechanisms that restrict the growth of *P. hartwegii* at the limit of its altitudinal distribution. This, in turn, will enable obtaining more precise predictions about the potential distribution of *P. hartwegii* in the long term and determining whether the species is actually able to migrate altitudinally as a result of increased environmental temperature.

Altitudinal delimitation of *P. hartwegii* treeline ecotone

Altitudinal limits of *P. hartwegii* treeline ecotone identified in the 1989 image were found in a range of 3,990 to 4,040 m as the lower limit and between 4,055 and 4,110 m as the upper limit. In 2014 images, the lower limit was identified between 3,980 and 4,090 m, and the upper between 4,030 and 4,130 m (Figure 6). These ranges are congruent with those reported 55 years ago by Beaman (1962) on Iztaccíhuatl (3,920 to 4,111 m) and Popocatepetl (3,753 to 4,076 m). These similarities show not only a behavior pattern of the species, but a convergence of conditions under which it is distributed and the effect of historical changes that environmental conditions have had on it (Jobbágy & Jackson, 2000; Körner & Paulsen, 2004). The

individuos en el ecotono del LSB y de enclaves, para dilucidar el efecto del incremento de la temperatura ambiental sobre la distribución altitudinal de la especie en cuestión.

En cuanto a la densidad del arbolado, algunos autores (Holtmeier & Broll, 2005; Jobbágy & Jackson, 2000) señalan que esta variable tiene efectos importantes en la producción y germinación de semillas, así como en el establecimiento y desarrollo de nuevos individuos. De acuerdo con la Figura 4, a lo largo del ecotono del LSB, la densidad del arbolado mostró una reducción gradual de entre 8 y 70 % en los niveles altitudinales. Por otra parte, en la Figura 5 se observa que la mayor densidad se registró en el área de bosque; el nivel altitudinal Bos1 (4,043 m) tuvo el mayor promedio con 37 árboles por parcela (925 árboles·ha⁻¹; DE = 37.3), mientras que el nivel Pas6 (4,096 m) tuvo la menor densidad, siendo de un árbol por parcela (25 árboles·ha⁻¹). Con base en dicha reducción a lo largo del gradiente altitudinal, se puede afirmar que el ecotono del LSB de *P. hartwegii* corresponde a la forma difusa de la clasificación de Harsch y Bader (2011), siendo relevante que los ecotonos difusos han registrado avances altitudinales con mayor frecuencia a nivel global (Harsch & Bader, 2011; Holtmeier & Broll, 2005; Körner, 1998). Lo anterior confirma que las condiciones ambientales limitan el crecimiento de *P. hartwegii* sobre los 3,980 m, formando una línea de árboles bien definida (Harsch & Bader, 2011).

Una baja densidad de individuos de porte adulto (300 a 700 árboles·ha⁻¹) favorece la regeneración arbórea (Camarero & Gutiérrez, 2004), debido a que la presencia de otros árboles mitiga los efectos de las bajas temperaturas extremas e incrementa la disponibilidad de micrositos (Coop & Givnish, 2008). La baja densidad también proporciona espacio suficiente para el establecimiento y desarrollo de nuevos individuos (Viveros-Viveros et al., 2009); en contraste, con una densidad mayor de 1,000 árboles·ha⁻¹, el desarrollo disminuye considerablemente a causa de la reducida capacidad de supervivencia de los individuos de regeneración (Vera-Vilchis & Rodríguez-Trejo, 2007). Esto se refleja en la presencia de enclaves, la cual se considera indicador del avance altitudinal de *P. hartwegii*; sin embargo, no implica un avance del bosque en sí, más bien representa el éxito de los individuos genéticamente más resistentes, capaces de sobreponerse a las condiciones adversas y que encontraron un micrositio favorable para el establecimiento de plántulas.

Bajo las condiciones de la alta montaña, una mayor densidad puede incluso disminuir la temperatura del suelo bajo los árboles por el sombreado, reduciendo la capacidad de supervivencia y desarrollo del sistema radical y de las plántulas en general. Al respecto, Körner y Paulsen (2004) reportaron que temperaturas

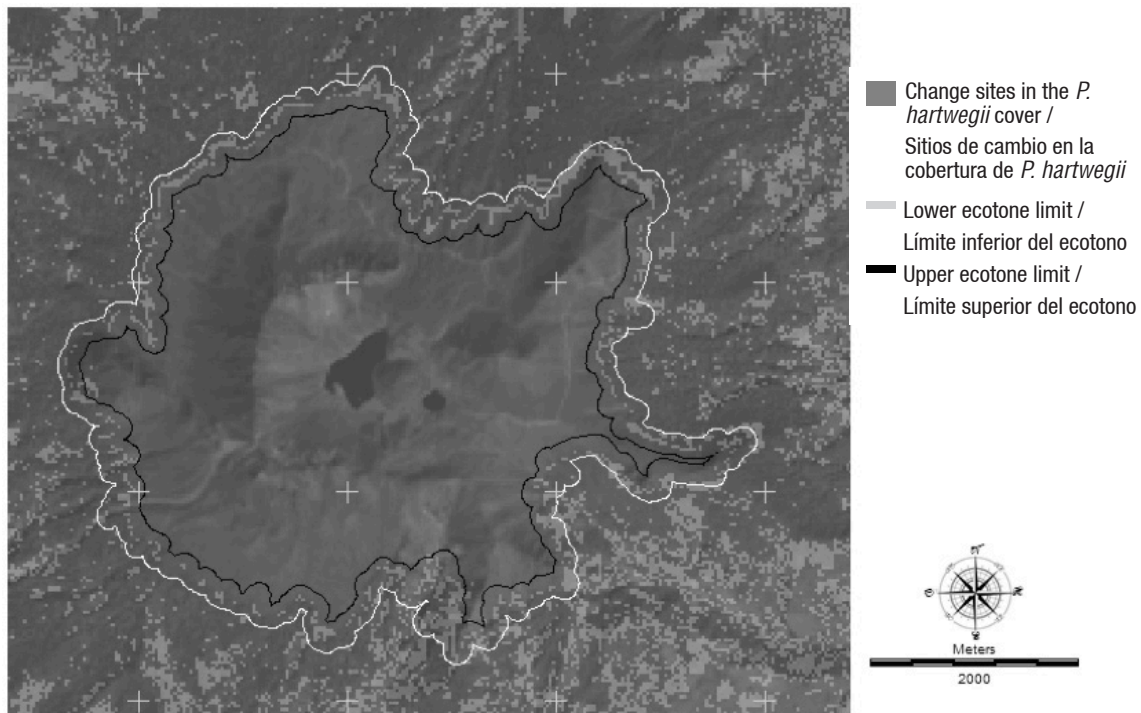


Figure 6. Altitudinal limits of the treeline ecotone of the Nevado de Toluca forest in 2014.

Figura 6. Límites altitudinales del ecotono del límite superior del bosque del Nevado de Toluca en el año 2014.

upper limit identified for 2014 was 20 m higher than in 1989; however, no significant differences ($P = 0.07$) were found between two sampled years. No significant differences ($P = 0.11$) were found in the treeline altitude between the northwest and east-southeast exposures sampled in the field; the northern volcanic cone face recorded the highest altitudinal variation of treeline ecotone (Figure 6). The upward shift on the north face was between 25 and 60 linear meters, equivalent to an average increase of 6.5 m in altitude ($SD = 4.5$) on the upper boundary of treeline ecotone. On the other hand, the south side showed no visible changes in altitudinal distribution of the ecotone with the images used. It is important to consider that the growth rates of arboreal life forms, particularly when they develop in high-mountain altitudinal limits, are extremely slow. Therefore, the monitoring of species and their long-term altitudinal distribution, both in the ecotone and enclaves located above the transition zone, is fundamental to determine if there are regeneration processes associated with the maintenance of the ecotone, that is, if it is a stable or dynamic ecotone with constant ascents and descents (Harsch et al., 2009; Harsch & Bader, 2011).

Conclusions

At global level, the diffuse form in ecotones is considered the most frequent, with limitations on tree growth being dominant. The diffuse form of the *P. hartwegii* treeline ecotone reflects adverse conditions to which it is

inferiores a 5 °C y superiores a 12 °C reducen el éxito de germinación y crecimiento inicial de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca y Pico de Orizaba. El rango tan estrecho de temperatura óptima sugiere que un cambio mínimo de temperatura ambiental podría impactar significativamente la dinámica poblacional de la especie. Esto pone de manifiesto la necesidad de conocer, de manera más precisa, el efecto de las condiciones ambientales (temperatura y características del suelo) y del gradiente altitudinal sobre los mecanismos que restringen el crecimiento de *P. hartwegii* en el límite de su distribución altitudinal. Lo anterior con la finalidad de obtener predicciones más puntuales sobre la distribución potencial de *P. hartwegii* a largo plazo y saber si la especie es realmente capaz de migrar altitudinalmente como resultado del incremento de temperatura ambiental.

Delimitación altitudinal del ecotono del límite superior del bosque de *P. hartwegii*

Los límites altitudinales del ecotono del LSB de *P. hartwegii* identificados en la imagen de 1989 se encontraron en un rango de 3,990 a 4,040 m como límite inferior y entre 4,055 y 4,110 m como límite superior. En las imágenes de 2014, el límite inferior se identificó entre 3,980 y 4,090 m, y el superior entre 4,030 y 4,130 m (Figura 6). Estos rangos son congruentes con los reportados hace 55 años por Beaman (1962) en el Iztaccíhuatl (3,920 a 4,111 m) y Popocatepetl (3,753 a 4,076 m). Dichas similitudes evidencian no solo un patrón

subjected. Considering that this type of ecotone can have constant altitudinal ascent and descent dynamics, this study provides a baseline for later comparisons. Since no differences were found in altitudinal distribution of the *P. hartwegii* ecotone between the periods evaluated, it is important to establish long-term monitoring to determine the dynamics of the species, and to know if it is actually able to migrate altitudinally as a result of an increase in environmental temperature. This would allow, at the time, the application of efficient adaptive management techniques.

Acknowledgements

The authors thank CONACYT for the scholarship granted to Farid U. Alfaro Ramírez to study a Master's Degree in Agricultural Sciences and Natural Resources, and CEPANAF for assistance provided at the Nevado de Toluca APFF for the study. The present research work was funded by the following two projects: UAEMEX3770/2014/CID and CONACYT Basic Science No. 219696.

End of English version

References / Referencias

- 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. doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x
- Bader, M. Y., Rietkerk, M., & Bregt, A. K. (2007). Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39, 353–364. doi:10.1657/1523-0430(06-055) [BADER]2.0.CO;2
- Beaman, J. H. (1962). The timberlines of Iztaccíhuatl and Popocatepetl, Mexico. *Ecology*, 43, 377–385. doi:10.2307/1933367
- Calderón de Rzedowski, G. & Rzedowski, J. (2005). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Michoacán, México: INECOL-CONABIO.
- Camarero, J. J., & Fortin, M. J. (2006). Detección cuantitativa de fronteras ecológicas y ecotonos. *Ecosistemas*, 15, 77–88. Retrieved from <http://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/164>
- Camarero, J. J., & Gutiérrez, E. (2004). Pace and pattern of recent treeline dynamics: Response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change*, 63, 181–200. doi: 10.1023/B:CLIM.0000018507.71343.46
- Cárdenas, D. I., Martínez, V. M. M., Bravo, I. J. A., Núñez, B. A., & Caballero, G. R. (2008). *Manejemos el bosque*. La Habana, Cuba: ACTAF.

de comportamiento de la especie, sino una convergencia de las condiciones en las que se distribuye y el efecto de los cambios históricos que las condiciones ambientales han tenido sobre ella (Jobbágy & Jackson, 2000; Körner & Paulsen, 2004). El límite superior identificado para 2014 fue superior hasta en 20 m en comparación con el de 1989; sin embargo, no se encontraron diferencias significativas ($P = 0.07$) entre los dos años muestreados. No se encontraron diferencias significativas ($P = 0.11$) en la altitud del LSB entre las exposiciones noroeste y este-sureste muestreadas en campo; la cara norte del cono volcánico registró la mayor variación altitudinal del ecotono del LSB (Figura 6). El rango de avance de la cara norte fue de entre 25 y 60 m lineales equivalentes a un incremento promedio de 6.5 m en altitud ($DE = 4.5$) en el borde superior del ecotono del LSB. Por su parte, el lado sur no presentó cambios visibles en la distribución altitudinal del ecotono con las imágenes utilizadas. Es importante considerar que las tasas de crecimiento de formas de vida arbórea, y particularmente, cuando se desarrollan en los límites altitudinales de la alta montaña, son sumamente lentas. Por lo anterior, el monitoreo de las especies y su distribución altitudinal, a largo plazo, tanto del ecotono como de los enclaves situados por arriba de la zona de transición, es fundamental para determinar si existen procesos de regeneración asociados al mantenimiento del ecotono; es decir, si se trata de un ecotono estable o dinámico con avances y retrocesos constantes (Harsch et al., 2009; Harsch & Bader, 2011).

Conclusiones

A nivel global, la forma difusa en ecotonos se considera la más frecuente, siendo dominantes las limitaciones al crecimiento de los árboles. La forma difusa del ecotono del LSB de *P. hartwegii* refleja las condiciones adversas a las que está sometida. Considerando que este tipo de ecotono puede presentar una dinámica de avance y retroceso altitudinal constante, el presente estudio brinda una línea base para comparaciones posteriores. Dado que no se encontraron diferencias en la distribución altitudinal del ecotono de *P. hartwegii* entre los periodos evaluados, es importante establecer monitoreos a largo plazo para evidenciar la dinámica de la especie, y saber si es realmente capaz de migrar altitudinalmente como resultado del incremento de temperatura ambiental. Esto permitiría, en su momento, la aplicación de técnicas eficientes de manejo adaptativo.

Agradecimientos

Los autores agradecen al CONACYT por la beca otorgada a Farid U. Alfaro Ramírez para la realización de la Maestría en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales, y a la CEPANAF por las facilidades otorgadas al interior del

- Challenger, A., & Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Eds.), *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp.87–108). México: CONABIO.
- Clark Labs. (2012). IDRISI Selva. Worcester, MA, USA: Clark University.
- Coop, J. D., & Givnish, T. J. (2008). Constraints on tree seedling establishment in montane grasslands of the Valles Caldera, New Mexico. *Ecology*, 89, 1101–1111. doi:10.1890/06-1333.1
- García, E. (1990). *Carta de climas, Atlas Nacional de México*. México: Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
- González-Rosales, A., & Rodríguez-Trejo, D. A. (2004). Efecto del chamuscado de copa en el crecimiento en diámetro de *Pinus hartwegii* Lindl. en el Distrito Federal, México. *Agrociencia*, 38, 537–544. Retrieved from <http://www.fire.uni-freiburg.de/GlobalNetworks/MesoAmerica/Research/Chamuscado-Dante.pdf>
- Harsch, M. A., & Bader, M. Y. (2011). Treeline form - a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 582–596. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00622.x
- Harsch, M. A., Hulme, P. E., McGlone, M. S., & Duncan, R. P. (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, 12, 1040–1049. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x
- Holtmeier, F. K., & Broll, G. (2005). Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 395–410. doi: 10.1111/j.1466-822x.2005.00168.x
- Iglesias, A. L. G., & Tivo, F. Y. (2006). Caracterización morfológica de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Ra Ximhai*, 2, 449–468. Retrieved from <http://www.revistas.unam.mx/index.php/rxm/article/view/6883>
- 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. doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00162.x
- Körner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115, 445–459. doi:10.1007/s004420050540
- Körner, C., & Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31, 713–732. doi: 10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x
- Lauer, W. (1973). The altitudinal belts of the vegetation in the central Mexican highlands and their climatic conditions. *Arctic and Alpine Research*, 5, A99–A113. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/1550159>
- APFF Nevado de Toluca para la realización del estudio. El presente trabajo de investigación fue financiado parcialmente por los proyectos UAEMEX3770/2014/CID y CONACYT Ciencia Básica núm. 219696.

Fin de la versión en español

- 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), e82784. doi: 10.1371/journal.pone.0082784
- Matteucci, S. D., & Colma, A. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Washington, DC, USA: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos-Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Retrieved from https://aprobioma.files.wordpress.com/2011/03/metod_para_el_estudio_de_la_vegetacion_archivo1.pdf
- Perry, J. P. Jr. (1991). *The pines of Mexico and Central America*. Portland, USA: Timber Press.
- Ricker, M., Gutiérrez-García, G., & Daly, D. C. (2007). Modeling long-term tree growth curves in response to warming climate: Test cases from a subtropical mountain forest and a tropical rainforest in México. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 977–989. doi:10.1139/X06-304
- Statistical Analysis System (SAS Institute Inc.). (2008). JMP 8.0, Statistical discovery from SAS. Cary, NC, USA: Author.
- Tranquillini, W. (1964). The physiology of plants at high altitudes. *Plant Physiology*, 15, 345–362. doi: 10.1146/annurev.pp.15.060164.002021
- Vera-Vilchis, V., & Rodríguez-Trejo, D. A. (2007). Survival and height increment of *Pinus hartwegii* two years after prescribed burns and experimental forest fires. *Agrociencia*, 41, 219–230. Retrieved from <http://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2007/feb-mar/art-9.pdf>
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., Ramírez-Valverde, G., & Santacruz-Varela, A. (2009). Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl.: Height growth, shoot phenology and cold damage in seedlings. *Forest Ecology and Management*, 257, 836–842. doi: 10.1016/j.foreco.2008.10.021
- Wong, C. M., & Lertzman, K. P. (2001). Errors in estimating tree age: Implications for studies of stand dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 1262–1271. doi: 10.1139/x01-060