



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA EL ESTADO DE MÉXICO



FACULTAD DE PLANEACIÓN URBANA Y REGIONAL

**“EFECTO DE LAS PLANTAS EN COJÍN SOBRE LA ACUMULACIÓN DE
MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO EN EL NEVADO DE TOLUCA”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADA EN CIENCIAS AMBIENTALES

PRESENTA:

MARÍA MERCEDES ROSAS SÁNCHEZ

DIRECTORAS DE TESIS

Dra. en C.A y R.N Julieta Gertrudis Estrada Flores

Dra. en C.A Marlín Pérez Suárez

Toluca de Lerdo, Estado de México; Marzo de 2017

**El secreto no es correr detrás de las mariposas, más bien, es cuidar el jardín
para que ellas solas vengan hacia ti...**

*Mario Quintana

Contenido

Índice de figuras	6
Índice de tablas	7
Resumen	8
Introducción	10
Antecedentes	14
a. Modificación del micrositio por acción de los cojines	14
b. Efecto de los cojines sobre la biodiversidad de plantas	15
c. Efecto de los cojines sobre la biodiversidad de fauna	15
d. Efecto de los cojines sobre la comunidad de microorganismos	16
Planteamiento del problema	18
Justificación	20
Relación del trabajo de investigación y las Ciencias Ambientales	21
Hipótesis	23
Objetivos	
Objetivo general	24
Objetivos específicos.....	24
CAPÍTULO 1: LOS ECOSISTEMAS DE MONTAÑA	
1.1. Descripción de la montaña	25
1.2. Alta montaña en México	27
1.3. El suelo de la alta montaña y su importancia para las plantas	29
1.4. Cojines: plantas adaptadas a la alta montaña.....	34
1.5. Incremento en la temperatura: amenaza para los ecosistemas alpinos	36
1.6. Especies pioneras en la sucesión ecológica	42
1.7. Interacción planta-planta y efecto nodriza	44
CAPÍTULO 2: DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	
2.1. Localización.....	48
2.2. Geomorfología y geología	49
2.3. Clima	50
2.4. Hidrología	51
2.5. Edafología	52
2.6. Fauna	53

2.7. Flora	54
CAPÍTULO 3: MATERIALES Y MÉTODOS	
3.1. Especie de estudio	56
3.2. Diseño de muestreo.....	58
3.3. Micrositios.....	60
3.3.1. Densidad de cojines de <i>Arenaria bryoides</i>	60
3.3.2. Mediciones <i>in situ</i>	60
3.3.3. Muestreo de suelo por micrositio.....	61
3.4. Análisis fisicoquímico del suelo	61
3.5. Determinación de propiedades químicas del suelo	62
3.5.1. Materia orgánica.....	62
3.5.2. Potencial de hidrógeno	63
3.5.3. Contenido de humedad.....	63
3.5.4. Densidad aparente.....	63
3.5.5. Textura.....	63
3.6. Análisis estadístico.....	64
CAPÍTULO 4: RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
4.1. Densidad de los cojines de <i>Arenaria bryoides</i>	66
4.2. Efecto del micrositio sobre las propiedades del suelo	67
4.2.1. Caracterización <i>in situ</i> de los micrositios.....	67
4.2.2. Propiedades químicas del suelo por micrositio	69
4.2.3. Propiedades físicas del suelo por micrositio.....	70
4.3. Efecto de la altitud sobre la comparación de micrositios	72
4.3.1. Caracterización <i>in situ</i> de los micrositios.....	72
4.3.2. Efecto del gradiente altitudinal sobre las propiedades fisicoquímicas de los micrositios de AB y SD	73
4.4. Efecto de la estacionalidad sobre los micrositios	77
4.4.1. Caracterización <i>in situ</i> de los micrositios.....	78
4.4.2. Efecto de la estacionalidad sobre las propiedades fisicoquímicas bajo AB y SD	78
4.5. Potencia de la prueba de <i>t-student</i>	82
4.6. Relación de las propiedades del suelo con la Materia Orgánica	82
CONCLUSIONES	86
RECOMENDACIONES	87
BIBLIOGRAFÍA	89

Índice de figuras

- Figura 1.** Ubicación del Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) Nevado de Toluca, donde se llevó a cabo el estudio de investigación 49
- Figura 2.** Planta de *Arenaria bryoides* Willd., en forma de montículo, resultado del efecto de su rizoide en la retención y acumulación de suelo en una matriz de suelo desnudo no consolidado. Inflorescencias de *A. bryoides*, así como el establecimiento de otras plantas dentro del cojín..... 56
- Figura 3.** Ubicación de los sitios de muestreo en cuanto a la exposición de cono volcánico del Nevado de Toluca y en la línea forestal con detalle de parcelas 59
- Figura 4.** Colecta de muestras y medición de la temperatura bajo los dos micrositos comparados en el presente estudio, plantas en cojín *Arenaria bryoides* (AB) y suelo desnudo (SD). 61

Índice de Tablas

Tabla 1. Número de individuos de <i>Arenaria bryoides</i> registrados en cada parcela y por cada 400 m ²	65
Tabla 2. Propiedades fisicoquímicas de las 54 muestras de suelo bajo <i>Arenaria bryoides</i> y 54 muestras de suelo desnudo	67
Tabla 3. Características químicas y físicas del suelo bajo <i>Arenaria bryoides</i> (AB) y suelo desnudo (SD) a través del gradiente altitudinal. A: 4,113 msnm, B: 4,120 msnm C: 4,132 msnm.	72
Tabla 4. Efecto de la estacionalidad sobre las propiedades fisicoquímicas del suelo bajo <i>Arenaria bryoides</i> (AB) y suelo desnudo (SD).	77
Tabla 5. Coeficientes de correlación de Pearson entre la MOS y otras propiedades fisicoquímicas del suelo en el micrositio de <i>Arenaria bryoides</i> (AB).....	81
Tabla 6. Coeficientes de correlación de Pearson entre la MOS y otras propiedades fisicoquímicas del suelo en el micrositio suelo desnudo (SD)	82

Resumen

Las plantas en cojín son una de las formas de vida mejor adaptadas a las condiciones de alta montaña a nivel mundial. Se ha comprobado que las plantas en cojín promueven la germinación y establecimiento de otras plantas dentro de sus copas. La acumulación de suelo bajo los cojines en forma de montículos, sugiere ser uno de los principales mecanismos de facilitación para las especies que se establecen dentro de estas plantas. Bajo el contexto de cambio climático, estos mecanismos podrían promover la potencial migración altitudinal de aquellas especies arbóreas que se encuentran en el límite superior de su distribución, y que son consideradas como las más sensibles al cambio climático, tal como *Pinus hartwegii* Lindl., el pino de las montañas mexicanas. El objetivo del presente estudio fue cuantificar la materia orgánica del suelo (MOS) acumulada bajo dos micrositios: plantas en cojín de la especie *Arenaria bryoides* Willd., (AB) y suelo desnudo (SD), a través de un gradiente altitudinal de 100 m en el Nevado de Toluca. Lo anterior se llevó a cabo durante dos temporadas (secas y lluvias). También fueron determinados otros parámetros de suelo como: pH, contenido de humedad, densidad aparente (DA), textura, y temperatura en cada micrositio mencionado. Los muestreos se llevaron a cabo en la exposición Sur-Sureste del cono volcánico, se establecieron tres transectos, con tres parcelas de 400 m² en cada uno de ellos. Cada parcela se ubicó a diferentes niveles altitudinales (A: 4,113 msnm; B: 4,120 msnm y C: 4,132 msnm), resultado de su distancia de la línea forestal formada por el bosque de *P. hartwegii*. En total se recolectaron 108 muestras de suelo a 15 cm de profundidad (54 de AB y 54 de SD). Como parte de los resultados obtenidos se encontró mayor acumulación de MOS en el suelo bajo AB 5.85 % (± 8.89) que en el micrositio SD con 4.35 % (± 13.60), contrario con el resto de las variables, en donde se encontró mayor acidez, humedad, DA y temperatura en SD. Respecto a la altitud, AB mostró un incremento del 0.28 % de MOS y 0.12 gcm⁻³ de DA con la altitud, mientras que el pH, la temperatura, humedad y textura no siguieron un patrón. En SD el contenido de MOS se redujo el 0.56 %, mientras la humedad se incrementó un 0.79 %, así como el pH y la DA se incrementaron a medida que aumento la altitud. Respecto a la estacionalidad, se encontró que en temporada de secas, AB tuvo un suelo con mayor MOS (5.90 \pm 12.25 %) y alta DA (0.96 \pm 0.09 gcm⁻³), mientras que en lluvias, aumentó la humedad. El SD, obtuvo en secas mayor MOS (18.39 \pm 6.30 %), DA (1.00 \pm 0.07 gcm⁻³) y un suelo más ácido, mientras que en lluvias mostró menor humedad (4.53 \pm 3.38 %). En general se encontraron suelos con textura Arenosa-Franco con porcentaje arena<limo<arcilla. La prueba de potencia a

post hoc, reveló que el muestreo no fue suficiente por lo que no se encontraron diferencias estadísticas por micrositio, ni por altitud ni estacionalidad. El *Coefficiente de Pearson* no mostró una correlación entre la MOS y las demás variables en ambos micrositios, pero para AB mostró una correlación positiva entre pH y la humedad mientras que en SD fue entre la DA y la temperatura, además se encontró una correlación negativa entre la DA y la humedad. Los resultados muestran que el micrositio establecido por AB es diferente, influye y modifica las características del sitio y aunque en términos estadísticos, no se encontraron diferencias, en términos biológicos los cambios en el micrositio y sobre las diferentes variables, pueden tener grandes implicaciones para el establecimiento y sobrevivencia de las especies. Lo anterior sugiere probar distintas profundidades para ver si esta influye, en mayor medida, en la modificación de las condiciones del micrositio y mayor aporte de MOS.

Palabras clave: *Alta montaña, propiedades del suelo, micrositios, gradiente altitudinal.*

Introducción

Los ecosistemas de alta montaña, localizados a altitudes por arriba de los 3,000 metros sobre el nivel del mar (msnm) (Anastacio-Martínez *et al.*, 2014), se caracterizan por una escasa cobertura vegetal debido a que el desarrollo de la vegetación es limitado por condiciones abióticas extremas como son: temperaturas congelantes, suelo poco desarrollado (bajo contenido de nutrientes y de materia orgánica) y periodos de crecimiento vegetal muy cortos (García, 2011; Körner, 1999, 2003). Por lo tanto, las especies presentes en estos ecosistemas son aquellas que han logrado evolucionar y adaptarse a tales condiciones, siendo el mejor ejemplo las plantas en cojín.

Las plantas en cojín, o cojines, son cúmulos generalmente circulares y compactos de hojas tupidas y pilosas (Rauh, 1940; citado en Ruthsatz *et al.*, 1978). Son de baja estatura, casi pegados al suelo, y cuentan con un sólo rizoide que se expande de forma clonal y que le sirve de anclaje. Se sabe que los cojines mantienen una temperatura mayor en la parte subterránea conservando mayor humedad, con lo que se favorece la formación de humus y el reciclaje de algunos nutrientes (Cavieres *et al.*, 1998). Además de lo anterior, los cojines regulan la velocidad del viento a través de la gran densidad de su copa, misma que les permite disminuir el efecto desecante del viento, la pérdida de calor por convección y la evapotranspiración (Loza *et al.*, 2015). En consecuencia, los cojines crean microhábitats menos adversos, tanto en la parte aérea como subterránea, que el ambiente externo en el que se ubican (Antonsson *et al.*, 2009; Pugnaire *et al.*, 2010). De esta manera, los cojines tienen un impacto significativo en el incremento de la riqueza y diversidad de la comunidad vegetal local (Pugnaire *et al.*, 2010) proporcionando microhábitats para otras plantas que prefieren habitar en el interior de los cojines (Díaz-Miguel *et al.*, 2014), así como para comunidades de bacterias, hongos y coleópteros que prefieren establecerse en el interior de los cojines que fuera de ellos (Godbold *et al.*, 2006; Molina-Montenegro *et al.*, 2006; Reid y Lortie, 2012). Por lo anterior en su conjunto, se considera a las plantas en cojín como

especies facilitadoras e ingenieras de los ecosistema de alta montaña (Badano y Cavieres, 2006; López y Orduño, 2008).

El extenso rizoide clonal de las plantas en cojín, particularmente, está en interacción constante y dinámica con la fauna edáfica (Bonkowski *et al.*, 2010). Los cojines, en comparación con el suelo desnudo, contienen mayor abundancia de biota microbiana; sin embargo, esta es menos variada que en el suelo desnudo. De acuerdo con Reháková *et al.* (2015) y Rodríguez-Echeverría *et al.* (2016), los cojines influyen en la textura y pH del suelo y a través de esto, en la estructura, diversidad y función de la comunidad bacteriana que habita en su parte subterránea. Lo anterior indica que la influencia de las plantas en cojín sobre el ecosistema de alta montaña, y particularmente en lo referente al establecimiento y sobrevivencia de otras plantas, podría estar directamente relacionada con su capacidad de retención de suelo y su impacto sobre el aporte de materia orgánica. En ese sentido, Kikvize *et al.*, 2015, mencionan que los cojines aportan mayor cantidad de materia orgánica que el suelo desnudo propiciando una fuerte relación entre la diversidad local y regional. La materia orgánica del suelo (MOS), promueve el desarrollo vegetal, a través del incremento en la disponibilidad de humedad y nutrientes, mejorando la estructura del suelo y manteniendo la energía calorífica del mismo, además de favorecer los procesos de germinación de las semillas (Kononova, 1966). Por tanto, la materia orgánica es una de las propiedades químicas más importantes para la calidad del suelo y particularmente para los suelos poco consolidados de la alta montaña en donde los procesos de descomposición y mineralización son sumamente lentos (Álvarez-Sánchez, 2001). Lo anterior aunado a los eventuales ciclos de hielo y deshielo que favorecen la penetración de frecuentes ondas de frío hacia las capas más profundas del suelo (Gómez *et al.*, 1998). Los ciclos repetidos de hielo y deshielo en la alta montaña, involucran la formación de una capa de escarcha que cubre los suelos y que conforme se va derritiendo va liberando agua y nutrientes, a la par que provoca la erosión del suelo (de las Heras *et al.*, 2003). Por otra parte, estos cambios bruscos de temperatura, provocan la mortalidad de las plántulas y acortan los periodos de crecimiento por la gelifracción (fragmentación angular de la roca; Tarbuck *et al.*, 2005).

Bajo el contexto del cambio climático y el impacto estimado sobre la distribución altitudinal de especies vegetales (es decir, adaptación, extinción y migración; Abbott *et al.*, 1995); la presencia de especies pioneras, como los cojines (Badano *et al.*, 2002), se vuelve particularmente importante. Las plantas en cojín, a través de su capacidad de mejorar las condiciones del micrositio para la germinación y establecimiento de especies vegetales podría facilitar el proceso de colonización y migración de especies arbóreas que se encuentren en el límite de su distribución altitudinal. No obstante, es necesario ahondar en el conocimiento sobre el funcionamiento de los ecosistemas y del papel funcional de la plantas en cojín dentro de dicho ecosistema.

En México, las plantas en cojín se encuentran representadas por las especies *Arenaria bryoides*, *Arenaria paludicola*, *Arenaria reptans*, *Arenaria bourgaei*, *Arenaria lanuginosa*, *Arenaria lycopodioides* y *Arenaria oresbia* (Almeida-Leñero *et al.*, 2016). Estas se distribuyen principalmente en la cota altitudinal de los 3,860 a los 4,550 msnm, en el límite superior del bosque de *Pinus hartwegii* (única especie de pino que se distribuye a esa altitud a nivel mundial), y el inferior de las áreas periglaciares sin vegetación. De acuerdo con varios reportes (Alfaro-Ramírez *et al.*, 2015; García, 2013) esta especie conocida como el pino de las alturas, es una especie altamente sensible a los cambios en la temperatura ambiental, por lo que tiene un elevado potencial de migración hacia mayores altitudes más elevadas.

En el Nevado de Toluca, la cuarta montaña más alta de México (4,690 msnm), se ha reportado un incremento en los promedios anuales de la temperatura en los últimos 50 años, 1.5 °C para la temperatura máxima y 2.8 °C para la temperatura mínima (García, 2013). A estos cambios se ha adjudicado la presencia de árboles de *P. hartwegii* por arriba de su límite de distribución altitudinal, es decir, la migración de la especie hacia latitudes más altas como respuesta al cambio climático (García, 2013). Esto está basado en mediciones de la estructura forestal, y presencia o ausencia de regeneración en el ecosistema superior adyacente. Sin embargo, poco se ha enfocado en las características del suelo a lo largo del gradiente altitudinal como potencial receptor de una comunidad arbórea. Aunado al

papel que las especies pioneras, como las plantas en cojín, podrían tener en la facilitación de dicha migración. En el presente trabajo se pretende conocer si las plantas en cojín *Arenaria bryoides*, una especie registrada para el ecotono del límite superior del bosque de *Pinus hartwegii* en el Nevado de Toluca (Alfaro-Ramírez *et al.*, 2015) tienen la capacidad de acumular mayor cantidad de materia orgánica en comparación con el micrositio característico del suelo desnudo, ¿Cuál es su relación con otras características físicas y químicas del suelo? ¿Cuál es la dimensión de estas diferencias a lo largo del gradiente altitudinal impuesto por la zona de transición del bosque de *Pinus hartwegii* y el pastizal alpino? ¿Cómo modifica la estacionalidad las posibles diferencias entre *Arenaria bryoides* y suelo desnudo? Por tanto, el objetivo del presente estudio fue determinar la cantidad de materia orgánica del suelo acumulada en dos micrositios contrastantes: debajo de plantas en cojín *Arenaria bryoides* (AB) y suelo desnudo (SD).

Antecedentes

Las plantas en cojín son una forma de vida sumamente interesante con gran influencia sobre los procesos que tienen lugar en los ecosistemas de alta montaña, ya que son los que se han adaptado en mayor medida a las condiciones adversas que ésta representa. Se ha reportado, que los cojines tienen una influencia en distintos niveles de organización, y en diferentes grupos funcionales (plantas, bacterias, hongos, coleópteros, etc.). Sin embargo, los estudios al respecto, siguen siendo escasos y poco profundos, ya que la mayor parte han sido enfocados a la identificación de especies de cojines y no a la evaluación de su papel funcional en los ecosistemas de alta montaña. Menos aún hay estudios sobre la influencia de las plantas en cojín sobre la funcionalidad de los procesos subterráneos. En esta sección se presentan algunos de los estudios más relevantes realizados en torno a las plantas en cojín tanto a nivel mundial como en México.

a. Modificación del micrositio por acción de los cojines

Los cojines poseen características que reducen el estrés biótico de la alta montaña al que están expuestos (Körner, 2003). Su forma compacta y achaparrada modifica el hábitat donde se establecen, de tal manera que moderan la temperatura externa, tienen mayor contenido de humedad, disminuyen la evaporación y reducen el escurrimiento superficial del agua. Su densa copa regula la velocidad del viento y atrapa nutrientes que circulan en el aire (Badano y Cavieres, 2006). Su extenso rizoides y la formación de turba bajo el cojín, influyen en la formación y aporte de nutrientes, tal como reporta Benavides *et al.* (2013), quienes revelaron que la turba formada en el cojín *Distichia muscoides*, que crece entre 1 y 2 cm al año, acumula paulatinamente materia orgánica en el suelo bajo su copa. Estos factores promueven microhábitats apropiados para la germinación de las semillas, desarrollo de plántulas, acción de la comunidad microbiana y procesos fotosintéticos (Acuña-Rodríguez *et al.*, 2006; Cavieres *et al.*, 2007). En ese sentido, Molina-Montenegro *et al.* (2002), reportaron que el efecto de *Laretia acaulis* sobre la respuesta fisiológica y las modificaciones microclimáticas, aumentan la tasa fotosintética de las especies *Taraxacum officinale* y *Euphorbia collina* que crecen en el interior de

los cojines en comparación con las que lo hacen en espacios abiertos. Adicional a lo anterior, Pugnaire *et al.* (2010), encontraron que *Arenaria tetraquetra* presento mayor respiración en comparación con el suelo desnudo, y que esta última aumenta conforme se incrementa la altitud, por lo que la acción combinada de la fotosíntesis y la respiración promueve la producción de biomasa y la actividad de los microorganismos (Morgan *et al.*, 2006).

b. Efecto de los cojines sobre la biodiversidad de plantas

Cavieres *et al.* (1998), registraron la presencia de 40 especies creciendo sobre cojines de *Laretia acaulis*, demostrando que el efecto nodriza que fomenta esta especie, solo es aprovechable para aquellas especies que crecen con mayor frecuencia sobre los cojines que fuera de ellos. Lo anterior coincide con lo registrado por Molina-Montenegro *et al.* (2000), con el cojín *Azorella trifurcata*, el cual tuvo un efecto nodriza sobre 22 especies de plantas que lograron establecerse en el interior de ellos gracias a la modificación de las condiciones microclimáticas. Por su parte, Badano *et al.* (2002), estudiaron los efectos que genera la planta en cojín *Oreopolus glacialis* (*Rubiaceae*) sobre la riqueza y diversidad de especies, demostrando que el efecto nodriza de las plantas en cojín *Oreopolus glacialis* (*Rubiaceae*) no es ejercido sobre todas las especies presentes, a pesar, de que la riqueza y la abundancia de especies es mayor en el interior de los cojines que en el espacio externo. De manera similar, Antonsson *et al.* (2009), encontraron que la planta en cojín *Silene acaulis* también promueve el crecimiento de especies vegetales a través de las interacciones positivas y facilitadoras planta-planta, las cuales aumentan significativamente en el interior de los cojines. Sklenár (2009), mostró que la mayoría de las 32 especies encontradas prefieren crecer en el interior de los cojines *Azorella* y *Arenaria*, y sólo unas cuantas prefirieron establecerse y colonizar el suelo desprovisto de vegetación.

c. Efecto de los cojines sobre la biodiversidad de fauna

Coulson *et al.* (2003), reportaron que plantas en cojín de la especie *Luzula confusa*, *Dryas octopetala*, *Cassiope Tetragona*, *Polaris Salix*, *Silene acaulis* y *opposigifolia Saxifraga*, aumentan la densidad de ácaros colémbolos y microartrópodos mediante

la modificación de la temperatura y la humedad, siendo estos, los principales factores que determinan la salud de la edafofauna. Molina-Montenegro *et al.* (2006), demostraron que las especies en cojín: *Azorella monantha* y *Laretia acaulis* crean microhábitats con alta disponibilidad de agua y menos oscilaciones de temperatura que les permitieron ser refugios microclimáticos de dos especies de coleópteros alto andinos. Además, los cojines tienen un efecto positivo sobre la polinización, debido a que atraen los pocos polinizadores alpinos mediante su floración antes de tiempo y en la temporada sin nieve (Reid, 2011).

d. Efecto de los cojines sobre la comunidad de microorganismos

De acuerdo con Ciccazzo *et al.* (2014), en la alta montaña, las comunidades rizobacterianas, compuestas por acidobacterias y clostridios, prefieren seleccionar como hábitat a las especies pioneras y no al suelo desnudo con condiciones oligotróficas, es decir, suelo con bajo contenido de nutrientes y producción primaria limitada. Massaccesi *et al.* (2015), evidenciaron que la actividad microbiana asociada a plantas de la alta montaña de la especie *Helianthemum nummularium*, *Dryas octopetala* y *Silene acaulis*, es decisiva en la modificación de las propiedades del suelo y pueden influir en el crecimiento de las plantas. Otro ejemplo son los cojines de tipo *Thylacospermum ceasptosum*, cuya rizosfera contienen más comunidades bacterianas que el suelo desnudo, aunque estas sean menos diversas. Lo anterior sugiere que la textura y el pH del suelo son los factores primordiales en la estructura, función y diversidad de la comunidad bacteriana (Reháková *et al.*, 2015). Aunado a lo anterior, Rodríguez-Echeverría *et al.* (2016), revelaron que la mayor abundancia y actividad microbiana debajo de los cojines, corresponde a bacterias mayormente competitivas y redes más extensas de micorrizas, evidenciando un efecto positivo en la creación, crecimiento y reproducción de las plantas beneficiadas.

Estos estudios demuestran que las plantas en cojín son organismos fundamentales para los ecosistemas, ya que la modificación del microsítio (la moderación de la temperatura, regulación del viento, disminución de la pérdida de agua, etc.), influyen

sobre los niveles tróficos, el número y tipo de especies establecidas, así mismo, promueven la interacción planta-planta y planta-animal (Reid, 2011).

Planteamiento del problema

En las zonas de alta montaña con suelos jóvenes, poco consolidados, baja disponibilidad de nutrientes, cortos períodos de crecimiento y, escasa vegetación, la presencia de especies pioneras, como las plantas en cojín, es primordial para la formación del suelo; así como para el establecimiento y colonización por otras especies (McCook, 1994). Las plantas en cojín, son especies que han evolucionado de tal forma que han logrado adaptarse a las condiciones extremas de la alta montaña debido a su baja estatura y su forma compacta. Los cojines, son plantas con una copa densa compuesta por hojas tupidas y pilosas que permiten la generación de condiciones microclimáticas menos adversas que el ambiente circundante (Cavieres *et al.*, 1998). Su extenso rizoide clonal les sirve de anclaje y promueve una red para formar una matriz de suelo, que con el paso del tiempo forma montículos y una vez que el tejido se incorpora al suelo podría aportar materia orgánica y nutrientes (Loza *et al.*, 2015), sugiriendo que estos podrían ser los principales mecanismos a través de los cuales, podrían influir en el establecimiento y sobrevivencia de otras plantas en la alta montaña. La materia orgánica del suelo, posee la capacidad de almacenar energía calorífica, y por tanto, amortiguar las bajas temperaturas, así mismo, promueve un mayor contenido de humedad y de nutrientes disponibles para el crecimiento vegetal. Por lo que, una mayor cantidad de materia orgánica debajo de las plantas en cojín, promovería que éstas no solo fuesen un resguardo contra los fuertes vientos, y retenedoras de suelo, sino que promoverían la germinación, crecimiento y sobrevivencia de las plantas que se establecen en su interior. En el contexto de cambio climático global, estas podrían facilitar el proceso de colonización y por tanto la migración altitudinal de especies arbóreas como respuesta al cambio climático. Sin embargo, no se conocen a ciencia cierta los mecanismos a través de los cuales los cojines controlan tanto la estructura como el funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña y los estudios enfocados al efecto de los cojines sobre la calidad de los suelos de alta montaña. En México, aunque se cuenta con levantamientos sobre la presencia de estas formas de vida en las zonas de alta montaña, no existen datos sobre su influencia en las propiedades edáficas que constituyan un micrositio favorable para el

establecimiento de otras plantas, tampoco existen estudios relacionados con aspectos funcionales, como la acumulación de materia orgánica del suelo que propician estas formas de vida características de la alta montaña, los ecosistemas más sensibles a la modificación de la temperatura global y que podrían ser altamente impactados e incluso desaparecer.

Justificación

Bajo el contexto de sucesión ecológica y cambio climático, el suelo juega un papel fundamental mediante el soporte y la disponibilidad de recursos (agua y nutrimentos) para que las especies vegetales puedan germinar, establecerse y colonizar un espacio dado. Así, las plantas en cojín, a través de su influencia sobre las condiciones del micrositio, es decir, sobre la formación de materia orgánica del suelo y sobre otras propiedades físicas y químicas del suelo, podrían tener un elevado potencial para promover el establecimiento de otras plantas, así como la migración altitudinal de especies arbóreas. Aunado a ello, los cojines son importantes en sí mismos por su elevada capacidad adaptativa a las condiciones de estos ambientes, de tal manera que su conocimiento y presentación es importante. Sin embargo, aún se requieren más estudios para hacer predicciones precisas sobre la futura estructura y diversidad de los actuales pisos altitudinales, así como asegurar el éxito de estrategias de manejo adaptativo en la alta montaña. Por lo que la importancia de este estudio, radica precisamente en ser pionero en México sobre la evaluación del impacto de las plantas en cojín, particularmente de *Arenaria bryoides* Willd., sobre la acumulación de materia orgánica y su relación con otras características físicas y químicas del suelo en la alta montaña mexicana.

Relación del trabajo de investigación y las Ciencias Ambientales

El deterioro ambiental, derivado de la explotación irracional de los recursos naturales, no tiene fronteras geográficas ni políticas y se presenta en diferentes modalidades que dependen de las características ecológicas y socioeconómicas de cada región (Bolaños, 1990). De esta manera, el estado actual del ambiente y los problemas que éste presenta, demandan la formación de profesionales interdisciplinarios que tengan la capacidad de vincular e integrar diversas disciplinas y que sean capaces de comprender, analizar y proponer alternativas de solución a los problemas ambientales. Por tanto, la presente investigación es un estudio que se vincula con las ciencias ambientales al integrar diversas disciplinas como: edafología, biología, ecología, ciencias de la atmósfera, administración de recursos bióticos y abióticos, áreas naturales protegidas y estadística, con la finalidad de evaluar la funcionalidad de una especie característica de la alta montaña, particularmente del Nevado de Toluca, Estado de México, un volcán que derivado de su ubicación y características (geomorfología, edafología, hidrología, clima, etc.), brinda diversos servicios ecosistémicos, es decir bienes y servicios a la sociedad como la regulación del ciclo hidrológico, producción de oxígeno, captura de carbono, formación y retención de suelo, establecimiento de vegetación, etc., así como servicios culturales y recreativos a través del ecoturismo, que lo convierten en una región prioritaria para la conservación (Neyra, 2012).

Bajo este contexto, la presente investigación es un estudio integral en el cual se evalúan los procesos biogeoquímicos relacionados con el papel funcional de las plantas en cojín, en especial *Arenaria bryoides*. Especies que son características de la alta montaña porque han logrado adaptarse a las condiciones estresantes y que pueden promover un micrositio favorable para el establecimiento de otras especies, cuyo conocimiento puede ser enmarcado desde diferentes enfoques, entre ellos su valor agregado en un posible catálogo de la diversidad de especies que pueden ser encontradas por arriba de los 4,000 msnm, para aquellas personas que practican ecoturismo de alta montaña. Así mismo, podrían considerarse como especies “bandera”, que debido a su funcionalidad en el ecosistema, su atractivo y su sensibilidad a los cambios ambientales deberían estar sujetas a protección y

conservación en alguna categoría establecida en la NOM-059-SEMARNAT-2010. Conservar la especie, permitirá conservar los procesos ecológicos y la capacidad de respuesta de los ecosistemas frente a escenarios de cambio climático. Los cojines tienen un rol y ocupan diferentes nichos, por lo que la redundancia de los individuos dentro de los ecosistemas alpinos, es de suma importancia cuando ocurre un cambio ambiental. Su función en ello radica en que la redundancia creada por estas plantas, permite que el ecosistema siga funcionando y proporcionando servicios ecosistémicos, es decir, estas plantas, aunado a la biodiversidad de especies, sirve como una red de seguridad frente a las fluctuaciones ambientales.

Hipótesis

Las plantas en cojín de la especie *Arenaria bryoides* conforman un micrositio con mayor acumulación de materia orgánica en comparación con el suelo desnudo característico de la alta montaña.

-Pregunta de investigación

¿Existe una mayor acumulación de materia orgánica en el suelo bajo plantas en cojín de *Arenaria bryoides* en comparación con el suelo desnudo?

Objetivos

Objetivo General

Determinar el efecto de las plantas en cojín sobre la acumulación estacional de la materia orgánica del suelo a través de un gradiente altitudinal en el Nevado de Toluca.

Objetivos Específicos

- Determinar el contenido de materia orgánica, bajo plantas en cojín y suelo desnudo.
- Determinar la relación entre la materia orgánica y otras propiedades fisicoquímicas del suelo (pH, contenido de humedad, densidad aparente, textura y humedad) bajo dos microsítios: *Arenaria bryoides* y suelo desnudo.
- Determinar el impacto de la altitud en la dimensión de las potenciales diferencias entre los microsítios establecidos por *Arenaria bryoides* y el suelo desnudo.
- Determinar el impacto de la estacionalidad en la dimensión de las potenciales diferencias entre los microsítios establecidos por *Arenaria bryoides* y el suelo desnudo.

CAPÍTULO 1

LOS ECOSISTEMAS DE MONTAÑA

1.1. Descripción de la montaña

La tierra, en sus inicios se enfrentó a procesos volcánicos, bioclimáticos y geomorfológicos que generaron grandes cambios en la temperatura, humedad, viento, precipitación y, en consecuencia, en la biodiversidad (IDEAM, 2010). Estas nuevas condiciones provocaron una dinámica interna que derivó en alteraciones en la capa terrestre, movimientos tectónicos y comportamientos verticales que dieron por resultado la existencia de una variedad de geformas denominadas montañas (D´Luna, 2002).

Las montañas son terrenos accidentados, con sustratos no consolidados y crestas rocosas que se localizan a una altura superior a 500 msnm (García, 2003). Son ecosistemas con características climáticas que varían con la altitud, la posición geográfica y sus vertientes. Suelen ser zonas húmedas con precipitaciones que en algunas regiones llegan a ser superiores a los 2,000 mm anuales, desencadenando procesos erosivos (Lugo, 1990). Son ambientes dinámicos, frágiles, considerados como fábricas de agua y forman islas geográficas en donde habita una inmensa diversidad biológica, endemismos y estrategias adaptativas (García, 2003). Las características de la biota, el levantamiento tectónico y los patrones fitogeográficos, establecen una diferencia altitudinal y climática que refleja pisos bioclimáticos (IDEAM, 2010), en donde es posible reconocer variaciones en la vegetación y los organismos presentes. Los pisos bioclimáticos, definidos por la altitud y condicionados por la variación de temperatura y la precipitación media anual, determinan las características y la vegetación presente a nivel local (Costa, 1982) y se clasifican en basal o colino, montano, subalpino, alpino y nival (García, 2011).

- **Piso basal o colino:** se sitúa en los primeros metros del terreno elevado, aproximadamente entre los 500 y 2,700 msnm, se localiza cerca de la llanura,

por lo que posee características similares de ella, se beneficia de las precipitaciones que suceden en la montaña. El suelo es fértil por lo que alberga una vegetación variada (García, 2011).

- **Piso montano:** se ubica entre los 2,700 y 3,300 msnm. Es la franja en la que predominan las temperaturas medias a lo largo de todos los meses, los inviernos son moderadamente fríos con frecuentes nevadas y el verano es cálido con constantes precipitaciones. Lo anterior favorece a la biomasa vegetal repercutiendo en la generación de nutrientes para soportar una inmensa masa forestal, generalmente de coníferas y caducifolias que soportan condiciones climáticas más duras que las regiones circundantes (García, 2011).
- **Piso subalpino:** constituye una franja de transición entre la media y alta montaña y se localiza a una altitud entre 3,300 y 4,000 msnm. El invierno es frío, prolongado y con intensas heladas, siendo la temperatura mínima media de -5 °C y los veranos son cortos. En algunas regiones el suelo permanece expuesto a la nieve y los procesos de gelifración. La vegetación es reducida porque las plántulas no logran germinar y crecer y se encuentran expuestas a la deshidratación. Existe vegetación herbácea, inmensos prados, algunos árboles dispersos, principalmente de *Pinus hartwegii*, y aparecen arbustos enanos y almohadillados (García, 2011).
- **Piso alpino:** corresponde a las culminaciones altitudinales o áreas de mayor levantamiento orogénico. Se localiza entre los 4,000 y 4,500 msnm en la línea donde termina el bosque o desde el límite superior del bosque (IDEAM, 2010). Se caracteriza por tener inviernos extremadamente fríos con temperaturas mínimas medias inferiores a -7 °C, los veranos son muy cortos, frescos y se producen algunas nevadas. El suelo permanece la mayor parte del año congelado y existen amplias zonas de roca desnuda, pero existe una corta estación con condiciones favorables que beneficia la presencia de especies leñosas de bajo porte, enebros, arbustos enanos, plantas rupícolas, líquenes, especies almohadilladas y zacatonales con hojas de color gris verdoso (García, 2011).

- **Piso nival:** registra una temperatura anual inferior a 0 °C, existen intensas nevadas durante algunos periodos del año; sin embargo la nieve no siempre se funde, generando que gran parte de la superficie se encuentre cubierta de nieve. Los veranos son breves y la estación vegetativa corta e irregular, por lo que la vegetación tiene que adaptarse a tales condiciones y solo logran sobrevivir aquellas que pueden instalarse sobre los afloramientos de roca desnuda y a esa altura. En ese sentido la vegetación existente corresponde a líquenes, plantas rastreras, fisurícolas y glerícolas que se fijan directamente en la roca, grietas o derrubios. Predominan algunos insectos que fueron arrastrados por el viento y las aves que frecuentan las alturas, no obstante, el número es reducido y estas regiones parecen carecer de biodiversidad (García, 2011).

1.2. Alta montaña en México

En México, el 65% del territorio se encuentra por encima de los 1,000 msnm, con pendientes pronunciadas superiores a 12° de inclinación, por consiguiente el relieve es accidentado con múltiples serranías de diferente origen geológico. Las cadenas montañosas más importantes son la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidental, la Sierra Californiana, la Sierra Madre de Chiapas y la Cordillera volcánica. El sistema Volcánico Transversal (SVT), se localiza entre los 19 y 20° de latitud norte y atraviesa el centro del país de oeste a este (desde Nayarit hasta Veracruz). Constituye una franja de estructuras volcánicas que se han formado durante los últimos 10 millones de años dando origen al nacimiento de cerca de 5,000 volcanes, un enorme sistema de valles y montañas (Neyra, 2012).

Los sistemas montañosos son relictos de la última glaciación y están en constante dinamismo climático, por ende, el país presenta una gran diversidad biológica que abarca desiertos, selvas, bosques, praderas, y regiones de alta montaña (Challenger, 1998). Las regiones de alta montaña ocupan el 0.3% del territorio nacional y comprenden los edificios volcánicos más altos y activos, particularmente en el Estado de México, las zonas de alta montaña abarcan parte

de los volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl y en su totalidad al volcán Xinantécatl (Montero, 2004) y adquieren su nombre debido al predominio de la fisonomía de la vegetación, ya que se predominan gramíneas amacolladas, arbustos esclerófilos, plantas en cojín, hierbas rastreras y rosetas acaulescentes que son resultado del clima (precipitación y humedad; Cuesta *et al.*, 2012).

Las regiones de alta montaña en México, se localizan a altitudes superiores a 3,000 msnm, en donde las condiciones de humedad, precipitación, radiación solar y suelo cambian a consecuencia de la altura y el relieve (Neyra, 2012). A mayor altura, la radiación solar es intensa debido a la transparencia de la atmósfera y su escasa densidad, por lo que durante el día la superficie del suelo y las rocas se calientan, mientras que durante la noche el intenso frío hace que las rocas se enfríen rápidamente, generando que se fracturen y se produzca meteorización (Durrell y Durrell, 1982). A mayores altitudes, los vientos son frecuentes y alcanzan grandes velocidades. Las precipitaciones, en ocasiones, son intensas y ocurren heladas casi todo el año y nevadas solo en la estación de invierno (Neyra, 2012).

La vegetación que se ha adaptado a las condiciones estresantes de la alta montaña ha desarrollado mecanismos que les permiten sobrevivir, por ejemplo, reservan en sus raíces y tejidos, los recursos necesarios para perdurar en épocas de frío, crecen lentamente, exhiben un follaje discreto y en época de floración, exponen flores pequeñas pero con colores llamativos para llamar la atención de los insectos polinizadores (Durrell y Durrell, 1982). Durante el período de crecimiento, las especies absorben calor durante el día y lo almacenan en su estructura para evitar perderlo durante la noche, para protegerse de la intensa insolación, adquieren un tono blanquizco o grisáceo para reflejar la radiación solar y disminuir la radiación nocturna (González-Mancebo *et al.*, 2002). No llegan a helarse gracias a su composición ya que la savia que se mueve lentamente por sus células es tan espeso que hace que funcione como anticongelante. En su mayoría son plantas achaparradas, compactas, con porte almohadillado y sus hojas parecen estar recubiertas de una fina neblina o pelusa suave que actúa como trampa de calor y deflector del viento (Durrell y Durrell, 1982), ejemplo de lo anterior sucede con las

plantas en cojín. Respecto a la fauna, existen pocas especies a partir de los 3,900 msnm, esto a consecuencia de la ausencia del arbolado y alimento, aun así se puede encontrar ardillas, pájaros carpinteros, ranas, salamandras, serpientes, falso camaleón, roedores, conejo montés, teporingo, ratón de los volcanes, coyote, entre otras (Neyra, 2012). Se espera que en los próximos años, las condiciones del ambiente se modifiquen a consecuencia del cambio climático, principalmente por el aumento en la temperatura, propiciando la aceleración de los ciclos del agua, altas temperaturas, sequías fisiológicas, fluctuaciones pluviales, la presencia de fenómenos climáticos extremos que repercutirán en la estructura, composición dinámica y distribución de la biota y sus componentes (Martínez-Alonso *et al.*, 2008).

1.3. El suelo de la alta montaña y su importancia para las plantas

El suelo es una interfase donde interactúa la litósfera, la atmósfera, la hidrósfera y la biósfera. Es una capa delgada, de pocos centímetros o hasta metros de espesor, de material terroso producido no solo por la meteorización. Ocupa una extensión específica en una región y se caracteriza por conformar horizontes o capas, las cuales se distinguen del material debido a las adiciones, pérdidas, translocaciones y transformaciones de energía y materia que suceden en los mismos (Jaramillo *et al.*, 1994). El suelo es dinámico y sensible, funge como reactor bio-físico-químico que descompone materiales de desecho y recicla nutrientes para la regeneración continua de la vida (Hillel, 1998) En el suelo suceden las etapas esenciales de los ciclos globales del agua, carbono, nitrógeno, fósforo y azufre provocando que sea sumamente complejo (Doran *et al.*, 1999).

La formación del suelo resulta de la alteración sobre la roca madre o el material de origen, que al descomponerse proporciona la fracción mineral, misma que está constituida por fragmentos de diferentes tamaños, es decir, por fracciones granulométricas (García, 2005). Las fracciones granulométricas, supuestamente esféricas, según su diámetro, corresponden a tres tipos principales: arena, limo y arcilla. La fracción de arena puede clasificarse en gruesa y fina. La arena gruesa está constituida por fragmentos de roca madre polimineral y su tamaño comprende de 0.05 mm a 2 mm. La arena fina está compuesta por fragmentos de roca de

carácter monomineral con alto contenido de filosilicatos de transformación y con un nivel de alteración variable. Respecto a la fracción del limo, éste se constituye por materiales heredados o transformados sin un carácter coloidal. El tamaño de ésta fracción es de 0.002 a 0.05 y las transformaciones son mayores. La arcilla está compuesta por partículas coloidales y monominerales submicroscópicas de tamaño muy pequeño (<0.002) y con poco espacio entre ellas. La arcilla retiene agua y nutrientes, pero limita la entrada de aire y su manejabilidad (Jaramillo, 2002). El suelo no solo está compuesto por el tamaño de las partículas, sino por la combinación de ellas, propiciando la manejabilidad del suelo, la cantidad de agua y aire que puede retener y la velocidad con la cual el agua penetra y percola. La textura del suelo depende de la naturaleza de la roca madre y los procesos de evolución del suelo y es resultado de la acción e intensidad de los factores formadores del suelo (González *et al.*, 2009).

Los ambientes de alta montaña se caracterizan por presentar una capa delgada y discontinua, son suelos esqueléticos, poco desarrollados y pobres en contenido de humus y nutrientes, y casi todo el año permanecen congelados, por lo que la frecuencia de los ciclos de hielo y deshielo propicia la gelifración (fragmentación de las rocas debido a las tensiones producidas al congelarse el agua contenida en sus grietas, fracturas y poros) y expone los materiales del sustrato, generando sequía fisiológica (García, 2003). La velocidad del ciclaje y la disponibilidad de nutrientes son limitados y están siendo alterados continuamente por las diferentes formas de vida y la constante búsqueda de fuentes de alimento y energía (Doran *et al.*, 1999). Los suelos de montaña, son considerados como suelos jóvenes cuyo perfil presenta únicamente un horizonte A y un horizonte C, ya que las condiciones climáticas extremas, particularmente las bajas temperaturas, impiden que el intemperismo químico actúe de forma intensa. El contenido de materia orgánica en el horizonte A yace directamente sobre la roca madre que fue fragmentada y deriva de las bajas temperaturas que reducen los procesos químicos y biológicos de descomposición, aunado al tipo de vegetación que proporciona los residuos

orgánicos (Cortes *et al.*, 1972). Las características de cada horizonte se presentan a continuación:

- Horizonte A “Zona de lavado vertical”: el más superficial y en el enraíza la vegetación herbácea, es rico en materia orgánica. Se caracteriza por presentar acumulación de materia orgánica humificada, íntimamente mezclada con el material mineral del suelo; generalmente es el resultado de actividades de laboreo o pastoreo así como de la actividad de los macro y microorganismos (González *et al.*, 2009).
- Horizonte C “Subsuelo”: formado por las fragmentaciones de la roca madre y subyacente a él se encuentra el “Material rocoso” que no ha sufrido ninguna alteración química o física significativa (González *et al.*, 2009).

La fracción de gases presentes en el suelo está constituida por los gases atmosféricos y tienen gran variabilidad en su composición, por el consumo de O₂ y la producción de CO₂. El primero siempre menos abundante que en el aire libre y el segundo más como consecuencia del metabolismo de los microorganismos edáficos, incluidas las raíces. Otros gases comunes en suelos mal drenados son el metano (CH₄) y el óxido nitroso (N₂O). Lo anterior combinado con la reincorporación de compuestos orgánicos da como resultado, que el contenido de carbono almacenado en el primer metro de profundidad se estime a 1.5 veces mayor que aquel acumulado en la biomasa, constituyendo la tercera fuente más importante de contenido de carbono (Sombroek *et al.*, 1993). La parte líquida del suelo puede estar relacionada en tres formas diferentes con la fase sólida: por fuerzas moleculares, por fuerzas capilares y por el agua que excede al agua capilar, que en ocasiones puede llenar todos los espacios intersticiales en las capas superiores del suelo, con el tiempo se filtra y alimenta a los acuíferos más profundos. Cuando los espacios intersticiales están llenos de agua, el suelo se conoce como saturado y tras permanecer saturado, el agua tiende a moverse hacia mayores profundidades por acción de la gravedad, hasta llegar a un punto en que el suelo no puede capturar más agua y el drenaje es tan reducido, que el contenido de agua en el suelo se estabiliza, es decir alcanza su capacidad de campo (González *et al.*, 2009).

El funcionamiento de los suelos depende, en gran proporción, de las propiedades bioquímicas (Doran *et al.*, 1999), ya que de ellos depende el estado de las principales funciones edáficas; es decir la capacidad que tiene el suelo para producir, filtrar sustancias (debido a una buena estructura y textura del suelo) y degradar compuestos orgánicos de forma eficiente. Por lo tanto, la actividad biológica y bioquímica del suelo es vital en la regulación de la estructura del suelo y los sistemas freáticos, en el ciclo de nutrientes, fijación de carbono, protección de la vegetación, para el crecimiento vegetal y el mantenimiento de la calidad ambiental local, regional y global, lo que resulta ser indispensable para sostener la vida en esos ecosistemas con tan hostiles condiciones y escasa presencia de organismos (Galarza, 2011).

La función más conocida del suelo, es la de soporte y suministro de nutrientes a las plantas (Saenz, 2011), ello gracias a su estructura física, donde, la cantidad de arcilla y sus características fisicoquímicas definen su capacidad para retener humedad y nutrientes, así mismo, la profundidad del suelo y la presencia o ausencia de horizontes impermeables, influyen en la profundidad del suelo afectando el sistema hidrológico y la tasa de mortalidad de las plantas. La estructura física interactúa con la geomorfología y el clima para determinar el volumen del suelo que puede ser utilizado por las plantas. La cantidad y el tipo de nutrientes disponibles afectan de manera directa la distribución de la vegetación por lo que la relación entre la diversidad y los nutrientes presentes en el suelo dependerá del gradiente en el que se ubiquen (Valladares *et al.*, 2004) y de la cantidad de microorganismos que se encuentren en el suelo.

Las comunidades microbianas, constituyen la mayor proporción de biodiversidad en el suelo de alta montaña (González *et al.*, 2009), las bacterias que viven en el suelo tienen que soportar condiciones ambientales estresantes como las fluctuaciones en la humedad y las radiaciones UV de alta intensidad, por lo tanto, las plantas alpinas tienen una mayor proporción de biomasa debajo del suelo que los árboles, plantas y arbustos de otros ecosistemas, lo que genera un aumento en

la proporción de la rizosfera, mayor absorción de nutrientes de la raíz y la producción de CO₂ (Rěháková *et al.*, 2015).

Por otra parte, el crecimiento de las raíces de las plantas depende del drenaje y la cantidad de oxígeno que exista (Valladares *et al.*, 2004), pues superada una determinada altura, la vegetación establecida tiene muchas dificultades para sobrevivir. Este factor, junto a la pobreza del suelo, la dificultad para obtener nutrientes y el efecto inhibitorio de la intensa radiación solar y UV, explican las pequeñas dimensiones de las plantas de montaña, por lo que las plantas se ven limitadas en cuanto a su crecimiento celular y la formación de tejido, se limita la absorción de nutrientes y la regeneración (Billings y Mooney, 1968). Sin embargo, no es la cantidad total de elementos nutritivos en el suelo la que determina el crecimiento de las plantas, sino su disponibilidad, misma que se debe a los procesos biológicos en el suelo y la formación de materia orgánica. La materia orgánica, es reservorio del carbono atmosférico y otros elementos que se forman cuando la vegetación muere y el carbono contenido en las hojas, tallos y las raíces se descompone en el suelo (Jenkinson y Ladd, 1981). Procede de la descomposición de los restos animales y vegetales y la interacción de los microorganismos, dando origen a la formación de humus.

La materia orgánica formada ya en humus se clasifica en: 1) humus joven o bruto formado por restos de hojas, ramas y de animales y; 2) humus elaborado, formado por sustancias orgánicas resultantes de la total descomposición del humus bruto, con la mezcla de derivados nitrogenados, hidrocarburos, celulosa, etc. Según el tipo de reacción ácido-base que predomine en el suelo, este puede ser ácido, neutro o alcalino, lo que viene determinado también por la roca madre y condiciona estrechamente las especies vegetales y microbianas que pueden vivir sobre el mismo (Bonneau, 1987). Los componentes sólidos, no quedan sueltos y dispersos, sino unidos por el humus y los complejos órgano-minerales. Desempeñan una función en el comportamiento físico de los suelos y contribuyen a la formación y estabilización de los agregados aumentando la porosidad, aireación, infiltración y

percolación del agua, disminuyendo la escorrentía y el riesgo a la erosión (Belmonte *et al.*, 1999).

El suelo de la alta montaña es escaso en nutrientes y es el humus de descomposición lenta quien aporta la mayor parte de los nutrientes disponibles, pero también puede existir una gama de hongos que degraden la materia orgánica y algunas plantas, que mediante diversos mecanismos, formen y transporten nutrimentos para la vegetación que logra establecerse (Ciccazzo *et al.*, 2014). De ello radica la importancia de conocer como es el efecto de los cojines respecto a la acumulación y aporte de materia orgánica en tan adversos ambientes.

1.4. Cojines: plantas adaptadas a la alta montaña

Se ha reportado un total de 1,439 especies que se encuentran ampliamente distribuidas en todos los continentes. Asia templada ocupa el primer lugar en la cantidad de cojines reportados con 487 especies (37.1 %), posteriormente se encuentra América del Sur con 349 especies (26.7 %), 188 (14.3 %) especies se localizan en Europa, en Australasia se encuentran 136 (10.4%), Asia Tropical alberga 122 (9.3 %), en Norte América se encuentran 87 (6.6 %), en África 56 (4.3 %) y la Antártica contiene sólo 14 especies (1.1 %; Aubert *et al.*, 2014).

México es considerado el quinto país megadiverso a nivel mundial, debido a su posición biogeográfica, al traslapamiento de la región Neártica y Neotropical, así como el relieve, la variedad climática y su historia geológica (Jiménez *et al.*, 2014). La gran diversidad que constituye al país es alrededor de 200,000 especies diferentes que representan entre el 10 % y 12 % del total de la diversidad mundial. El territorio es centro de diversificación de un gran número de grupos vegetales que se localizan en diferentes ecosistemas (Jiménez *et al.*, 2014). En el ambiente de alta montaña cuenta con un número reducido de especies, las plantas que logran establecerse son escasas (Neyra, 2012). En general, se trata de especies endémicas de la alta montaña, como el caso de los cojines, ya que pueden soportar el estrés ambiental y promover micrositios favorables para el establecimiento de otras especies. La diversidad de cojines que se encuentran creciendo en las zonas

alpinas mexicanas, pertenecen al 6.6 % registrado para Norteamérica y dominan el ecotono con vegetación escasa a partir de los 3,500 msnm. En ocasiones, algunos cojines establecidos en las altas cumbres de México, pertenecen a las mismas especies encontradas en Sudamérica (Torres *et al.*, 2008).

La gran mayoría de las plantas en cojín, son especies perennes, caméfitas o hemicriptófitas. Se caracterizan por una forma circular y compacta, su copa contiene una alta densidad de ramas y hojas con internodos muy cortos (Molina-Montenegro *et al.*, 2000) que con el paso del tiempo conducen a una ramificación vigorosa de grandes dimensiones, cada rama termina en una roseta tupida de hojas que a su tiempo formará una flor o una inflorescencia (Hedberg, 1964). Se ubican a unos centímetros de la superficie y cuentan con un sólo rizoide que se expande de forma clonal y a medida que pasa el tiempo, además, cada espacio entre las ramas está ocupado por la descomposición de los restos de hojas y una porción de suelo (Hedberg, 1964). Retardan el tiempo de enfriamiento durante la noche, debido a la capacidad para almacenar calor y humedad en su interior, en el suelo o en la roca adyacente.

Los cojines son las especies mejor adaptadas a los ambientes tan hostiles de la alta montaña porque modulan las condiciones microclimáticas sobre y debajo ellos (Antonsson *et al.*, 2009; Pugnaire *et al.*, 2010). Son plantas tolerantes al estrés, su arquitectura les ayuda a retardar el tiempo de enfriamiento durante la noche, protegerse de las bajas temperaturas en el periodo invernal y de la pérdida de agua en verano. Se ha reportado que al interior del cojín se disminuye la velocidad del viento hasta en un 98 %, generando la reducción de la pérdida de calor por convección (efecto desecante) y la disminución de la evapotranspiración, produciendo que la temperatura del aire en la superficie del cojín sea mayor que el ambiente externo (Molina-Montenegro *et al.*, 2000). Además, en su interior se puede mantener mayor humedad, facilitado la descomposición de sus rizomas y la posterior formación de humus y ciclaje de algunos nutrientes (Molina-Montenegro *et al.*, 2000).

La presencia de cojines en la alta montaña, promueven condiciones abióticas favorables en comparación con el ambiente externo, mejoran el estado de las micorrizas de otras plantas asociadas, repercute en la abundancia y diversidad de organismos de baja estatura y polinizadores y permite el establecimiento de otras especies (Kikvidze *et al.*, 2015; Molina-Montenegro *et al.*, 2000). El establecimiento de otras especies dentro del nicho formado por los cojines, beneficia la regeneración de los ecosistemas de alta montaña e incrementa la riqueza de la biodiversidad (Badano y Cavieres, 2006), misma que es influenciada por el tamaño del cojín, ya que a medida que pasa el tiempo, el cojín aumenta su superficie y propicia un cambio más sustancial en las condiciones microclimáticas que aquellos cojines de menores áreas (Badano *et al.*, 2002). Por lo tanto, los cojines parecerían sostener la diversidad de especies y el balance entre facilitación y competencia en condiciones adversas (Pugnaire *et al.*, 2010), sugiriendo que su presencia podría ser una estrategia para mitigar futuros efectos negativos a consecuencia del cambio climático.

Con frecuencia, son especies de vital importancia biogeográfica, biológica y evolutiva debido a su efecto nodriza, sin embargo no cuentan con un grado de amenaza según la NOM-059 (CONABIO, 2009). No obstante, se ha observado una disminución notable en su distribución geográfica relacionada con la fragmentación del paisaje, procesos de selección natural, la existencia de plagas, de especies invasoras, la ocurrencia de incendios, y la modificación de las propiedades climáticas y edáficas (CONABIO, 2009). Por lo que estas especies deben ser objeto de preservación e investigación dado su papel funcional en el ecosistema alpino.

1.5. Incremento en la temperatura: amenaza para los ecosistemas alpinos

El clima ha sido dinámico a través del tiempo y se ajusta siguiendo un patrón propio de ciclo natural. Sin embargo, en los últimos 100 años, las principales variables climáticas (temperatura y precipitación) han aumentado significativamente por el incremento de las emisiones de los gases de efecto invernadero y por las fluctuaciones de las corrientes oceánicas, actividad volcánica, radiación solar y por cualquier otro cambio en este sistema de forma natural o inducido. En

consecuencia, la temperatura anual global ha incrementado a una tasa promedio entre 0.3 y 0.7 °C por década desde 1880 (Ruiz *et al.*, 2008) propiciando el cambio climático.

La Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC) lo define como un cambio en el clima generado, directa e indirectamente, por las actividades humanas las cuales alteran la composición de la atmósfera al emitir mayores porcentajes de gases de efecto invernadero. El cambio climático se suma a la variabilidad climática natural, manteniendo la temperatura de la superficie del planeta más caliente de lo que sería sin su existencia. Según Guariguata (2009), esto último representa un fenómeno global que tendrá impactos a largo plazo, además de involucrar interacciones complejas entre procesos naturales (fenómenos, ecológicos y climáticos), sociales, económicos y políticos a escala mundial.

Ludevid (1997) establece que el cambio climático provoca modificaciones en los sistemas naturales, físicos o biológicos, cuyos impactos no son y no pueden ser localizados y lo define como la alteración significativa del clima como resultado de las actividades humanas que generan mayores emisiones de gases, como el uso de combustibles fósiles para la producción de energía, procesos derivados de cambios de uso de suelo y la pérdida de la cubierta forestal por deforestación. Sin embargo, el Panel Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC, 2007), menciona que el cambio climático funge como un cambio en el estado del clima identificable a raíz de un cambio en el valor medio y/o en la variabilidad de sus propiedades, puede persistir durante un período prolongado (decenios o períodos más largos) ya que es resultado de la actividad humana, variaciones en la cubierta terrestres de la radiación solar que en su conjunto alteran el equilibrio energético del sistema climático y las fluctuaciones en la variación de las concentraciones de aerosoles y gases de efecto invernadero (GEI).

Los GEI son claves para la vida, permiten que la Tierra tenga temperaturas superiores a su exterior porque absorben parte del calor emitido por el sol y lo

retienen en el interior de la atmósfera (Colque y Sánchez, 2007). Los elementos que componen los GEI son el dióxido de carbono (CO_2), metano (CH_4), óxido nitroso (N_2O), fluorocarbonados (CCL_2F_2), hidrofluorocarbonados (CCl_2F_2), perfloroetano (C_2F_6), hexafluoruro de azufre (SF_6) y el vapor de agua, además, cada uno cuenta con una capacidad diferente para absorber la energía solar que refleja la tierra en forma de radiación infrarroja (Rodríguez y Mance, 2009) impidiendo su salida hacia el exterior, por lo que cuanto mayor sea la concentración de GEI en la atmósfera, mayor es la energía que son capaces de atrapar y más se calienta el planeta dando pauta al calentamiento global. El calentamiento global representa un aumento progresivo y gradual de la temperatura media de la superficie terrestre, siendo responsable de los cambios en los patrones climáticos mundiales (González *et al.*, 2003). Representa un fenómeno ambiental que ha generado preocupación en las últimas décadas pues, antes de la época preindustrial, la emisión de GEI era de 270 ppm (partes por millón), sin embargo esta cifra aumento con el cambio en las actividades humanas, por lo que el cambio climático normal de la tierra se intensificó y ha llegado a la emisión de 400 ppm, repercutiendo en aspectos económicos, sociales y ambientales, principalmente en aquellos ecosistemas susceptibles a un cambio en la temperatura (Hurd, 2011; Lash y Wellinton, 2007),

Los ecosistemas de alta montaña en su conjunto, son los más sensibles al cambio en la temperatura (Escudero *et al.*, 2012) y representan áreas únicas para la detección de los cambios climáticos y la evaluación de los impactos relacionados con el clima. La frecuencia de las heladas en estos ambientes, se convierte en una fuerza selectiva esencial para la adaptación de la vegetación y se convierte en un factor de estrés adicional por los ciclos de congelamiento y deshielo que actúan como un ambiente hostil para las raíces a lo largo del gradiente altitudinal, limitando el crecimiento y supervivencia de la vegetación (Ciccazo *et al.*, 2014).

El derretimiento de la nieve de forma rápida favorecerá el proceso de producción primaria, el periodo de la actividad vegetativa, la fenología y la homogeneidad causada por el ascenso de poblaciones y comunidades completas de las especies presentes (Escudero *et al.*, 2012). Así mismo, se predice una

disminución en el contenido de humedad a medida que aumenten las temperaturas, favoreciendo el establecimiento de comunidades vegetales ajenas a su hábitat, se modificará el límite latitudinal de los bosques y el rango de distribución de la vegetación, existirá una fragmentación en la vegetación y se cambiará su composición estructural y florística pues tendrán que enfrentar condiciones de aridez (Billings y Mooney, 1968).

Las fluctuaciones climáticas diarias de temperatura propician estrés ambiental, por lo que se espera que a escala local de especies y comunidades, algunas respondan a las anomalías climáticas mediante el desplazamiento, adaptación o la extinción local, lo cual, dependerá de las interacciones con los animales polinizadores y aquellos que dispersan las semillas, a su vez, el grado de respuesta y sensibilidad depende de las características fisiológicas y ecológicas de cada especie, ya que las especies de distribución restringida, altamente especializadas y localizadas a mayor altitud serían las más afectadas por la ubicación de su nicho climático (Cuesta *et al.*, 2012).

Existen pruebas en los restos fósiles que indican que la vegetación establecida en la alta montaña ha experimentado cambios significativos en su distribución a consecuencia del cambio climático (Ciesla, 1995). Algunos ecologistas opinan que las especies vegetales alpinas, que tienen una amplia distribución geográfica y grandes poblaciones serán las que puedan sobrevivir, mientras que las especies raras o con distribuciones geográficas limitadas, correrán mayores riesgos de extinción (Ciesla, 1995). Contrario a lo anterior, otros afirman que el peligro de extinción de especies de plantas y la pérdida de biodiversidad será mínimo porque las plantas poseen variaciones genéticas, como mecanismo para la evolución, que les permiten cambiar y adaptarse a condiciones del entorno como secuela del cambio climático (Eriksson *et al.*, 1993).

Las plantas alpinas han adoptado mecanismos de resistencia como respuesta a la variabilidad en las temperaturas extremas. La adaptación al cambio climático por parte de la vegetación son llamadas “adaptaciones autónomas”

(Billings y Mooney, 1968). Smith *et al.* (1996), mencionan que a nivel de especie, estas pueden responder de tres formas: 1) con adaptaciones genéticas, 2) invasiones biológicas a través de las especies y, 3) procesos de competencia y extinción de especies, provocando ajustes en el comportamiento y en la estructura vegetal (Smith *et al.*, 1996). Los ajustes realizados por la vegetación provocan que ésta desarrolle procesos como la resiliencia, es decir que adquieran una capacidad de recuperación, inercia, vulnerabilidad y sensibilidad, que les permita evolucionar filogenéticamente, absorber mayor cantidad de bióxido de carbono en sus tejidos y acelerar su crecimiento (Billings y Mooney, 1998). Otras especies se han modificado genéticamente con cambios irreversibles o con un ajustamiento reversible (Körner, 2003), algunas modifican sus procesos estacionales de floración y han desarrollado una nueva estructura que propician un cambio en la abundancia, distribución de la vegetación y en las interacciones entre especies y las relaciones de dominancia (Bret-Harte *et al.*, 2004). Adoptan rasgos xeromorfos, reducen sus tallos y hojas, disminuyen el número de estomas, engrosan la cutícula, densifican los líquidos celulares (Vega y Martorell, 2014) y, desarrollan tolerancia al estrés y en algunos casos, evasión. La tolerancia al estrés es la capacidad que tienen las especies de alcanzar el equilibrio con el factor estresante sin sufrir algún daño, por lo que una vez que la especie se vuelve tolerante, es capaz de minimizar o reparar el daño producido por el factor estresante (Levitt, 1978). Por su parte, la evasión sucede cuando no se alcanza el punto de equilibrio con el factor estresante (Levitt, 1978) y es la capacidad de impedir que se caliente o se enfríe el ambiente circundante a niveles dañinos para los tejidos de la planta (Cabrera, 1996).

La evasión provoca otros mecanismos asociados a la morfología de la planta, como el amortiguamiento térmico, aislamiento, pubescencia, altura del meristemo, manejo de la energía solar y la estatura de la planta (Vega y Martorell, 2014). Las plantas en la alta montaña, prefieren establecerse cerca de la superficie para evitar el congelamiento del suelo a mayor profundidad (Vega y Martorell, 2014). En el interior de las plantas suceden procesos rizosféricos, resultantes de la interacción suelo-planta y la interacción microbiana. Estos procesos pueden mejorar la

capacidad de las plantas para superar las condiciones estresantes abióticas, como la congelación diaria del suelo, las fluctuaciones de la temperatura, ciclos de congelamiento y descongelamiento, el excesivo drenaje y condiciones oligotróficas (Cabrera, 1996). En consecuencia, el reciclamiento de materia orgánica favorece la liberación y acumulación en la rizosfera de nutrientes disponibles (magnesio, potasio y calcio) para asegurar su permanencia y la de otras especies (Massaccesi *et al.*, 2015) y, en algunos casos, suscita la migración o desplazamiento de las especies a mayor altura en busca de un sitio adecuado para habitar (García, 2013).

Los cambios en la distribución puede suscitarse por las necesidades individuales de cada especie pero el aumento progresivo de temperatura provoca que las especies sean sustituidas por vegetación termófila, por aquellas especies pioneras que han mejorado su capacidad de adaptación o que después se puedan establecer a través de la competencia (Beniston, 2003). También se espera la migración de las especies vegetales a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales (Ciesla, 1995), de modo que, las especies situadas a cotas más bajas, cerca de la línea del bosque donde dominan los pastos micrófilos, amacollados, en forma de penachos y arbustos verticales con hojas siempre verdes, puedan desplazar por competencia a las especies que se encuentran a mayor altitud (cojines, rosetas, rastreras y plantas de tallo corto), dando pauta a las interacciones planta-planta y forzando la contracción rápida del rango geográfico de las especies alpinas (Brooker, 2006).

La capacidad que tienen las especies para migrar depende de las características de cada especie y del nivel de fragmentación de los paisajes a través de los cuales tendrán que dispersarse, pues la fragmentación del paisaje puede reducir la capacidad de migración, alterar las tasas de dispersión de semillas o disminuir los hábitats adecuados para una colonización exitosa (Mckenney *et al.*, 2007). En consecuencia, según su grado de vulnerabilidad se espera que la vegetación en el piso nival se vea afectada en un 92 %, desplazándose el 65 % del de las especies, en el piso alpino y subalpino se espera afecte entre 90 % y 100 %, desplazándose la mayor parte de las especies hacia alturas superiores. Las zonas

más bajas se prevé puedan ser afectadas entre 50 % y 60 %, con posible desplazamiento altitudinal hacia elevaciones mayores (Ciesla, 1995), convirtiendo la migración altitudinal o el desplazamiento en una estrategia eficaz para sobrevivir, no obstante, Dukes y Mooney (1999), menciona que el proceso de migración no siempre suele suceder porque las plantas alpinas presentan una variabilidad genética, longevidad, oscilaciones entre las tasas de supervivencia y competencia y diferencias en la tolerancia climática.

Por lo anterior, se asume que un cambio súbito en el régimen de temperatura, como el introducido por el cambio climático global, tendrá un impacto en los ecosistemas, por lo que tendrán que desarrollar su capacidad de ajustarse al cambio y mitigar los daños potenciales, aprovechar las oportunidades y afrontar las consecuencias (IPCC, 2001). En el futuro será esencial incorporar otras variables como la dispersión de semillas, la dinámica poblacional y aspectos ecofisiológicos, además, dependerá de la biología y su diversidad genética para conocer la respuesta de las especies a la velocidad, magnitud y naturaleza del cambio climático, pues de no ser así, se rebasara la tolerancia de algunos organismos, su capacidad de adaptación, e incluso pondrá en peligro su existencia (Guitérrez y Trejo, 2014).

1.6. Especies pioneras en la sucesión ecológica

En los ecosistemas de alta montaña, la disponibilidad de nitrógeno y materia orgánica es escasa, sin embargo, con la descomposición de los elementos rocosos y los desechos orgánicos, se generan otros minerales que en proporciones adecuadas, pueden desarrollar suelos ricos en nutrientes (Walker y del Moral, 2003). Lo anterior, funge como medio benéfico para que se logren instalar plantas vasculares que, directa e indirectamente, controlan y median todas las interacciones multitróficas en los ecosistemas (van der Heijden *et al.*, 2008).

Connell y Slatyer (1977), mencionan que las plantas vasculares o plantas pioneras que logran instalarse con éxito, suelen ser plantas que requieren pocos nutrientes, muy resistentes y logran adaptarse a condiciones hostiles (Carrere,

2009). Sus raíces producen canales abiertos que mejoran el suelo y a medida que crecen, adquieren la capacidad para fijar nitrógeno atmosférico al mismo. Pueden formar y beneficiar a los suelos con bajos niveles de nutrientes al formar una capa de mantillo orgánico, debido a su ciclo de nutrientes, la descomposición de la caída constante de sus propias hojas y la actividad de los microorganismos (Lillo *et al.*, 2011). Producen una gran cantidad de semillas que se dispersan fácilmente, generalmente, tienen hojas grandes o bien pueden crecer asociadas con otras plantas que forman un techo de protección y les proporcionan sombra (Carrere, 2009).

Las plantas pioneras modifican las propiedades y la estructura del suelo, la composición y función de la comunidad microbiana y la interacción planta-microbio (Cicczazo *et al.*, 2014). Los cojines, son plantas pioneras que se establecen primero en los ambientes más adversos y una vez que logran instalarse y crecer, propician condiciones microclimáticas y edáficas favorables para que otras especies menos resistentes a las condiciones estresantes y consideradas más tardías por la exigencia de sus recursos, puedan desarrollarse (Molina-Montenegro *et al.*, 2000), dando pauta a la sucesión ecológica.

La sucesión ecológica puede definirse como el cambio en composición y estructura de las comunidades vegetales (Pickett y McDonnell, 1989) que suceden de forma ordenada, lenta y poco perceptible, ya que tardan varios años o siglos en suceder (Marten, 2001). Las primeras etapas de la sucesión presentan escasa diversidad y a pesar de que los cambios en la riqueza, estructura, biomasa y composición de las comunidades vegetales es rápido (Margalef, 1968) son pocas las especies que logran adaptarse a las condiciones del entorno y su régimen de perturbación. Además, lo anterior depende de la capacidad y eficacia de cada especie para conquistar el suelo y colonizarlo (Tilman, 1987). Posteriormente, comienzan a establecerse otras especies que resultan ser más especializadas y complejas, con distinta composición, dieta y forma de interactuar (sucesión secundaria) generando que el ecosistema llegue a su última etapa: Clímax (Marten, 2001).

En la sucesión ecológica, se forma una continua pero irregular diversidad de vegetación, la cual, puede colonizar nichos ambientales condicionados por hostiles características, como los ambientes de alta montaña (Mattheus, 1992), de manera, que al ascender por la montaña, las condiciones cada vez más extremas provocan que no se pueda sostener una comunidad vegetal compleja, generando que en las cumbres ubicadas a mayor altitud, se encuentran las fases más tempranas de la sucesión, normalmente aparecen plantas en cojín, plantas vasculares y pastizales, y a medida que se desciende, se encuentran etapas cada vez más maduras, es decir, se encuentran matorrales, arbustos, posteriormente se llega al clímax con la presencia de densos bosques (Flores, 2007).

El proceso sucesional en la alta montaña, no se caracteriza por una sucesión vegetal clásica con reemplazo de especies y cambio direccional, más bien, resulta semejante al modelo de facilitación, en donde deben existir especies capaces de colonizar un sitio inhóspito para el establecimiento de otras especies favoreciendo la interacción entre ambas (Connell y Slatyer, 1977), en este contexto, la presencia de plantas pioneras, como los cojines y aquellas especies de etapas intermedias, capaces de modificar las condiciones ambientales, se convierten en especies claves para el proceso de sucesión y la progresión hacia comunidades más maduras (Valladares, 2004), las cuales, en algún momento, pudieran ser reemplazos de las comunidades vegetales ya establecidas (Flores, 2007).

1.7. Interacción planta-planta y efecto nodriza

En los ecosistemas como el de alta montaña, donde las plantas dominantes suelen padecer situaciones de estrés ambiental, la modificación de las condiciones bióticas por parte de una planta vecina, puede favorecer el desarrollo de las interacciones de facilitación (Valladares, 2004). Se considera que la facilitación (entendida como el fenómeno mediante el cual una especie mejora la supervivencia, crecimiento, estado y persistencia de otra) y la competencia, son procesos que moldean los impactos generados por la invasión de especies y el cambio climático (Tirado y Pugnaire, 2003). Dichos procesos actúan simultáneamente y es el balance entre

ambos lo que determina que se trate de una interacción negativa o positiva por parte de la planta nodriza y la planta facilitada (Tirado y Pugnaire, 2003).

Las plantas nodriza en general, son plantas perennes, tolerantes al estrés y con formas pulvulares o almohadilladas (Cavieres *et al.*, 1998). Presentan copas espinosas y/o coriáceas que actúan como medio de protección contra herbívoros, reducen la exposición a vientos desecantes, disminuyen la pérdida por evapotranspiración y amortiguan las temperaturas extremas (Cavieres *et al.*, 1998; Pugnaire *et al.*, 2010). Las plantas nodriza crean una red de seguridad al proveer un microhábitat para el establecimiento de otras especies bajo o entre su dosel, ya que proporcionan condiciones favorables para la germinación de semillas y el crecimiento de las plántulas en ambientes con condiciones extremas, como el caso de la alta montaña (Pugnaire *et al.*, 2010).

En ambientes de alta montaña, generalmente, las plantas no viven de forma independiente, la gran mayoría se desarrolla junto o en el interior de otras especies con exigencias ecológicamente parecidas (Ramírez y Rodríguez, 2009). El establecimiento de tales especies radica en las condiciones que proporcionan el proceso de facilitación y la interacción de cada individuo con su medio (Cavieres *et al.*, 1998), en consecuencia, se forman parches de hábitats con condiciones favorables que influyen en el establecimiento y abundancia de otras especies (Chamusero *et al.*, 2011). Las modificaciones que realizan algunas especies en el medio que se encuentran, generan un aumento en la heterogeneidad del hábitat, repercutiendo en la dinámica de especies y poblaciones, dando pauta a la ingeniería del ecosistema (Chamusero *et al.*, 2011).

Los ingenieros del ecosistema son organismos que provocan modificaciones en los materiales bióticos y abióticos, fabrican estructuras y modifican su composición, generando nuevos nichos o manteniendo los existentes que puedan ser ocupados por otras especies (Jones *et al.*, 1994). Modulan, directa o indirectamente, la disponibilidad y accesibilidad de recursos para las otras especies mediante la producción de estructuras biogénicas (Lavelle *et al.*, 1997). La actuación

de los ingenieros del ecosistema (creación, modificación, aumento y mantenimiento de los hábitats) está propiciando una perturbación en el ambiente, la cual puede ser benéfica para el aumento de la riqueza y abundancia de las especies, pero también puede provocar la disminución o pérdida de otras especies (Chamusero *et al.*, 2011).

Existen ingenieros alogénicos (transforman los materiales vivos y no vivos de un estado físico a otro a través de medios mecánicos) y los ingenieros autogénicos, como el caso de los cojines, quienes cambian el ambiente a través de sus propias estructuras físicas (tejidos vivos y muertos) creando hábitats favorables para que otros organismos puedan establecerse y alimentarse de ellos (Jones *et al.*, 1994; Otero, 2010) solamente cuando, en algún momento de su ciclo de vida, las especies que se presentan se restrinjan a los microhábitats fabricados por ellos (Wright *et al.*, 2002). Al momento de que las plantas adquieran la capacidad para fungir como ingenieros del ecosistema y permitan el establecimiento de otras especies en sus comunidades propician el funcionamiento del efecto nodriza (Callaway, 1995).

Callaway (1997) sugiere que cuando el efecto nodriza este mediado por la facilitación, ya sea positiva o negativa, este debe afectar a la comunidad en su totalidad y no de forma independiente, por lo que debe influir de la misma manera en todas las especies de la comunidad sin importar sus características. La intensidad e importancia de estos efectos dependen de la especie facilitadora, del clima local y de los gradientes ambientales que influyen en el estado fisiológico y la morfología de las plantas, así como en las interacciones planta-planta (Callaway, 1999).

Las interacciones que suceden en las plantas, como la competencia intra e interespecífica, la depredación, parasitismo y mutualismo son determinantes en la organización, distribución, funcionamiento y abundancia de las especies (Valladares, 2004). El equilibrio entre estos procesos, juega un papel fundamental en el mantenimiento de la productividad y la biodiversidad del ecosistema (Fernández, 2003), aunque pueden ocasionar un cambio temporal en la

composición específica de la comunidad local (Valladares, 2004). Los cambios dependen de las especies involucradas, el grado de similitud, los rasgos ecológicos (Soliveres y Maestre, 2014).

Estudios han revelado que en el proceso de facilitación, se han suscitado interacciones negativas entre los cojines y las plantas facilitadas de etapa adulta con vida larga, ya que la planta beneficiada muestra un comportamiento similar a las interacciones parasitarias (Schöb *et al.*, 2014), pues, una vez que aumenta de tamaño, comienza a competir con la planta facilitadora para adquirir nutrientes (Valladares, 2004). Lo anterior sugiere, que una vez que otras plantas se establecen en el interior de los cojines, el cojín podría experimentar una degradación en su estado fisiológico y su calidad reproductiva (Pugnaire *et al.*, 2010).

CAPÍTULO 2

DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

2.1.- Localización

La presente investigación tuvo lugar en el Nevado de Toluca, Volcán Xinantécal: “señor desnudo”; que comprende desde la cota de los 3,000 msnm hasta 4,680 msnm, abarcando una superficie de 53,913 hectáreas. Originalmente fue declarado como Parque Nacional el 25 de enero de 1936, con la finalidad de proteger su belleza escénica y la hidrología del volcán. Posteriormente, tuvo diferentes modificaciones, hasta que el 1° de enero de 2013 se decretó como Área de Protección de Flora y Fauna. Se ubica dentro del Sistema Volcánico Transversal y se localiza entre 2, 102,398 y 2, 134,700 metros Norte y 399,833 y 432,253 metros Este en coordenadas UTM. Comprende los municipios de Almoloya de Juárez, Amanalco de Becerra, Calimaya, Coatepec Harinas, Temascaltepec, Tenango del Valle, Toluca, Villa Guerrero, Villa Victoria y Zinacantepec (CONANP, 2013; Fig. 1).

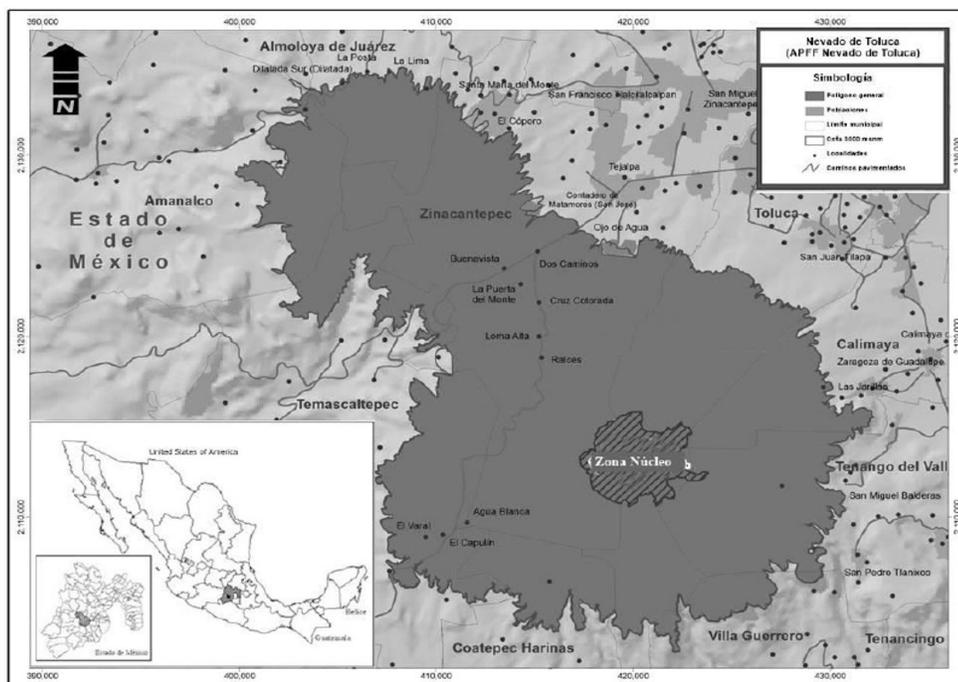


Figura 1. Ubicación del Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) Nevado de Toluca, donde se llevó a cabo el estudio de investigación (Mapa ©: Alfaro Ramírez Farid Uriel, 2015).

2.2. Geomorfología y geología

EL APFF, es uno de los cuatro volcanes más altos de México, se ubica en la porción intermedia del Sistema Volcánico Transversal, que constituye una franja de 130 km y pertenece a la subprovincia Lagos y Volcanes de Anáhuac. Se encuentra sobre la intercepción de tres sistemas de fallas: Sistema Taxco-Querétaro, Sistema San Antonio y Sistema Tenango. Alcanza su máxima elevación en el “Pico del Fraile” a 4,680 msnm siendo conocida como la “Cresta del Diablo” (CONANP, 2013)

“Está clasificado como un estratovolcán y el cráter se encuentra estratificado, formado por varias capas sucesivas o flujos de lava, su forma fue modificada por una actividad violenta y explosiva, los eventos más significativos ocurrieron hace 38,000, 24,000 y 11,600 años. La erupción pliniana, que ocurrió hace 24,000 años, es la que produjo la existencia del gran cráter de forma elíptica y silueta escarpada

que existe actualmente y que mide entre 1 y 1.5 km de diámetro, es de tipo caldera, con forma ovalada, alargado de este a oeste, asentado encima de dos grandes cráteres más antiguos y en el centro se levanta un domo central que se eleva a 130 m del nivel medio de los dos lagos: “Sol” y “Luna” y que es conocido como El Ombligo” (CONANP, 2013). Tales eventos formaron una columna compuesta por cenizas y gases, provocando una lluvia de pómez y ceniza, algunas partes de la columna cayeron alrededor el cráter formando nubes ardientes o flujos piro clásticos (compuestos por piedra pómez, rocas, cenizas y gases calientes), las laderas inferiores del volcán, son propias de lava y tefra, asociadas en su parte norte con pómez, mientras que en la parte sur predominan las coladas lávicas. Existe una topografía muy accidentada con presencia de valles glaciares y fluviales asociados con circos erosivos, por lo que las rocas que predominan son andesitas, basaltos, pómez, tobas y brechas volcánicas y basálticas del periodo terciario y cuaternario (CONANP, 2013).

2.3. Clima

El APFF se localiza en una zona de transición entre las regiones frías del norte y las regiones tropicales del sur, propiciando la conformación de masas de aire que provocan precipitaciones ocasionales que oscilan entre 746 mm en los sitios cercanos al valle y 1,243 mm por arriba de la cota de los 4,000 msnm, siendo de mayo a octubre donde sucedan las mayores e intensas precipitaciones. Las temperaturas medias mensuales fluctúan entre 3.0 y 5.8 °C, con una media anual de 12 °C, registrando entre mayo y junio las máximas temperaturas. Respecto a las temperaturas bajas se presentan en enero con promedio de 3 °C y llegando a una mínima de -15 °C, suscitando la presencia de heladas, registrando 130 heladas por año en las laderas del APFF y de 295 heladas por año en las partes más altas (CONANP, 2013).

El clima se distribuye, de acuerdo a la clasificación climática de Köppen modificada por Enriqueta García (1976) en tres tipos:

- E (T) H: Clima frío de altura que se localiza en la cumbre del volcán, con un régimen de lluvias en verano y una temperatura media anual entre -2 °C y 5 °C.
- C (E) (w2) (w) b (i) g: Es un clima semifrío subhúmedo, que se ubica en las demás elevaciones y laderas del parque, tiene un régimen de lluvias en verano, con una temperatura media anual que oscila entre -2 °C y 7 °C donde la temperatura más alta ocurre antes del solsticio de verano. La precipitación invernal es inferior al 5%.
- C (w2) (w) b (i') g: clima templado subhúmedo, con una temperatura media anual entre 12 °C y 18 °C, con una precipitación anual de 200 a 1,800 mm y lluvias de verano mayores al 10.2% anual. En condiciones de clima frío, presenta de 160 a 180 nevadas y se presenta en los límites inferiores al volcán.

2.4. Hidrología

En el cráter del volcán, se encuentran dos lagos que se formaron como producto de la fusión de antiguos casquetes de hielo: el lago del “Sol” a 4,220 msnm con una superficie de 20 hectáreas y el lago de la “Luna” a 4,216 msnm con una superficie de 3 hectáreas. En el tiempo de lluvias, la profundidad de ambos lagos es de 14 m, siendo más profundo el lago de la Luna, mientras que en la época de estiaje, es decir, en el mes de abril, este valor desciende a 8 m. Son aguas muy frías con una temperatura entre 2 y 7 °C (CONANP, 2013).

Se localizan cerca de 61 arroyos y manantiales de orden lotico que descienden de las cuatro direcciones del volcán, los cuales contribuyen a la formación de dos grandes Regiones Hidrológicas: “Lerma-Santiago (RH12)”, ubicada al norte, noreste y este; y la región “Balsas (RH18)”, al noreste oeste, suroeste, sur y sureste (CONANP, 2013). La cuenca del Río Balsas tiene una superficie de 29,602.7 has y da origen a las cuencas Balsas Mezcala y Cutzamala, la primera constituida por la subcuenca Pachumeco y la segunda por las subcuencas Temascaltepec y Tilostoc. Estas cuencas y subcuencas son importantes para la

filtración y el escurrimiento, los cuales contribuyen a la recarga de mantos acuíferos (CONAGUA, 2010).

2.5. Edafología

Dentro del APFF, se encuentran tres unidades de suelo asociadas, la primera corresponde a Regosol eútrico (Re), el cual se localiza en la cumbre del volcán, se forma a partir de las cenizas volcánicas, se caracteriza por no presentar capas distintas, en general son claros, con escaso contenido de materia orgánica y nutrimentos, de fertilidad variable y un uso agrícola condicionado por la pedregosidad y la profundidad. El segundo componente en esta asociación corresponde a Litosol (I) y se caracteriza por tener una profundidad menor de 10 cm hasta la roca, están limitados por roca, tepetate o caliche duro y se les ubica en la zona plana del interior del cráter y al este (CONANP, 2013).

En la segunda asociación predomina el tipo Andosol húmico (Th), el cual se encuentra en cerca del 90% de la zona y contiene una capa superficial de color negro, con textura esponjosa o muy sueltos, facilitan la retención de agua pero son muy susceptibles a la erosión y la capa superficial es rica en nutrientes y materia orgánica, aunque es muy Ácida. Además, el APFF presenta escasas porciones con presencia de suelo de tipo feozem, que se ubica en la parte nor-noreste y se caracteriza por tener una capa superficial oscura, suave, rica en materia orgánica y en nutrientes; su textura es arenosa o arcillosa con un pH ácido. Los tipos de suelo menos representativos son el cambisol y el fluvidol; el cambisol se ubica en el noroeste y son suelos mejor desarrollos pero pobres en nutrientes y aptos para el uso forestal; el suelo tipo fluvisol, se origina de manera aluvial, tiene una textura gruesa, con fertilidad variable, son bajos en nutrimentos y se localizan en el banco aluvial del arroyo la Ciénega, al este del volcán, en el municipio de Tenango del Valle (FAO, 2001; INEGI 2000).

La estructura de los suelos, debido a la condiciones ambientales, está en formación y constante modificación, provocando inestabilidad en el sustrato, que,

combinada con las fluctuaciones abióticas, la deforestación, cambios de uso de suelo, sobrepastoreo y pendientes pronunciadas, generan procesos intensos de erosión, formando extensos sistemas de cárcavas y hundimiento del terreno, que afecta a la vegetación establecida y a la agricultura mediante la fragmentación del paisaje y la limitación de los nutrientes. Así mismo, se produce remoción en masa que afecta a las poblaciones asentadas en las zonas planas y las actividades que éstas realizan (CONANP, 2013; FAO, 2001).

2.6. Fauna

La ubicación y las características climáticas y de vegetación del Nevado de Toluca favorecen la convergencia de una gran diversidad de mamíferos, aves, reptiles y anfibios de las regiones biogeográficas neártica y neotropical. La riqueza faunística del Nevado de Toluca está representada por 235 especies de rotíferos, artrópodos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, donde 41 de estas especies se encuentran en alguna de las categorías de riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059- SEMARNAT-2010. Posee el 25% del total de vertebrados que corresponde a 51 especies, 13 especies de anfibios, 19 especies de reptiles (20%), 100 especies de aves (20%) y 43 especies de mamíferos (37%) (CONANP, 2013).

Destacan por su abundancia y diversidad los pequeños mamíferos como las tuzas, ratones, ardillas, conejos, el zorrillo, el armadillo, el mapache, tejón, entre otros. Los mamíferos de talla media están representados por el lince o gato montés, el coyote, el pecarí, etc. Las aves que alberga se encuentran el pradero gorjeador o pradero tortilla-con-chile (*Sturnella magna*) y primavera (*Turdus migratorius*), el chipe rojo o mejillas de plata (*Ergaticus ruber*), el gorrión cachetiobscur o zacatonero rayado (*Oriturus superciliosus*), el halcón chitero o cernícalo americano (*Falco sparverius*), el junco ojos de fuego (*Junco phaeonotus*), el azulejo (*Sialia mexicana*), azulejo garganta canela (*Sialia sialis*) y el cuervo común (*Corvus corax*). La diversidad de anfibios corresponde al siredón de Toluca (*Ambystoma rivularis*), Salamandra pinta (*Pseudoeurycea cephalica*), ranita de árbol plegada o surcada

(*Hyla plicata*), por mencionar algunos. Entre los anfibios se encuentran la culebra terrestre dos líneas (*Conopsis biserialis*), lagartijas (*Sceloporus* spp.), culebras (*Conopsis*, *Storeria*), lagartija falso escorpión (*Barisia ciliaris*), etc. (CONANP, 2013).

Entre las especies en riesgo inscritas en el listado de especies de la NOM-059-SEMARNAT-2010, se encuentran el teporingo o conejo de los volcanes (*Romerolagus diazi*), la tuza humeada (*Cratogeomys fumosus*), el tlalcoyote (*Taxidea taxus*) y la ardilla voladora del sur (*Glaucomys volans herranus*), entre otros. Entre las aves destacan el tecolote canelo (*Aegolius ridgwayi*), el águila real (*Aquila chrysaetos*), hormiguero cholino escamoso o pájaro hormiguero (*Grallaria guatemalensis*), gallinita de monte (*Dendrortyx macroura*), el gavián pecho rufo (*Accipiter striatus*), el gorrión zacatero (*Xenospiza baileyi*), etc. En los reptiles se encuentran, la rana leopardo (*Lithobates spectabilis*), el sapito (*Spea multiplicata*), salamandra (*Caudata*), la rana verde (*Pelophylax perezii*), etc., y dentro de los anfibios destacan el lagarto alicante cuello rugoso (*Barisia rudicollis*), la serpiente cascabel (*Crotalus*), la culebra (*Colubridae*), lagartija escamosa de mezquite (*Sceloporus grammicus*), entre otras (CONANP, 2013).

2.7. Flora

El Nevado de Toluca representa diversas comunidades vegetales con un total de 48,571 has., donde un 77.24% es forestal y corresponde a bosques poco densos, talados y mezclados con zonas agrícolas y ganaderas. El 11.22% son zonas de cultivo, 8.4% son pastizales incluidos, 0.81% matorrales secundarios y el 1.99% es ocupado para actividades variables.

La vegetación del Nevado está dominada por el bosque templado y cubierta vegetal está conformada por bosques de pino (*Pinus* spp.), oyamel (*Abies religiosa*), de pino-encino (*Pinus* spp. – *Quercus* spp.), zacatonales alpinos y páramos de altura. Se desarrolla comunidades vegetales de origen secundario, denominado como matorral inerme, pastizal inducido, bosque secundario con dominancia de aile

(*Agnus sp.*). En las laderas norte y este crece, en pequeños manchones, el bosque de *Pinus montezumae* en altitudes entre los 3,000 y 3,200 msnm; el bosque de *Abies religiosa* se desarrolla en las laderas entre los 3,000 y 3,500 msnm; los bosques de *Pinus-Quercus* prosperan en la zona noroeste, oeste y sur en altitudes de entre 3,000-3,500 m, mismos que son la prolongación de los bosques mesófilos de montaña de las zonas más bajas de las cañadas; en todas las vertientes del volcán se observa el bosque de *Pinus hartwegii* entre 3,500- 4,000 m. La riqueza de coníferas abarca especies de pinos de zonas bajas como *Pinus pseudostrobus*, *Pinus teocote*, *Pinus leiophylla* y *Pinus ayacahuite*, mientras que en las partes altas se encuentra *Pinus rudis*; en zonas muy aisladas se observa *Juniperus flaccida* (enebro). Sobresalen también, los bosques artificiales de cedro blanco (*Cupressus lusitanica*), y superficies refestadas con *Pinus radiata*, *Pinus patula* y *Pinus cembroides*. Cabe destacar que alberga gimnospermas y angiospermas y 124 especies de hongos macromicetos que incluyen numerosas especies de hongos comestibles

El zacatonal alpino se extiende entre 4,000-4,300 m y el páramo de altura se localiza en la cima del volcán a partir de los 4,300 m, en estas zonas se pueden observar dos pisos, el primero es un pastizal alto y denso dominado por *Calamagrostis tolusensis*, *Festuca Tulusensis*, *Eryngium proteiflorum*, *Luoinu montanus*, *Trisetum spicatum*, *Muhlenbergia montana*, *Agrostis tolusensis* y *Arenaria bryoides*. En el segundo piso, el zacatonal se vuelve más bajo y disperso y predominan *Festuca lívida* y *Drava nivicola*, las cuales se encuentran asociadas con otras especies de talla pequeña como *Plantado tolusensis*, *Senecio procumbes*, *Festuca hephaestophila*, *Castilleja tolusensis* y *Arenaria bryoides* (CONANP, 2013; Rzedowski *et al.*, 2005).

CAPÍTULO 3

MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Especie de estudio

Arenaria bryoides Willd., es una planta en cojín de la familia *Caryophyllaceae*. Muestra forma achaparrada, compacta, con hojas opacas y angostas que forman tapetes. En tiempo de floración desprenden una aroma desagradable para ser polinizada por moscas y escarabajos. Las flores son de color blanco y su fruto es una capsula que se abre en tres partes y libera semillas negras y lustrosas (Rzedowski *et al.*, 2005). Son consideradas como plantas pioneras que se establecen en grupos de inflorescencias o crecen solitarias. Las plantas de *A. bryoides* crecen en suelos arenosos, desde el extremo superior de la vegetación arbórea hasta el límite altitudinal de las plantas vasculares. Se localiza a elevadas altitudes con condiciones extremas que limitan la presencia de especies, por lo que es considerada como endémica de la vegetación alpina. La especie crece asociada a *Festuca tolucensis*, *Eryngium proteiflorum*, *Draba nivicola*, *Calamagrostis tolucensis*, *Draba jorullensis*, *Luzula racemosa*, *Senecio procumbens*, *Trisetum spicatum* y *Cerastium vulcanicum* (Almeida *et al.*, 2014; Neyra 2012). Su rango de distribución va de los 3,950 a los 4,500 msnm. En México, abarca las regiones montañosas del centro de México (Nevado de Colima, Nevado de Toluca, Popocatepetl, Iztaccíhuatl, etc.), desde Jalisco hasta Veracruz y se ha reportado en las zonas montañosas de Colima, la Malinche y Guatemala. Se encuentra en la Región sur-oriental del Valle de México: Ixtapaluca (Tlálloc), Tlalmanalco y Amecameca (Sierra Nevada; Cortes *et al.*, 1972; Neyra 2012).

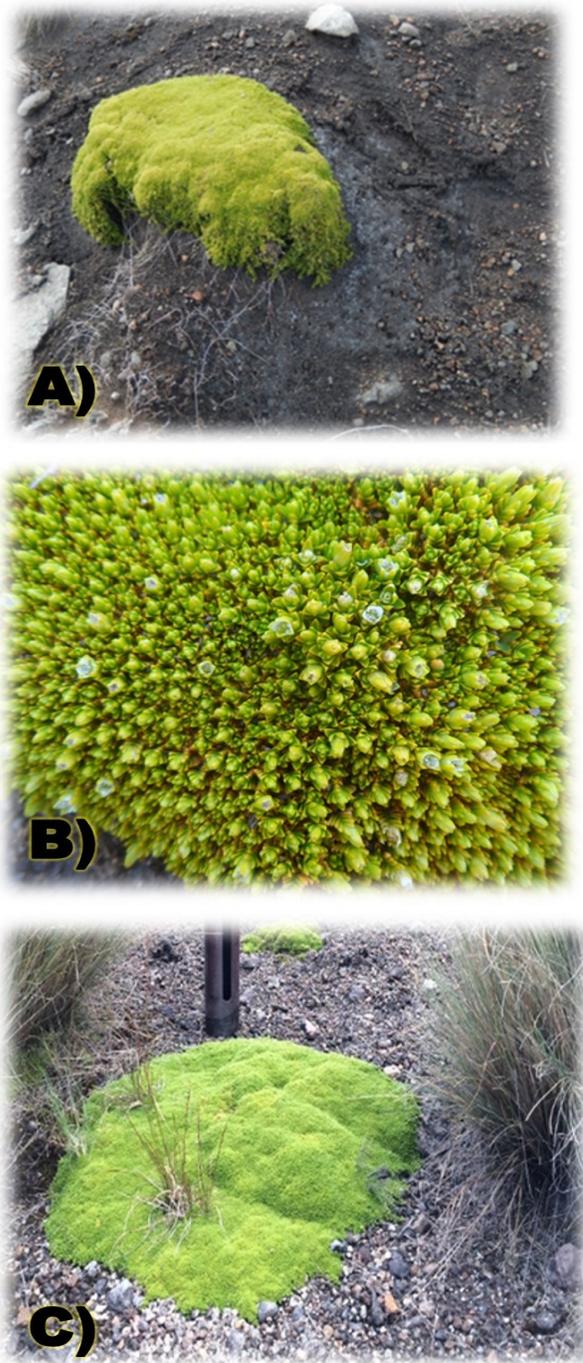


Figura 2. Planta de *Arenaria bryoides* Willd. en forma de montículo, resultado del efecto de su rizoide en la retención y acumulación de suelo en una matriz de suelo desnudo no consolidado (A), inflorescencias de *Arenaria bryoides* (B); así como el establecimiento de otras plantas dentro del cojín (C).

3.2. Diseño de muestreo

El presente estudio de investigación científica se desarrolló en el marco del proyecto CONACyT-Ciencia Básica intitulado "*Migración altitudinal de Pinus hartwegii lindl., como adaptación potencial a la variabilidad climática en el eje neovolcánico transversal: relación entre estructura, micrositio y clima*", por tanto, las mediciones y colectas se llevarón a cabo con base en el diseño experimental establecido para dicho proyecto.

El muestreo fue una combinación entre sistemático y estratificado, ya que se buscó una área en el Nevado de Toluca considerando la accesibilidad, el estado de conservación de la línea del arbolado, así como la pendiente, es decir sitios lo más homogéneos posible, para el establecimiento de tres transectos paralelos entre sí y perpendiculares a la pendiente. El sitio se estableció sobre la exposición Sur-Sureste (SSE) del cono volcánico en el Nevado de Toluca, en donde se estratifica la vegetación (Bosque y Pastizal) con base en la línea del arbolado *Pinus hartwegii* Lindl. Los transectos fueron trazados tirando una línea de 100 m hacia arriba de la pendiente (pastizal) y 100 m hacia abajo (bosque de *Pinus hartwegii*), de tal forma que cada transecto tuvo 200 m lineales en total. Los transectos fueron separados entre sí cada 50 m y sobre cada uno se establecieron seis parcelas de 20 m x 20 m, tres hacia arriba de la línea y tres hacia abajo. Las parcelas tuvieron un distanciamiento entre sí de 20 m. Cabe señalar que Alfaro-Ramírez, *et al.*, 2015, mencionó que *A. Bryoides* Willd., se distribuye por arriba del Límite Superior del Bosque (4,030-4,130 msnm), por lo que para este estudio se consideraron específicamente las parcelas ubicadas por arriba de la línea forestal (Fig.3).

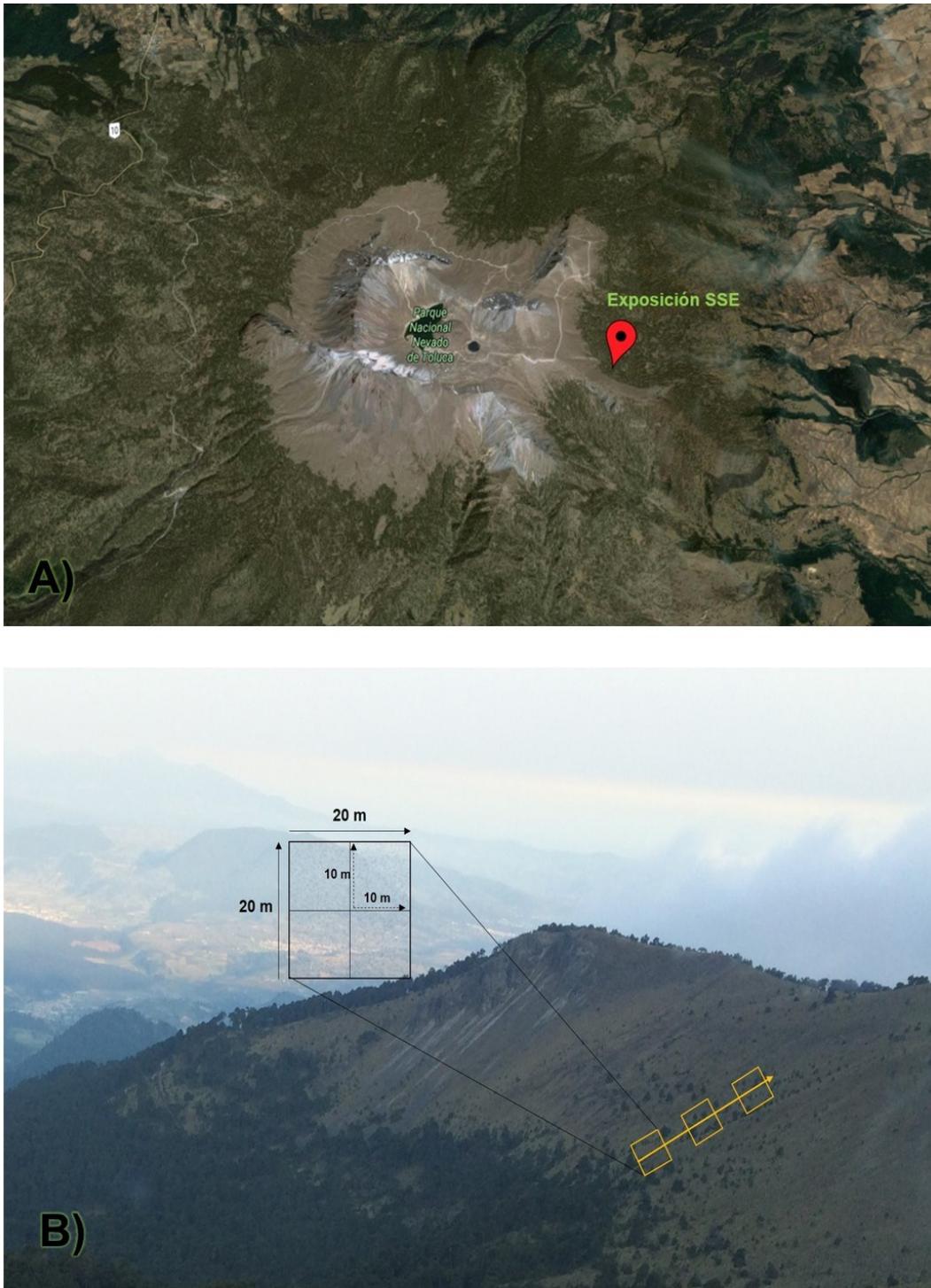


Figura 3. Ubicación de los sitios de muestreo en cuanto a la exposición del cono volcánico del Nevado de Toluca (A) y en la línea forestal con detalle de parcelas (B).

La unidad experimental en este trabajo fue la parcela, tomando como repeticiones las tres parcelas de cada nivel altitudinal (una por transecto), y como submuestras los micrositos, tres submuestras para *Arenaria bryoides* y tres para suelo desnudo. Las parcelas serán referenciadas en el presente documento con las literales A, B y C de acuerdo a como se incrementa en altitud. Para cada parcela la altitud correspondiente fue A: 4,113 msnm, B: 4,120 msnm y C: 4,132 msnm. El muestreo se realizó durante dos temporadas: secas y lluvias. Para la primera, se muestreo el 20 y 21 de Mayo del 2015 y en temporada de lluvias durante el 7 y 8 de Octubre del mismo año.

3.3. Micrositos

El presente estudio está basado en la comparación de dos micrositos: el micrositio formado debajo de la copa de plantas de *Arenaria bryoides* (AB), y el micrositio formado debajo del suelo desnudo (SD). Para ello en cada parcela se seleccionaron de manera aleatoria tres cojines sin presentar vegetación establecida en su interior y tres micrositos de suelo desnudo, ubicando la muestra de SD a 50 cm de cada uno de los cojines de AB seleccionados. Se colectaron 27 muestras de AB y 27 de SD en cada temporada, dando un total de 108 muestras de suelo.

3.3.1. Densidad de cojines de *Arenaria bryoides*

La densidad de los cojines de *A. bryoides* se obtuvo mediante el conteo de los individuos que estaban establecidos en cada uno de los cuadrantes que integraba cada parcela.

3.3.2. Mediciones *in situ*

La temperatura de cada micrositio fue medida de manera puntual únicamente en el momento del muestreo. Para ello se utilizó un termómetro TFA 19.2008. Dicho termómetro se colocó a 15 cm de profundidad dentro de ambos micrositos, es decir en AB y SD, y después de dos minutos, cuando la temperatura se estabilizó, se registró la temperatura.

3.3.3 Muestreo de suelo por micrositio

Para cada micrositio, se tomó una muestra de suelo a 15 cm de profundidad con la ayuda de una barrena cilíndrica de 7 cm de diámetro (Fig.4). En AB se colectó la muestra de suelo en el centro del cojín con la finalidad de evitar el efecto borde. Cada una de las muestras colectadas fue colocada en una bolsa de plástico debidamente etiquetada y fue trasladada al laboratorio para su posterior análisis fisicoquímico en el Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR) de la Universidad Autónoma del Estado de México (UAEM).

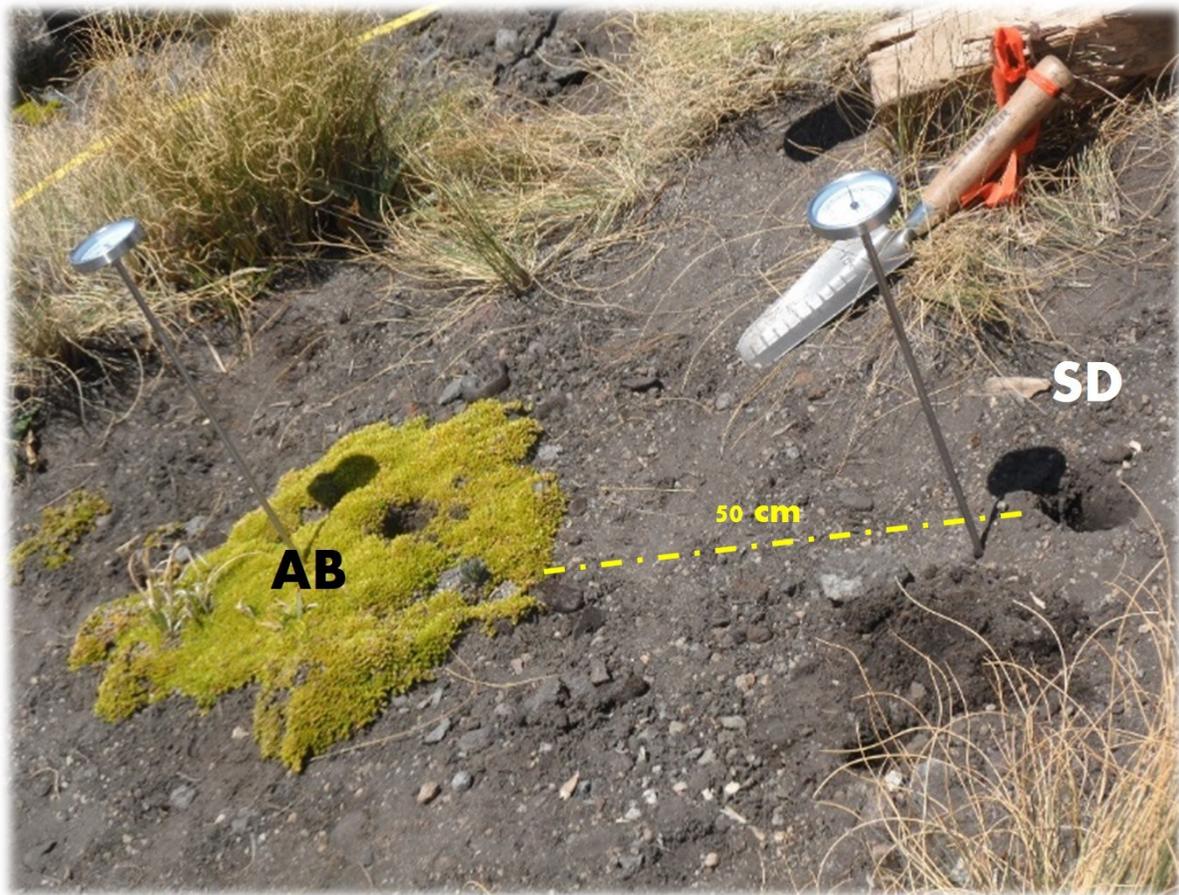


Figura 4. Colecta de muestras y medición de la temperatura bajo los dos micrositios comparados en el presente estudio, plantas en cojín *Arenaria bryoides* Willd. (AB) y suelo desnudo (SD).

3.4. Análisis fisicoquímico del suelo

En el laboratorio, las muestras de suelo colectadas fueron pesadas, y puestas a secar a temperatura ambiente, lejos de corrientes fuertes de aire. Una vez seco el suelo, este fue pasado por una malla de 2 mm de diámetro, deshaciendo los agregados que hubiese presentes, así como las rocas y raíces que se encontraron en cada muestra.

3.5. Determinación de propiedades fisicoquímicas del suelo

Las propiedades fisicoquímicas del suelo que fueron medidas en el presente estudio fueron el contenido de la materia orgánica (MOS), el potencial de hidrógeno (pH), la humedad, densidad aparente (DA) y la textura. Los métodos que se utilizaron para su determinación son estandarizados y en los cuales se basa la NOM-021-RECNAT-2000. Estos métodos se mencionan a continuación (Klute, 1986; Sparks *et al.*, 1996):

3.5.1. Materia orgánica

El contenido de MOS, se determinó a través del método de Walkley y Black. Para ello se pesaron 0.1 g de suelo seco y tamizado, el cual fue colocado en un matraz Erlenmeyer de 500 ml. Se adicionaron 10 ml de dicromato de potasio agitando el matraz para que el reactivo entrara en contacto con todas las partículas de suelo. Se agregaron 20 ml de ácido sulfúrico concentrado (H_2SO_4). Se agito la suspensión durante un minuto y se dejó reposar por 30 minutos. Una vez transcurrido el tiempo se añadieron 200 ml de agua destilada, 5 ml de ácido fosfórico concentrado (H_3PO_4) y se añadieron 5 gotas del indicador de difenilamina. Finalmente, se tituló la solución gota a gota con sulfato ferroso hasta lograr un color verde claro. Paralelamente a las muestras de suelo, fueron procesados tres blancos, colocando todos los reactivos mencionados, pero sin suelo. El contenido de materia se determinó multiplicando el porcentaje de carbono orgánico por el factor de corrección (1.724). Se reporta la MOS en porcentaje (%).

3.5.2. Potencial de hidrógeno

El pH del suelo de cada muestra fue medido utilizando el método potenciométrico. Este fue medido en una solución 1:2 de cloruro de potasio (KCl), para lo cual se agregaron 20 ml de KCl 1N a 10 g de suelo seco. Cada solución fue agitada manualmente a intervalos de 5 minutos hasta completar 30 minutos, esto para equilibrarse con el CO₂ atmosférico. Después, cada solución se dejó reposar 15 minutos y se volvieron a agitar. Se tomaron las lecturas en el sobrenadante y se registró una vez que ésta permaneció constante. El equipo utilizado para la determinación fue un potenciómetro OAKTON pH/CON500, previamente calibrado con soluciones buffer de pH=4, pH=7 y pH=10.

3.5.3. Contenido de humedad

El contenido de humedad del suelo, fue determinado mediante el método gravimétrico. Para ello se tomó una submuestra de 20 g de suelo recién traído de campo, y se colocó en una estufa a 105 °C por 48 horas. Posteriormente se pesó y se calculó el contenido de humedad mediante la diferencia de pesos. El contenido de humedad se reporta en %.

3.5.4. Densidad aparente

La densidad aparente se determinó mediante el método de la probeta, donde se colocó suelo en una probeta de 100 ml hasta cubrir 10 ml, se le dieron 30 golpes sobre una superficie y posterior se agregó suelo hasta quedar los 10 ml y se tomó el peso. Finalmente, la DA se obtuvo mediante la división del peso del suelo entre el volumen. Se reporta en gcm^{-3} .

3.5.5. Textura

La textura de cada muestra fue determinada mediante el método de Bouyoucus. Para ello se pesaron 60 g de suelo tamizado, el cual fue colocado en un vaso de precipitado de 500 ml. A este suelo se agregaron 40 ml de peróxido de hidrógeno, dejándolo al descubierto dentro de una campana de extracción hasta que la muestra se evaporara quedando seca y sin presentar efervescencia. Lo anterior con la finalidad de remover toda la materia orgánica presente en el suelo. Después, se

pesaron 50 g de suelo remanente seco, colocándolo en un vaso de precipitado de 250 ml, para posteriormente adicionarle agua hasta cubrir la superficie con una lámina de 2 cm. Se agregaron 5 ml de oxalato de sodio y 5 ml de metasilicato de sodio, dejándolo reposar durante 15 minutos. Se transfirieron las muestras de los vasos de precipitado a copas del agitador mecánico. Se activaron los agitadores durante 5 minutos y al finalizar el tiempo se traspasó todo el contenido a una probeta de 1,000 ml. Se añadió agua destilada hasta completar un litro o llevar a la marca inferior (1,113 ml) con el hidrómetro de Bouyoucus dentro de la suspensión. Después de haber sacado el hidrómetro se agitó la probeta volviéndose a introducir el hidrómetro y se tomaron las lecturas 40 segundos y 2 horas después. Se obtuvieron los porcentajes de arena, limo y arcilla, mediante:

$$\% \text{ arcilla} + \text{ limo} = \text{lectura } 40'' \text{ (2)}$$

$$\% \text{ arena} = 100 - (\% \text{ arcilla} + \text{ limo})$$

$$\% \text{ arcilla} = \text{lectura a las 2 hrs (2)}$$

$$\% \text{ limo} = (\% \text{ arcilla} + \text{ limo}) - \% \text{ arcilla}$$

Consecutivamente, los porcentajes se determinaron en el triángulo textural del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA, 2014).

3.6. Análisis estadístico

Con los registros obtenidos en campo así como los del trabajo de laboratorio, se diseñó una base de datos en Excel. Ésta fue constituida con las siguientes variables: número consecutivo de muestra (1-108), micrositio (AB, SD), altitud (A: 4,113 msnm, B: 4,120 msnm, C: 4,132 msnm), temporada (secas, lluvias), temperatura (°C), contenido de materia orgánica del suelo (MOS%), pH, humedad (H%), densidad aparente (DA, gcm⁻³) y textura. Con el fin de comparar los micrositos evaluados (AB vs. SD) se realizó una prueba *t-student* para muestras independientes. Se aplicó un análisis de potencia *post hoc* con la finalidad de evaluar la potencia de la prueba de *t*, y determinar si la presencia o ausencia de diferencias significativas entre los micrositos fue debido a la falta de réplicas suficientes o bien porque realmente no

las hay. Finalmente, la relación entre los micrositios y las variables respuesta fue evaluada mediante el *Coefficiente de Correlación de Pearson*. Para todas las variables se reporta valor promedio \pm desviación estándar. Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa IBM, SPSS versión 22.0, a un nivel de confianza del 95% ($\alpha=0.05$). El análisis de potencia fue realizado en G*Power versión 3.1.9.2.

CAPÍTULO 4

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el presente estudio se evaluó el efecto de las plantas en cojín de la especie *Arenaria bryoides* Willd., sobre la acumulación de materia orgánica del suelo. Lo anterior mediante la comparación del contenido de materia orgánica en suelo bajo dos micrositios: *A. bryoides* (AB) vs suelo desnudo (SD), así como de otras características físicas y químicas del suelo obtenido en la exposición sur-sureste del cono volcánico del Nevado de Toluca.

4.1. Densidad de los cojines de *Arenaria bryoides*

Se encontró que en el cono volcánico del Sur-Sureste del Nevado de Toluca, están establecidos 2,585 individuos de cojines de *A. bryoides*. Por altitud, se encontró que a 4,113 msnm se registró el mayor número de individuos, que representan 265 individuos de AB por cada 400 m² y a medida que se ascendió en metros el número se redujo (Tabla 1). El número de individuos se contó solo en temporada de secas ya que la tasa de crecimiento de los cojines es sumamente lenta y para éste estudio no fue medida. La reducción de individuos de cojines a mayores altitudes podría deberse a que en las partes más altas, dadas las condiciones ambientales, ocurren las etapas más tempranas de la sucesión y a medida que se descende, las condiciones se modifican volviéndose favorables para la germinación y desarrollo de plántulas (Pickett y McDonell, 1989).

Tabla 1. Número de individuos de *Arenaria bryoides* registrados en cada parcela y por cada 400 m².

Parcela (Altitud)	<i>Arenaria bryoides</i>	
	Total	(400 m ²)
4 (4,113 msnm)	1,059	265
5 (4,120 msnm)	733	183
6 (4,132 msnm)	793	198

4.2. Efecto del micrositio sobre las propiedades del suelo

4.2.1 Caracterización *in situ* de los micrositos

La temperatura registrada bajo el micrositio AB (11.48±.77) fue menor a la del SD (11.65±1.96), sin embargo no hubo diferencias estadísticas significativas (Tabla 2). De acuerdo con Cavieres *et al.* (1998) y Antonsson *et al.* (2009). Los cojines moderan la temperatura en su interior propiciando condiciones menos adversas que el ambiente externo, por lo que es de esperarse que pasando el mediodía, hora en que se realizaron las mediciones en el presente estudio, la incidencia de la radiación solar alcance su valor máximo provocando un mayor calentamiento del suelo desnudo que debajo de las plantas en cojín. Lo anterior es respaldado por Reid y Lortie (2012), quienes mencionan que los cojines regulan 5 °C los máximos de temperatura durante la parte más caliente del día, por lo que podrían promover el establecimiento, en su interior, de otras especies menos tolerantes al estrés ambiental. En el mismo sentido, Antonsson *et al.* (2009), reportan que los cojines disminuyen desde 15 °C hasta 24.5 °C la temperatura del aire circundante. Sin embargo, en días nublados, la temperatura de los cojines puede ser de 2 a 3 °C más alto que la temperatura del aire en su exterior. Así el micrositio de SD en comparación con el de AB presentará variaciones tanto diurnas como estacionales más extremas (Antonsson *et al.*, 2009; Körner, 2003; Petit y Prudent, 2010), influenciando significativamente la dinámica de las poblaciones tanto de plantas

como de microorganismos (Acuña-Rodríguez *et al.*, 2006; Hedberg, 1964; Morgan *et al.*, 2006).

Por otra parte, en el presente estudio no se registraron diferencias estadísticas significativas en la temperatura del suelo entre los dos micrositios comparados, sin embargo, es importante considerar que la temperatura del suelo se hace más estable conforme se incrementa la profundidad (Brady y Weil, 2002; Fierer *et al.*, 2003) por lo que se esperaría que la significancia pudiera cambiar si se toman datos de temperatura del suelo a diferentes profundidades, por ejemplo 5, 10, y 15 cm (Cavieres *et al.*, 1998). Adicionalmente, se recomienda tomar registros continuos con equipo automatizado a lo largo de un día completo como mínimo, e incluso entre estaciones para poder corroborar cuantitativamente el amortiguamiento de la temperatura del suelo por parte de los cojines durante los periodos de temperaturas bajas extremas.

Tabla 2. Propiedades fisicoquímicas de las 54 muestras de suelo bajo *Arenaria bryoides* y 54 muestras de suelo desnudo. Para cada variable se reporta el promedio (\pm Desviación Estándar).

	Variabes	<i>Arenaria bryoides</i> (AB)	Suelo desnudo (SD)	
Características in situ	Temperatura (°C)	11.48 (\pm 0.77)	11.65 (\pm 1.96)	
Propiedades químicas	MOS (%)	5.85 (\pm 8.89)	4.35 (\pm 13.60)	
	pH	4.70 (\pm 0.13)	4.74 (\pm 0.13)	
Propiedades físicas	Humedad (%)	22.25 (\pm 9.85)	24.67 (\pm 9.24)	
	DA (gcm⁻³)	0.94 (\pm 0.15)	0.99 (\pm 0.08)	
	Textura (%)	Arena	85.75 (\pm 4.09)	83.63 (\pm 6.45)
		Limo	9.60 (\pm 4.16)	11.92 (\pm 5.76)
		Arcilla	4.65 \pm 1.67)	4.45 (\pm 1.79)

4.2.2. Propiedades químicas del suelo por micrositio

El contenido de MOS comparando los dos micrositios, es decir AB vs. SD, resultó ser mayor en AB (5.85 \pm 8.89) que en SD (4.35 \pm 13.60) a pesar de no encontrar diferencias significativas (Tabla 2). Lo anterior, concuerda con lo reportado por Kikvidze *et al.* (2015), quienes demostraron que en un total de 15 sitios ubicados en diversos países (Nueva Zelanda, España, Canadá, China, Suiza y Noruega), las plantas en cojín *Carex firma*, *Silene acaulis*, *Minuartia recurva*, *Thylacospermum caespitosum*, *Rhodiola juparensi*, *Plantago holosteum*, *Arenaria tetraquetra* y *Dracophyllum phyllacne* constituyen microhábitats caracterizados por un mayor contenido de materia orgánica que las áreas abiertas, lo que podría estar relacionado con el aumento de temperatura y con ello, el incremento de la actividad microbiana (Fierer *et al.*, 2003) y la tasa de mineralización (Lillo *et al.*, 2011). Godbold *et al.*, 2006, mencionan que el sistema radical y los microorganismos

asociados, son los principales contribuyentes de materia orgánica al suelo y estos dependen del tamaño y tiempo de vida de la planta. En ese sentido, las plantas en cojín parecen tener una vida larga y una tasa de crecimiento lenta por las condiciones en donde se desarrolla (Morris y Doak, 1968). Aunque no existe suficiente información sobre la tasa de crecimiento, Benedict (1989) y MacCarthy (1992), revelaron que las plantas en cojín de la especie *Silene acaulis*, que puede vivir hasta 350 años (Beschel, 1958), tiene una tasa de crecimiento entre 0.06 y 3 cm por año y pueden alcanzar una tasa máxima de 2 a 3 cm por año que pueden ser alcanzadas en la parte intermedia de su vida y en ese tiempo pueden desarrollar su sistema radicular. Ello sugiere que el rizoide que constituyen los cojines desde que empiezan a crecer, puede explorar la MOS que se forma debajo de ellos y aumentar la disponibilidad de nutrientes para las plantas que crecen en su interior.

Contrario a lo encontrado para la MOS por micrositio, el potencial de hidrógeno (pH) mostró mayor acidez en el micrositio SD (4.74 ± 0.13) en comparación con AB (4.70 ± 0.13), sin encontrar diferencias estadísticas significativas (Tabla 2). Dichos valores de acidez se encuentran por debajo de lo reportado por Huetz de Lempis (1970) y Salm y Castro (2005), quienes mencionan que para suelos de alta montaña o regosoles, el rango de pH es de 5 a 6. En cuanto a la variabilidad del pH entre ambos micrositios, se han reportado pequeñas diferencias como las de este estudio en micrositios debajo de plantas en cojín de la especie *Silene aculis* y SD, donde Massaccesi *et al.* (2015), encontró que el pH del suelo debajo de tres especies de alta montaña, entre ellas el cojín *Silene acaulis*, tuvo menor pH (7.59 ± 0.04) que en suelo desnudo (7.66 ± 0.10), sin embargo las diferencias no fueron significativas como en el caso del presente estudio. También, lo anterior han sido reportado por Roy *et al.* (2013), en los Alpes Franceses.

4.2.3. Propiedades físicas del suelo por micrositio

El contenido de humedad encontrado bajo el micrositio AB en el presente estudio fue inferior (22.25 ± 9.85 %) que en el SD (24.67 ± 9.24 %) sin obtener diferencias estadísticas significativas (Tabla 2). Estos porcentajes de humedad son mayores a los reportado por Massaccesi *et al.* (2015), quienes encontraron 12.90 % (± 1.96) de

humedad bajo *Silene acaulis* en comparación con el suelo desnudo (19.83 ± 3.68 %). Además, al igual que en el presente estudio se encontró menos contenido de humedad bajo el cojín *S. acaulis* en la zona de los Alpes centrales de Italia a 2,750 m de altitud. El contenido de humedad en el sustrato en ambientes de alta montaña es un factor particularmente importante para la germinación exitosa de especies pioneras y posterior crecimiento de plántulas (Körner, 2003). La mayor cantidad de agua encontrada en SD en el presente estudio está en concordancia a la mayor temperatura, lo que sugiere la pérdida de agua por la evapotranspiración de AB, tal como lo explican Chauchard *et al.* (2001), las plántulas de *Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*, presentaron una intensa evapotranspiración a diferencia de los sitios abiertos como respuesta a la mayor temperatura e incidencia del viento.

La densidad aparente (DA) en AB (0.94 ± 0.15 gcm⁻³) fue menor que en SD (0.99 ± 0.08 gcm⁻³), sin embargo no se encontraron diferencias estadísticas significativas (Tabla 2). Tales datos son inferiores a lo establecido por el Panel on Volcanic Soils of America (1972), donde la DA a altitudes superiores a 4,110 msnm en el Nevado de Toluca, es de 1.00 gcm⁻³. En concordancia, Boix-Fayos *et al.* (1994), reportan mayor DA en suelos desnudos en comparación con suelos con vegetación establecida. De manera similar Rubio (2010), menciona que las zonas desprovistas de vegetación, presentan valores más altos de DA debido a la estructura porosa del sustrato y el grado de desarrollo del suelo (Shoji *et al.*, 1993). La estructura porosa del suelo depende de la distribución de los macroporos y microporos y el contenido de MOS (Klein y Libardi, 2002). Cuando se incrementa la DA del suelo, se afectan las condiciones de retención de humedad y se limita el crecimiento de las raíces (Salamanca y Sadeghian, 2005), por lo que el suelo desnudo no podría contribuir de forma exitosa con la germinación de semillas y el crecimiento de las plántulas en comparación con el cojín.

Los datos obtenidos en el presente estudio, mostraron que la textura de los suelos del sitio, corresponde a Arena-Franco, con un patrón proporcional de los tres elementos en el siguiente orden arena>arcilla>limo. Respecto los micrositos, AB obtuvo mayor contenido de arena (85.75 ± 4.09 %) y arcilla (4.65 ± 1.67 %) que SD

con 83.63 % (± 6.45) y 4.45 % (± 1.79), respectivamente. Contrario a esto el SD tuvo mayor contenido de limo (11.92 ± 5.76 %) que en AB (9.60 ± 4.16 %) (Tabla 2). Dado que la arena es de tipo pumita o pómez, los valores fueron inferiores a lo reportado por Lacasta *et al.* (2006), quienes establecieron que en suelos con textura mayormente arenosa, a una profundidad de 20 cm, el porcentaje de arena corresponde al 69 %. Respecto a la arcilla y limo, estos valores son inferiores a lo que Lacasta *et al.* (2006) reportó (14 % de limo y 17 % de arcilla). La proporción de estas fracciones del suelo deriva de la composición mineral, el área superficial y el espacio poroso (Geissert *et al.*, 2000) y tiene importantes implicaciones en términos del funcionamiento del ecosistema y de los procesos relacionados con los ciclos de nutrimentos y agua. Un suelo con mayor cantidad de arena de tipo pómez contiene macroporos que facilitan la absorción y almacenamiento de humedad, mayor aireación en sus cavidades y son piedras ligeras resistentes a bajas temperaturas y a la salinidad que posee el agua. Tales características facilitan la modulación de la temperatura, la disponibilidad de humedad y nutrientes, además facilitan la penetración de las raíces y el desarrollo de las plántulas (Geissert *et al.*, 2000), características que promueven el efecto nodriza de AB para el establecimiento de otras especies en el interior de los cojines, redundando en una mayor riqueza vegetal a escala local.

4.3. Efecto de la altitud sobre la comparación micrositios

4.3.1 Caracterización *in situ* de los micrositios

La temperatura del suelo en los dos micrositios (AB y SD) fue registrada *in situ* a lo largo del gradiente altitudinal. Lo anterior debido a que la altitud ha sido reportada como uno de los principales controles de la temperatura (Arroyo *et al.*, 2003; Antonsson *et al.*, 2009, Cavieres *et al.*, 1998). En todos los niveles altitudinales la temperatura en AB fue inferior que en SD, siendo la altitud intermedia (B: 4,120 msnm) donde se registraron los valores más altos del suelo en ambos micrositios $11.6 (\pm 1.53)$ °C en AB y $11.78 (\pm 1.56)$ °C en SD. El suelo desnudo aumenta la

cantidad de radiación solar debido a la presencia del albedo, mismo que depende del color y la humedad. Por lo que, el suelo desnudo al poseer un color oscuro en comparación con AB, podría tener un albedo de 0.2, es decir, absorber hasta el 80 % de la radiación recibida durante el día, generando que el SD se caliente y aumente su temperatura. Tal proceso se revierte en la noche, con la ausencia de luz, donde el albedo disminuye y con ello la temperatura (Brady y Weil, 1999). A nivel altitudinal, no se encontraron diferencias estadísticas significativas en los micrositos a diferencia de lo reportado por Cavieres *et al.* (1998), quienes también midieron la temperatura bajo dos micrositos equiparables, reportando que a partir del mediodía en la zona alto-andina de Chile central a 3,200 msnm, la temperatura en el SD fue de 32 °C, siendo significativamente superior a la de la planta en cojín *Laretia acaulis* (25 °C). Estas altas temperaturas a mayor altitud, son características de la época de verano, lo que provoca que las plantas ubicadas en altitudes bajas, tengan altas tasas evaporativas y un fuerte estrés hídrico, tanto de la planta misma como del suelo. Por lo que la moderación de la temperatura por parte de *L. acaulis*, le permite actuar como nodriza para las especies que se encuentran creciendo en su interior (Cavieres *et al.*, 1998). Arroyo *et al.* (2003), encontraron que en la planta en cojín *Laretia acaulis*, la cual se distribuye a 2,800 msnm, la temperatura del suelo es menos variable (0° a 22 °C), que el SD (0° a 30 °C), y existen mayores fluctuaciones conforme se incrementa en altitud, evidenciando así el papel de las plantas en cojín sobre el amortiguamiento de la temperatura del suelo.

4.3.2. Efecto del gradiente altitudinal sobre las propiedades fisicoquímicas de los micrositos de AB y SD.

Respecto de las variables edafológicas y sus variantes en relación al gradiente altitudinal evaluado, se encontró que el contenido de MOS (%) en AB mostró un aumento, siendo el nivel altitudinal B (4,120 msnm), donde se obtuvo el mayor valor (7.77±14.91%). Contrario a lo anterior el micrositio SD, mostró el patrón opuesto disminuyendo 0.56% conforme incrementó la altitud. De esta manera, el menor

contenido de MOS ($4.06 \pm 2.67\%$) en SD fue registrado en la altitud más elevada (C: 4,132 msnm; Tabla 3).

Tabla 3. Características químicas y físicas del suelo bajo *Arenaria bryoides* (AB) y suelo desnudo (SD) a través del gradiente altitudinal. A: 4,113 msnm, B: 4,120 msnm C: 4,132 msnm. Para cada variable se reporta el promedio (\pm Desviación Estándar).

Altitud (msnm)	Variable	<i>Arenaria bryoides</i> (AB)	Suelo desnudo (SD)	Diferencia entre AB y SD	p value	
A	MOS (%)	4.65 (± 3.39)	4.62 (± 4.93)	0.03	0.12	
	pH	4.69 (± 0.13)	4.80 (± 0.16)	0.11 ⁺	1.60	
	Humedad (%)	23.65 (± 11.20)	24.23 (± 8.68)	0.58 ⁺	0.86	
	DA (gcm^{-3})	0.87 (± 0.23)	0.97 (± 0.09)	0.1 ⁺	1.21	
	Textura (%)	Arena	83.53 (± 4.27)	82.77 (± 7.82)	0.76	0.26
		Limo	10.01 (± 4.22)	16.77 (± 5.70)	6.76 ⁺	2.86
		Arcilla	4.46 (± 1.41)	4.67 (± 2.04)	0.21 ⁺	0.25
B	MOS (%)	7.77 (± 14.91)	4.37 (± 2.90)	3.4	0.67	
	pH	4.72 (± 0.14)	4.71 (± 0.10)	0.01	0.17	
	Humedad (%)	22.05 (± 10.82)	24.77 (± 9.62)	2.72 ⁺	0.43	
	DA (gcm^{-3})	0.95 (± 0.09)	1.01 (± 0.09)	0.06 ⁺	1.41	
	Textura (%)	Arena	84.98 (± 4.73)	84.16 (± 4.84)	0.82	0.36
		Limo	10.66 (± 4.43)	11.58 (± 4.49)	0.92 ⁺	0.44
		Arcilla	4.36 (± 1.66)	4.26 (± 1.77)	0.1	0.12
C	MOS (%)	5.13 (± 3.34)	4.06 (± 2.67)	1.07	0.75	
	pH	4.69 (± 1.05)	4.70 (± 1.06)	0.01 ⁺	0.20	
	Humedad (%)	21.06 (± 7.50)	25.02 (± 9.89)	3.96 ⁺	0.18	
	DA (gcm^{-3})	0.99 (± 0.22)	1.00 (± 0.22)	0.01 ⁺	0.10	
	Textura (%)	Arena	86.70 (± 19.06)	83.96 (± 19.26)	2.74	0.30
		Limo	8.20 (± 3.65)	11.62 (± 6.00)	3.42 ⁺	1.46
		Arcilla	5.10 (± 2.01)	4.42 (± 1.69)	0.68	0.77

⁺: La diferencia se reporta en valor absoluto.

El porcentaje de MOS encontrado tanto en AB como el SD, son inferiores a lo establecido por Hayama y Aguilera (1972), quienes reportan que el porcentaje de MOS en el Nevado de Toluca oscila entre el 15 % y 23 %, para suelos entre 3,150 y 4,125 msnm. Adicionalmente, también reportan una reducción en la MOS conforme se incrementa la altitud, reportando 21 %, 15.5 %, 15.3 % y 1.4 % de MOS, para altitudes de 3, 210; 3,330; 3,610; 3,800 msnm, respectivamente. De acuerdo con De las Salas (1987), esta relación entre MOS y altitud corresponde a la disminución en las tasas de mineralización a mayor altitud como resultado de las condiciones ambientales como precipitación, temperatura; así como cobertura y tipo de vegetación (Sánchez *et al.*, 2005). En este estudio, el contenido de MOS bajo el suelo desnudo sigue el patrón mencionado, sin embargo también muestra la influencia de la vegetación sobre el contenido de MOS que si bien no presentó diferencias significativas con el SD y entre los niveles altitudinales, si mostró que bajo las plantas en cojín el contenido y dinámica de la MOS es distinta. Cabe señalar que la temperatura podría jugar un papel importante en este aspecto ya como se mencionó, para este estudio la mayor temperatura (tanto en SD como en AB) fue registrada a los 4,120 msnm.

En cuanto al pH y su relación con la altitud, se encontró que el micrositio AB presentó valores similares en las tres altitudes A (4.69 ± 0.13), B (4.72 ± 0.14) y C (4.69 ± 1.05). El micrositio SD, por su parte, mostró una reducción con la altitud de 0.1, de tal forma que para la altitud C (4,132 msnm) se obtuvieron valores de pH más ácidos (4.70 ± 1.06) sin exhibir diferencias significativas. La diferencia de ambos micrositios reveló una reducción del pH de 0.11 a 0.01 respectivamente, siendo más ácidos en la altitud C (4,132 msnm; Tabla 3). Este comportamiento fue similar a lo reportado por Ochoa *et al.* (1981), quienes encontraron una relación parecida entre el pH y la altitud en un estudio realizado en Venezuela, con muestras tomadas entre 0-30 cm de profundidad, en donde reportan que de 800 a 3,450 msnm, el pH disminuyó a medida que se incrementó la altitud. En contraste con el gradiente altitudinal utilizado en este estudio (100 m), Smith *et al.* (2002) indicaron que a lo largo de un gradiente de elevación de 500 m, en suelos de Estados Unidos hubo una disminución del pH, encontrando suelos más ácidos a mayor altitud. La

presencia de suelos ácidos en altitudes elevadas limita el crecimiento de las comunidades vegetales y los organismos descomponedores de MOS, por lo que la presencia de AB como mecanismo moderador de la acidez del suelo, podría facilitar el establecimiento, crecimiento y nutrición de la planta misma y de otras plantas (Martínez *et al.*, 2011).

El contenido de humedad a través de las tres altitudes muestreadas, mostró que en AB hubo una disminución respecto a la altitud, de tal forma que en la altitud baja (A: 4,113 msnm) se encontró el mayor contenido (23.65 ± 11.20 % humedad). En SD, el contenido de humedad aumentó 0.79 % conforme incremento la altitud, de manera que en C (4,132 msnm), se registró mayor contenido de humedad (25.02 ± 9.89 %), mientras que en la altitud A (4,113 msnm) se obtuvo el menor porcentaje (24.23 ± 8.68) Los dos micrositos (AB y SD) revelaron un aumento respecto a la altitud, el cual oscila entre 0.58 % a 3.96 %, a pesar de no encontrarse diferencias significativas entre ellos a través del gradiente altitudinal (Tabla 3). De acuerdo a Levit (1980), con el incremento de altitud, la presión atmosférica y la temperatura descienden, por lo que se reducen las lluvias y la cobertura vegetal, repercutiendo en el contenido de humedad del suelo.

La DA determinada en ambos micrositos en las distintas altitudes en el Nevado de Toluca oscilaron entre el 0.87 y 1.1 gcm^{-3} . En AB la densidad aparente aumentó 0.12 gcm^{-3} con respecto a la altitud, mientras que SD no mostró un patrón. Sin embargo, en todos los casos se reportó mayor DA en el SD que bajo AB, a pesar de no encontrar diferencias estadísticas (Tabla 3). Estos datos se encuentran en el rango (0.7-1.34 gcm^{-3}) de los datos reportados por Aguilera *et al.* (1969), para suelos de tipo regosol. Hayama y Aguilera (1972), manifestaron que la DA aumentó con la altitud, encontrando a 3,800 msnm un rango de DA entre 0.54 y 0.73 gcm^{-3} ; a 3,960 msnm entre 0.59 y 0.68 gcm^{-3} ; y a 4,125 msnm de 1.0 a 1.1 gcm^{-3} , lo cual muestra además, una mayor variabilidad en la DA a mayores altitudes. El aumento de la densidad a mayores altitudes radica en la homogeneidad del sitio y la reducción del espacio poroso por la modificación de otras propiedades del suelo, de tal manera que al haber mayor DA, el movimiento del agua es obstaculizado, así como el

crecimiento, la penetración de raíces y por ende, el desarrollo de las plántulas (Hayama y Aguilera, 1972).

Dado que el gradiente utilizado en el presente estudio es de apenas 100 metros y estos están ubicados en el mismo bioma (pastizal alpino), la clase textural no cambio conforme a la altitud, es decir, siguió siendo Arena-Franco. Sin embargo, si se encontraron algunas variaciones en la proporción de arenas, arcilla y limo. En los dos micrositios se encontró porcentajes en el orden arena>limo>arcilla. El micrositio AB presentó un aumento de arena de 3.17 % conforme la altitud (83.53, 84.98, 86.70 %), mientras que SD mostró tener mayor arena en B (84.16 ± 4.84 %; 4,120 msnm). Respecto al limo y arcilla, ambos micrositios no mostraron un patrón, ya sea creciente o decreciente, en el contenido. Estos valores son similares a lo reportado por Hayama y Aguilera (1972), quienes manifestaron que en suelo de tipo regosol, presente en el Nevado de Toluca a 4,125 msnm, el contenido de arena es alrededor del 71 %, mientras que el porcentaje de limo y la arcilla son variables de acuerdo a las condiciones del suelo a diferentes gradientes. Se encontró un aumento en la diferencia en el contenido de arena entre AB y SD conforme a la altitud, encontrando 0.76 % de arena a 4,113 msnm, 0.82 % a 4,120 msnm y 2.74 % a 4,132 msnm respectivamente (Tabla 3). Soriano *et al.* 1996), mencionan que la presencia de un mayor contenido de arena, en comparación con partículas más pequeñas, deriva de la pedregosidad superficial del suelo en la alta montaña, la pendiente, la escasa vegetación y las condiciones de temperatura, precipitación y escorrentía. Lo anterior genera la intemperización y lixiviación o arrastre de sedimentos hacia las zonas bajas repercutiendo en las propiedades mismas del suelo, el desarrollo radicular, el aprovechamiento hídrico, la disponibilidad de nutrientes, la mineralización del nitrógeno y la posterior formación de materia orgánica para el establecimiento de las plantas (Watts *et al.*, 2010). De ahí la importancia misma de los cojines en la retención del suelo, y en el aporte de materia orgánica hacia dicho suelo retenido.

4.4. Efecto de la estacionalidad sobre los micrositios

4.4.1. Caracterización *in situ*

El presente estudio demostró que la temperatura para AB y para SD, tienen disparidades en la temporada de secas y de lluvias. El micrositio de AB y SD, mostraron en secas una temperatura de $10.67 (\pm 1.47) ^\circ\text{C}$ y $10.59 (\pm 1.87) ^\circ\text{C}$, siendo estos valores inferiores a lo encontrado en la temporada de lluvias ($12.30 \pm 1.68 ^\circ\text{C}$ y $12.70 \pm 1.44 ^\circ\text{C}$). Otero *et al.* (2001), por su parte, reportan una temperatura en época de secas superior a la del presente trabajo ($16 ^\circ\text{C}$) en las zonas montañosas de Colombia; mientras que la temperatura reportada en lluvias es muy por debajo a la encontrada en el Nevado de Toluca ($7 ^\circ\text{C}$) a pesar de ser condiciones ubicadas a altitudes similares. De acuerdo con Billings y Honey (1968), un clima extremadamente frío o seco, obstaculizan los procesos de floración, fructificación, aporte de semillas y germinación de plántulas debido a que la temperatura del suelo con y sin vegetación cambia drásticamente entre el verano y la época de lluvias. De tal forma que se muestra el efecto amortiguador de la vegetación bajo condiciones extremas de temperatura, permitiendo incluso la germinación exitosa de algunas especies menos adaptadas a tales condiciones. Al respecto, Holton y Greene (1967) reportan que el pasto *Deschampsia antarctica* y el cojín de la especie *Colobanthus crassifolius*, presentan una germinación exitosa en temporada de heladas ($< 5 ^\circ\text{C}$), lo que favorece la población de la planta misma y la germinación de plantas de otras especies que se establecen en su interior o junto a ellos.

4.4.2. Efecto de la estacionalidad sobre las propiedades fisicoquímicas bajo AB y SD.

Tanto en temporada secas como la temporada de lluvias, el micrositio AB mostró mayor contenido de MOS ($5.90 \pm 12.25 \%$ y $5.80 \pm 3.23 \%$) en comparación con SD ($4.17 \pm 3.87 \%$ y $4.53 \pm 3.38 \%$), de tal forma que el efecto de AB sobre la acumulación de MOS se mantiene estacionalmente. La diferencia de MOS en AB como en SD en las dos temporadas reveló que en secas existe mayor MOS, aunque no se encontraron diferencias significativas entre las dos estaciones (Tabla 4). La

actividad de los organismos descomponedores y por tanto del contenido de MOS depende del contenido de agua en el suelo, la composición del sustrato y la temperatura, de tal forma que, por ejemplo, la actividad microbiana incrementa a mayores temperaturas generando mayores tasas de descomposición (Lillo *et al.*, 2011) y aporte de nutrientes al suelo.

Tabla 4. Efecto de la estacionalidad sobre las propiedades fisicoquímicas del suelo bajo *Arenaria bryoides* (AB) y suelo desnudo (SD). Para cada variable se reporta el promedio (\pm Desviación estándar).

Temporada	Variable	<i>Arenaria bryoides</i> (AB)	Suelo desnudo (SD)	Diferencia entre AB y SD	p value	
Secas	MOS (%)	5.90 (\pm 12.25)	4.17 (\pm 3.87)	1.73	0.40	
	pH	4.66 (\pm 0.13)	4.73 (\pm 0.12)	0.07 ⁺	1.01	
	Humedad (%)	17.03 (\pm 9.11)	30.96 (\pm 7.23)	13.93 ⁺	1.05	
	DA (gcm^{-3})	0.96 (\pm 0.09)	0.98 (\pm 0.10)	0.02 ⁺	0.44	
	Textura (%)	Arena	85.53 (\pm 4.16)	85.98 (\pm 4.08)	0.45 ⁺	1.53
		Limo	9.82 (\pm 4.64)	14.09 (\pm 5.90)	4.27 ⁺	1.71
Arcilla		4.65 (\pm 1.59)	4.41 (\pm 1.88)	0.24	0.29	
Lluvias	MOS (%)	5.80 (\pm 3.32)	4.53 (\pm 3.38)	1.27	0.80	
	pH	4.73 (\pm 0.16)	4.75 (\pm 0.09)	0.02 ⁺	0.40	
	Humedad (%)	27.47 (\pm 7.61)	18.39 (\pm 6.30)	9.08	1.59	
	DA (gcm^{-3})	0.92 (\pm 0.20)	1.00 (\pm 0.07)	0.08 ⁺	1.13	
	Textura (%)	Arena	84.98 (\pm 4.73)	85.76 (\pm 5.51)	0.78 ⁺	0.10
		Limo	9.37 (\pm 3.70)	9.75 (\pm 4.81)	0.38 ⁺	0.19
Arcilla		4.65 (\pm 1.79)	4.49 (\pm 1.73)	0.16	0.19	

⁺: La diferencia se reporta en valor absoluto.

Respecto al efecto de la estacionalidad sobre el pH del suelo bajo los dos micrositios, se encontró que en la temporada de secas, tanto AB como SD tienen un suelo más ácido (4.66 ± 0.13 y 4.73 ± 0.12) que en temporada de lluvias (4.73 ± 0.16 y 4.75 ± 0.09 ; Tabla 4) a pesar de no encontrar diferencias estadísticas significativas. Ello concuerda con Porta *et al.* (2003), quienes mencionan que durante el verano el pH del suelo tiende a disminuir debido a los ácidos producidos por la acción microbiana; mientras que en invierno y primavera se presenta un aumento del pH. Un suelo ácido con $\text{pH} < 5$ muestra altas tasas de descomposición de la MOS, y sugiere que las plantas tengan la capacidad de asociarse con comunidades microbianas que funcione mejor bajo estas condiciones (Rêháková *et al.*, 2015). Al respecto Cicazzo *et al.* (2014), reportaron que las plantas pioneras *Otentilla aurea*, *Sibbaldia procumbens*, *Festuca halleri*, *Senecio carniolicus*, *Silene acaulis*, *Leucanthemopsis alpina*, *Minuartia sedoides*, *Gnaphalium supinum*, *Veronica bellidioides*, *Linaria alpina*, *Sedum alpestre* y *Saxifraga bryoides* pioneras son capaces de modificar la comunidad bacteriana del suelo y seleccionar los taxones específicos de rizobacterias para sobrevivir a las condiciones extremas del ambiente de alta montaña.

Los resultados de humedad obtenidos en el presente estudio, revelaron que durante la temporada seca, el contenido de humedad bajo AB (17.03 ± 9.11 %) fue menor que bajo SD (30.96 ± 7.23 %); contrario a lo encontrado en la época de lluvias donde AB (27.47 ± 7.61) fue mayor que SD (18.39 ± 6.30 ; Tabla 4). La diferencia de los dos micrositios, revelaron que en temporada de secas, la humedad fue 13.93 % mayor que en lluvias (9.08 %), sin encontrar diferencias significativas. De acuerdo con Cavieres *et al.* (2006), a inicios de verano, la humedad del suelo bajo cojines y SD oscilaba entre 15 % y 50 % y a finales de verano entre el 20 % y 40 % lo que permite condiciones estables para el crecimiento de plantas. Estudios similares fueron realizados por Yang *et al.* (2010), donde encontraron que el contenido de agua del cojín *Arenaria polytrichoides* en comparación con SD, oscilaba entre 10-45 % durante la temporada seca y 15-40 % durante la temporada húmeda. En sitios donde las plantas en cojín se desarrollan la época de invierno es muy marcada con presencia incluso de nieve, por lo que el contenido de humedad en el suelo es un

factor crucial para la germinación de semillas. Así una sequía de invierno podría limitar la disponibilidad de agua requerida para la germinación de semillas y posterior crecimiento de plántulas a elevadas altitudes (Körner, 2003), situación que podría ser aminorada por la humedad retenida en los cojines como estrategia o mecanismo para la facilitación en el establecimiento de otras especies dentro de los cojines.

La DA en la temporada seca fue menor en AB ($0.96 \pm 0.09 \text{ g cm}^{-3}$) que en SD ($0.98 \pm 0.10 \text{ g cm}^{-3}$), mientras que en la época de lluvias la DA para cada micrositio fue 0.92 g cm^{-3} (± 0.20) en AB y 1.00 g cm^{-3} (± 0.07) para SD (Tabla 4). A pesar de que no hubo diferencias estadísticas significativas entre en la DA de cada micrositio por temporada, los valores de la época de secas fueron menores a los de la época de lluvias. Lo anterior se debe a que en época seca, el suelo no experimenta un proceso de expansión/contracción por las partículas de agua, propiciando que la DA se mantenga estable influyendo en la estructura del suelo (Burbano, 1989). Por otra parte, la presencia de vegetación reduce la DA de los suelos debido a la presencia de raíces y materia orgánica que produce mayor porosidad en los suelos (Doran *et al.*, 1999), de ahí la menor densidad debajo de las plantas en cojín, lo cual es además, es favorable para la germinación de las semillas y el enraizamiento exitoso de las plantas que se establecen dentro del cojín (Geissert *et al.*, 2000).

El micrositio AB mostró que en la temporada de secas y de lluvias, el contenido de arena y limo fue inferior que en SD (Tabla 4). El contenido de arcilla en AB fue de 4.65 % (± 1.59) y 4.65 % (± 1.79), siendo mayores en comparación con SD 4.41 % (± 1.88) y 4.49 % (± 1.73). Los suelos arenosos, son en general favorables para la infiltración y aereación del suelo (Geissert *et al.*, 2000), es decir tienen menor retención de humedad que los suelos con mayor cantidad de arcilla. Lo anterior deriva en que las plantas restrinjan su germinación y desarrollo mediante la reproducción temprana aprovechando la época que consideren benéfica o permanezcan en latencia hasta encontrar las condiciones ambientales favorables (Soane y Ouwerkerk, 1994).

4.5. Potencia de la prueba de *t*-student

La prueba de poder a post hoc, mostró, con un intervalo de confianza del 95%, que no hubo diferencias significativas en el contenido de MOS entre los dos micrositios: AB vs. SD, tampoco por altitud o temporada ($t > 0.05 = 2.11$). Dado que la potencia de esta prueba oscila entre 5 % y 75 %, que corresponde a una potencia baja de acuerdo a McDonald (2014), por lo que se puede considerar que el tamaño de muestreo no fue suficiente para identificar diferencias estadísticas significativas a 15 cm de profundidad entre los micrositios establecidos por *Arenaria bryoides* (AB) y suelo desnudo (SD). Por lo anterior, para obtener una potencia mínima requerida del 80 % y afirmar que verdaderamente existen diferencias significativas entre AB y SD, se recomienda ampliar el muestreo. Es decir, en lugar de coleccionar tres muestras de AB y SD por parcela en cada transecto, se debe coleccionar 16 muestras de cada micrositio por parcela en los tres transectos establecidos, pero de acuerdo con la densidad de cojines, esto equivaldría a recoleccionar el 100 % de los cojines que están establecidos, generando un muestreo intensivo, mayor tiempo y recursos económicos.

4.6. Relación de las propiedades fisicoquímicas del suelo en los micrositios

Al realizar una correlación bajo el micrositio AB de la MOS con otras propiedades del suelo (temperatura, humedad, DA y pH), se puede observar que no existe una relación. No obstante, se observa que el pH presenta una correlación positiva y significativa ($p = 0.010$) con la humedad (Tabla 5).

Tabla 5. Coeficientes de correlación de Pearson entre la MOS y otras propiedades fisicoquímicas del suelo en el micrositio de *Arenaria bryoides* (AB).

		MO	Temperatura	Humedad	DA	pH
MO	Correlación de Pearson	1				
	Sig. (bilateral)					
	N	54				
Temperatura	Correlación de Pearson	-.107	1			
	Sig. (bilateral)	.441				
	N	54	54			
Humedad	Correlación de Pearson	.011	-.044	1		
	Sig. (bilateral)	.937	.750			
	N	54	54	54		
DA	Correlación de Pearson	.058	-.166	-.212	1	
	Sig. (bilateral)	.677	.230	.124		
	N	54	54	54	54	
pH	Correlación de Pearson	-.053	-.073	.348**	-.001	1
	Sig. (bilateral)	.706	.601	.010	.995	
	N	54	54	54	54	54

** . La correlación es significativa en el nivel 0.01 (2 colas).

De acuerdo con Campillo y Sadwaska (1993), el pH está condicionado por el contenido de agua del suelo ya que una vez que el agua es absorbida, ocurre un arrastre o lixiviación de los cationes hacia mayor profundidad. Tal proceso es lento pero constante y se acelera durante la temporada de altas precipitaciones. Lo anterior, repercute en la disminución de la carga variable negativa que provoca la acidificación del suelo (Sadwaska y Campillo, 1999). El suelo con pH tendiente a ser básico y favorable contenido de humedad, mejora el proceso fisiológico de la absorción de nutrientes por parte de las raíces de las plantas, mismas que al obtener los nutrientes necesarios logran desarrollarse y aumentar la vegetación local (Etchevers, 1988).

Por otra parte, de acuerdo con Massacesi *et al.* (2015), la humedad y el pH que tiene el suelo bajo AB, promueven una mayor actividad microbiana y por tanto, mayor liberación de CO₂ y iones H, mismos que influyen en la descomposición de la MOS y en la disponibilidad y asimilabilidad de nutrientes por parte de las raíces de las plantas. La humedad presente en el suelo, varía con la profundidad, la textura del suelo y la cobertura vegetal. Por consiguiente, los suelos desprovistos de vegetación son vulnerables al impacto de las gotas de lluvia, encostramiento, mayor escorrentía de agua, baja actividad microbiana y disponibilidad de nutrientes. Aunado a ello, un aumento de la humedad del suelo provoca la disminución de la DA y la macroporosidad, repercutiendo en la reducción de los poros de conducción de agua y el intercambio gaseoso (Ferrari, 1994). Esto puede ser corroborado en la Tabla 6, donde el SD tuvo una relación negativa pero significativa entre la humedad y la DA.

Tabla 6. Coeficientes de correlación de Pearson entre la MOS y otras propiedades fisicoquímicas del suelo en el micrositio suelo desnudo (SD).

		MO	Temperatura	Humedad	DA	pH
MO	Correlación de Pearson	1				
	Sig. (bilateral)					
	N	54				
Temperatura	Correlación de Pearson	.000	1			
	Sig. (bilateral)	.998				
	N	54	54			
Humedad	Correlación de Pearson	.259	-.107	1		
	Sig. (bilateral)	.059	.439			
	N	54	54	54		
DA	Correlación de Pearson	-.258	.323*	-.316*	1	
	Sig. (bilateral)	.059	.017	.020		
	N	54	54	54	54	
pH	Correlación de Pearson	-.125	-.073	.095	-.296*	1
	Sig. (bilateral)	.367	.600	.496	.052	
	N	54	54	54	54	54

*. La correlación es significativa en el nivel 0.05 (2 colas).

La porosidad del suelo, también está condicionada por la temperatura, de manera que las bajas temperaturas y la presencia de altas precipitaciones, estimula la expansión/contracción de las partículas del suelo en el micrositio SD, rompen su estructura, aumentan la densidad aparente y limitan la penetración de las raíces de las plantas (Venialgo *et al.*, 2004; Tabla 6). En consecuencia, el micrositio SD no contiene las condiciones favorables para que las raíces de las plantas se desarrollen y exploren mayores espacios, obtengan agua y nutrientes que garanticen su supervivencia y el aumento de la diversidad local de especies.

CONCLUSIONES

De acuerdo a los resultados obtenidos las conclusiones de este estudio son las siguientes:

- La acumulación de MOS bajo AB fue mayor en comparación con SD, a pesar de no encontrar diferencias estadísticas significativas entre ambos micrositios. Sin embargo, la hipótesis de este trabajo no se puede aceptar.
- No se encontraron cambios sustanciales en las propiedades fisicoquímicas a través del gradiente altitudinal (4,113-4,132 msnm). No obstante, el micrositio de AB mostró un aumento en los valores promedio de MOS y DA a medida que incremento la altitud.
- El efecto de AB sobre la acumulación de MOS, pH y textura se mantuvo estacionalmente.
- De manera general, se encontraron suelos ácidos, con contenido de MOS y DA en el rango reportado para suelos poco desarrollados de alta montaña. La textura que predomina es Arenosa-Franco con el siguiente patrón decreciente: arena>limo >arcilla.
- De acuerdo a la potencia de la prueba, el muestreo no resulto ser suficiente para encontrar diferencias significativas en las propiedades fisicoquímicas entre AB y SD.
- A pesar de los resultados obtenidos, el micrositio de AB está ejerciendo un impacto positivo en términos biológicos no estadísticos. La importancia de ello radica precisamente en que promueve un micrositio con condiciones favorables para el establecimiento de otras especies menos adaptadas y de aquellas que pudieran migrar como respuesta al cambio climático.

RECOMENDACIONES

Dados los resultados de la investigación, las recomendaciones se mencionan a continuación:

- Dado que la profundidad a la cual se muestreo (15 cm) no permitió observar diferencias estadísticamente significativas, y considerando que los ambientes de alta montaña se caracterizan por procesos lentos de descomposición y una lenta tasa de crecimiento vegetal, se recomienda realizar estudios a menor profundidad (p. ej. 5 y 10 cm) para tratar de identificar si esta variable permite discernir con mayor precisión la dimensión de la influencia de las plantas en cojín sobre la acumulación de MOS y de las condiciones del micrositio evaluadas mediante otras variables fisicoquímicas del suelo.
- Para las propiedades *in situ*, particularmente para la temperatura y la humedad del suelo bajo AB, se sugiere realizar registros con equipo automatizado durante periodos de tiempo más largo con el fin de evaluar las fluctuaciones diurnas en ambos micrositos y poder evaluar la capacidad de amortiguamiento de las condiciones microambientales por parte del cojín *Arenaria bryoides* en comparación con el suelo desnudo.
- Determinar la tasa de crecimiento de *Arenaria bryoides*, mediante la identificación y marcaje de forma permanente del cojín muestreado.
- Medir la diversidad de especies diferentes establecidas en el interior de los cojines, ya que en el presente estudio se utilizaron solamente cojines sin vegetación para poder usarlos como referencia.
- De acuerdo con los resultados de la prueba de potencia del análisis realizado en este estudio, es recomendable incrementar el número de muestras por parcela, con el propósito de disminuir la alta variabilidad en los resultados obtenidos.
- Incluir otras variables dinámicas, como la medición estacional de la disponibilidad de nitrógeno, fósforo y potasio.

Los cojines son plantas fascinantes desde el punto de vista de diversidad biológica y evolutiva ya que han logrado adaptarse a las condiciones extremas de la alta montaña, por lo tanto, se recomienda ahondar en el conocimiento sobre cómo funcionan y cuáles son los mecanismos que estas plantas controlan. Volviéndose ese conocimiento determinante para poder influir sobre la estructura del ecosistema y cómo estas plantas influyen en la estructura y diversidad de los actuales pisos altitudinales, en el éxito de estrategias de manejo adaptativo y su papel potencial para promover la migración altitudinal de especies arbóreas como respuesta al efecto de cambio climático.

BIBLIOGRAFÍA

Abbott, R.J., H.M. Chapman, R.M.M. Crawford y D.G Forbes. 1995. Molecular diversity and derivations of populations of *Silene acaulis* and *Saxifraga oppositifolia* from the high Arctic and more southerly latitudes. *Molecular Ecology* **4**: 199-208.

Acuña-Rodríguez, I.S., L.A. Cavieres y E. Gionole. 2006. Nurse effect in seedling establishment: facilitation and tolerance to damage in the Andes of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **79**: 329-336.

Aguilera, H.N. 1969. Geographic distribution and characteristics of volcanic ash soils in México. Centro de Enseñanza e investigación. Turrialba, Costa Rica.

Alfaro-Ramírez, M. Pérez, J.T. Arredondo y V.D. Ávila. 2015. Tesis de maestría: 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. Universidad Autónoma del Estado de México. México. 106 pp.

Almeida-Leñero, J.L., M. Escamilla, J Giménez, A. González y A.M. Cleef. 2016. Vegetación alpina de los volcanes Popocatepetl, Iztaccíhuatl y Nevado de Toluca. UNAM. 266-286 pp.

Álvarez-Sánchez, J. 2001. Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. *Acta zoología mexicana de la Universidad Nacional Autónoma de México* **1**: 11-27.

Anastacio-Martínez, N.D., Franco M.S Y G.B. Nava. 2014. El desarrollo agropecuario de los pueblos de alta montaña. La Peñuela, Estado de México. *Revista Economía, Sociedad y Territorio* **45**: 397-418.

Antonsson, H., R.G. Bjork y U. Molau. 2009. Nurse plant effect of the cushion plant *Silene acaulis* (L.) Jacq. in an alpine environment in the subarctic Scandes, Sweden. *Plant Ecology and Diversity* **2**: 17-25.

Arroyo, M.T.K., L.A. Cavieres, A. Peñaloza y M.A. Arroyo-Kalin. 2003. Positive interactions between the cushion plant *Azorella monantha* (*Apiaceae*) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology* **169**: 121-129.

Aubert, S., F. Boucher, S. Lavergne, J. Renaud y P. Choler. 2014. A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. *Alpa Botany* **124**: 59-70.

Badano, E.I. y L.A. Cavieres. 2006. Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journalist Biogeochemistry* **33**: 304-313.

Badano, E.I., Molina-Montenegro Ma., C. Quiroz y L.A. Cavieres. 2002. Efecto de *Oreopulus Glacialis* (*Rubiáceae*) sobre la riqueza y diversidad de especies de plantas en una comunidad Alto-Andina. *Revista Chilena de Historia Natural* **5**: 757-765.

Belmonte, F., M.J. Delgado y F. López. 1999. Interacciones entre el suelo y la vegetación a lo largo de un transecto en un ecosistema semiárido (El Ardal, Murcia) *Revista Cuaternario y Geomorfología* **13**: 17-29.

Benavides, J.C., D.H. Vitt y R.K. Wieder. 2013. The influence of climate change on recent peat accumulation patterns of *Distichia muscoides* cushion bogs in the high-elevation tropical Andes of Colombia. *Biogeoscience* **118**: 1627-1635.

Benedict, J. 1989. Use of *Silene acaulis* for dating: The relationship of cushion diameter to age. *Arctic and Alpine Research* **21**:91-96.

Beniston, M. 2003. Climatic change in mountain regions: a review of posible impacts. *Climate change* **59**: 5-31.

Beschel, H.E.1958. Lichcnomctrical studies in West Greenland. *Arctic* **11**: 254-268.

Billings, W. D., y H. A. Mooney. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Journalist Biology* **43**: 481-529.

- Boix-Fayos, C., A. Calvo, M.D. Soriano y Y. Tiemessen. 1994. Variabilidad espacio-temporal de la agregación de los suelos en laderas mediterráneas. *Geomorfología en España*. Logroño, Sociedad Española de Geomorfología. 289-302.
- Bolaños, F. 1990. El impacto biológico. Problema ambiental contemporáneo. Coordinación General de Estudios de Posgrado. Instituto de Biología, UNAM. México. 476 pp.
- Bonkowski, M., W. Cheng, B.S. Griffiths J. Alpehi y S. Scheu. 2000. Microbial-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth. *Soil Biology* **36**: 135-147.
- Bonneau, M. y B. Souchier. 1987. Edafología 2. Constituyentes y propiedades del suelo, Masson, S.A. Barcelona.
- Brady, N. y R. Weil. 2002. *The Nature and Properties of Soils*, Pearson Education, Inc, Upper Saddle River, NJ. 960 pp.
- Brady, N.C. y R.R. Weil. 1999. *The nature and Properties of Soils*. 12 ed. Prentice Hall. New Jersey, USA. 41 pp.
- Bret-Harte, M.S., E.A. García, V.M. Scaré, J.R. Whorley, J.L. Wagnern, S.C. Lipper y F.S. Chapin. 2004. Plant and soils responses to neighbour removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology* **92**: 635-647.
- Brooker, R.W. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* **171**: 271-284.
- Burbano, H. 1989. El suelo: una visión sobre sus componentes bioorgánicos. Universidad de Nariño.
- Cabrera, H.M. 1996. Temperaturas bajas y límites altitudinales en ecosistemas de plantas superiores: respuestas de las especies al frío en montañas tropicales y subtropicales. *Revista Chilena de Historia Natural* **69**: 309-320.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* **61**: 306-349.

Callaway, R.M. y F.I. Pugnaire. 1999. Facilitation in plant communities. Handbook of Functional. *Plant Ecology*. 623-648.

Callaway, R.M. y L.R. Walker. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**: 1958-1965.

Campillo, R.R. y A. Sadzawka. 1993. Problemática de la acidez de los suelos de la IX Región. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Temuco, Chile. 9-17.

Carrere, R. 2009. La envira (*Daphnopsis racemosa*): pionera, nodriza y testigo. 20 pp.

Cavieres, L.A., A. Peñaloza, C. Papic y M. Tambutti. 1998. Efecto nodriza del cojín *Laretia acaulis* (*Umbelliferae*) en la zona alto-andina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* **71**: 337-347.

Cavieres, L.A., E.I. Badano, A. Sierra-Almeida y M.A. Molina-Montenegro. 2007. Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high Andes of Central Chile. *Arctic. Antarctic and Alpine Research* **39**: 229-236.

Cavieres, L.A., E.I. Badano, A. Sierra-Almeida, A. Gómez y M.A. Molina-Montenegro. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* **169**: 59-69.

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Biología de la UNAM, Agrupación Sierra Madre. México. 847 pp.

Chamusero, J.C., E. Trujillo y D.A. Jimenez. 2011. La biodiversidad y el papel de los ingenieros de ecosistemas en su mantenimiento. *Momentos de Ciencia* **8**: 8-15.

Chauchard, L., R. Sbrancia, A. Rabino, M. González y L. Maresca. 2001. Modelos de crecimiento diamétrico para *Nothofagus dombeyi*. *Bosque* **22**: 53-68.

Ciccazzo, S., A. Esposito, E. Rolli, S. Zerbe, D. Daffonchio y L. Brusetti. 2014. Different Pioneer plant species select specific rhizosphere bacterial communities in a high mountain environment. *SpringerPlus* **3**: 391-401.

Ciesla, W.M. 1995. Cambio climático, bosques y ordenación forestal: una visión de conjunto. FAO. Roma. 146 pp.

Colque, M.T. y V.E. Sánchez. 2007. Los Gases de Efecto Invernadero: ¿Por qué se produce el Calentamiento Global? Asociación Civil Labor: Amigos de la Tierra. Lima, Perú. 6 pp.

CONABIO. 2009. Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. México. 104 pp.

CONAGUA (Comisión Nacional de Agua). 2010. Estadísticas del Agua en México, Edición 2010. Comisión Nacional del Agua, SEMARNAT. México.

CONANP. 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.

Connell, J.H., y R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**: 1119-1144.

Cortes, A., G. León y R. Hernández. 1972. Suelos derivados de rocas y cenizas volcánicas andesíticas de la zona oriental del Iztaccihuatl.

Costa, M. 1982. Pisos bioclimáticos y series de vegetación en el área Valenciana. Departamento de Botánica, Facultad de Farmacia. *Valencia* **31**: 129-142.

Coulson, S.J., I.D. Hodkinson y N.R. Webb. 2003. Microscale distribution patterns in high Arctic soil microarthropod communities: The influence of plant species within the vegetation mosaic. *Ecography* **26**: 801-809.

Cuesta, F., P. Muriel, S. Beck, R.I. Meneses, S. Halloy, S. Salgado, E. Ortiz y M.T. Becerra. 2012. Biodiversidad y Cambio Climático en los Andes Tropicales.

Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación. Red Gloria-Andes, Lima-Quito. 180 pp.

D'Luna, A. 2002. El ordenamiento geológico de las montañas mexicanas, diagnóstico actual y perspectivas para su evaluación. Tesis de doctorado en Geografía (en proceso). Facultad de Filosofía y Letras. Universidad Autónoma Nacional, México, D. F.

de las Heras, J., C. Fabeiro y R. Meco. 2003. Fundamentos de agricultura ecológica. Realidad actual y perspectivas. ed. Universidad de Castilla- La Mancha. Cuenca. 376 pp.

De las Salas, G. 1987. Suelos y Ecosistemas Forestales con énfasis en América Tropical. San José, Costa Rica. 447 pp.

Diaz-Miguel, M., J. Castro y P. A. García. 2014. Seed germination after freezing in high-mountain plant species: Implications for ski-run restoration. *International journal of experimental botany* **83**: 423-429.

Doran, M., W. Potts, M. Lambourne y G. Jordan. 1999. Riparian vegetation in Tasmania: factors affecting regeneration and recruitment. Department of Primary Industries. Water and Environment-Parks and Wildlife Service, Hobart.

Dukes, J.S. y H.A. Mooney. 1999. Does Global Change Increase the Success of Biological Invaders? *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 135-139.

Durrell, G., y L. Durrell. 1982. La guía del naturalista. Edit. H. Blume. *Colección Jardinería* **3**: 156-158.

Eriksson, G., G. Namkoong y J.H. Roberds. 1993. Dynamic geneconservation for uncertain futures. *Forest Ecology and Management* **62**: 15-37.

Escudero, A., R. García-Camacho, A. García-Fernández, R.G. Gavilán, L. Giménez-Benavides, J.M. Iriondo, C. Lara-Romero, J. Morente y D.S. Pescador. 2012. Vulnerabilidad al cambio global en la alta montaña mediterránea. *Ecosistemas* **21**: 63-72.

Etchevers, J.D. 1988. Análisis químico de suelos y plantas. Notas del curso. Centro de Edafología. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, México.

FAO. 2001. Lecture notes on the major soils of the world. World Soil Resources Report 94. Rome, Italy.

Fernández, T. 2003. Interacciones positivas entre las plantas: Mecanismos y consecuencias. *Ecosistemas* **12**: 1-3.

Ferrari M. 1994. Impacto sobre las propiedades físicas y químicas del suelo y el rendimiento. Cuaderno de Actualización Técnica N° 54. Primera Edición. Departamento de Prensa y Difusión de AACREA. 19-21.

Fierer, N., J.P. Schimel y P.A. Holden. 2003. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry* **35**: 167-176.

Flores, J.A. 2007. Tesis doctoral: Análisis de gradiente y dinámica sucesional de bosques de Encino (*Quercus*) en la Sierras Madre Oriental y Occidental de México. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, México. 95 pp.

Galarza, H.L. 2011. Importancia de la actividad biológica en suelos de pastizal. Beni, Bolivia. 6 pp.

García, A. 2011. Cambio climático en plantas de alta montaña: una perspectiva genética. *Ecosistemas* **20**: 129-132.

García, J.C. 2003. Biogeografía. El mosaico de las regiones de montaña. Open course ware. Universidad de Cantabria. 31 pp.

García, J.C. 2011. El mosaico de las regiones de montaña. Biogeografía. Dpto. de Geografía, Urbanismo y Ordenación del Territorio, Universidad de Cantabria, España. 28 pp.

García, M.F. 2013. Tesis de licenciatura: Patrones de distribución de *Pinus hartwegii*, como posible estrategia de adaptación al cambio climático en el

Parque Nacional Nevado de Toluca. Universidad Autónoma del Estado de México. Estado de México.

García, N.A. 2005. Edafología. Universidad de Extremadura, Departamento de Biología y Producción de los Vegetales. Badajoz, España. 25 pp.

Geissert, D, Ramírez M.E. Meza. 2000. Propiedades físicas y químicas de un suelo volcánico bajo bosque y cultivo en Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* **2**: 31-34.

Godbold, D.L., M.R. Hoosbeek, M Lukac, M.F. Cotrufo, I.A. Janssens, R. Ceulemans, A. Polle, E.J. Velhorst, G. Scarascia-Mugnozza, P. De Angelis, F. Miglietta y A. Peressotti. 2006. Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbón input into soil organic matter. *Plant and Soil* **281**: 15-24.

Gómez, O.A., F.S. Franch, L. Schulte y A.G. Navarro. 1998. Procesos biofísicos actuales en medios fríos: estudios recientes. 1° edición. Universidad de Barcelona. 374 pp.

González, E.M., A. Pedraza y M.M. Pérez. 2009. Caracterización agrológica del suelo y diagnóstico de su fertilidad en la estación experimental del campus Nueva Granada, Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Universidad Militar Nueva Granada. *Revista Facultad de Ciencias Básicas* **4**: 82-104.

González, M., E. Jurado, S. González, O. Aguirre, J. Jiménez y J. Navar. 2003. Cambio climático mundial: origen y consecuencias. Universidad Autónoma de Nuevo León. *Ciencia* **6**: 377-385.

González-Mancebo, J., M. Beltrán y A.L. Losada. 2002. Briófitos, hongos y líquenes, en Naturaleza de las Islas Canarias, Ecología y Conservación, Turquesa.

Guariguata, M.R. 2009. El manejo forestal en el contexto de la adaptación al cambio climático. Bogotá. *Revista de Estudios Sociales* **32**: 98-113.

Guitérrez, E. y I. Trejo. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 179-188.

Hayama, L. y N. Aguilera. 1972. Mineralogía de los suelos del volcán Xinantecatl, Estado de México. Panel on Volcanic Soils of America. Pasto Colombia. 309-348.

Hedberg, O. 1964. Features of Afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica* **49**: 1-144.

Hillel, D. 1998. Environmental soil physics. Academic Press. San Diego. USA. 771 pp.

Holton, A y S.W. Greene. 1697. The growth and reproduction of antarctic flowering plants. Philosophical Transactions of the Royal Society B: *Biological Sciences* **252**: 323-337.

Huetsz de Lemps, A. 1970. La végétation de la Terre. Mason, París.

Hurd, B. 2011. Analyses of CO₂ and other atmospheric gases. *AIG-NEWS* **86**: 10-11.

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. 166 pp.

INEGI. 2000. Cartografía Edafológica Temática, escala 1:250,000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2001. Climate Change 2001: Impact, Adaptation and Vulnerability. Cambridge University Press: Cambridge.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2007. Climate Change: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report. Cambridge University Press: Cambridge.

Jaramillo, D.F. 2002. Introducción a la ciencia del suelo. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia. 595 pp.

Jaramillo, D.F., L.N. Parra y L.H. González. 1994. El recurso suelo en Colombia: Distribución y evaluación. Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia. 88 pp.

Jenkinson, D.S. y J.N. Ladd. 1981. Microbial Biomass in soils: measurement and turnover. *Soil Biochemistry* **5**: 415-417.

Jiménez, C.L., J. Sosa, P. Cortés-Calva, A.B. Solís, L.I. Iñiguez y A. Ortega-Rubio. 2014. México país megadiverso y la relevancia de las áreas naturales protegidas. Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes **60**: 16-22.

Jones, C.G., J.H. Lawton y M. Shachak, 1994. Organisms as ecosystem engineer. *Oikos* **69**: 373-386.

Kikvidze, Z., R.W. Brooker, B.J. Butterfield, R.M. Callaway, L.A. Cavieres, B.J. Cook, C.J. Lortie, R. Michalet, F.I. Pugnaire, S. Xiao, F. Anthelme, R.G. Björk, B.H. Cranston, R.G. Gavilán, R. Kanka, E. Lingua, J.P. Maalouf, J. Noroozi, R. Parajuli, G.K. Phoenix, A. Reid, W.M. Ridenour, C. Rixen y C. Schöb. 2015. The effects of foundation species on community assembly: A global study on alpine cushion plant communities. *Ecology* **96**: 2064-2069.

Klein, V.A. y P. Libardi. 2002. Conductividad hidráulica de un suelo litosol, insaturado bajo diferentes sistemas de uso y gestión. *Ciencia Rural* **32**: 120-128.

Klute, A. 1986. Methods of soil analysis. Part 1. Physical and mineralogical methods. Madison, WI: American Society of Agronomy and Soil Science Society of America.

Kononova, M.M. 1966. Soil Organic Matter: Its Nature, Its Role Soil Formation and Soil Fertility. Pergamon Press. Oxford. 544 pp.

Körner, C.H. 1999. Alpine Plant Life. Springer. Berlin. 338 pp.

Körner, C.H. 2003. Alpine plant life. 2nd edition. Springer, Berlin.

Lacasta, C., M. Benítez, N. Maire y R. Meco. 2006. Efecto de la textura del suelo sobre diferentes parámetros bioquímicos. VII Congreso Agricultura y Alimentación Ecológica. 8 pp.

Lash, J. y F. Wellington. 2007. Ventaja competitiva frente al calentamiento global. *Harvard Business Review* **85**: 67-75.

Lavelle, P., D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger, P. Ineson, O.W. Heal y S. Dhillon. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *Journal of Soil Biology* **33**: 1591-1593.

Levit, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York. 497-607.

Levitt, J. 1978. Plant cold hardiness and freezing stress. Plant cold hardiness and freezing stress: mechanisms and crop implications. 416 pp.

Lillo, A., H. Ramírez, F. Reyes, N. Ojola y M. ALUCA. 2011. Actividad biológica del suelo de bosque templado en un transecto altitudinal Parque Nacional Conguillío (38 °S), Chile. *Bosque* **32**: 46-56.

López, R.P. y T. Orduño. 2008. La influencia de los arbustos sobre la diversidad y abundancia de plantas herbáceas de la prepuna a diferentes escalas espaciales. *Revista Ecología Austral* **18**: 119-131.

Loza, H.S., R.I. Meneses y F. Anthelme. 2015. Plant communities of high-Andean wetlands of the Cordillera Real (Bolivia) in the face of global warming. *Ecología en Bolivia* **50**: 39-56.

Ludevid, M. 1997. El cambio global en el medio ambiente. Introducción a sus causas humanas. Marcombo. Alfaomega.

Lugo, H.J. 1990. El relieve de la República Mexicana. Revista Instituto de Geología, UNAM, México **9**: 82-111.

Marten, G.G. 2001. Human Ecology: Basic Concepts for Sustainable Development. Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el

Desarrollo (Cumbre para la Tierra), Rio de Janeiro, 1992. ed. Earthscan Publications. 256 pp.

Martínez, N., C.V. López, M. Basurto y R. Pérez. 2011. Efectos por salinidad en el desarrollo vegetativo. *Tecnociencia Chihuahua: Medio ambiente y desarrollo sustentable* **5**: 156-161.

Martínez-Alonso, C., B. Locatelli, R. Vignola y P. Imbach. 2008. Adaptación al cambio climático y servicios ecosistémicos en América Latina. Libro de actas del seminario internacional SIASSE. 1° ed. Turrialba. 146 pp.

Massaccesi, L., G.M.N. Benucci, G. Gigliotti, S. Cocco, G. Corti y A. Agnelli. 2015. Rhizosphere effect of three plant species of environment under periglacial conditions (Majella Massif, central Italy). *Soil Biology and Biochemistry* **89**: 184-195.

Matthews, J.A. 1992. The Ecology of Recently-Deglaciated Terrain: A Geocological Approach to Glacier Forelands and Primary Succession. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

McCarthy, D. 1992. Dating with Cushion Plants: Establishment of a *Silene acaulis* Growth Curve in the Canadian Rockies. *Arctic and Alpine Research* **24**: 50-55.

McCook, L. 1994. Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. *Vegetation* **110**: 115-147.

McDonald, J.H. 2014. Power analysis. Handbook of Biological Statistics (3rd ed.). Baltimore, Maryland. [En línea] Disponible en: <http://www.biostathandbook.com/power.html> (Fecha de consulta: Julio, 2016).

Mckenney, D.W., J.H. Pedlar, K. Lawrence, K. Campbell y M.F. Hutchinson. 2007. Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees. *BioScience* **57**: 939-948.

Molina-Montegro, M.A., C. Torres, M.J. Parra y L.A. Cavieres. 2000. Asociación de especies al Cojín *Azorrella Trifurcata* (Apiaceae) en la Zona Andina De Chile Central (31 °S). *Gayana Botánica* **57**: 161-168.

Molina-Montegro, M.A., E.I. Badano, P. Inostroza y L.A. Cavieres. 2002. Intercambio gaseoso en dos especies de plantas alto andinas de Chile central: efecto de la asociación a plantas en cojín. Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

Molina-Montenegro, M.A., E.I. Badano y L.A. Cavieres. 2006. Cushion plants as microclimatic shelters for two ladybird beetle species in alpine zone of central Chile. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* **38**: 224-227.

Montero, I.A. 2004. Atlas arqueológico de la alta montaña mexicana. Comisión Nacional Forestal (CONAFOR), SEMARNAT, México. 199 pp.

Morgan, K.T., J.M. Scholberg, T.A. Obreza y T.A. Wheaton. 2006. Biomass and Nitrogen Relationships with *Sweet Orange Tree Growth*. *Science* **131**: 149-156.

Morris, W.F y D.F. Doak. 1998. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (*caryophyllaceae*), inferred from size-based population projection matrices. *American Journal of Botany* **85**: 784-793.

Neyra, J. 2012. Altas de montañas mexiquenses. Historia natural, turismo y conservación. Fondo editorial Estado de México. 1° ed. Secretaria de Educación del Estado de México. 249 pp.

Ochoa, G., D. Malagón y J. Pereyra. 1981. El contenido de materia orgánica, nitrógeno total y factores que los afectan en algunos suelos de Venezuela. CIDIAT, SC-44. 9 pp.

Otero, A.E., A.L. Mosquera, C.G. Silva y J.C. Guzmán. 2001. Paramos de Colombia. Banco de Occidente. [En línea]. Disponible en: <http://www.imeditores.com/banocc/paramos/cap5.htm> (Fecha de consulta: Diciembre, 2015).

Panel on Volcanic Soils of America. 1972. Informes de Conferencias, Cursos y Reuniones. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la O. E. A. Facultad de Ciencias Agrícolas. Universidad de Nariño. Pasto Colombia. 500 pp.

Pickett, S.T. A y M.J. McDonnell. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends in Ecology and Evolution* **4**: 241-245.

Porta, J., M. López y C. Roquero. 2003. Edafología para la agricultura y el medio ambiente, Tercera edición; España, Ediciones Mundi-prensa. 929 pp.

Pugnaire, F.I., C. Schöb, N. Pistón y C. Armas. 2010. Facilitación de las especies almohadilladas y cambio global en las comunidades alpinas del Parque Nacional Sierra Nevada. *Proyectos de Investigación en Parques Nacionales*. 91-104.

Ramírez, A. y D.A. Rodríguez. 2009. Plantas nodriza en la reforestación con *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **15**: 43-48.

Rauh, W. 1940. Die wuchsformen der polsterpflanzen. *Botanic Archiv* **40**: 289-462.

Reháková, K.A. Chronáková, V. Krištúfek, B. Kuchtová, K. Capková, J. Scharfen, P. Capek y J. Doležal. 2015. Bacterial community of cushion plant *Thylacospermum caespitosum* on elevational gradient in the Himalayan cold desert. *Frontiers in Microbiology* **6**: 1-16.

Reid, A.M. 2011. Thesis of Master of Science: Cushion plants in the alpine of British Columbia, Canada: Systematic review, trophic facilitation, and pollen limitation. York University, Toronto, Ontario.

Reid, A.M., y C.J. Lortie. 2012. Cushion plants are foundation species with positive effects extending to higher trophic levels. *Ecosphere* **3**: 1-18.

Rodríguez, M. y H. Mance. 2009. Cambio climático: lo que está en juego. Foro Nacional Ambiental. Bogotá, Colombia. 76 pp.

Rodríguez-Echeverría, S., Y. M. Lozano y R.D. Bardgett. 2016. Mechanisms and consequences of facilitation in plant communities. Influence of soil microbiota in nurse plant systems. *Functional Ecology* **30**: 30-40.

Roy, J., C.H. Albert, S. Ibanez, P. Saccone, L. Zinger, P. Choler, J.C. Clement, S. Lavergne y R.A. Geremia. 2013. Microbes on the cliff: alpine cushion plants structure bacterial and fungal communities. *Frontiers Terrestrial Microbiology* **4**: 64-73.

Rubio, A.M. 2010. Tesis de Ingeniería técnica agrícola con especialidad en explotaciones agropecuarias: La densidad aparente en suelos forestales del Parque Natural Los Alcornocales. Universidad de Sevilla, España. 88 pp.

Ruíz, D., H. Moreno, M. Gutiérrez y P. Zapata. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of the Total Environment* **398**: 122-132.

Ruthsatz, B. 1978. Las plantas en cojín de los semidesiertos andinos del noroeste Argentino. *Darwiniana* **21**: 492-539.

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1° edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 pp.

Sadzawka, A. y R.R. Campillo. 1999. Acidificación de los suelos y los procesos involucrados. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Temuco, Chile. 93-103 pp.

Saenz, L. 2011. Macrofauna y propiedades físico-químicas del suelo en sistemas agroforestales con cacao (*Theobroma cacao* L.) y bosques secundarios en el Sur Occidente de Guatemala. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala. 77 pp.

Salamanca, A. y S. Sadeghian. 2005. La densidad aparente y su relación con otras propiedades del suelo de la zona cafetera colombiana. *Cenicafé* **56**: 381-397.

Salm, H. y J. Castro. 2005. Propiedades químicas y potencial productivo de los suelos del departamento de la paz, Bolivia. *Revista Boliviana de Química* **22**: 19-26.

Sánchez, B., M. Ruiz y M. Ríos. 2005. Materia orgánica y actividad biológica del suelo en relación con la altitud en la cuenca del río Maracay, estado Aragua. *Agronomía Tropical* **55**: 507-534.

Schöb, C., R.M. Callaway, F. Anthelme, R.W. Brooker, L.A. Cavieres, Z. Kikvidze, C.J. Lortie, R. Michalet, F.I. Pugnaire, S. Xiao, B.H. Cranston, M.C. García, N.R. Hupp, L.D. Llambí, E. Lingua, A. Reid, L. Zhao y B.J. Butterfield. 2014. The context dependence of beneficiary feedback effects on benefactors in plant facilitation. *New Phytologist* **204**: 386-396.

Shoji, S., M. Nanzyo y R. Dahlgren. 1993. Volcanic ash soils. Genesis. Properties and utilization. *Developments in Soil Science* **21**: 288-301.

Sklenár, P. 2009. Presence of cushion plants increases community diversity in the high equatorial Andes. *Revista Flora-Morphology distribution functional ecology of plants* **204**: 270-277.

Smith, J., G. Ragland, G. Pittd. 1996. A process for evaluating anticipatory adaptation measures for climate change. Hagler Bailly Consulting, USA.

Smith, J., J. Halvorson y H. Bolton. 2002. Soil properties and microbial activity across a 500 m elevation gradient in a semi-arid environment. *Soil Biology and Biochemistry* **34**: 1749-1757.

Soane, B.D. y C. Ouwerkerk. 1994. Soil compaction problems in world agricultura. Países Bajos. *Elsevier Science*. 21 pp.

Soliveres, S. y F.T. Maestre, 2014. Plant-plant interactions, environmental gradients and plant diversity: A global synthesis of community-level studies. Perspectives in Plant Ecology. *Evolution and Systematics* **16**: 154-163.

Sombroek, W.G., F.O. Nachtergaele y A. Hebel. 1993. Amounts, dynamics and sequestering of carbón in tropical and subtropical soils. *Ambiology* **7**: 417-426.

Soriano, M.D., A. Calvo, C. Boix y V. Pons. 1996. Variaciones en las propiedades de suelos y su agregación en un transecto altitudinal de la provincia de Alicante. *Cuaternario y Geomorfología* **10**: 45-58.

Sparks, D.L., A.L. Page, P.A. Helmke, R.H. Loeppert, P.N. Soltanpour, M.A. Tabatabai, C.T. Johnston y M.E. Summer. 1996. *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods*. Madison, WI: Soil Science Society of America y American Society of Agronomy.

Tarback, E.J., Lutgens F.K. y D. Tasa. 2005. *Ciencias de la Tierra*. Edit. Prentice Hall, trad. de 8° ed. España. 177-178.

Tilman, D. 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs* **57**: 189-214.

Tirado, R. y F.I. Pugnaire. 2003. Shrub spatial association and consequences for reproductive success. *Oecología*.

Torres, J.E., T. Schwarzkopf y M. Fariñas. 2008. Tesis de licenciatura: Cambios en la estructura florística de las morrenas laterales en el valle de Mucubají. Facultad de Ciencias de la Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.

USDA (United States Department of Agriculture). 2014. Soil Survey Staff. 12° ed. US-Environmental Protection Agency, Washinton. 140 pp.

Valladares, F., I. Aranda y D. Sánchez-Gómez. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid: 335-370.

van der Heijden, M.G.A., R.D. Bardgett y N.M. van Straalen. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant ndiversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* **11**: 296-310.

Vega, F.L., y C. Martorell. 2014. Tesis de licenciatura: la morfología como mecanismo de evasión a las temperaturas extremas en las plantas del páramo mexicano. Universidad Autónoma Nacional, México. 39 pp.

Vinialgo, C.A., O. Ingaramo, S. Ibaló, M.F. Roldán, G. Banzhaf y N. Gutierrez. 2004. Índice de cono, humedad presente y densidad aparente en diferentes

labranzas y rotaciones. Universidad Nacional del Nordeste, Comunicaciones Científicas y Tecnológicas. 4 pp.

Walker, L.R. y R. del Moral. 2003. Primary succession and Ecosystem Rehabilitation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Watts, D.B., H.A. Torbet y S.A. Prior. 2010. Soil property and landscape position effects on seasonal nitrogen mineralization of composted dairy manure. *Soil Science* **175**: 27-35.

Wright, J.P., C.G. Jones y A.S. Flecker. 2002. An ecosystem engineer, the Beaver, increases species richness at the land scape scale. *Oecología* **132**: 96-101.

Yang, Y.Y., L.A. Cavieres y H. Sun. 2010. Positive associations between the cushion plant *Arenaria polytrichoides* (*Caryophyllaceae*) and other alpine plant species increase with altitude in the Sino-Himalayas. *Journal of Vegetation Science* **21**: 1048-1057.