

Dinámica de la línea de árboles en el volcán Iztaccíhuatl, México

Dynamics of the Tree Line on Iztaccíhuatl volcano, Mexico

Itzel Guzmán Vázquez* y Leopoldo Galicia**

Recibido: 18/02/2025. Aceptado: 5/06/2025. Publicado: 19/06/2025.

Resumen. Los procesos que explican la dirección y la velocidad de la migración de la línea de árboles, particularmente en sistemas montañosos de altas altitudes, son aspectos escasamente estudiados. En el volcán Iztaccíhuatl, perteneciente al Eje Neovolcánico Mexicano, la línea de árboles se presenta alrededor de los 4000 msnm, aunque existe evidencia de su avance, que no ha sido homogéneo, probablemente debido a las irregularidades topográficas inherentes de los sistemas montañosos. Este estudio evalúa el papel de las variaciones de temperatura, radiación y humedad del suelo derivadas de aspectos topográficos como la elevación, la pendiente, la orientación y la sombra orográfica en la dinámica de la línea de árboles. Los objetivos de esta investigación fueron: i) comparar la posición de la línea de árboles en el volcán Iztaccíhuatl durante el periodo comprendido entre 1995 y 2017, y ii) analizar el impacto de las condiciones topográficas y ambientales en los movimientos de la línea de árboles. Utilizamos imágenes satelitales Landsat y desarrollamos un modelo de clasificación supervisada para identificar la línea de árboles como el límite entre el bosque y el pastizal. Para analizar los factores que condicionan la dinámica de la línea de árboles, clasificamos los principales ambientes según características topográficas (elevación, pendiente, orientación y sombra orográfica) y variables ambientales (temperatura, radiación descendente, la radiación ascendente y el índice de humedad del suelo (SMI)). Identificamos siete tipos de ambientes basados en variables topográficas y ambientales. Nuestros resultados indican un avance generalizado en la línea de árboles hacia mayores altitudes (32 m en promedio hasta 2014), con retrocesos localizados en

laderas empinadas noroeste (temperaturas bajas: 10.18 °C; humedad reducida: SMI 0.62). Por el contrario, los avances predominaron en pendientes suaves y orientaciones noreste, asociadas a temperaturas moderadas (16-18 °C) y mayor humedad (SMI: 1.26). La dinámica de la línea de árboles en este volcán responde a una combinación compleja entre condiciones térmicas y de humedad, moduladas por la topografía. Pendientes pronunciadas y orientaciones con escasa radicación solar promueven la mortalidad probablemente por congelamiento o desecación, mientras que áreas con microclimas más cálidos y húmedos favorecen el establecimiento y crecimiento de árboles. Esto sugiere que no solo el calentamiento global, sino que factores múltiples determinan la dirección y velocidad del límite de los árboles en las montañas.

Palabras clave: análisis geográfico, bosques de coníferas, línea de árboles, volcán Iztaccíhuatl, micrositio, *Pinus hartwegii*, topografía, clasificación supervisada.

Abstract. The processes driving the direction and speed of tree line migration, particularly in mountain ecosystems at high altitudes, remain poorly understood. On Iztaccíhuatl Volcano, part of the Trans-Mexican Volcanic Belt, the tree line occurs around 4,000 m a.s.l. Although upward shifts have been documented, advancement has been heterogeneous, likely due to the topographic complexity of mountain systems. This study evaluates how temperature, radiation, and soil moisture variations—mediated by topo-

* Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, UNAM. Edificio D, primer piso, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, CDMX, 04510, México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2967-5031>. Email: itz@comunidad.unam.mx

** Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito de la Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito de la Investigación Científica s/n, 04510, Ciudad de México, CDMX, México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5808-6471>. Email: lgalicia@geografia.unam.mx. Autor de correspondencia.

graphic features (elevation, slope, aspect, and orographic shading)—influence tree line dynamics. This research has specific objectives: (i) comparing the tree line position on Iztaccíhuatl between 1995 and 2017, and (ii) analyzing the impact of topographic and environmental conditions on tree line movements. Using Landsat satellite imagery, we applied a supervised classification model to delineate the tree line as the forest-grassland boundary. To assess driving factors, we classified environments based on topographic (elevation, slope, aspect, orographic shade) and environmental variables (temperature, downward/upward radiation, and Soil Moisture Index [SMI]). Seven distinct environmental groups were identified. Results reveal an overall upward tree line shift (average: +32 m by 2014), with localized retreats on steep northwest slopes (cold temperatures: 10.18°C; low moisture:

SMI 0.62). In contrast, advances predominated on gentle northeast slopes, linked to moderate temperatures (16–18°C) and higher moisture (SMI: 1.26). Tree line dynamics on Iztaccíhuatl volcano reflect a trade-off between thermal and moisture conditions, modulated by topography. Steep slopes and aspects with low solar radiation likely promote mortality through freezing or desiccation, while warmer and wetter microclimates enhance tree establishment and growth. This suggests that not only warming, but multiple factors, determine the direction and speed of the tree line in the mountains.

Keywords: geographic analysis, coniferous forests, tree line, Iztaccíhuatl Volcano, microsite, *Pinus hartwegii*, topography, supervised classification.

INTRODUCCIÓN

La línea de árboles es uno de los ecotonos más vulnerables y sensibles al calentamiento global (Körner, 2012). Sin embargo, debido a que la localización de cualquier borde natural depende de la escala de observación y los criterios de medición, su delimitación precisa presenta una serie de desafíos conceptuales. Esta ambigüedad se puede apreciar en la variedad de términos para describir los límites altitudinales de los árboles. Por ejemplo, la línea de árboles (*treeline*) se refiere al límite altitudinal o latitudinal donde los árboles crecen formando parches discontinuos; por otro lado, la línea de madera (*timberline*) marca el borde del bosque cerrado continuo, mientras que la línea de especies arbóreas (*tree species line*) señala la presencia de los últimos individuos aislados en microambientes favorables (Körner, 2012; Öberg y Kullman, 2012).

La línea de árboles puede servir como un indicador de las condiciones ambientales en los sistemas de montaña, ya que su posición puede cambiar en respuesta a variaciones en la topografía y el clima, repercutiendo en la biodiversidad y otros servicios ecosistémicos (Harsch *et al.*, 2009). En las últimas décadas se han observado cambios en la posición de la línea de árboles en muchas partes del mundo, con un desplazamiento mayoritario hacia altitudes y latitudes más altas (Harsch *et al.*, 2009). Este desplazamiento se ha atribuido principalmente al calentamiento global y otros cambios en el clima que están modificando las condiciones ambientales en los sistemas de montaña, volviéndolas más

favorables para el crecimiento de los árboles. Sin embargo, los cambios mejor documentados corresponden a las zonas templadas del hemisferio norte, mientras que en los trópicos, a pesar de su dinámica climática única, persiste un vacío de información. Aunque las temperaturas invernales asociadas a entradas de aire frío en los sistemas de montaña afectan la línea de árboles, su relevancia ecológica es menor debido a la escasa persistencia de la nieve, un aspecto poco estudiado en estos ecosistemas (Hansson *et al.*, 2021; Wieser *et al.*, 2014; Dandan *et al.*, 2022; Lauer, 1978).

Un número cada vez mayor de estudios ha analizado los cambios de posición y patrones espaciales en la línea de árboles en diferentes escalas geográficas. A escala local, diversos estudios se han centrado en los cambios en la densidad de los árboles, la distribución de las especies y la composición de la zona de transición del límite arbóreo a escala del paisaje (Sigdel *et al.*, 2020). Sin embargo, sigue habiendo una falta de investigación sobre la heterogeneidad espaciotemporal del límite arbóreo a escala de paisaje. La influencia de la topografía en la ubicación y distribución de la línea de árboles se ha observado en muchas montañas en el mundo (Dai *et al.*, 2012), ya que condiciona directamente la radiación solar, la velocidad y dirección del viento, generando una diversidad de microclimas. Por ejemplo, las áreas soleadas y convexas tienden a ser más cálidas y propicias para el crecimiento de plántulas, mientras que el exceso de calor y la sequía pueden inhibir el establecimiento de árboles (Holtmeier y Broll, 2012). Por otro lado,

la pendiente del terreno y la orografía que brinden refugio contra el viento también pueden influir en el establecimiento y supervivencia de los árboles (Autio y Colpaert, 2005; Autio, 2006; Malanson *et al.*, 2007; Bansal *et al.*, 2011). Lo anterior explica las diferencias en los patrones de la línea de árboles y su dinámica desde la escala local a la global (Bader *et al.*, 2021). Gaire *et al.* (2014) revelaron que la línea de árboles está ascendiendo a un ritmo de 2.61 m/año en la escala de parcela, mientras que Mohapatra *et al.* (2019) descubrieron que la línea de árboles está ascendiendo a un ritmo de 11.3 m/año a escala de paisaje en el Himalaya central de Nepal. Sin embargo, un meta-análisis de las tasas anuales de cambio de la línea de árboles en el hemisferio norte mostró que la tasa media de cambio fue de 0.354 m/año (Lu *et al.*, 2021).

Recientemente, la percepción remota y los mapas históricos han sido utilizados para evaluar el cambio en la línea de árboles debido a la gran proporción de conjuntos de datos que cubren grandes áreas. El Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI, por sus siglas en inglés) es el índice de vegetación más común y es bien conocido como un buen estimador de la biomasa y la densidad de los árboles. Por lo tanto, el seguimiento de los cambios en el NDVI proporciona una estimación cuantitativa de esas variaciones a lo largo de la línea de árboles. Sin embargo, se necesita más investigación para validar esta relación, y para evaluar el efecto potencial del calentamiento global en el movimiento de la línea de árboles. Al mismo tiempo, debido a que esta se encuentra íntimamente ligada al mosaico de formas del terreno y sus consecuentes efectos ambientales en las condiciones del sitio, es crucial evaluar el impacto de los patrones topográficos en el desplazamiento de la línea de árboles, ya que este movimiento no puede ser interpretado únicamente a través de modelos de isoterma (Holtmeier y Broll, 2005).

En México, el Eje Volcánico Transversal o Eje Neovolcánico comprende numerosos volcanes donde se ha estudiado la dinámica de la línea de árboles. Por ejemplo, se ha documentado que, a lo largo del último tercio del Holoceno, la línea de árboles se ha desplazado entre 700 y 500 metros debido a fluctuaciones climáticas asociadas a avan-

ces y retrocesos glaciales (Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005). De manera similar, investigaciones dendrocronológicas sugieren que los árboles han migrado 300 metros hasta su límite actual en los últimos 500 años (Blondi, 2001), así como 70 metros en las últimas cinco décadas (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2019). Y registros satelitales (1986-2018) documentan un ascenso promedio de 553 metros (equivalente a 17.3 m/año) en volcanes del centro de México (Jiménez-García *et al.*, 2021). Estos desplazamientos no son homogéneos, su magnitud varía según la topografía local. Las crestas suelen albergar la línea de árboles a mayor elevación, mientras que en depresiones este límite desciende, posiblemente por efectos de drenaje de aire frío o exceso de humedad edáfica (Beaman, 1962). Aunque la tendencia general es ascendente, como muestran los 67 m de avance registrados entre 1955 y 2012 en el estudio de Torres-Beltrán *et al.* (2017), persisten vacíos en la comprensión de los patrones a escala microtopográfica y su relación con la heterogeneidad ambiental. En este contexto nos planteamos las siguientes preguntas de investigación: ¿cómo ha cambiado la posición de la línea de árboles en el volcán Iztaccíhuatl, ubicado en el Eje Neovolcánico? y ¿qué condiciones ambientales han sido más favorables para el avance de la línea de árboles? Nuestras hipótesis fueron: primero, que la posición de la línea de árboles ha avanzado mayoritariamente hacia mayores altitudes. Segundo, que las variaciones topográficas crean microclimas locales con un efecto significativo en la dinámica de la línea de árboles, por lo que solo ciertas zonas favorecerán el avance de la línea de árboles.

Los objetivos de esta investigación fueron: 1) comparar los cambios en la posición de la línea de árboles en un sistema montañoso en el volcán Iztaccíhuatl durante los periodos 1985-2000, 2000-2014 y 2014-2020 utilizando imágenes satelitales; 2) analizar la influencia de la topografía en la distribución de la línea de árboles, identificando las características del terreno que favorecen o inhiben el crecimiento y establecimiento de los árboles. Para abordar estos objetivos, utilizamos sistemas de información geográfica con imágenes satelitales Landsat y un modelo de elevación digital. Evaluamos los cambios en el tipo de vegetación y

clasificamos diferentes ambientes según variables del terreno. Nuestro estudio integra el papel del ambiente local con la capacidad de respuesta de los árboles para el avance o el retroceso de la cobertura forestal en la dinámica de la línea de árboles en el volcán Iztaccíhuatl.

METODOLOGÍA

Zona de estudio

La zona de estudio se encuentra en el Eje Volcánico Transversal, ubicado en el centro de México. Esta cadena montañosa engloba las cimas más elevadas del país, entre las cuales destaca el volcán Iztaccíhuatl (19.172°N -98.641°O), el tercer volcán más alto, con una altura de 5284 metros sobre el nivel del mar. Este volcán ha permanecido inactivo desde finales del Pleistoceno, lo que ha permitido que la migración de los bosques esté regulada principalmente por factores climáticos y humanos, más que por la actividad volcánica. Entre los factores antropogénicos destacan los incendios provocados para renovar pastos ganaderos y el pisoteo generado por las veredas de uso turístico (Almeida-Leñero *et al.*, 2007). El clima varía con la altitud, a 3700 msnm la temperatura media anual es de 5.5 °C, descendiendo a 5 °C a 4000 msnm, se ha reportado un gradiente térmico de -0.68 °C por cada 100 m (Jasso-Flores *et al.*, 2019). La precipitación anual acumulada oscila entre 874 mm (3700 m) y 588 mm (4000 m), concentrándose principalmente durante los meses de junio a octubre (CONANP, 2013).

La vegetación está compuesta principalmente por bosques de coníferas, con *Pinus hartwegii* como la especie que establece la línea de árboles. En las cotas inferiores de su distribución (3400-3700 m), *P. hartwegii* forma asociaciones con *P. montezumae*, donde el dosel semicerrado (15-20 m de altura) permite el desarrollo de un sotobosque diverso con géneros como *Senecio*, *Ribes*, *Muhlenbergia*, *Agrostis*, *Lupinus* y *Festuca*. A medida que se asciende (3700-4000 m), *P. hartwegii* se vuelve la especie arbórea exclusiva, con una conformación más abierta donde coexiste con zacatonales densos y leguminosas del género *Lupinus* (Giménez de Azcárate *et al.* 2009).

En su límite altitudinal superior (4000-4200 m), la especie adopta una forma achaparrada (5-8 m de altura), con individuos aislados entre los zacatonales, que resisten temperaturas bajo cero, nevadas recurrentes e incluso incendios superficiales (CONANP, 2013).

Entre los 4000 y los 4500 m se establece el pastizal alpino donde dominan las gramíneas amacolladas. Se pueden distinguir dos grupos de comunidades. Una que se desarrolla en los llanos sobre sitios bajos y mal drenados, dedicados históricamente al pastoreo de ganado (Giménez de Azcárate *et al.* 2009). Y, otra, la comunidad del pastizal clímax, que frecuentemente es resultado de la sustitución de la vegetación original o de la destrucción del bosque de pino previa a su establecimiento. La composición del pastizal alpino puede ser muy homogénea pero sus especies dominantes varían según la altitud, formando cinturones definidos (Giménez de Azcárate *et al.*, 2009). Entre el pastizal, resalta la presencia de arbustos enanos, como *Juniperus monticola*, en microambientes en los que permanecen protegidos de los incendios forestales (CONANP, 2013).

Selección y procesamiento de imágenes satelitales

Para comparar los cambios en la posición de la línea de árboles utilizamos imágenes satelitales Landsat seleccionadas en función de la visibilidad de la línea de árboles (Zinnert *et al.*, 2011, Solár y Janiga, 2013). Obtuvimos imágenes Landsat con una resolución espacial media de 30 m de la ESA (European Space Agency), y realizamos procesos de clasificación supervisada que nos permitieran identificar la línea de árboles. También obtuvimos distintas variables predictivas que utilizamos en nuestros análisis, tales como el NDVI, la temperatura de la superficie terrestre, la radiación recibida, la radiación emitida y el índice de humedad del suelo (SMI, por sus siglas en inglés). Debido a la nubosidad, principalmente durante la temporada lluviosa, no logramos contar con una muestra representativa de los cambios estacionales, por lo que analizamos cambios anuales basándonos en la visibilidad de la línea de árboles, y elegimos las imágenes de la época seca (diciembre-mayo) de los

años 1985, 2000, 2014 y 2020. Para los primeros dos años usamos imágenes Landsat 5 TM Collection 2, con corrección atmosférica de reflectancia superficial Tier 1y Landsat 8 OLI/TIRS Collection 2 para las otras dos fechas. Para cada fecha generamos imágenes compuestas en las que eliminamos los píxeles contaminados por nubes y sombras de nubes en las imágenes.

Sobre las imágenes compuestas realizamos un proceso de clasificación supervisada utilizando un clasificador de bosques aleatorios y una selección aleatoria de puntos sobre mapas de tipos de vegetación de México según INEGI (1997, 2001, 2013, 2021) como datos de entrenamiento para el modelo. Las categorías consideradas fueron cobertura forestal, cobertura de pastizal y suelo desnudo, el glaciar se trató como píxeles sin datos. Posteriormente, destinamos el 70 % de los datos al conjunto de entrenamiento y el 30 % restante al conjunto de validación para evaluar la precisión del clasificador. Con los conjuntos de entrenamiento y validación definidos, entrenamos un clasificador con 10 árboles en el bosque aleatorio. La clasificación resultante se guardó como una imagen ráster y se utilizó para evaluar cambios en la línea de árboles.

El NDVI ha sido ampliamente utilizado para la detección de cambio de vegetación (verdor y estado de la vegetación) (Myneni *et al.*, 1991), que puede ayudar a distinguir la densidad de la vegetación (Singh *et al.*, 2015) y su dinámica (Dunn *et al.*, 2011). Por lo tanto, calculamos el NDVI de las imágenes compuestas de 1985 y 2020 restando el valor de la reflectancia en el infrarrojo cercano (NIR) del valor de la reflectancia en el rojo (RED), y luego dividiendo esta diferencia por la suma de ambos valores. Guardamos las imágenes resultantes como imágenes ráster.

Adicionalmente generamos imágenes de la temperatura de la superficie terrestre, la radiación recibida y la radiación emitida para cada uno de los años seleccionados. Estas variables se obtuvieron a partir de las bandas espectrales correspondientes a cada satélite. Para Landsat 5 TM, la temperatura de la superficie terrestre se derivó de la banda térmica ST_B6, aplicando un factor de escala de 0.00341802 para convertir los valores digitales a grados Celsius. En el caso de Landsat 8 TIRS, se

utilizó la banda ST_B10 con el mismo factor de escala, asegurando consistencia en las unidades entre ambos sensores. Esta conversión permitió estimar la LST en grados Celsius, facilitando el análisis de las variaciones térmicas en el área de estudio a lo largo del tiempo. La radiación recibida y emitida se extrajeron de las bandas ST_DRAD y ST_URAD, respectivamente, tanto para Landsat 5 como para Landsat 8. Los valores de radiación se ajustaron multiplicándolos por 0.001, convirtiéndolos así a unidades estándar ($W \cdot m^{-2} \cdot sr^{-1} \cdot \mu m^{-1}$). Estas unidades representan la energía radiante por unidad de área, considerando la dirección de medición y el rango espectral del sensor, lo que garantizó la comparabilidad temporal de los datos. El SMI se calculó dividiendo el NDVI entre la radiación emitida para cada conjunto de datos correspondiente a los años 1985, 2000, 2014 y 2020. Los resultados de la extracción fueron verificados y revisados con Imágenes de alta resolución proporcionadas por la plataforma Google Earth (Shue *et al.*, 2021). Además de las imágenes Landsat, utilizamos datos de un modelo de elevación digital (DEM). Procesamos datos del DEM proporcionados por el Shuttle Radar Topography Mission (SRTM). Realizamos la extracción de variables topográficas como pendiente, aspecto (dirección de la pendiente) y hillshade (o forma de ladera, destaca la presencia de colinas y montañas) de la región de interés definida mediante coordenadas que delimitan el área alrededor del Iztaccíhuatl. Calculamos las variables de pendiente, aspecto y forma ladera utilizando las funciones disponibles en la biblioteca ee.Terrain de Google Earth Engine.

Detección de cambio de la línea de árboles

Para calcular cuantitativamente los cambios en la cobertura vegetal entre los años 1985, 2000, 2014 y 2020, utilizamos los datos de NDVI de la elevación máxima de la cobertura forestal y la elevación mínima de la cobertura de pastizal como un indicador de la posición de la línea de árboles. Utilizamos las imágenes ráster de los tipos de cobertura resultantes de nuestro proceso de clasificación supervisada para obtener la diferencia absoluta entre pares de años consecutivos (1985-2000, 2000-2014, y 2014-2020), al restar los valores de cada píxel de un año

al valor del mismo pixel en el año siguiente. La diferencia absoluta nos permitió identificar cambios en la reflectancia que indicaran una variación en la cobertura vegetal. Con las diferencias absolutas creamos mapas binarios de cambio. En estos mapas, los pixeles con un valor diferente de cero se marcaron como cambio y los pixeles con un valor de cero se marcaron como no cambio. Posteriormente calculamos el porcentaje de pixeles que cambiaron, dividiendo el número de pixeles marcados como cambio por el número total de pixeles en la imagen, y multiplicando el resultado por 100. Por último, para analizar las dinámicas específicas de los cambios en la cobertura vegetal, realizamos matrices de transición para cada periodo, en las que se mostrara cómo las categorías de interés (cobertura forestal y cobertura de pastizal) se transformaron de un año a otro. Además de las matrices de transición, calculamos las proporciones de transición para obtener una perspectiva porcentual de los cambios. Esto implicó dividir la cantidad de pixeles que cambiaron de una categoría a otra por el total de pixeles en la categoría inicial, multiplicando el resultado por 100. Las proporciones de transición proporcionaron información detallada sobre la magnitud y dirección de los cambios en la cobertura vegetal.

También utilizamos un enfoque cuantitativo que nos permitió evaluar el cambio altitudinal de la línea de árboles en pixeles específicos. Usamos las imágenes ráster de cobertura vegetal y la herramienta "Poligonizar" en QGIS para convertir los ráster a polígonos, y así obtener una representación vectorial del límite entre la cobertura forestal y la cobertura de pastizal. Con los polígonos generados empleamos la herramienta "Extraer vértices" en QGIS para identificar los vértices de la línea de árboles. Para evaluar los cambios en la altitud de los de la línea de árboles, definimos un total de 155 cuadros de 100 x 100 metros distribuidos a lo largo de la línea de árboles del volcán. Utilizamos el modelo de elevación digital (DEM) de la NASA SRTM con una resolución de 30 metros para obtener la elevación de cada vértice dentro de los cuadros definidos. Con los datos de elevación de los vértices realizamos modelos de regresión lineal por cada uno de los 155 cuadros. Para cada cuadro,

ajustamos una regresión lineal que relacionaba la altitud de los vértices con el tiempo según el año de cada imagen (1985, 2000, 2014 y 2020), y analizamos la pendiente de cada modelo de regresión lineal. La pendiente de la regresión nos indicó la dirección y magnitud del cambio en la altitud de la línea de árboles en cada cuadro: una pendiente positiva indicaba un avance de la línea de árboles (aumento en altitud), y una negativa un retroceso de la línea de árboles (disminución en altitud), y una pendiente cercana a cero señalaba un mantenimiento de la posición de la línea de árboles.

Caracterización de los micrositios de colonización

Para analizar la influencia de la topografía en la línea de árboles nos enfocamos en identificar los principales micrositios que favorecen o inhiben el crecimiento y establecimiento de los árboles. Consideramos a la pendiente y la orientación como variables clave, por su papel fundamental en la regulación hídrica y térmica, factores limitantes clave para el establecimiento de árboles. Clasificamos la pendiente en seis categorías: llano (0-3°), ligera (4-8°), moderada (9-15°), inclinada (16-25°), muy inclinada (26-45°) y extrema (46-90°) (Figura 1A). La orientación se dividió en ocho categorías: norte (337.5°-22.5°), noreste (22.5°-67.5°), este (67.5°-112.5°), sureste (112.5°-157.5°), sur (157.5°-202.5°), suroeste (202.5°-247.5°), oeste (247.5°-292.5°) y noroeste (292.5°-337.5°) (Figura 5B). Combinamos estas dos clasificaciones para obtener 48 categorías topográficas con el objetivo de evaluar cómo la pendiente y la orientación, al influir en el microclima, afectan el establecimiento de árboles. Para cada una de estas categorías, calculamos los estadísticos descriptivos de las variables de temperatura, índice de humedad (SMI), radiación descendente (DownRad), radiación ascendente (UpRad) y NDVI, luego estandarizamos los datos utilizando la función *StandardScaler* de *Scikit-Learn*. Aplicamos un análisis de agrupamiento jerárquico con la función *linkage* del módulo *scipy cluster hierarchy*, empleando el método de Ward para generar un dendrograma y observar el agrupamiento de las categorías con base en los cambios de cobertura (de cobertura forestal a cobertura de

pastizal o viceversa). Establecimos una distancia máxima de 8.5 para definir los grupos resultantes. Finalmente, comparamos las agrupaciones mediante el cálculo de estadísticos descriptivos (media, desviación estándar, valor mínimo y máximo) de las variables climáticas y de vegetación.

RESULTADOS

Detección de cambio en la línea de árboles

El proceso de clasificación supervisada (coeficiente Kappa de 0.6977) permitió identificar la línea de árboles como el límite entre la cobertura forestal y la cobertura de pastizal, así como cuantificar las transiciones entre los dos tipos de cobertura a lo largo del tiempo. La línea de árboles se presenta de forma irregular, con altitud variable y límites difusos que constituyen una zona de transición con numerosas 'islas de árboles', es decir, píxeles de cobertura forestal aislados. Los cambios en la distribución de los píxeles de cobertura forestal sugieren incrementos o disminuciones en la densidad de las poblaciones de *P. hartwegii* (Figura 1B). Los píxeles de cobertura forestal que superan ampliamente la zona de transición se consideraron mal

clasificados por el modelo, ya que no coincidían con la línea de árboles que se establece a los 4000 metros (Figura 1A).

El análisis de transiciones entre cobertura forestal y de pastizal reveló que entre 1985-2000, el 94.08% de la cobertura forestal se mantuvo estable, mientras que un 5.7% se transformó en pastizal. En el mismo periodo, el 78.17% de la cobertura de pastizal permaneció sin cambios, y un 13.94% fue reemplazado por cobertura forestal. En el periodo de 2000 a 2014, la persistencia de la cobertura forestal fue similar (94.11%), con una ligera reducción en su conversión a pastizal (5.65%). La cobertura de pastizal mostró mayor estabilidad (80.45%), aunque con menor avance de la cobertura forestal (12.83%). El periodo 2014-2020 registró la mayor estabilidad forestal (95.64%) y la menor pérdida (4.02%). Los pastizales, en cambio, presentaron mayor dinámica, solo 77.2% se mantuvo estable, mientras que 13.97% cambió a cobertura forestal.

A escala del estudio completo (1985-2020), la cobertura forestal mostró alta persistencia (92.84%), pero con una pérdida acumulada del 6.74%, lo que podría estar relacionado con la apertura de claros en el bosque. Destaca la expansión

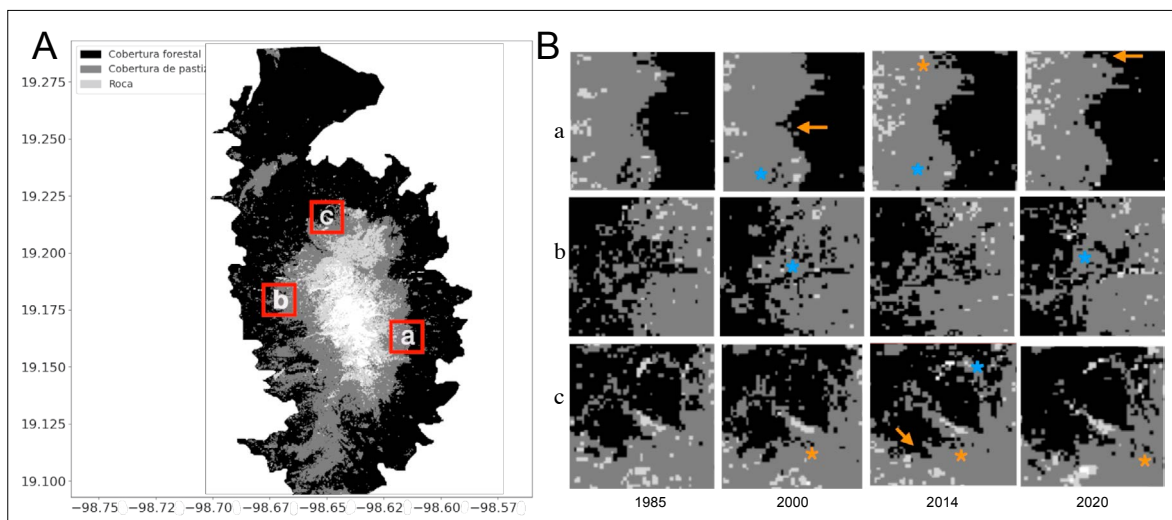


Figura 1. Clasificación de la cobertura vegetal y mapas de cambio. A) ejemplo de clasificación supervisada según los tipos de vegetación para el 2020. Se observan tres categorías de cobertura: forestal, pastizal y roca. B) detalles de cambio en tres cuadros, se observan cambios en la línea de árboles de 1985 a 2020, tales como aumento de la densidad (asterisco naranja) o la disminución de la densidad (asterisco azul) y el avance de la línea de árboles (flecha naranja). Fuente: elaboración propia.

forestal sobre pastizales (18.83%), que redujo su cobertura estable a 70.87% (Figura 2).

Observamos tanto avances como retrocesos en la línea de árboles. La magnitud del avance de la línea de árboles fue generalmente pequeña. De los 155 cuadros evaluados, el 60 % presentaron pendientes positivas en sus respectivos modelos de regresión lineal, lo que sugiere un avance de la línea de árboles durante todo el periodo. De este 60 %, cerca de la mitad presentaron pendientes menores a 0.1, lo que indica que el aumento altitudinal fue sutil. Solo en tres casos se observaron pendientes cercanas o superiores a 1, lo que refleja un avance más significativo de la línea de árboles en esos cuadrantes. En el 40 % de los cuadros con pendientes negativas, ninguna pendiente alcanzó un valor de -1, sugiriendo que los retrocesos altitudinales también fueron sutiles (Figura 3).

La altitud promedio de los cuadros utilizados para la detección del avance de la línea de árboles presentó un incremento desde 1985 hasta 2014, seguido de una estabilización en el último periodo. Entre 1985 y 2000 se registró un aumento en la media de la altitud límite de los árboles de 20 m, mientras que entre 2000 y 2014 el incremento fue

de 12 metros, y para el año 2020 se observó una disminución de 1 metro. También se identificó un aumento en la altitud mínima durante el primer periodo; entre 1985 y 2000 el valor mínimo se incrementó en 34 metros, aunque disminuyó en 38 metros hacia 2014, manteniéndose sin cambios en 2020. Los valores de altitud máxima llegaron a los 4200 metros, lo cual no coincide con las observaciones de campo en los que establecen el límite del bosque continuo (*timberline*) a los 4000 metros (Figura 4). Esta discrepancia podría deberse a que los datos satelitales están captando parches discontinuos de árboles (*treeline*) en altitudes superiores, los cuales también pueden observarse actualmente en campo incluso hasta los 4300 metros.

Caracterización de los micrositos de colonización

En el área de estudio predominan las pendientes inclinadas, seguidas de las moderadas y muy inclinadas. En contraste, se observa una menor cantidad de píxeles clasificados como llanos o de pendientes extremas (Figura 5A). En cuanto a los píxeles de transición, encontramos que cambios de cobertura

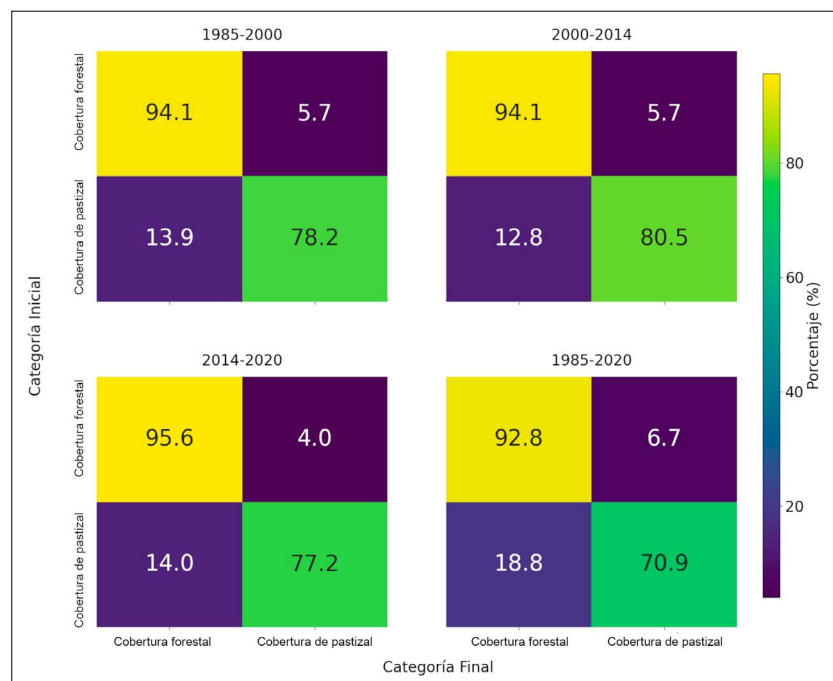


Figura 2. Matrices de transición de cobertura vegetal. Se observan las matrices de transición para los periodos analizados: 1985 a 2000, 2000 a 2014, 2014 a 2020 y 1985 a 2020. Cada matriz muestra el porcentaje de píxeles que cambiaron de categoría (cobertura forestal o pastizal) entre los años comparados. Los valores representan las transiciones entre las dos categorías disponibles, donde la escala de color indica la intensidad de las transiciones. Fuente: elaboración propia.

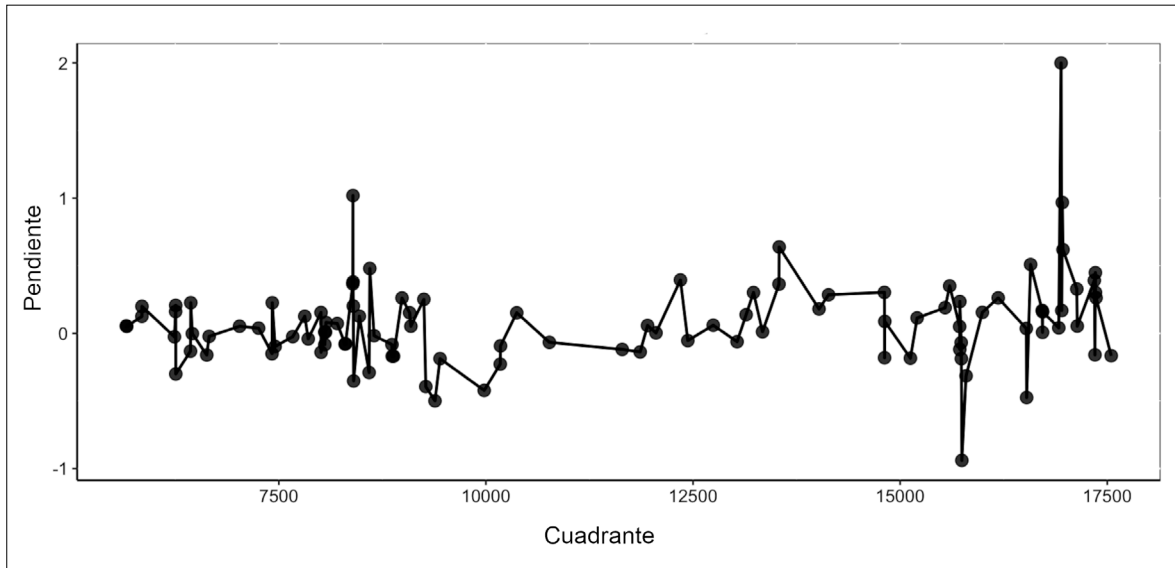


Figura 3. Dinámica altitudinal de la línea de árboles. Los valores de pendiente del modelo lineal por cuadrante reflejan la dirección y magnitud del desplazamiento: pendientes cercanas a cero indican estabilidad, valores positivos muestran ascenso hacia mayores elevaciones, y valores negativos revelan descenso hacia cotas inferiores. Fuente: elaboración propia

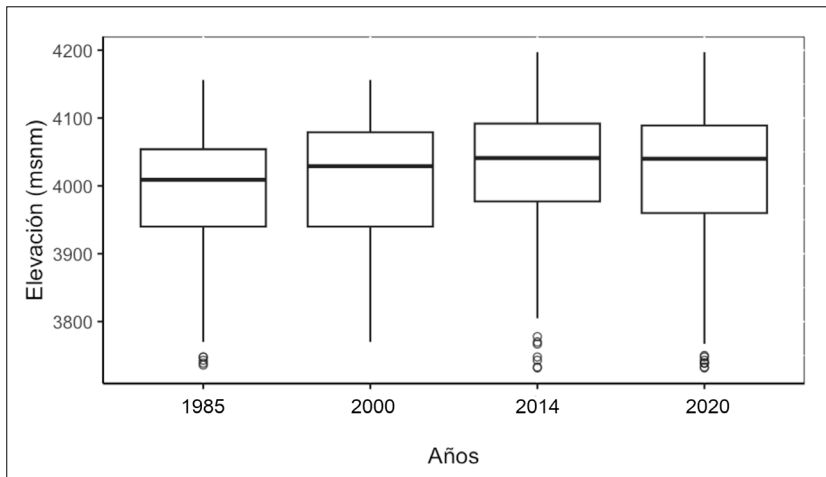


Figura 4. Distribución altitudinal de la línea de árboles (1984-2020). Los *boxplots* muestran media (línea central), rango intercuartílico (cajas) y valores extremos (puntos) para cada periodo evaluado. Fuente: elaboración propia.

de bosque a cobertura de pastizal y de cobertura de pastizal a cobertura de bosque pueden ocurrir dentro de la misma categoría, aunque también se observó una tendencia hacia un tipo de cambio específico (Figura 6). Por ejemplo, en pendientes extremas con orientación oeste, categoría con el menor número de píxeles, el 100 % de los cambios correspondió a la transición de cobertura de bosque a cobertura de pastizal (Figura 6).

Las 48 categorías topográficas se agruparon en siete conjuntos con base en sus similitudes climáticas y de vegetación. Los grupos 1, 2 y 3 están compuestos mayormente por sitios con pendientes extremas a muy inclinadas, con orientaciones noreste, oeste y suroeste, en estos grupos predominó el cambio de cobertura forestal a cobertura de pastizal. El grupo 4 se caracterizó por pendientes extremas y con orientaciones noreste y este, donde

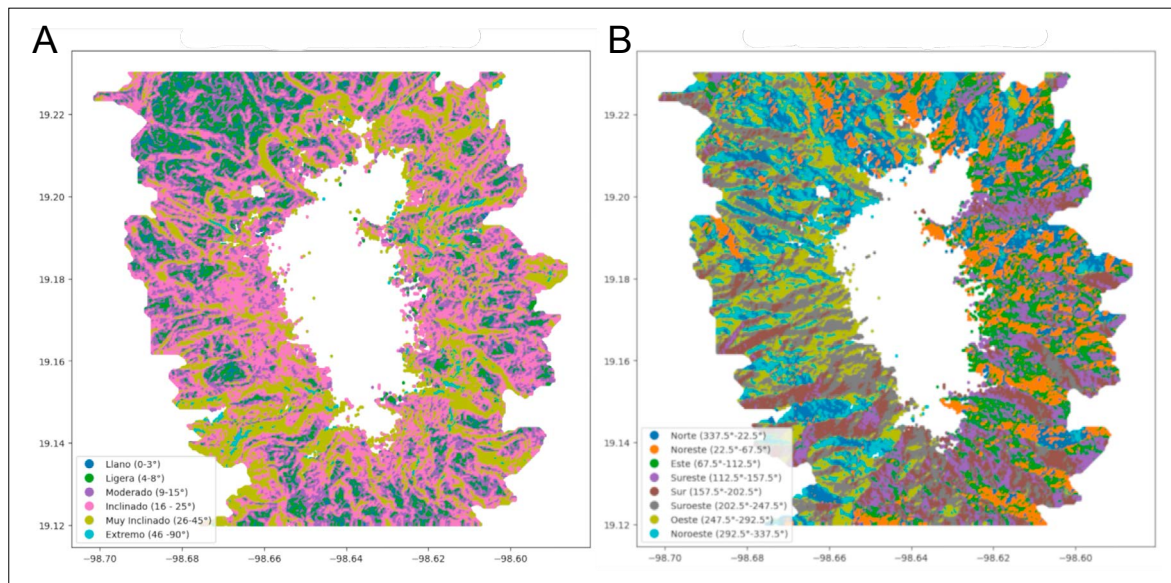


Figura 5. Distribución espacial de características topográficas: (A) pendiente clasificada en seis intervalos angulares y (B) orientación según las ocho direcciones cardinales estándar. Los rangos exactos para cada categoría se proporcionan en las leyendas correspondientes. Fuente: elaboración propia.

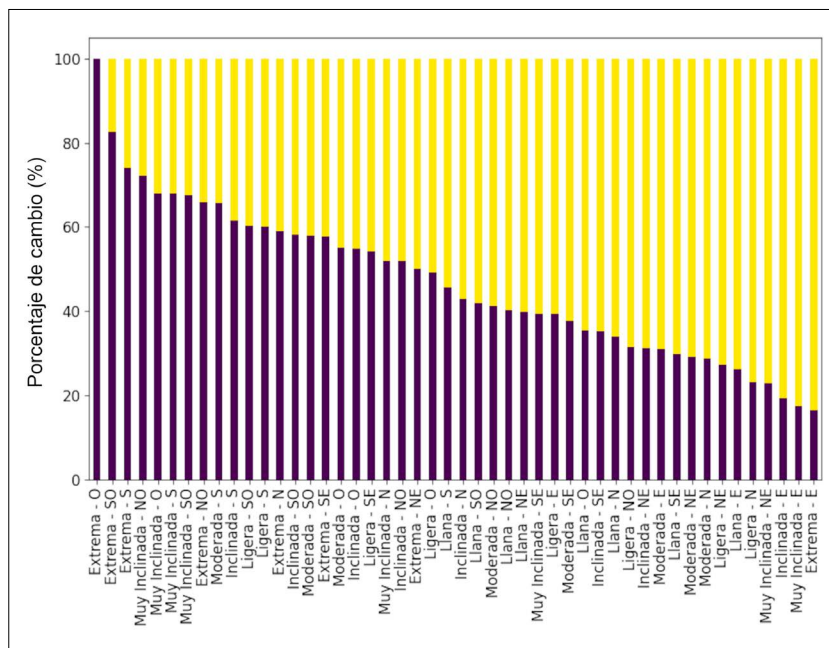


Figura 6. Porcentaje de cambio entre cobertura forestal y cobertura de pastizal (1985-2020) distribuido según las 48 categorías topográficas combinadas (pendiente-orientación). El análisis distingue dos dinámicas principales: la transición de cobertura forestal a cobertura de pastizal (representada en azul, ordenada de mayor a menor porcentaje) y su proceso inverso de cobertura de pastizal a cobertura forestal (en amarillo, ordenado de menor a mayor). Los valores porcentuales reflejan la proporción relativa de píxeles que experimentaron cada transición, donde el 100% equivale al total de los píxeles modificados, excluyendo los que mantuvieron su cobertura original. Fuente: elaboración propia.

el cambio predominante fue de cobertura de pastizal a cobertura forestal.

El grupo 5 mostró mayor heterogeneidad, incluyendo categorías de pendiente ligera, moderada, inclinada, muy inclinada y extrema, con orientacio-

nes sur, este y sureste; en este grupo se presentaron ambos tipos de cambio sin una tendencia clara hacia uno en particular. El grupo 6 se compone de pendientes bajas, clasificadas como ligeras o llanas, con predominancia del cambio de cobertura de

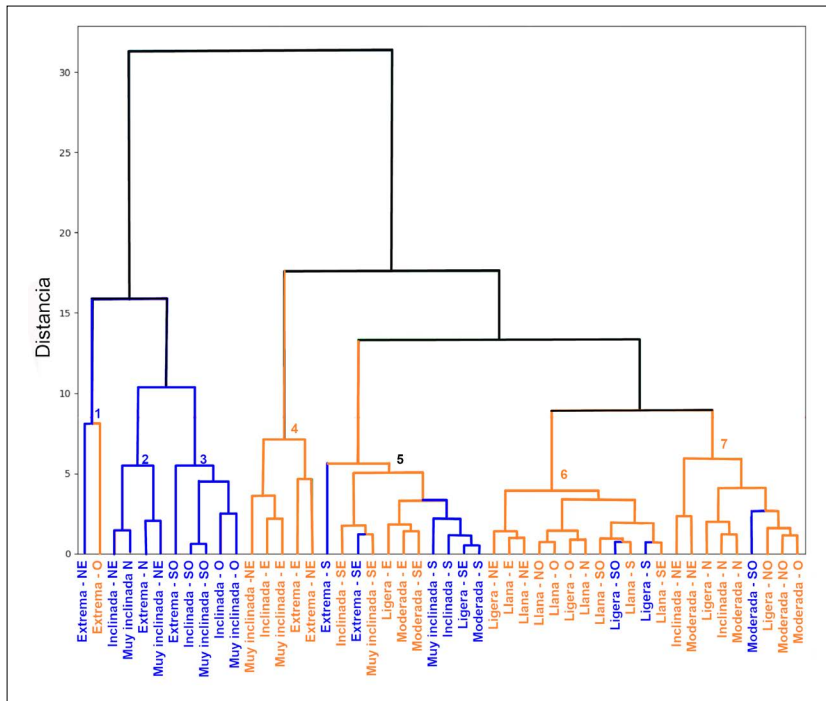


Figura 7. Dendrograma de las 48 categorías combinadas de pendiente y orientación, agrupadas según variables ambientales (Temperatura, SMI, Radiación y NDVI). El color de las categorías destaca el tipo de cambio predominante: en azul, transición de cobertura forestal a pastizal; en naranja, de pastizal a forestal. Cada grupo está marcado con un número (generado automáticamente por el análisis), cuyo color refleja la tendencia principal de ese cluster. En casos como el grupo 5 (negro), el color neutro indica ausencia de una dirección de cambio clara. Las líneas del dendrograma también siguen el patrón de color. Fuente: elaboración propia.

pastizal a cobertura forestal. Finalmente, el grupo 7 incluye pendientes ligeras, moderadas e inclinadas, principalmente con orientación norte, y en él también predominó el cambio de cobertura pastizal a cobertura forestal (Figura 7).

Los menores valores de temperatura del aire y del índice de humedad del suelo (SMI) se observaron en los grupos 1 y 2, coincidiendo con la predominancia del cambio de cobertura forestal a cobertura de pastizal. El grupo 5 presentó los valores más altos de temperatura, donde no se identificó una tendencia clara en el tipo de cambio. Aunque el grupo 5 presentó los valores atípicos más altos de SMI, el valor promedio más elevado se encontró en el grupo 4. Entre los grupos con predominancia de cobertura de pastizal a cobertura forestal, el grupo 4 presentó la temperatura media más alta (18.54 °C) entre los tres, mientras que los grupos 6 y 7 presentan medias de 17.42 °C y 16.01 °C, respectivamente. Por otro lado, los grupos 6 y 7 comparten una mayor homogeneidad en sus variaciones, con desviaciones estándar relativamente bajas en ambos parámetros, lo que sugiere condiciones más estables (Figura 8).

DISCUSIÓN

Cambios en la línea de árboles

La topografía y el clima explican el avance de la línea de árboles. El clima (temperatura del aire y los patrones de precipitación) es el factor principal que limita el crecimiento de los árboles, y la topografía (temperatura y humedad del suelo) influye en la dirección y distribución del límite de dicha línea. Los análisis de las imágenes de satélite de la distribución altitudinal de la cobertura forestal y la cobertura de pastizal combinados con variables ambientales permiten entender la distribución de la cobertura vegetal en gradientes altitudinales (Hao-xiang *et al.*, 2022). Nuestros resultados confirmaron la hipótesis de que la posición de la línea de árboles en el volcán Iztaccíhuatl ha avanzado hacia altitudes mayores entre 20 y 38 m, lo que es consistente con estudios previos que reportan aumentos de 20 a 65 m en la línea de árboles en otros sistemas montañosos del Eje Neovolcánico (Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017). Aunque observamos una tendencia general de avance hacia altitudes superiores, los incrementos no fueron ni uniformes ni continuos

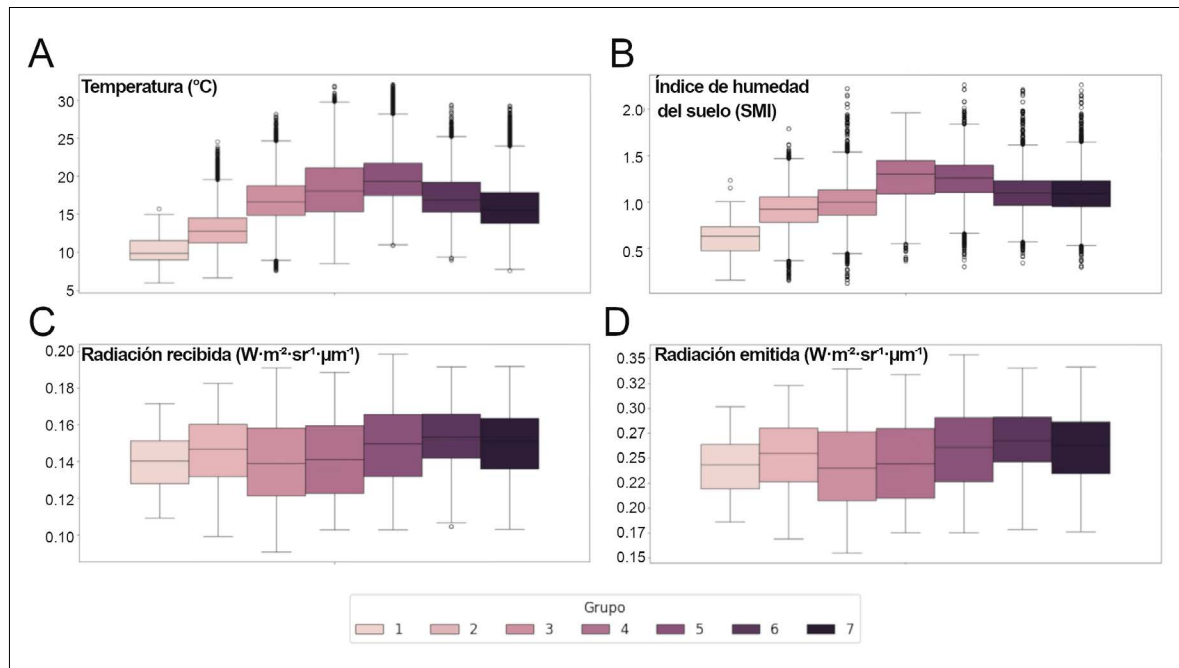


Figura 8. Distribución por agrupaciones de (A) temperatura superficial ($^{\circ}C$), (B) índice de humedad del suelo (SMI), (C) radiación solar recibida ($W \cdot m^{-2} \cdot sr^{-1} \cdot \mu m^{-1}$), y (D) radiación emitida ($W \cdot m^{-2} \cdot sr^{-1} \cdot \mu m^{-1}$). Cada diagrama de caja muestra la media (línea central), rango intercuartílico (caja), valores extremos (bigotes) y outliers (puntos). Los colores distinguen las siete agrupaciones según se indica en la leyenda. Fuente: elaboración propia.

en las fechas evaluadas, el avance de la línea de árboles solo se presenta en condiciones microambientales específicas y depende de las condiciones meteorológicas anuales. Además, se identifican píxeles aislados formando islas distantes de la masa cobertura forestal indicando que hay retrocesos causados por factores como la mortalidad. Los avances y retrocesos de la línea de árboles sugieren que la migración de individuos es por saltos y difuso. Alfaro-Ramírez *et al.* (2017) clasificaron la línea de árboles de *P. hartwegii* en el Nevado de Toluca como difusa siguiendo lo propuesto por Harsch y Bader (2011), lo cual concuerda mayormente con nuestras observaciones en el Iztaccíhuatl, donde se observa una disminución gradual en la densidad de los píxeles. Investigaciones sobre la conectividad de los fragmentos de bosque de *P. hartwegii* reportan distancias entre fragmentos de 19.1 a 52.7 metros (García-Amorena *et al.*, 2021), por lo que este atributo del paisaje reduce el flujo de dispersión y la fuerza de las conexiones con otros parches, favo-

reciendo el aislamiento de parches. Este fenómeno podría ser objeto de estudios más detallados con una mayor cantidad de imágenes anuales.

Otro factor importante para considerar en cuanto al avance de la línea de árboles son los incendios forestales. En el Parque Nacional Izta-Popo, la alta frecuencia de incendios ha favorecido la expansión de pastizales y la colonización de especies exógenas, desplazando a la vegetación original, incluidos los árboles del bosque (Gutiérrez-Martínez *et al.*, 2015). Además, los incendios recurrentes, especialmente en ecosistemas templados como los bosques de *P. hartwegii*, incrementan la mortalidad de individuos juveniles, lo que impide el reclutamiento natural y acelera la degradación del bosque. Estudios como el de Robles-Gutiérrez *et al.* (2016) demuestran que tras un incendio de mediana a alta intensidad, la mortalidad de los pinos jóvenes puede alcanzar hasta un 28%, en comparación con solo un 4% en áreas no quemadas. Estos factores, combinados con la alteración del régimen natural

del fuego, generan cambios profundos en la estructura y composición del bosque, favoreciendo la transición de bosques a pastizales.

A nivel global, el desplazamiento de la línea de árboles hacia elevaciones más altas se ha asociado con el calentamiento global, especialmente el aumento en la temperatura del aire propicia que las isoterms (líneas de igual temperatura) se desplacen a mayor altitud, creando una “ventana” para que los árboles amplíen su área de distribución, en la que los árboles pueden sobrevivir, ya que la temperatura suele ser un factor limitante para su crecimiento (Monleon y Lintz 2015, Du *et al.*, 2017). En el Eje Neovolcánico se ha reportado un aumento de la temperatura máxima de 2 °C desde 1955, con un incremento adicional de 3 °C (de 23 a 26 °C) desde finales de la década de 1970 hasta 2009, coincidiendo con un período de mayor reclutamiento de *P. hartwegii* (Astudillo-Sánchez, 2017). Los cambios temporales en el reclutamiento de árboles sugieren que el avance de la línea de árboles es por pulsos. El mayor avance promedio de la línea de árboles se registró entre 1985 y 2000, mientras que de 2014 a 2020 la línea de árboles retrocedió 1 m en promedio. Según Astudillo-Sánchez (2017), los fenómenos del sistema climático como los eventos de El Niño y La Niña influyen en el reclutamiento de nuevos árboles. Durante los eventos de El Niño, caracterizado por un calentamiento anormal superior a 0.5 °C en el Pacífico Tropical, el aumento de lluvias invernales (entre diciembre y marzo), combinado con veranos más secos, crean condiciones ideales para el establecimiento de nuevos árboles, al reducir las heladas y proporcionar humedad crítica en etapas tempranas. Por el contrario, los episodios de La Niña, consecuencia de un enfriamiento de al menos -0.5 °C en el Pacífico Tropical, traen consigo inviernos particularmente fríos y secos que generalmente dificultan la supervivencia de las plántulas. Esta relación se refleja claramente en los datos de reclutamiento: mientras que en el periodo 1947-1979, dominado por condiciones frías, apenas el 7 % de los individuos lograron establecerse, entre 1980 y 2012, cuando los eventos de El Niño fueron más frecuentes e intensos, se registró el 93 % del reclutamiento total, con una tasa promedio anual del 5 %. Este aumento coincide parcialmente con el

periodo de mayor avance en la línea de árboles que observamos. Estos patrones subrayan la importancia de la estacionalidad y los eventos de lluvia en el reclutamiento de nuevos árboles, lo que influye en los cambios en la línea de árboles. Sin embargo, la observación tanto de avances como retrocesos en la línea de árboles en nuestros resultados sugiere que factores adicionales al aumento de temperatura podrían estar influyendo en estos cambios. Los fenómenos de variación local para la posición de la línea de árboles y el desplazamiento ascendente indica que la temperatura no es el principal parámetro ambiental que promueve avance hacia arriba de la línea de árboles (Xu *et al.*, 2020). Esto subraya la importancia de considerar elementos como la topografía y las interacciones ecológicas específicas de cada micrositio, para una explicación más completa de la dinámica de la línea de árboles.

Micrositios de colonización

Las irregularidades en el terreno (crestas y depresiones) crean microclimas locales que afectan de manera desigual el crecimiento de los árboles, lo que lleva a que la línea de árboles se presente a diferentes altitudes dentro de una misma zona (Beaman, 1962). La interacción entre microclimas locales y la capacidad de respuesta de las plantas resulta fundamental para comprender el avance y retroceso del bosque, especialmente en áreas montañosas. En otros estudios se han encontrado diferencias significativas en la altitud del ecotono entre exposiciones noroeste y este-sureste, donde la cara norte ha registrado la mayor variación altitudinal (Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017). En particular, la orientación de las pendientes juega un papel crucial en la dinámica de la línea de árboles. En nuestro sitio de estudio al agrupar las 48 categorías topográficas se revelaron diferentes patrones en la dinámica del cambio de vegetación. El Grupo 4, con pendientes extremas a inclinadas orientadas hacia el noreste y el este, se caracterizó principalmente por el cambio de pastizal a bosque, mientras que los grupos con pendientes extremas y orientaciones noroeste, oeste y suroeste (Grupos 1, 2 y 3) mostraron una predominancia del cambio de bosque a pastizal. Un resultado similar se observó en el Nevado de Toluca, donde se reportó una mayor

abundancia de reclutamiento en exposiciones norte y oeste, contrastando con las exposiciones sur y este caracterizadas por un menor reclutamiento (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2019). De manera similar, Torres-Beltrán *et al.* (2017) documentaron que la orientación este favorece particularmente el ascenso de individuos arbóreos. Se ha comprobado que la orientación de la pendiente influye notablemente en el rango de temperatura de cada micrositio según su altitud. En el cerro Jocotitlán del Estado de México se han reportado diferencias notables en las temperaturas máximas entre sitios, especialmente en los sitios con orientación suroeste los cuales suelen mostrar menor oscilación térmica y menos eventos cercanos a 0 °C comparados con otras exposiciones (Núñez-García *et al.*, 2019). Estos hallazgos sugieren que la creación de micrositios es fundamental.

En el Iztaccíhuatl se ha medido que la temperatura anual media es de 1 a 4 °C más alta en las pendientes S en comparación con las N a la misma elevación (López-López *et al.*, 2023). En términos generales, nuestros resultados parecen indicar que los máximos de temperatura no favorecen el avance de la línea de árboles, ya que en las orientaciones S se observó principalmente el cambio de bosque a pastizal. Se ha sugerido que la exposición directa al sol (sur y este) suelen representar mayor riesgo de deshidratación y daño térmico, lo que afecta negativamente la supervivencia de plántulas (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2019). No obstante, es importante considerar que todos los micrositios presentaron los dos tipos de cambio y que inclusive hubo grupos, como el Grupo 5, con una gran heterogeneidad de pendientes y orientaciones, no mostraron una tendencia clara hacia un tipo de cambio particular.

Si bien los máximos de temperatura pueden aumentar la mortalidad de la plántula, una mayor temperatura, especialmente en otoño, es crucial para la actividad del cambium y la xilogénesis (Núñez-García *et al.*, 2019), proceso esencial para el crecimiento y posterior establecimiento de los juveniles. En el Iztaccíhuatl también se han medido las variaciones estacionales de temperatura. En general, las pendientes sur tienen temperaturas anuales promedio 1 a 4 °C más altas en comparación con las pendientes norte a la misma altitud.

López López (2025) demostró que existe un gradiente térmico de 0.55 °C /100 m de altitud para el suelo de umbría, y de 0.31 °C /100 m de altitud para el de solana, sugiriendo que la exposición en la umbría tiene un control significativo en la marcha de la temperatura del suelo. Sin embargo, durante junio, julio y agosto, las diferencias de temperatura entre pendientes sur y norte son menores y, en algunas altitudes, las temperaturas son incluso ligeramente más altas en las pendientes norte debido a la mayor insolación veraniega (López-López *et al.*, 2023). Este tipo de fenómenos podría explicar la predominancia del avance de la línea de árboles en los Grupos 4, 6 y 7. Elliot y Cowell (2015) demostraron que la regeneración arbórea de la parte superior del límite arbóreo se explica debido a los regímenes térmicos, sin embargo, aunque las diferencias de temperatura fueron insignificantes entre las laderas, el avance de la línea de árboles varía a lo largo de una misma montaña, como ocurre en nuestro sitio de estudio.

La pendiente es otro factor relevante que también ha mostrado tener un efecto en el avance de la línea de árboles debido a que influye en el microclima, la humedad del suelo y la exposición al viento, que a su vez pueden afectar el establecimiento y crecimiento de los árboles (Zheng *et al.*, 2021). Estudios anteriores han sugerido que las pendientes moderadas (15°-25°) son óptimas para el crecimiento de *P. hartwegii*, mientras que las pendientes más pronunciadas (>35°) limitan el establecimiento por la inestabilidad del terreno y la falta de suelo desarrollado (Torres-Beltrán *et al.*, 2017). Por otro lado, se ha documentado que las pendientes suaves retienen mejor la humedad del suelo, facilitando el desarrollo inicial de los árboles jóvenes (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2019). Y a su vez, también se ha observado que en los bosques de la línea de árboles estable tiende a ubicarse en pendientes más pronunciadas, donde la capacidad de acumulación de agua derivada de la escorrentía favorece su crecimiento (Xu *et al.*, 2018). En nuestro estudio, encontramos evidencia del avance de la línea de árboles en una amplia gama de pendientes, predominando en micrositios con pendientes llanas y ligeras, pero también ocurriendo en pendientes muy inclinadas y extremas.

La temperatura y la humedad también influyen en la dinámica de la vegetación. Los valores más bajos de temperatura y del índice de humedad del suelo en los Grupos 1 y 2, que mostraron un predominio del cambio de bosque a pastizal, refuerzan la idea de que las condiciones más secas y cálidas pueden promover la conversión de cobertura forestal a cobertura de pastizal. Aunque las especies de alta montaña están adaptadas a bajas temperaturas, la temperatura media anual (6 °C) podría no ser suficiente para alcanzar el nivel óptimo de fotosíntesis, que solo ocurre en los momentos de máxima irradiación (Körner, 2012; Sanfuentes *et al.*, 2012). En contraste, el Grupo 4 mostró los valores más altos del índice de humedad del suelo, lo que coincide con la predominancia del cambio de pastizal a bosque en estas áreas, subrayando la importancia de la humedad en el establecimiento de los árboles. Pompa-García *et al.* (2023) sugieren que en la línea de árboles la menor temperatura y disponibilidad de agua en el suelo limitan la actividad fotosintética. La vegetación se concentra en áreas donde la orientación reduce la sombra de ladera y permite mayor acceso a la luz solar. Por lo que, tanto la cantidad como la estacionalidad de la precipitación juegan un papel crucial en la distribución de los sistemas vegetales tras el establecimiento, una vez que la humedad queda almacenada en el suelo y las temperaturas son óptimas (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2017).

CONCLUSIONES

La topografía y el clima son factores complementarios que explican el avance de la línea de árboles. Los resultados de nuestro estudio revelan un patrón de avance espacialmente heterogéneo y en pulsos temporales que sugieren la influencia de factores adicionales más allá del calentamiento global. El análisis de los cambios en la línea de árboles y en la vegetación indica una tendencia general hacia el avance del bosque y una reducción del pastizal desde 1985. Sin embargo, los resultados también destacan la complejidad y variabilidad de los cambios en función de factores topográficos y climáticos. El movimiento de la línea de árboles presenta varia-

ciones espaciales locales debido a las diferencias en temperatura y humedad del suelo que se traducen en la presencia de micrositios de colonización que favorecen el establecimiento. Estos sitios podrían representar zonas en las que se favorece el avance de los árboles debido a que amortiguan las condiciones adversas y permiten el establecimiento. Se requiere seguir explorando la interacción de los árboles en sus primeras etapas del desarrollo con la variedad de ambientes presentes en la línea de árboles, para lograr un mejor entendimiento de las dinámicas de la línea de árboles.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) para la beca doctoral de la primera autora (Beca No. 762543) y la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), a través del proyecto PAPIIT-DGAPA Respuesta de los patrones de crecimiento de especies de coníferas y de la línea de árboles al cambio climático. Clave IN 229225.

REFERENCIAS

- Alfaro-Ramírez, F. U., Arredondo-Moreno, J. T., Pérez-Suárez, M. y Endara-Agramont, Á. R. (2017). Ecotono del límite superior del bosque de *Pinus hartwegii* Lindl.: Estructura y límites altitudinales en el Nevado de Toluca, México. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, 23(2). <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2016.10.055>
- Almeida-Leñero, L., Escamilla, M., Gimenez de Azcarate, J., Gonzalez-Trapaga, A. y Cleef, A. M. (2007). Vegetación alpina de los volcanes Popocatepetl, Iztaccíhuatl y Nevado de Toluca. En I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (Eds.), *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana* (pp. 179-198). UNAM, FES-Zaragoza, CONABIO.
- Astudillo-Sánchez, C. C., Villanueva-Díaz, J., Endara-Agramont, A. R., Nava-Bernal, G. E. y Gómez-Albores, M. A. (2017). Climatic variability at the treeline of Monte Tlaloc, Mexico: a dendrochronological approach. *Trees*, (31), 441-453. <https://doi-org.pbdi.unam.mx:2443/10.1007/s00468-016-1460-z>
- Astudillo-Sánchez, C. C., Fowler, M. S., Villanueva-Díaz, J., Endara-Agramont, A. R. y Soria-Díaz, L. (2019).

- Recruitment and facilitation in *Pinus hartwegii*, a Mexican alpine treeline ecotone, with potential responses to climate warming. *Trees*, 33(4), 1087-1100. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01844-3>
- Autio, J. (2006). *Environmental factors controlling the position of the actual timberline and treeline on the fells of Finnish Lapland*. Acta Univ. Oul. A 452.
- Autio, J. y Colpaert, A. (2005). The impact of elevation, topography and snow load damage of trees on the position of the actual timberline on the fells in central Finnish Lapland. *Fennia - International Journal of Geography*, 183(1), Article 1. <https://fennia.journal.fi/article/view/3736>
- Bader, M. Y., Llambí, L. D., Case, B. S., Buckley, H. L., Toivonen, J. M., Camarero, J. J., Cairns, D. M., Brown, C. D., Wiegand, T. y Resler, L. M. (2021). A global framework for linking alpine-treeline ecotone patterns to underlying processes. *Ecography*, 44(2), 265-292. <https://doi.org/10.1111/ecog.05285>
- Bansal, S., Reinhardt, K. y Germino, M. J. (2011). Linking carbon balance to establishment patterns: Comparison of whitebark pine and Engelmann spruce seedlings along an herb cover exposure gradient at treeline. *Plant Ecology*, 212(2), 219-228. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9816-8>
- Beaman, J. H. (1962). The Timberlines of Iztaccíhuatl and Popocatepetl, Mexico. *Ecology*, 43(3), 377-385. <https://doi.org/10.2307/1933367>
- Biondi, F. (2001). A 400-year Tree-ring Chronology from the Tropical Treeline of North America. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 30(3), 162-166. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-30.3.162>
- CONANP. (2013). *Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Dandan, X., Deshuai, A. y Jianqin, Z. (2022). Dynamics of the Alpine Treeline Ecotone under Global Warming: A Review. *Journal of Resources and Ecology*, 13(3), 476-482. <https://doi.org/10.5814/j.issn.1674-764x.2022.03.012>
- Gaire, N. P., Koirala, M., Bhujy, D. R. y Borgaonkar, H. P. (2014). Treeline dynamics with climate change at the central Nepal Himalaya. *Climate of the Past*, 10(4), 1277-1290. <https://doi.org/10.5194/cp-10-1277-2014>
- García-Amorena, I., Moreno-Amat, E., Aulló-Maestro, M. E., Mateo-Sánchez, M. C., Merino-De-Miguel, S., Ribalaygua, J. y Marchant, R. (2021). Combining Remote Sensing and Species Distribution Modelling to Assess *Pinus hartwegii* Response to Climate Change and Land Use from Izta-Popo National Park, Mexico. *Land*, 10(10), Article 10. <https://doi.org/10.3390/land10101037>
- Gutiérrez-Martínez, G., Orozco Hernández, M. E., Ordóñez Díaz, J. A. B. y Camacho Sanabria, J. M. (2015). Forest fire regime and distribution in the State of Mexico (2000 to 2011). *Revista mexicana de ciencias forestales*, 6(29), 92-107.
- Giménez de Azcárate, J., Escamilla Weinmann, M. E. y Almeida Leñero, L. (2009). Datos sobre la vegetación higrófila altimontana del Volcán Iztaccíhuatl (México). *LAZAROA*, 30, 109-118.
- Hansson, A., Dargusch, P. y Shulmeister, J. (2021). A review of modern treeline migration, the factors controlling it and the implications for carbon storage. *Journal of Mountain Science*, 18(2), 291-306. <https://doi.org/10.1007/s11629-020-6221-1>
- Harsch, M. A. y Bader, M. Y. (2011). Treeline form – a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 582-596. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00622.x>
- Harsch, M. A., Hulme, P. E., McGlone, M. S. y Duncan, R. P. (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, 12(10), 1040-1049. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
- Holtmeier, F.-K. y Broll, G. (2005). Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5), 395-410. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00168.x>
- Holtmeier, F.-K. y Broll, G. (2012). Landform Influences on Treeline Patchiness and Dynamics in a Changing Climate. *Physical Geography*, 33(5), 403-437. <https://doi.org/10.2747/0272-3646.33.5.403>
- Jasso-Flores, I., Galicia, L., García-Oliva, F. y Martínez-Yrizar, A. (2019). Are vegetation-soil systems drivers of ecosystem carbon contents along an elevational gradient in a highland temperate forest? *Canadian Journal of Forest Research*, 49(3), 296-304. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0245>
- Jiménez-García, D., Li, X., Lira-Noriega, A., Peterson, A.T. (2021). Upward shifts in elevational limits of forest and grassland for Mexican volcanoes over three decades. *Biotropica*, 53(3), 798-807.
- Körner, C. (2012). *Alpine Treelines*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-0348-0396-0>
- Lauer, W. (1978.) Timberline studies in Central Mexico. *Arctic and Alpine Research*, 10(2), 383-396.
- López-López, A., Palacios-Rangel, M. I., Sáenz-Romero, C., Villanueva-Morales, A. y Pacheco-Almaraz, V. (2023). Variación clinal de caracteres fenotípicos y fisiológicos en *Pinus hartwegii* Lindl. para la Estación Forestal Experimental Zoquiapan, México. *Polibotánica*, (56), 61-79. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.56.4>

- Lozano-García, S. y Vázquez-Selem, L. (2005). A high-elevation Holocene pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. *The Holocene*, 15(3), 329-338. <https://doi.org/10.1191/0959683605hl814rp>
- Lu, X., Liang, E., Wang, Y., Babst, F. y Camarero, J. J. (2021). Mountain treelines climb slowly despite rapid climate warming. *Global Ecology and Biogeography*, 30(1), 305-315. <https://doi.org/10.1111/geb.13214>
- Malanson, G. P., Butler, D. R., Fagre, D. B., Walsh, S. J., Tomback, D. F., Daniels, L. D., Resler, L. M., Smith, W. K., Weiss, D. J., Peterson, D. L., Bunn, A. G., Hiemstra, C. A., Liptzin, D., Bourgeron, P. S., Shen, Z. y Millar, C. I. (2007). Alpine Treeline of Western North America: Linking Organism-To-Landscape Dynamics. *Physical Geography*, 28(5), 378-396. <https://doi.org/10.2747/0272-3646.28.5.378>
- Mohapatra, J., Singh, C. P., Tripathi, O. P. y Pandya, H. A. (2019). Remote sensing of alpine treeline ecotone dynamics and phenology in Arunachal Pradesh Himalaya. *International Journal of Remote Sensing*, 40(20), 7986-8009. <https://doi.org/10.1080/01431161.2019.1608383>
- Myneni, R. B., Tucker, C. J., Asrar, G. y Keeling, C. D. (1998). Interannual variations in satellite-sensed vegetation index data from 1981 to 1991. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 103(D6), 6145-6160. <https://doi.org/10.1029/97JD03603>
- Núñez-García, A. (2019). *Incremento en área basal y variación de traqueidas de Pinus hartwegii LINDL. a diferente altitud y exposición en el cerro de Jocotitlán, Estado de México.* <http://colposdigital.colpos.mx:8080/xmlui/handle/10521/3186>
- Öberg, L. y Kullman, L. (2012). Recent glacier recession: A new source of postglacial treeline and climate history in the Swedish Scandes. *Landscape Online*, 26(1), 1-38. <https://urn.kb.se/resolve?urn=urn:nbn:se:umu:diva-212372>
- Pompa-García, M., Vivar-Vivar, E. D., Rubio-Camacho, E. A. y Camarero, J. J. (2023). Rates of Stemwood Carbon Accumulation Are Linked to Hydroclimate Variability in Mexican Conifers. *Forests*, 14(7), Article 7. <https://doi.org/10.3390/f14071381>
- Robles-Gutiérrez, C. A., Velázquez-Martínez, A., Rodríguez-Trejo, D. A., Reyes-Hernández, V. J. y Etchevers-Barra, J. D. (2016). Probability of mortality by fire damage of young *Pinus hartwegii* Lindl. trees in the Izta-Popo National Park. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, 22(2), 165-178.
- Sanfuentes, C., Sierra-Almeida, A. y Cavieres, L. A. (2012). Efecto del aumento de la temperatura en la fotosíntesis de una especie alto-andina en dos altitudes. *Gayana. Botánica*, 69(1), 37-45. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432012000100005>
- Sigdel, S. R., Liang, E., Wang, Y., Dawadi, B. y Camarero, J. J. (2020). Tree-to-tree interactions slow down Himalayan treeline shifts as inferred from tree spatial patterns. *Journal of Biogeography*, 47(8), 1816-1826. <https://doi.org/10.1111/jbi.13840>
- Singh, K. K., Davis, A. J. y Meentemeyer, R. K. (2015). Detecting understory plant invasion in urban forests using LiDAR. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, (38), 267-279. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2015.01.012>
- Solár, J. y Janiga, M. (2013). Long-term Changes in Dwarf Pine (*Pinus mugo*) Cover in the High Tatra Mountains, Slovakia. *Mountain Research and Development*, 33(1), 51-62. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-12-00079.1>
- Torres-Beltrán, C., Vázquez Selem, L., Franco Ramos, O. (2017). Límite arbóreo y el cambio climático. En L. Gómez Mendoza (Ed.), *Clima, naturaleza y sociedad: los retos del cambio climático en los socioecosistemas* (pp. 155-173). Bonilla Artigas-UNAM FFyL.
- Wieser, G., Holtmeier, F.-K. y Smith, W. K. (2014). Treelines in a Changing Global Environment. En M. Tausz & N. Grulke (Eds.), *Trees in a Changing Environment: Ecophysiology, Adaptation, and Future Survival* (pp. 221-263). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9100-7_10
- Xu, D., Geng, Q., Jin, C., Xu, Z. y Xu, X. (2020). Tree Line Identification and Dynamics under Climate Change in Wuyishan National Park Based on Landsat Images. *Remote Sensing*, 12(18), Article 18. <https://doi.org/10.3390/rs12182890>
- Zheng, L., Shi, P., Zhou, T., Hou, G., Song, M. y Yu, F. (2021). Tree Regeneration Patterns on Contrasting Slopes at Treeline Ecotones in Eastern Tibet. *Forests*, 12(11), 1605. <https://doi.org/10.3390/f12111605>
- Zinnert, J. C., Shifflett, S. A., Vick, J. K. y Young, D. R. (2011). Woody vegetative cover dynamics in response to recent climate change on an Atlantic coast barrier island: A remote sensing approach. *Geocarto International*, 26(8), 595-612. <https://doi.org/10.1080/10106049.2011.621031>