



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

**EVALUACIÓN DE LA CAPTURA Y
ESTABILIDAD DEL CARBONO EN UN
ECOSISTEMA DE BOSQUE MESÓFILO DE
MONTAÑA A LO LARGO DEL GRADIENTE
ALTITUDINAL, EN LA SIERRA NORTE DE
OAXACA.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P R E S E N T A

M. EN C. GUSTAVO ALVAREZ ARTEAGA

TUTOR PRINCIPAL: DR. PAVEL KRASILNIKOV

**COMITÉ TUTORAL: DRA. NORMA EUGENIA GARCÍA CALDERÓN
DR. FELIPE FRANCISCO GARCÍA OLIVA**

MÉXICO D.F.

JUNIO DE 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/266/09

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

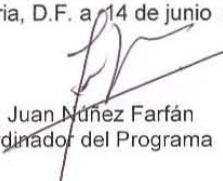
Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de marzo de 2010**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del (la) alumno (a) **ALVAREZ ARTEAGA GUSTAVO** con número de cuenta **84010317** con la tesis titulada: "**Evaluación de la captura y estabilidad del carbono en un ecosistema de bosque mesófilo de montaña, a lo largo del gradiente altitudinal en la Sierra Norte de Oaxaca**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. PAVEL VLADIMIROVICH KRASSILNIKOV**:

Presidente: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
Vocal: DR. FELIPE FRANCISCO GARCIA OLIVA
Vocal: DR. JORGE DIONISIO ETCHEVERS BARRA
Vocal: DRA. TERESA DE JESUS REYNA TRUJILLO
Secretario: DRA. NORMA EUGENIA GARCIA CALDERON

De acuerdo con lo anterior, el(a) alumno(a) se acogió a la nueva normatividad, con base en el artículo QUINTO TRANSITORIO en apego a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (9 octubre de 2006).

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 14 de junio de 2010.


Dr. Juan Muñoz Farfán
Coordinador del Programa



JNF/DCRV/ASR/grf*

Agradecimientos institucionales

Agradezco en primera instancia al Posgrado en Ciencias Biológicas por los apoyos económicos e institucionales recibidos.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca recibida, sin la cual no hubiera sido posible mi dedicación de tiempo completo al proyecto.

También agradezco los apoyos económicos que permitieron la realización de los trabajos de campo y laboratorio y que fueron auspiciados por los siguientes proyectos: SEP-CONACyT- 55718, PAPIIT IN 216906-3, PAPIIT IN104807 y SEMARNAT-CONACyT-UNAM 23489

A los miembros del comité tutorial

Dr. Pavel Krasilnikov, Norma Eugenia García Calderón y Felipe García Oliva por su dirección, aportaciones y consejos durante el desarrollo de este estudio.

A los miembros del Jurado de grado:

Dr. Julio Campo Alves, Dra. Teresa de Jesús Reyna Trujillo, Dr. Jorge D. Etchevers Barra por sus valiosos comentarios y aportaciones al documento final.

A los integrantes del laboratorio de Edafología de la Facultad de Ciencias de la UNAM: M. en C. Elizabeth Fuentes Romero, M. en C. Abel Ibáñez Huerta, Dra. Rosalía Ramos Bello, M. del Socorro Galicia Palacios, Dra. Amada Laura Reyes Ortigoza por las facilidades otorgadas, pero sobre todo por su amistad.

A las autoridades locales de Santa Cruz Tepetotutla, Oax. por las facilidades otorgadas para la realización de los estudios de campo.

Dedicatoria

A mis padres

Gracias por su ejemplo de perseverancia

Para Adrián

Por ser la fuente de energía que me animó a concluir.

A Ruth:

Por su paciencia y comprensión

Al Dr. Pavel Krasilnikov

Por su amistad, consejos y asesoría antes, durante y después de la realización de este trabajo

A la Dra. Norma Eugenia García Calderón

Por darme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado bajo su asesoría.

Al Dr. Felipe García Oliva

Cuyos consejos fueron pieza clave para llevar a
cabo este trabajo

A mis amigos y compañeros del laboratorio de Edafología de la
Facultad de Ciencias: Liz, Abel, Mary, Rosalia y Laura por su amistad
y consejos

Finalmente, dedico este trabajo a los siguientes profesores que han
influido de manera decisiva durante mi formación: Dr. Gonzalo
Almendros Martín, Dra. Cristina Siebe Grabach, Daniel Muñoz
Iniestra y Francisco López.

CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE CUADROS	3
ÍNDICE DE FIGURAS	4
PREFACIO	7

CAPÍTULO 1

CONSIDERACIONES GENERALES SOBRE EL ESTUDIO DE LOS BOSQUES MESÓFILOS DE MONTAÑA.	9
REFERENCIAS	21

CAPÍTULO 2

SOIL ALTITUDINAL SEQUENCE ON BASE-POOR PARENT MATERIAL IN A MONTANE CLOUD FOREST IN SIERRA JUÁREZ, SOUTHERN MEXICO.	
RESUMEN	27
INTRODUCCIÓN	30
MATERIALES Y MÉTODOS	31
RESULTADOS	34
DISCUSIÓN	53
CONCLUSIONES	63
REFERENCIAS	64

CAPÍTULO 3

ALMACENES DE CARBONO EN LA BIOMASA Y EL SUELO DE UN ECOSISTEMA DE BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN LA SIERRA NORTE DE OAXACA, MÉXICO.	
RESUMEN	73
INTRODUCCIÓN	75

	Página
MATERIALES Y MÉTODOS	77
RESULTADOS	82
DISCUSIÓN	88
CONCLUSIONES	92
REFERENCIAS	93
ANEXOS	100

CAPÍTULO 4

DISTRIBUCIÓN VERTICAL Y COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO EN UN ECOSISTEMA DE BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN OAXACA, MÉXICO.

RESUMEN	104
INTRODUCCIÓN	106
MATERIALES Y MÉTODOS	107
RESULTADOS	109
DISCUSIÓN	114
CONCLUSIONES	117
REFERENCIAS	118

CAPITULO 5

COMENTARIOS FINALES Y PERSPECTIVAS DE ESTUDIO	121
--	-----

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO 2

	Página
Cuadro 1. Total chemical analyses of the fine earth of the soils according to the altitudinal sequence "Santa Cruz"	34
Cuadro 2. Morphological description of soil profiles of the altitudinal sequence "Santa Cruz"	36
Cuadro 3. Chemical and physical properties of the soils according to the altitudinal sequence "Santa Cruz"	38
Cuadro 4. Different soil groups in montane cloud forests.	76

CAPÍTULO 3

Cuadro 1. Media y error estándar de la densidad de árboles vivos y muertos (Ind ha^{-1}) en los diferentes pisos altitudinales.	90
Cuadro 2. Media y error estándar del área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) de árboles vivos y muertos en los diferentes pisos altitudinales.	90
Cuadro 3. Cantidad de la biomasa de los diferentes componentes (Mg ha^{-1}) en los 5 pisos altitudinales.	93
Cuadro 4. Distribución de los diferentes almacenes de carbono (Mg C ha^{-1}) y participación porcentual con respecto al almacén total.	96
Cuadro 5. Diferentes estimaciones de biomasa y carbono edáfico realizadas en bosques montanos tropicales y subtropicales.	111
Cuadro 6. Estimación de los almacenes de carbono en diferentes ecosistemas forestales de México.	113

CAPÍTULO 4

Cuadro 1. Concentración y porcentajes de carbono de las diferentes fracciones de la materia orgánica del suelo.	125
--	-----

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

	Página
Figura 1. Distribución del bosque mesófilo de montaña en México.	6
Figura 2. Bosque de helechos arborescentes (<i>Cyathea</i> spp.) en la localidad de Santa Cruz Tepetotutla, Oax.	9
Figura 3. Árbol del subdosel con epífitas en su corteza, Santa Cruz Tepetotutla, Oax.	11
Figura 4. La cobertura del dosel en estos bosques limita la difusión de luz hacia los estratos inferiores.	13
Figura 5. Corte de suelo de un BMM mostrando un horizonte eluvial profundo. Localidad La Esperanza, Oax.	15

CAPÍTULO 2

Figure 1. The study area.	28
Figure 2. Micromorphology of selected horizons of the soils of the transect Santa Cruz.	41
Figure 3. Mesomorphological images of coatings found in the horizons of upland soils of the transect Santa Cruz.	43
Figure 4. The distribution of size fractions in soil horizons of the transect Santa Cruz.	43
Figure 5. The distribution of Fe, extracted by DCB solution in Upland MCF soils of the transect Santa Cruz.	44
Figure 6. X-ray diffraction data for the horizons of upland MCF soils of the transect Santa Cruz.	47
Figure 7. The distribution of Fe and Al, extracted by DCB solution and by acid oxalate buffer solution in the horizons of low MCF soils of the transect Santa Cruz.	52
Figure 8. X-ray diffraction data for the horizons of low MCF soils of the transect Santa Cruz.	54
Figure 9. Some tendencies in soil properties distribution along the altitudinal sequence Santa Cruz.	59

CAPÍTULO 3

	Página
Figura 1. Localización de los 5 pisos altitudinales sobre la ladera N de la cuenca del Río Perfume, Oax.	85
Figura 2. Panorámica de comunidades vegetales.	86
Figura 3. Esquema ilustrativo para la toma de muestras de los diferentes almacenes de carbono.	87
Figura 4. Cantidad de carbono en los diferentes componentes de la biomasa aérea entre los 1 500 y 2 500 msnm.	95

CAPÍTULO 4

Figura 1. Relación entre altitud y espesor del horizonte orgánico.	122
Figura 2. Distribución en profundidad del almacén de C edáfico dentro del intervalo altitudinal.	124
Figura 3. Distribución de los almacenes de carbono edáfico en los horizontes orgánico y mineral.	125

PREFACIO

La acelerada destrucción de que son objeto los ecosistemas forestales, particularmente en zonas tropicales y subtropicales, determina que su participación dentro del ciclo global del carbono cobre relevancia. Esto se debe, no solo a la emisión a la atmósfera de aproximadamente 8.5 Gt de CO₂ al año por esta causa, (IPCC 2007), mismas que contribuyen a acelerar el cambio climático global, sino también a la pérdida de sostenibilidad por el manejo inadecuado que se ha hecho de ellos en la mayoría de los casos. A la luz del conocimiento actual, resulta cada vez más necesario plantear estrategias viables tendientes a mitigar los efectos del cambio climático, por ejemplo, aquellas que permitan reincorporar a los ecosistemas terrestres al menos una parte del C atmosférico excedente. Para dar sustento a tales planteamientos, es imprescindible conocer la dinámica del C en los ecosistemas forestales y un primer paso es contar con la información básica sobre los contenidos de carbono en los diferentes almacenes del ecosistema, así como los mecanismos que determinan su permanencia o expulsión del mismo.

Con base en esa necesidad, el presente trabajo se ha enfocado en el estudio puntual de un ecosistema de bosque montano de niebla cuya biodiversidad, endemismo y fragilidad han sido objeto de admiración y estudio por parte de la comunidad científica nacional e internacional: el bosque mesófilo de montaña (BMM) dentro de la región de la Chinantla.

El estudio tuvo como objetivo principal determinar la magnitud de los principales almacenes aéreos y subterráneos de carbono en cinco comunidades de BMM situadas dentro de un intervalo altitudinal que va de los 1500 a 2500 m en la región de la Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca, México. Como objetivos particulares se propusieron los siguientes: 1) conocer la diversidad edáfica dentro del transecto altitudinal referido. 2) estimar la magnitud de los almacenes de carbono en biomasa y suelo. 3) estudiar la distribución espacial y caracterización de la materia orgánica del suelo y 4) demostrar la relación que existe entre las condiciones climáticas y edáficas locales y la acumulación de carbono.

El capítulo 1 presenta una revisión sobre el estado actual que guarda el estudio holístico de los BMM en México y el mundo, considerando aspectos básicos tales como su distribución geográfica, composición florística y estructural, los factores ambientales que determinan su heterogeneidad espacial y finalmente, los servicios ambientales que prestan por la captura de agua y carbono.

El capítulo 2 corresponde a un trabajo de investigación diseñado para conocer la diversidad edáfica dentro del área de estudio. Este ensayo, ya publicado, destaca la importancia de la diversidad edáfica como producto de la interacción de los factores formadores del suelo a través del intervalo altitudinal, la cual permitirá posteriormente explicar la capacidad de estos ecosistemas para acumular y retener carbono en sus diferentes componentes.

El capítulo 3, aborda propiamente la medición de los distintos almacenes de carbono aéreos (biomasa arbórea, herbácea y arbustiva) y subterráneos (mantillo, raíces y suelo), a través del intervalo de altitud mencionado, espacio en el que las variaciones ambientales determinan la prevalencia de distintas comunidades vegetales con patrones acumulativos de C característicos de cada una de ellas.

Finalmente, en el capítulo 4 se analizan los patrones de acumulación y distribución del C edáfico, así como la caracterización de la materia orgánica del suelo, principal reservorio de carbono orgánico en el mismo. A través de este estudio, es posible advertir la importancia de los factores ambientales (humedad, temperatura, relieve, geología, etc.) en la acumulación y composición química de la materia orgánica del suelo.

Este trabajo estuvo apoyado por el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, así como con fondos de los proyectos SEP-CONACyT 55718 y PAPITT IN104807.



CAPÍTULO

1

CONSIDERACIONES
GENERALES SOBRE EL
ESTUDIO DEL BOSQUE
MESÓFILO DE MONTAÑA
EN MEXICO

1. Definición

El bosque mesófilo de montaña (BMM) (*sensu* Rzedowski 1978)¹, bosque montano de niebla (BMN), *cloud forest*, o *montane cloud forest* (en la literatura de habla inglesa), engloba de manera convencional a una serie de comunidades vegetales altamente heterogéneas, caracterizadas por prosperar en zonas montañosas, en una posición altitudinal donde la condensación orográfica del aire saturado por humedad conforma un estrato nuboso denso presente de manera frecuente o semipermanente. Dado que su ubicación es propia de las grandes cordilleras continentales así como de macizos montañosos aislados dentro de las zonas tropicales e intertropicales, el intervalo altitudinal en el que se pueden desarrollar es muy amplio (700 a 2700 m).

Los BMM encabezan la lista de los ecosistemas más afectados a nivel mundial por las actividades humanas y se considera que sus remanentes están confinados en pequeñas áreas sumamente fragmentadas. A finales de los años 70 se estimaba que la extensión original de estos bosques era cercana a los 50 millones de hectáreas (Bockor 1979). Cifras más recientes los sitúan en alrededor de 38 millones de hectáreas, lo cual es aproximadamente el 0,26 % de la superficie terrestre (Bubb *et al.* 2004). Estos ecosistemas no se distribuyen de manera homogénea entre las diferentes regiones tropicales y subtropicales: Del área global donde potencialmente se podrían establecer, el 25,3 % corresponde a América, 15 % a África y 59,7 % a Asia. Dentro de los bosques tropicales, los bosques de niebla únicamente comprenden el 2,5 % de la superficie total. En México, para el año de 2002, la Comisión Nacional Forestal estimó que la cobertura de estos ecosistemas alcanzaba una superficie total de 1 700 000 ha (CONAFOR 2009) de las cuales aproximadamente el 50 % correspondía a vegetación primaria, sin embargo, esta cifra similar a la estimada por Rzedowski (1996), podría ser bastante optimista para la cobertura actual, considerando la elevada tasa de deforestación a que están sujetos estos ecosistemas.

¹ El término de bosque mesófilo de montaña ha sido empleado en México por instancias académicas y gubernamentales para definir a una amplia variedad de bosques montanos de niebla y para efecto de este estudio se han tomado ambas definiciones como equivalentes.

Dentro del territorio mexicano, el BMM se distribuye tanto en la vertiente del Golfo de México, como en la del Pacífico y en el Eje Volcánico Transversal (figura 1). En la Sierra Madre Oriental comienza en el suroeste de Tamaulipas prolongándose por las laderas de barlovento hasta el centro de Veracruz (incluyendo reductos aislados en los estados de San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo y Puebla) y de ahí hasta las sierras del norte y noroeste de Oaxaca y Chiapas. En la vertiente del Pacífico su distribución es más esporádica tanto a lo largo de la Sierra Madre del Sur, como en la Sierra Madre Occidental, hasta Sinaloa y Durango (Rzedowski 1996).

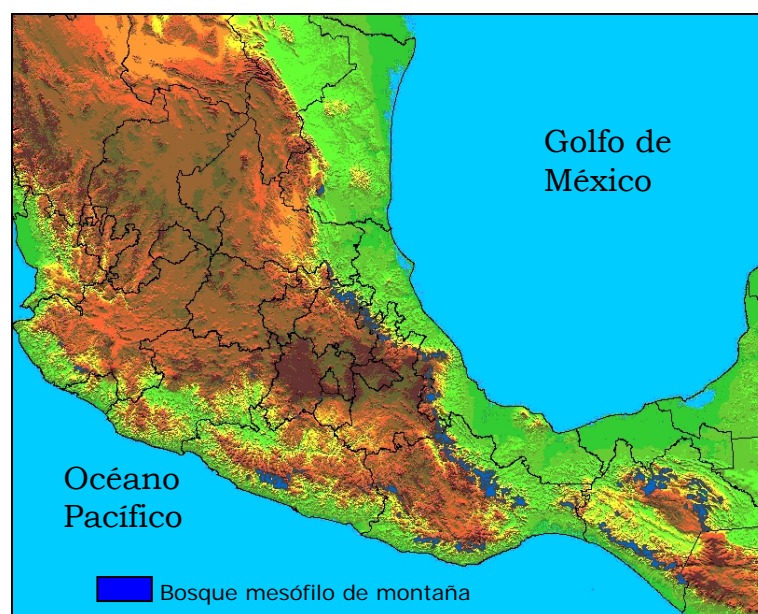


Figura 1. Distribución del bosque mesófilo de montaña en México ²

2. Composición florística del BMM

Por el intervalo de altitud en el que se establecen, los BMM mexicanos mantienen una fuerte interacción con ecosistemas tropicales y templados, siendo su composición florística resultado de la mezcla de especies de unos y otros, aunque claramente muestran una mayor afinidad tropical por la gran diversidad de hierbas, arbustos, lianas, palmas y particularmente epífitas que en ellos se desarrollan, además de contar con un gran número de especies arbóreas tropicales que integran el dosel y subdosel de estos bosques en ciertas regiones. De hecho, es una práctica común clasificarlos como ecosistemas tropicales

² Fuente: INEGI, 2008.

acuñando el término en habla inglesa de "*tropical mountain cloud forests*" (Hamilton *et al.* 1995), pero en el caso de México, existen controversias para considerarlos dentro de este límite por ser los más septentrionales de su tipo (Challenger 1998).

En el BMM en México, existen alrededor de 2,500 especies de plantas vasculares agrupadas en 650 géneros y 144 familias que lo habitan de manera exclusiva o preferente (Rzedowski 1991), lo que representa alrededor del 10 % de la riqueza florística calculada para todo el país, y siendo por tanto este tipo de vegetación mucho más diverso por unidad de superficie que cualquier otro en el territorio nacional.

La afinidad florística de estos bosques con los de otras partes del mundo (p.e. los del este de los Estados Unidos, el sudeste asiático, centro, Sudamérica y el Caribe) ha sido documentada por diversas investigaciones (Miranda y Sharp, 1950; Rzedowski y Palacios-Chávez 1977; Luna-Vega *et al.*, 1988), por lo cual se ha propuesto que su conformación parte de la integración de componentes florísticos de diferente procedencia (Rzedowski 1978, Puig 1989, Luna *et al.* 1989) siendo estos: 1) origen neártico, particularmente representados por los árboles del dosel y que constituyen aproximadamente el 4 % del total de géneros (Miranda y Sharp 1950), 2) neotropical, representado por los demás árboles del dosel, casi todas las epifitas y la mayoría de los árboles, arbustos y herbáceas del sotobosque (Rzedowski 1978, 1991; Gentry 1982) que en conjunto comprenden el 46 % del total de géneros (aproximadamente 295) (Rzedowski 1996); 3) alrededor del 4 % de los géneros refleja antiguas conexiones con los bosques asiáticos como por ejemplo *Bocconia*, *Clethra*, *Gaultheria*, *Hedyosmum*, *Nectandra*, *Phoebe*, *Styrax* y *Turpinia* (Rzedowski 1996, Luna *et al.* 1988); y, 4) finalmente y como reflejo de la evolución *in situ* de la vegetación, 2 % de ella (14 géneros) corresponden a especies endémicas (Rzedowski 1996).

Entre las angiospermas, las familias de plantas mejor representadas en el BMN son las Orchidaceae (83 géneros), Asteraceae (34), Rubiaceae (29), Fabaceae (21), Gesneriaceae (17), Melastomataceae (13), Solanaceae (13),

Scrophulariaceae (13), Euphorbiaceae (12) y Ericaceae (11); otras familias de importante distribución son Araceae, Begoniaceae, Bromeliaceae, Lauraceae, Myrsinaceae, Myrtaceae, Piperaceae y Urticaceae. Para las gimnospermas, las familias dominantes se dividen entre árboles del dosel (Pinaceae y Podocarpaceae) y las cícadas del estrato arbustivo. La diversidad de pteridofitas es superior que en otras zonas ecológicas y la familia más importante de helechos es la Polypodiaceae que cuenta con 47 géneros siendo un gran número de ellos endémicos para México (Rzedowski 1978, 1991, 1996).



Figura 2. Bosque de helechos arborescentes (*Cyathea spp.*), en la localidad de Santa Cruz Tepetotutla, Oax.

3. Estructura de los BMM mexicanos

Los estudios realizados en diferentes partes del mundo sobre la conformación estructural de estos ecosistemas, dan cuenta de ambientes con un estrato arbóreo sumamente denso y de menor estatura con respecto a otros sistemas forestales de montaña. En ellos, predominan árboles típicamente achaparrados y retorcidos cuyos troncos se ramifican desde muy abajo y están dotados de hojas pequeñas endurecidas (Stadtmuller 1987). Este patrón es más evidente en áreas donde la humedad atmosférica es persistentemente elevada y diversas especies de epifitas pueden alcanzar densidades superiores a las de las selvas húmedas, en tanto que los helechos arborescentes y las cícadas ocupan un nicho ecológico similar al que tienen las palmas de la selva húmeda; no obstante, conforme

aumenta la latitud se observa una tendencia hacia el predominio de elementos boreales, debido a que las temperaturas bajas y la menor radiación solar no limitan su crecimiento (Challenger 1998).

En los BMM mexicanos, la estructura de la vegetación está conformada en su estrato superior por árboles como *Quercus* spp., *Magnolia* spp., *Cornus* spp., *Dendropanax* spp., *Pinus* spp., *Nectandra* spp., *Persea* spp., *Liquidambar microphylla* Oerst., *Clethra pringlei*, *Fagus mexicana* Martínez, etc. (Rzedowski 1978, Long y Heath 1991, Puig 1993). La mayor parte de estas especies son más afines a climas templados, tienen troncos rectos, por lo general miden entre 15 y 35 m de altura y su diámetro promedio es de 30 a 50 cm, aunque algunos individuos pueden sobrepasar los 2 m de DAP (Rzedowski 1978, Williams-Linera 1991).

Bajo el dosel superior, queda conformado un segundo estrato arbóreo, de mayor afinidad tropical con alturas de 12 a 18 m con especies de: *Oreopanax* sp., *Styrax* sp., *Clethra* sp., *Alnus acuminata* Kunth, *Crataegus pubescens*, *Podocarpus reichei* Buch et Gray, *Persea* spp., *Inga* sp., *Ternstroemia* sp., etc. Así como individuos juveniles del estrato superior y helechos arborescentes (p.e. *Cyathea* spp., *Sphaeropteris* spp. y *Alsophila salvinii* Hooker) (Rzedowski 1978, Cuevas-Guzmán 1988, Puig 1993). Por debajo del subdosel, generalmente se forma un estrato arbustivo (escasamente representado en bosques primarios) con una altura entre 8 y 12 m compuesto por especies de los géneros: *Chamaedorea*, *Heliconia*, y *Rapanea*, así como un gran número de arbustos y árboles pequeños de las familias Melastomataceae y Malvaceae junto con individuos juveniles de los estratos superiores (Rzedowski 1978; Long y Heath 1991; Cuevas-Guzmán 1988; Puig 1989).

En algunos de estos ecosistemas que presentan cierto grado de perturbación, es posible encontrar un estrato herbáceo al cual pertenecen especies de los géneros *Begonia* sp., *Chamaedorea* sp., *Phytolacca rugosa* Braun, *Hyptis* sp., *Salvia* spp., *Euphorbia* sp., *Peperomia* sp., entre otras (Rzedowski 1978; Long y Heath 1991; Cuevas-Guzmán 1988; Puig 1989). Debido a la intensa sombra y elevada humedad que prevalecen en el sotobosque, abundan las pteridofitas

cuyos géneros más representativos son: *Asplenium*, *Polypodium*, *Adiantum*, *Polystichum*, *Pteridium* y *Pteris*. En bosques situados en elevaciones bajas a medianas, donde las temperaturas son más elevadas destaca la presencia de individuos de la familia Cycadaceae. (Long y Heath 1991; Cuevas-Guzmán 1988; Puig 1989).

Una característica que identifica ampliamente a estos ecosistemas es la abundancia de epifitas, muchas de las cuales se integran con los musgos para formar gruesas capas sobre troncos, ramas y hojas de árboles y arbustos (Williams-Linera 1991), con líquenes y helechos. Entre las epifitas superiores destacan las orquídeas y bromeliáceas y varias especies del género *Peperomia* (Rzedowski 1978; Long y Heath 1991; Cuevas-Guzmán 1988; Puig 1989).



Figura 3. Árbol del subdosel con un gran número de epifitas en su corteza. Santa Cruz Tepetotutla, Oax.

4. Medio físico

Los estudios sobre el medio físico en los BMM de diferentes partes del mundo han documentado una amplia gama de condiciones bioclimáticas, geológicas y edáficas entre las diferentes localidades, pero también al interior de las mismas,

estas últimas se manifiestan por el amplio intervalo altitudinal en el que se establecen (Whitmore 1984, Kapelle y Zamora 1995, Lieberman *et al.* 1996). Tales variaciones inciden de manera directa e indirecta sobre la estructura y función de estos bosques y entre las más notables se pueden citar las siguientes:

4.1 Precipitación abundante y humedad atmosférica

Con una abundante precipitación anual (1 000 a > 8000 mm) y su carácter poco estacional en la mayoría de los casos, los BMM se sitúan de acuerdo a Holdridge (1967) dentro de las zonas de vida con mayor humedad. Este carácter está acentuado por la espesa niebla que cubre a estos bosques propiciando una saturación en el ambiente que se incrementa hasta determinados rangos de altitud. Estos cambios influyen de manera importante sobre los procesos fisiológicos en las plantas (Grubb 1977, Tanner y Kapos 1992, Bruijnzeel *et al.* 1993., Kapelle 1996, Velázquez-Rosas *et al.* 2002) y en los patrones de distribución de algunas especies (Werner 1995, Vázquez-García 1995).

4.2 Cambios de temperatura y luminosidad

Las variaciones de temperatura e incidencia solar no solo están dadas por la posición geográfica (latitud), sino por factores propios del ecosistema como su posición altitudinal, grado de exposición y cobertura de dosel. Whitmore (1984), Jones (1992) y Cavelier (1996), han reportado que para estos ecosistemas montanos, la temperatura puede disminuir en un tasa de 0.5 a 1°C por cada 100 m de elevación, dependiendo de la época del año, hora del día y contenido de vapor de agua en la atmósfera. Adicionalmente la incidencia de nubosidad en determinadas zonas a lo largo del gradiente altitudinal, reduce considerablemente los niveles de radiación (Whitmore 1984, Cavelier y Mejía 1990).



Figura 4. La amplia cobertura de dosel en estos bosques limita la difusión de la luz hacia los estratos inferiores

4.3 Producción de compuestos polifenólicos

Bruijnzeel y Veneklaas (1998) han reportado de manera consistente la producción de estas sustancias por parte de las plantas como un mecanismo para absorber y contrarrestar el efecto de la luz UV en las partes más altas de estos sistemas. Tales estudios indican que cuando las hojas frescas caen al mantillo presentan altas concentraciones de polifenoles teniendo entre otros efectos, una reducción de la velocidad de descomposición de la MOS proveniente de estos bosques en comparación con otros de altitudes similares (Bruijnzeel y Proctor 1995, Hafkenschheid 2000). Otros impactos de los polifenoles además de la disminución de las tasas de descomposición (Kuiters 1990) son la reducción del impacto de la toxicidad del aluminio (Northup et al. 1995) y las bajas concentraciones de nitrógeno en el suelo (Hafkenseheid 2000).

4.4 Condiciones edáficas.

Quizá uno de los recursos menos comprendidos en estos ecosistemas, es el suelo; la alta precipitación a lo largo de todo el año predispone que la mayoría de

los suelos en que se sitúa este tipo de vegetación prevalezcan condiciones hidromórficas, acidez extrema ($\text{pH} < 5$) y baja fertilidad (Bruijnzeel y Veneklaas 1998, Roman y Scatena 2008), en tal sentido, el fuerte lavado y pérdida de cationes de que son objeto muchos de estos suelos, ocasiona que el flujo principal de nutrientes vaya del compartimiento de las plantas al de los residuos vegetales y por medio de la actividad microbiana, se integra a la materia orgánica del suelo (MOS), siendo ésta la encargada principal de proveer de nutrientes a las plantas después de su descomposición. A diferencia de zonas templadas donde la edafogénesis permite la formación de arcillas con mayor capacidad de retención de nutrientes en forma iónica, en muchos de estos bosques húmedos e hiperhúmedos, estos minerales secundarios no existen o se presentan en formas con baja capacidad de intercambio en su superficie, lo que explica en gran parte su escasa disponibilidad para retener nutrientes. En consecuencia, en la mayoría de las regiones húmedas e hiperhúmedas con suelos fuertemente lixiviados y desbasificados, los nutrientes no se encuentran principalmente asociados a las arcillas minerales, sino a la materia orgánica del suelo (Montagnini y Jordan 2002). Otros investigadores indican que la disponibilidad de nutrientes también puede verse afectada por las altas concentraciones de aluminio, hierro y manganeso (Bruinjeel y Proctor 1995).



Figura 5. Corte de suelo de un BMN mostrando un horizonte eluvial profundo. Localidad La Esperanza, Oax.

5. Servicios ambientales y cambio climático

Aún considerando su escasa cobertura dentro del territorio mexicano (Rzedowski 1978), el estudio de los BMM no solo es importante por su alta biodiversidad en flora y fauna, como se ha resaltado previamente, sino también desde un punto de vista antropocéntrico, por los múltiples productos y servicios ambientales que genera a nivel local y regional y también por su papel dentro del contexto del ciclo global del carbono ya sea como emisor o receptor de este elemento.

Por su ubicación en las laderas montañosas expuestas a precipitaciones muy elevadas (entre 1500 y 6000 mm anuales), uno de los servicios ambientales más importantes que presta el BMM es la captación de agua de lluvia y de la humedad ambiental (nubes y neblina) aún durante la época menos húmeda del año, con lo cual proveen de un aporte de agua importante a la red hidrológica local y regional. Bajo condiciones de alta humedad, la cantidad de agua que es directamente interceptada por la vegetación puede ser del 15 al 60 % del agua de lluvia (Bruijnzeel y Hamilton 2001), Bruijnzeel 2002).

Considerando que el suelo es el principal reservorio de semillas y nutrientes y hábitat de innumerables especies vegetales y animales, y valorando el hecho de que la mayoría de los BMM se ubican en laderas de fuerte pendiente, la erosión del suelo puede llegar a representar un problema sumamente grave cuando es despojado de la cobertura vegetal, ya que la recuperación del sistema mediante procesos sucesionales tiende a ser extremadamente lenta. Sin embargo, esta condición puede verse atenuada cuando la intensidad de las precipitaciones es moderada y la capacidad de infiltración del suelo es alta (COLPOS 2003). La deforestación del BMM puede traer serias repercusiones sobre las actividades y asentamientos humanos a través de la sedimentación de los ríos y disminución de su caudal en temporada de secas, el asolvamiento de presas y las posibilidades de inundación en temporada de lluvias (Challenger 1998).

Desde la perspectiva del cambio climático global, la acelerada destrucción de estos ecosistemas pone en el centro de debate la necesidad de entender la magnitud con que participan en la emisión de gases de efecto invernadero a la

atmósfera, y a la vez, surge la necesidad de determinar su papel como potenciales sumideros de carbono que contribuyan a mitigar este fenómeno de consecuencias globales. Para cubrir estas metas, uno de los objetivos planteados por el Grupo Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC 2001), es la intensificación del estudio del ciclo de carbono tanto en su parte estática (almacenes) como dinámica (flujos). Al respecto los estudios sobre el tema para los bosques nublados aun son escasos.

La cuantificación de C en sus diferentes almacenes aéreos y subterráneos para los ecosistemas terrestres reviste cierta complejidad. Si bien las estimaciones del contenido de C en la biomasa arbórea se han perfeccionado debido al surgimiento de herramientas metodológicas a partir de modelos alométricos o instrumentos de percepción remota (Brown y Lugo 1992, Chave *et al.* 2004), el hecho es que dada la heterogeneidad florística, estructural y climática de estos sistemas forestales, resulta poco efectivo realizar extrapolaciones de información generada a partir de estudios puntuales, basta resaltar el hecho de que en una hectárea de BMN, es posible encontrar un número muy elevado de especies leñosas, muchas de ellas con un patrón de crecimiento que se modifica de acuerdo a las condiciones bioclimáticas y edáficas imperantes (Tanner 1980, Segura y Kanninen 2005).

Las raíces pueden representar entre el 10 y 40 % de la biomasa total (Jackson *et al.* 1996, Cairns *et al.* 1997) y es quizá, el almacén mas complejo de evaluar, debido a la alta variabilidad con que se desarrolla el sistema radicular de las plantas aunado al elevado costo e inversión de tiempo requerido para cuantificarlas, esto ha ocasionado que pocos estudios realicen esta tarea de manera eficiente, recurriendo en muchos casos al uso de información de la literatura para tipos de vegetación similar (Cairns *et al.* 1997, Mac Dickens 1997).

El suelo representa el principal almacén de C en la mayoría de los ecosistemas terrestres y en los bosques nublados no es la excepción: En estos bosques, las condiciones de alta humedad durante la mayor parte del año no favorecen la descomposición de la MOS por lo que tiende a acumularse de

manera relativamente rápida. Debido a ello, aún cuando un BMM llega a su madurez tras haber alcanzado el equilibrio entre el crecimiento de biomasa nueva y la muerte de biomasa vieja, la acumulación de C debería seguir siendo considerable, aunque para corroborar tal aseveración es necesario realizar más estudios comparativos (Grubb 1977, Challenger 1998).

El manejo del concepto de gradiente altitudinal para estudiar los efectos de las fluctuaciones climáticas y edáficas sobre los procesos biogeoquímicos en bosques tropicales ha sido empleado en diversas investigaciones (Townsend y Vitousek 1995, McGroddy y Silver 2000), que señalan que la elevación por sí misma no es un componente ecológico de peso con relación a la dinámica del carbono y otros nutrientes, pero que es un factor integrador de los cambios de temperatura y precipitación. Silver (1998), reportó que la degradación de hojarasca generalmente decrece a medida que aumenta la altitud, pero no está directamente correlacionada con la temperatura y/o la precipitación dentro de los estudios consultados. En síntesis, es probable que el almacenamiento de C y su flujo a lo largo del gradiente altitudinal sean controlados por una compleja interacción de condiciones climáticas y edáficas.

6. Referencias

- Bockor I. 1979. Analyse von Baumartenzusammensetzung und Bestandsstrukturen eines andinen Wolkenwaldes in Westvenezuela als Grundlage zur Waldtypengliederung. Dissertation Universität Göttingen pp. 138.
- Boyle B.L. 1996. Changes on altitudinal gradients in neotropical montane forests. Tesis de doctorado. Washington University. St. Louis Missouri.
- Bubb P., I. May, L. Miles, J. Sayer. 2004. The cloud forest agenda report. UNEP World conservation monitoring centre. United Kingdom.
- Brown S. y A.E. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global cycle. *Biotropica*. 14:161-187.
- Bruijnzeel L.A., M.J. Waterloo,, J. Proctor, A.T. Kuiters y B. Kotterink. 1993. Hydrological observations in montane rain forests on Gunung Silam, Sabah

- Malaysia, with special reference to the "Massenerhebung" effect. *Journal of Ecology*. 81: 145-167.
- Bruijnzeel L.A. y J. Proctor. 1995. Hydrology and Biogeochemistry of tropical montane cloud forests: What do we really know? En: L.S. Hamilton, J.O. Juvik y F.N. Scatena (Eds.). Tropical montane cloud forests. Ecological Studies 110. Springer-Verlag. Nueva York. pp. 38-78.
- Bruijnzeel L.A. y E. J. Veneklaas. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: The fog has not lifted yet. *Ecology*. 79: 3-9
- Bruijnzeel L.A. 2002. Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. In: J.S. Gladwell (Editor). Proceedings of the Second International Colloquium on Hydrology of the Humid Tropics. CATHALAC, Panama City, Panama.
- Bruijnzeel L.A., L.S. Hamilton. 2001. Tiempo decisivo para las selvas de neblina. IHP Programa trópicos húmedos serie No. 13. UNESCO .41p.
- Cairns M.A., S. Brown, E.H. Helmer, G.A. Baumgardner. 1997. Root biomass allocation in the world's Upland forests. *Oecología*. 111: 1-11
- Cavelier J. and C.A. Mejía. 1990. Climatic factors and tree stature in the elfin cloud forest of Serrania de Macuira, Colombia. *Agricultural and Forest Meteorology*. 53: 105-123.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Biología, UNAM. Agrupación Sierra Madre A.C. p. 846.
- Chave J., R. Condit, S. Aguilar, A. Hernández, S. Lao y R. Pérez. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Phil. Trans Royal Society of London*. 359: 409-420
- Cuevas-Guzmán R. 1988. El bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jal. México. Notas sobre la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán 11. Laboratorio natural Las Joyas. Universidad de Guadalajara.
- Gentry A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 69: 557-593.

- Grubb P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 8: 83-107.
- Hafkenscheid R.L.L.J. 2000. Hidrology and biogeochemistry of montane rain forests of contrasting stature in the Blue Mountains of Jamaica. Ph D thesis. Vrije Universiteit. Amsteddham.
- Hamilton L.S., J.O. Juvik y F.N. Scatena (Eds.).1995. Tropical montane cloud forests. Serie. Ecological Studies. Num. 110. Springer-Verlag. New York.
- Holdridge L.R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.
- IPCC. 2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Panel Intergubernamental panel for Climatic Change. Summary for policymakers. Cambridge University Press. United Kingdom pp. 20
- IPCC.2007. Cambio climático 2007: informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental sobre el Cambio Climático (Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación). IPCC. Ginebra, Suiza, 104 pp.
- Jackson R.B, J. Canadell, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, O.E. Sala, E.D. Schulze. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389-411.
- Kappelle M. 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: Biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo. Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica y Universidad de Amsterdam. Wageningen.
- Kappelle M., N. Zamora. 1995. Changes in Woody species richness along an altitudinal gradients in Talamanca montane *Quercus* forests, Costa Rica. En: Biodiversity and conservation of neotropical montane forests (eds. Chirchill S.P., H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn). Pp. 135-148. The New York Botanical Garden Pres. New York.
- Lieberman D. , M. Lieberman, R. Peralta y G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 84: 137-152.

- Long A., M. Heath. 1991. Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México: A preliminary floristic inventory and the plants communities of polygon 1. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*. 62: 133-172.
- Luna-Vega I., L. Almeida, L. Villers y L. Lorenzo. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 48: 35-63.
- Luna-Vega I., L. Almeida-Leñero y J. Llorente-Bousquets. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilán. Estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*. 59: 63-87.
- MacDicken K.G. 1997. A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects. Winrock International Institute for Agricultural Development. pp. 87.
- McGroddy M., W.L. Silver. 2000. Variations in belowground carbon storage and soil CO₂ flux rates along a wet tropical climate gradient. *Biotropica*. 32: 614-624.
- Meave J.A., A. Rincón y M.A. Romero-Romero. 2006. Oak forests of the hyper-humid region of La Chinantla, Northern Oaxaca range, México. *Ecological studies*. M. Kappelle (Ed.) Ecology and conservation of neotropical montane oak forests.. Springer-Verlag. Berlin. 185: 113-125.
- Miranda F., A.J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern México. *Ecology*. 31: 313-333.
- Montagnini F. y C.F. Jordan. 2002. Reciclaje de nutrientes. En: *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (M.R. Guariguata y G. H. Kattan Eds.). Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica.
- Northup R.R., R.A. Dahlgren, and Z. Yu. 1995. Intraspecific variation of conifer phenolic concentration on a marine terrace soil acidity gradient: a new interpretation. *Plant and Soil*. 171: 255-262
- Ortega E. F. y G. Castillo C. 1996. El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias*. 43: 72-79
- Puig H. 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías. *Biotam*. 1: 34-53.

- Puig H. 1993. Árboles y arbustos del bosque mesófilo de montaña de la reserva El Cielo, Tamaulipas, México. Rev. Del Instituto de Ecología, Xalapa.
- Rincón A. 2007. Estructura y composición florística de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Ruiz-Jiménez C.A., J. Meave y J.L. Jiménez-Contreras. 2000. El bosque mesófilo de la región de Puerto Soledad (Oaxaca), México: análisis estructural. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 65: 23-37.
- Roman L.A., F.N. Scatena. 2008. Tropical montane cloud forest soils: an overview, in Juvik, J. et al. Synthesis Volume of the 2nd International Symposium on Tropical montane cloud forests.
- Rzedowski J. y R. Palacios Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México)- una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 36: 93-127.
- Rzedowski J. 1978. La vegetación de México. Limusa. México.
- Rzedowski J. 1991. Análisis preliminar de la flora vascular del bosque mesófilo de montaña en México. *Macpalxóchitl*. 24: 14-15.
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña en México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 25-44.
- Stadtmuller T. 1987. Los bosques nublados en el trópico húmedo, una revisión bibliográfica. Universidad de las Naciones Unidas. Ginebra, Suiza.
- Segura M. y M. Kanninen. 2005. Allometric models for tree volumen and total aboveground biomass in a tropical humid forest in Costa Rica. *Biotrópica* 37: 2-8.
- Silver W.L. 1998. The potential effects of elevated CO₂ and climate change on tropical forest soils and biogeochemical cycling. *Climate Change* 39: 337-361.
- Tanner E.V.J. 1980. Studies of the biomass and productivity in a series of montane rain forests in Jamaica. *Journal of Ecology* 58: 573-588.
- Tanner E.V.J., V. Kapos, and W. Franco. 1992. Nitrogen and phosphorus fertilization effectsd on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* 73: 78-86.

- Vázquez G. J.A. 1995. Cloud forest archipiélagos: preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. Tropical montane cloud forests. In: Hamilton L.S., J.O. Juvik y F.N. Scatena (Eds.). Ecological Studies. 110: 315-332. Springer-Verlag. New York.
- Werner W.L. 1995. Biogeography and ecology of the upper montane rain forest of Sri Lanka. (Ceylan). In: Hamilton L.S., J.O. Juvik and F.N. Scatena (Eds). Tropical montane cloud forests. Ecological Studies. pp. 224-230. Springer-Verlag. New York
- Velázquez-Rosas N., J. Meave y S. Vázquez-Santana. 2002. Elevational variation of leaf traits in montane rain forests tree species at La Chinantla, Southern México. *Biotrópica*. 34: 534-546.
- Williams-Linera G. 1991. Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo", Chiapas. *Acta Botánica Mexicana*. 13: 1-7.
- Whitmore T.C. 1984. Tropical rain forests of the Far East. 2a ed. Clarendon Press. Oxford.

CAPÍTULO 2 Soil altitudinal sequence on base -poor parent material in a montane cloud forest in Sierra Juárez, Southern Mexico³

G. Alvarez Arteaga⁴, N.E. García Calderón¹, P.V. Krasilnikov^{1,2*}, S.N. Sedov³, V.O. Targulian^{4,5}, and N. Velázquez Rosas⁶

¹Lab. Edafología Nicolás Aguilera, Dep. Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 04510

²Institute of Biology, Karelian Research Center RAS, 185610, Petrozavodsk, Russia

³Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 04510

⁴Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, 119017

⁵Moscow State (Lomonosov) University, Moscow, Russia, 117449

⁶Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 04510

Abstract

The montane cloud forests (MCF) soils are still insufficiently studied. A number of researchers report Podzols to be the main soil group for MCF ecosystems; however, a great deal of contradictory data exists. We studied an altitudinal sequence of soils formed on ferrous chlorite shale under natural MCF vegetation in Sierra Juárez, Southern Mexico, from 1500 to 2500 m asl. The soils of the upper part of the toposequence were Follic Stagnic Podzols, with inclusions of Follic Stagnosols in local depressions, while the soils of the lower part of the toposequence were Follic Cambisols (Dystric). All the soils in the toposequence were extremely acid, and had thick organic surface horizon. Mineral horizons of all soils were poor both in exchangeable and total reserves of bases; the bases were concentrated mainly in organic topsoil. With decreasing altitude both the thickness of albic horizons, the depth of the maximum acid oxalate-extractable Fe and Al concentrations, and the difference in clay content between the eluvial and illuvial horizons decreased. In the upper part of the toposequence the

³ Publicado como: G. Álvarez Arteaga, N.E. García Calderón, P.V. Krasilnikov, S.N. Sedov, V.O. Targulian, N. Velázquez Rosas. 2008. Soil altitudinal sequence on base-poor parent material in a montane cloud forest in Sierra Juárez, Southern México. *Geoderma* 144: 593-612.

composition of soil clays was similar to that of parent material (chlorite and mica), with some mixed-layered 2:1 minerals. However, gibbsite and kaolinite were also present in the soils of the other site within the same upper MCF belt. The phenomenon was ascribed to parent material heterogeneity. In the medium and lower parts of the toposequence gibbsite and kaolinite were the dominant minerals. We consider that the main pedogenic processes in the study area are raw humus accumulation, weathering *in situ*, podzolization, and iron reduction due to water stagnation in mineral topsoil. The intensity of weathering decreases, while the extent of water stagnation increases with altitude. To a great extent the genesis and altitudinal distribution of the soils in the MCF depends on parent material.

Keywords: Podzols; montane cloud forests; altitudinal gradient; mica-chlorite shale; intense acid weathering

Resumen

Los suelos de los bosques montanos de niebla (BMN) han sido insuficientemente estudiados. Diferentes investigadores reportan a los Podzoles como el principal grupo de suelos presente en estos ecosistemas montanos. En este trabajo estudiamos una secuencia altitudinal de suelos formados a partir de esquistos de clorita bajo la cobertura de vegetación natural de BMN en la Sierra Juárez, sur de México, entre los 1500 y 2500 msnm. Los suelos de la parte superior de la toposecuencia fueron Podzoles estágnico fólicos, con inclusiones de Estagnosoles fólicos en depresiones locales, mientras que los suelos de la parte inferior de la toposecuencia correspondieron a Cambisoles fólicos (Dístricos). Todos los suelos de la toposecuencia resultaron extremadamente ácidos y con un horizonte orgánico superficial profundo. Los horizontes minerales de todos los suelos fueron pobres tanto en bases intercambiables como en bases totales. Las bases se concentraron principalmente en la capa orgánica superficial. Con el decremento de altitud también disminuyó el espesor del horizonte álbico, la profundidad de las concentraciones máximas de Fe y Al extraídos con oxalato, así como las diferencias en el contenido de arcilla entre los horizontes eluvial e iluvial. En la parte superior de la toposecuencia, la composición de las arcillas fue similar a la del material parental (clorita y mica) con algunas incrustaciones de minerales 2:1. No obstante, también estuvieron presentes gibbsitas y caolinitas en otros suelos dentro del mismo intervalo altitudinal. El fenómeno fue atribuido a la heterogeneidad del material parental. En la parte media y baja de la toposecuencia la gibbsita y caolinita fueron los minerales dominantes. Consideramos que los principales procesos pedogenéticos dentro del área de estudio son la acumulación de materia orgánica poco descompuesta, intemperismo in situ, podzolización y reducción de hierro debido a los procesos estágnicos en los horizontes minerales superiores. La intensidad del intemperismo decrece, mientras que la extensión de la estagnización se incrementa con la altitud. En gran medida, la génesis y distribución altitudinal de los suelos en el BMN depende del material parental.

Palabras clave: Podzoles, bosques montanos de niebla, gradiente altitudinal, esquistos de mica-clorita, intemperismo ácido intenso.

1. Introduction

The ecosystems of montane cloud forests (MCF) are recognized for their high biodiversity. They are believed to be the second pool of vegetation species after tropical rain forests (Webster, 1995). MCF are widespread in tropical mountains throughout the world, occupying altitudinal belts from less than 1000 m asl to almost 3000 m asl, depending on the latitude and regional environmental conditions. The climate of these ecosystems is unique: the mean annual temperatures are low, thus being similar to those of temperate zone, but the temperature dynamics is similar to that of the tropics. Also, these ecosystems are known to receive high amounts of precipitations, both as rains and as mist, permanently present at these elevations. The vegetation is diverse, with almost no dominant tree species. A characteristic feature of MCF is the presence of numerous epiphytic plants: mosses and lichens in the high mountainous belt, and vascular plants in the low mountains. According to the species composition and ecological structure of the forest community MCF are tentatively divided into upper and lower altitudinal belts (Webster, 1995).

Until now our knowledge about the soils of MCF is fragmental, and even the dominant soil group for MCF is unknown. Though nowadays we do not follow an old hypothesis that every forest type should have the only corresponding "soil type" (Morozov, 1931), there is a general belief that forest regulates biogeochemical cycles in soil, and, thus, determines the formation of a certain range of soils with similar properties (Wilde, 1946; Pritchett, 1979). This range of soils and their properties for MCF ecosystems remains to a great extent unclear.

A variety of soils were reported for MCF ecosystems throughout the world, and a common conclusion over these soils was that their physicochemical properties and classification units varied greatly, thus making difficult any generalizations (Bruijnzeel and Proctor, 1995). The objectives of the present study were to describe the morphological, chemical, and mineralogical changes of these soils occurring along an altitudinal gradient in a MCF ecosystem of Sierra Juárez, Mexico, to relate our data with existing reports on soils of such ecosystems, and also to propose a general scheme for soil formation in these pedoenvironments.

2. Materials and Methods

2.1. Study area

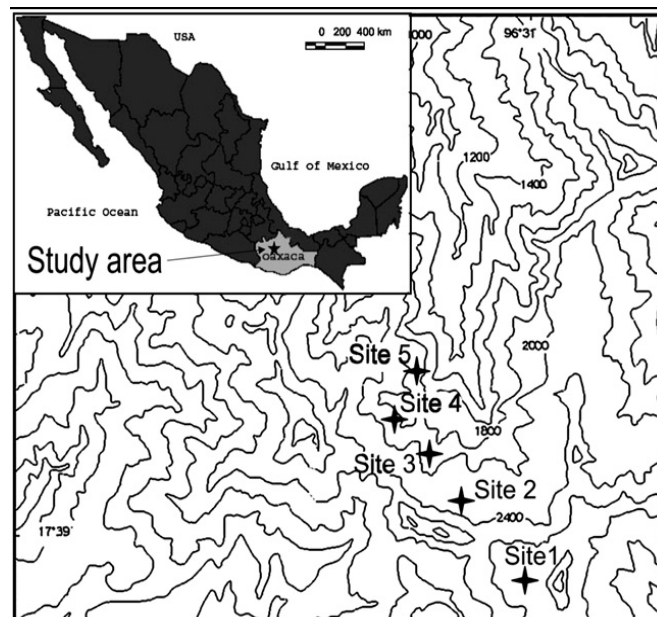


Figure 1. Study area

The study was conducted in Chinantla mountainous zone at the Atlantic slope of Sierra Juárez, Tuxtepec district, Oaxaca state (Fig. 1). The study area belongs to the physiographic region Sierra Madre del Sur, situated in Southern Mexico. This mountainous system was formed by a tectonic uplift in Miocene; minor uplifts also occurred in Pliocene and even in Quaternary time (Centeno-García, 2004). The geological situation in the region is complex. The rocks of the particular study zone are mainly metamorphic, formed in upper Permian – lower Triassic periods. They consist of chlorite and mica shales, with minor inclusions of quartzite (Carfantan, 1986). This zone is characterized by rugged topography with slopes ranging between 10 and 50°. The climate of the area is classified as hyper-humid, transitional temperate one, with no less than 50 mm precipitation in the driest month, according to the classification of Köppen, modified by E. García (García, 1973). Mean annual total precipitation is ca. 5800 mm and mean annual temperature is 16.5°C; monthly temperature oscillation is <5°C (Rzedowski and Palacios-Chávez, 1977). The vegetation varies with elevation; at the altitudes approximately from 1100 to 2500 m above sea level (asl) there is “bosque mesófilo de montaña” – montane cloud forest (Flores and Manzanero, 1999).

Little is known about the soils of the region. Recent review (Alfaro Sánchez, 2004), based mainly on the analysis of soil maps of the scale 1:250,000, reported Acrisols (deeply weathered clayey soils) as a dominant group for the whole Tuxtepec district. The data do not seem very reliable: deeply weathered soils are uncommon in Mexican steeplands due to tectonic activity and associated erosion (Krasilnikov et al., 2005; García Calderón et al., 2006). The soils of the particular study area were described briefly in a PAIR⁵ internal report (van der Wal, 1996). According to the presented data, the soils at the altitudes of more than 1600 m asl were mainly Podzols, while at the altitudes 1400–1600 m asl there were transitional “podzolic” soils. It was mentioned that the soils were shallow, with a high content of organic matter, N, and P. A detailed study of several soil profiles under disturbed vegetation in the nearby area was done recently (Bautista-Cruz and del Castillo 2005; Bautista-Cruz *et al.* 2005). The soils reported in these papers were classified as Humic and Typic Dystrudepts (= Umbrisols or Cambisols, Dystric), and were acid, rich in organic C and N, and had low levels of available P and exchangeable bases.

Our study was conducted in the surroundings of Santa Cruz Tepetotutla (Fig. 1), a small indigenous community located in the catchment of Perfume river in the northern range of Oaxaca state (17°38'–17°40' N, and 96°32'–96°33' W). Vegetation along the gradient consists of a mosaic of forest communities displaying an overall elevational distribution, generally dictated by altitude. They were classified as premontane and montane forests (Romero-Romero et al., 2000); above the 1100 m contour, the conservation status is good.

2.2. Sites selection

The soils were studied at five sites at the elevations of about 2500, 2400, 2050, 1950, and 1500 m asl. The upper limit was coincident with the highest point of the catchment of Perfume river, and the lower limit corresponded to an evident change in plant community, and, in particular, to the lower boundary of undisturbed MSF ecosystems: also, at the elevations less than 1500 m asl there were mainly agricultural fields and secondary forests. We used ecological criteria

⁵ PAIR (Programa de Aprovechamiento Integral de los Recursos Naturales) – Program for Integral Use of Natural Resources of Mexico

for altitudes selection: the highest two sites were within the upland MCF belt. Sites 3, 4, and 5 were within the low MCF belt at 2050, 1950, and 1500 m asl, respectively. The difference between these two belts is in the composition of tree and herb species: the lower belt has many tropical species. Lichens and mosses represent the epiphytes in the upland MCF, in contrast to the lower MCF belt, where *Orchidea* and *Bromelia* species are widespread (Webster, 1995). The lower MCF belt is not uniform: its upper part has features similar to upper MCF belt, while its lower part is a transition to mountainous tropical rain forest.

The particular sites were selected in representative areas with practically undisturbed natural vegetation and minor evidences of slope processes. The coordinates of the soil profiles were fixed using a geopositioning system, and the elevations – using an altimeter, according to the recommendations of Schoeneberger et al. (2002). At each site air temperatures were recorded daily during the year 2004 with HOBO H8 Temperature Data Logger (ONSET Computer, MA, USA).

2.3. Methods

Morphological description of soils was done according to Schoeneberger et al. (2002); colours were identified using Munsell Soil Color Charts (2000), and in the laboratory the description was completed with mesomorphological study of undisturbed samples. Thin sections were obtained from the horizons, where the micromorphological observations seemed to be potentially informative, and were studied under a petrographic microscope. Soils were classified according to the latest version World Reference Base (IUSS Working Group WRB, 2006). Samples for chemical analysis were collected from soil horizons, and analyzed according to the routine methods of soil chemical and physical analyses (van Reeuwijk, 2002). In each sample we determined: bulk density (in an undisturbed sample, obtained by volumetric cylinder), texture using the pipette method, pH with a glass electrode–calomel electrode pH meter method (H₂O and 1M KCl extraction with a soil:solution ratio 1:2.5 for mineral, and 1:25 for organic horizons), organic C by wet combustion, exchangeable bases by the NH₄Ac method, extractable acidity by BaCl₂-triethanolamine method. Base saturation was calculated, expressing the cation exchange capacity as a sum of exchangeable

bases and extractable acidity. Fe, Al and Si were extracted by acid oxalate buffer solutions, and Fe – also by sodium dithionite-citrate-bicarbonate (DCB) solution (van Reeuwijk, 2002). Total chemical composition of unweathered rocks, weathering rinds on rock surfaces from the bottom of soil pits, and soil fine earth was studied using standard chemical methods: the samples were milled in an agate mortar, separated into two subsamples, one of them was fused with Na_2CO_3 , and the other one leached with HF (Jackson, 1958). The elements concentrations were determined gravimetrically (Si, Ti), using atomic adsorption (Ca, Mg, Al, Fe), flame spectrometry (K, Na), and spectrofotometry (P). Clay fractions were separated, pre-treated and Mg-saturated using method by Dixon and White (1999). Apart from air-dried samples, we studied the samples heated to 550°C and saturated with glycerol. X-ray diffractograms were obtained on a diffractometer DRON-3 (produced by SIE "Burevestnik", St. Petersburg, Russia), Cu-K α radiation with graphite monochromer, 2θ 2-45°, U = 40 kV, I = 25 mA. For identification of kaolinite in the presence of chlorite some samples were treated with hot 10% HCl (Dixon and White, 1999): after this treatment chlorite should dissolve, while kaolinite should remain intact.

3. Results

3.1. Upland MCF soils

The group of upland soils included the profiles 1/2500 and 2/2500, situated at site 1, and 1/2400 and 2/2400, situated at site 2 (Fig. 1). The first site was situated at the altitude of about 2500 m asl. Mean annual temperature was 11.5°C, ranging from –2.0 to + 34.4°C. The arboreal vegetation was represented by 22 species; the most important ones were *Quercus ocoteifolia* Liebm., *Clethra galeottiana* Briq., *Persea chanissonis* Vel. Alt., *Ternstroemia oocarpa* (Rose) Melch., *Cleyera integrifolia* (Benth.) Choisy, and *Weinmannia tuerckheimii* Engl. The second site was situated at 2380 m asl; the mean annual temperature was 11.4°C, ranging from 0.7 to 27.1°C. The tree vegetation was represented by 36 species of trees; the most important ones were *Vaccinium consanguineum* Klotzsch, *Weinmannia tuerckheimii* Engl., *Viburnum acutifolium* Benth., *Symplocos vernicosa* L.O. Williams, and *Ternstroemia oocarpa* (Rose) Melch. All the trees at both sites carried lianas and epiphytic mosses and lichens. The mean

annual precipitation, estimated at the altitude 2500 m asl, was reported to be about 5800 mm (Rzedowski and Palacios-Chávez, 1977).

The parent rock morphologically was identified as quartz-mica-chlorite shale. Total chemical composition of the parent rock was similar at two upland sites, except of minor variation in Fe, K, and Na contents (Table 1). It showed exceptionally low content of total bases, especially of Ca and Na. Microscopic observations evidenced the presence of fine quartz grains, muscovite-type mica, and ferrous chlorite similar to chamosite. Taking into account the minerals present in the parent rock, we estimated the ratio of minerals on the basis of total chemical composition of the rock: mica content was about 20%, chlorite – 5%, and quartz – 75%.

Soil morphology was similar in both sites: at the surface there was a thick (6–27 cm) organic layer, followed by a bleached eluvial horizon (10-25 cm deep) followed by a series of illuvial brownish horizons. The summary of soil morphology is presented in Table 2. All the soils overlaid consolidated rock, except of the profile 1/2500, where a buried soil was found at the depth more than 150 cm.

Table 1. Total chemical analyses of the fine earth of the soils according to the altitudinal sequence "Santa Cruz"

Horizon	Depth, cm	SiO ₂	TiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	FeO	MnO	MgO	CaO	Na ₂ O	K ₂ O	P ₂ O ₅
%												
Profile 1/2500 Folic Stagnic Podzol												
E	10-25	95.67	0.57	1.52	1.07	0.07	0.01	0.21	0.01	0.06	0.81	0.01
Bsg	25-70	77.85	1.03	11.95	7.32	0.07	0.01	0.49	0.01	0.08	2.10	0.04
Bs	70-105	46.83	1.32	16.66	34.03	0.16	0.02	0.60	0.08	0.11	2.38	0.32
2BCb	105-150	64.99	1.47	14.64	17.86	0.92	0.12	2.63	0.01	0.08	1.21	0.54
3Ab	150-175	62.06	1.52	15.93	17.67	0.58	0.38	2.79	0.01	0.08	0.86	0.53
Profile 2/2500 Folic Stagnic Podzol												
E	10-20	91.10	0.87	4.83	1.68	0.07	0.01	0.31	0.14	0.07	0.87	0.04
Bsg	20-35	76.91	1.10	10.71	9.86	0.15	0.01	0.66	0.01	0.10	1.71	0.06
Bs	35-75	78.36	1.10	10.75	8.58	0.15	0.03	0.66	0.01	0.12	1.54	0.10
BC	75-110	75.04	1.06	12.46	9.34	0.30	0.06	0.55	0.15	0.26	2.15	0.14
R	110+	77.11	0.78	13.91	3.13	nd	0.002	0.75	tr.	0.06	4.20	0.04
Unweathered rock		88.46	0.44	6.64	1.64	nd	0.001	0.52	0.02	0.12	2.14	0.03
Profile 1/2400 Folic Stagnosol (Endoleptic, Hyperdystric)												
E	20-35	77.55	1.12	15.73	2.19	0.30	0.01	1.00	0.01	0.17	3.47	0.04
Bsg	43-63	57.52	1.09	25.19	11.44	0.49	0.01	1.08	0.01	0.49	4.72	0.07
R	75+	74.34	0.83	14.81	5.22	nd	0.022	1.01	tr.	tr.	3.69	0.07
Unweathered rock		88.94	0.32	6.23	2.23	nd	0.004	0.66	tr.	tr.	1.59	0.03
Profile 2/2400. Folic Stagnic Podzol (Endoleptic)												
Eh	27-45	68.87	0.97	24.41	1.25	0.23	0.01	0.85	0.01	0.23	4.27	0.07
Bsg	45-70	56.43	0.87	24.66	14.90	0.85	0.02	0.83	0.01	0.18	3.57	0.12
R	70+	68.54	1.05	18.02	6.38	nd	0.017	1.08	tr.	tr.	4.84	0.09
Unweathered rock		88.28	0.34	6.81	2.09	nd	0.005	0.60	tr.	tr.	1.84	0.03
Profile 1/2050. Folic Stagnic Podzol												
Bsg	28-50	68.04	1.19	17.35	10.67	0.23	0.01	0.67	0.01	0.32	3.00	0.07
Bs	50-85	70.39	1.00	16.83	8.65	0.15	0.00	0.63	0.08	0.40	2.99	0.09
BC	85-105	62.83	0.86	19.64	13.20	0.24	0.01	0.70	0.08	0.43	3.42	0.09
R	105+	91.39	0.24	2.03	5.65	nd	0.008	0.03	tr.	tr.	0.61	0.04
Unweathered rock		94.15	0.25	2.60	2.06	nd	tr.	0.11	tr.	tr.	0.79	0.03
Profile 1/1950. Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric)												
EB	25-37	70.38	1.48	19.49	7.51	0.51	0.01	0.43	0.08	0.81	2.30	0.12
Bs	37-60	62.80	1.36	24.28	3.20	1.17	0.01	0.59	0.09	0.75	2.37	0.16
2Bsb	75-115	61.28	1.09	26.88	8.03	0.84	0.01	0.54	0.08	0.62	2.34	0.15
3BCb	115-145	58.83	0.81	31.13	5.72	1.71	0.02	0.55	0.08	0.42	2.05	0.18
R	145+	72.98	0.32	18.44	2.57	nd	0.005	0.42	tr.	0.04	5.14	0.09
Unweathered rock		75.05	0.33	17.21	1.58	nd	0.011	0.59	0.03	0.31	4.82	0.06
Profile 1/1500. Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric)												
Bw1	40-75	54.46	1.43	26.23	11.46	0.42	0.04	0.76	0.08	0.20	2.02	0.13
Bw2	75-140	54.67	1.47	26.15	11.77	0.30	0.02	0.74	0.07	0.21	1.33	0.11
BC	140-165	65.42	1.61	25.87	2.87	0.16	0.07	1.44	0.00	0.19	2.37	0.11
Profile 2/1500. Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric)												
A	14-27	56.86	1.80	25.17	14.36	nd	0.015	0.69	0.04	0.20	0.70	0.18
AE	27-50	56.21	1.71	27.81	12.80	nd	0.013	0.55	tr.	tr.	0.76	0.14
Bw1	50-70	54.30	1.82	29.28	13.07	nd	0.012	0.66	tr.	tr.	0.75	0.12
BC	110-130	55.89	1.39	28.68	10.71	nd	0.021	0.85	tr.	tr.	2.40	0.07
R	130+	46.41	1.67	30.68	8.82	nd	0.042	3.19	tr.	0.26	8.84	0.08
Unweathered rock		48,25	1.43	28.93	9.75	nd	tr.	3.36	tr.	tr.	8.06	0.11

Table 2. Morphological description of soil profiles of the altitudinal sequence “Santa Cruz”

Horizon	Depth, cm	Colour (moist)	Mottles (colour)	Field texture ^a	Structure ^b	Rock fragments, volume %	Coatings ^c			Roots ^d	Consistence ^e	Pores ^d	Border ^f
							Fe-humus	Humus	Fe				
Profile 1/2500 Folic Stagnic Podzol													
O2	2-6	10YR2/2								3co,m,f,vf	LO		W, C
H	6-10	10YR2/1			GR					3co,m,f,vf	LO		W, C
E	10-25	10YR6/2		SL	SAB	20-30				1co,f	VHA		I, G
Bsg	25-70	7.5YR5/8	10YR7/6	SCL	SAB	<10				2m,f	HA	3f	W, D
Bs	70-105	7.5YR5/8		SCL	SB, PR	<10		VF		1f	SHA	3f	W, C
2BCb	105-150	7.5YR4/6		SL	SB, PR	30-40					SO	2f	W, C
3Ab	150-175+	7.5YR3/6		SCL	SAB	<10					SO	3f	
Profile 2/2500 Folic Stagnic Podzol													
O2	2-6	10YR2/2								3co,m,f,vf	LO		W, C
AE	6-10	10YR4/2		LS	SB	20-30				3co2m,f	HA		W, C
E	10-20	10YR6/2	10YR5/8	LS	SB	30-40				1f	VHA	1vf	W, G
Bsg	20-35	7.5YR5/8	10YR6/3	SL	SB	10-20		F		2co1m,f	SO	3f,vf	W, G
Bs	35-75	7.5YR4/6		SL	SB	10-20		VF		1m,f	SO	3f,vf	W, D
BC	75-110	10YR4/6		SL	SB	50-60				1m	SHA	2vf	C
R	110+												
Profile 1/2400 Folic Stagnosol (Endoleptic, Hyperdystric)													
O2	2-13	10YR2/2			GR					3co,m,f,vf	LO		W, C
H	13-20	10YR2/1			GR					3co,m,f,vf	LO		I, C
E	20-35	10YR5/2		LS	SB	20-30				2f,vf	HA	1f	B, G
EB	35-43	10YR5/2	10YR5/8	SL	AB	10-20			VF	3f,vf	SHA	2f	W, G
Bg	43-63	7.5YR5/8	10YR6/2	SL	SB	20-30				1f,vf	SO	3f, vf	I, D
BCg	63-75	10YR8/6	7.5YR6/8	LS	RS	50-60					SO	2f,vf	C
R	75+												
Profile 2/2400. Folic Stagnic Podzol (Endoleptic)													
O2	2-10	10YR2/2								3co,m,f,vf	LO		W, C
O3	10-27	10YR2/2			GR					3co,m,f,vf	LO		W, C
Eh	27-45	10YR5/1		SL	SB	10-20				1m,f,vf	VHA	1f	S, C
Bsg	45-70	10YR6/6	10YR5/8	SL	SB	50-60		VF	M	2m,f	HA	1f	C
R	70+		5YR3/4										
Profile 1/2050. Folic Stagnic Podzol													
O2	4-18	10YR2/2								3co,m,f,vf	LO		W, C
E	18-28	10YR5/2		LS	SB	10-20				2f,vf	SHA	2f,vf	I, C
Bsg	28-50	10YR5/8	10YR7/6	SL	SB	<10			F	2m,f,vf	SO	2m,f,vf	W, G
Bs	50-85	10YR5/8	5YR3/4	SCL	SB,PR	10-20		C	F	1m,f,vf	SO	1f,vf	I, D
BC	85-105	10YR8/6	7.5YR6/8	LS	RS	50-60				1f	SO		C
R	105+		5YR3/4										
Profile 1/1950. Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric)													
O2	4-25	7.5YR2.5/2			GR					3co,m,f,vf	LO		W, C

Table 2 (continued)

EB	25-37	10YR6/6		SL	SB	10-20		C		1co2m,f	SHA	1m,f,vf	W, C
Bs	37-60	7.5YR4/6	7.5YR3/4	CL	SB	20-30	F			1co,f2m	SO	2m,f	I, D
BC	60-75	10YR5/6		SCL	SB	50-60				1m,f	SO	1f	B, G
2Bsb	75-115	7.5YR5/8		SCL	AB	60-70	F			1m	SO	1f	B, C
3BCb	115-145+	10YR7/8		SCL	AB	20-30				2m	SO	2f,vf	
Profile 1/1500. Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric)													
O2	10-18	10YR2/2			GR					3co,m,f,vf	LO		B, C
H	18-30	10YR2/1			GR					3co,m,f,vf	LO		B, C
AE	30-40	10YR3/3		SL	GR,SB	<10		C		1co2m,f	SO	2f,vf	B, C
Bw1	40-75	10YR5/6		SCL	AB	<10	F		F	2m,f,vf	SO	3f,vf	W, G
Bw2	75-140	7.5YR6/8		CL	AB,PR	10-20	F		F	1m,f	SO	1m,f	W, D
BC	140-165	10YR6/6		SCL	SB	30-40				1m,f	SO	1f	C
R	70+												
Profile 2/1500. Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric)													
O2	8-26	10YR2/2			GR					3co,m,f,vf	LO		B, C
O3	26-44	10YR2/1			GR					3co,m,f,vf	LO		B, C
A	14-27	10YR3/2		SCL	GR		C	C	F	1co2m,f	SO	3f,vf	B, C
AE	27-50	10YR3/3		SL	GR,SB		F	F		1co2m,f	SO	3f,vf	W, G
Bw1	50-70	10YR5/6		SCL	AB			F		2m,f	SO	2m,f	W, D
Bw2	70-110	7.5YR6/8		CL	AB,PR					1m,f	SO	2f	W, D
BC	110-130	10YR6/6		SCL	SB					1m	SHA	1f	C
R	130+												

^a – LS – loamy sand, SL – sandy loam, SCL – sandy clay loam, CL – clay loam

^b – GR – granular, SB – subangular blocky, AB – angular blocky; PR – prismatic; RS – rock structure

^c – VF – very few coatings, F – few, C – common, M – many

^d – 1 – few roots or pores, 2 – common, 3 – many; vf – very fine, f – fine, m – medium, co – coarse

^e – LO – loose, SO – soft, SHA – slightly hard, HA – hard, VHA – very hard

^f – S – smooth, W – wavy, I – irregular, B – broken; C – clear, G – gradual, D – diffuse

The eluvial horizons showed unusually hard consistence. The field observation was confirmed with bulk density data, where the E horizons had the highest bulk density values in all the profiles (Table 3). The micromorphological observations showed a compact microstructure with almost no evidences of biological activity, except for few fungi mycelia (Fig. 2a). The eluvial horizons and upper Bsg subhorizon had evidences of water stagnation – “stagnic colour pattern” (IUSS Working Group WRB, 2006), with ferruginous mottles, more abundant in the Bsg horizons. Microscopic observation showed iron oxide precipitation in the internal, and bleaching of the external parts of the aggregates (Fig. 2b) that is believed to be a characteristic feature of reductomorphisms due to surface water stagnation. Deeper Bs horizon had more uniform brownish colour in all the profiles except of 1/2400, which was located in a depression on the slope. Consequently, the latter soil received excess of moisture with lateral water flow; the well-drained morphology was less expressed due to anaerobic reduction of iron and manganese. In all the profiles the eluvial and Bsg horizons manifested dark brown iron-humus (Fig. 2c) and/or black humus coatings (Fig. 2d) on peds surfaces and in voids. In lower (Bs and BC) horizons these coatings were much less frequent. The coatings were linked to biogenic processes. Black collomorphic humus on peds surfaces in the eluvial horizons (Fig. 3a) was associated mainly with fine roots; the brownish iron-humus coatings contained tubular droppings of soil mesofauna (Fig. 3b).

Table 3. Chemical and physical properties of the soils according to the altitudinal sequence "Santa Cruz"

Horizon	Depth, Cm	BD, g·cm ⁻³	C g·kg ⁻¹	pH(H ₂ O)	pH(KCl)	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Na ⁺	Sum of bases cmol·kg ⁻¹	Extr. acidity	BS %
Profile 1/2500 Folic Stagnic Podzol												
O2	2-6	0.14	553.1	3.1	2.3	11.11	4.35	4.61	0.81	20.8	114.9	15.4
H	6-10	0.34	228.8	2.9	2.0	2.37	2.08	2.88	0.29	7.62	152.3	4.8
E	10-25	1.62	13.3	3.3	2.5	0.64	0.03	0.05	0.17	0.89	22.3	3.8
Bsg	25-70	1.24	8.4	3.5	2.6	0.44	0.02	0.05	0.20	0.71	23.4	2.9
Bs	70-105	1.16	9.2	3.5	3.4	0.25	0.04	0.05	0.18	0.52	38.1	1.4
2BCb	105-150	0.92	17.8	4.1	3.5	0.81	0.21	0.05	0.16	1.23	37.2	3.2
3Ab	150-175	0.90	30.5	3.9	3.7	0.70	0.07	0.05	0.18	1.00	33.0	2.9
Profile 2/2500 Folic Stagnic Podzol												
O2	2-6	0.39	238.9	3.3	2.4	7.24	4.15	3.71	0.25	15.35	182.4	7.8
AE	6-10	1.70	12.2	3.3	2.7	5.76	0.71	0.26	0.17	6.9	15.2	31.2
E	10-20	1.70	11.2	4.2	2.3	2.06	0.21	0.05	0.16	2.48	11.8	17.4
Bsg	20-35	1.27	17.0	3.6	2.3	1.14	0.45	0.07	0.17	1.83	36.1	4.8
Bs	35-75	1.11	7.9	3.7	2.8	0.06	0.05	0.05	0.20	0.36	42	0.8
BC	75-110	1.19	15.3	3.4	3.1	1.60	0.16	0.06	0.20	2.02	48.1	4.0
R	110+											
Profile 1/2400 Folic Stagnosol (Endoleptic, Hyperdystric)												
O2	2-13	0.15	541.4	3.5	2.6	26.93	5.34	2.78	0.14	35.19	42.7	45.2
H	13-20	0.27	570.0	3.0	2.3	18.03	3.54	1.00	0.19	22.76	26.1	46.6
E	20-35	1.37	27.2	3.3	2.3	0.23	0.2	0.06	0.02	0.51	4.3	10.6
EB	35-43	1.07	12.6	3.3	2.4	0.98	0.11	0.05	0.06	1.20	8.9	11.9
Bg	43-63	1.09	17.8	3.5	2.5	0.03	0.1	0.04	0.08	0.25	2.4	9.4
BCg	63-75	1.11	16.1	4.0	3.4	0.05	0.17	0.02	0.08	0.32	9.1	3.4
R	75+											
Profile 2/2400. Folic Stagnic Podzol (Endoleptic)												
O2	2-10	0.14	522.4	3.4	3.3	24.97	6.58	3.51	0.21	35.27	45.0	43.9
O3	10-27	0.27	472.9	2.9	2.3	40.23	4.05	1.66	0.02	45.96	43.1	51.6
Eh	27-45	1.37	12.7	3.5	2.6	tr.	0.09	0.05	0.04	0.18	2.4	7.0
Bsg	45-70	1.20	19.9	3.7	3.6	0.09	0.02	0.04	0.08	0.23	7.0	3.2
R	70+											
Profile 1/2050. Folic Stagnic Podzol												
O2	4-18	0.17	444.7	2.8	1.7	25.34	4.53	2.08	0.36	32.31	222.1	12.7
E	18-28	1.32	13.5	3.1	2.2	0.52	0.18	0.19	1.56	2.45	23.4	9.6
Bsg	28-50	1.31	20.9	3.0	2.9	0.21	0.08	0.06	1.78	2.13	28.1	7.1
Bs	50-85	1.29	8.9	4.0	3.2	0.67	0.02	0.07	1.67	2.43	19.3	11.3
BC	85-105	0.93	2.1	3.8	3.7	0.98	0.09	0.07	2.11	3.25	17.0	16.0
R	105+											

Table 3 (continued)

Profile 1/1950. Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric)												
O2	4-25	0.13	539.9	2.8	2.2	29.59	6.69	17.92	0.64	54.84	nd	nd
EB	25-37	0.93	nd	3.3	2.3	0.78	0.19	0.07	0.21	1.25	nd	nd
Bs	37-60	0.92	56.9	4.2	3.3	0.56	0.17	0.26	0.20	1.19	nd	nd
BC	60-75	0.92	50.9	3.5	3.9	0.38	0.09	0.07	0.19	0.73	nd	nd
2Bsb	75-115	0.71	13.5	4.0	3.8	0.38	0.01	0.05	0.19	0.63	nd	nd
3BCb	115-145	0.75	19.0	4.4	4.0	0.59	0.04	0.01	0.01	0.65	nd	nd
Profile 1/1500. Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric)												
O2	10-18	0.23	278.8	2.7	1.6	16.91	8.70	3.82	0.50	29.93	263.3	10.2
H	18-30	0.60	493.3	2.9	2.4	3.63	8.02	3.52	0.27	15.44	268.9	6.2
AE	30-40	0.88	94.4	3.1	3.3	0.75	0.21	0.19	0.05	1.20	135.1	1.2
Bw1	40-75	1.18	23.5	3.7	3.5	0.11	0.004	0.02	0.05	0.18	45.00	1.3
Bw2	75-140	1.08	20.4	3.7	3.2	0.05	0.115	0.02	0.05	0.24	46.00	1.6
BC	140-165	1.23	8.9	4.2	3.2	0.06	0.033	0.02	0.05	0.16	21.20	2.9
R	165+											
Profile 2/1500. Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric)												
O2	8-26	0.15	488.5	2.8	1.9	15.8	6.15	2.49	0.91	25.35	189.1	11.8
O3	26-44	0.42	302.3	2.8	2.0	4.34	3.42	0.94	0.61	9.31	106.9	8.0
A	14-27	0.90	81.0	3.2	2.8	1.44	0.22	0.16	0.08	1.90	98.8	1.9
AE	27-50	1.04	43.3	3.1	2.9	0.18	0.12	0.16	0.07	0.53	34.3	1.5
Bw1	50-70	1.11	18.9	3.8	3.2	0.15	0.02	0.09	0.11	0.37	38.2	1.0
Bw2	70-110	0.94	7.3	4.0	3.6	0.09	0.08	0.06	0.08	0.31	22.4	1.4
BC	110-130	0.99	3.4	4.3	3.8	0.04	0.02	0.02	0.05	0.13	10.3	1.2
R	130+											

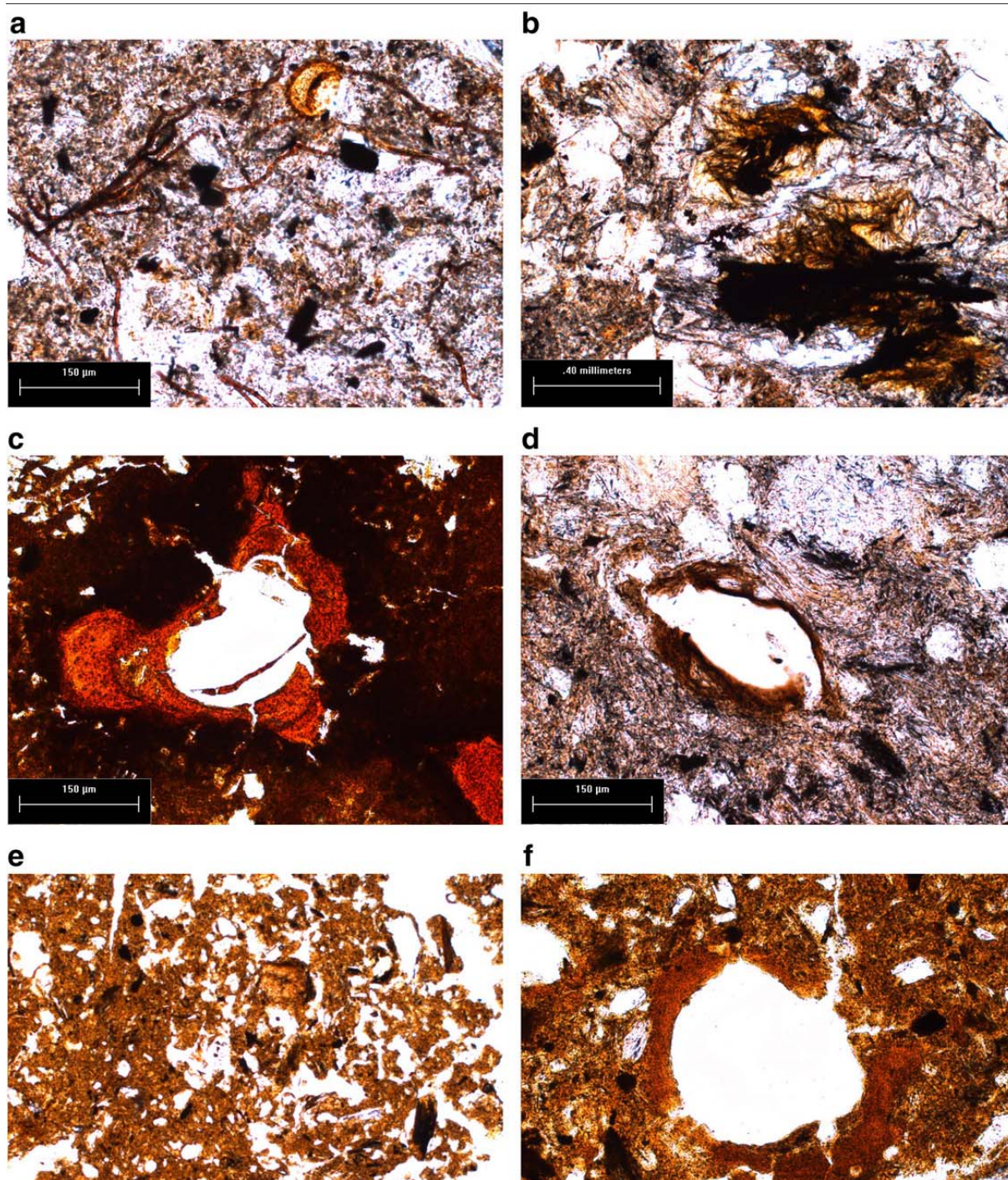
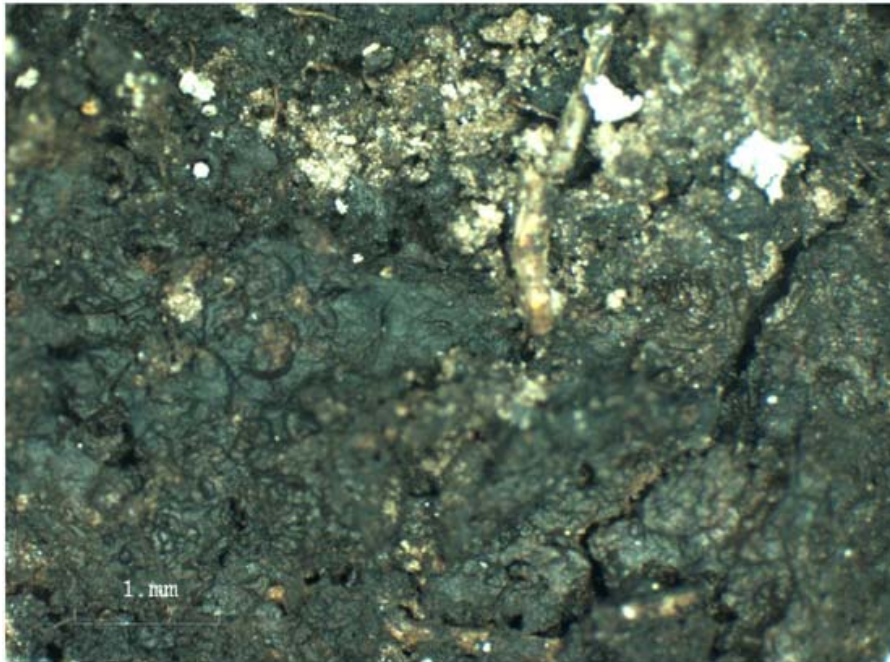


Figure 2. Micromorphology of selected horizons of the soils of the transect Santa Cruz: a— compact structure of the E horizon, profile 2/2500, with some fungi mycelia; b— iron accumulation in the internal, and bleaching of the external parts of the chloritic aggregates in Bsg horizon, profile 2/2500; c— iron-humus coatings in Bsg horizon, profile 2/2500; d— isotropic black humus coatings in Eh horizon, profile 2/2400; e— biological turbation and aggregation of soil matrix in Bw1 horizon, profile 1/1500; f— clay coatings in voids in Bw2 horizon, profile 1/1500. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

Soil texture varied from sandy loam to clay loam (Fig. 4). The distribution of clay in the profiles showed a tendency to increase in the Bs horizons, however, only in the profile 1/2500 there was a significant increase in clay content in the Bs horizon; in the profile 1/2400 the clay content slightly decreased with depth. Organic C contents in mineral horizons were not very high and varied with depth. No regular increase in C contents in spodic horizons was detected (Table 3). The pH values were low throughout the profile, ranging from 2.9 to 4.2 in water extract and from 2.0 to 3.6 in KCl solution. In most profiles pH values slightly increased with depth. Bases content was high in organic horizons and low in mineral ones. In organic horizons the exchangeable Ca content was higher than of the other basic cations, and in mineral horizons exchangeable Na content was the highest. Base saturation was low in all the organic horizons, and even lower in mineral ones. Base saturation was higher in organic horizons of those profiles developed at the second site (1/2400 and 2/2400).

Fe, extracted by DCB solution, showed strongly expressed illuvial distribution in the profiles (Fig. 5). In the Bs horizon of the profile 1/2500 it reached 8.85% (and even more in the buried horizon), while in eluvial horizons Fe content in DCB extract was less than 1%. Fe and Al, extracted by acid oxalate buffer solution, showed eluvial-illuvial distribution in all the profiles (Fig. 5). The lowest concentrations were detected in E horizons, and the highest – in Bs horizons. Only the profile 1/2400 had less pronounced vertical Fe and Al distribution. In all the soils the content of oxalate-extractable Al was much lower than that of Fe, and the Si concentration was at the limit of detection in all the horizons. We also analyzed the content of Fe in DCB and acid oxalate extracts and Al in the acid

a



b



Figure 3. Mesomorphological images of coatings found in the horizons of upland soils of the transect Santa Cruz: a—black collomorphic humus on peds surfaces in Eh horizon, profile 2/2400; b—brownish iron-humus coatings with droppings of soil mesofauna, Bsg horizon, profile 2/2500. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

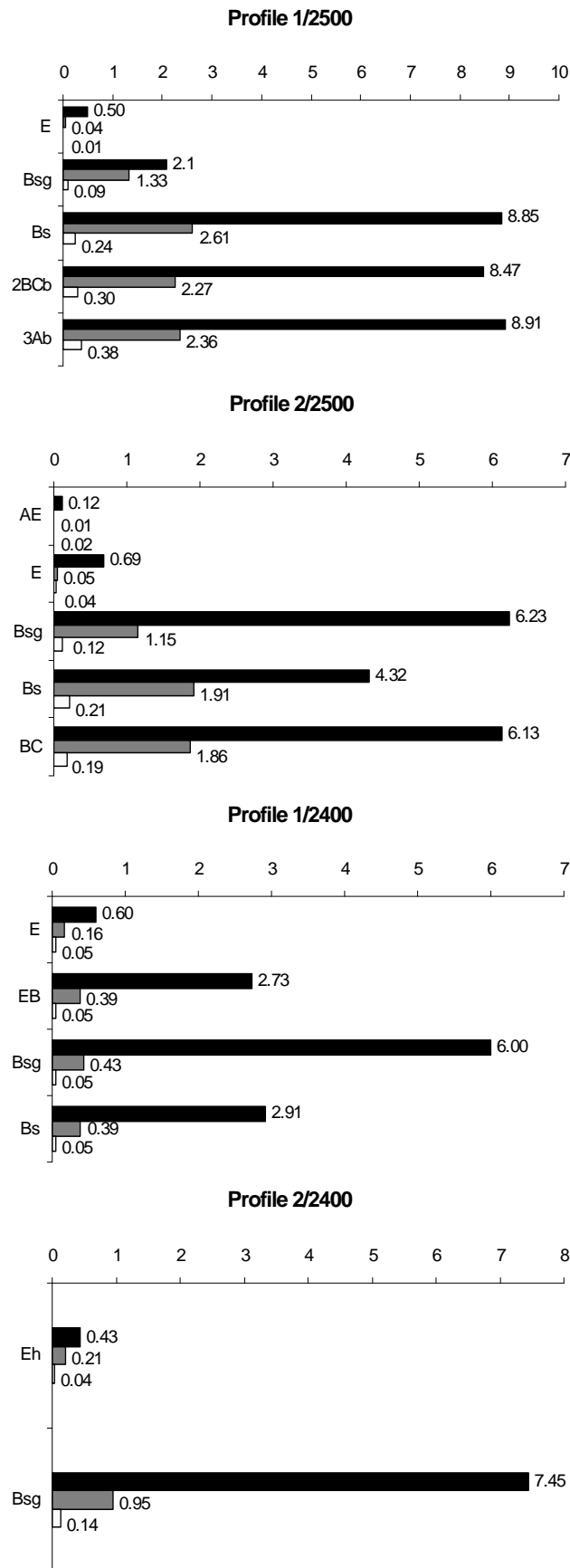


Figure 5. The distribution of Fe, extracted by DCB solution (black columns) and Fe (grey columns) and Al (white columns), extracted by acid oxalate buffer solution in the horizons of upland MCF soils of the transect Santa Cruz (%).

oxalate extract of the iron-humus coatings from the Bsg horizon from the profile 2/2500. The Fe content in DCB extract was 1.94%, and in acid oxalate extract – 0.99%. These values were lower than that in total fine earth of the Bs and Bsg horizons. The content of Al in the acid oxalate buffer was 0.18%, a value comparable to that in the fine earth of the illuvial horizons.

Total chemical composition of weathered coatings manifested a loss of significant proportion of Si, compared with unweathered rock, with consequent relative accumulation of other elements, especially of Ti, Al, and Fe. In the B horizons of the studied soils the fine earth showed even more expressed desilification: almost 40% of initial Si content was lost, and the content of Fe and Al increased 4-5 times comparing with unweathered rock. In the eluvial horizons Si content was even higher, than in the parent rock. In all the profiles Fe content showed manifold increase from E horizon down to Bs horizon, where its content was the highest (Table 1). The total content of Al had illuvial distribution in the profiles 1/2500, 2/2500, 1/2400, while in the profile 2/2400 its distribution was almost uniform.

X-ray analysis of the clay fraction showed significant differences in mineralogical composition of the soils of the first (profiles 1/2500 and 2/2500), and second sites (profiles 1/2400 and 2/2400). At the first site the clay fractions contained chlorite (1.40-1.44, 0.72, and 0.359 nm), mica (1.01, 5.01, and 0.334 nm), mixed-layered mica-vermiculite (1.12 nm or a “shoulder” of the peak 1.01 nm to the lower angles in air-dried samples), and Al-interlayered vermiculite (a “shoulder” of the peak 1.01 nm to the lower angles after heating) (Fig. 6a,b). Kaolinite presence have been suspected, but after hot 10% HCl treatment no kaolinite signals were detected. The vertical distribution of clay minerals in both profiles was almost uniform. In the profile 1/2500 the content of mica-vermiculite was higher in the E horizon (Fig. 6a). Also in this horizon the ratio of the first (about 1.4 nm) and second (about 0.7 nm) peaks of chlorite was low, like in highly ferrous chlorites (e.g., Bain, 1977). The data corresponded with the results of total chemical analyses of the fine earth (Table 1), which showed the presence of mainly ferrous minerals. Bigger area of the 1.4 nm peak in the clay fractions of the Bgs and Bs horizons comparing with that of the E horizon might be ascribed to higher proportion of chlorite-vermiculite in the B horizons. We

hypothesized that in the E horizon chlorite-vermiculite was mainly destroyed due to acid leaching environments. In the profile 2/2500 the vertical distribution of clay minerals was similar to that in the profile 1/2500. The difference was that in the Bs horizon of the profile 2/2500 mica-vermiculite gave a separate peak at 1.13 nm. Also in the clay fractions of the Bs and BC horizons of this profile there was some asymmetry of the peak 1.0 nm towards lower angles after heat treatment, which might be ascribed to the presence of Al-interlayered vermiculite.

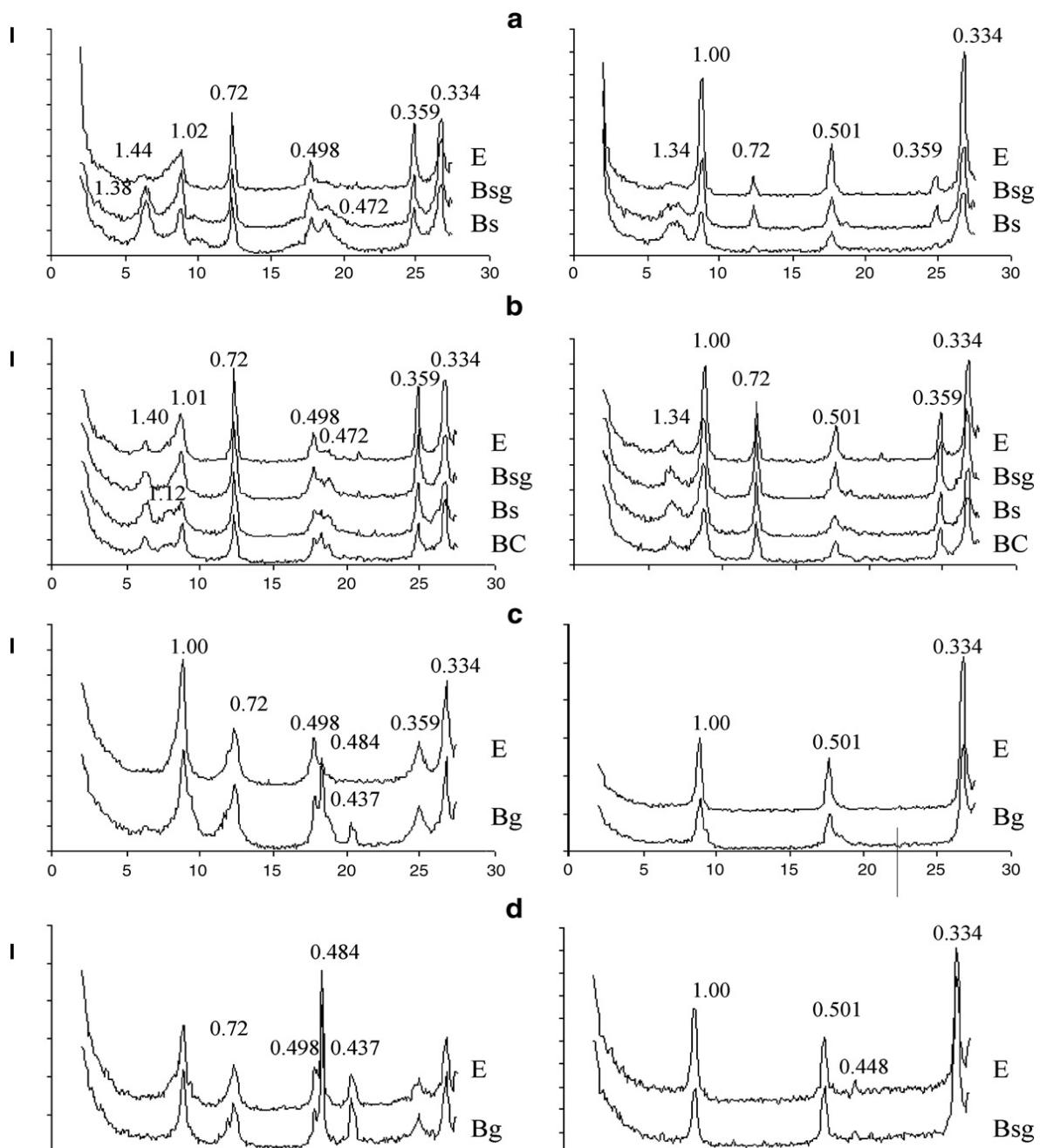


Figure 6. X-ray diffraction data for the horizons of upland MCF soils of the transect Santa Cruz: left column — air-dried samples, right column — samples heated to 550 °C. a — profile 1/2500, b — profile 2/2500, c — profile 1/2400, d — profile 2/2400.

The mineralogical composition of clays in the profiles 1/2400 and 2/2400 was different from clays of the soils at the first site (1/2500 and 2/2500). The clay fractions included dioctahedral mica (1.01, 5.01, and 0.334 nm), kaolinite (0.71 and 0.359 nm), and gibbsite (0.484 nm) (Fig. 6c,d). Mica and kaolinite were present in all the horizons in the same proportion. Gibbsite was found only in the Bsg horizon in the profile 1/2400, and in both horizons in the profile 2/2400. These data well corresponded with the results of total chemical analyses of the soils: in the profile 1/2400 the Al content was much higher in the Bsg horizon, than in the topsoil, while in the profile 2/2400 the Al content was high throughout the soil (Table 1). Quartz (0.334 nm) was present in all the clay fractions of soils of both sites.

3.2. Lower elevations MCF soils

The group of low MCF soils included the profiles 1/2050, 1/1950, and 1/1500. At the altitude 2050 m asl mean annual temperature was 13.8°C, ranging from 2.4 to 36.6°C. The vegetation was represented by 40 tree species; the most important ones were *Zinowiewia* sp., *Clethra conzantiana* L.M. González, *Myrsine juergensenii* (Mez) Lundell., *Vaccinium consanguineum* Klotzsch and *Weinmannia pinnata* L. At the altitude 1950 m asl mean annual temperature was 14.8°C, ranging from 4.1 to 37.8°C. The site had 45 tree species, among which the most important ones were *Oreomunnea mexicana* (Standl.) Leroy., *Ocotea effusa* (Meisn.) Hemsl., *Persea rufescens* Lundell, *Zinowiewia* sp. and *Ticodendron incognitum* Gómez-Laur. & L.D. Gómez. At the altitude 1500 the medium temperature was 15.4°C, ranging from 4.1 to 34.4°C. The site had 52 tree species, among them the most important were *Cyrilla racemiflora* L., *Ticodendron incognitum* Gómez-Laurito & L.D. Gómez, *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen, *Podocarpus matudae* Lundell., *Zinowiewia maerae* J. Boonnotz et N. E. Gray, and *Liquidambar styraciflua* L.. Though no data on precipitation was available for the particular site, it could be estimated from the reports of the nearest meteorological stations: at the altitudes between 1000 and 1500 m asl the mean annual precipitation varied between 2200 and 2900 mm. The parent rock morphologically was similar to quartz-mica-chlorite shale found in the upper zone. However, the data of total chemical analyses (Table 1) showed that the composition of the rock differed at different altitudes. At the

altitude 2050 m asl the percentage of Si was more than 94%, at the altitude 1950 m asl – slightly more than 75%, and at the altitude 1500 m asl – about 48%. At the lowest site the recalculation of the total composition of parent rock to muscovite, chamosite and quartz showed that the latter was practically absent in the shale.

Though all the profiles were situated in the low MCF belt, there was a distinct gradient both in environmental factors (temperature and vegetation), and in soil properties. The profile 1/2050 was similar to those of the upland profiles, with an exception of slightly thinner eluvial horizon (Table 1). In the profile 1/1950 the eluvial horizon was not bleached and compact, and it had higher biological activity. Also in this profile there were no mottles in the upper part of the B horizon. In both profiles there were iron-humus coatings on ped surfaces in eluvial and the upper part of illuvial horizons. The profile 1/1500 had not a whitish horizon; instead of there was a dark-coloured mineral horizon with high biological activity (Table 2). Only individual whitish grains with no coatings were found. Bioturbation and aggregation of soil matrix was also detected in Bw horizons, both macroscopically and in thin sections (Fig. 2e). There were two Bw subhorizons in the profile, the upper one more loose and yellowish in colour; the deeper one was well-structured and reddish. At this altitude the sequence was observed in various profiles as revealed by excavations and auger holes. In the upper Bw subhorizon humus and iron-humus coatings were abundant, and in the lower Bw subhorizon there were very few clay coatings in voids (Fig. 2f), insufficient to classify this horizon as *argic*.

Soil texture, like in upland soils, varied from sandy loam to clay loam (Fig. 4). The distribution of clay in the profiles showed no tendency to increase in Bs horizons. In the profile 1/1950 only in the 3BCb buried horizon the clay content was elevated comparing with upper horizons. In the profile 1/1500 the texture was silty clay loam in all the horizons with almost no variation in clay content throughout the profile.

Organic C contents in mineral horizons of the profile 1/2050 were not very high and its distribution was similar to that in upland soils. In contrast, in the profile 1/1950 organic C content was high, more than 50 g per kg, down to 75

cm, the depth at which buried soil is found (Table 3). In the profile 1/1500 organic C content was higher than 90 g per kg in the upper horizon and gradually decreased with depth. The pH values were low in all the horizons, ranging from 2.7 to 4.4 in water extract and from 1.6 to 4.0 in KCl solution. The lowest pH values were detected in organic and eluvial horizons, and the highest ones – in spodic or cambic horizons. Bases content was high in the organic horizons and low in the mineral ones. In the organic horizons the content of Ca was higher than the other basic cations, and in the mineral horizons Na content was the highest. Base saturation was low.

The distribution of Fe and Al, extracted by acid oxalate buffer solution, showed eluvial-illuvial distribution in the profiles 1/2050 and 1/1950 (Fig. 7). The lowest concentrations were detected in the eluvial horizons, and the highest in the Bs horizons. However, in the profile 1/1950 Fe and Al concentrations were not low enough in the upper horizon to fit the criteria for spodic horizon, which include double increase in acid oxalate-extractable $Al + 1/2Fe$ in comparison with overlaying horizon (IUSS Working group WRB, 2006). In these two soils the content of Al was lower than that of Fe, while the Si concentration was at the limit of detection. In the profile 1/1500 the concentration of Fe and Al, extracted by acid oxalate buffer solution, was the highest in the surface soil horizon and decreased with depth. The content of Al was higher than that of Fe in B horizons of the profile (Fig.7).

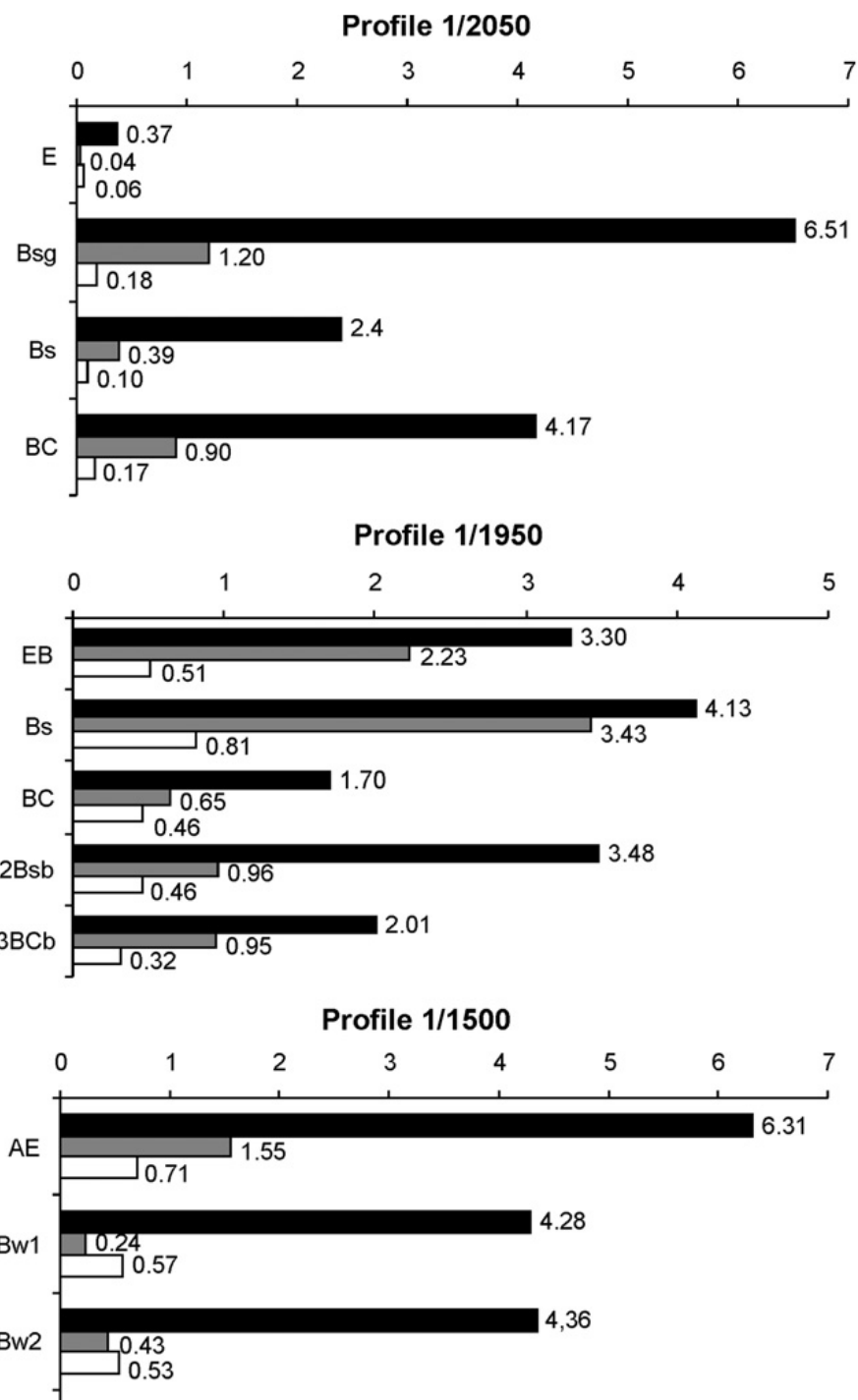


Figure 7. The distribution of Fe, extracted by DCB solution (black columns) and Fe (grey columns) and Al (white columns), extracted by acid oxalate buffer solution in the horizons of low MCF soils of the transect Santa Cruz (%).

Total chemical composition of the fine earth of the soils, like in upland profiles, showed low content of total bases (Table 1). In the profile 1/2050 and 1/1950 the content of Si was higher in the topsoil, and decreased with depth.

The total content of Al had a tendency to increase with depth. In contrast, Fe content was the lowest in Bs horizons of both soils. The bulk chemical composition of the horizons of the profiles 1/1500 and 2/1500 was more uniform, than for the other soils. In these two profiles there was some increase in Si and Mg contents and also a slight decrease in Al and Fe content with depth. Total base content was low in all the profiles.

Clay fraction of the profile 1/2050 contained, in the order of decreasing amounts, well-crystallized dioctahedral mica (1.01, 0.498, and 0.334 nm), gibbsite (0.484 and 0.437 nm), mixed-layered mica-vermiculite (diffuse peaks 1.09, 1.12, 1.18, and 1.36 nm, shrinking to 0.97-1.00 nm after heating), and kaolinite (0.72 and 0.357 nm) (Fig. 8). Kaolinite contents decreased, and gibbsite content increased with depth. Mica had the highest content in the Bs horizon. The d-spacings of the first basal peak of mica-vermiculite showed the increase in vermiculite packages in the structure of this mineral with depth. The composition of the clay fraction of the profile 1/1950 was different from that of the upper profile. The main components were, in the order of decreasing amounts, gibbsite (0.484 and 0.437 nm), kaolinite (0.72 and 0.357 nm), mixed-layered mica-vermiculite (diffuse peaks 1.09 and 1.36 nm, shrinking to 1.03 nm after heating), Al-interlayered vermiculite (a "shoulder" of the peak 1.03 nm to the lower angles after heating), and mica (1.01, 4.98, and 0.334 nm). Gibbsite contents were much higher in buried horizons, than in surface soil. Clay fractions of both profiles also contained quartz. In clay fraction of the profile 1/1500 the dominant mineral was gibbsite (0.484 and 0.437 nm), followed by kaolinite (0.72 and 0.357 nm), mixed-layered mica-vermiculite (1.24 nm or an asymmetry of the peak 1.36 nm to the higher angles in air-dried samples), and mixed-layered chlorite-vermiculite (1.36, 1.13, and 1.09 peaks in heated samples).

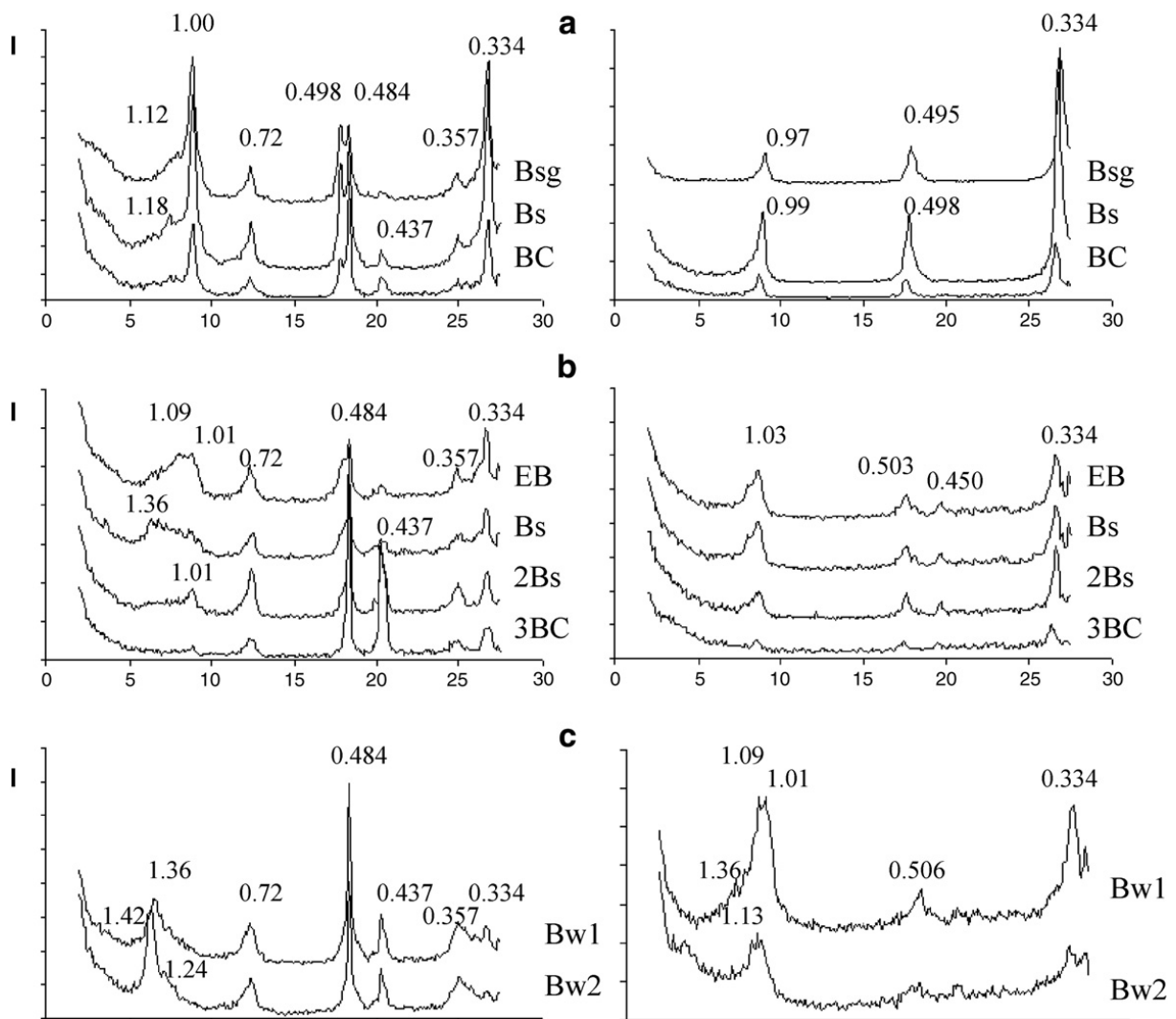


Figure 8. X-ray diffraction data for the horizons of low MCF soils of the transect Santa Cruz: left column—air-dried samples, right column—samples heated to 550 °C. a — profile 1/2050, b — profile 1/1950, c — profile 1/1500.

4. Discussion

4.1. Soil classification

In the group of upland soils the profiles 1/2500, 2/2500, and 2/2400 are classified as Podzols because of the presence of spodic horizon under a bleached, Fe and Al-poor E horizon (IUSS Working Group WRB, 2006). The soils have a thick organic layer, which is composed mainly of dryland vegetation residues, and thus classified as *follic* horizon. Since there are clear evidences of stagnic colour pattern in the upper B subhorizon, the soils receive qualifier *stagnic*. The complete name for the listed profiles is Folic Stagnic Podzols. The profile 2/2400

has total thickness to hard rock less than 100 cm and, thus, receives an additional suffix *endoleptic*. The profile 1/2400, though it has the morphology similar to the other profiles at the same altitude, does not fit the definition of Podzols because of low acid oxalate-extractable Fe and Al content in the B horizon, and it is classified as Stagnosol. Taking into account the thick organic layer on soil surface, exceptionally low base saturation, and shallow soil thickness, the complete soil name is Folic Stagnosol (Endoleptic, Hyperdystric).

The profiles of the low MCF belt are classified differently one from another. The profile 1/2050 is similar in properties and morphology to the upland soils, and it is classified also as Folic Stagnic Podzols. The soil 1/1950 does not show enough difference in acid oxalate-extractable Fe and Al between the surface and illuvial horizons; thus, it cannot be classified as a Podzol. Neither it has evidence of stagnic colour pattern in the upper part of the profile. Following the key, the soil is classified as Cambisol. For qualifiers we should take into account the presence of a thick raw humus layer and low base saturation. Also it receives the qualifier *humuc*, because of high organic C content (> 1%) down to the depth of more than 50 cm from mineral soil surface. The complete name for the lowland soil is Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric). The lower profile 1/1500 is also classified as Folic Cambisol (Humic, Hyperdystric).

4.2. Soil properties and their altitudinal distribution

The morphological features of the soils in the studied altitudinal sequence have much in common, but also it may be observed important differences. The common features are: the presence of thick raw humus layer, iron-enriched B horizons, similar texture and structure of the B horizons, and the presence of dark Fe-humus and humus coatings in the upper mineral horizons. The differences are mainly evident in the presence of the bleached, very compact eluvial horizon, and the stagnic colour pattern in the upper B subhorizon in upland and in some lower profiles. Biological activity is the other feature that differs along the altitudinal gradient: in upland profiles there are almost no evidences of soil fauna activity in mineral horizons, and the roots are concentrated mainly in organic layer. In the mineral horizons the roots are found mainly in B horizon. We interpret strong compaction of the eluvial horizon as the

result of the absence of biological turbation in topsoil layers. In the soils of high latitudes, the E horizon also has low biological activity, but it is loose even in heavy-textured soils, mainly due to ice lenses formation in winter (Gerasimova et al., 1996). In MCF ecosystems air temperature seldom goes below zero, and the soil never freezes; hence, neither biological nor frost turbation affects the eluvial horizon. In contrast, in low MCF belt soils have both macroscopic and microscopic evidences of biological activity, which is high in the topsoil and decreases gradually with depth.

Many soil properties, such as high acidity and low base saturation, are common for all the soils of the toposequence. These properties are related to the presence of raw humus (folic horizon) in all the soils, and, thus, to biogeochemical cycling of MCF ecosystem. High acidity (pH 2–4) and low base saturation (less than 20%) were reported for MCF by many authors (Hardon, 1936; Barshad and Rojas-Cruz, 1950; Askew, 1964; Burnham, 1974; Schawe et al., 2007). However, other researchers found pH values over 5, and relatively high base saturation percentages (Edwards and Grubb, 1982; Bracho and Sosa, 1987; Vance and Nadkarni, 1992; Bruijnzeel and Proctor, 1995). The analysis of the latter group of authors shows that in all the cases the soils occurred on parent material initially rich in bases: limestone, basic volcanic tephros, or it was enriched with volcanic ash. Thus, we should propose that extreme acidity is typical for MCF soils formed on parent rock poor in bases. Our data support this conception, because they show that the studied soils have low total bases reserve (Table 1). In some mineral horizons the bulk Ca content is lower than the detection limit. In the conditions of such a deficit of nutritional elements the exchangeable bases are biologically mobilized in the upper organic horizon, where the majority of fine roots are concentrated. Na is not a biogenic element, and it is not accumulated in the surface soil horizons, hence, in some deeper mineral horizons the exchangeable Na values are equal to, or slightly higher than that of other exchangeable bases.

The mineral horizons of the upland soils have significant concentrations of organic C. Though the variation with depth is not pronounced, a common feature of Podzols is that the highest C concentrations are found in the E and Bs horizons, while the upper Bsg subhorizons have the lowest ones. At lower

elevations the situation is different. The concentrations of organic C in mineral horizons are generally higher than in upland soils, and also the distribution of C is different from that of the high elevations soils: the highest C contents are found in surface mineral horizons, and decrease with depth gradually, like in the majority of non-podzolised soils.

The feature that differentiated the high from the low elevations profiles is the distribution of the acid oxalate-extractable Fe and Al. In the high elevations soils Fe contents are the highest in spodic horizon, where the Al content is rather low. In the low elevations soils the Fe content is highest in the surface mineral horizon, while the Al content is close to that of Fe; in the B horizons the Al content is higher than the Fe. We attempted to find a trend explaining the maximum accumulation of Fe, extracted by acid oxalate buffer, in the profiles along the altitudinal sequence (Fig. 9a). A square trend fitted the data, indicating that with increasing altitude the depth of Fe maximum concentration increased. The common feature of the soils of the entire toposequence is the lack of distinct difference in texture between the topsoil and the B horizons (except of the profile 1/2500). The lack of clay translocation is natural for extremely acid soils, because colloidal particles are coagulated in such conditions and cannot move. However, there is a tendency, with increasing altitude, in the increase in the difference in clay content between the illuvial horizons and the topsoil (Fig. 9b). We believe that the phenomena should be ascribed to the dissolution of clay particles in the E horizons, where soil minerals are not protected with iron hydroxides coatings, rather than to clay illuviation. Since the E horizons are better expressed in the higher elevations soils, here is where we find less clay in these horizons. We consider that a general tendency to decrease in clay content in the upper mineral horizon with altitude also should be related to clay dissolution in the eluvial horizons of upland soils (Fig. 9b). In general, the altitudinal distribution of soil chemical properties follows the distribution of soil morphological characteristics.

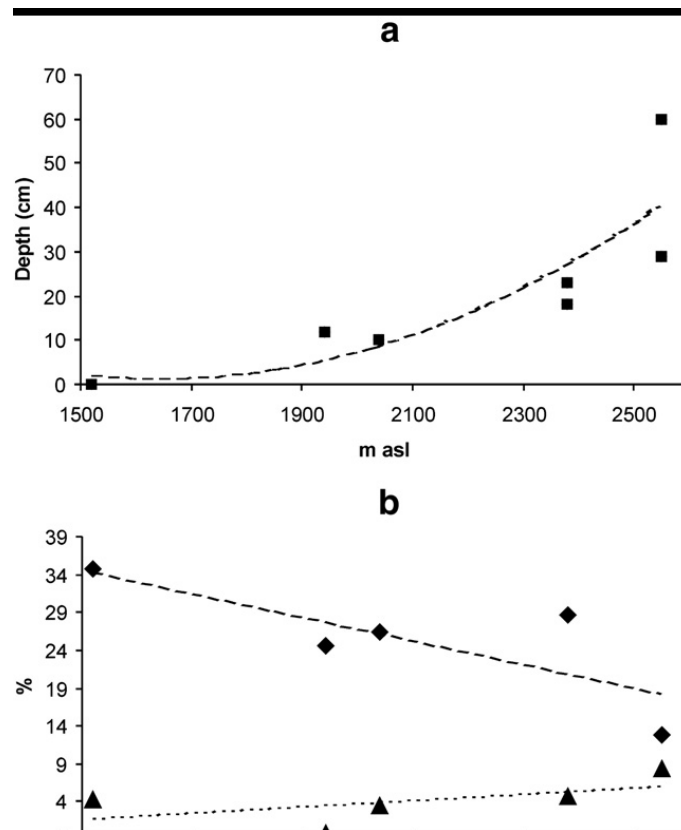


Figure 9. Some tendencies in soil properties distribution along the altitudinal sequence Santa Cruz: a—the dept s — experimental data, dotted line — square trend; b — the content of clay in surface mineral horizons (boxes), and the difference in clay content between h (cm) of maximum acid oxalate-extractable Fe accumulation in the profiles, boxes the topsoil and illuvial horizons (triangles), dotted lines represent linear trends.

The clay fraction of the profiles 1/2500 and 2/2500 has mainly ferrous chamosite-type chlorite, muscovite, and the products of their transformation. The ferrous chlorite is believed to weather directly to iron hydroxides (Bain, 1977; Ross et al., 1982). Hence, we consider that mixed-layered mica-vermiculite and Al-interlayered vermiculite are the products of mica transformation. The contribution of these minerals is difficult to evaluate because of their poor crystallinity. In the soils of the second site (profiles 1/2400 and 2/2400) we also found kaolinite and gibbsite. The presence of these minerals is not strange: kaolinite might form due to both chlorite and mica decomposition, and gibbsite was reported to form directly from muscovite (Herrmann et al., 2007). However, the difference in clay composition between the soils of the first and the second sites seems rather odd. It is difficult to believe that the gradient in 100 m in altitude resulted in such a difference in clay minerals composition on identical parent material. The other possibility is that parent material was different at two

sites, though the underlying rock had similar chemical composition. The data of total chemical analyses show that the Si content is much lower in the fine earth of the soil, than in the underlying rock and its weathered coatings (Table 1). If we accept the hypothesis that the soil was derived from the underlying material, then we should believe that strong desilification took place. The loss of Si from chlorite and mica could not result in the drop of Si content from about 88% in the rock to 46-56% in soil fine earth. It seems also improbable, that quartz could intensively dissolve in the course of pedogenesis, leaving chlorite and mica almost unweathered. It would be better suggesting that less siliceous slope sediments formed the parent material of these soils. Since the metamorphic rocks are known to be heterogeneous, we can hypothesize that the weathering products of less siliceous shales, enriched with phyllosilicates, were the source of fine soil material, while quartz-enriched parts of the shales resisted weathering and formed underlying solid rock. In that case the composition of source material could vary in a wide range: the data of total chemical analysis show that the soils of the first site were poorer in Al, which indicated lower mica content, than the soils of the other sites (Table 1). In Al-poor schale at the first site the concentration of Al in soil solution might be insufficient to precipitate as gibbsite in detectable quantities. In lower elevations soils gibbsite and kaolinite are the dominant minerals in clay fraction, mica and chlorite are not present, and mixed-layered components are of less importance.

4.3. Pedogenic processes and their altitudinal distribution

In spite of, the upland soils were classified formally as Podzols, there are doubts, if these soils are really Podzols from the pedogenetic point of view. Are the processes, governing the development of these soils the same as those that are responsible for the formation of Podzols in the extensive areas of the boreal and temperate regions? Though the contribution of various processes involved in the development of Podzols profiles is still under discussion, recent research resulted in a much better understanding of the pedogenesis of these soils (Lundström et al., 2000). The genesis of Podzols is known to be a result of strong acid weathering and strong leaching. For a long time it was believed that organic acids, produced by the litter, removed Al and Fe in the form of organic-metal complexes, which then were precipitated in Bs horizon (Ponomareva,

1969). Browne (1995) justified the phenomenon and demonstrated the importance of the Al aqueous forms in pedogenesis of Podzols. Farmer et al. (1980) showed the presence of short-range aluminosilicates in Bs horizons of Podzols, and proposed a hypothesis on Al and Si migration in the form of proto-imogolite. Later the presence of allophanes and imogolite was confirmed for most Podzols in boreal environments (Gustafsson et al., 1995). In contrast to the hypothesis of Farmer and co-workers, other researchers (Ugolini and Dahlgren, 1987; Dahlgren and Ugolini, 1989) considered that short-ordered aluminosilicates formed in Bs horizon mainly due to weathering *in situ* by carbonic acid, while eluvial horizon suffered much stronger weathering by organic low molecular weight and fulvic acids. Some recent studies indicated that the formation of coatings composed of short-ordered aluminosilicates in places was separated in time from the formation of organic-iron and organic-aluminum coatings in spodic horizons (Jakobsen, 1989). Actually the pedogenesis of Podzols is considered to be a complex process, and three main theories (fulvate, proto-imogolite and fulvate-bicarbonate after Buurman and Jongmans (2002)) are considered to be non-exclusive.

For the Podzol profiles studied in this investigation, there are doubts, if any of the proposed theories might be applied. All these "migration" theories imply a change in geochemical conditions, mainly in pH values, with depth, which is responsible for soil components mobilization in one horizon, and their immobilization in others. The soils in our study have extremely acid conditions throughout the profile (pH values less than 4.1). In such conditions allophane / (proto)imogolite is instable, and Al polymerization does not occur. In that case the precipitation of Al-organic complexes is also inhibited, since it depends on a ligand-exchange process with the metals present in short-ordered minerals. The absence of short-ordered aluminosilicates is evidenced by the absence of Si, extracted by acid oxalate buffer, which is believed to dissolve allophanes, imogolite, and metal organic complexes. Morphological observation increases doubts on migration-accumulation pedogenetic model. Iron and iron-humus coatings are few; they are localized mainly on peds surfaces in eluvial and Bsg horizons, not in the spodic horizons. The content of the DCB and oxalate-extractable Fe is lower in these coatings, than in the fine earth of the Bs and Bgs horizons. The evidence of biogenic nature of these coatings (Fig. 3a,b) leads to

the hypothesis, proposed by Buurman and Jongmans (2002, 2005), who stressed that in most Podzols organic C is root-derived. According to these authors, in “zonal” Podzols, which develop under boreal coniferous forests on a wide range of parent material, the organic matter is derived mainly from roots. Morphologically, it appears as pellets rather than coatings on sand grain and aggregates surfaces. In contrast, in “intrazonal” Podzols, which tend to form on poor quartz sands in leaching environments, including humid tropical lowlands, the organic matter in Bs horizon is derived mainly from soil solution, enriched in dissolved organic acids. Morphologically, it is expressed as organic-matter-rich coatings on sand grains; the colour of Bhs horizon is black or dark grey.

The Podzols described in our study definitely correspond more to the root-derived C accumulation type. However, an important difference is that in “zonal” Podzols biogenic pellets and coatings are found in the spodic horizon, while in our soils they are concentrated in eluvial and transitional horizons. However, the distribution of organic C in the studied soils cannot be ascribed only to root-derived humus, because even in the BC horizons the organic C content is relatively high (Table 3), and its presence should be ascribed to humus illuviation. The difference in organic matter and Al content between the eluvial and spodic horizons is not too evident; the difference is mainly in the content of poorly crystallized Fe. We consider that high poorly crystallized Fe content in the Bs horizons of the studied soils is mainly due to soil weathering *in situ*, which occurs, unlike in boreal Podzols (Dahlgren and Ugolini, 1989), in extremely acid conditions. The products of such weathering are mainly poorly ordered Fe (hydr)oxides. The absence of these products in the surface bleached horizon might be ascribed both to Fe reduction because of rainwater stagnation, and to leaching in the form of Fe-organic complexes.

The contribution of surface water stagnation seems to be of major importance, because in less humid and warmer environment, the E horizon gradually becomes thinner with decreasing altitude, and completely disappears in the lower elevations MCF soils. However, the difference in mineralogical composition of parent material should also contribute to the development of bleached horizons: at lower elevations sites the shale contains much less quartz, than at higher elevations sites, and soil bleaching is less expressed in these soils.

Van Ranst *et al.* (1997) described similar soils in Africa, which also formally have to be classified as Podzols, but were formed by weathering *in situ*, rather than by Fe, Al, and humus migration. The authors stressed that genetically these soils were not Podzols, and outlined the need to justify the criteria for Podzols classification. We disagree with this position, and consider that Podzols may include soils, where dominate other processes than Al-Fe-humus migration. Unfortunately, it is rather difficult to elaborate any morphological and chemical criteria, which would separate a genetically uniform soil group. We just need remember the danger of simple solutions: to classify a soil does not mean to explain its genesis. Soil classification often proposes an illusion of understanding, but in fact scientific explanation does not finish with classifying the soil formally.

We tried to elaborate a conceptual scheme of the distribution of pedogenic processes along the altitudinal transect. The common processes for the entire transect are the strong acid weathering and leaching of elements out of soil profiles, in addition to raw humus accumulation at the soil surface. The formation of spodic material also seems to be a prevailing process for the whole altitudinal transect. In the upland belt the process of surface water stagnation forms a bleached horizon under the peat-like forest floor. The formation of this reduced bleached material leads to a reduction of biological activity, horizon compaction, and to dissolution of clay particles, which lack any protective iron oxide coatings. In the lower MCF belt water stagnation in the topsoil is less pronounced or absent. There humus-accumulative horizons are found, especially at the lower MCF limit. Chemical data also permit suggesting deep permeation in soil profile of colourless humus. It should be mentioned that the difference in soil morphology and properties between the upper and lower elevations soils to some extent might be due to the difference in parent material composition.

4.4. If Podzols are typical soils for montane cloud forests?

Podzols are reported to be abundant soils in MCF ecosystems. Podzols were reported for upland cloud forests of New Guinea, in Northern Borneo mountains, in Columbian and Bolivian Andes, and in Costa Rica (Table 4). Podzols form under MCF vegetation in a wide range of parent materials. Most MCF Podzols have evidences of hydromorphism, such as a presence of an ironpan, and thick A

horizons. However, a number of researchers reported under MCF vegetation the presence of soils affected by excessive moisture rather than by strong leaching. In Hawaiian MCF Aquertic Humitropepts (= Histic Vertic Stagnosols) were found (Santiago et al., 2000). In South Ecuadorian Andes (Schrumpf et al., 2001) there were soils with exceptionally thick organic layer, including Histosols. Other researchers also mentioned the presence of organic soils in MCF (e.g. Chiu et al., 1999; De Carvalho et al., 2000).

In the regions, where volcanic ashes contribute significantly to parent material, no Podzols are found. The soils reported for such regions, include Andosols, Cambisols, and Ferralsols. Base-rich materials, like limestone and ultrabasic rock debris, also do not permit the development of Podzols (Table 4).

However, apart from specific parent materials, MCF ecosystems show a wide range of soils. In the upper montane (Atlantic) rain forest in Ibitopoca Range, south-eastern Brazil De Carvalho et al. (2000) described Histosols, Ferralsols, and Cambisols as the main soil groups. The studies on soils formed on crystalline silicate rocks in Taiwan showed the presence of Albic Stagnic Acrisols/Alisols, Dystric Cambisols, and Histosols (Chiu et al., 1999). In South Ecuador, in the altitudinal belt characterized as a transitional zone from "Lower Montane Rain Forest" to "Lower Montane Cloud Forest", Wilcke et al. (2003) found Dystric Cambisols formed on the debris of Paleozoic schists and sandstones. Mendoza-Vega et al. (2003) described a number of soil groups developed under MCF in Chiapas highlands, Mexico, namely: Luvisols, Cambisols, Leptosols, Phaeozems, and Acrisols. However, these results were not confirmed by data on soil properties.

The analyses of the literature (Table 4) and our data indicate that the processes of intensive weathering, strong leaching, spodic material formation, and gleyization due to surface water stagnation characterize the soils of MCF ecosystems. These processes lead to the formation of soils resembling Podzols in morphology and properties, even on heavy-textured materials. However, these Podzols are different from classical "zonal" Podzols of boreal coniferous forests. The topsoil has evidences of Fe and Mn reduction, and the accumulation of poorly crystallized compounds in most MCF Podzols is restricted in illuvial horizons to peds and rock fragments surfaces, placic layers, or occurs in accumulative

landscape positions outside the profile. The pedogenesis of Podzols in MCF is not very stable, and might be altered easily by slight modification of soil-forming factors. The existing data (Table 4) show that podzol-like profiles are present in cloud forests only in base-poor materials and only at the upper MCF zone. At lower elevations, the bleached horizon is absent, and at higher elevations, under “elfin forest” vegetation, hydromorphous soils are found. The presence of volcanic, calcareous, or just base-rich parent material leads to the formation of Umbrisols with deep humus-rich horizon. The presence of strongly weathered material also does not permit Podzol formation In MCF. On horizontal positions or due to the lack of good internal drainage hydromorphous soils form: Stagnosols, Gleysols, or Histosols. Thus, Podzols, under MCF vegetation, in places are absent, and in places form a complex mosaic with other soil groups.

5. Conclusions

1. The soils of upper MCF in Sierra Juárez mountains, Southern Mexico, are Follic Stagnic Podzols and Follic Stagnosols (Hyperdystric). In the lower MCF belt these soils are gradually replaced by Follic Cambisols (Humic, Hyperdystric).
2. All the soils are acid throughout the profile, they have thick surface organic horizon, where the bases are concentrated. Mineral horizons of all soils are poor both in exchangeable and total reserves of bases.
3. With decreasing altitude we observe the decrease of the thickness of the albic horizons, the depth of the maximum acid oxalate-extractable Fe concentrations, and the difference in clay content between the eluvial and illuvial horizons.
4. In the upper part of the toposequence the mineralogy of soil clays was similar to that of parent material (chlorite and mica), with some mixed-layered 2:1 minerals and gibbsite. In the lower part of the toposequence gibbsite and kaolinite were the dominant minerals.
5. The main pedogenic processes in the study area are raw humus accumulation, soil acid weathering *in situ*, spodic material accumulation, root-derived humus concentration in veins, and iron reduction due to water stagnation in mineral topsoil. With increasing elevation the intensity of weathering decreases, while the extent of water stagnation increases.

6. Bioclimatic conditions of MCF ecosystems favor the development of Podzols and Podzol-like soils. However, the pedogenesis of Podzols in MCF is not very stable, and might be easily altered due to parent material richer in bases or to changes in drainage conditions.
7. To a great extent the genesis and altitudinal distribution of the soils in the MCF depends on parent material.

6. Acknowledgements

The research was supported by the projects SEP-CONACyT 55718 and PAPITT IN104807. The authors would like to thank E. Fuentes Romero, R. Ramos Bello, M. del S. Galicia Palacios (Lab. Edafología, Facultad de Ciencias, UNAM) and E. Vallejo Gómez (Institute of Geology, UNAM) for chemical analyses, A.N. Safronov (Institute of Geology, KarRC RAS), for providing X-ray diffraction data, and the analytical laboratory team of the Institute of Geology KarRC RAS for total chemical analyses of soil samples. Also we express our gratitude to Professor F. Ugolini and anonymous reviewer for a fruitful discussion of the paper.

7. References

- Alfaro Sánchez, G., 2004. Suelos. In: García-Mendoza, A.J., Ordóñez, M. de J., Briones-Salas, M. (Eds.), Biodiversidad de Oaxaca. UNAM - FOCN - WWF, México, D.F. pp. 55-66.
- Askew, G.P., 1964. The mountain soils of the east ridge of Mt. Kinabalu. Proceed. Royal Soc. London. Ser. B, Biological Sciences 161, 65-74.
- Bain, D. C., 1977. The weathering of ferruginous chlorite in a podzol from Argyllshire, Scotland. Geoderma 17, 193-208.
- Barshad, I., Rojas-Cruz, L., 1950. A pedologic study of a podzol soil profile from the equatorial region of Columbia, South America. Soil Science 70, 221-236.
- Bautista-Cruz, A., Gutiérrez-Castorena, Ma. Del C., Del Castillo-Sánchez, R.F., Etchevers-Barra, J.D., 2005. Cronosequencia de un suelo y su clasificación en un área originalmente ocupada por bosque mesófilo de montaña. Terra Latinoamericana 23,147-157.

- Bohlman, S.A., Matelson, T.J., Nadkarni, N.M., 1995. Moisture and temperature of canopy, humus and forest floor soil of a montane cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 21, 13-19.
- Bracho, R., Sosa, V.J., 1987. Edafología. In: Puig, H., Bracho, R. (Eds.), *Bosques mesófilos de montaña de Tamaulipas*. Instituto de Ecología, México, D.F., Publ. 21, pp. 29-37.
- Browne, B.A., 1995. Toward a new theory of podzolization. In: McFee, W.W., Kelly, J.M. (Eds.), *Carbon Forms and Functions in Forest Soils*. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, USA, pp. 253–273.
- Bruijnzeel, L. A., Proctor, J., 1995. Hydrology and Biochemistry of Tropical Montane Cloud Forest: What do we really Know?. In: Hamilton, L., Juvik, J. O., Scatena, F. N. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forest*. Springer-Verlag, New York, pp. 38-78.
- Bruijnzeel, L.A., Waterloo, M.L., Proctor, J., Kuiters, A.T., Kotterink, B., 1993. Hydrological observations in montane rain forest on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the Massenerhebung effect. *Journal of Ecology* 81, 145-167.
- Burnham, C.P., 1974. Altitudinal change in soils on granite in Malaysia. *Proc. X World Congress Soil Sci., Moscow. Genesis, Classification and Geography of Soils. Commission V, Vol. VI, Part 1*, pp. 290-296.
- Buurman, P., Jongmans, A.G., 2002. Podzolization – an additional paradigm *Edafologia* 9, 107-114.
- Buurman, P., Jongmans, A.G., 2005. Podzolisation and soil organic matter dynamics. *Geoderma* 125, 71-83.
- Carfantan, J.Ch., 1986. Du système cordillérain North-Américain au domaine Caraïbe. Université de Savoie, PhD Thesis.
- Centeno-García, E., 2004. Configuración geológica del estado. In: García-Mendoza, A.J., Ordóñez, M. de J., Briones-Salas, M. (Eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. UNAM - FOCN - WWF, México, D.F. pp. 29-42.
- Chiu, C.Y., Lai, S.Y., Lin, Y.M., Chiang, H.C., 1999. Distribution of the radionuclide ¹³⁷Cs in the soils of a wet mountainous forest in Taiwan. *Applied Radiation Isotopes* 50, 1097-1103.
- Dahlgren, R.A., Ugolini, F.C., 1989. Formation and stability of imogolite in a tephritic Spodosol, Cascade Range, Washington, U.S.A. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 53, 1897-1904.

- De Carvalho, L.M.T., Fontes, M.A.L., de Olivera-Filho, A.T., 2000. Tree species distribution in canopy gap and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca Range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 149, 9-22.
- Denisov, I.A., 1961. Harakternye osobennosti vertikalnoy zonalnosti pochv Tsentralnoy Afriki (Characteristic properties of vertical zonality of soils of Central Afrika). *Pochvovedenie* 6, 19-25 (In Russian, English summary).
- Dixon, J.B., White, G.N., 1999. Soil mineralogy. Laboratory manual. Agronomy 626. Soil and Crop Sciences Department, Texas A&M University, College Station, TX.
- Edwards, P. J., Grubb P. J., 1982. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea IV. Soil characteristics and the division of mineral elements between the vegetation and soil. *Journal of Ecology* 70, 649-666.
- Flores, A., Manzanero G.I., 1999. Tipos de vegetación del estado de Oaxaca. In: Vasques, M.A. (Ed.), *Sociedad y Naturaleza de Oaxaca 3: Vegetación y Flora*. Oaxaca, pp. 7-45.
- Farmer, V.C., Russel, J.D., Berrow, M.L., 1980. Imogolite and proto-imogolite allophane in spodic horizons: Evidence for a mobile aluminum silicate complex in podzol formation. *Journal of Soil Science* 31, 673-684.
- Fridland V.M., 1964. *Pochvy i Kory Vyvetrivaniya Vlazhnyh Tropikov (Soils and Weathering Mantles of Humid Tropics (with Northern Vietnam as an Example))*. Nauka, Moscow. (In Russian).
- Fölster, H., Von Christen, H., 1977. The influence of Quaternary uplift on the altitude zonation of mountain soils on diabase and volcanic ash in humid parts of the Colombian Andes. *Catena* 3, 233-263.
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. UNAM, México.
- García Calderón N. E., Ibañez Huerta, A., Álvarez Arteaga, G., Krasilnikov, P., Hernández Jiménez, A., 2006. Soil diversity and properties in coffee-growing areas in Sierra Sur de Oaxaca, Mexico. *Canadian Journal of Soil Science* 86, 64-72.
- Gerasimova, M.I., Gubin, S.V., Shoba, S.A., 1996. *Soils of Russia and adjacent countries*. Moscow State University & Wageningen Agricultural University, Moscow –Wageningen.
- Grieve, I., Proctor, J., Cousins, S., 1990. Soil variation with altitude on Volcan Barva, Costa Rica. *Catena* 17, 525-534.

- Gustafsson, J.P., Bhattacharya, P., Bain, D.C., Fraser, A.R., McHardy, W.J., 1995. Podzolisation mechanisms and the synthesis of imogolite in northern Scandinavia. *Geoderma* 66,167-184.
- Hardon, H.J., 1936. Podzol-profiles in the tropics. *Nat. Tijdschr. Ned.-Ind.* 96, 25-41.
- Herbillon, A. J., Makumbi M. N., 1975. Weathering of chlorite in a soil derived from a chloritoschist under humid tropical conditions. *Geoderma* 13, 89-104.
- Herrmann, L., Anongrak, N., Zarei, M., Schuler, U., Spohrer, K., 2007. Factors and processes of gibbsite formation in Northern Thailand. *Catena* 71, 279-291.
- IUSS Working Group WRB. 2006. World reference base for soil resources 2006. 2nd edition. World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Rome.
- Jackson, M. L., 1958. *Soil Chemical Analysis*. Englewood Cliffs, NJ Prentice- Hall.
- Jakobsen, B.H., 1989. Evidence for translocation into the B horizon of a subarctic podzol in Greenland. *Geoderma* 45, 3-17.
- Jenny, H., 1948. Great soil groups in the equatorial regions of Colombia, South America. *Soil Science* 66, 5-28.
- Kitayama, K., 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetario* 102, 149-171.
- Krasilnikov P.V., García Calderón N. E., Sedov S. N., Vallejo Gómez E., Ramos Bello R., 2005. The relationship between pedogenic and geomorphic processes in mountainous tropical forested area in Sierra Madre del Sur, Mexico. *Catena* 62, 14-44.
- Lundström, U. S., van Breemen, N., Bain D. 2000. The podzolization process. A review. *Geoderma* 94, 91-107.
- Mendoza-Vega, J., Karlton, E., Olsson, M., 2003. Estimation of amounts of soil organic carbon and fine root carbon in land use and land cover classes, and soil types of Chiapas highlands, Mexico. *Forest Ecology and Management* 177, 191-206.
- Morozov, G.F., 1931. *Uchenie o Lese (Forest Science)*. Moscow, Selhozizdat. (In Russian).
- Munsell Soil Color Charts. 2000. Revised washable edition. Munsell Color, New Windsor, NY.

- Ponomareva, V.V., 1969. Theory of Podzolization. Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem.
- Pritchett W. L. 1979. Properties and Management of Forest Soils. John Wiley & Sons, N.Y.–Chichester–Brisbane–Toronto.
- Roman L., Scatena F.N., 2007 Tropical Montane cloud forest soils: an overview. Mountains in the Mist: Conserving and Managing Tropical Montane Cloud Forests Symposium Proceedings. August 2004
- Romero-Romero, M.A., Castillo, S., Meave, J., van der Wal, H., 2000. Análisis florístico de la vegetación secundaria derivada de la selva húmeda de montaña de Santa Cruz Tepetotutla (Oaxaca), México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 67, 89-106.
- Ross, G. J., Wang, C., Ozkan, A. I., Rees, H. W., 1982. Weathering of chlorite and mica in a New Brunswick podzol developed on till derived from chlorite-mica schist. Geoderma 27, 255-267.
- Rzedowski, J., Palacios-Chávez, R., 1977. El bosque de Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana en la región de La Chinantla (Oaxaca, México). Bolotín Sociedad Botanica de México 36, 93-123.
- Santiago, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Fownes, J.H., Mueller-Dombois, D., 2000. Transpiration and forest structure in relation to soil waterlogging in a Hawaiian montane cloud forest. Tree Physiology 20, 673-681.
- Schawe, M., Glatzel, S., Gerold, G., 2007. Soil development along an altitudinal transect in a Bolivian tropical montane rainforest: Podzolization vs. hydromorphy. Catena (in press).
- Schoeneberger, P.J., Wysocki, D.A., Benham, E.C., Broderson, W.D. (Eds.), 2002. Field book for describing and sampling soils, Version 2.0. NRCS, NSSC, Lincoln, NE.
- Schrumpf, M., Guggenberger, G., Valarezo, C., Zech, W., 2001. Tropical montane rain forest soils. Development and nutrient status along an altitudinal gradient in the south Ecuadorian Andes. Die Erde 132, 43-59.
- Sevink, J., 1984. An altitudinal sequence of soils in the Sierra Nevada de Santa Marta (Ecoandes). In: van der Hammen, T. (Ed.), Studies on tropical Andean Ecosystems. Cramer, Vaduz, pp. 131-137.

- Ugolini, F.C., Dahlgren, R.A., 1987. The mechanism of podzolization as revealed by soil solution studies. In: Righi, D. and Chauvel, A. (Eds.), Podzols et podzolization. AFES et INRA, Paris, pp. 195-203.
- Vance, E.D., Nadkarni, N.M., 1992. Root biomass in the forest floor and in the canopy of a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Plant Soil* 142, 31-39.
- van der Wal, H., 1996. Plan de manejo de los recursos naturales en dos comunidades Chinantecas de Oaxaca. Reporte Final WWF. PAIR-UNAM.
- van Ranst, E., Stoops, G., Gallez, A., Vandenberghe, R. E., 1997. Properties, some criteria of classification and genesis of upland forest Podzols in Rwanda. *Geoderma* 76, 263-283.
- van Reeuwijk, L. P. (Ed.), 2002. Procedures for soil analysis. 6th edition. ISRIC-FAO. ISRIC Technical Paper No. 9.
- Vera, M., Cavelier, J., Santamaria, J., 1999. Reabsorción de nitrógeno y fósforo foliar en árboles de bosques montanos en los Andes centrales de Colombia. *Revista de Biología Tropical* 47, 33-43.
- Webster, G.L., 1995. The panorama of neotropical cloud forests. In: Churchill, S.P., Balslev, H., Forero, E., Luteyn, J.L. (Eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York, pp. 53-77.
- Wilcke, W., Valladarez, H., Stoyan, R., Yasin, S., Valarezo, C., Zech, W., 2003. Soil properties of landslides in mountain rain forest, Ecuador. *Catena* 53, 79-95.
- Wilde S. A. 1946. *Forest Soils and Forest Growth*. Waltham, Mass.

Table 4. The data reported on the presence of different soil groups in montane cloud forests. The soil names, where possible, were correlated with the World Reference Base for Soil Resources (IUSS Working Group WRB, 2006)

Locality	Altitude, m asl	Parent material	Precipitation, mm	Soils	Specific properties	Reference
Mt Kinabalu, Northern Borneo	"Elfin forest" 2100-3000	Siltstone, shale and greywacke-type sandstones	Not reported	Histic Gleysols	Acid soils with some evidences of podzolization	Askew, 1964, Kitayama, 1992
Bolivian Andes	2800-3400	Metasiltstones, slates, and metasandstones	3050	Histic Placic Gleyic Podzols	Deep Ag horizon	Schawe et al., 2007
South Ecuadorian Andes	2200-2900	Phyllites, metamorphic sandstones and quartzites	2850	Histic Gleyic Cambisols, Histic Gleysols, Sapric Histosols		Schrumpf et al., 2001
Upper MCF belt						
Arafac Mountains, New Guinea	2000-2100	Quartzite sandstone and shale	2500	Podzols	Thick A and E horizons	Hardon, 1936
Mt Kinabalu, Northern Borneo	1800-2100	Siltstone, shale and greywacke-type sandstones	Not reported	Hydromorphic Podzols	Leached horizons extend down to the rock, the deposition takes the form of OM and Fe oxide coatings on the faces of shale and sandstone fragments	Askew, 1964, Kitayama, 1992
Bolivian Andes	2150-2800	Metasiltstones, slates, and metasandstones	2600	Histic Placic Podzols	Shallow A horizon, placic horizons	Schawe et al., 2007
Columbian Andes	2460	Crystal dacitic tuff, underlain by kaolinitic shale	2000	Placic Podzols	Very thick A horizon	Jenny, 1948 Barshad and Rojas- Cruz, 1950
Cameron Highlands, Malaysia	1500-2900	Granites	4060	Hydromorphous Podzols and Histosols	With iron pans, the peat layer varied between 30 and 120 cm	Burnham, 1974
Sierra Nevada de Sta. María, Ecuador	2500-3000	Granites, diorites, rhyolitic rock	3500	Haplic Stagnosols		Sevink, 1984
Hawaii	1200	Strongly weathered basalts	5000	Histic Stagnosols	Soil waterlogging varied with topography	Santiago et al., 2000
South Ecuadorian	1900-2200	Phyllites, metamorphic	2000	Histic Gleysols (Humic)		Schrumpf et al.,

Table 4 (continued)

Andes		sandstones and quartzites					2001
Taiwan	1670-2169	Crystalline silicate rocks	>4000	Histosols, Albic Stagnic Acrisols/Alisols, Haplic Cambisols (Dystric)	Shallow A horizon, thick organic layer		Chiu et al., 1999
Sierra Norte de Oaxaca, Mexico	1850±150	Schists	1719	Humic Cambisols (Dystric)	The presence of a sombric horizon		Bautista-Cruz et al., 2005
Ibitopoca Range, south-eastern Brasil	1390-1490	Not reported	1544	Ferralsols, Histosols, Cambisols	Histosols situated in valley-bottom position, Ferralsols in lower and mid-slope, Cambisols – at upper-slope		De Carvalho et al., 2000
Central and Eastern Africa	1900-2400	Volcanic ashes	>2000	Andosols, Histosols	Deep humus penetration, pale mineral horizons		Denisov, 1961
Central and Eastern Africa	1750-2200	Acid silicate gravel	>2000	Podzols	With thick well-structured A horizon		Denisov, 1961
New Guinea	2400-2500	Volcanic ash-containing alluvium	Not reported	“Dark clayey soils”	Deep organic matter penetration		Edwards and Grubb, 1982
Volcan barva, Costa Rica	2000-2600	Basaltic and andesitic lavas	5000	Fibric Histosols, Histic Vitric Andosols	At 2000 m asl the peat layer was > 50 cm, and at 2600 m asl – 15 cm		Grieve et al., 1990
Central Columbian Andes	2800	Volcanic ash and other pyroclastic products	1988	Haplic Andosols (Dystric)	“More or less acid”		Vera et al., 1999
North-Eastern Mexico	800-1400	Limestone	Not reported	Rhendzic Leptosols, Luvisols			Bracho and Sosa, 1987
Sabah, Malaysia		Ultrabasic rocks		Haplic Cambisols (Humic, Dystric)			Bruijnzeel et al., 1993
Chiapas highlands, Mexico	1200-2600	Calcareous sedimentary rock, lutite, and sandy rocks	1000-1700	Luvisols, Cambisols, Leptosols, Phaeozems, Acrisols			Mendoza-Vega et al., 2003
Lower MCF belt							
Mt Kinabalu, Northern Borneo	1600-1800	Siltstone, shale and greywacke-type sandstones	Not reported	Podzols	Iron oxides and organic matter deposits concentrated on the faces of weathered shale and sandstone fragments		Askew, 1964

Table 4 (continued)

Cali, Colombian Andes	1000-3200	Diabase and volcanic ashes	Not reported	Haplic Ferralsols (Humic), Haplic Cambisols (Humic), Haplic Andosols (Dystric)	Humus accumulation and soil acidity increase with altitude	Fölster and von Christen, 1977
Sierra Nevada de Sta. María, Ecuadorean Andes	1150-2500	Granites, diorites, rhyolitic rock	2200	Haplic Cambisols (Humic)		Sevink, 1984
Monteverde, Costa Rica	1480	Volcanic ash	2500	Haplic Andosols (Dystric)	With deep A horizon	Vance and Nadkarni, 1992; Bohlman et al., 1995
Central Colombian Andes	1850	Volcanic ash and other pyroclastic products	3000	Andic Ferralsols (Humic)	Leached and poor in bases	Vera et al., 1999
South Ecuador	1800-2200	Paleozoic schists and sandstones	2220	Haplic Cambisols (Humic)		Wilcke et al., 2003
Bolivian Andes	1700-2150	Metasiltstones, slates, and metasandstones	2300	Humic Cambisols (Dystric)	Very thick A horizon	Schawe et al., 2007

CAPÍTULO

3

ALMACENES DE CARBONO EN LA BIOMASA Y EL SUELO DE UN ECOSISTEMA DE BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN LA SIERRA NORTE DE OAXACA, MÉXICO

Abstract

Montane cloud forest undergo important variations in their structure and productivity when are compared with humid tropical forests, nevertheless, still is barely included the relation between this condition and their capacity to recycle and store carbon in its different compartments. This study intended to consider the carbon content in the aerial and underground pools (fine roots and soil) in five communities of montane cloud forest in the north mountain range of Oaxaca, located between 1500 and 2500 msnm. The measurements of the different carbon pools in each altitudinal floor took place by means of the implementation of a design of sampling nested in parcels of 3000 m². Results indicated that carbon accumulated at 2500 and 1500 masl was of 440 and 420 Mg ha⁻¹ respectively, whereas at 1950 and 2400 msnm it drop to 354 Mg ha⁻¹ average.

The previous data suggest that the total carbon pool for these forests decrease at an important way in those sites where conditions come together such as low temperatures, atmospheric humidity consistently lifted and hidromórfic soils that restrict the production of biomass and the decomposition of organic debris in soil surface.

Key words: Carbon pools, biomass, soil, montane cloud forest.

Resumen

El bosque mesófilo de montaña (BMM) sufre variaciones importantes en su estructura y productividad cuando es comparado con bosques tropicales húmedos situados en altitudes inferiores, sin embargo, aún resulta escasamente comprendida la relación que existe entre esta condición y la capacidad de los ecosistemas para capturar y almacenar carbono en sus diferentes compartimentos. Este estudio tuvo por objeto estimar el contenido de carbono en los almacenes aéreos y subterráneos (raíces finas y suelo) para cinco comunidades de BMM en la Sierra Norte de Oaxaca, situadas entre los 1500 y 2500 msnm. Las mediciones de los distintos almacenes de carbono en cada piso altitudinal se efectuaron mediante la implementación de un diseño de muestreo anidado en parcelas de 3000 m². Los resultados indicaron que la cantidad de carbono almacenado fue más elevada a 1500 y 2500 msnm, (440 y 420 Mg ha⁻¹ respectivamente). en tanto que entre 1950 y 2400 msnm disminuyó en promedio a 354 Mg ha⁻¹. Los datos anteriores sugieren que el almacén total de carbono para estos bosques disminuye de manera importante en aquellos sitios donde confluyen condiciones tales como bajas temperaturas, humedad atmosférica consistentemente elevada y suelos hidromórficos que restringen la producción de biomasa y la descomposición de restos orgánicos en el suelo.

Palabras clave: Carbono, almacenes, biomasa, suelo. bosque mesófilo de montaña

1. Introducción

Los bosques mesófilos de montaña ⁶(BMM) representan el 0.26 % de la superficie terrestre (Bubb *et al.* 2004), pero su participación en del ciclo global de carbono (C) cobra relevancia debido al creciente deterioro de que son objeto, lo cual implica la emisión de importantes cantidades de C a la atmósfera, mismas que contribuyen a acelerar el cambio climático global. Por otra parte, considerando la posible recuperación de estos sistemas bajo planes de manejo adecuados, es factible que puedan contribuir en la captura del C atmosférico en el medio terrestre. Una pieza fundamental para entender la magnitud con que este fenómeno puede tener lugar en una y otra vía es la determinación del tamaño de los almacenes de C terrestre en estos sistemas de la manera más precisa y completa posible, partiendo del conocimiento de su historia de uso y de la gama de interacciones bióticas y abióticas que en ellos tienen lugar.

De acuerdo a la definición empleada por Stadtmüller (1987), el BMM es un ecosistema representado por comunidades vegetales altamente heterogéneas en su composición florística y estructural, que se distribuye principalmente en laderas montañosas protegidas de fuertes vientos y de la excesiva insolación. Estos ecosistemas registran elevada humedad ambiental de manera persistente y están sometidos a la presencia de un estrato nuboso semipermanente. En México, el bosque montano de niebla es conocido bajo la denominación de bosque mesófilo de montaña (BMM) (Rzedowski y Palacios Chávez 1977) y comprende menos del 1 % del territorio nacional, sin embargo, se estima que posee entre 2500 y 3000 especies de plantas (Rzedowski 1996), cifra que representa alrededor del 12 % de toda la biodiversidad vegetal del país. El intervalo de altitud en el cual se distribuye y que se ubica en el rango de 400 a 2876 m (Challenger 1998), lo posiciona como zona de transición entre los bosques templados y la vegetación de clima cálido húmedo (Ortega y Castillo 1996), consecuencia de ello no solo es la variación florística y estructural de sus poblaciones, sino también la elevada heterogeneidad del medio físico y de las

⁶ Para efecto de este estudio se consideran equivalentes los términos de bosque montano de niebla (BMN) y bosque mesófilo de montaña (BMM).

interacciones bióticas y abióticas, condiciones que lo convierten en uno de los ecosistemas más notables y complejos.

Diferentes estudios denotan que estos bosques sufren variaciones importantes conforme se incrementa la altitud, siendo de las más notables: la reducción en la estatura de los árboles (Whitmore 1984, Stadtmüller 1987), disminución de la productividad primaria neta en superficie (Raich *et al* 1998) y en la tasa de mineralización de la materia orgánica del suelo (MOS), (Marrs *et al.* 1988, Wilcke *et al.* 2008). Las razones precisas por las que se forman bosques nublados con las características anteriormente descritas aún resultan poco claras, pero tienden a justificarse a partir de las condiciones hídricas del suelo (saturación que limita la respiración de raíces), de la disminución en la radiación por la nubosidad persistente, a la alta concentración de compuestos fenólicos en el suelo y la toma limitada de nutrientes asociada con bajas tasas de mineralización (Grubb 1977, Bruijnzeel y Proctor 1995, Bruijnzeel y Veneklaas 1998).

Una característica común en los BMM, es su capacidad para almacenar altos contenidos de C en la biomasa y en el suelo (ver cuadro 6), cuando se les compara con otros ecosistemas forestales (Tanner 1980, Delaney 1997, Kitayama y Aiba 2002). Para México, se tienen pocos registros de estudios que evalúen el C almacenado en estos ecosistemas y de manera particular destacan los trabajos realizados por De Jong *et al.* (1999) para Chiapas, Acosta (2003) en Oaxaca y Rodríguez Laguna *et al.* (2006) para Tamaulipas. Los datos generados por estos trabajos (ver cuadro 5), confirman que el BMM se sitúa dentro de los ecosistemas de mayor acumulación de C por unidad de superficie dentro del país. No obstante, aún resulta poco clara la influencia que puede ejercer la heterogeneidad ambiental (cambios en temperatura, humedad y propiedades edáficas) sobre la acumulación de carbono en los diferentes almacenes y que es magnificada dentro de estos sistemas a través del amplio intervalo altitudinal en el que se establecen.

El objetivo de este trabajo consistió en estimar el contenido de carbono en los almacenes aéreos y subterráneos de cinco comunidades primarias de BMM establecidas sobre un intervalo de altitud de 1500 a 2500 m en la región de la

Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca, México y determinar su posible relación con algunas variables ambientales. Para poder llevar a cabo este objetivo, se cuantificó la densidad arbórea, el área basal, la biomasa aérea y subterránea, así como el almacén de carbono edáfico a una profundidad de 100 cm y a partir de esta información, se calculó el almacén total de C dentro del sistema.

2. Material y métodos

2.1 Área de estudio

El estudio se realizó en los bosques de la comunidad indígena de Santa Cruz Tepetotutla, región de La Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca, México ($17^{\circ} 38' - 17^{\circ} 40' N$, $96^{\circ} 32' - 96^{\circ} 33' O$) (Fig. 1), caracterizada por su relieve montañoso abrupto, alta humedad atmosférica y una gran biodiversidad (Martin y Madrid 1992, Martin 1993), Los bosques se insertan en un intervalo de altitudinal que va de los 500 a más de 2700 m y ocupan una superficie aproximada a las 10,000 ha. (van der Wal 2006). El sistema montañoso del cual forman parte, se constituyó a partir de levantamientos tectónicos del Mioceno, Plioceno y aún en el Cuaternario (Centeno-García 2004). El material geológico está compuesto por rocas metamórficas del Pérmico superior y Triásico inferior, consiste de esquistos de mica y clorita con inclusiones menores de cuarcita (Carfantan 1986). El relieve es escarpado a muy escarpado y la pendiente oscila entre los 10° y 50° (Ortiz Pérez *et al.* 2004).

El clima de la zona es templado transicional hiperhúmedo con no menos de 50 mm de precipitación en el mes más seco (García 1973). La precipitación media anual a una altitud de 1450 m es de 5800 mm y la temperatura media anual es de $16.5^{\circ} C$ (CONAGUA, 2009). La vegetación originalmente caracterizada en su conjunto como bosque mesófilo de montaña (Rzedowski y Palacios Chávez 1977), se compone de diversas comunidades forestales primarias que van de los bosques templados de pino-encino en la parte más alta, pasando por bosques de niebla en altitudes medias hasta bosques lluviosos tropicales en las partes bajas (Meave *et al.* 2006).

Estudios recientes indican que los suelos dominantes son Podzoles fólicos estagnónicos y Stagnosoles fólicos entre los 2050 y 2500 msnm y Cambisoles fólicos (IUSS Working Group WRB 2006) por debajo de este intervalo y hasta los 1500 m. Las características comunes a estos suelos son la acidez extrema, fuerte lavado de bases y notable acumulación de restos orgánicos en la superficie del suelo (Álvarez *et al.* 2008).

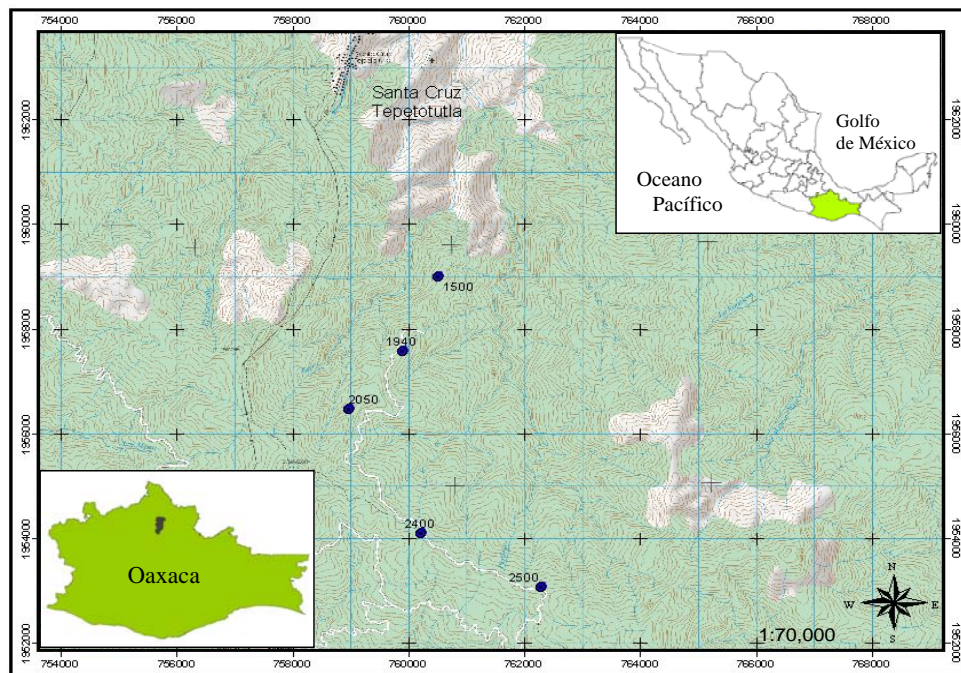


Figura 1. Localización de los sitios de estudio sobre la ladera N de la cuenca del Río Perfume, San Felipe Usila, Oaxaca.

2.2 Selección de sitios de muestreo

Se muestrearon cinco comunidades vegetales primarias de BMM ubicadas a 1500, 1940, 2050, 2400 y 2500 msnm. El límite superior coincide con el parteaguas de la cuenca del Río Perfume y el inferior colinda con bosques secundarios premontanos y áreas de cultivo. De acuerdo a Meave (2006), las comunidades forestales entre 1500 y 2050 msnm se localizan dentro del criterio de los bosques montanos bajos (Holdridge 1967) y tienen gran afinidad florística con los bosques premontanos húmedos subyacentes, mientras que por encima de esta altitud hay una marcada transición hacia bosques montanos altos caracterizados por la abundante presencia de líquenes y epifitas, y en su parte

más alta por la de especies de mayor afinidad con los bosques templados, como las del género *Quercus* (Meave *et al.* 2006).



Figuras 2 a-e. Panorámica de comunidades vegetales a: a) 1500 m, b) 1950 m, c) 2050 m, d) 2400 m y e) 2500 m.

Para evaluar la biomasa aérea total (BAT), se estableció un diseño de muestreo anidado siguiendo métodos empleados por Hughes *et al.* (1999), Jaramillo *et al.* (2003) y Etchevers *et al.* (2005). Se delimitó una parcela de 60 × 50 m para cada altitud en la que se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m) para todos los árboles vivos y muertos con DAP > 10 cm. Los árboles del subdosel con altura mayor a 1.3 m, pero con DAP entre 3 y 10 cm, al igual que los restos maderables se midieron en 5 subcuadrantes de 25 × 4 m distribuidos de manera concéntrica al interior del cuadrante mayor. En el caso de los restos maderables, se midió su diámetro y longitud y se tomaron muestras para determinar la densidad de la madera en laboratorio. La biomasa de los árboles > 3 cm DAP se calculó usando ecuaciones alométricas para bosques montanos de la Sierra Norte de Oaxaca (Acosta 2003). La biomasa de los árboles muertos se calculó como el volumen del tronco multiplicado por la densidad específica de la madera muerta. Para el análisis y la descripción de cada sitio, los datos de DAP se dividieron en cuatro categorías: 3 a 10 cm, 10.1 – 30 cm, 30.1 – 60 cm y más de 60 cm.



Figura 3. Esquema ilustrativo para la toma de muestras de los diferentes almacenes de C.

Se cuantificó la biomasa de arbustos y herbáceas, dentro de cada parcela de 25 × 4 m, para ello se establecieron dos subcuadrantes de 1 × 1 m (n = 10 por piso). Se incluyó dentro de la muestra sólo la vegetación perteneciente al subcuadrante con diámetro menor a 3 cm, excluyendo aquellos individuos que emergían de puntos aledaños pero fuera de él. El material cosechado fue cortado a ras del suelo, pesado y registrado. Se seleccionó una pequeña muestra de esta vegetación para llevarla al laboratorio y determinar su masa seca, secándola en estufa a 80 °C, posteriormente se molió y tamizó con malla 80 para analizar su contenido de C.

Para efecto de este estudio se consideró bajo el término de mantillo al material suelto, hojas muertas, flores, frutos, semillas, trozos de corteza y madera muerta con menos de 2.5 cm de diámetro. Dentro de los cuadrantes de 25 × 4 m se marcaron cuatro cuadros de 0.5 × 0.5 m (n = 20 por piso) en los que se colectó el mantillo; el material fue mezclado y pesado, seleccionando una pequeña submuestra que se trasladó a laboratorio y se secó a 80°C para obtener biomasa seca y contenido de C como en el caso anterior.

Para cuantificar los almacenes de carbono edáfico y raíces finas (< 5 mm de diámetro), se perforaron dos perfiles por subcuadrante (n = 10 por piso) hasta una profundidad de 100 cm o antes en caso de presentarse el contacto lítico. Las muestras de suelo se tomaron por horizonte con tres repeticiones extraídas mediante un cilindro de 100 cm³ de capacidad para evaluar densidad aparente y raíces finas y una muestra de mayor volumen para cuantificar el C orgánico en laboratorio. Las raíces finas, consideradas únicamente hasta una profundidad de 30 cm fueron extraídas manualmente, secadas a 72°C y pesadas para calcular su biomasa.

Para estimar el almacén total de raíces, se asumió de manera convencional una relación biomasa raíces / biomasa aérea del 19 % (de Jong *et al.* 1999). Los valores de biomasa vegetal fueron expresados como C considerando el factor de conversión de 0.5 (IPCC 2001), a excepción del mantillo y raíces finas en los que se tomaron muestras directas en los diferentes sitios y se obtuvo la concentración del C orgánico total a través de un analizador de carbono (UIC. Mod. CM5012). La concentración de C en las muestras del suelo fue determinada por combustión en húmedo (ISRIC 2002). La biomasa arbórea (BA), biomasa aérea total (BAT) y biomasa de raíces (BR) de cada altitud se calculó con base en la suma de los componentes respectivos y el almacén de carbono edáfico se estimó considerando la concentración promedio de C en cada horizonte, su densidad aparente y espesor.

3. Resultados

3.1 Densidad y área basal

La densidad de árboles mayores de 3 cm en DAP se situó entre 1516 y 4427 individuos por hectárea para 2500 y 1950 msnm respectivamente (cuadro 1). La categoría por DAP más abundante fue de 3 a 10 cm comprendiendo entre el 60 y 85 % de la densidad total, no obstante que su participación en el área basal total (ABT) fue mínima (3 – 11 %). El intervalo de AB de árboles vivos y muertos varió entre 41.2 (2050 msnm) y 64.6 m² ha⁻¹ (2500 msnm) con una media de 54.3 ± 8.5 m² ha⁻¹ (cuadro 2), no mostrando una tendencia clara con respecto al gradiente altitudinal. La mayor densidad de árboles con DAP mayor a 60 cm tuvo lugar a 2500 msnm con 53 individuos, que en conjunto contribuyeron con el 62 % del ABT para esta altitud. En contraparte, este subalmacén sólo participó con el 6 % del ABT a 2400 msnm, la mayor densidad de individuos muertos en términos porcentuales sobre el ABT se registró en los pisos intermedios (1950, 2050 y 2400 msnm) que representó en promedio el 11 % del ABT.

Cuadro 1. Media y error estándar de la densidad (Ind ha⁻¹) de árboles vivos y muertos en los diferentes pisos altitudinales

DAP (cm)	Altitud (m)				
	1500	1940	2050	2400	2500
Árboles vivos					
3 – 10	2060 ± 33	2960 ± 213	2120 ± 40	2400 ± 720	800 ± 107
10.1 – 30	667 ± 107	1187 ± 267	207 ± 20	1493 ± 427	463 ± 53
30.1 – 60	163 ± 33	80 ± 13	120 ± 20	80 ± 53	80 ± 40
> 60	20 ± 7	13 ± 13	27 ± 0	7 ± 13	53 ± 13
Subtotal	2910 ± 40	4240 ± 466	2474 ± 148	3980 ± 1512	1396 ± 251
Árboles muertos					
3 – 10	27 ± 13	80 ± 26.7	7 ± 0	187 ± 173	40 ± 26.7
10.1 – 30	47 ± 20	93 ± 40	53 ± 26.6	133 ± 26.7	67 ± 40
30.1 – 60	13 ± 7	13 ± 13.3	13 ± 6.66	13 ± 13.3	13 ± 13.3
> 60	0 ± 0	13 ± 13.3	7 ± 6.66	0 ± 0	0 ± 0
Subtotal	87 ± 7	187 ± 66.7	73 ± 7	333 ± 173	120 ± 53.3
Total	2997	4427	2547	4313	1516
<i>DAP : Diámetro a la altura del pecho = 1.3m</i>					
<i>Los valores corresponden a la media +/- Desv. Std.</i>					

Cuadro 2 Media y error estándar del área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) de árboles vivos y muertos en los diferentes pisos altitudinales

		Altitud (m)									
DAP (cm)	1500	1950	2050	2400	2500						
Árboles vivos											
3 – 10	1.97 ± 0.14	4.4 ± 1.17	1.15 ± 0.15	5.8 ± 3.66	1.22 ± 0.29						
10.1 – 30	14.97 ± 2.11	26.86 ± 6.69	5.31 ± 0.77	32.5 ± 7.38	11.58 ± 2.03						
30.1 – 60	22.87 ± 3.18	9.91 ± 5.31	19.04 ± 5.43	8.75 ± 5.45	10.9 ± 5.37						
> 60	12.95 ± 14.6	6.21 ± 8.05	11.05 ± 1.92	3.5 ± 5.68	38.36 ± 6.16						
Subtotal	52.76 ± 9.12	47.38 ± 3.52	36.55 ± 6.72	50.5 ± 3.15	62.06 ± 3.12						
Árboles muertos											
3 – 10	0.14 ± 0.08	0.39 ± 0.18	0.03 ± 0.01	0.95 ± 0.82	0.29 ± 0.27						
10.1 – 30	1.2 ± 0.6	1.89 ± 1.04	1.32 ± 0.6	2.38 ± 1.08	1.29 ± 1.04						
30.1 – 60	1.69 ± 1.72	1.14 ± 1.62	2.11 ± 1.78	2.82 ± 2.3	0.95 ± 1.24						
> 60	0 ± 0	2.51 ± 2.9	1.17 ± 1.65	0 ± 0	0 ± 0						
Subtotal	3.03 ± 1.2	5.93 ± 2.87	4.64 ± 2.81	6.15 ± 2.45	2.53 ± 1.21						
Total	55.79	53.31	41.19	56.7	64.59						
<i>DAP, diámetro a la altura del pecho = 1.3 m</i>											
<i>Los valores corresponden a la media +/- D.S.</i>											

3.2 Biomasa

3.2.1 Biomasa arbórea y arbustiva-herbácea

Entre 1500 y 2400 msnm, la BA disminuyó al pasar de 302 a 211 Mg ha^{-1} respectivamente (cuadro 3), este decremento fue menos pronunciado entre 1950 y 2400 m con una diferencia máxima entre los pisos involucrados de 20 Mg ha^{-1} . La mayor BA registrada fue a 2500 msnm con un valor de 414 Mg ha^{-1} , casi el doble del piso adyacente inferior (2400 msnm).

La participación porcentual de las diferentes categorías por DAP fue la siguiente: A 2500 msnm, los árboles con DAP > 60 cm representaron el 70 % de la BA; en tanto que para las demás altitudes no rebasó el 30 %. En contraste, a 2400 msnm resultó notable la contribución del segmento de 10 a 30 cm sobre la BA para este piso (56 %). Los valores de biomasa para el almacén arbustivo-herbáceo se ubicaron entre 0.35 y 1.45 Mg ha^{-1} y representó menos del 1 % de la BAT.

3.2.2 Necromasa

La biomasa de los árboles muertos en pie y los restos maderables fue más abundante a 1500 msnm (69 Mg ha^{-1}) y menor a 2500 msnm (25 Mg ha^{-1}). Este hecho se debe en gran medida a la mayor abundancia de troncos caídos y restos maderables en el primero y en términos porcentuales constituyó entre el 5 y 18 % de la BAT (cuadro 3). A 1950 msnm se registró el mayor contenido de biomasa de árboles muertos (21.7 Mg ha^{-1}), mientras que los restos maderables fueron más abundantes a 1500 m (62 Mg ha^{-1}). La biomasa en el mantillo no mostró una tendencia clara en el gradiente altitudinal (de 4 a 6 Mg ha^{-1}). En este gradiente, la BAT tuvo el mismo patrón de comportamiento que la BA; es decir, un decremento entre 1500 y 2400 msnm (377 a 254 Mg ha^{-1}) y su máximo valor a los 2500 msnm (444 Mg ha^{-1}).

Cuadro 3. Cantidad de biomasa en los diferentes componentes
Mg ha⁻¹ en los 5 pisos altitudinales

Almacén	Altitud (msnm)													
	1500			1950			2050			2400			2500	
Biomasa viva														
Árboles (DAP)														
0 - 10 cm	11.91			27.00			13.28			21.36			5.26	
10.1 - 30 cm	62.17			103.98			22.52			118.32			48.48	
30.1 - 60 cm	128.97			57.55			110.08			51.10			61.14	
> 60 cm	98.96			43.19			75.35			20.37			298.20	
Subtotal árboles	302.01			231.72			221.23			211.15			413.08	
Herbáceo-arbustivas	0.89	± 0.8		0.45	± 0.33		0.35	± 0.19		0.57	± 0.23		1.45	± 0.72
Total biomasa viva	302.90			232.17			221.58			211.72			414.53	
Necromasa														
Árboles muertos														
	6.23	± 1.18		21.72	± 3.23		13.12	± 9.04		10.42	± 5.44		6.60	± 4.90
Restos maderables														
0 - 10 cm	4.62	± 1.87		3.62	± 0.34		2.75	± 1.36		6.73	± 4.46		0.58	± 0.41
10.1 - 20 cm	19.4	± 11.64		6.3	± 2.75		10.42	± 7.08		13.28	± 9.26		7.68	± 3.99
> 20 cm	48.2	± 23.08		5.35	± 5.02		12.51	± 8.96		12.6	± 6.35		10.46	± 8.55
Subtotal restos maderables	62.58	± 39.65		11.15	± 7.99		23.17	± 11.07		27.57	± 20.48		18.72	± 9.72
Total necromasa	68.81			32.87			36.29			37.99			25.32	
Hojarasca	5.22	± 2.75		6.13	± 2.76		5.08	± 2.28		4.52	± 2.03		4.31	± 1.94
Biomasa aérea total	376.93			271.17			262.95			254.23			444.16	
Raíces														
Raíces finas	4.20	± 1.76		16.33	± 8.89		18.92	± 10.87		12.08	± 6.18		4.23	± 2.53
Total raíces (*)	57.55			44.11			42.10			40.23			78.76	
Biomasa total	434.48			315.28			305.05			294.46			522.92	

1 (*) Dato teórico generado a partir de la relación raíces / biomasa aérea = 0.19

2

3.2.3 Raíces finas y totales

La concentración promedio de C para raíces finas fue de 43 % y el almacén de biomasa para este segmento a 30 cm de profundidad entre 1950 y 2400 msnm fluctuó entre 12 y 19 Mg ha⁻¹, mientras que a 1500 y 2500 msnm fue de 4.20 y 4.23 Mg C ha⁻¹ respectivamente. El cálculo teórico de la biomasa total para raíces (empleando el factor BA/BR = 0.19)⁷ se situó entre 40 y 78.5 Mg ha⁻¹ (cuadro 3).

3.3 Almacenes de C

La cantidad de C en la BAT se situó en un intervalo de 126 a 221 Mg C ha⁻¹ (Fig.1). De este total, los árboles vivos aportaron entre el 80 y 86 % del almacén entre 1500 y 2400 msnm, pero para 2500 msnm esta proporción se incrementó al 93 %. A 1500 m, los restos maderables comprendieron el 17 % del C en la BAT, mientras que a 1950 y 2500 msnm este almacén sólo representó el 4 % del total. Resulta interesante constatar que la participación de los árboles muertos entre 1950 y 2400 msnm constituyó entre el 4 y 8 % del almacén total de C en biomasa aérea, a diferencia 1500 y 2500 msnm donde fue inferior al 2 %.

El C almacenado en raíces totales fue de 20 a 39 Mg C ha⁻¹, siendo mayor a 2500 msnm y menor entre 1950 y 2400 msnm. El almacén de C para la fracción de las raíces finas (< 5 mm) entre 1950 y 2400 msnm fue 3 o 4 veces superior al de los pisos extremos (Fig. 2).

La cantidad de C acumulado en el suelo a una profundidad promedio de 100 cm se mantuvo prácticamente constante entre 1500 y 2050 msnm (220 Mg C ha⁻¹), disminuyendo a partir de 2400 m y registrando su valor más bajo a 2500 msnm (183 y 158 Mg C ha⁻¹ respectivamente). Dentro de este gran almacén, se pudieron advertir cambios importantes en su composición: a 1500 msnm el 50 % del C almacenado correspondió a restos orgánicos acumulados en superficie, esta composición se incrementó al 60 % entre 1950 y 2400 msnm y se redujo nuevamente a 40 % para 2500 m.

⁷ (BA/BR) corresponde al cociente de la relación biomasa aérea/ biomasa de raíces, tomado de: de Jong *et al.* (1999).

El almacén total de C (biomasa + suelo) describió un patrón de comportamiento complejo e inesperado con respecto a los cambios altitudinales ya que registró su valor más alto a 1500 msnm (440 Mg C ha⁻¹) disminuyendo entre 1950 y 2400 msnm (350 Mg C ha⁻¹) e incrementándose nuevamente a 2500 msnm (420 Mg C ha⁻¹). Entre 1950 y 2400 msnm el suelo contuvo la mayor proporción de C (57 %) y a 2500 la mayor participación correspondió a la biomasa viva (49 %). Para todas las altitudes, los demás componentes contuvieron considerablemente menos C con respecto del almacén total con rangos del 3 al 8 % para necromasa, < del 9 % para raíces y 1 % para mantillo. (cuadro 4)

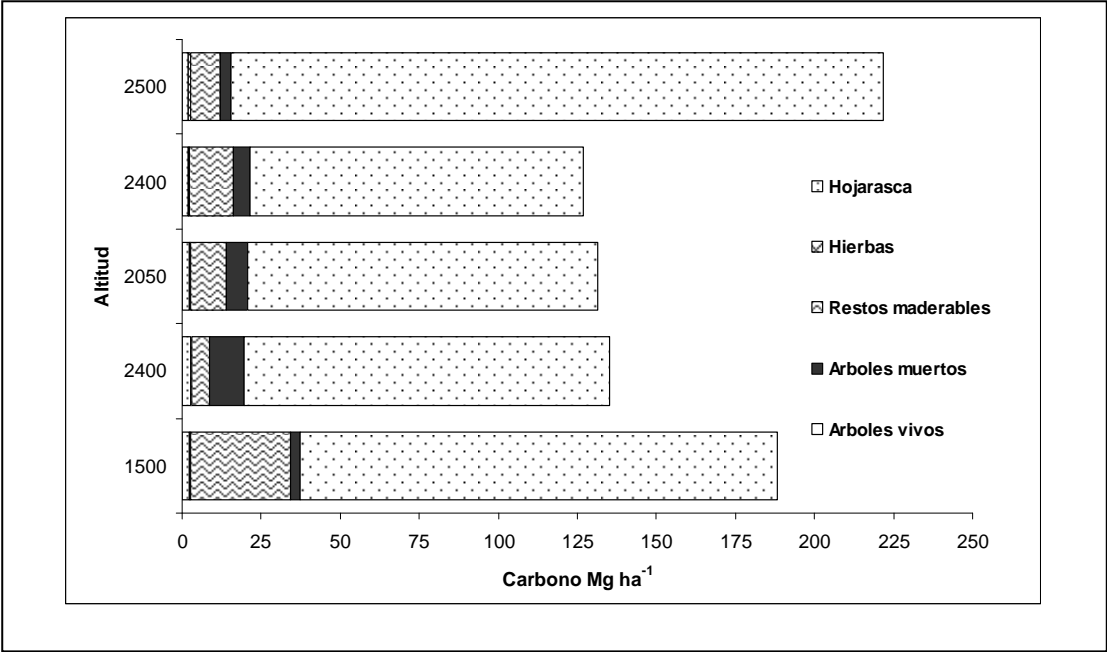


Figura 4. Cantidad de carbono en los diferentes componentes de la biomasa aérea entre los 1500 y 2500 msnm.

Cuadro 4. Distribución de los diferentes almacenes de carbono y participación porcentual con respecto al almacén total

Altitud	Biomasa aérea	Necromasa	Mantillo	Raíces ⁽¹⁾	Suelo	Total
<i>msnm</i>	<i>Mg C ha⁻¹</i>					
1500	151.5 <i>0.34</i>	34.4 <i>0.08</i>	2.6 <i>0.01</i>	28.8 <i>0.07</i>	222.5 <i>0.51</i>	439.76
1950	116.1 <i>0.32</i>	16.4 <i>0.05</i>	3.1 <i>0.01</i>	22.1 <i>0.06</i>	200.8 <i>0.56</i>	358.44
2050	110.8 <i>0.30</i>	18.1 <i>0.05</i>	2.5 <i>0.01</i>	21.1 <i>0.06</i>	220.2 <i>0.59</i>	372.72
2400	105.9 <i>0.32</i>	19.0 <i>0.06</i>	2.3 <i>0.01</i>	20.1 <i>0.06</i>	183.0 <i>0.55</i>	330.23
2500	207.3 <i>0.49</i>	12.7 <i>0.03</i>	2.2 <i>0.01</i>	39.4 <i>0.09</i>	158.2 <i>0.38</i>	419.65
Media	138.3	20.1	2.5	26.3	197.0	384.16
D.S	38.03	7.46	0.32	7.23	24.11	40.13
C.V	0.28	0.37	0.13	0.28	0.12	0.10

(1) Dato teórico obtenido a partir de la relación biomasa radicular/biomasa aérea = 0.19

Los números con letra cursiva corresponden a la participación porcentual de cada almacén con respecto al almacén total de C

4. Discusión

4.1 Estructura de las comunidades forestales

Hubo diferencias importantes en la estructura y contenido de biomasa aérea a través del intervalo de altitud estudiado. El área basal para las cinco comunidades vegetales estudiadas se ubicó entre 41 y 65 m² ha⁻¹ rango similar al encontrado por Meave *et al.* (2006) y Rincón (2007) para la misma zona y que fluctuó entre 44 y 72 m² ha⁻¹, Ambos estudios coinciden en documentar una importante disminución del AB entre 2000 y 2400 msnm con respecto a los pisos extremos (1500 y 2500 msnm).

Para 1500 msnm la composición de los diferentes segmentos del estrato arbóreo por DAP es relativamente homogénea, predominando individuos de tallas medianas. En cambio, entre 1950 y 2400 msnm, la estructura del dosel se conformó principalmente por individuos con DAP < 30 cm, siendo notable la ausencia de árboles de gran diámetro. Finalmente, a 2500 msnm destaca la participación del segmento de árboles con DAP > 30 cm y de manera particular

el de > 60 cm. Condiciones similares han sido descritas por Lieberman *et al.* (1996) para bosques montanos de Costa Rica en los que la composición del estrato arbóreo denota una escasa presencia de individuos de gran tamaño en altitudes intermedias.

4.2 Almacenes de carbono en biomasa y suelo

La biomasa arbórea fluctuó a través del intervalo de altitud, mostrando un patrón complejo con respecto a la altitud: El máximo valor se encontró a 2500 m y representó casi el doble (1.8 veces) de lo encontrado entre 1950 y 2400 m y 1.2 veces el valor a 1500 m. Estas diferencias están relacionadas con los datos previos sobre la estructura de las comunidades vegetales y apoyan lo descrito por Brown y Lugo (1982) y Clark y Clark (1996), quienes determinaron que la presencia o ausencia de individuos arbóreos de gran diámetro dentro de los bosques tropicales y subtropicales (DAP > 70 cm) puede ejercer una fuerte influencia sobre la biomasa arbórea (y carbono), el supuesto anterior resulta muy evidente a 2500 m donde los árboles con DAP > 60 cm comprenden casi el 70 % de la BA. En contraparte, este segmento solo representa entre el 9 y el 33 % de la biomasa arbórea para los pisos restantes.

La biomasa del mantillo (4.6 y 6.13 Mg ha⁻¹) no registró variaciones importantes dentro del intervalo de altitud, esta condición, es similar a las reportadas por Kitayama y Aiba (2002) (5.3 a 6.8 Mg ha⁻¹) y Edwards y Grubb (1977); (6.4 a 7.7 Mg ha⁻¹) para bosques montanos y corroboran lo expuesto por Brown y Lugo (1982) referente a la relativa estabilidad en los contenidos de mantillo para diferentes tipos de bosques en zonas tropicales y subtropicales.

A diferencia del mantillo, el contenido y proporción de restos maderables mostró una distribución heterogénea dentro del intervalo de altitud: La proporción de este segmento con respecto a la BAT fue más elevada a 1500 msnm con 63 Mg ha⁻¹ (17 %) que en el resto del gradiente (en promedio de 8 % de la BAT). Estas variaciones son reflejo de las condiciones climáticas imperantes, pero es probable que también se deban a la calidad del sustrato, que ha demostrado ser un condicionante primario para la descomposición de los restos maderables (Swift *et al.* 1979). La proporción más alta de biomasa de

árboles muertos tuvo lugar a los 1950 msnm (22 Mg ha^{-1}) correspondiente al 8 % de la BAT y en conjunto, la participación de la necromasa (restos maderables + árboles muertos) fue del 6 al 18 % de la BAT porcentajes parecidos a los encontrados por Delaney (1997) para bosques montanos bajos de Venezuela.

La biomasa para raíces finas en los primeros 30 cm de profundidad del suelo fue mayor para el intervalo de 1950 a 2400 msnm (entre 12 y 19 Mg ha^{-1}) y muy similar a 1500 y 2500 msnm (4.2 Mg ha^{-1}). Estos resultados son superiores a los reportados por Kitayama y Aiba (2002) (5.2 a 14.4 Mg ha^{-1}). Tales diferencias tienen su justificación de acuerdo a Grubb (1977) y Bruijnzeel y Veneklas (1998) en la necesidad de mantener un sistema radicular superficial muy desarrollado debido a las condiciones adversas de toma de nutrientes que se pueden presentar en la mayoría de los suelos que se desarrollan en estos bosques. En nuestro caso, las restricciones físicas y químicas son evidentes y se reflejan en la fuerte compactación del horizonte de eluviación y los rasgos de hidromorfismo detectados (Álvarez *et al.* 2008); por lo anterior, es notable que entre 1950 y 2500 m la distribución de raíces finas y gruesas queda limitada en gran medida a la capa orgánica superficial. Esta situación es menos evidente a 1500 m altitud en la que prácticamente desaparecen tales limitantes y la penetración de raíces de diferente grosor se extiende a mayor profundidad.

Los almacenes de C edáfico se mantuvieron prácticamente inalterables entre 1500 y 2000 m (220 Mg C ha^{-1}), pero a partir de 2400 declinaron hasta situarse en 158 Mg C ha^{-1} . Esta variación queda sustentada por dos condiciones manifiestas dentro del intervalo: Por una parte, el espesor de la capa orgánica superficial se mantuvo casi constante hasta 2400 m, pero disminuyó drásticamente a partir de 2500 m y por otra, los horizontes minerales del suelo acumularon menores contenidos de C conforme se incrementó la altitud.

4.3 Comportamiento de los almacenes de C dentro del intervalo de altitud

Ha sido ampliamente reconocida la influencia que el estrato nuboso persistente ejerce sobre la estructura y morfología de las comunidades vegetales, como es la disminución en grosor y estatura de los árboles. Sin embargo está poco documentado el efecto que esto tiene sobre los almacenes

de carbono en biomasa y suelo. En este estudio se ha podido constatar que la capacidad que tienen estas comunidades forestales para almacenar C en sus diferentes componentes es variable dentro del intervalo altitudinal y queda reflejada dentro del intervalo altitudinal de la siguiente manera: La primera a 1500 m donde se encontró un bosque montano bajo en el que los dos principales almacenes de C (biomasa y suelo) son elevados y se encuentran en proporciones similares, la segunda, entre 1950 y 2400 m, donde coincidentemente la condensación de nubes es mayor y tiene lugar una reducción notable en la altura y grosor del arbolado, lo cual implica una disminución directa en el almacén de C en biomasa, no así para el C edáfico que tiende a registrar altos contenidos, en gran parte debido a la persistencia de una espesa capa orgánica superficial, esta condición permite inferir la prevalencia de menores tasas de mineralización y la preservación de las estructuras vegetales en formas poco transformadas, La tercera zona ocurre a 2500 m, altitud que coincide con el parteaguas de la cuenca y en la que la nubosidad se dispersa. Dentro de esta última zona, no obstante que se registra la menor densidad de individuos arbóreos, su constitución es más robusta y alcanzan mayor altura, lo cual les confiere también mayor capacidad para almacenar C en este segmento de biomasa, en cambio, el almacén de C edáfico se reduce como consecuencia de la disminución en el espesor de la capa orgánica superficial, pero también por la menor capacidad de la fracción mineral del suelo para formar complejos estables con la MOS.

4.4 Capacidad del BMM en la Sierra Norte de Oaxaca para almacenar C con respecto a otros sistemas forestales.

El almacén total de carbono para el BMN se ubicó entre 330 y 440 Mg C ha⁻¹ (media de 384 ± 45 Mg C ha⁻¹). Este valor los sitúa dentro de los ecosistemas con más alta capacidad de almacenamiento de este componente en México, por ejemplo, de Jong (1999) ubicó en 468 Mg C ha⁻¹ el almacén total de C para algunos bosques de encino y BMN de Chiapas, Hughes *et al.* (1999) determinaron un almacén total de 402 Mg C ha⁻¹ para bosques tropicales primarios de Veracruz y en la referencia más cercana al área de estudio, Acosta *et al.* (2001) cuantificaron 336 Mg C ha⁻¹ para bosques de liquidambar en la Región Mazateca de Oaxaca. Al hacer las comparaciones respectivas, es

necesario puntualizar las diferencias metodológicas de cada estudio así como el número de almacenes considerados y la profundidad a la que se estimó el C edáfico. En el contexto internacional, son más numerosos los estudios sobre almacenes de C en BMN y nuestros resultados se ubican por debajo de los estimados por Edwards y Grubb (1977) para Nueva Guinea (783 Mg C ha^{-1}) y Delaney *et al.* (1997) para bosques montanos de Venezuela (488 Mg C ha^{-1}), pero son superiores a los registrados por Kitayama y Aiba (2002) de 250 Mg C ha^{-1} . Sin embargo, nuevamente es preciso tomar estas comparaciones con cautela dada la divergencia de métodos y condiciones en que se realizó cada estudio.

5. Conclusión

Las comunidades de bosque mesófilo de montaña en la región de la Chinantla tienen alta capacidad para almacenar C en biomasa aérea y suelo con respecto a otros ecosistemas forestales. Esta condición los ubica entre los ecosistemas con mayor potencial de acumulación de C en México. El estudio permitió establecer importantes diferencias en los patrones de acumulación a través de un intervalo de altitud, corroborando su estrecha relación con los cambios bióticos y abióticos que tienen lugar de manera paralela con el incremento de altitud. Se proponen tres zonas de acumulación de C dentro del sistema estudiado: a 1500 msnm, los almacenes de C en biomasa y suelo guardan proporciones similares. Entre 1950 y 2400 m las condiciones para la producción de biomasa son más restrictivas, la altura y grosor de los árboles disminuye, prevalecen menores tasas de mineralización y se incrementa el espesor de la capa orgánica superficial, el suelo almacena aproximadamente 60 % del C total dentro del sistema. A 2500 m tiene lugar un incremento en la producción de biomasa como consecuencias de un mayor número de individuos arbóreos de tallas grandes, se reduce el espesor de la capa orgánica superficial y existe menor asociación del C con la fracción mineral del suelo.

6. Agradecimientos.

Este proyecto fue auspiciado por el Consejo Nacional de la Ciencia y Tecnología (CONACYT), proyecto PAPIIT-UNAM (IN216906-3) y el Posgrado en

Ciencias Biológicas-UNAM. Agradecemos también a Rodrigo Velázquez-Durán por los análisis de C en las muestras de mantillo y raíces finas, al biólogo Jesús Ricardo de Santiago Gómez por la realización de los estudios de colecta e identificación de especies arbóreas, al M. en C. Abel Ibañez Huerta y M. en C. Elizabeth Fuentes Romero por su apoyo en los trabajos de campo y laboratorio.

8. Referencias

- Acosta. M. 2003. Diseño y aplicación de un método para medir los almacenes de carbono en sistemas con vegetación forestal y agrícolas de ladera en México. Tesis Doctoral. Colegio de Postgraduados. México. pp. 89.
- Achard F, Eva H. D., H.J. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards and J.P. Malingreau. 2002. Determination of deforestation rates of the world's human tropical forests. *Science* 297: 999–1002.
- Álvarez A. G., N.E. García Calderón, P.V. Krasilnikov, S.N. Sedov, V.O. Targulian, N. Velázquez Rosas. 2008. Soil altitudinal sequence on base-poor parent material in a montane cloud forest in Sierra Juárez, Southern México. *Geoderma* 44: 593-612.
- Brown S., A. Gillespie and A.E. Lugo. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science* 35: 881–902.
- Brown S., L.R. Iverson, A. Prasad, and D. Liu. 1993. Geographic distribution of carbon in biomass and soils of tropical Asian forests. *Geocarto Int.* 8: 45–59
- Brown S and A.E. Lugo. 1992. Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon. *Interciencia*. 17: 8–18.
- Brown S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a prime FAO Forestry Paper no. 134.
- Brown S. And O. Masera O. 2003. Supplementary methods and good practice guidance arising from the Kyoto Protocol, section 4.3 LULUCF projects Good Practice Guidance For Land Use, Land-Use Change and Forestry, Intergovernmental Panel on Climate Change National Greenhouse Gas Inventories Programme ed. J. Penman, M. Gytartsky, T. Hiraishi, T. Krug, D. Kruger, R. Pipatti, L. Buendia, K. Miwa, T. Ngara, K. Tanabe and F. Wagner

- (Kanagawa: Institute for Global Environmental Strategies (IGES)) pp.4.89–4.120.
- Brown S. A.F. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*. 14: 161-187.
- Brown S., M. Hall, K. Andrasko, F. Ruiz. W. Marzoli, G. Guerrero, O. Maser, B. De Jong, J. Cornell. 2007. Baselines for land use change in the tropics: applications to avoided deforestation projects. *Mitigation Adaptation Strategies. Global Change*. 12:1001-1026.
- Bruijnzeel L.A., J. Proctor. 1995. Hidrology and biochemistry of tropical montane cloud forest: What do we really know? In: Tropical montane cloud forest, L. Hamilton, J.O. Juvik, F.N. Scatena (Eds.) pp. 38-78. Springer-Verlag. Nueva York.
- Bruijnzeel L.A, E.J. Veneklaas. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: The fog has not lifted yet. *Ecology*. 79:3-9.
- Brun, R. 1976. Methodik und Ergebnisse zur Biomassenbestimmung eines Nebelwaldkosystems in den Venezuelanischen Anden. In Proceedings Div. I, XVI, IUFRO World Congress, Oslo. pp.490-499.
- Bubb P., I. May, L. Miles, J. Sayer. 2004. The cloud forest agenda report. UNEP World conservation monitoring centre. United Kingdom.
- Cairns M A, S. Brown, E.H. Helmer, and G.A. Baumgardner. 1997. Root biomass allocation in the world' s upland forests. *Oecologia*. 111:1–11.
- Carfantan J. Ch., 1986. Du système cordilléraire North-Américain au domaine Caribéen Université de Savoie. PhD Thesis.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. CONABIO, UNAM y Agrupación Sierra Madre, México D.F.
- Chave J., R. Condit, S. Aguilar, A. Hernandez, S. Lao and R. Perez. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 359:409–20.
- Centeno-García E. 2004. Configuración geológica del estado. En: Biodiversidad de Oaxaca. A.J. García-Mendoza, M. de J. Ordóñez y M. Briones-Salas, (eds.), pp 29-42. UNAM-FOCN-WWF, México, D.F.

- Clark D.A. 2004. Sources or sinks? The response of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 359:477-491.
- Clark D.B., D.A. Clark. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forests. *Forest Ecology and Management*. 80:235-244.
- De Jong B.H., M.A. Cairns, P. Haggerty, N. Ramírez-Marcial, S. Ochoa.Gaona, J. Mendoza-Vega, M. González-Espinosa, I. March-Mifsut. 1999. Land-Use change and carbon flux between 1970s and 1990s in Central Highlands of Chiapas, México. *Environmental Management*. 23:373-385.
- Delaney M., S. Brown, A.E. Lugo, A. Torres-Lezama, and N. Bello Quintero .1997. The quantity and turnover of dead wood in permanent forest plots in six life zones of Venezuela. *Biotropica*. 30:2–11.
- Edwards P.J., P.J. Grubb. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. *Journal of Ecology*. 65:943-969.
- Etchevers J. M. Acosta, C. Monreal, K. Quednow y L. Jiménez. 2001. Los stocks de carbono en diferentes compartimentos de la parte aérea y subterránea en sistemas forestales y agrícolas de ladera en México. Simposio internacional de medición y monitoreo de la captura de carbono en ecosistemas forestales. Valdivia, Chile.
- Etchevers J.D., C. Monreal, C. Hidalgo, M. Acosta, J. Padilla y R.M. López. 2005. Manual para la determinación de carbono en la parte aérea y subterránea de sistemas de producción en laderas. Colegio de Postgraduados. México. pp 29.
- Fearnside P. M. and W.F. Laurance. 2003. Comment on ` Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*. 299:1015
- Fearnside P. M. and W.F. Laurance. 2004. Tropical deforestation and greenhouse gas emissions. *Ecological Applications*. 14: 982–6.
- Flores A., G.I. Manzanero. 1999. Tipos de vegetación del Estado de Oaxaca. En: Vázquez M.A. (Ed.). Sociedad y Naturaleza de Oaxaca. 3 Vegetación y flora. pp. 7-45.
- Frangi J.L. A.E. Lugo. 1985. Ecosystem dynamics of a subtropical floodplain forest. *Ecol. Monogr*. 55: 351-369.
- García E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. UNAM. México.

- Gibbs H.K., S. Brown, J.O. Niles, J. A. Foley. 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research*.
- Grubb P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 8: 83-107.
- Harmon M. E., and J. Sexton. 1996. Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems .US LTER Publication No. 20 US LTER Network Office, University of Washington, Seattle, WA.
- Holdridge L. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica. 206 p.
- Houghton R. A., K.T. Lawrence, J.L. Hackler, and S. Brown. 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates *Glob. Change Biol.* 7: 731–746.
- Houghton R. A. 2005. Tropical deforestation as a source of greenhouse gas emissions *Tropical Deforestation and Climate Change* Eds. Mutinho and Schwartzman. (Belem: IPAM).
- Hughes R.F., J.B. Kauffman, V.J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid region of México. *Ecology*. 80: 1892-1907.
- IUSS Working Group WRB. 2006. World reference base for soil resources 2006. 2nd ed. World soil resources reports. No. 103. FAO. Roma.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) 2001. Cambio Climático, 2001. Informe de síntesis. Resumen para responsables de políticas. Una evaluación del grupo intergubernamental de expertos sobre el Cambio climático. 94 p.
- International soil reference and information centre (ISRIC). 2002. Procedures for soil análisis. Edit. L.P. van Reeuwijk. Wageningen. Netherlands.
- Jaramillo V.J., J.B. Kauffman, L. Rentería-Rodríguez, D. L. Cummings, L.J. Ellingson. 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems*. 6: 609-629.
- Kitayama K., S. I. Aiba. 2002. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pool in Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology*. 90: 37-51.

- Lieberman D., M. Lieberman, R. Peralta, G.S. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *The Journal of Ecology*. 84: 137-152.
- MacDicken K. 1997. A Guide to Monitoring Carbon Storage in Forestry and Agroforestry Projects (Arlington, VA: Winrock International).
- Malhi Y and J. Grace. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide *Trends in Ecology & Evolution*. 15: 332-7.
- Marrs R.H., J. Proctor, A. Heaney, M.D. Mountford. 1988. Changes in soil nitrogen-mineralization and nitrification along an altitudinal transect in tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 76: 466-482
- Martin G.J. 1993. Ecological classification among the Chinantec and Mixe of Oaxaca, México. *Etnoecológica*. 1: 17-33.
- McGroddy M., W.L. Silver. 2000. Variations in belowground carbon storage and soil CO₂ flux rates along a wet tropical climate gradient. *Biotrópica*. 32: 614-624.
- Meave J.A., A. Rincón, M.A. Romero-Romero. 2006. Oak forests of the hyper-humid region of La Chinantla, Northern Oaxaca range, México. En: Ecological Studies. 185: M. Kappelle (Ed.) Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Springer-Verlag.
- Mokany K., J.R. Raison, and A. Prokushkin. 2006. Critical analysis of root-shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*. 12: 84-96.
- Ortega F., G. Castillo Campos. 1996. El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias* 43: 32-37.
- Ortiz-Pérez M. A., Hernández Santana J.R., Figueroa Mah-Eng J.M. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. En: García-Mendoza A, Ordóñez M.J., Briones-Salas M. Eds. Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Fondo Oaxaqueño para la conservación de la naturaleza y WWF, México DF. pp. 43-54.
- Ovington J.D. J.S. Olson. 1970. Biomass and chemical content of El Verde lower montane rain forest plants. In: Odum H.T., R.F. Pigeon (eds). A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico (Division of Technical Information TID 24270). US Atomic Energy Commission, Washington DC. pp 53-77.

- Pearson T., S. Brown, S. Petrova, N. Moore and S Laymaker. 2005. Application of multispectral three-dimensional aerial digital imagery for estimating carbon stocks in a closed tropical forest, 2005. Report to The Nature Conservancy (Winrock International Institute).
- Pearson T, S. Walker and S. Brown. 2005. Sourcebook for land use, land-use change and forestry projects, Winrock International and the BioCarbon Fund of the World Bank. pp. 57.
- Raich J.W. 1998. Aboveground productivity and soil respiration in three Hawaiian rain forests. *Forest Ecology and Management*. 107: 309-318.
- Ramankutty N, H.K. Gibbs, F. Achard, R. DeFries , J.A. Foley, and R.A. Houghton. 2007. Challenges to estimating carbon emissions from tropical deforestation. *Global Change Biology*. 13: 51–66.
- Rincón A. 2007. Estructura y composición florística de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Rodríguez Laguna R., J. Jiménez Pérez, O. A. Aguirre, E. J. Treviño Garza. 2006. Estimación del carbono almacenado en un bosque de niebla en Tamaulipas, México. *Ciencias UANL*.9:179-186.
- Rodrigo-Álvarez L. 1994. Geografía general del Estado de Oaxaca. Carteles Editores, Oaxaca. México.
- Romero-Romero M.A., S. Castillo, J. Meave, H. van der Wal. 2000. Análisis florístico de la vegetación secundaria derivada de la selva húmeda de montaña de Santa Cruz Tepetotutla (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 67: 89-106.
- Rzedowski J., C. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia* (*Oreomunnea*) mexicana en la región de la Chinantla (Oaxaca, México): Una reliquia del cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 36: 93-123.
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña en México. *Acta Botánica Mexicana*. 35: 25-44
- Saatchi S. S., R.A. Houghton, R.C. dos Santos Alvala, J.V. Soares, and Y. Yu. 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon Basin. *Global Change Biology*. 13: 816–37.

- Schimel D., J.L. House, K. Hibbard, P. Bousquet, P. Ciais, P. Peylin, B.H. Braswell
2001. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial
ecosystems. *Nature*. 414: 169-172.
- Schawe M., S. Glatzel, G. Gerold. 2007. Soil development along an altitudinal
transect in a Bolivian tropical montane rainforest: Podzolization vs.
hydromorphy. *Catena*. 69: 6390.
- Sierra C.A., J.I. Del Valle, S.A. Orrego, F.H. Moreno, M. E. Harmon, M. Zapata,
G.J. Colorado, M.A. Herrera, W. Lara, D. E. Restrepo, L.M. Berrouet, L.M.
Loaiza, J.F. Benjumea. 2007. Total carbon stocks in a tropical forest
landscape of the Porce region, Colombia. *Forest Ecology and Management*.
243: 299-309.
- Stadtmüller T. 1987. Cloud forests in the humid tropics. The United Nations
University. pp. 82.
- Swift M.J. Heal, O.W. Anderson, J.M. Anderson, D.J. Greig Smith, P. Piteka,
Frank A. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of
California Press. Berkeley. USA. pp. 372.
- Tanner E.V. 1980. Studies on the biomass and productivity in a series of
montane rain forests in Jamaica. *Journal of Ecology*. 68: 573-588
- Tanner E.V.J., V. Kapos, S. Freskos, J.R. Healey, A.M. Theobald. 1990. Nitrogen
and phosphorus fertilization of Jamaican forest trees. *Journal of Tropical
Ecology*. 6: 231-238.
- Tanner E.V.J., P.M. Vitousek, E. Cuevas. 1998. Experimental investigation of
nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*. 79:
10-22.
- Wilcke W., Y. Oelmann, A. Schmitt, C. Valarezo, W. Zech, J. Homeier. 2008. Soil
properties and tree growth along an altitudinal transect in Ecuadorian
tropical montane forest. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 171:
220-230.
- Wilcke W., Y. Oelmann, A. Schitt, C. Valarezo, W. Zech, J. Homeier. 2008. Soil
properties and tree growth along an altitudinal transect in Ecuadorian
tropical montane forest. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 171:
220-230.
- Whitmore T.C. 1990. An introduction to tropical rain forests. Clarendon. Oxford.
pp 226.

1 **Cuadro 5.** Diferentes estimaciones de biomasa y carbono edáfico realizadas en bosques montanos tropicales y subtropicales

2

País	Zona de vida ^(a)	T ^b	Precipitación	Elevación	Condición	Biomasa aérea	Raíces	Necro- masa	Mantillo	Herb- arb	Biomasa total ^c	Suelo	Prof ^g	C total (biomasa + suelo)	Fuente
Nueva Guinea	T-Lower montane rain forest	13.0	4000	2400-2500	Virgen	155	19.5	5.5	3.9		184 ^d	599	100	783	Edwards y Grubb 1977
		13.5	3750		Virgen							214	100		
		13.8	3650		Virgen							364	100		
		14.4	4400		Virgen							252	100		
Jamaica	T- Montane rain forest	10.8	2941		Maduro							93	13		Jenny 1950
	T- Lower montane wet forest	17.5	2900		Maduro							193	100		
	T-Montane wet forest	12.0	1500		Virgen	174	36.5				210				
	S-Lower montane wet forest	15.0	3000		Maduro	140	32.5				172	80	40	252	
		15.0	3000		Maduro							250	45	40	
Venezuela	T-Lower montane moist forest	15.0	1400	2310	Maduro	173	38.0	21.2	3.1		235	253	100	488	Delaney 1997
	T-Montane wet forest	10.5	2136	2640	Maduro	157	34.5	17.2	2.7		211	257	100	468	
Nueva Guinea	T-Lower montane rain forest		2300	1560	Virgen	147	4.8 ^e		3.4		155	95	100	250	Kitayama y Aiba 2002
			2300	1860	Virgen	119	4.5 ^e		4.4		128	90	100	218	
			2300	2590	Virgen	154	4.8 ^e		2.7		161	150	100	311	
			2300	2700	Virgen	61	4.8 ^e		3.7		70	92	100	162	
Puerto Rico	T-Lower montane rain forest	19.7	3725		Maduro	112	34.5				146				Frangi y Lugo 1985
Puerto Rico	T-Lower montane rain forest	22.3	3920		Maduro	99	33.0				132				Ovington y Olson 1970
Venezuela	T-Lower montane rain forest	12.6	1500		Maduro	174	28.0				202				Grimm y Fassbender 1981
Ecuador	T-Lower montane rain forest	16.2	2220	1950	Maduro							124	10		Wilcke <i>et al.</i> 2002
México	S-Lower montane wet forest		2000		Maduro	189	36.0				225	243		468	De Jong 1999. ^f

Cuadro 5 (continua)

México	Bosque de encino ^h				Maduro	142			3.2		145	116		261	Ordoñez <i>et al.</i> 2008 ^f
México	Bosque de Liquidambar ^h				Maduro	93	3.3		5.9	0.5	103	152	100	255	Etchevers <i>et al.</i> 2001 ^f
	Bosque de encino ^h				Perturbado	30	14.5		7.6		52	45		97	
Kenia	T-Lower montane rain forest	24.0	2000	1600	Maduro	200	49.0	1.2	5.4	0.8	256	100		356	Glenday 2006
Tanzania	T-Lower montane rain forest		3000	1600	Maduro	436	91.5				528	418	30	946	Munishi 2004
	T-Lower montane rain forest		3000	1600	Maduro	324	71.0					295	30		
Bolivia	T-Lower montane rain forest	17.0	2300	1850	Virgen							325			Schawe 2006
	T-Upper montane rain forest	13.0	3900	2600	Virgen							280			

^a Tropical, S= Subtropical, clasificación tomada de Holdridge (1947)

^b Temperatura media anual

^c El factor de conversión de Biomasa a carbono es de 0.5 , (Fuente: IPCC 1997)

^d Este dato es el promedio de seis sitios

^e El dato corresponde solo a raíces finas

^f El dato presentado corresponde al promedio de varios sitios

^g Profundidad a la que se cuantificó el almacén de C en suelo

^h sistema de clasificación empleado por INEGI, 2000

La fuente para la toma de algunos de los datos presentados proviene de Brown y Lugo, 1982.

Cuadro 6. Estimación de los almacenes de carbono en diferentes ecosistemas forestales de México.

Localidad	Vegetación	Elevación (m)	Condición (1)	B.				Herb- arb	Suelo	Prof cm	Total Mg C ha ⁻¹	Fuente
				arbórea	Raíces	Necromasa	Mantillo					
Bosques tropicales												
Chamela Jal.	Bosque tropical perenifolio	ND	BP	159.4	12.9	21.6	6.4		113.8	100	314.1	Jaramillo <i>et al.</i> 2003
	Bosque tropical caducifolio	ND	BP	31.6		15.7	5.6	2.5	76.2	100	131.6	
Los Tuxtlas Ver.	Bosque tropical sec 50 años	100 - 300	BS	130.2		2.7	3.1		205.0	100.0	341.0	Hughes <i>et al.</i> 1999
	Bosque tropical primario	100 - 300	BP	185.2		7.1	2.8		207.0	100.0	402.1	
ND	Bosque tropical perenifolio		ND	162.0					70.0	ND	232.0	Masera, 1997
ND	Bosque tropical caducifolio		ND	61.0					60.0	ND	121.0	
Huautla, Mor.	Selva baja caducifolia 40 años	ND	BS	33.2	11.7			2.25 (2)	62.4	95	109.1	Gómez Díaz, 2008.
	Bosque de encino 40 años	ND	BS	137.3	17.8		5.8	4.6	65.6	95	230.8	
Bosque mesófilo de montaña												
Altos de Chiapas	Bosques de encino yBMM	1500 - 2900	BP	189.0	36.0				242.8	100	467.8	de Jong 1999
El Cielo, Tamps.	Bosque mesófilo de montaña	800 - 1500	BP	56.7								Rodríguez Luna <i>et al.</i> 2006.
Reg. Mazateca Sierra Nte.Oax.	Bosque de liquidambar		BP	93.2	3.3		5.9	0.5	133.1	100	335.9	Acosta <i>et al.</i> 2001
	Bosque de Aile		BS	36.9	1.8		8.4	1.0	123.2	100	271.3	
Reg. Chinantla	Bosque montano bajo	1500	BP	151.5	28.8	34.4	2.6	0.4	222.5	100	440.2	Álvarez <i>et al.</i> 2009
	Bosque montano bajo	1950	BP	116.1	22.1	16.43	3.1	0.3	200.8	100	358.7	

Cuadro 6 (continua)

Sierra Nte. Oax.	Bosque montano alto	2050	BP	110.8	21.1	18.15	2.5	0.2	220.2	100	372.9	
	Bosque montano alto	2400	BP	105.9	20.1	18.99	2.3	0.3	183.0	100	330.5	
	Bosque montano alto	2500	BP	207.3	39.4	12.66	2.2	0.7	158.0	100	420.2	
Bosques templados												
Altos de Chiapas	B. Pino-encino	1500 - 2900	ND	135.4	30.9				174.4	100	340.7	de Jong 1999
	B. Pino	1500 - 2900	ND	120.0	25.7				172.6	100	318.3	
	B. degradado y fragmentado	1500 - 2900	ND	29.1	8.9				184.2	100	222.2	
	Tierras cultivadas	1500 - 2900	ND	6.0	0.6				153.3	100	159.9	
	ND	Bosque de pino		ND	70.0				109.0	ND	179.0	Masera, 1997
ND	Bosque de encino		ND	53.0				100.0	ND	153.0		
Región Purepecha Michoacán	Bosque de pino	1050 - 3860	BP	100.5	26.0		3.0	0.3	93.1	30	222.9	Ordoñez <i>et al</i> , 2008
	Bosque de pino- encino	1050 - 3860	BP	91.5	23.7		3.8	0.3	101.0	30	220.3	
	Bosque de encino	1050 - 3860	BP	112.8	28.6		3.2	0.6	116.0	30	261.2	
	Bosque de abeto	1050 - 3860	BP	134.5	34.8		4.1	0.4	93.0	30	266.8	
R. Cuicateca	Bosque de encino		BS	30.0	14.1		7.6	0.0	35.1	100	186.8	Acosta <i>et al</i> . 2001
R. Mixe Sierra Nte. Oax.	Acahual 10 años		BS	13.4	7.8		7.3	4.3	114.0	100	246.8	

ND: No determinado, (1) BP: Bosque primario; BS: Bosque secundario
(2) El dato corresponde al C almacenado en hojarasca y hierbas-arbustos

CAPÍTULO

4

Distribución vertical y caracterización de la materia orgánica del suelo en un ecosistema de bosque mesófilo de montaña en Oaxaca, México.

Resumen

El bosque mesófilo de montaña (BMM) contiene abundantes reservas de carbono en el suelo, tanto en su superficie como dentro de la fracción mineral. No obstante, es previsible que en este tipo de ecosistemas forestales donde las condiciones climáticas y edáficas se modifican con los cambios de altitud, los mecanismos de acumulación y estabilización de la materia orgánica del suelo (MOS) respondan a estos cambios, por ello, el objetivo de este trabajo consistió en describir los cambios en la distribución vertical, acumulación y caracterización de la MOS de cinco comunidades de BMM situadas dentro de un intervalo altitudinal que va de 1500 a 2500 m. Se pudieron advertir dos patrones distintivos de acumulación de C: Uno a 1500 msnm con disminución gradual a mayor profundidad, denominado patrón acumulativo y otro a partir de 1950 msnm denominado de eluviación-iluviación en el que el contenido de C disminuye de manera abrupta a partir del primer horizonte mineral para incrementarse ligeramente en el horizonte espódico. El almacén total de C decreció en relación inversa con respecto a la altitud al pasar de 227 Mg ha⁻¹ a 1500 m, hasta 143 Mg ha⁻¹ a 2500 m. del cual entre 40 y 60 % correspondió al horizonte orgánico. El fraccionamiento químico de la MOS denotó el predominio de la fracción de las huminas seguida por la de ácidos fúlvicos y húmicos respectivamente. Se consideró que las diferencias anteriores están fuertemente relacionadas con la variación en las tasas de mineralización de los restos orgánicos, pero también con la disminución del contenido de arcillas en el suelo a medida que se incrementa la altitud.

Abstract

In mountain cloud forests, it is considered that the main edaphic carbon pool is constituted by the abundant organic detritus accumulated in the soil surface and to a lesser extent by the organic fraction associated to the mineral matrix. However, differential carbon accumulation within soil has strong implications on composition, stabilization and turnover of the soil organic matter (SOM). In ecosystems like mountain cloud forests, where the climatic and edaphic conditions are modified with altitude changes, it is possible that SOM accumulation and stabilization mechanisms respond to these changes. Therefore, the objective of this work was to describe SOM changes in the vertical distribution, accumulation and chemical composition in five mountain cloud forest communities located within 1500 and 2500 masl.

Two main distinguishable C accumulation patterns could be warned: At 1500 masl, with gradual contents decrease to greater depth, denominated cumulative, another from 1950 to 2500 m denominated of eluviation-iluviation in which the content of OC falls abruptly from surface and increased slightly in the spodic horizon. The total C pool in soil decreased in inverse relation to the altitude from 227 Mg C ha⁻¹ at 1500 masl up to 143 Mg C ha⁻¹ at 2500 masl, corresponding between 40 to 60 percent to the organic horizon.

The chemical fractionation of the SOM denoted the predominance of the humin fraction followed by fulvic and humic acids. It was considered that the previous differences are strongly related to the variation in the clay content, rates of mineralization of the organic debris as altitude increases, which tends to decrease the more stable body-mineral compound formation in soil.

1. Introducción

En el bosque mesófilo de montaña (BMM), la composición y estructura de las comunidades vegetales se modifica conforme se incrementa la altitud, lo cual se traduce en una disminución en el número de especies vegetales, en la reducción y engrosamiento del área foliar y disminución de la altura del estrato arbóreo, (Stadtmüller 1987, Whitmore 1990). En el medio edáfico también se registran cambios importantes relacionados con la altitud tales como: Incrementos en la concentración de carbono (C) en superficie, menor disponibilidad de nutrientes, disminución en el grado de intemperismo y reducción en la tasas de mineralización y nitrificación (Marrs *et al.* 1988, Wilcke *et al.* 2008).

La presencia de elevados contenidos de C en el horizonte orgánico (O) del suelo ha sido utilizada como un rasgo característico en los suelos de estos ecosistemas (Hamilton *et al.* 1995), independientemente de su origen pedogenético, y se ha reportado que este cúmulo de restos orgánicos en diferente grado de descomposición puede llegar a constituirse como un almacén de C muy importante por su magnitud (Grieve *et al.* 1990, Wilcke *et al.* 2002). En contraste, menor importancia se le ha dado al almacén de carbono orgánico asociado con la fracción mineral del suelo situado a profundidades mayores de los 30 cm, por considerar que este reservorio es altamente resiliente e irrelevante en el intercambio gaseoso con la atmósfera, sin embargo, diversos estudios han revelado que esta fracción puede tener un papel mucho más dinámico a través de su desplazamiento, acumulación y transformación dentro y fuera del complejo edáfico (David, 1995). Sin dejar de lado su papel como amplio reservorio de C, el proceso de transporte de esa fracción de C orgánico junto con otros componentes inorgánicos contribuye a la formación del suelo y favorece determinados procesos biológicos (Candler 1985, Qualls *et al.* 1991), pero también puede influir en la calidad del agua superficial especialmente en aquellas zonas donde la filtración de agua en el suelo es abundante (Qualls y Haines 1991).

Los estudios publicados sobre la génesis de suelos en BMM destacan la importancia del régimen hídrico y térmico en la formación del suelo, siendo los

procesos dominantes el hidromorfismo y la podsolización (Schrumpf *et al.* 2001, Schawe *et al.* 2007). Lo anterior tiene fuertes implicaciones sobre la composición, estabilización y distribución de la MOS. En ecosistemas como el del BMM, donde las condiciones climáticas y edáficas se modifican con los cambios de altitud, es previsible que los mecanismos de acumulación y estabilización de la MOS respondan a estos cambios, por ello, el objetivo de este trabajo consistió en describir los cambios en la distribución vertical, acumulación y caracterización de las fracciones de la materia orgánica en el suelo de cinco comunidades de BMM situadas dentro de un intervalo altitudinal que va de los 1500 a 2500 msnm.

2. Materiales y métodos

2.1 Zona de estudio

El área de estudio se localiza en la región de La Chinantla ($17^{\circ} 38' N$, $96^{\circ} 32' O$), porción noroeste del Estado de Oaxaca, de manera específica en la ladera Norte de la cuenca del Río Perfume entre los 1500 y 2500 msnm. El clima es hiperhúmedo transicional a templado (García 1973). La precipitación y temperatura promedio anual a 1500 m, son de 5800 mm y $16.5^{\circ}C$, respectivamente. El sustrato geológico consiste de esquistos de mica y clorita con incrustaciones de cuarzo que datan del Pérmico superior y Triásico inferior (Carfantán 1986), y la vegetación dentro de este intervalo de altitud es dominada por comunidades primarias de BMM altamente heterogéneas en su composición florística y estructural (Rzedowski y Palacios-Chávez 1977; Meave *et al.* 2006).

Los suelos en todo el intervalo son extremadamente ácidos, desbasificados, fuertemente intemperizados y poseen horizontes orgánicos superficiales profundos. Entre 1500 y 2500 msnm predominan los Podzoles fólicos estagnos y Estagnosoles fólicos, con fuertes rasgos de hidromorfismo y bajo contenido de arcillas, principalmente micas y cloritas, en tanto que a menor altitud se encuentran los Cambisoles fólicos, suelos más intemperizados y con mayor

contenido de arcillas caoliníticas. Mayores detalles sobre la descripción edáfica del transecto se encuentran en Álvarez *et al.* 2008.

Se seleccionaron 5 sitios a través del intervalo de altitud, localizados a 1500, 1950, 2050, 2400 y 2500 m. Para cada sitio se cavaron 10 perfiles a una profundidad de 100 cm, tomándose las muestras de suelo por horizonte para densidad aparente (DA) la cual se evaluó por el método del cilindro (Blake y Hartge 1986) y una muestra adicional de mayor volumen para los análisis químicos en laboratorio. Las primeras se secaron a 105 °C hasta peso constante y la segunda a temperatura ambiente y se tamizaron hasta obtener la fracción fina del suelo (< 2 mm).

2.2 Análisis químicos

La concentración de C orgánico total (COT), así como para las diferentes fracciones de la MOS se determinaron hasta una profundidad de 100 cm o al contacto lítico, empleando el método de Walkley y Black (Nelson y Sommers 1982). La concentración de COT (g C kg^{-1}) se transformó a contenido en unidades de Mg C ha^{-1} (referidos como inventarios o almacenes) considerando el porcentaje de cada fracción con respecto al COT, la densidad aparente y espesor del suelo en los diferentes horizontes.

2.3 Caracterización de la MOS

Para caracterizar a las diferentes fracciones de la MOS se seleccionaron muestras de tres perfiles por sitio, el material visible consistente en raíces y mantillo fue eliminado manualmente y posteriormente el suelo fue secado y tamizado con malla de 2 mm. El carbono orgánico disuelto (COD) se obtuvo a partir de una solución 1:10 suelo: agua previamente agitada por espacio de 8 horas a temperatura ambiente, el extracto se decantó y centrifugó a 10,000 rpm durante 10 minutos y el sobrenadante se filtró a través de papel Whatman No. 1 (Candler *et al.* 1989), posteriormente se tomó una alícuota de 25 ml que fue desecada para valorar el C resultante. El fraccionamiento de la MOS se realizó de acuerdo al método propuesto por Dabin *et al.* (1971), y las fracciones obtenidas

fueron Materia Orgánica Libre (MOL), Ácidos Fúlvicos (AF) (extraídos con H_3PO_4 y NaOH), Ácidos Húmicos (AH) y Huminas (H). Para cada fracción se valoró la concentración de C orgánico. Los resultados para esta fase se reportaron en $g\ C\ Kg^{-1}$ para cada fracción y posteriormente se cuantificaron como almacenes de C por ha^{-1}

3. Resultados

3.1 Composición del horizonte orgánico

En todo el intervalo estudiado se pudo detectar un horizonte orgánico (O) bien desarrollado constituido por tres subhorizontes: O1 consistente de materiales orgánicos poco descompuestos como hojas frescas, semillas, frutos y pequeños restos de madera (material que para efecto de este estudio no fue cuantificado). El segundo subhorizonte (Of) consistente en restos parcialmente fragmentados por acción mecánica y el tercero (Oh) cuyo material había perdido por completo su estructura original. Dentro de este horizonte orgánico fue posible advertir una densidad muy alta de raíces finas y medias, así como un aumento de la densidad aparente del suelo conforme se incrementó la profundidad. El espesor de este horizonte (Of y Oh incluidos) tuvo variaciones importantes dentro del intervalo de altitud siendo menor a 2500 msnm (8.6 cm) con respecto a las demás altitudes (entre 20 y 28.7 cm), (Figura 1).

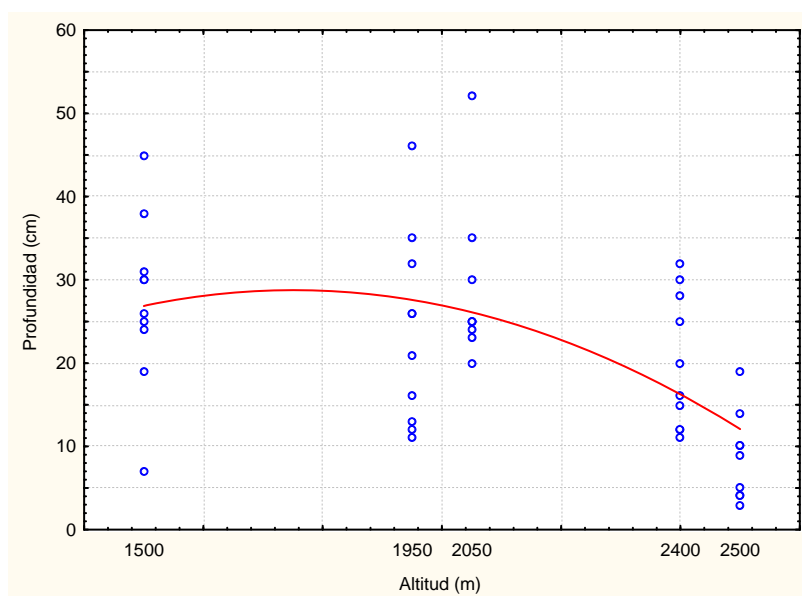


Figura 1. Relación entre altitud y espesor del horizonte orgánico (n = 10)

3.2 Distribución vertical y altitudinal de los almacenes de C edáfico

La concentración media de C disminuyó con la profundidad en todos los sitios, sin embargo se pudieron advertir dos patrones distintivos con la altitud: Para 1500 m el decremento fue gradual al pasar de los horizontes orgánicos a minerales hasta una profundidad de 100 cm (patrón acumulativo). Por contraparte, a partir de 1950 msnm la disminución fue abrupta, incrementándose ligeramente en los horizontes espódicos (Bsg y Bs), lo cual corresponde a un patrón de eluviación - iluviación. Esta condición resultó más evidente a 2500 msnm (cuadro 1). Al evaluar el almacén total de C edáfico por profundidad, éste mostró un comportamiento similar con disminución gradual a 1500 msnm, abrupta a partir de 1950 msnm y muy evidente a 2500 msnm (figura 2). El almacén total de C edáfico decreció de manera inversa con respecto a la altitud al pasar de 227 Mg C ha⁻¹ en 1500 msnm, a 183.2 y 143 Mg C ha⁻¹ para 2400 y 2500 msnm respectivamente. De este total, entre el 40 y 60 % correspondió al C acumulado en el horizonte orgánico, cuyo máximo se situó entre 1950 y 2400 m (Figura 2).

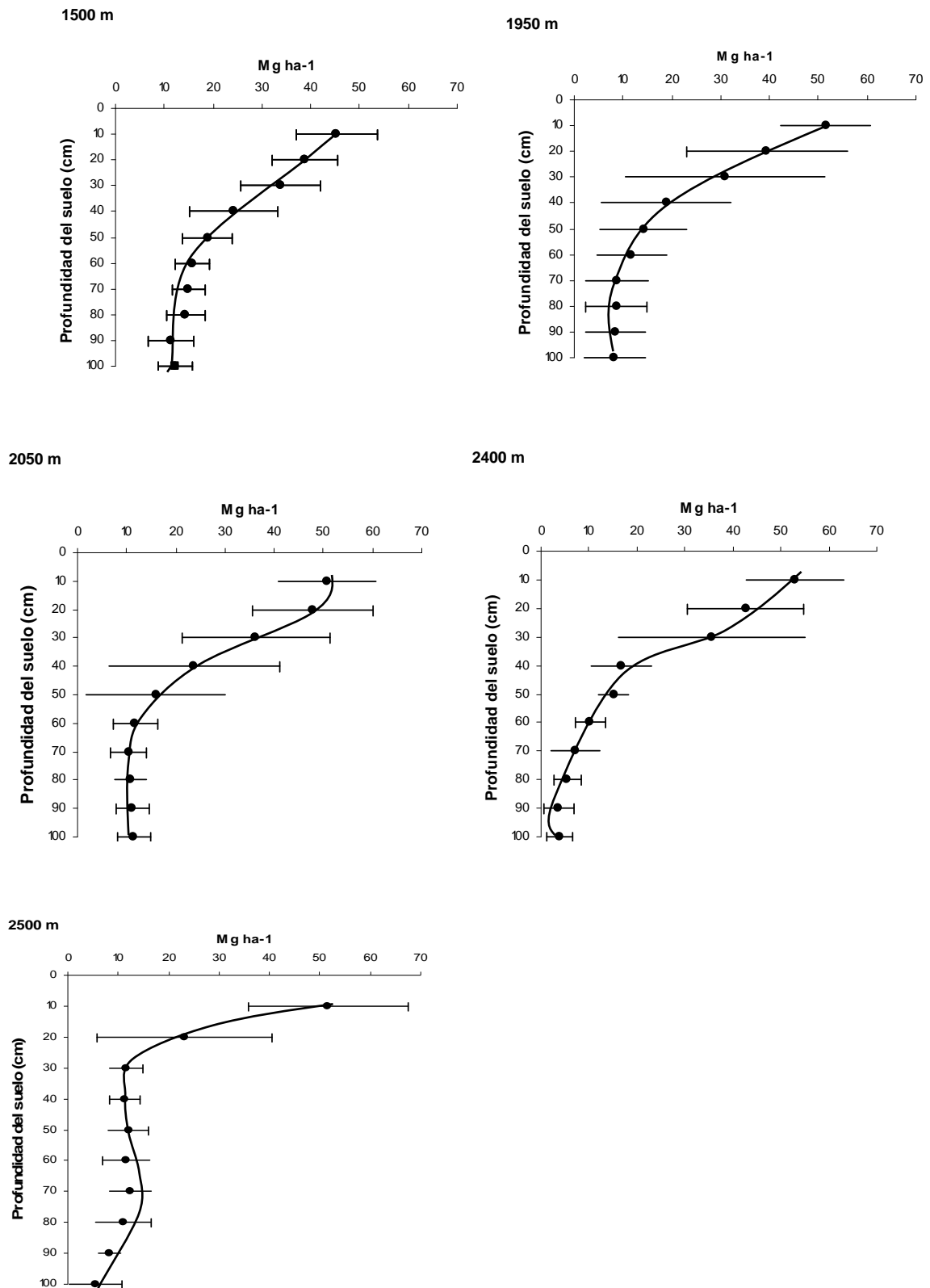


Figura 2. Distribución en profundidad del almacén de C edáfico a) 1500 m, b) 1950 m, c) 2050 m, d) 2400 m e) 2500 m

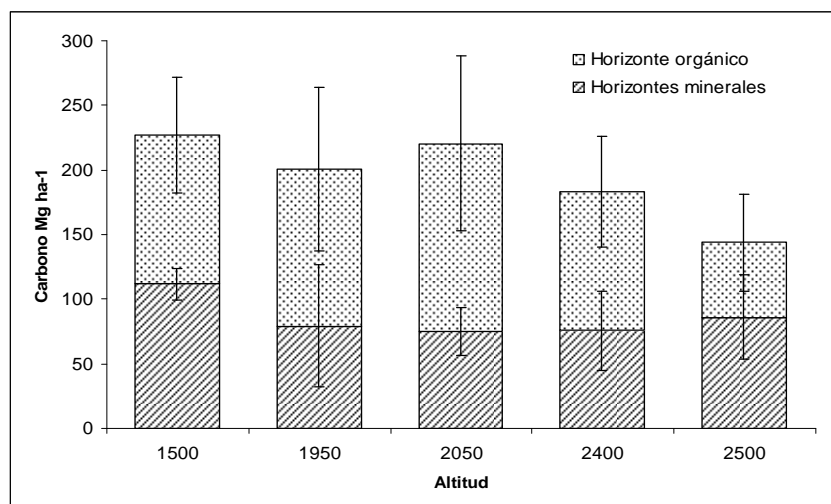


Figura 3. Distribución de los almacenes de carbono orgánico total en los horizontes orgánico y mineral a una profundidad de 100 cm dentro del intervalo de altitud.

3.3 Distribución de las diferentes fracciones de C edáfico con respecto a la altitud

El contenido de COD se situó entre 0.04 y 3.82 g C kg⁻¹ de suelo en peso seco. Esta fracción fue más abundante en la capa orgánica superficial entre 1950 y 2500 msnm, decreciendo de manera abrupta a partir del primer horizonte mineral, a diferencia de los 1500 msnm donde el contenido entre Oh y el horizonte mineral subyacente fue similar (tabla 1). La fracción de ácidos fúlvicos (AF) se ubicó entre 1.0 y 106.6 g C kg⁻¹ de suelo seco, siendo en términos porcentuales la de mayor participación entre las diferentes fracciones que componen la MOS; su acumulación fue mayor en el horizonte orgánico para todo el intervalo, pero registró variaciones importantes en su distribución vertical con respecto a la altitud, advirtiéndose nuevamente dos patrones distintivos: a 1500 msnm la concentración de AF decrece gradualmente a mayor profundidad, mientras que entre 1950 y 2500 msnm la mayor acumulación dentro de la fracción mineral del suelo tiene lugar en los horizontes espódicos (Bsg y Bs). Estos últimos datos sugieren que a las altitudes mencionadas puede tener lugar una migración vertical importante de estos compuestos.

El contenido de ácidos húmicos (AH) fue mayor en Oh con un rango de 36.6 a 67.5 g C Kg⁻¹. La acumulación de esta fracción en los horizontes minerales para 1500 msnm es mayor que en los pisos superiores y decrece gradualmente

con la profundidad. En comparación, sólo pequeñas proporciones se encuentran en los horizontes minerales entre 1950 y 2500 msnm (cuadro 1). El contenido de huminas fue mayor en Oh (20 y 258 g C Kg⁻¹ para 1500 y 2400 msnm respectivamente). A 1500 msnm el contenido de esta fracción decrece gradualmente y a partir de 1950 msnm la disminución en los horizontes minerales es abrupta.

Cuadro 1. Concentración y porcentajes de carbono de las diferentes fracciones de la materia orgánica del suelo

Altitud (m)	Horizonte	Fracciones de carbono orgánico total g kg ⁻¹ y % *					C total g kg ⁻¹
		MOL	COD	(H ₃ PO ₄ + NaOH)	AH	Huminas	
1500	Oh	1.29	0.24	53	23.2	23.7	101.4
		<i>1.3%</i>	<i>0.2%</i>	<i>52.3%</i>	<i>22.9%</i>	<i>23.4%</i>	
	Bw1	1.5	0.16	36.5	7.3	20.7	71.4
		<i>2.1%</i>	<i>0.2%</i>	<i>51.1%</i>	<i>10.2%</i>	<i>29.0%</i>	
	Bw2		0.05	26.4	4	7	52.7
		<i>0.1%</i>	<i>50.1%</i>	<i>7.6%</i>	<i>13.3%</i>		
	C		0.04	17.5	2.9	6	27.8
			<i>0.1%</i>	<i>62.9%</i>	<i>10.4%</i>	<i>21.6%</i>	
1950	Oh	1.21	2.54	106.6	57.9	167	430
		<i>0.3%</i>	<i>0.6%</i>	<i>24.8%</i>	<i>13.5%</i>	<i>38.8%</i>	
	E		0.26	5	1.32	6	13
			<i>2.0%</i>	<i>38.5%</i>	<i>10.2%</i>	<i>46.2%</i>	
	Bsg		0.2	11.28	1.58	2.91	22
		<i>0.9%</i>	<i>51.3%</i>	<i>7.2%</i>	<i>13.2%</i>		
	Bs		0.08	23.87	2.36	0.93	35
			<i>0.2%</i>	<i>68.2%</i>	<i>6.7%</i>	<i>2.7%</i>	
2050	Oh	1.3	1.71	71.1	45.7	60.59	359.3
		<i>0.4%</i>	<i>0.5%</i>	<i>19.8%</i>	<i>12.7%</i>	<i>16.9%</i>	
	E		0.24	3.8	6.2	22.95	33.2
Cuadro 1. Continúa			<i>0.7%</i>	<i>11.4%</i>	<i>18.7%</i>	<i>69.1%</i>	
	Bsg		0.09	6.23	0.39	0.92	13.1
			<i>0.7%</i>	<i>47.6%</i>	<i>3.0%</i>	<i>7.0%</i>	

	Bs	0.07	6.35	0.52	0.92	9.5
		0.7%	66.8%	5.5%	9.7%	
2400	Oh	0.84	3.76	98.3	64.4	257.4
		0.2%	0.8%	21.4%	14.0%	56.0%
	Ah	0.19	3.5	1.8	5	10.5
		1.8%	33.3%	17.1%	47.6%	
	E	0.22	5	1.3	3	10.06
		2.2%	49.7%	12.9%	29.8%	
	Bsg	ND	5	1.1	1	8.3
			60.2%	13.3%	12.0%	
2500	Oh	1.8	7.9	57	20.61	141.4
		0.4%	1.6%	11.7%	4.2%	29.1%
	E	ND	3.81	1.4	2.91	8.12
			46.9%	17.2%	35.8%	
	Bsg	0.05	3.41	0.34	0	3.8
		1.3%	89.7%	8.9%		
	Bs	0.05	6.9	1.48	0	14.6
		0.3%	47.3%	10.1%		

MOL: Materia orgánica libre, COD: Carbono orgánico disuelto, AF: Ácidos fúlvicos, AH: Ácidos húmicos

4. Discusión

Una percepción generalizada para los bosques montanos de niebla indica que la acumulación de la MOS se incrementa con la altitud en respuesta al decremento en los niveles de mineralización (Jenny 1980), sin embargo, existen evidencias de que esta condición pudiera ser válida para determinados intervalos de altitud, dependiendo de una serie de factores bioclimáticos y edáficos, p.e. Grieve *et al.* (1990), encontraron que el espesor de estos horizontes, así como la concentración de C se incrementan hasta los 2600 msnm en bosques montanos de Costa Rica, condición similar a la registrada por Schawe *et al.* (2007) a 2400 m en Bolivia. Dentro de la zona de estudio, la acumulación de MOS también mostró un patrón diferente al esperado, con la reducción significativa en el espesor del horizonte orgánico entre 2400 y 2500 msnm y de manera alterna, el C acumulado en los horizontes minerales decreció consistentemente con la altitud. Estas diferencias bien pudieran deberse al menor desarrollo del suelo a

estas altitudes, inferido a partir del contenido de arcillas y de la proporción de hierro libre (Grieve 1990), a la persistencia de condiciones hidromórficas en el suelo y un régimen de temperatura menor (Schrumpf *et al.* 2001). Para los suelos y vegetación dentro del área de estudio, varias de estas condiciones han sido reportadas. Los estudios edafológicos y florísticos realizados dentro del área de trabajo han puesto en evidencia las profundas diferencias dentro de las comunidades vegetales así como en su entorno físico.

El hecho de que entre 1950 y 2400 msnm la capa nubosa sea más persistente, el suelo denote rasgos de hidromorfismo, los horizontes orgánicos alcancen profundidades mayores (menor mineralización de la MOS) y que las comunidades vegetales registren menores tasas de producción de biomasa con respecto a los bosques situados a menor altitud, permite reforzar la idea de que en este intervalo de altitud se manifiestan las condiciones más restrictivas para la mineralización de la MOS y la toma de nutrientes por parte de las plantas.

La distribución vertical de los almacenes de C edáfico puede ser explicada a partir de dos patrones generales que coinciden con las unidades de suelo encontradas: a 2500 msnm (Podzoles fólicos) la acumulación de C tiene lugar en dos zonas dentro del perfil. La más importante está en el horizonte orgánico superficial y la otra en los horizontes espódicos (Bsg y Bs) que subyacen a un horizonte de eluviación con contenidos bajos de C. Este patrón conocido como de eluviación-iluviación ha sido descrito ampliamente para suelos de zonas boreales (David *et al.* 1995), pero también en el caso de bosques montanos hiperhúmedos (Barshad y Rojas-Cruz 1950, Schrumpf *et al.* 2001, Schawe *et al.* 2007). No obstante que los patrones pedológicos descritos para la zona (Álvarez *et al.* 2008) marcan una similitud entre 1950 y 2500 msnm (Podzoles y Stagnosoles fólicos), el patrón de eluviación-iluviación para el C edáfico es más perceptible a 2500 msnm. Dado que existen diferentes teorías para explicar los procesos formativos de estos suelos, las alternativas más viables para justificar la procedencia y distribución del C acumulado en el suelo, pueden atribuirse principalmente a la retención de compuestos orgánicos disueltos o suspendidos en la solución del suelo, así como a la descomposición *in situ* de raíces,

productos microbianos y al transporte de MO por la fauna edáfica (Buurman y Jongmans. 2002 y 2005).

A 1500 msnm los suelos (Cambisoles fólicos) registraron evidencias importantes de actividad biológica que decreció gradualmente a mayor profundidad, misma tendencia que exhibieron la concentración y el almacén total de C, patrón que es común a todos aquellos suelos que no sufren procesos de podsolización.

La diferencia entre ambas condiciones está dada por las variaciones en las tasas de mineralización como respuesta a los cambios de temperatura y humedad en el suelo, pero también a la disminución en el contenido de arcillas a medida que se incrementa la altitud, ya que se ha demostrado ampliamente la estrecha relación entre el contenido de esta fracción mineral y la capacidad del suelo para almacenar formas más estables de C (Paul 1984, Jobbagy y Jackson 2000).

La distribución de las diferentes fracciones de la MOS fue específica del grupo de suelo, reflejando las características de su formación: el COD representó una mínima parte del total de la MOS, pero por su constitución bioquímica y movilidad le confiere un papel muy importante en la disponibilidad de nutrientes para los organismos (Davidson *et al.* 1987) Los datos muestran que esta fracción se acumula principalmente en el horizonte orgánico y decrece de manera abrupta con la profundidad, excepto a 1500 msnm donde su concentración, considerablemente menor con respecto a las demás altitudes, se mantiene casi constante en el primer horizonte mineral. Este dato puede tener sentido si se considera que nuestros resultados sugieren que a esta altitud, la actividad biológica es más intensa y se extiende a mayor profundidad, con lo que esta fracción, satisface la demanda inmediata de nutrientes por parte de los microorganismos del suelo. La cantidad de AF en todos los casos fue mayor en el horizonte orgánico y en términos porcentuales, representó el principal almacén de C en todo el perfil, Esta fracción mostró patrones similares al comportamiento observado para el C total: decremento gradual con la profundidad a 1500 msnm, mientras que entre 1950 y 2500 msnm hay una mayor acumulación en los horizontes espódicos.

Para los AH, se advierte que su acumulación tiene lugar en los horizontes más superficiales. Este resultado es congruente con lo observado por Orlov (1998) quien infirió que la mayor actividad biológica en la superficie, probablemente promueva la formación de sustancias húmicas con mayor estabilidad. La existencia de altos contenidos de huminas en superficie es típica de estos suelos y refleja la presencia gran cantidad de material orgánico intacto o parcialmente descompuesto (David *et al.* 1995).

5. Conclusiones

El estudio de los almacenes de C orgánico a través del intervalo de altitud permite establecer los siguientes puntos: el C acumulado en los horizontes orgánicos se incrementa hasta 2400 y a partir de 2500 msnm decrece, en tanto que en los horizontes minerales decrece indistintamente con el incremento de altitud.

Se observaron dos patrones de acumulación de C edáfico relacionados con los grupos de suelo identificados: Para el grupo de los Podzoles y Stagnosoles fólicos (1950 a 2500 msnm) los procesos de iluviación son más intensos y favorecen la acumulación selectiva de C orgánico en el horizonte orgánico y su traslado a los horizontes espódicos, siendo más evidente este proceso a 2500 msnm. A 1500 msnm (Cambisoles fólicos) el C tiende a acumularse en superficie, disminuyendo gradualmente con la profundidad

En términos generales, la distribución vertical de las diferentes fracciones de la materia orgánica del suelo refleja un patrón común de los suelos de bosques montanos húmedos como son la gran acumulación de restos vegetales poco transformados en superficie y una alta producción de compuestos orgánicos solubles que migran en profundidad. Si bien este patrón es descriptivo para todos los suelos del intervalo estudiado, es importante destacar la mayor producción y acumulación de sustancias húmicas más estables a 1500 msnm por medio de su asociación con la fracción mineral del suelo.

6. Referencias

- Álvarez A. G., N.E. García Calderón, P.V. Krasilnikov, S.N. Sedov, V.O. Targulian, N. Velázquez Rosas. 2008. Soil altitudinal sequence on base-poor parent material in a montane cloud forest in Sierra Juárez, Southern México. *Geoderma* 44: 593-612.
- Barshad I., L. Rojas-Cruz. 1950. A pedologic study of a podzol soil profile from the ecuatorial region of Colombia, South America. *Soil Science*. 70. 221-236.
- Buurman P., A.G. Jongmans. 2002. Podzolización, an additional paradigm. *Edafologia*. 9: 107-114.
- Blake G.R., K.H. Hartge. 1986. Bulk density. In A. Klute (ed.) Methods of soil analysis. Part 1. Physical and mineralogical methods. 2nd ed. Agronomy 9: 363-382.
- Buurman P., A.G. Jongmans. 2005. Podzolisation and soil organic matter dynamics. *Geoderma*. 125: 71-83.
- Candler R., W. Zech, H.G. Alt. 1989. A comparison of water soluble organics substances in acid soils under beech and spruce in NE- Bavaria. Z. Pflanzenernaehr. *Bodenkd.* 152: 61-65.
- Carfantan J. Ch., 1986. Du système cordillérain North-Américain au domaine Caribe Université de Savoie. PhD Thesis.
- Dabin B. 1971. Étude d'une méthode d'extraction de la matière humique du sol. *Sci Sol.* 2: 15-24.
- David M.B., G. F. Vance, A.J. Krzyszowska. 1995. Carbon controls on spodosol nitrogen, sulfur and phosphorus cycling In: Carbon forms and functions in forest soils. Soil Science Society of America. USA. pp. 329-353.
- Davidson E.A., L.F. Galloway, M.K. Strand. 1987. Assessing available carbon: comparison of techniques across selected forest soils. *Commun. Soil Science and Plant Analysis*. 18: 45-64.
- García E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. UNAM. México.
- Grieve I.C., J. Proctor, S.A. Cousins. 1990. Soil variation with altitude on Volcan Barva, Costa Rica. *Catena*. 17: 525-534.

- Hamilton L.S., J.O. Juvic, F.N. Scatena. 1995. Tropical montane cloud forests: Proceedings of an international symposium. Springer-Verlag. New York.
- Jenny H. 1980. The soil resource: origin and behavior. Springer-Verlag New York. pp. 377.
- Jobbagy E.G., R.B. Jackson. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*. 10: 423-436.
- Marrs R. H., J. Proctor, A. Heaney, M. D. Mountford. 1988. Changes in soil nitrogen-mineralization and nitrification along an altitudinal transect in tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 76: 466-482.
- Meave J.A., A. Rincón, M.A. Romero-Romero. 2006. Oak forests of the hyper-humid region of La Chinantla, Northern Oaxaca range, México. En: Ecological Studies. 185: M. Kappelle (Ed.) Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Springer-Verlag.
- Nelson D.W. & L.E. Sommers 1982. En: Page A.L., R.H. Miller & D.R. Keeney (eds.) Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties. 2nd ed. Agronomy series 9. ASA. SSSA. Madison Ws. USA.
- Orlov, D.S. 1999. Soil fulvic acids: history of study, importance and reality. *Euras. J. Soil Sci.* 32:1044-1049.
- Paul E: A. 1984. Dynamics of soil organic matter. *Plant and Soil*. 76: 275-285.
- Qualls R.G., B.L. Haines. 1991 Geochemistry of dissolved organic nutrients in water percolating through a forest ecosystem. *Soil Sci. Soc Am. J.* 55: 1112-1123.
- Qualls R.G., B.L. Haines and W.T. Swank. 1991. Fluxes of dissolved organic nutrients and humic substances in a deciduous forest. *Ecology*. 72: 254-266.
- Rzedowski J., C. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia* (*Oreomunnea*) mexicana en la región de la Chinantla (Oaxaca, México): Una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 36. 93-123.
- Schawe M., S. Glatzel, G. Gerold. 2007. Soil development along an altitudinal transect in a Bolivian tropical montane rainforest: Podzolization vs. hydromorphy. *Catena*. 69. 6390.

- Schrumpf M., G. Guggenberg, C. Schubert, C. Valerazo, W. Zech. 2001. Tropical montane rain forest soils: development and nutrients status along an altitudinal gradient in the south Ecuadorian Andes. *Die Erde*. 132: 43-49.
- Stadtmüller T. 1987. Cloud forests in the humid tropics. A bibliographic review. United Nations University. Tokyo and CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Whitmore T.C. 1990. An introduction to tropical rain forests. Clarendon. Oxford. pp. 226
- Wilcke W., Y. Oelmann, A. Schitt, C. Valarezo, W. Zech, J. Homeier. 2008. Soil properties and tree growth along an altitudinal transect in Ecuadorian tropical montane forest. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 171: 220-230.

CAPÍTULO

5

Comentarios finales y perspectivas de estudio

El presente trabajo surgió a partir del interés por complementar la escasa información que se tiene con respecto al estudio del ciclo del carbono en los ecosistemas de montaña y de manera particular, en el bosque mesófilo de montaña. Si bien, como se mencionó inicialmente, la cobertura de este tipo de ecosistemas es mínima dentro del territorio mexicano, su importancia es estratégica y radica no solo en la enorme biodiversidad que albergan, sino también en su capacidad para proporcionar servicios ambientales como lo son la captura de agua y carbono a nivel regional. No obstante y sin dejar de lado la problemática ambiental que involucra la pérdida de estos ecosistemas, la pretensión primaria de este estudio consistió en profundizar en el conocimiento de aquellos mecanismos que determinan la permanencia del carbono dentro de estos sistemas, a través de la interacción de sus componentes bióticos y abióticos.

Como se acotó en el capítulo 1, la revisión bibliográfica indica que la gran mayoría de los estudios científicos sobre estos ecosistemas en México, se han centrado fundamentalmente en su descripción florística y estructural y muy recientemente sobre aspectos fisiológicos y ambientales. En tal sentido, resultan escasos los estudios referentes al ciclo de carbono, destacando los realizados por el Colegio de Posgraduados en Oaxaca y el Ecosur en Chiapas. Para ampliar la perspectiva de este estudio, se recurrió a las experiencias obtenidas en bosques montanos de Sudamérica y del Sudeste asiático de los que se ha demostrado gran afinidad florística y estructural con el BMM en México.

De manera general, el estudio se basó en tres grandes rubros, los cuales fueron:

- 1) Conocimiento de la diversidad edáfica dentro de un transecto que va de los 1500 a los 2500 msnm.
- 2) Estimación de los almacenes de carbono en biomasa y suelo.

3) Estudio de la distribución espacial y caracterización de la materia orgánica del suelo.

Dado el perfil académico de quien realizó este trabajo y considerando que el enfoque sobre el conocimiento integral del medio edáfico pudiese aportar un punto de vista novedoso en este tipo de estudios, se propuso como uno de los objetivos particulares el conocimiento del medio edáfico, a partir del análisis de los procesos y propiedades que tienen lugar y que son producto de la interacción del medio físico y biológico a través del tiempo.

De esta forma, el capítulo 2, traducido finalmente en un documento ya publicado, correspondió propiamente a una investigación diseñada para conocer la diversidad edáfica dentro del área de estudio. A diferencia de lo reflejado en estudios regionales previos, en los que al citar las condiciones edáficas imperantes, se hace mención de la existencia de suelos someros y escasamente desarrollados, los datos obtenidos en este trabajo permitieron establecer que la complejidad edáfica es mayor y está dominada por procesos tales como la acumulación de restos orgánicos poco transformados, la acidificación *in situ* del suelo, la acumulación de material espódico y humus derivado de la descomposición de las raíces, así como la reducción de hierro derivado de las condiciones hidromórficas dentro del suelo. Adicionalmente, fue posible observar que con el incremento de la elevación, la intensidad del intemperismo decrece, en tanto que la permanencia de las condiciones hidromórficas se incrementa. A partir de la confluencia de todos estos factores expresadas en la pedogénesis del suelo, se determinó que las principales unidades edáficas son los Podzoles fólicos estágnicos, Estagnosoles fólicos y Cambisoles fólicos.

En el capítulo 3 se abordó propiamente la medición de los distintos almacenes de carbono. Mediante un diseño de muestreo jerárquico anidado se establecieron unidades de medición de 3000 m² para cada uno de los pisos altitudinales descritos. De esta forma, los datos obtenidos para los diferentes almacenes y subalmacenes de C permitieron establecer diferencias en los patrones de acumulación a través del intervalo de altitud, que necesariamente están relacionados con los cambios bióticos y abióticos que tienen lugar a medida

que se incrementa la altitud. Los resultados, en términos generales denotaron una menor acumulación de C entre 1950 y 2400 msnm rango que coincide con la zona donde confluyen condiciones tales como bajas temperaturas, humedad atmosférica consistentemente elevada, suelos hidromórficos y nubosidad persistente. Todos estos factores han sido citados en diferentes estudios como determinantes para el establecimiento de comunidades vegetales cuyos estratos arbóreos son de reducida estatura y presentan alta densidad de individuos con escaso grosor en sus tallos. De lo anterior, podría desprenderse que la confluencia de los factores anteriormente citados inciden no solo sobre la estructura y composición de las comunidades sino también sobre su capacidad para acumular C, principalmente en la biomasa aérea y que por otra parte, reducen la velocidad de transformación de los restos vegetales que tienden a acumularse en la superficie del suelo, constituyendo horizontes orgánicos con espesores incluso mayores a los 50 cm.

Finalmente y retomando el análisis de los procesos edáficos que tienen lugar dentro de la zona de estudio, en el capítulo 4 se analizaron los patrones de acumulación y distribución del C edáfico, así como la caracterización de la materia orgánica del suelo, principal reservorio de carbono orgánico en el mismo. Los resultados indican que la distribución vertical de las diferentes fracciones de la materia orgánica del suelo está supeditada en gran medida a su capacidad para asociarse con la fracción mineral del suelo, formando compuestos organominerales más estables a medida que el contenido de arcillas se incrementa.

Perspectivas de estudio.

El estudio del ciclo del C a diferentes escalas espaciales y temporales constituye uno de los retos más importantes de la investigación científica contemporánea, ya que a través de su mejor comprensión será posible resolver las numerosas interrogantes que la ciencia y la sociedad demandan. En el caso de México, el estado actual del arte en lo que se refiere a esta área de conocimiento expone la necesidad de incrementar el número de estudios básicos

que permitan conocer la capacidad de los ecosistemas terrestres para acumular o expulsar carbono en sus diferentes almacenes. Al respecto, cabe mencionar que de acuerdo a datos del Programa Mexicano del Carbono, para 2008 únicamente se tenían registrados 4 estudios que midiesen la cantidad de C en los principales almacenes del ecosistema, por lo que es sumamente importante promover este tipo de trabajos y se considera que el estudio realizado atiende a esta demanda.

Como corolario a este trabajo, es pertinente señalar algunos temas que pudieran mejorar el desempeño de estudios similares, al contribuir a la toma de decisiones adecuadas por parte de los futuros investigadores en el tema:

- 1) La depuración y estandarización de métodos de evaluación. En el caso de los ecosistemas montanos, es necesario adoptar esquemas de muestreo que evalúen el mayor número de almacenes aéreos y subterráneos posibles, con un buen grado de representatividad espacial, pero que a la vez permitan comparar los datos dentro de un contexto regional, nacional e incluso global.
- 2) Mediante el estudio sobre la variabilidad espacial, quedó establecida la importancia de comprender como influye la heterogeneidad ambiental sobre la capacidad de los ecosistemas para acumular y mantener el C a través del tiempo.
- 3) En un futuro inmediato, será necesario desarrollar un mayor número de estudios alométricos para las diferentes especies arbóreas que se desarrollan en los ecosistemas tropicales y subtropicales de México, con la finalidad de mejorar la calidad de las estimaciones de biomasa arbórea.
- 4) Otro aspecto por atender será el diseño e implementación de métodos de muestreo que faciliten la evaluación de aquellos almacenes que por su magnitud tienden a ser sub o sobrevalorados en gran parte de los estudios realizados, esto es en referencia directa a los subalmacenes de raíces,

- 5) Es necesario revalorar el papel del suelo como un almacén dinámico y altamente reactivo a los cambios ambientales. Bajo esta premisa debe entenderse la importancia de los flujos laterales y verticales de determinadas fracciones de C edáfico que cobran especial relevancia en ecosistemas montanos de alta humedad, como es el caso del bosque mésófilo de montaña en la región de la Chinantla.

- 6) Finalmente, es pertinente comentar la necesidad de trasladar la información generada por este tipo de investigaciones hacia los sectores sociales sirviendo como soporte teórico en la implementación de proyectos que contemplen el pago por servicios ambientales o el manejo sustentable de los ecosistemas forestales. Ésta quizá será la tarea más difícil y en ella, necesariamente deberán estar involucrados tanto los generadores del conocimiento, como las autoridades y sobre todo la sociedad.