



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

SECUESTRO DE CARBONO EN EL SUELO DE
BOSQUES CON APROVECHAMIENTO FORESTAL EN
CONDICIONES CONTRASTANTES DE LLUVIA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

VINISA SAYNES SANTILLÁN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves, Instituto de Ecología, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento, Instituto de Geografía, UNAM

Dr. Jorge Dionisio Etchevers Barra, Colegio de Postgraduados

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2012.



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

Instituto de Ecología

SECUESTRO DE CARBONO EN EL SUELO DE
BOSQUES CON APROVECHAMIENTO FORESTAL EN
CONDICIONES CONTRASTANTES DE LLUVIA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

VINISA SAYNES SANTILLÁN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves, Instituto de Ecología, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento, Instituto de Geografía, UNAM

Dr. Jorge Dionisio Etchevers Barra, Colegio de Postgraduados

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2012.

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 04 de Junio de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **SAYNES SANTILLÁN VINISA** con número de cuenta **93385394** con la tesis titulada: "**Secuestro de carbono en el suelo de bosques templados con aprovechamiento forestal en condiciones contrastantes de lluvia**", realizada bajo la dirección del **DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES:**

Presidente:	DRA. CHRISTINE DÉSIREÉ SIEBE GRABACH
Vocal:	DRA. LUISA ISAURA FALCÓN ÁLVAREZ
Secretario:	DR. JORGE DIONISIO ETCHEVERS BARRA
Suplente:	DR. BERNARDUS HENDRICUS JOSEPH DE JONG
Suplente	DR. LEOPOLDO GALICIA SARMIENTO

De acuerdo con lo anterior, la alumna 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 (29 septiembre de 2006).

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 01 de octubre de 2012.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente de la interesada.

Edif. de Posgrado P. B. (Costado Sur de la Torre II de Humanidades) Ciudad Universitaria C.P. 04510 México, D.F.
Tel. 5623-0173 Fax: 5623-0172 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx>

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por haber hecho posible mi formación doctoral y el apoyo en todo el proceso de titulación.

A CONACYT por proporcionarme la beca gracias a la cual fue posible dedicarme de tiempo completo a la investigación científica.

Al Dr. Julio Campo Alves por ser el pilar fundamental en mi formación académica. Por ser mi gran ejemplo, mi impulso y apoyo. Particularmente, un gran agradecimiento por estimular, avivar y alentar mi ánimo en esta última parte del camino que resultó ser la más difícil. Gracias Julio por ayudarme a transitar en el proceso de culminación de mi tesis. Soy Doctora gracias a ti.

Al Dr. Jorge Etchevers Barra por abrirme las puertas de su laboratorio y acogerme siempre con la gran disposición de ayudar que lo caracteriza. Gracias por todas las asesorías brindadas y por el apoyo incondicional.

Al Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento por compartir sus conocimientos, por la paciencia y la dedicación a mi proyecto, pero sobre todo por la calidez, compañerismo y amistad que me mostraste siempre.

A los miembros del Jurado por sus valiosas contribuciones a mi trabajo:

A la Dra. Christina Désirée Siebe Grabach por su inigualable capacidad de transmitir el conocimiento del suelo, por todas las clases en las aulas y en el campo. Especialmente gracias por recordarme la importancia del enfoque edafológico en los estudios ecológicos.

A la Dra. Luisa Isaura Falcón Álvarez por sus aportaciones y por su paciencia, disponibilidad y calidez.

Al Dr. Bernardus H. J. de Jong por contribuir con sus conocimientos y claridad de pensamiento a este trabajo. Gracias por tus aportaciones referentes a la importancia de la parte aérea de los ecosistemas en los procesos subterráneos.

A la Coordinación del Posgrado de Ciencias Biológicas, por el apoyo brindado.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Quiero agradecer al personal de la Coordinación de Ciencias Biológicas, particularmente al Dr. Armando Rodríguez Reyes responsable de la Administración Escolar por su impecable atención, calidez y eficiencia.

También quiero agradecer a Lilia Jiménez Solís responsable del área de becas por su apoyo y amabilidad en la transición al doctorado.

Un profundo agradecimiento a Patricia Martínez Reyes, auxiliar del Posgrado del Instituto de Ecología por el invaluable apoyo administrativo y por la asesoría en los trámites. Gracias Paty por tu paciencia interminable, por el apoyo moral y por el trato amable y cálido que les das a todos los estudiantes.

Al Instituto de Ecología de la UNAM y, particularmente al Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima por el respaldo y apoyo que permitieron la realización de mi posgrado.

A la comunidad de Ixtlán de Juárez por las facilidades brindadas para la realización de esta tesis.

Al M. en C. Enrique Solís Villalpando por su contribución decisiva en mi formación de laboratorio, pero principalmente por su amistad. Gracias por el primer acercamiento al conocimiento experimental del suelo.

A mis compañeros entrañables e inolvidables: los M. en C. Israel Cárdenas Camargo, Rigoberto Romualdo Romualdo, Arturo Alcántara y Patricia Valdespino por su incondicional ayuda en el campo y en el laboratorio.

A mis compañeras del Laboratorio de Biogeoquímica, mis adoradas amigas, mis incondicionales en las buenas y en las malas: Vanessa Maldonado Montero, Rosa Minerva Cuevas Corona, Lilia Liseth Roa Fuentes, Marilyn Bejarano, Wolke Tobon, Lilibeth Toledo y Ana María Gamboa, gracias por su ayuda en el campo y en el laboratorio, pero principalmente gracias por ser mi motivo de felicidad durante el desarrollo de la tesis.

A los laboratoristas Adriana y Rafael por toda su ayuda en la preparación de los materiales del laboratorio.

Al Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, por las facilidades brindadas y por la ayuda incondicional.

Particularmente agradezco profundamente a la Dra. Claudia Hidalgo Moreno por transmitir sus conocimientos del análisis del carbono en el suelo. Pero principalmente gracias Claudia por compartir tus experiencias y consejos para el laboratorio y la vida.

A la M en C. Juliana Padilla Cuevas por ser un sostén en el laboratorio, gracias por enseñarme con tu ejemplo el comportamiento y el uso correcto del laboratorio, gracias por tu amistad.

Al Dr. Fernando Paz por ampliar mi visión en los estudios de carbono y por ser un jefe comprensivo y darme la oportunidad, el tiempo y el ánimo para concluir la tesis.

A Isabel Marín Sosa, gracias Isa por tu valiosa ayuda en la elaboración de las figuras, te agradezco tu apoyo y amistad.

A mis compañeros de trabajo en GRENASER, Maira Bazán, Julio Wong y Rosa Cuevas, muchas gracias, su apoyo y comprensión fueron muy importantes para concluir la tesis.

A mis papás, Yolanda Santillán Gutiérrez y Aurelio Saynes López. Gracias por permitirme llegar hasta aquí, gracias por la Licenciatura y por el Doctorado. Gracias por el apoyo de todos los días, de todas las mañanas, de todas las noches. Gracias Yolita por tu impulso y consuelo. Gracias papi por ir y venir conmigo a todos lados. Gracias por su amor. Todo lo bueno que pueda haber en mí se lo debo a ustedes. Gracias. Gracias a mi familia por su amor y por creer en mí. Gracias a Chuso por tu ternura y tu apoyo incondicional, gracias Naye mi cómplice y mi otra mitad, gracias a Delito mi ejemplo.

A Leonardo O. Alvarado Cárdenas, el amor de mi vida, esposo, novio, amante, amigo, cómplice, a mi compañero en la vida, gracias a mi Leo por estar conmigo. Gracias por tus sugerencias, por tu ayuda y perfeccionismo en esquemas, carteles, textos, figuras, correcciones. Gracias por tu tiempo y paciencia con los últimos detalles que resultan ser los más difíciles e importantes. Gracias por el impulso, por tu ánimo por ser en mi vida como un árbol fuerte, estable, reconfortante, inquebrantable, en el que me puedo apoyar siempre. Gracias por tu amor y el deleite de tu compañía que hicieron posible la culminación de esta tesis.

DEDICATORIA

Con todo mi corazón, les dedico este logro, sin ustedes
no habría sido posible.

Gracias.

a mi Leo

a Yolita y Aure

A la UNAM, una gran Universidad

Orgullosamente hecha en C.U.

Como no te voy a querer
Como no te voy a querer si mi corazón azul es
y mi piel dorada
siempre te querré

ÍNDICE

RESUMEN	1
	2
ABSTRACT	

INTRODUCCIÓN GENERAL	3
-----------------------------------	---

<i>Planteamiento del problema y objetivos de la investigación</i>	5
<i>Estructura de la tesis</i>	7

CAPÍTULO 1.

MARCO TEÓRICO

<i>Estado actual de los bosques templados en México</i>	9
<i>El manejo de los bosques templados en México</i>	11
<i>La materia orgánica del suelo y sus capitales</i>	15
<i>Efectos de la variabilidad intraanual e interanual de las lluvias en los almacenes de carbono</i>	18
<i>Efectos del aprovechamiento forestal en los almacenes de carbono del piso forestal y del suelo</i>	19

CAPÍTULO 2.

SOIL CARBON DYNAMICS IN HIGH-ELEVATION TEMPERATE FORESTS OF OAXACA (MEXICO): THINNING AND RAINFALL EFFECTS	22
---	----

SUMMARY

INTRODUCTION

METHODS

Study sites

Approach: old growth vs. thinned forest under different annual rainfall amounts

Forest management: a sustainable thinning strategy

Soil sampling

Laboratory analysis

Statistical analysis

RESULTS

Soil total carbon and soil microbial biomass

Basal soil respiration

DISCUSSION

Regional trends in soil carbon

Seasonal trends in biologically active fractions of soil organic matter

Thinning effects on biologically active fractions of soil organic matter

CONCLUSIONS

ACKNOWLEDGEMENTS

REFERENCES

CAPÍTULO 3

ALMACENES DE CARBONO EN LOS SUELOS DE BOSQUES TEMPLADOS DE IXTLÁN DE JUÁREZ: EFECTOS DEL APROVECHAMIENTO FORESTAL Y DE LA LLUVIA

INTRODUCCIÓN	23
<i>El piso forestal</i>	23
<i>La materia orgánica particulada</i>	26
<i>Fraccionamiento de la materia orgánica del suelo</i>	28
<i>Efectos de la lluvia en la dinámica de la materia orgánica particulada</i>	30
<i>Efectos del aprovechamiento forestal en la dinámica de la materia orgánica particulada</i>	32
OBJETIVOS	33
MÉTODOS	34
<i>Área de estudio</i>	34
<i>Vegetación</i>	35
<i>Manejo forestal</i>	36
<i>Bosques de referencia y bosques manejados con diferente régimen de lluvia anual</i> ..	36
<i>Muestreo del piso forestal y suelo mineral</i>	38
<i>Separación de las fracciones finas y leñosas del piso forestal</i>	38
<i>Fraccionamiento físico: separación de la materia orgánica del suelo por tamaño de partícula y por densidad</i>	39
<i>Análisis químicos</i>	42

<i>Determinación del carbono en el piso forestal y en el suelo.....</i>	42
<i>Análisis estadísticos.....</i>	42
RESULTADOS.....	43
<i>Variación regional y efectos del aprovechamiento en el carbono del piso forestal.....</i>	43
<i>Masa.....</i>	43
<i>Concentración de carbono.....</i>	45
<i>Cantidad de carbono.....</i>	46
<i>Variación regional y efectos del aprovechamiento en el carbono del suelo.....</i>	48
<i>Concentración de carbono.....</i>	48
<i>Cantidad de carbono.....</i>	49
<i>Variación regional y efectos del aprovechamiento en el carbono de las fracciones del suelo.....</i>	49
<i>Masa de las fracciones.....</i>	49
<i>Concentración de carbono.....</i>	50
<i>Cantidad de carbono.....</i>	51
DISCUSIÓN.....	52
<i>Variación regional de los almacenes de carbono en los bosques de referencia.....</i>	54
<i>Efectos del aprovechamiento en los almacenes de carbono en el piso forestal.....</i>	55
<i>Efectos del aprovechamiento en los almacenes de carbono en el suelo.....</i>	57
CONCLUSIONES.....	61

CAPÍTULO 4

CONSIDERACIONES FINALES

<i>Indicadores de la variación regional del carbono en el piso forestal y en el suelo.....</i>	63
<i>Indicadores del aprovechamiento forestal.....</i>	64
<i>Sostenibilidad del aprovechamiento forestal en los bosques de Ixtlán de Juárez.....</i>	66

LITERATURA CITADA.....	69
-------------------------------	----

ANEXO 1. CUADROS.....	84
------------------------------	----

ANEXO 2. FIGURAS.....	98
------------------------------	----

LISTA DE CUADROS

Cuadro		Pag.
CAPÍTULO 1		
Cuadro 1.1	Extensión, producción primaria neta (PNN), y almacenes de C en la biomasa y en los suelos de los ecosistemas forestales del mundo. Sabine <i>et al.</i> 2004	84
Cuadro 1.2	Extensión y porcentaje de la superficie que cubren los diferentes ecosistemas forestales de México	85
CAPÍTULO 2		
Table 1.	Site characteristics (mean \pm standard error; n = 5) for different high-elevation temperate forests of Ixtlán de Juárez, Mexico	
Table 2.	Soil total (C-total) and microbial biomass carbon (SMBC) concentrations, and basal soil respiration (BSR) (mean \pm standard error; n = 5) for different high-elevation temperate forest soils of Ixtlán de Juárez, Mexico	
Table 3.	Soil microbial biomass carbon: total carbon (SMBC: C-total) ratios (mean \pm standard error; n = 5) for different high elevation temperate forest soils of Ixtlán de Juárez, Mexico	
Table 4.	Basal soil respiration: total carbon (BSR: C-total) and basal soil respiration: soil microbial biomass carbon (BSR: SMBC). Ratios (mean \pm standard error; n = 5) for different high-elevation temperate forest soils of Ixtlán de Juárez, Mexico	
CAPÍTULO 3		
Cuadro 3.1	Características de las dos regiones estudiadas en Ixtlán de Juárez, México	86
Cuadro 3.2	Masa (Mg M.S. ha ⁻¹) de las fracciones de necromasa en el piso forestal de bosques templados bajo aprovechamiento en dos	87

	regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México	
Cuadro 3.3	Concentración de C (mg C g^{-1}) en el piso forestal de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México	88
Cuadro 3.4	Cantidad de C (Mg C ha^{-1}) en el piso forestal de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México	89
Cuadro 3.5	Densidad aparente (Mg m^{-3}), concentración de C orgánico (mg C g^{-1}) y cantidad de C (Mg C ha^{-1}) del suelo de 0-10 cm de profundidad en bosques templados bajo aprovechamiento selectiva en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México	90
Cuadro 3.6	Masa (g) de las fracciones del suelo (total 100 g) de 0-10 cm de profundidad y recuperación de la MOP (porcentaje que representó la MOP del total de suelo que se separó en fracciones) de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México	91
Cuadro 3.7	Concentración de C (mg C g^{-1}) en las fracciones del suelo de 0-10 cm de profundidad de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México	92
Cuadro 3.8	Almacenes de C (Mg C ha^{-1}) en el suelo de 0-10 cm de profundidad y recuperación de la MOP (porcentaje que representó la MOP del total de suelo que se separó en fracciones) de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México	93
Cuadro 3.9	Lluvia anual, tipo de suelo, necromasa, concentración y cantidad de C del piso forestal en los bosques de Ixtlán de Juárez y en otros bosques templados	94
Cuadro 3.10	Lluvia anual, tipo de suelo, concentración y cantidad de C en el suelo de los bosques de Ixtlán de Juárez y de otros bosques	95

templados

CAPÍTULO 4

Cuadro 4.1	Relación de los almacenes y flujos de C considerados en el modelo Century con las fracciones obtenidas experimentalmente en esta investigación	96
Cuadro 4.2	Magnitud (%), dirección del cambio por efecto del aprovechamiento y/o de la cantidad de lluvia, y recuperación en los almacenes de C del piso forestal y del suelo en los bosques estudiados.	97

LISTA DE FIGURAS

Figuras		Pag.
CAPÍTULO 3		
Figura 3.1	Modelo conceptual de los capitales de la materia orgánica del suelo	98
Figura 3.2	Ubicación de área de estudio	
Figura 3.3	Diseño experimental para la determinación de los almacenes de C en el piso forestal y en el suelo de bosques templados (con y sin extracción selectiva) en dos regiones con diferente cantidad de lluvia en Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México	99
Figura 3.4	Diseño experimental para la colecta de las muestras de mantillo, de horizonte y de suelo establecido en cada bosque de la región seca y de la región húmeda.	101
Figura 3.5	Lluvia media mensual y temperatura media mensual en las regiones seca y húmeda (Datos históricos 1955-1995 proporcionados por el Servicio Meteorológico Nacional)	102
Figura 3.6.	Descripción de perfiles de suelo en bosques de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. Este perfil y su descripción fue realizado por Bautista (2001) y su ubicación y características (pendiente, altitud, régimen de lluvia) se ajustan a las características de la región seca	103
Figura 3.7.	Descripción de perfiles de suelo en bosques de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. Este perfil y su descripción fue realizado por Bautista (2001) y su ubicación y características (pendiente, altitud, régimen de lluvia) se ajustan a las características de la región húmeda	104
Figura 3.8	Fraccionamiento físico del suelo por tamaño de partícula y por diferencias en densidad (modificado de Meijboom <i>et al.</i> 1995)	105
Figura 3.9	Cantidades de C en el mantillo, horizonte de fermentación y en el suelo de bosques sin y con extracción selectiva de Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México	106

Figura 3.10	Contribución de los almacenes a la cantidad total de C en el piso forestal y en el suelo de bosques sin y con extracción selectiva de Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México	107
--------------------	--	------------

CAPÍTULO 4

Figura 4.1	Almacenes y flujos de C en el piso forestal y en el suelo de los bosques de referencia de las regiones seca y húmeda	108
		108
Figura 4.2	Almacenes y flujos de C en el piso forestal y en el suelo de los B1 en las regiones seca y húmeda	
Figura 4.3	Almacenes y flujos de C en el piso forestal y en el suelo de los B20 en las regiones seca y húmeda	110

RESUMEN

Estrategias de manejo forestal como la extracción selectiva de árboles, frecuentemente son consideradas sostenibles por no ser intensivas. Sin embargo, sus efectos sobre el suelo y específicamente sobre la cantidad de C que almacenan están poco documentados. En México, algunas comunidades ejemplares en el uso de los bosques, poseen empresas forestales comunitarias, practican la extracción selectiva y viven de los bosques. Actualmente prevalece la carencia de evidencias sólidas que documenten los impactos de la extracción selectiva en de los bosques, particularmente de estos impactos en los suelos. Esta investigación se enfocó en explorar los almacenes de C en suelos de bosques naturales y con extracción selectiva en Ixtlán de Juárez (Sierra Norte de Oaxaca), una comunidad considerada ejemplar en el manejo forestal comunitario. La fisiografía compleja de esta región permite encontrar bosques con diferente cantidad de lluvia anual dependiendo de su ubicación. En el sistema montañoso de Ixtlán de Juárez existen bosques ubicados en vertientes con orientación opuesta por lo que algunos son más secos que otros. El objetivo de este estudio fue evaluar los efectos de la extracción selectiva, de la cantidad de lluvia anual y de la estacionalidad de las lluvias sobre los almacenes y la dinámica del C en el piso forestal y en el suelo de bosques templados. Para ello se eligieron bosques naturales (testigo) y bosques (contiguos) con extracción selectiva (con un año y con veinte años de abandono después de la extracción) ubicados en dos regiones que reciben diferente cantidad de lluvia anual (807 y 1220 mm, en la región seca y húmeda, respectivamente). En cada bosque se determinaron la masa, la concentración y la cantidad de carbono en las fracciones finas y leñosas del mantillo y del horizonte de fermentación, así como en la fracciones orgánicas y minerales del suelo. Además se determinaron la concentración de carbono en la biomasa microbiana y la respiración basal del suelo. En general, los efectos de la extracción selectiva sobre los almacenes de carbono y la respiración basal del suelo fueron dependientes de la cantidad de lluvia anual. En la *región seca*, un año después de la extracción selectiva, el incremento de la masa de mantillo leñoso retardó la transferencia de carbono hacia el horizonte de fermentación y al suelo. Probablemente esto provocó la reducción de los almacenes de carbono en el suelo y en sus fracciones orgánicas, minerales y finas (con respecto al bosque testigo). Sin embargo, este efecto fue transitorio ya que en el bosque con 20 años de abandono se observó una recuperación en la cantidad de carbono del suelo y de sus fracciones. La extracción selectiva disminuyó el carbono en la biomasa microbiana y en la respiración basal del suelo. La variación estacional de las lluvias resultó en un incremento del C microbiano y de la respiración basal en la estación seca. En la *región húmeda*, el incremento en el ingreso de mantillo en los bosques con aprovechamiento, o bien, y la mayor cantidad de lluvia, o, ambas cosas contribuyeron al incremento temporal en los almacenes de carbono del suelo en el bosque con un año de abandono. Este aumento no se mantuvo en el tiempo y 20 años después de la extracción los almacenes de carbono en el suelo y en sus fracciones disminuyeron con respecto a las encontradas en el bosque con un año de abandono. En esta región la extracción selectiva no afectó la concentración de carbono en la biomasa microbiana ni la respiración basal del suelo y tampoco se observó un efecto de la estacionalidad de las lluvias.

Con base en los resultados de este trabajo se concluyó que el carbono almacenado en el piso forestal fue un indicador sensible de cambios derivados de la cantidad de lluvia anual. La biomasa microbiana y la respiración basal del suelo fueron indicadores sensibles no solamente de los cambios derivados de la lluvia anual, también fueron sensibles a la estacionalidad de las lluvias. El carbono asociado a la biomasa microbiana y la proporción del carbono en las fracciones finas y leñosas del piso forestal se consideraron los mejores indicadores de sostenibilidad y de resiliencia en los bosques de Ixtlán de Juárez.

ABSTRACT

Forest management strategies such as selective cut are frequently called sustainable because they are not intensive. However, the effects of selective cut on soil and, specifically on its carbon content are poorly documented. In Mexico, some of the rural communities are an example of the use of forests regarding their community based-forest management, since they live from their forests and frequently apply selective cut. However, currently the lack of solid evidence as to selective cut impacts, especially about the impacts on forest soils, prevails. This research focused on exploring forest floor and soil carbon pools in natural and managed forests in Ixtlán de Juárez, Oaxaca; a model community in forest management. The complex physiography in this region makes it possible to find forests with different annual rainfall pattern, depending on their location. In the mountainous system of Ixtlán de Juárez, forests with different orientation (East and West) are found, and some of them are dryer than others. The objective of this research was to evaluate the selective forest harvest effects and the different annual rainfall regime effects on forest floor and soil carbon pools and soil carbon dynamics in high-elevation temperate forests of Oaxaca, Mexico. Natural (as controls) and managed forests (adjoining) with selective cut (logged one- and 20-yrs ago), located in two regions with different annual rainfall levels (807 and 1220 mm, *dry* and *wet* regions, in the eastern and western slopes, respectively) were chosen. In each forest the mass, carbon concentration and content of fine and woody fractions of litter and fermentation horizon, as well as organic and mineral soil fractions, were quantified. Biologically active fractions of soil organic matter dynamics (soil microbial biomass carbon and basal soil respiration) were also evaluated. In general, the forest harvest effects on soil carbon pools and dynamics depended on the rain level (regional effect). In the *Dry* region immediate forest logging effects included the increase of the woody litter mass and the reduction of the mass and the carbon content in the fermentation horizon. A decrease in total soil carbon content and in mineral and organic fractions was also evident in the short term (forest logged one year before sampling). These effects were transitory and were no longer observed 20 years after the selective forest harvest. A recovery of soil total carbon and organic and mineral fractions content was observed in the long term. Selective forest harvest decreased soil microbial biomass carbon and basal soil respiration. In the *Wet* region the mass litter increased, or the higher annual rainfall, or both, resulted in a temporary soil carbon increase after one year of forest harvest. This soil carbon increase did not last long and after 20 years of abandonment a carbon loss (bulk soil and fractions) was observed. In this region forest harvest did not affect the soil microbial biomass carbon nor basal soil respiration, and there was no effect of rainfall seasonality.

Based on the results obtained, we concluded that carbon stored in the forest floor was a sensitive indicator of changes derived from annual rainfall quantity, and soil microbial carbon was the best indicator of the rainfall seasonality effects. Carbon content in fine and woody forest floor fractions, as well as soil microbial carbon were considered the most suitable indicators of soil sustainability and resilience.

INTRODUCCIÓN GENERAL

En el último siglo hemos percibido el desarrollo de una crisis ambiental sin precedentes en nuestra historia. La población humana ha modificado los ecosistemas del planeta más rápida y extensivamente en las últimas 5 décadas que en cualquier otro período similar de tiempo (Millenium Ecosystem Assessment 2005). En este período se perdió la mitad de la cubierta forestal nativa de nuestro planeta, y la superficie destinada al cultivo alcanzó 30 % (Millenium Ecosystem Assessment 2005). La retroalimentación destructiva entre la transformación y el cambio en el uso del suelo en los ecosistemas forestales y la consecuente alteración los ciclos biogeoquímicos, exige a la comunidad científica determinar con mayor rapidez la situación actual de los bosques en nuestro planeta. Además de proporcionar la tasa de desaparición de los bosques, el entendimiento de los nuevos ecosistemas que surgen como producto de ello, y lo más difícil, actuar para frenar su deterioro.

Los bosques del mundo tienen un papel importante en el ciclo global del carbono (C) y tienen un gran valor por los servicios que proporcionan a la sociedad. Los ecosistemas forestales son el almacén principal de C terrestre ya que almacenan 861 Pg C (1 Pg = 10^{15} g) (Pan *et al.* 2011). De estos, 383 Pg C (44 %) se encuentran en el suelo (1 m de profundidad), 363 Pg C (42 %) en la biomasa (aérea y subterránea), 73 Pg C (8 %) en la madera muerta y 43 Pg C se encuentran en el mantillo (5 %), aunque esto depende del tipo de bioma (Pan *et al.* 2011). A nivel mundial, el uso del suelo, el cambio del uso del suelo y la silvicultura o manejo de los bosques (sector USCUS) forman un sector responsable de una de las seis fuentes principales de gases de efecto invernadero (GEI), particularmente de dióxido de carbono (CO₂) (Prentice *et al.* 2001, Houghton *et al.*

2003). Los ecosistemas terrestres tienen un papel importante en el ciclo global del C y los cambios del sector USCUS modifican su contribución en este ciclo (Sabine *et al.* 2004).

Los cambios en el uso del suelo afectan la cantidad de C almacenado en la vegetación y en los suelos, incrementando la liberación de CO₂ o removiéndolo de la atmósfera. Las emisiones de C pueden resultar de la quema, de la descomposición de la biomasa muerta y de la transformación de la biomasa de los bosques a pastizales y/o cultivos, mientras que la remoción CO₂ resulta del crecimiento de la vegetación y de los incrementos de biomasa (de Jong *et al.* 2010). La conservación y el uso sostenible de los ecosistemas forestales favorece la remoción de CO₂ de la atmósfera, mientras que su deforestación y transformación conduce al incremento de CO₂ atmosférico. Por lo tanto, los ecosistemas terrestres pueden ser fuentes o almacenes de C dependiendo de su perturbación, manejo o recuperación (Prentice *et al.* 2001).

En México, las tasas de degradación y de transformación forestal debido al cambio en el uso del suelo y al manejo inapropiado de los bosques son altas. Las emisiones del sector USCUS representan del 13 a 17 % del total de las emisiones nacionales y es la segunda causa de emisión de CO₂ después del sector energético (INE-SEMARNAT 2006, de Jong *et al.* 2010). Del total de las emisiones de CO₂ del sector USCUS, 74.2 % se emitieron por pérdida de biomasa, 5.6 % por el aprovechamiento de los bosques, 34.8 % por pérdidas de C en suelos minerales, y una compensación de -14.8 % correspondiente a captura de C en terrenos abandonados (de Jong *et al.* 2010).

Entre las opciones de mitigación de GEI del sector USCUS se incluye la reforestación y el establecimiento de plantaciones, la preservación de áreas naturales protegidas, la reducción de incendios, el uso sostenible de leña y el fomento del manejo sostenible de los bosques naturales (SEMARNAT 2010). Particularmente, el uso sostenible de los bosques tiene un papel fundamental en la reducción de emisiones del

sector forestal, ya que su aprovechamiento se realiza casi exclusivamente en los bosques nativos de México mayoritariamente en los bosques de pino-encino (de Jong *et al.* 2010).

Planteamiento del problema y objetivos de la investigación

En los ecosistemas forestales aproximadamente la mitad del C se encuentra en el piso forestal (~ 5 % en el mantillo) y en el suelo (~ 44 %). Aunque esta contribución varía con el tipo de bioma y suele ser mayor en los bosques templados en comparación con los bosques tropicales (Pan *et al.* 2011) . Además de ser importantes por su magnitud, los almacenes de C son relevantes en los ecosistemas forestales por su impacto en la fertilidad de los suelos (Lal 2009), así como por sus efectos indirectos en la biodiversidad y en el funcionamiento de los ecosistemas (Bardgett *et al.* 2005). Por su relación, con la productividad y fertilidad de los suelos, y por otro con su capacidad de actuar como fuente o como sumidero de CO₂, evaluar los almacenes y flujos de C de los ecosistemas es una prioridad internacional. Actualmente, prevalece la carencia de evidencias sólidas que documenten los impactos del aprovechamiento de los bosques, particularmente de estos impactos en los suelos. Ante esta situación, la presente investigación se enfocó en explorar los almacenes de C en suelos de bosques naturales y con aprovechamiento forestal en Ixtlán de Juárez en la Sierra de Oaxaca, una comunidad considerada ejemplar en el manejo forestal comunitario. La información de los efectos del manejo sobre los almacenes de C de los ecosistemas forestales indica que aún hay mucho por comprender (FAO 2011, Siry *et al.* 2005). En Ixtlán de Juárez los planes de manejo adecuados, aprobados y monitoreados periódicamente por Smartwood¹ tienen fortalezas que los hacen exitosos. Probablemente, la

¹ El Forest Stewardship Council (FSC) fue creado en 1993 como una organización no gubernamental (ONG) con el objetivo de crear el primer sistema de certificación forestal operativo a nivel mundial. Entre 2004 y 2006 hubo una diversificación de los sellos acreditados por el FSC para certificar en Latinoamérica, como Rain Forest Alliance-Smartwood que ha certificado el 61.5 % de los bosques.

principal fortaleza radique en que el aprovechamiento forestal ha traído y continúa generando beneficios económicos y sociales tangibles para esta comunidad. Sin embargo, aún hay cosas por hacer. De acuerdo con las evaluaciones realizadas por Smartwood (www.smartwood.org) al plan de manejo, aunque hay una aparente conservación de las funciones de los bosques, falta incluir estudios de impactos ambientales del aprovechamiento forestal sobre la biodiversidad, el suelo y el agua.

Realizar estudios de impactos ambientales es una tarea difícil en los ecosistemas forestales de México, debido a la alta variabilidad espacial (la topografía es compleja y tiene variaciones climáticas naturales asociadas) y a la variabilidad temporal (cambios estacionales intra e interanuales). Particularmente, la Sierra de Juárez tiene una fisiografía compleja que permite la existencia de una diversidad de ambientes. En esta región es común encontrar bosques con diferente cantidad de lluvia anual dependiendo de su ubicación. En el sistema montañoso de Ixtlán de Juárez existen bosques ubicados en vertientes con orientación opuesta por lo que algunos son más secos que otros. Los bosques con mayor cantidad de lluvia anual se localizan al este de la Sierra Norte de Oaxaca con influencia del Golfo de México. Los bosques con menor cantidad de lluvia anual se localizan al oeste de la Sierra Norte de Oaxaca con influencia del Océano Pacífico. En esta investigación se estudiaron los efectos de la extracción selectiva en dos regiones de bosques templados de Ixtlán de Juárez con diferente cantidad de lluvia anual (807 y 1221 mm en las regiones seca y húmeda, respectivamente).

Dentro del área ocupada por bosques de pino-encino de Ixtlán de Juárez se eligieron los bosques con y sin manejo forestal. En los bosques de la región seca y de la región húmeda se exploraron los efectos de las diferencias en la cantidad de lluvia anual de los bosques, así como del aprovechamiento forestal en la dinámica del C del suelo. Los objetivos particulares de esta investigación fueron:

- Evaluar los efectos de la variabilidad regional de la cantidad de lluvia anual (comparación región húmeda con región seca) en los almacenes de C del piso forestal y del suelo de bosques templados.
- Evaluar el efecto de la estacionalidad de las lluvias (estación seca/estación de lluvias) en la biomasa microbiana del suelo así como en su actividad (respiración basal del suelo).
- Evaluar los efectos del aprovechamiento forestal en los almacenes de C del piso forestal y del suelo.

Estructura de la tesis

La tesis se divide en cuatro capítulos. En el capítulo uno se aborda el marco teórico.

El capítulo dos está estructurado como artículo y ha sido publicado en la revista *Bosque* (Saynes *et al.* 2012). En este capítulo titulado "*Soil carbon dynamics in high-elevation temperate forests of Oaxaca (Mexico): thinning and rainfall effects*" se evaluaron los efectos del diferente régimen de lluvia anual en la biomasa microbiana y en su actividad. También se determinaron los efectos de la variabilidad intra anual de las lluvias (estacionalidad de las lluvias) y de la variabilidad interanual (diferencias en la lluvia anual entre dos años de mediciones) en el C lábil. Para ello, se determinó el C asociado a la biomasa microbiana así como la respiración del suelo (producción de CO₂ mediante incubaciones en el laboratorio) en bosques naturales y con aprovechamiento forestal.

El capítulo tres "*Almacenes de carbono en el piso forestal y en los suelos de bosques templados de Ixtlán de Juárez: efectos del aprovechamiento forestal y de la lluvia*" se determinaron los almacenes de C en los suelos de bosques naturales y se evaluaron los efectos del aprovechamiento forestal bajo las dos diferentes condiciones de

lluvia anual (comparación de la región seca con la región húmeda). Para ello se determinaron la masa, la concentración y el contenido de C de las fracciones finas y leñosas del mantillo y del horizonte de fermentación, así como de las fracciones ligeras (flotantes y equivalentes a la materia orgánica particulada) y pesadas (fracción mineral, sedimentada) del suelo (0-10 cm). Para separar la materia orgánica particulada de la parte mineral del suelo se utilizó un fraccionamiento físico mixto por tamaño de partícula y por diferencias en densidad.

En el capítulo cuatro "*Consideraciones finales*" se hace un análisis de las variables indicadoras de las diferencias del régimen de lluvia anual y de aquellas variables indicadoras del aprovechamiento forestal. Finalmente en éste capítulo se hace una reflexión acerca de la sostenibilidad del aprovechamiento forestal en los bosques de Ixtlán de Juárez.

CAPÍTULO 1.

MARCO TEÓRICO

Estado actual de los bosques templados en México

De acuerdo con la última evaluación mundial de los recursos forestales, los bosques y selvas del mundo aun cubren 31 % de la superficie de nuestro planeta (FAO 2011). La mayor parte de esta cubierta forestal corresponde a los bosques tropicales (17 500 000 km²) que representan 12 % del área terrestre libre de hielo y contribuyen con 37.4 % de la producción primaria neta terrestre (PPN) (cuadro 1.1). Después de los bosques tropicales, los ecosistemas que tienen mayor extensión son los bosques templados, con 10 400 000 km², que representan 7.1 % del área terrestre libre de hielo y 13.7 % de la PPN mundial (Sabine *et al.* 2004). Sin embargo, esta área remanente cubierta por bosques es vulnerable, ya que anualmente se pierden 13 millones de hectáreas en todo el mundo debido a su deforestación y modificación con fines agrícolas (FAO 2011). Esto muestra que a pesar de que el desarrollo de la humanidad depende de los servicios ambientales que nos brindan los bosques, hasta ahora no hemos sabido valorarlos ni manejarlos. La pérdida de bosques obedece a las necesidades de una población creciente que demanda servicios ambientales como alimentos, madera y combustible. Tras una disminución en la década de 1990, las extracciones de madera han vuelto a incrementar en esta década (FAO 2011). Actualmente, 30 % de la superficie boscosa del mundo es utilizada para la generación de productos madereros y no madereros y su remoción alcanza 3.4 mil millones de metros cúbicos anuales (FAO 2011). Esta actividad genera beneficios económicos de US \$ 64 billones, pero también pérdidas de grandes extensiones de bosques. El mantenimiento de los servicios ambientales requiere alcanzar un equilibrio entre la producción de bienes y la prestación de servicios,

para lo cual es necesario el uso sostenible de los recursos forestales (Merino y Robson 2005). La realidad es que más la mitad de las veces, los servicios ambientales están siendo utilizados a tasas insostenibles (Millenium Ecosystem Assessment 2005).

En México, la situación no es más alentadora en relación con el resto del mundo. Aunque las pérdidas anuales de cobertura forestal se han reducido debido al abandono de tierras de cultivo, a la regeneración de bosques y selvas, y a programas de incentivos de plantaciones (FAO 2011) su uso sostenible es una realidad que aún parece lejana. La extensión de bosques y selvas de nuestro país es de 67091.9 km² (cuadro 1.2). Aproximadamente la mitad de esta superficie está cubierta por los bosques templados y la otra mitad por las selvas secas y húmedas (Challenger y Dirzo 2009). Los bosques templados de pino y encino cubren la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental, las cadenas montañosas al oeste y el este del territorio mexicano, el Eje Neovolcánico que une ambas sierras en el centro de México y la Sierra Madre del Sur que se extiende a lo largo de las costas del Pacífico en los estados de Guerrero y Oaxaca. En el sur los bosques templados cubren parte de la Sierra Madre de Chiapas. Los bosques de pino y encino de México cuentan con mayor número de especies de los géneros *Pinus* y *Quercus* que los de cualquier otro país del mundo con aproximadamente 44 especies de pinos y 175 especies de encinos (Perry 1991).

Hasta la última evaluación de la cobertura forestal de México (Inventario Forestal Nacional, 2002) 72.5 % de su superficie estaba cubierta por ecosistemas forestales en distintos grados de conservación, y el restante 27.5 % había sido transformado a uso agrícola, ganadero o urbano (Challenger y Dirzo 2009). Particularmente, los bosques templados han reducido su extensión ~ 27 %. De los 47 millones de hectáreas que ocupaban originalmente, quedan 32.3 millones de hectáreas que incluyen bosques primarios y secundarios, 52 % de las cuales están fragmentados (Sánchez Colón *et al.*

2009). Aunque anualmente se talan miles de hectáreas de bosques templados, su potencial maderable no se aprovecha adecuadamente (CONAFOR 2008). Los bosques templados representan aproximadamente la mitad de bosques y selvas de México, y es tanto necesario como urgente detener su uso inadecuado y establecer planes de manejo donde sea factible la explotación racional. Seguir por el camino de la degradación significa contribuir al incremento en su tasa de deforestación, a las emisiones nacionales de dióxido de carbono (CO₂), y a la pérdida de biodiversidad. Además, con el uso actual de la mayoría de los bosques su potencial de manejo es subutilizado. Actualmente 23.5 millones de hectáreas de bosques templados han sido taladas para el establecimiento de terrenos agrícolas y pecuarios (Sánchez-Colón *et al.* 2009). Alternativamente, se puede optar por orientar esfuerzos y decisiones hacia la conservación de los bosques templados mediante su uso sostenible.

El manejo de los bosques templados en México

En México, la madera que se extrae está concentrada espacialmente en los bosques de pino, encino y oyamel de los estados de Durango, Chihuahua, Michoacán, Oaxaca y Jalisco (en orden de acuerdo a su contribución), donde se realiza ~ 90 % del aprovechamiento de los recursos forestales nacionales (SEMARNAT 2008).

En el 2007 la extracción anual autorizada de madera fue de 6.5 millones de metros cúbicos en rollo (CONAFOR 2008) ocupando el lugar 26 a nivel mundial en producción maderable (Torres-Rojo 2004). En contraste con el entorno mundial, la producción forestal tiene un papel menor en el conjunto de la economía mexicana ya que representa ~ 0.8 % del producto interno bruto (PIB); y 11.5 % del PIB del sector agropecuario, agrícola y pesquero; CONAFOR 2008). La estructura interna del PIB

forestal tiene dos componentes cuya evolución ha sido diferente. La participación de la silvicultura en el PIB silvícola descendió progresivamente de 43% en 1990 a 34% en 2007, mientras que el PIB correspondiente a la industria de la celulosa y el papel aumentó de 57 % a 66 % de 1990 a 2007 (Presidencia de la República 2007). El número de empleos formales en el sector forestal creció anualmente 2.5 % entre 1994 y 2000 (de 295 mil 820 a 339 mil 321 empleos). Sin embargo entre 2001 y 2003 esta tasa de crecimiento fue negativa (-5.1 %) y el número de empleos totales en el sector forestal se redujo hasta llegar a 287 mil 624 (CONAFOR/FAO 2005). México es el tercer país con mayor cubierta forestal en la región de Latinoamérica y el Caribe con 21.6 millones de hectáreas con potencial comercial, que deberían suponer una industria forestal fuerte (CCMSS 2012). Sin embargo, sólo se aprovechan 8.6 millones de hectáreas con un volumen de producción de 20 millones de metros cúbicos (CCMSS 2012). La caída del volumen de producción se debe entre otras causas a la competencia que enfrenta la extracción legal de madera en términos de precio. La extracción clandestina resulta más barata al no pagar impuestos ni incluir costos de manejo forestal, deprimiendo los precios y desplazando con precios falsamente bajos a los productores legales (CCMSS 2012). En México, el valor anual del mercado ilícito de madera genera 4000 millones de pesos lo que implicaría una extracción mayor a 3 millones de metros cúbicos (Zúñiga 2007).

La extracción controlada de madera basada en planes de manejo sostenible, evita la deforestación, restaura la cobertura vegetal, promueve la captura de C en la biomasa arbórea, en la madera muerta y en el suelo, y ofrece beneficios locales tangibles a los habitantes de los bosques aprovechados (Klooster y Masera 2000). Los beneficios de la industria forestal en la economía nacional adquiere relevancia especial en nuestro país,

ya que 80% de los bosques en México son de propiedad comunal² y 8400 comunidades poseen empresas forestales comunitarias³ (Bray *et al.* 2007).

En México, ya se ha demostrado que mediante el establecimiento de las empresas forestales comunitarias se puede lograr un desarrollo rural sostenible (Chapela 2007, Leigh 2007, Torres-Rojo *et al.* 2007, Wilshusen 2007). Nuestro país ocupa el primer lugar mundial en el número de empresas forestales comunitarias y de bosques comunitarios con madera certificada (Bray *et al.* 2007). La meta de la certificación forestal es promover un mejor manejo de los bosques mediante el uso de mecanismos de mercado que aseguren al consumidor que el producto forestal proviene de fuentes comprometidas con una silvicultura sostenible (Gerez-Fernández y Alatorre-Guzmán 2007). Hasta el año 2002, la superficie de bosques con certificación fue de 109 millones de hectáreas a nivel mundial (Gerez-Fernández y Alatorre-Guzmán 2007). Únicamente 3 % de esta superficie certificada es comunitaria, y en México se localizan casi la mitad de estos bosques comunitarios certificados (Bray *et al.* 2007). Existen pocos ejemplos a nivel mundial de empresas forestales comunitarias orientadas al mercado y establecidas con base en la propiedad común. En el entorno mundial la propiedad común de los bosques es prácticamente inexistente y México representa un caso único en el tema de la propiedad común (McKean 2000) El manejo forestal comunitario en nuestro país es extenso y tiene un respaldo legal cuyo origen se remonta a la Reforma Agraria generada a partir de la Revolución Mexicana en la segunda década del siglo XX (Bray *et al.* 2007). En el régimen de propiedad común de los bosques, las decisiones de su manejo se toman de forma autónoma, pero en el marco de una estructura regulatoria provista por la Ley Forestal

² Propiedad comunal se refiere a los dos sistemas colectivos de tenencia de la tierra que existen en México, los ejidos y las comunidades agrarias, definidas en la Ley Agraria Mexicana. Ambos tipos de tenencia establecen un manejo colectivo sobre un territorio de propiedad común.

³ Manejo forestal se refiere al fenómeno en general, mientras que empresa forestal comunitaria se refiere específicamente a las comunidades que están produciendo madera con fines comerciales.

Mexicana y de la institución gubernamental responsable de la gestión ambiental, la Semarnat (Merino-Pérez y Segura-Warnholtz 2007). El manejo forestal comunitario permite la participación de las comunidades en los beneficios forestales, un mejor uso y protección de los bosques y la mejoría de las condiciones de vida de las poblaciones locales (Bray *et al.* 2007). Esta estructura social y económica tan particular, tiene el potencial de establecer paisajes sostenibles, con tasas de deforestación bajas con una red de expansión de la cobertura forestal y con preservación de la estructura de los procesos de los ecosistemas (Haines-Young 2000). En México, el manejo forestal comunitario representa una alternativa a la pérdida anual de tantas hectáreas de bosques templados⁴, así como una opción para mitigar la pobreza y severos problemas ambientales como la deforestación (Bray *et al.* 2007).

El manejo sostenible de los recursos forestales busca que los bienes y servicios provenientes de los bosques cubran las necesidades actuales de la sociedad, y simultáneamente también asegurar la disponibilidad de estos servicios también a largo plazo (UNCED 1992). Una forma de medir, fomentar y monitorear la sostenibilidad del uso de los bosques es la certificación de la madera extraída (Merino y Robson 2005). Frecuentemente se afirma que las comunidades que manejan sus bosques y que cuentan con certificación hacen un uso forestal sostenible. Sin embargo, hasta ahora existe poca evidencia científica que sostenga esta afirmación (Bray *et al.* 2007). Los beneficios ambientales, sociales y económicos que algunas comunidades mexicanas han obtenido tras la creación de empresas forestales comunitarias muestran que el manejo forestal comunitario es una meta que vale la pena perseguir. Por los beneficios ambientales y socioeconómicos que representa el manejo forestal sostenible, nuestro conocimiento de

⁴ Aunque también se han documentado casos exitosos de manejo forestal comunitario en bosques tropicales. Un ejemplo de esto es el caso del manejo forestal comunitario en bosques tropicales de Quintana Roo (Wilhusen 2007, Vester y Navarro Martínez 2007).

sus efectos en el funcionamiento de los ecosistemas debería ser avanzado. Sin embargo, no es así. Aunque los impactos de la extracción sobre la dinámica de la vegetación y su regeneración han sido documentados (Magnani *et al.* 2007, Palosuo *et al.* 2008, Li *et al.* 2004, Pyörälä *et al.* 2012) y frecuentemente incluidos en los programas de manejo, los impactos sobre el suelo y su fertilidad han sido poco explorados.

La materia orgánica del suelo y sus capitales

A pesar de su importancia para la vida, el suelo no ha recibido de la sociedad la atención que merece. Frecuentemente, el suelo no es incluido en los planes de manejo ni se estudian los impactos sobre su fertilidad. En la actualidad, los científicos se enfrentan al triple desafío de intensificar, preservar e incrementar la capacidad de rendimiento del suelo (Bautista *et al.* 2004). Para abordar la sostenibilidad de los bosques de forma integral, es necesario incluir en los programas de manejo estudios de sus impactos sobre el suelo, y particularmente sobre sus almacenes de C. El C presente en la materia orgánica de los suelos (MOS) representa aproximadamente 60 % de su masa (Brady y Wail 2004). La MOS es un indicador establecido de la capacidad de los suelos para sostener una cobertura vegetal (Karlen y Cambardella 1996). La fracción orgánica de los suelos representa una pequeña parte (~ 5 %) de la masa total del suelo. A pesar de esta baja contribución en términos de masa, la fracción orgánica de los suelos tiene efectos directos e indirectos que afectan las propiedades de los suelos y el funcionamiento de los ecosistemas (Baldock y Nelson 2000). La MOS promueve funciones vitales para el funcionamiento del suelo, como su estabilidad estructural, la infiltración y capacidad de retención de agua, la permeabilidad, la actividad biológica y el almacenamiento y liberación de nutrientes (Brady y Weil 2004) y finalmente, influye sobre la resiliencia de los ecosistemas (Baldock y Nelson 2000).

El intercambio de C entre la biósfera terrestre y la atmósfera es un proceso clave en el ciclo del C y constituye un balance entre la toma (fotosíntesis) y la pérdida (respiración) de C (Valentini *et al.* 2000). El ciclo del C en un ecosistema generalmente comienza cuando las plantas toman el C del CO₂ atmosférico y lo fijan en su biomasa

transformándolo en compuestos orgánicos mediante la fotosíntesis (*i.e.* producción primaria bruta, PPB). Parte de estos compuestos orgánicos son asignados al crecimiento de los tejidos vegetales y otros son procesados para abastecer de energía a las plantas (Chapin *et al.* 2002). Durante la metabolización de estos compuestos orgánicos se libera CO₂ que regresa a la atmósfera mediante la respiración de las plantas (Luo y Zhou 2006). El C fijado mediante la PPB menos el C que se pierde durante la respiración de las plantas da como resultado la PPN (Chapin *et al.* 2002). Se estima que la PPN global de los ecosistemas terrestres es de 6×10^9 Mg C año⁻¹ y representa ~ 40 % de la PPB; el 60 % restante regresa a la atmósfera mediante la respiración de las plantas (Sabine *et al.* 2004). Las hojas, raíces finas y tejidos leñosos mueren y eventualmente caen o permanecen en el piso forestal formando el mantillo. Los compuestos orgánicos presentes en el mantillo son desintegrados por los microorganismos del suelo para proveer de energía a la biomasa microbiana (Luo y Zhou 2006). El CO₂ es liberado hacia la atmósfera mediante la respiración microbiana o heterotrófica (Coleman *et al.* 2004). La mayor parte del flujo anual de la PPN (5×10^9 Mg C año⁻¹) regresa a la atmósfera mediante la respiración heterotrófica (Sabine *et al.* 2004), por lo que la respiración del suelo representa una de las vías principales de salida del C hacia la atmósfera, superada únicamente por la PPB (Rustad *et al.* 2000).

En el suelo, la biomasa microbiana forma parte de la matriz de residuos vegetales y microorganismos muertos que forman la MOS. La MOS puede almacenar C durante días, meses, cientos o miles de años antes de que los microorganismos la desintegren y regresen el C a la atmósfera en forma de CO₂ (Luo y Zhou 2006). El tiempo que el C permanece almacenado en los suelos depende del clima, de controles edáficos físicos, químicos y biológicos (Six *et al.* 2002) y de la fase de la descomposición en curso (Berg 2000). Varias investigaciones coinciden en que es posible distinguir dos grandes fases en

la descomposición (Sollins *et al.* 1996, Berg 2000, von Lützow *et al.* 2006). En la primera fase el mecanismo que favorece estabilización (permanencia de C en el suelo) del C orgánico del suelo (COS) es la preservación selectiva de compuestos orgánicos recalcitrantes (Von Lützow *et al.* 2008). La MOS está formada por residuos orgánicos con distintas características. Los compuestos orgánicos como los polisacáridos y las proteínas provenientes de residuos vegetales frescos son lábiles, ya que la biomasa microbiana del suelo puede desintegrar estos compuestos fácil y rápidamente, por lo que su tasa de cambio es rápida y permanecen en el suelo por períodos cortos de tiempo (Marschner *et al.* 2008). Este grupo de compuestos orgánicos lábiles forman el capital activo de la MOS. Otros compuestos orgánicos como la lignina y los lípidos son llamados recalcitrantes o estables por su resistencia a la desintegración microbiana y tienen tasas de cambio lentas (permanecen en el suelo por períodos largos). En la segunda fase de la descomposición la inaccesibilidad de los microorganismos desintegradores de la MOS prevalece mediante mecanismos físicos (oclusión de la MOS en agregados) (Angers y Giroux 1996, John *et al.* 2005, Monreal *et al.* 1997, Six *et al.* 2002) y químicos (interacciones organo-minerales) que favorecen la estabilización de la MOS a largo plazo (Marschner *et al.* 2008). Procesos como la preservación selectiva y la estabilización de los residuos orgánicos forman los compuestos del capital intermedio de la MOS. El capital pasivo está formado por MOS que ya ha sido estabilizada mediante la formación abiótica de microagregados (*i.e.* la asociación fisicoquímica de partículas de arcilla alrededor de la MOS que conduce a la formación de microagregados < 20 μm ; Oades 1993, Six y Jastrow 2002). Otro proceso importante que puede reducir el acceso a la MOS es la formación de propiedades hidrofóbicas que reduce la probabilidad de que una superficie se moje, disminuyendo por lo tanto el acceso de las enzimas que degradan la MOS y aumentando la estabilidad de los agregados al agua (Goebel *et al.* 2005).

Efectos de la variabilidad intraanual e interanual de las lluvias en los almacenes de

C

La MOS es indispensable para el funcionamiento de los ecosistemas forestales, y uno de los factores que regula su producción y retorno a la atmósfera es el clima. Análisis regionales y globales acerca de la variación de los factores climáticos, han revelado que la disponibilidad de agua (Powers *et al.* 2009) y la temperatura (Trofymow *et al.* 2002) afectan la producción primaria de los ecosistemas terrestres y la descomposición de la materia orgánica (Burke *et al.* 1997, Prescott 2010). La disponibilidad de agua puede regular la dinámica de los ecosistemas al afectar el balance entre la producción primaria y la descomposición, determinando el almacenamiento de C y de nutrientes en los ecosistemas (Schlesinger 1997). Modelos a escala regional han mostrado una relación lineal positiva entre la PPN aérea, el COS y la lluvia (Zhang *et al.* 2008). A escala regional la disponibilidad de agua actúa como un control en el balance entre la producción y la descomposición (Vitousek *et al.* 1992). En los ecosistemas forestales el contenido máximo de MOS, mantillo y desechos leñosos frecuentemente se produce a niveles intermedios de precipitación, mientras que los valores más bajos ocurren en los extremos secos y húmedos del gradiente de lluvia (Austin 2002).

A escala local, la cantidad y variación temporal de las lluvias frecuentemente son una fuerza reguladora de la descomposición de la MOS, de la actividad microbiana y de la producción de CO₂. Está bien documentado que la producción de CO₂ en el suelo y la actividad microbiana son afectadas por factores climáticos como la lluvia (Raich y Schlesinger 1992, Janssens *et al.* 2001). El lavado del suelo producido por la lluvia es la fase de la descomposición en la que se produce la mayor pérdida de masa del mantillo

(Salamanca *et al.* 2003). Los compuestos solubles lavados de las hojas en descomposición soportan pulsos de crecimiento microbiano y de respiración del suelo (Cadish y Giller 1997). La producción de CO₂ en el suelo incrementa rápidamente al inicio de un evento de lluvia debido a la descomposición de compuestos orgánicos solubles provenientes del mantillo (Lee *et al.* 2004).

También se ha observado que la respiración del suelo y la actividad microbiana varían con la intensidad y la duración de las lluvias (Lee *et al.* 2004). Los eventos de lluvia largos pueden limitar la respiración microbiana al bloquear los poros del suelo reduciendo el oxígeno (O₂) disponible para los microorganismos (Bouma y Bryla 2000, Yuste *et al.* 2003, Dilustro *et al.* 2005). Sin embargo, la ausencia de lluvia aún por períodos cortos puede restringir la mineralización de la MOS (Salamanca *et al.* 2003). Además de la intensidad y duración de la lluvia, los períodos de sequía y rehumedecimiento que presentan los suelos provocan variaciones intraanuales. Por ejemplo, se ha observado que en un solo evento de rehumedecimiento puede ser mineralizado 30 a 60 % del C contenido en la biomasa microbiana (Fierer *et al.* 2003). Comúnmente, la producción de CO₂ del suelo varía durante el año presentando tasas altas en primavera y otoño, provocadas por eventos frecuentes de lluvia, y tasas bajas en verano provocadas por períodos secos (Ryan y Law 2005).

Efectos del aprovechamiento forestal en los almacenes de C del piso forestal y del suelo

La extracción selectiva de los árboles (20-35 % de los fustes) es una estrategia de manejo forestal que reduce la competencia y el riesgo de incendios y mejora la productividad de los árboles (Smith *et al.* 1997). Aunque es una práctica difundida, existen pocos estudios de su impacto sobre los almacenes de C en el piso forestal y en el suelo. En comparación con la remoción total de la biomasa arbórea que resulta en pérdidas de C

(Jandl *et al.* 2007), las técnicas de extracción menos intensivas como el adelgazamiento parecen minimizar el impacto sobre los almacenes de C, por lo que se ha sugerido que es una forma sostenible de aprovechamiento forestal (Davis *et al.* 2009). Sin embargo, varias investigaciones muestran que las estrategias de manejo no intensivas también modifican los almacenes de C en el piso forestal y en el suelo. En los bosques templados, la madera muerta y el mantillo son un capital de C considerable que alcanza 12-16 % del C total del ecosistema (Homann *et al.* 2005, Gough *et al.* 2007), por lo que pueden ser fuentes o sumideros potenciales significativos de C (Guo y Gifford 2002). Los almacenes de C del piso forestal tienen el potencial de aumentar o disminuir rápidamente en respuesta a perturbaciones, a cambios en las prácticas de manejo, a la composición de especies de árboles y a las condiciones ambientales (Currie *et al.* 2003). En los bosques sin manejo, el ingreso y acumulación de C en el piso forestal varía con la productividad y el tamaño de los árboles, mientras que en los bosques manejados depende del sistema de extracción y de cómo es aplicado (Montes y Cañellas 2006). Estudios que documentan los efectos del aprovechamiento sobre el mantillo y el horizonte de fermentación observaron incrementos de 22 a 61 % en su masa, debido a que los residuos del aprovechamiento permanecieron en estos bosques (Montes y Cañellas 2006). Observaciones contrapuestas han señalado disminuciones de 17 a 71 % en la masa de mantillo a causa de perturbaciones producidas por los equipos de extracción y al arrastre de troncos (Yanai *et al.* 2003). Además de la masa, los almacenes de C del piso forestal también pueden disminuir con el incremento en la intensidad del manejo (Vesterdal *et al.* 1995). Nave *et al.* (2010) indicaron que el piso forestal es más sensible a la extracción arbórea comparado con el suelo mineral. Estos autores reportaron pérdidas de 30 y 10 % en los almacenes de C del piso forestal y del suelo mineral, respectivamente. Estas pérdidas de C en el piso forestal han sido atribuidas a incrementos en su tasa de descomposición (Yanai *et al.* 2003).

En cuanto a los almacenes de C en el suelo, en general, las investigaciones han documentado que la extracción selectiva es una forma sostenible de manejo, pues se han observado efectos muy ligeros o nulos sobre el C edáfico (Johnson y Curtis 2001, Scott *et al.* 2004, Elliott y Noepp 2005). Sin embargo, Nave *et al.* (2010) observaron una reducción de ~ 8 % en el almacén de C en los suelos posterior a la extracción arbórea. Es probable que las pérdidas de C edáfico sean dependientes del contenido inicial de C en los suelos de los bosques (Jandl *et al.* 2007) o de la intensidad del aprovechamiento (Vesterdal *et al.* 1995). Otras investigaciones han reportado disminuciones en los almacenes de C edáfico de 1 a 3 años posteriores al aprovechamiento forestal, pero estos efectos no fueron duraderos, y desaparecieron luego de 16 años (Johnson *et al.* 2002) y en otro caso después de 55 años (Davis *et al.* 2009). Los resultados de estas investigaciones concluyen que los efectos del aprovechamiento forestal fueron ligeros y transitorios.

Capítulo 2.

**Soil carbon dynamics in high-elevation temperate forests of Oaxaca (Mexico):
thinning and rainfall effects**

Publicado en :

Saynes S, Etchevers JD, Galicia L, Hidalgo C y Campo J. 2012. Soil carbon dynamics in high-elevation temperate forests of Oaxaca (Mexico): thinning and rainfall effects. BOSQUE 33(1): 3-11.

ARTÍCULOS

Soil carbon dynamics in high-elevation temperate forests of Oaxaca (Mexico): thinning and rainfall effects

Dinámica del carbono del suelo en bosques templados de elevación alta en Oaxaca (México): efectos del raleo y las lluvias

Vinisa Saynes ^{a,b}, Jorge D Etchevers ^b, Leopoldo Galicia ^c, Claudia Hidalgo ^b, Julio Campo ^{}**

^a Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, México D.F., México.

^b Colegio de Posgraduados, Edafología, Texcoco, México.

*Corresponding autor: ^c Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía e Instituto de Ecología, A.P. 70-275, 04510 Mexico, D.F., Mexico, tel.: 52-55-56229027, jcampo@ecologia.unam.mx

SUMMARY

To explore the forest harvest effects on biologically active fractions of soil organic matter dynamics, we evaluated soil total carbon (C-total) and soil microbial biomass carbon (SMBC) concentrations, and basal soil respiration (BSR) in old-growth forest (as control) and logged stands (logged one- and 20-yrs ago) in two regions (dry and wet regions) in temperate forests of Oaxaca, Mexico. Mean C-total values were higher in the Dry region than in the Wet region. Greater mean annual precipitation resulted in consistently lower BSR, but had inconsistent effects on the SMBC in dependence upon annual rainfall in the sampling year. In the dry region SMBC was higher in the dry season than in the rainy season, and BSR was higher in soils collected in the rainy season than those collected in the dry season. Forest logging consistently decreased C-total and SMBC concentrations and BSR. In contrast, rainfall seasonality in the Wet region did not affect SMBC concentration or BSR. On the other hand, in this region, the main response to the forest thinning application was an increase in the concentration of C-total. Overall, we conclude that the soil carbon pools and the effects of forest thinning on the biologically active fractions of soil organic matter will vary, depending on the details of the site's annual rainfall amount.

Key words: basal soil respiration, labile soil organic matter, microbial biomass, sustainable forest management.

RESUMEN

Las concentraciones de carbono (C) total y en la biomasa microbiana del suelo (CBMS), y la respiración basal del suelo (RBS) en bosques templados naturales (testigo) y rodales con aprovechamiento (después de uno y 20 años de la extracción), fueron determinadas en dos regiones (seca y húmeda) con bosques templados en Oaxaca, México, con el fin de explorar efectos del manejo en la dinámica de las fracciones biológicamente activas de la materia orgánica del suelo. Los valores medios de C-total fueron mayores en la región seca que en la húmeda. La mayor cantidad de precipitación media anual produjo menor RBS, pero tuvo efectos inconsistentes en la concentración de CBMS dependiendo de la cantidad de lluvia en el año de muestreo. En la región seca, el CBMS fue mayor en la estación seca que en la de lluvias y la RBS mayor en los suelos recolectados en la estación de lluvias que en aquellos recolectados en la seca. El aprovechamiento disminuyó las concentraciones de C-total y de CBMS, y la RBS. En la región húmeda, la estacionalidad en las lluvias no afectó la concentración de CBMS ni la RBS. En esta región, la principal respuesta al raleo del bosque fue el aumento en la concentración de C-total. Se concluye que los almacenes de carbono en el suelo y los efectos del raleo del bosque en las fracciones activas de la materia orgánica del suelo variarán dependiendo de los detalles en la cantidad de lluvia que recibe el sitio anualmente.

Palabras clave: biomasa microbiana, manejo forestal sostenible, materia orgánica lábil, respiración basal del suelo.

INTRODUCTION

Global forests are more widely distributed and cover a larger area (4.17×10^9 ha; *i.e.*, ~ 30 % of the world land area) than does any other single non-desert vegetation type (Huston and Wolverton 2009). One-third of these forests is primarily used for production of wood products. Approximately, 80 % of the forests in the world are publicly owned

(FAO 2010) and have the potential to be managed by local communities. Community-based management systems of forests, if adequately designed and implemented, can be models of sustainable forest management and local empowerment (Bray *et al.* 2007). Sustainable forest management aims to ensure that the goods and services derived from forests meet present-day needs, and at the same time guarantee their ongoing availability and contribution to

long-term development. The sustainable management of forest resources generates social and economic benefits, avoiding deforestation and restoring forest cover. Thus, currently, global wood harvest is ~ 3.4 billion cubic meter per year, generating economic benefits around US \$468 billion (1.0 % of the global gross domestic product; FAO 2010).

In Mexico, pine and oak forests occupy 32 million ha, which represents 16.5% of the country area (Challenger and Soberón 2008). These forest areas are the richest ecosystems in Mexico with some 7,000 plant species (Rzedowski 1991), of which about 150 species are pines (*Pinus spp.*) and 170 oaks (*Quercus spp.*). These represent over 50 % of all known pine and oak species (CONABIO 2000). Some species in these temperate forests produce timber of high commercial value in the forestry market. In the country, authorized annual wood removals reach ~ 56 million cubic meters, and the annual contribution of the forestry sector is US \$ 7 billions (0.9 % of the national gross domestic product), and ~300,000 employments (Torres-Rojo 2004). On the other hand, in Mexico, community forest projects under management by 8,500 *ejidos* comprise promising options for providing both carbon mitigation and sustainable rural development (Bray *et al.* 2007); for example some *ejidos* are engaged in wood processing and some have obtained certification from the Forest Stewardship Council or Smart Wood.

Sustainable forest management is evidently a goal worth pursuing in current times; however, our knowledge of its effects on environment is still limited. In order to preserve environmental services, it is essential to assess and monitor the impacts of wood extraction on ecosystem functions. Sustainable forest management includes selective tree extraction and thinning of natural forest. Forest thinning partially removes trees (20-35 % of total stems) from a stand, reduces competition and wildfire risk, and improves tree productivity (Smith *et al.* 1997). The impacts of the so-called sustainable forest management on soil carbon stocks remain unclear. Although carbon (C) loss has been documented at clear-cut sites (Toland and Zak 1994, Striegl and Wickland 2001), further study is required to learn what happens in thinned sites. Scott *et al.* (2004) reported that harvesting 30 % of aboveground biomass did not cause major soil carbon loss. Johnson *et al.* (2002) found short-term changes in soil carbon, even though effects of harvest treatment were not long lasting. Other authors have reported that soil total carbon was lower in second-growth stands because of lower tree, forest floor, and woody debris carbon stocks (Fredeen *et al.* 2005). Thus, despite the fact that temperate forests have a substantial role in the global carbon cycle (Huston and Wolverton 2009) and specific trends (Le Quééré *et al.* 2009), the existing information on the management effects on forests ecosystems carbon stocks strongly suggests that much remains unknown and there is a great deal to be done (Siry *et al.* 2005, Bond-Lamberty and Thomson 2010).

Since soil total carbon tends to respond slowly to management changes, measuring biologically active fractions of soil organic matter, such as soil microbial biomass carbon and basal soil respiration, has been proposed and thus they have become appropriate indicators. They respond rapidly to changes induced by forest management activities (Li *et al.* 2004, Sullivan *et al.* 2008).

Our objective was to assess the effects of forest management on soil total carbon, soil microbial biomass carbon and basal soil respiration in two regions of Oaxaca, Mexico, with gross climatic differences in annual rainfall amount. We collected soil samples from old-growth forests and selectively logged (thinned) stands within each region in dry and rainy seasons during two years to broaden our scope and explore the effects of seasonal changes.

METHODS

Study sites. This study was conducted at Ixtlán de Juárez (North Oaxaca Mountain System in the state of Oaxaca in Mexico). The region is characterized by rugged topography with medium to steep slopes (30 to 60 %). The soil parent material is derived from igneous rocks (table 1). Soils show a subsurface accumulation of low activity clays (and low base saturation), and are classified in the FAO system as Humic Acrisol. Clay contents are 8 % in the dry region and 42 % in the wet region; silt and sand contents are 5 and 8 % (in dry and wet regions, respectively) and 95 and 52% (in dry and wet regions, respectively). The natural vegetation of the region is high-altitude temperate forest (2,200 to 2,800 m a.s.l.).

Approach: old growth vs. thinned forest under different annual rainfall amounts. Ixtlán de Juárez region shows a complex physiography that allows a great diversity of interconnected environments. Pine-oak forests of the region show climatic differences dependent on their location. Long-term climatic data from weather stations show that the region is characterized by a distinct period of low precipitation. The rainfall pattern is strongly seasonal with seven dry months (November to May). The region facing the Pacific Ocean receives 30 % less annual precipitation (807 ± 67 mm; mean \pm SE) (dry region), compared to its more humid counterpart, facing the Gulf of Mexico (1221 ± 86 mm) (wet region) (years 1955 to 2006) (Servicio Meteorológico Nacional, Mexico, personal communication). Mean annual temperatures are 17.1 and 17.9 °C in dry and wet regions, respectively.

The extreme annual rainfall values recorded in the study years, 2004 and 2006, were 1,242 and 991 mm, respectively, in the wet region, and 818 and 657 mm, respectively, in the dry region.

The study sites were chosen as representatives of forest use by stakeholders of Ixtlán de Juárez in the two climate regions (dry region: 17° 23' 54" N, 96° 29' 32" W, and wet region: 17° 23' 37" N, 96° 28' 41" W), distributed over an

Table 1. Site characteristics (mean \pm standard error; n = 5) for different high-elevation temperate forests of Ixtlán de Juárez, Mexico. Características de los sitios (media \pm error estándar) de los diferentes bosques templados de elevación alta en Ixtlán de Juárez, México.

Characteristic	Dry region (mean annual precipitation 807 mm)			Wet region (mean annual precipitation 1,221 mm)		
	Logged forest 1 year-ago (FL-1)	Logged forest 20 years-ago (FL-20)	Old growth forest	Logged forest 1 year-ago (FL-1)	Logged forest 20 years-ago (FL-20)	Old growth forest
Vegetation ¹						
Basal area (m ² ha ⁻¹)	4.6 \pm 0.3	4.5 \pm 0.6	19.0 \pm 1.8	5.7 \pm 0.8	4.7 \pm 0.4	15.0 \pm 1.4
Tree height (m)	14.4 \pm 0.9	7.3 \pm 0.2	11.3 \pm 0.5	8.5 \pm 0.4	9.6 \pm 0.2	9.7 \pm 0.4
Forest floor						
Coarse wood litter (dry mass: Mg ha ⁻¹)	86.5 \pm 0.02	32.9 \pm 0.05	24.7 \pm 0.02	87.5 \pm 0.07	60.2 \pm 0.09	83.2 \pm 0.1
Litter C (Mg ha ⁻¹)	20.2 \pm 0.4	24.8 \pm 0.5	24.8 \pm 1.4	32.6 \pm 2.1	26.8 \pm 0.6	27.4 \pm 1.4
Soil ²						
Bulk density (Mg m ⁻³)	0.8 \pm 0.002	0.5 \pm 0.001	0.5 \pm 0.001	0.4 \pm 0.001	0.7 \pm 0.002	0.6 \pm 0.001
pH	5.2 \pm 0.08	4.5 \pm 0.02	4.3 \pm 0.05	4.2 \pm 0.03	4.1 \pm 0.03	4.1 \pm 0.07
Total N (g kg ⁻¹)	4.1 \pm 2.2	7.3 \pm 0.9	7.8 \pm 1.4	8.9 \pm 1.6	6.7 \pm 1.6	7.0 \pm 2.1

¹For all trees at least 2.5 cm in diameter at the start of the study. ²For upper 0-5 cm soil depth.

area of 119.2 km². Inside each region (*i.e.*, dry and wet regions) old-growth forest (old-growth forest; without tree removal), forest logged one year ago (FL-1; thinned in the year 2002) and forest logged 20 years ago (FL-20; thinned in the year 1983) were selected (table 1). The dominant tree species in the dry region were *Pinus oaxacana* Mirov., *P. patula* Schlecht et Cham. and *P. douglasiana* Martínez; and in the wet region were *P. pseudostrobus* Lindl., *P. rudis* Endl., *P. oaxacana* and *P. ayacahuite* Ehren.

Forest management: a sustainable thinning strategy. Ixtlán de Juárez is considered an example of community-based forest management for commercial production in Mexico (Chapela 2007). It is one of the 43 Mexican communities with certified wood production¹. Total certified forest area spans 15,749 ha, and \sim 42 % of this area is under timber production, the remaining 58 % of the total forest area is under regeneration stage. The community-based forest management enterprise in this community generates 250 temporary and permanent jobs. Ixtlán de Juárez production system includes the extraction of timber products from the forest. The forest management applied is an intermediate logging system. This production system focuses on young trees removal (before trees reach a commercial size) to re-distribute tree increments and reduce tree competition for light and nutrients. The logging rotation period is around 20 years. At the end of each rotation a new forest management program is elaborated. Forest management plan fulfills sustainability requirements established by Smartwood. However, one of the remarks to the plan was to include an analysis of environmental impacts

on the resources affected by wood extraction, particularly on the soil.

This study was focused on forest stands that have been used exclusively for timber extraction by partial tree removal (30 % of the total tree stems) from the site, with the exception of the old-growth forest.

Soil sampling. To determine the soil total carbon (C-total) and microbial biomass carbon (SMBC) concentrations, and basal soil respiration (BSR), soils of each forest and of each climatic region were sampled during the dry season (April) and halfway through the rainy season (September) of 2004 and 2006. In each type of forest (*i.e.*, old-growth, logged one year ago, and logged 20 years ago) of each climatic region, five soil cores of the upper 0.05 m profile were collected systematically from the middle line of each of the five 0.1 ha (20 m x 50 m) plots (evenly distributed over a 1.5 ha area). Soil samples were combined in each plot, namely, five composite samples at each site, and stored at 4 °C for up to one week until processing.

Laboratory analyses. In the laboratory, composite soil samples were hand homogenized and sieved (to pass a 2 mm mesh) and a sub-sample dried at constant weight for moisture determination. The remaining soil was used to determine soil total carbon and soil microbial biomass carbon concentrations, and measure basal soil respiration.

Soil total carbon concentration was analyzed in an automated carbon-analyzer (Shimadzu 5005 A), after manually removing visible roots and gridding a 5 g air-dried subsample to be passed through a 100 mesh screen. Soil microbial biomass carbon concentration was determined by using the chloroform-fumigation-extraction method

¹ www.smartwood.org, July 2006.

(Vance *et al.* 1987), using replicated samples of fresh soil. Fumigated and non-fumigated samples were incubated for 24 h at 24 °C (soil moisture was standardized before soil incubation, in both fumigated and non-fumigated samples). Microbial biomass carbon was extracted from both fumigated and non-fumigated samples with 0.5 M K_2SO_4 , filtered through a Whatman No. 42 paper and the concentration of carbon measured by using an automated carbon-analyzer (Shimadzu 5005 A). Concentrations of carbon in the non-fumigated extracts were subtracted from the fumigated extract, and a conversion factor k_C for microbial carbon equal to 0.45 (Vance *et al.* 1987) was used to estimate soil microbial biomass carbon.

Basal soil respiration was determined from 50 g subsamples of sieved (2 mm mesh) fresh soil. Duplicate soil subsamples were moistened to 50 % water-filled pore space following light tamping in a PVC tube (3.5 cm in diameter and 10 cm depth) and incubated in 1 L glass jars in the dark at 25 °C. Glass jars contained flasks with 10 mL of 1.0 M NaOH to absorb CO_2 . The jars were normally closed but opened periodically to maintain aerobic conditions. Water loss in the jars was monitored by weight and replenished after opening. Alkali traps were replaced at 1, 2, 3, 6, and 9 days, and after each week for 96 days. The carbon dioxide evolution was determined adding 10 mL of 1 M $BaCl_2$ and titrating residual alkali (NaOH) to pH 7 with 1 M HCl (Anderson 1982). Basal soil respiration was calculated as the linear rate of carbon mineralization during 5 - 96 days to avoid most flush activity due to drying and rewetting.

Statistical analyses. Climate and thinning effects on concentrations of total carbon and soil microbial biomass carbon and on basal soil respiration were analyzed by repeated measurements ANOVA for each region separately (*i.e.*, one model for each region). Two within-subject factors were selected: year (years 2004 and 2006) and season (rainy and dry seasons), while thinning was selected as the between-subject factor. A Greenhouse-Geisser adjustment was applied when data did not fulfill the circularity condition. Tukey tests were used to examine differences between means when the year and/or seasonal effects were significant ($P < 0.05$). The package Statistica 7.0 was used to perform all statistical analyses.

RESULTS

Soil total carbon and soil microbial biomass.

- Dry region. Soil total carbon concentrations were very consistent over time (*i.e.*, along the study) (table 2). Forest thinning decreased total carbon concentrations in FL-1 relative to old-growth forest and FL-20 ($P < 0.001$). In contrast, soil microbial biomass carbon concentrations differed between sampling years and between sampling seasons. Soil microbial biomass carbon concentrations varied in both between

sampling years and between seasons; they were higher during the drier year (2006) than in the wet one (2004) ($P = 0.008$), and reached their maximum during the dry season and the minimum during the wet season ($P = 0.009$). The effect of forest thinning significantly decreased soil microbial biomass carbon concentration in soils from FL-1 (by 33 % relative to old-growth forest, $P = 0.004$).

Soil microbial biomass amounted to $1.1 \pm 0.1\%$ (mean \pm SE) of total carbon in the soil (table 3). Soil microbial biomass carbon: total carbon ratio varied between sampling years, with higher mean values in soils collected in the drier year (*i.e.*, year 2006) than in soils collected in the wet year (year 2004) ($P = 0.004$). In contrast, soil microbial biomass carbon: total carbon values were significantly different between seasons. Across all forest classes, soil microbial biomass carbon: total carbon values were significantly higher in FL-1 relative to old-growth forest and FL-20, reflecting changes in total carbon concentrations ($P = 0.002$).

- Wet region. In all forests, total carbon concentrations did not change significantly over time (table 2). Forest thinning increased total carbon concentration in soils from FL-1 compared to soils of the other forests by ~50% ($P = 0.029$). Seasonal patterns in microbial biomass carbon concentrations varied as a function of the sampling year (season*year-class effect, $P = 0.014$), but not as a function of thinning time (season*thinning-class effect, $P = 0.019$). In addition, the thinning of forest did not have a significant effect on soil microbial biomass carbon concentration in any of the different forest types.

Soil microbial biomass carbon: total carbon ratios in the wet region ranged from 0.4 to 1.6% ($1.1 \pm 0.2\%$) (table 3). This ratio did not vary significantly during the sampling year, though it tended to increase in the year 2006 relative to year 2004. Although, soil microbial biomass carbon: total carbon ratios tend to decline during the wet season; this seasonal pattern varied as a function of sampling year (year*season effect, $P = 0.001$). We found a decreasing gradient in soil microbial biomass carbon: total carbon ratio in the direction old-growth forest > FL-20 > FL-1. The corresponding ANOVA indicated that this gradient is highly significant ($P < 0.001$), and paired comparisons using the Tukey-Kramer HSD test showed that soils of the old-growth forest and FL-20 consistently sustained greater soil microbial biomass carbon: total carbon ratios; while soils from FL-1 were the most heavily damaged by thinning.

Basal soil respiration

- Dry region. Overall basal soil respiration levels increased with decreasing precipitation (table 2). Basal soil respiration was higher in soil samples collected in

Table 2. Soil total (C-total) and microbial biomass carbon (SMBC) concentrations, and basal soil respiration (BSR) (mean ± standard error; n = 5) for different high-elevation temperate forest soils of Ixtlán de Juárez, Mexico.

Concentraciones de carbono total (C-total) y en la biomasa microbiana del suelo (CBMS), y respiración basal del suelo (RBS) (media ± error estándar) de los diferentes bosques templados de elevación alta en Ixtlán de Juárez, México.

Year/Season/Parameter	Dry region (mean annual precipitation 807 mm)			Wet region (mean annual precipitation 1,221 mm)		
	Logged forest 1 year-ago (FL-1)	Logged forest 20 years-ago (FL-20)	Old growth forest	Logged forest 1 year-ago (FL-1)	Logged forest 20 years-ago (FL-20)	Old growth forest
Year 2004						
Dry season						
C-total (mg g ⁻¹ soil)	86.1 ± 5.6	154.6 ± 9.8	152.9 ± 7.81	186.0 ± 14.3	101.0 ± 14.2	126.1 ± 12.5
SMBC (mg g ⁻¹ soil)	764 ± 102	1,779 ± 433	1,400 ± 151	1,732 ± 336	1,510 ± 370	2,029 ± 532
BSR (mg g ⁻¹ soil day ⁻¹)	34.7 ± 3.9	30.3 ± 4.2	43.3 ± 6.3	44.4 ± 2.5	29.5 ± 3.4	34.3 ± 3.8
Rainy season						
C-total (mg g ⁻¹ soil)	86.5 ± 8.1	166.3 ± 18.6	215.7 ± 20.8	216.0 ± 27.4	143.2 ± 9.3	117.0 ± 9.8
SMBC (mg g ⁻¹ soil)	1,026 ± 31	1135 ± 371	1,637 ± 528	1348 ± 32	1,226 ± 70	1525 ± 90
BSR (mg g ⁻¹ soil day ⁻¹)	36.2 ± 2.6	15.5 ± 1.4	39.9 ± 7.4	31.4 ± 0.4	28.2 ± 3.5	32.0 ± 5.0
Year 2006						
Dry season						
C-total (mg g ⁻¹ soil)	101.2 ± 16.4	154.3 ± 5.9	164.7 ± 9.8	193.5 ± 21.7	117.6 ± 18.5	166.6 ± 12.5
SMBC (mg g ⁻¹ soil)	1,498 ± 59	2,177 ± 131	2,904 ± 225	2,467 ± 235	2,175 ± 467	2,610 ± 254
BSR (mg g ⁻¹ soil day ⁻¹)	24.2 ± 3.2	17.9 ± 3.2	29.7 ± 3.6	32.6 ± 4.4	23.4 ± 8.0	25.5 ± 2.8
Rainy season						
C-total (mg g ⁻¹ soil)	83.5 ± 8.8	161.2 ± 22.0	224.7 ± 19.7	228.9 ± 31.8	156.7 ± 10.1	131.9 ± 13.5
SMBC (mg g ⁻¹ soil)	1,657 ± 116	1,990 ± 237	1,386 ± 121	987 ± 92	925 ± 50	1,066 ± 114
BSR (mg g ⁻¹ soil day ⁻¹)	30.5 ± 2.2	45.8 ± 5.6	71.6 ± 8.9	50.9 ± 8.2	49.6 ± 5.2	34.1 ± 4.7
Average						
C-total (mg g ⁻¹ soil)	89.8 ± 4.6	159.1 ± 13.3	189.5 ± 19.9	206.1 ± 11.7	129.6 ± 9.4	135.4 ± 6.8
SMBC (mg g ⁻¹ soil)	1,236 ± 139	1,770 ± 200	1,832 ± 96	1,633 ± 185	1,459 ± 191	1,807 ± 175
BSR (mg g ⁻¹ soil day ⁻¹)	31.4 ± 2.2	27.4 ± 3.0	46.1 ± 2.2	39.7 ± 2.7	32.7 ± 2.7	31.5 ± 5.1

Data for upper 0-5 cm soil depth.

Table 3. Soil microbial biomass carbon: total carbon (SMBC: C-total) ratios (mean ± standard error; n = 5) for different high-elevation temperate forest soils of Ixtlán de Juárez, Mexico.

Relación carbono en la biomasa microbiana del suelo: carbono total (CBMS: C-total) (media ± error estándar) de los diferentes bosques templados de elevación alta en Ixtlán de Juárez, México.

Year/Season	Dry region (mean annual precipitation 807 mm)			Wet region (mean annual precipitation 1,221 mm)		
	Logged forest 1 year-ago (FL-1)	Logged forest 20 years-ago (FL-20)	Old growth forest	Logged forest 1 year-ago (FL-1)	Logged forest 20 years-ago (FL-20)	Old growth forest
Year 2004						
Dry season						
SMBC: C-total (%)	0.89 ± 0.48	1.15 ± 0.19	0.92 ± 0.06	0.93 ± 0.08	1.49 ± 0.13	1.61 ± 0.15
Rainy season						
SMBC: C-total (%)	1.19 ± 0.34	0.68 ± 0.11	0.76 ± 0.24	0.62 ± 0.06	0.86 ± 0.04	1.30 ± 0.15
Year 2006						
Dry season						
SMBC: C-total (%)	1.48 ± 0.23	1.41 ± 0.07	1.76 ± 0.07	1.27 ± 0.02	1.85 ± 0.12	1.57 ± 0.10
Rainy season						
SMBC: C-total (%)	1.98 ± 1.23	1.23 ± 0.16	0.67 ± 0.04	0.43 ± 0.04	0.59 ± 0.05	0.81 ± 0.14
Average						
	1.38 ± 0.27	1.12 ± 0.09	1.01 ± 0.12	0.81 ± 0.10	1.20 ± 0.10	1.32 ± 0.10

Data for upper 0-5 cm soil depth.

2006 than in those collected in 2004 ($P = 0.02$), and in dry season than in wet season soils ($P = 0.003$). Forest thinning consistently decreased basal soil respiration levels in logging forests (*i.e.*, FL-1 and FL-20) relative to old-growth forest ($P < 0.007$).

The basal soil respiration:total carbon ratios did not vary between years, nor between seasons (table 4); a year by season interaction ($P < 0.001$) showed that values of this ratio in samples collected in 2006 were almost double in the wet season than in the dry season. Basal soil respiration: total carbon ratio changed significantly across forests ($P < 0.001$). This ratio reached its minimum in FL-20 and was at its highest level in FL-1. Soils from the old-growth forest constituted an intermediate statistical group.

Also, basal soil respiration: soil microbial biomass carbon ratios were very consistent across sampling times (table 4). In this region, the thinning of forest decreased basal soil respiration: soil microbial biomass carbon ratios as occurred with the basal soil respiration:total carbon ratio in soils from FL-20 relative to old-growth forest and FL-1 ($P = 0.047$).

- Wet region. The variation in basal soil respiration over the sampling time detected in soils of the dry region was not observed in the wet region (table 2). In the case of the wet region, we detected a year by season interaction in the levels of basal soil respiration ($P < 0.001$). However, there is a significant thinning-related difference in basal soil respiration; this flux increased its

Table 4. Basal soil respiration: total carbon (BSR: C-total) and basal soil respiration: soil microbial biomass carbon (BSR: SMBC) ratios (mean \pm standard error; n = 5) for different high-elevation temperate forest soils of Ixtlán de Juárez, Mexico.

Relaciones respiración basal del suelo: carbono total (RBS: C-total) y respiración basal del suelo: carbono en la biomasa microbiana del suelo (RBS: CBMS) (media \pm error estándar) de los diferentes bosques templados de elevación alta en Ixtlán de Juárez, México.

Year/Season/Parameter	Dry region (dry) (mean annual precipitation 807 mm)			Wet region (wet) (mean annual precipitation 1,221 mm)		
	Logged forest 1 year-ago (FL-1)	Logged forest 20 years-ago (FL-20)	Old growth forest	Logged forest 1 year-ago (FL-1)	Logged forest 20 years-ago (FL-20)	Old growth forest
Year 2004						
Dry season						
BSR:C-total (mg C day ⁻¹ g C ⁻¹)	403 \pm 65	196 \pm 16	282 \pm 40	238 \pm 13	291 \pm 26	272 \pm 12
BSR:SMBC (mg C day ⁻¹ mg C ⁻¹)	45.4 \pm 11.0	17.0 \pm 5.5	30.9 \pm 2.9	25.4 \pm 2.3	19.5 \pm 1.6	16.9 \pm 2.5
Rainy season						
BSR:C-total (mg C day ⁻¹ g C ⁻¹)	418 \pm 59	93 \pm 11	185 \pm 54	145 \pm 13	196 \pm 30	273 \pm 40
BSR:SMBC (mg C day ⁻¹ mg C ⁻¹)	35.3 \pm 2.4	13.7 \pm 2.7	24.3 \pm 5.2	23.2 \pm 0.5	22.9 \pm 2.5	20.9 \pm 2.4
Year 2006						
Dry season						
BSR:C-total (mg C day ⁻¹ g C ⁻¹)	239 \pm 27	116 \pm 19	180 \pm 4	168 \pm 8	198 \pm 10	152 \pm 17
BSR:SMBC (mg C day ⁻¹ mg C ⁻¹)	16.1 \pm 1.0	8.2 \pm 1.2	10.2 \pm 0.2	13.2 \pm 1.6	10.7 \pm 0.5	9.7 \pm 0.3
Rainy season						
BSR:C-total (mg C day ⁻¹ g C ⁻¹)	365 \pm 54	284 \pm 66	318 \pm 35	222 \pm 14	316 \pm 62	258 \pm 31
BSR:SMBC (mg C day ⁻¹ mg C ⁻¹)	18.4 \pm 4.6	23.0 \pm 8.4	51.6 \pm 4.7	51.5 \pm 8.4	53.5 \pm 9.4	32.0 \pm 5.1
Average						
BSR:C-total (mg C day ⁻¹ g C ⁻¹)	356 \pm 47	172 \pm 22	242 \pm 23	193 \pm 9	251 \pm 21	239 \pm 17
BSR:SMBC (mg C day ⁻¹ mg C ⁻¹)	28.8 \pm 5.1	15.5 \pm 3.0	29.3 \pm 4.8	28.4 \pm 4.9	26.7 \pm 3.5	19.9 \pm 2.1

Data for upper 0-5 cm soil depth.

levels in FL-1 relative to old-growth forest ($P = 0.003$).

Inter-annual variation in basal soil respiration: total carbon ratio was a function of the sampling season (year*season interaction, $P = 0.027$) (table 4). The significant inter-annual variation seems to be caused by erratic variation in thinning forests. In contrast, rainfall seasonality and thinning of forests did not affect the basal soil respiration: total carbon ratio.

As in the case of the dry region, in the wet region basal soil respiration: soil microbial biomass carbon ratio did not change between sampling years (table 4). The basal soil respiration: soil microbial biomass carbon ratio varied throughout seasons, but the seasonal pattern varied as a function of the sampling year (seasonal*year effect, $P = 0.002$). There were no significant differences in basal soil respiration: soil microbial biomass carbon ratio among forests.

DISCUSSION

Regional trends in soil carbon. In our study sites, there is a strong association between soil carbon concentration and precipitation at a regional scale. Soil total carbon concentration and basal soil respiration in the old-growth forest is higher in the dry region, compared to the wet region (by 40 % in the case of total carbon, and by 46 % in the case of basal soil respiration) (table 2). Changes in basal soil respiration levels may reflect a change in the amount of carbon in the soils themselves, considering that soil microbial biomass carbon in old-growth forest did not vary between regions, and soil microbial biomass carbon accounted for greater levels of total carbon in soils with high precipitation (*i.e.*, old-growth forest from the wet region) than in soils with lower precipitation (*i.e.*, old-growth forest from the dry region), by ~30 % (table 3). When considering the results of soil microbial biomass carbon concentrations in both regions over the years, we observed that soils receiving low rainfall (*i.e.*, from the dry region) showed responses to variation in the annual precipitation between years, contrasted with those recording high rainfall (*i.e.*, from the wet region). Thus, although the distance between the study areas is less than 20 km, the 800 to 1,200 mm per year gradient in total annual precipitation appears to be an important driving force of soil carbon status and dynamics in Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

Total carbon concentrations in soils of the study sites are comparable to lower levels reported for other temperate forests (14 - 400 mg g⁻¹ soil; Finer *et al.* 2003, Fredeen *et al.* 2005). Microbial biomass carbon concentrations in our study sites are higher than those reported for temperate forest soils in Spain and USA (300 - 1,200 mg g⁻¹; Franzluebber *et al.* 2001, Li *et al.* 2004, Sullivan *et al.* 2008), but are in the lower bound of the range reported by Schilling *et al.* (1999) (1600 to 2500 mg g⁻¹). Also, the overall levels of basal soil respiration we observed in these soils (C-CO₂: 10 - 100 µg g⁻¹ soil day⁻¹) are in the lower half

of the range reported for temperate forest soils (C-CO₂: 10-200 µg g⁻¹ soil day⁻¹; Kang *et al.* 2003, Eberling and Ladegaard-Pedersen 2005, Yang *et al.* 2007).

Seasonal trends in biologically active fractions of soil organic matter. According to our results, rainfall seasonality in a drier region leads to a very high increase in the biologically active fractions of soil organic matter (*e.g.*, soil microbial biomass carbon concentrations and basal soil respiration levels) during the dry season, but does not have effects in a region where water is available. The seasonal pattern observed in the dry region may reflect accumulation of soil microbial biomass and labile soil organic matter during the rainless period. Such accumulations suggest a decrease of microbial predation and microbial soil organic matter mineralization by lack of soil moisture, frequently a limiting factor to microbial activity (Paul and Clark 1996). On the other hand, the accumulation of soil microbial biomass carbon during the dry season may be a nutrient-conservation mechanism for forest ecosystems in environments with strong rainfall seasonality (Saynes *et al.* 2005).

Thinning effects on biologically active fractions of soil organic matter. Within our study regions, historical disturbances of low-intensity logging have resulted in short-term changes in the total soil carbon concentration. The results of this study suggest a striking contrast in the consequences of forest thinning in an ecosystem with an annual low rainfall rate, such as the case of forests in the dry region, in comparison with an ecosystem with higher rainfall amount, as the forests of the wet region. The thinning of forests in a low-rainfall system leads to a decrease in soil total carbon concentrations after one year of forest logging, whereas in a system registering a higher rainfall level, forest logging increases the concentration of total carbon after the same period of management. The differences between regions reflect the application of fire following logging in the dry region resulting in substantial loss of key elements such as carbon. In contrast, in the wet region after logging forest litter may be integrated to soil as a carbon and nutrient input. Studies in other temperate forests (Sathaye *et al.* 2001, Carter *et al.* 2002) have also reported an increase in the concentration of total carbon following forest thinning (*i.e.*, short-term changes in soil carbon).

The estimated total carbon pools in the upper 5 cm soil depth in both regions, calculated from tables 1 and 2, indicate that these pools consistently decreased after one year of forest thinning by 24 % in the dry region (from 4.7 kg m⁻² in the old-growth forest to 3.6 kg m⁻² in FL-1), and 13% in the wet region (from 4.7 kg m⁻² to 4.1 kg m⁻², for the old-growth forest and FL-1, respectively). In the dry region, thinning may not affect the soil microbial biomass carbon pools, calculated from tables 1 and 2, (soil microbial biomass carbon increased by only 8 %, from 46 g m⁻²

in the old-growth forest to 49 g m⁻² in FL-1) as it would be expected. However, in the wet region soil microbial biomass carbon pools in FL-1 decreased with respect to old-growth forest soils (by ~50 %, from 63 to 33 g m⁻² for the old-growth forest and FL-1, respectively), suggesting that the effect of thinning is much greater than that observed for total carbon.

The contrast in the consequences of forest thinning detected for soil microbial biomass carbon in both regions is observed also in the results of the ratios of the soil organic matter. First, as a consequence of the observed changes in soil total carbon concentration, basal soil respiration levels decrease in FL-1 of the dry region, and as expected increase in stands of the wet region after one year of logging. Accordingly, the thinning of forests in a drier region led to an increase in the ratios soil microbial biomass carbon: total carbon and basal soil respiration:total carbon one year after management, but did not have effects (as in the case of basal soil respiration:total carbon ratio) in a wet region, or the effects are opposite to those observed in the dry region (as in the case of the soil microbial biomass carbon: total carbon ratio). Thus, the present study also suggests that the response of the soil organic matter active fraction to thinning depends on the rainfall amount received by the region, which is a control of microbial biomass growth and activity.

Interestingly, there is a lack of a concomitant change in the soil carbon status in FL-20 relative to old-growth forest soils. Although we observed a clear effect of management on soil carbon one year after thinning in both regions (*i.e.*, dry and wet regions), the effect of forest thinning on soils 20 years after management was unclear and not significant; thinning may only affect the basal soil respiration in the dry region. Thus, our results show that despite the inter-regional variation in soil carbon, environmentally controlled, the system returns to the original soil carbon status and dynamics.

CONCLUSIONS

We investigated the microbial biomass dynamics in the forests of Ixtlán de Juárez because it is one of the most labile components of the biologically active soil organic matter and has a direct effect on soil fertility, and thus plays a critical role in the recovery of soil carbon following thinning. On the other hand, the basal soil respiration is an appropriate indicator of the lability of this soil organic matter. This study provided an understanding of the ecosystem-level response to natural and human-induced environmental changes in these forests.

Microbial biomass and basal respiration in the soils have substantially different dynamics in relation to regional and seasonal scales. Our study suggests that water may act as an important control on soil carbon dynamics following forest management. The levels and dynamics of the biologically active fractions of soil organic matter may

be recovered after 20 years of forest management, despite environmental differences between drier and wetter periods. Thus, the importance of regional environmental variations, such as precipitation, may exert control over ecosystem trends in a short-time after forest thinning.

In addition to these short- and “long-term” scenarios, our study on the consequences of the forest management in soils of Ixtlán de Juárez, allows us to conclude that the effects on these ecosystems will vary, depending on the specific characteristics of the region’s precipitation levels. Given the potential for carbon cycling management subsequent to the impact of land use on temperate forests, the topic addressed in the present study may lead to further research.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank to E. Solís, R. Romualdo and I. Cárdenas for their valuable assistance in the field; also we appreciate E. Solís for the support given in the laboratory. We are also grateful to three anonymous referees for valuable comments on the submitted manuscript. J. Campo was partially supported by sabbatical fellowships from the *Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología* (138403) and the *Dirección General de Apoyo al Personal Académico* –Universidad Nacional Autónoma de México. This study was funded by Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT 208902).

REFERENCES

- Anderson JPE. 1982. Soil respiration. In Page AL, RM Miller, DR Kenny eds. *Methods of Soil Analysis: Chemical and Microbiological Properties, Part II*. 2nd ed. Madison, USA. American Society of Agronomy. p. 831-871.
- Bond-Lamberty B, A Thomson. 2010. A global database of soil respiration data. *Biogeosciences* 7: 1915-1926.
- Bray D, L Merino, D Barry. 2007. El Manejo Comunitario en Sentido Estricto: Las Empresas Forestales Comunitarias de México. In Bray D, L Merino, D Barry eds. *Los Bosques Comunitarios de México. Manejo Sustentable de Paisajes Forestales*. Mexico City, Mexico. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura Sostenible. p. 21-50.
- Carter MC, TJ Dean, M Zhou, MG Messina, Z Wang. 2002. Short-term changes in soil C, N, and biota following harvesting and regeneration of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Forest Ecology and Management* 164: 67-88.
- Challenger A, J Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. In Sarukhán J ed. *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Mexico City, Mexico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. p. 87-108.
- Chapela F. 2007. El Manejo Forestal Comunitario Indígena en la Sierra de Juárez, Oaxaca. In Bray D, L Merino, D Barry eds. *Los Bosques Comunitarios de México. Manejo Sustentable de Paisajes Forestales*. Mexico City, Mexico. Secretaría del

- Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura Sostenible. p. 123-145.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, MX). 2000. Estrategia Nacional sobre Biodiversidad de México. Mexico City, Mexico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 248 p.
- Elberling B, P Ladegaard-Pedersen. 2005. Subsurface CO₂ dynamics in temperate beech and spruce forest stands. *Biogeochemistry* 75: 479-506.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2010. Global forest resources assessment 2010. Consulted October 7 2010. Available in www.fao.org
- Finer L, H Mannerkoski, S Piirainen, M Starr. 2003. Carbon and nitrogen pools in an old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting. *Forest Ecology and Management* 174: 51-63.
- Franzluebbers AJ, RL Haney, CW Honeycutt, MA Arshad, HH Schomberg, FM Hons. 2001. Climatic influences on active fractions of soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 1103-1111.
- Fredeen AL, CH Bois, DT Janzen, PT Sanborn. 2005. Comparison of coniferous forest carbon stocks between old-growth and young second-growth forests on two soil types in central British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 1411-1421.
- Huston MA, S Wolverton. 2009. The global distribution of the net primary production: resolving the paradox. *Ecology* 79: 343-377.
- Johnson DW, JD Knoepp, WT Swank, J Shan, LA Morris, DH Van Lear, PR Kapeluck. 2002. Effects of forest management on soil carbon: results of some long-term resampling studies. *Environmental Pollution* 116: S201-S208.
- Kang S, S Doh, D Lee, VL Jin, JS Kimballs. 2003. Topographic and climatic controls on soil respiration in six temperate mixed-hardwood forest slopes, Korea. *Global Change Biology* 9: 1427-1437.
- Le Quéré C, MR Raupach, JG Canadell, G Marland, L Bopp, P Ciais, TJ Conway, SC Doney, RA Feely, P Foster, R Friedlingstein, K Gurney, RA Houghton, JI House, C Huntingford, PE Levy, MR Lomas, J Majkut, N Metz, JP Ometto, GP Peters, IC Prentice, JT Randerson, SW Running, JL Sarmiento, U Schuster, S Sitch, T Takahashi, N Viovy, GR van der Werf, FI Woodward. 2009. Trends in the sources and sinks of carbon dioxide. *Nature Geoscience* 2: 831-836.
- Li Q, HL Allen, AG Wollum. 2004. Microbial biomass and bacterial functional diversity in forest soils: effects of organic matter removal, compaction, and vegetation control. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 571-579.
- Paul EA, FE Clark. 1996. *Soil Microbiology and Biochemistry*. San Diego, USA. Academic Press. 340 p.
- Rzedowski J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Sathaye JA, WR Makundi, R Andrasko, R Boer, NH Ravindranath, P Sudha, S Rao, R Lasco, F Pulhin, O Masera, A Ceron, J Ordoñez, X Deying, X Zhang, S Zuomim. 2001. Carbon mitigation potential and costs of forestry options in Brazil, China, India, Indonesia, Mexico, The Philippines and Tanzania. *Mitigation and Adaptation Strategies to Global Change* 6: 185-211.
- Saynes V, C Hidalgo, JD Etchevers, JE Campo. 2005. Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology* 29: 282-289.
- Schilling EB, BG Lockaby, R Rummer. 1999. Belowground nutrient dynamics following three harvest intensities on the Pearl River Floodplain, Mississippi. *Soil Science Society of American Journal* 63: 1856-1868.
- Scott NA, DY Hollinger, CA Rodríguez, H Hughes, JT Lee, EA Davidson, DB Dail, P Malerba. 2004. Changes in carbon storage and net carbon exchange one year after an initial shelter wood harvest at Howland Forest, ME. *Environmental Management* 33: S9-S22.
- Siry JP, FC Cubbage, MR Ahmed. 2005. Sustainable forest management: global trends and opportunities. *Forest Policy and Economy* 7: 551-561.
- Smith DM, BC Larson, MJ Kelty, PMS Ashton. 1997. *The Practice of Silviculture*. Applied Forest Ecology. 9th ed. New York, USA. John Wiley. 537 p.
- Striegl RG, KP Wickland. 2001. Effects of a clear-cut harvest on soil respiration in a jack pine-lichen woodland. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 534-539.
- Sullivan BW, TE Kolb, SC Hart, JP Kaye, S Dore, M Montes-Helu. 2008. Thinning reduces soil carbon dioxide but not methane flux from southwestern USA ponderosa pine forest. *Forest Ecology and Management* 255: 4047-4055.
- Toland DE, DR Zak. 1994. Seasonal patterns of soil respiration in intact and clear-cut northern hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1711-1716.
- Torres-Rojo JM. 2004. Estudio de tendencias y perspectivas del sector forestal en América Latina al año 2020. Documento de Trabajo. Consulted October 7 2010. Available in www.fao.org.
- Vance ED, PC Brookes, DS Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 19: 703-707.
- Yang L, J Pan, Y Shao, JM Chen, WM Ju, X Shi, S Yuan. 2007. Soil organic carbon decomposition and carbon pools in temperate and sub-tropical forests in China. *Journal of Environmental Management* 85: 690-695.

Recibido: 17.02.11
Aceptado: 12.09.11

Capítulo 3

Almacenes de carbono en el piso forestal y en los suelos de bosques templados de Ixtlán de Juárez: efectos del aprovechamiento forestal y de la lluvia

INTRODUCCIÓN

El piso forestal

El estudio del C contenido en los bosques de nuestro planeta es actualmente una línea de investigación prioritaria por su relación directa con el cambio climático global. Los estudios realizados en la última década y los más recientes son enfáticos en el hecho claro de que los bosques tienen un papel crítico en los sumideros globales de C y ejercen un control fuerte sobre las emisiones de CO₂ atmosférico (Field y Raupach 2004, Pan *et al.* 2011). Particularmente, la madera muerta, el mantillo, el horizonte de fermentación, el suelo y los productos derivados de la madera representan hasta el 35 % del sumidero global de C, y hasta el 50 % del C almacenado en los ecosistemas forestales (Pan *et al.* 2011).

En los suelos forestales el C está distribuido en distintos almacenes con características físicas y químicas y tiempos de residencia particulares (Parton *et al.* 1994, von Lützow *et al.* 2008, Marschner *et al.* 2008). Estos almacenes incluyen el piso forestal y el suelo mineral. El piso forestal generalmente es sinónimo del horizonte orgánico u horizonte O, el cual es definido como aquel horizonte con un contenido de C orgánico mayor de 20 % (Soil Survey Staff 1999). El horizonte O puede tener hasta tres subhorizontes, los cuales están definidos con base en su contenido de materia orgánica fibrosa. El horizonte Oi, o capa fíbrica está compuesto de mantillo relativamente fresco, sin descomponer. El horizonte Oe, o capa

hémica contiene materiales orgánicos parcialmente descompuestos y con alto grado de fragmentación. El horizonte *O_a*, o capa sáprica contiene humus (compuestos orgánicos de color oscuro, no fibrosos) (Currie *et al.* 2003). En otros sistemas de clasificación del suelo, estos tres subhorizontes han sido nombrados como subhorizontes *L* (mantillo), *F* (fragmentado) y *H* (humus). En algunas investigaciones el horizonte *A* se reporta como parte del piso forestal y en ocasiones como un cuarto subhorizonte orgánico. En esta investigación, el término piso forestal será utilizado como un sinónimo de horizonte orgánico u horizonte *O*. La distinción entre el horizonte *O* y el suelo mineral puede ser poco clara en el campo Sin embargo, en el caso de los bosques templados y particularmente en los bosques estudiados en esta investigación fue posible distinguir claramente dos subhorizontes, uno con las características del *O_i* (que en esta investigación llamaremos horizonte *L* o mantillo) y otro con las características de los subhorizontes *O_e* y *O_a* (y de los sub horizontes *H* y *F*) que en esta investigación llamaremos horizonte de fermentación. El horizonte *A* será considerado como parte del suelo mineral y no como parte del horizonte *O*.

El piso forestal de los bosques templados está formado por materia orgánica en diversos estados de descomposición, que incluyen componentes finos (hojas, frutos, semillas y flores) y leñosos (Currie *et al.* 2003). El *C* está presente en estos residuos orgánicos que pueden ser frescos hasta descompuestos y estabilizados. Globalmente, el piso forestal almacena ~ 143 Pg C (Matthews 1997), lo que representa del 3-6 % del capital total del *C* en suelo (Jobágyy y Jackson 2000). Aunque esta contribución es relativamente pequeña, el *C* almacenado en el piso forestal es relevante porque representa el ingreso de *C* y de nutrientes al suelo (Paul 2007). Además, es un almacén sensible a cambios en el clima y a perturbaciones, que se retroalimenta con los cambios de los ecosistemas (Currie *et al.* 2003). El *C* almacenado en el piso forestal es más dinámico en comparación con el presente en el suelo porque el tiempo de residencia del *C* en los horizontes orgánicos es más corto. Por ello,

el C contenido en el horizonte orgánico tiene el potencial de aumentar o de disminuir rápidamente en respuesta a perturbaciones o cambios en las prácticas de manejo, en la composición de especies o en las condiciones ambientales (Gaudinski *et al.* 2000, Trumbore 2000).

La obtención de mediciones precisas del contenido de C en el piso forestal es compleja ya que sus componentes finos y leñosos deben ser separados en el campo. Esto es necesario ya que existen diferencias importantes en los patrones temporales de ingresos y en el tamaño de los almacenes de C en las diferentes fracciones del piso forestal. El C presente en la fracción leñosa del piso forestal puede permanecer por décadas en comparación con la fracción fina, que tiene tasas de cambio más rápidas (aproximadamente un año) (Rovira y Vallejo 2002).

En el curso de su descomposición, los componentes del piso forestal adquieren progresivamente una naturaleza recalcitrante (Berg 2000). Mediante su fragmentación, descomposición microbiana y alteraciones químicas, el mantillo se transforma progresivamente en MOS. La MOS está formada por una gran diversidad de compuestos orgánicos que tienen una naturaleza dinámica y heterogénea (Stevenson 1994). Por ello, el estudio de la MOS requiere su división en compartimentos o capitales caracterizados por su diferente ubicación y tiempo de residencia (Buyanovsky *et al.* 1994, Gaudinski *et al.* 2000). Los modelos predictivos de la descomposición de la MOS consideran generalmente tres capitales, el activo o de fácil descomposición, el lento o resistente, y el pasivo, inerte o recalcitrante, definidos teóricamente con base en las diferencias en sus tasas de cambio y en su vulnerabilidad a la descomposición microbiana (figura 3.1) (Van Veen y Paul 1981, Parton *et al.* 1987, 1994, Jenkinson 1990, Paul 2007).

La materia orgánica particulada

Existen diferentes métodos para aislar las fracciones de la MOS enfocados en la representación de sus capitales funcionales. Estos métodos incluyen fraccionamientos físicos, químicos y combinaciones de los dos anteriores. Los métodos físicos se basan en la suposición de que la asociación de las partículas del suelo y su arreglo espacial tienen un papel clave en la dinámica de la MOS porque la bioaccesibilidad es un prerequisite para la descomposición (Crow *et al.* 2007; von Lützow *et al.* 2007). Los fraccionamientos físicos involucran tratamientos de desagregación con tamizado en seco y en húmedo, dispersión con vibración ultrasónica en agua, y separación por densidad o sedimentación (Elliott y Cambardella 1991, Christensen 1992, 2001). Los fraccionamientos químicos implican la agitación en agua y son adecuados para el aislamiento de complejos organominerales intactos (Christensen 1992).

Aunque la MOS puede ser evaluada considerando el C orgánico total, este tiende a responder lentamente a cambios derivados del manejo (Mirsky *et al.* 2005). Esta es una de las razones relevantes para fraccionar la MOS. Varias investigaciones han mostrado que los componentes lábiles de la MOS son más sensibles que la totalidad de la MOS a los cambios inducidos por el manejo y el clima (Álvarez *et al.* 1998, Balesdent *et al.* 1998, Loveland y Webb 2003, Wander 2004, Mirsky *et al.* 2005, Cuevas 2011).

La materia orgánica particulada (MOP) o materia macro orgánica (50-2000 μm) es una estimación de la MOS lábil. La MOP está formada por residuos vegetales sin descomponer que aún conservan estructuras celulares reconocibles, pero también incluye hifas, semillas y esporas (Gregorich y Janzen 1996). La MOP forma parte del capital activo de la MOS y sus incluyen residuos orgánicos frescos y metabólicos de fácil descomposición y alta

concentración de nutrientes (Parton *et al.* 1994). La MOP tiene un cociente C:N de 15 a 30, por lo que sus tiempos de residencia en el suelo frecuentemente son cortos y varían de meses a ~ 2 años, (Parton *et al.* 1994) aunque algunos autores reportan hasta 5 años (Carter 1996). La MOP incluye material sin conexión o conectado laxamente con la matriz mineral del suelo (compuestos orgánicos que no forman complejos organominerales) y estos residuos orgánicos no se encuentran ocluidos en los agregados del suelo (compuestos orgánicos libres no protegidos físicamente) (Meijboom *et al.* 1995). Aunque ~ 90 % del COS superficial se ubica dentro de agregados (Jastrow *et al.* 1996), el 10 % remanente que correspondiente a la MOP libre tiene un papel ecológico fundamental en el funcionamiento de los ecosistemas ya que es la fuente principal de C y de nutrientes disponibles para los microorganismos y para las plantas. La materia orgánica del capital activo sostiene la mayor parte de la actividad biológica en los suelos y favorece el mantenimiento de su estabilidad estructural ya que promueve la macroagregación transitoria (Brady y Wail 2004). Por sus características químicas (compuestos orgánicos lábiles), físicas (no sujetos a protección física, no ocluido dentro de agregados) y fisicoquímicas (sin formación de complejos organominerales) la MOP es una fracción de la MOS que puede ser modificada fácilmente por los microorganismos desintegradores y puede reflejar cambios producidos incluso durante una estación de crecimiento (Brady y Wail 2004). Además, las prácticas de manejo afectan los residuos orgánicos de la MOP y por lo tanto el funcionamiento del suelo antes de que se detecten cambios en la totalidad de la MOS o en el C total (Álvarez y Álvarez 2000, Franzluebbers *et al.* 2000, Carter 2002). La detección de cambios en los capitales del C edáfico resultantes del manejo, el clima, o cambio de uso en el suelo es compleja, por la magnitud relativamente pequeña de estos cambios en comparación con el tamaño del almacén total de C de los ecosistemas forestales (Carter 2002, Wander 2004). Las técnicas de fraccionamiento de la MOS aumentan los límites de detección de los cambios en el contenido de C en el suelo, aislando las fracciones que son más sensibles a cambios en el clima y en el uso del suelo

(Six *et al.* 2002).

Fraccionamiento de la materia orgánica del suelo

La mayoría de los modelos que caracterizan la dinámica de la MOS se basan en el establecimiento de compartimentos que representan capitales conceptuales con tasas de cambio que varían de meses a miles de años (von Lützow *et al.* 2007). Para mejorar el funcionamiento de estos modelos y el conocimiento de la MOS es útil integrar fracciones cuantificables de la MOS definidas por mecanismos específicos de estabilización que representen capitales funcionales (Elliott *et al.* 1996, Sollins *et al.* 1996). Por ello, el conocimiento y la simulación de la dinámica de la MOS requieren métodos de fraccionamiento que logren aislar fracciones homogéneas en términos de su resistencia a la descomposición y que representen capitales funcionales formados por mecanismos específicos de estabilización como recalcitrancia, inaccesibilidad espacial e interacciones organominerales (Six *et al.* 2002, von Lützow *et al.* 2006, 2007). Un capital funcional no siempre es equivalente a una fracción, que se refiere a aquella parte de la MOS obtenida experimentalmente (aislada en el laboratorio). Idealmente, los capitales deben ser cuantificables, y tener un significado teórico pero también funcional (Six *et al.* 2002).

Los objetivos principales de esta tesis fueron determinar los efectos de la variación en la cantidad de lluvia y del aprovechamiento forestal en el C del suelo. Para lograr estos objetivos se utilizó un método físico de fraccionamiento por tamaño y por densidad enfocado en la separación de la MOP libre (no ocluida en agregados y sin asociaciones organominerales). Este método ha sido utilizado durante las últimas cinco décadas para separar físicamente la MOS en fracciones discretas con diferente estabilidad (Crow *et al.* 2007). Este fraccionamiento divide los componentes del suelo de acuerdo a su densidad mediante su flotación o su sedimentación en una solución (Christensen 1992). Las soluciones utilizadas

para separar densimétricamente a los componentes del suelo pueden ser agua o una variedad de líquidos densos entre los que se encuentran el politungstato de sodio ($\rho > 2.7 \text{ g cm}^{-3}$) y el *Ludox*, que es una dispersión coloidal de cristales de silicio ($\rho > 1.4 \text{ g cm}^{-3}$). Frecuente los fraccionamientos físicos aíslan dos o más fracciones con diferente densidad utilizando estas soluciones densas. La MOP contenida en las fracciones ligeras puede ser subdividida experimentalmente suspendiendo el suelo o una fracción de determinado tamaño (dependiendo de los objetivos de la investigación). En esta tesis se fraccionó por densidad únicamente la fracción del suelo entre 2000 y 150 μm que se obtuvo mediante tamizado en húmedo. Esta fracción (2000-150 μm) se suspendió con agua obteniendo una fracción flotante (fracción ligera, compuesta por residuos vegetales, correspondiente a la MOP) y una fracción sedimentada (fracción pesada, principalmente agregados, la parte mineral del suelo). La fracción de mayor relevancia para esta investigación era la MOP (fracción ligera, FL). Para analizar con mayor detalle esta fracción (flotante en agua), se le suspendió en Ludox y se dividió en tres fracciones con diferente densidad (FL-1, FL-2 y FL-3 con $\rho < 1.1$, 1.1-1.3, y $> 1.3 \text{ g cm}^{-3}$, respectivamente). Las características de las fracciones que se obtienen utilizando este método son (figura 3.5):

1. MOP (FL-1) con residuos orgánicos de baja densidad ($\rho < 1.1 \text{ g cm}^{-3}$) sin asociación o con asociación laxa con complejos organominerales.
2. MOP (FL-2) con residuos orgánicos de densidad intermedia ($\rho 1.1-1.3 \text{ g cm}^{-3}$) y asociados fuertemente con los componentes minerales del suelo.
3. MOP (FL-3) con residuos orgánicos de alta densidad ($\rho > 1.3 \text{ g cm}^{-3}$) producto de resíntesis microbiana (con mayor grado de descomposición que los residuos vegetales frescos) y fuertemente unidos a la matriz mineral (Christensen 1992, Cambardella y Elliott 1992, Hassink 1995, Wagai *et al.* 2008).
4. Una fracción pesada que incluye a los agregados del suelo y no presenta MOP libre, esta fracción incluye complejos organo-minerales con un cociente C:N bajo, una tasa

de cambio lenta y una densidad específica mayor (en comparación con la fracción ligera) debido a su fuerte asociación con minerales del suelo (Christensen 1992).

5. Una fracción fina ($< 150 \mu\text{m}$) que incluye MOS estabilizada por su interacción con superficies de arcillas minerales y formación de superficies hidrofóbicas (Stewart *et al.* 2007, von Lützow *et al.* 2008, Marschner *et al.* 2008).

Efecto de la lluvia en la dinámica de la materia orgánica particulada

La descomposición de la MOS frecuentemente incrementa con la temperatura (Davidson y Janssens 2006), mientras que la baja disponibilidad de agua que prevalece en períodos secos puede retardar su descomposición (Raich y Schlesinger 1992, Janssens *et al.* 2001). Sin embargo, los efectos que producen las variaciones de la cantidad de lluvia sobre los almacenes de C en un mismo tipo de ecosistema (p. e. diferencias de precipitación en bosques templados) no son claros y las investigaciones que han abordado este tema son escasas. En general, se ha reportado que en los sitios más húmedos la descomposición es más rápida en comparación con sitios más secos (Kurz-Besson *et al.* 2006). Los sitios más secos tienden a capturar más C en el mantillo debido a que la descomposición es más lenta en comparación con los sitios más húmedos. Meier y Leuschner (2010) evaluaron los efectos de la cantidad de lluvia sobre los almacenes de C activos y pasivos del piso forestal y del suelo en bosques de hayas (*Fagus sylvatica* L). Encontraron que en los sitios más secos (60 cm lluvia al año) los almacenes de C en el mantillo, en el horizonte de fermentación y en el suelo mineral disminuyeron $\sim 25\%$ debido principalmente a que las tasas de descomposición fueron más altas que en los sitios más húmedos (970 cm lluvia). Estos resultados contrastantes se debieron probablemente a que la temperatura fue mayor en el sitio más seco favoreciendo una aceleración en las tasas de descomposición.

Los cambios en la cantidad de lluvia en un mismo tipo de ecosistema no solo pueden afectar los almacenes de C del piso forestal y del suelo, también pueden tener efectos sobre los distintos componentes de la MOS. La tasa de mineralización de la MOS depende de su composición química (von Lützow *et al.* 2008) y de la capacidad de los microorganismos para desintegrarla (Marschner *et al.* 2008), que a su vez, es dependiente de la cantidad de lluvia y del microclima del suelo (Six *et al.* 2002). El nivel de humedad del suelo afecta la cantidad y la actividad de la biomasa microbiana, controla la disponibilidad de O₂ (Dilustro *et al.* 2005) y en niveles bajos de humedad se crean períodos de estrés hídrico para los microorganismos (Fierer *et al.* 2003). Sin embargo, estos efectos de la humedad del suelo pueden no ser los mismos para los diferentes componentes de la MOS debido a que presentan diversos grados de alteración microbiana, asociaciones minerales y accesibilidad (los compuestos orgánicos pueden encontrarse o no ocluidos dentro de macro y/o microagregados). Los compuestos del capital activo de la MOS frecuentemente son residuos vegetales frescos de baja densidad libres de partículas minerales y que se encuentran recubriendo los agregados (Christensen 1992). Por estas propiedades fisicoquímicas que los caracterizan, los compuestos orgánicos del capital activo de la MOS son más vulnerables a la descomposición microbiana (en comparación con los compuestos orgánicos de los capitales intermedios y lentos), ya que modifican su estructura en períodos cortos de tiempo y su tiempo de residencia en el suelo es menor a un año (Gaudinski *et al.* 2000, Trumbore 2000). Por estas razones, los residuos orgánicos del capital activo son más sensibles a cambios en el clima (Gregorich *et al.* 1994, Six *et al.* 2002).

Aunque los efectos del clima sobre el almacén de C total en el suelo han sido abordados en numerosas investigaciones, los efectos climáticos sobre las distintas fracciones de la MOS son escasos (Wagai *et al.* 2008, Cuevas 2010, Bu *et al.* 2012). Estos estudios han encontrado que en los ecosistemas templados los almacenes de C de las fracciones lábiles,

como la MOP, son más sensibles a cambios en la cantidad de lluvia, comparados con los incluidos en la fracción pesada. Esta sensibilidad es debida a que los componentes orgánicos de esta última fracción se encuentran protegidos en la matriz mineral del suelo por lo que la descomposición de la MOP puede retardarse aún en condiciones de alta humedad (Wagai *et al.* 2008). Otros autores han reportado que no es solo un parámetro climático el que describe las tasas de descomposición para todos los almacenes de la MOS ya que las diferentes fracciones de la MOS tienen características físicas y químicas particulares y por lo tanto diferentes tasas de descomposición (Couteaux *et al.* 2001). Luan *et al.* 2010 y Bu *et al.* 2012 han encontrado que la descomposición de las fracciones lábiles de la MOS no están relacionadas con la disponibilidad de agua pero si tienen una relación con el cociente C:N.

Efectos del aprovechamiento forestal en la dinámica de la materia orgánica particulada

Ha sido ampliamente estudiado que fracciones lábiles de la MOS como la MOP funcionan bien como indicadores sensibles del manejo y de cambios en el uso del suelo, particularmente en ecosistemas agrícolas (Álvarez *et al.* 1998, Six *et al.* 2000, Wander 2004, Mirsky *et al.* 2005, Lichter *et al.* 2008) y en pastizales (Hassink 1995). En los ecosistemas forestales el aislamiento de la MOP ha sido utilizado para evaluar los efectos de la transformación de bosques a cultivos y a pastizales, así como de cultivos a ecosistemas forestales. La evaluación de la transformación de cultivos a ecosistemas forestales tales como plantaciones (Garten 2002), bosques sucesionales (Grandy y Robertson 2007) y bosques aforestados (Degryze *et al.* 2004) resulta en altos incrementos iniciales en la MOP. La transformación de ecosistemas forestales en sistemas de cultivos o en pastizales frecuentemente reduce la contribución de la MOP al C total (Balesdent *et al.* 1998, Six *et al.* 2002). Sin embargo, el uso de la MOP como un indicador sensible de la intensidad del manejo en ecosistemas forestales ha sido escasamente documentado. Sarkhot *et al.* (2008)

reportaron que la MOP fue un indicador sensible de cambios derivados de la intensidad del manejo y de la composición de especies en bosques de pino. En otro caso, Hernández *et al.* (2007) aislaron la MOP para evaluar los efectos de la reforestación de bosques degradados con especies exóticas (comparados con bosques maduros). Los autores concluyeron que la MOP fue un buen indicador al mostrar una reducción en los bosques reforestados.

En la presente investigación, la MOP fue separada con el objetivo de utilizarla como un indicador de la extracción forestal selectiva y del tiempo de abandono de los bosques desde la extracción y no se encontraron antecedentes de estudios similares en la literatura.

Objetivos

El objetivo general de esta tesis fue investigar si existen efectos de la extracción selectiva de árboles en los bosques templados de Ixtlán de Juárez sobre los almacenes de C de los horizontes orgánicos y el suelo en dos regiones que reciben diferente cantidad de lluvia anual (*figura 3.3*). Complementariamente al capítulo 2 (*“Soil carbon dynamics in high-elevation temperate forests of Oaxaca (Mexico): thinning and rainfall effects”*) donde se estudiaron componentes del capital activo de la MOS como son el C microbiano y la mineralización de la MOS, en este capítulo se estudiaron los efectos del aprovechamiento forestal sobre otros componentes del capital activo (la MOP), y sobre los capitales intermedios y pasivos del piso forestal y del suelo.

Para ello, en el piso forestal se cuantificaron la necromasa, la concentración y el contenido de C en:

1. La fracción fina (componente foliar) del mantillo y del horizonte de fermentación.
2. La fracción leñosa del mantillo y del horizonte de fermentación.

En el suelo se determinaron la concentración y el contenido de C del suelo sin fraccionar. Además, se cuantificaron la masa, la concentración y el contenido de C de las siguientes fracciones:

1. Fracciones ligeras de 2000-150 μm (FL-1, FL-2 y FL-3 con $\rho < 1.1$, $1.1-1.3$, y > 1.3 g cm^{-3} , respectivamente).
2. Fracción pesada de 2000-150 μm .
3. Fracción fina $< 150 \mu\text{m}$.

MÉTODOS

Área de estudio

La zona ecológica templada subhúmeda (*sensu* Toledo 1985) se ubica en las principales Sierras de México: la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico Transversal, entre los 1400 y los 3500 m.s.n.m. (Challenger 1998). En esta franja altitudinal se ubica la Sierra de Juárez, que se caracteriza por tener un clima templado y estacional (García 1988). Los sitios experimentales se localizan 63 km al Noreste de la ciudad de Oaxaca, en la comunidad de Ixtlán de Juárez (figura 3.2). Esta comunidad está incluida en la provincia fisiográfica denominada Sistema Montañoso del Norte de Oaxaca, y se ubica entre los paralelos $17^{\circ} 18'16''$ y $17^{\circ} 34'00''$ de latitud Norte y los meridianos $96^{\circ} 21'29''$ y $96^{\circ} 20'00''$ de longitud Oeste. Presenta una topografía accidentada con pendientes entre 40 y 60 % y su altitud en 2200 a 2800. El sistema montañoso fue originado en el Cretácico, y se caracteriza por tener una secuencia calcáreo-arcillosa con materiales de origen volcánico (García 2000). El material

parental incluye rocas ígneas, sedimentarias y metamórficas. Los suelos predominantes en la región incluyen acrisoles, luvisoles y cambisoles (INEGI 1984). Particularmente, en los bosques estudiados el tipo de suelo dominante es el acrisol húmico, caracterizado por ser ácido y por la acumulación de arcillas en el subsuelo, con textura media y fina. La temperatura media varía de 12 a 17°C, y el promedio anual de precipitación de 800 a 1400 mm (García 2000).

Vegetación

Ixtlán de Juárez es una comunidad campesina forestal de origen zapoteca que tiene en posesión 19 180 hectáreas. Las condiciones climáticas, topográficas y edáficas que prevalecen en esta región favorecen la presencia de cinco tipos de vegetación: bosque de pino-encino (11 923 hectáreas), bosque mesófilo de montaña (3000 hectáreas), selva húmeda perennifolia (3000 hectáreas), bosque de encino (500 hectáreas), selva baja caducifolia (500 hectáreas) y aproximadamente 300 hectáreas no forestales (Smartwood Program 2001). Este estudio se realizó dentro del área ocupada por bosques de pino-encino. La vegetación en esta área es dominada por las siguientes especies de pinos: *Pinus oaxacana* (pino de zarcina grande, pino corriente), *P. pseudostrobus* (pino negro liso), *P. patula*, *P. patula var. longipendunculata* (pino colorado), *P. rudis*, *P. teocote*, *P. ayacahuite* (pino real), *P. douglasiana* (pino blanco) y *P. leiophylla* (pino chino). Las especies de encinos presentes son *Quercus crassifolia* (encino cucharilla rojo), *Q. rugosa* (encino roble), *Q. laurina*, *Q. castanea*, *Q. peduncularis* (encino amarillo), *Q. obtusata*, *Q. oleoides*, y *Q. conspersa* (encino negro de hoja delgada). Aunque no representan la vegetación dominante también están presentes las latifoliadas *Arbustus xalapensis* (madroño), *Alnus acuminata* (palo de águila), *A. glabrata* (palo de águila), *Prunus serotina* (cerezo montés), *Cercocarpus macrophyllus* (ramoncillo, palo bendito) y *Lysiloma acapulcensis* (guaje) (Martínez 1979, Smartwood Program 2001).

Manejo forestal

Según el Resumen Público de Certificación de la Comunidad Ixtlán de Juárez, (2001), el sistema de manejo forestal es una combinación de diversas prácticas enfocadas en promover la sostenibilidad del aprovechamiento maderable. Predominantemente se aplica el sistema de cortas intermedias mejor conocido como método de “árboles padres” o árboles semilleros. Este método consiste en formar bosques de semillas que vienen de estos árboles. En este método se seleccionan los mejores árboles, buscando que puedan crecer y desarrollarse en las mejores condiciones para lo cual se van derribando todos los árboles no seleccionados dejando un solo árbol padre cada 30 o 40 metros. Cuando estos árboles ya han crecido y sus semillas se transformaron en árboles juveniles que son capaces de resistir perturbaciones (p.e. el paso del ganado o incendios leves), se cosechan para que los árboles juveniles puedan desarrollarse. Este proceso se llama corta de liberación. Posteriormente conforme crecen los árboles nuevos se extraen algunos para que no queden demasiado juntos; a lo que se llama corta de aclareo. Por último se hace la corta de regeneración, que consiste en derribar los árboles no seleccionados, dejando un solo árbol semillero cada 30 o 40 metros. El turno de corta es de 50 años, con ciclos de 20 años, y al finalizar cada ciclo se elabora un nuevo programa forestal (www.smartwood.org).

Bosques de referencia y bosques manejados con diferente régimen de lluvia anual

Dentro del área ocupada por bosques de pino-encino se ubicaron dos regiones donde el material parental, la altitud, y la pendiente fueron muy similares (cuadro 3.1). Estas regiones, sin embargo reciben cantidades distintas de lluvia anual debido al efecto orográfico. En el sistema montañoso de Ixtlán de Juárez es común encontrar bosques ubicados en vertientes con

orientación opuesta por lo que algunos son más secos que otros. Los bosques de la parte con mayor precipitación (región húmeda, *RH*) se localizan al este de la Sierra Norte de Oaxaca con influencia de los vientos húmedos del Golfo de México, y con un promedio de lluvia anual de 1221 mm. Los bosques localizados en la parte con menor cantidad de lluvia (región seca, *RS*) están orientados hacia los valles centrales de Oaxaca y presentan una lluvia de 807 mm anuales (figura 3.2) . En la figura 3.5 se muestran los climogramas de ambas regiones.

Para caracterizar los suelos se realizaron perfiles en los bosques de referencia de ambas regiones. Sin embargo no fue posible realizar la descripción de estos perfiles. Bautista *et al.* (2004) realizaron descripciones de perfiles de suelos en los bosques de Ixtlán de Juárez, ubicados entre los paralelos 17° 22 y 17° 23' de latitud Norte y los meridianos 96° 20 y 96° 21' de longitud Oeste. Los sitios de la región húmeda y de la región seca de esta tesis se ubican en esta misma área (17°23' latitud Norte y 96° 28' longitud oeste) aunque ligeramente desplazados hacia el oeste y tienen pendiente similar. De acuerdo con lo reportado por Bautista (2001) y considerando la cantidad de lluvia, probablemente el tipo de suelo de la región húmeda es el ultisol (Typic Kandihumults), mientras que en la región seca (figura 3.6) es el inceptisol (Typic Dystrudepts) (figura 3.7).

Los sitios localizados en la *RS* son:

- Bosque de referencia (BRef) con más de 50 años sin aprovechamiento forestal.
- Bosque con un año de abandono después del aprovechamiento (B1).
- Bosque con 20 años después del aprovechamiento (B20).

Los sitios localizados en la *RH* son:

- Bosque de referencia con más de 50 años sin aprovechamiento (BRef)
- Bosque húmedo con un año después del aprovechamiento (B1)
- Bosque húmedo con 20 años después del aprovechamiento (B20)

Muestreo del piso forestal y suelo mineral

Al interior de las regiones estudiadas (*i.e.* *RS* y *RH*) y en cada uno de los bosques (BRef, B1 y B20) se estableció una parcela de 50 m X 50 m con un total de seis parcelas (una en cada bosque). Cada parcela fue dividida en cinco rectángulos de 10 m X 50 m cada uno (figura 3.4). En cada rectángulo se colectaron 5 muestras individuales (cuadros de 0.5 X 0.5 m) y un total 25 muestras del mantillo, 25 muestras del horizonte de fermentación y 25 muestras de suelo (de 0-10 cm de profundidad). Las cinco muestras colectadas de forma individual en cada rectángulo se mezclaron en el campo para formar una muestra compuesta. En total se obtuvieron cinco muestras compuestas de mantillo, de horizonte de fermentación y de suelo en cada parcela. Las muestras fueron secadas al aire y pesadas. La colecta se realizó en la estación seca.

Separación de las fracciones finas y leñosas del piso forestal

Submuestras de 0.2 X 0.2 m del mantillo y del horizonte de fermentación fueron utilizadas para la determinación de sus contenidos de humedad. Las muestras de mantillo y del horizonte de fermentación fueron divididas manualmente en dos fracciones, la fracción fina y la fracción leñosa. En la fracción fina del mantillo se incluyeron componentes foliares, flores y residuos leñosos < 1 cm de diámetro. En la fracción leñosa del mantillo se incluyeron residuos leñosos ≥ 1 cm de diámetro y < 5 cm de diámetro. Con el mismo criterio se obtuvieron las fracciones foliares y leñosas del horizonte de fermentación. Posteriormente, se registró el peso de las fracciones finas y leñosas del mantillo y del horizonte de fermentación, se molieron y se almacenaron hasta su análisis. A las fracciones finas y leñosas del piso forestal se les determinó la concentración de C total.

Fraccionamiento físico: separación de la MOS por tamaño de partícula y por densidad

El fraccionamiento físico se realizó mediante el método de separación reportado por Meijboom *et al.* (1995). Este método (figura 3.8) consta de tres fases, la separación por tamaño de partícula, la suspensión en agua y la suspensión en *Ludox*. Inicialmente el suelo se separó en dos fracciones con diferentes tamaños de partícula, la fracción 2000-150 μm y la fracción $< 150 \mu\text{m}$. El fraccionamiento por densidad se realizó en la fracción 2000-150 μm . El objetivo de este fraccionamiento era encontrar una fracción que repondiera rápidamente a los cambios derivados del clima y del aprovechamiento forestal. Las fracciones finas se caracterizan por ser estables (la MOS se encuentra protegida por mecanismos físicos y químicos). Por esta razón el fraccionamiento se realizó en la fracción 2000-150 μm donde se encuentra la MOP libre.

El método de fraccionamiento por densidad utilizado en esta investigación separa a la MOP flotante referida como FL de la fracción pesada que incluye la parte mineral y organo-mineral del suelo referida como FP. Posteriormente subdivide a la FL en tres fracciones con densidades distintas: la FL-1 (densidad $< 1.13 \text{ g cm}^{-3}$), la FL-2 (densidad $1.13 - 1.37 \text{ g cm}^{-3}$) y la FL-3 (densidad $> 1.37 \text{ g cm}^{-3}$).

La materia orgánica fue separada en fracciones suspendiéndola en *Ludox*, un líquido denso formado por una dispersión coloidal acuosa de cristales de silicio. Las partículas de *Ludox* son inertes químicamente y resistentes al calor (Meijboom *et al.* 1995). Se eligió *Ludox* para fraccionar la materia orgánica por no ser tóxico, por ser barato y porque el tiempo de separación de la materia orgánica en *Ludox* es corto ($\sim 10 \text{ min}$).

Para la separación de la MOS por densidad se utilizaron muestras de suelo frescas. Las muestras fueron tamizadas (tamaño de malla de 2 mm) y las raíces visibles fueron

removidas manualmente. Antes del fraccionamiento cada muestra fue homogenizada en un garrafón plástico (1L) durante 3 min.

A continuación se describe con detalle el procedimiento del fraccionamiento.

Fase 1. Fraccionamiento por tamaño de partícula

De cada muestra se tomaron 100 g (peso fresco), se colocaron en un tamiz de 150 μm y se tamizó con agua corriente. El tamizado del suelo se detuvo hasta alcanzar el punto de gota clara (hasta que el agua salió transparente del tamiz). La fracción $> 150 \mu\text{m}$ se conservó y se colocó en un garrafón plástico (5 L) para su posterior separación en la fase 2 del fraccionamiento. La fracción $< 150 \mu\text{m}$ no se conservó y la masa y cantidad de C de esta fracción denominada *fracción fina (FF)* se determinó por diferencia de la cantidad de C total del suelo (figura 3.8).

Fase 2. Separación por densidad en agua: aislamiento de las fracciones ligeras (MOP) y pesadas

La fracción recuperada del tamiz de 150 μm se suspendió mediante agitación manual en agua en un garrafón plástico (5 L). Después de 1 min se separó la fracción ligera (materia orgánica libre suspendida en el agua) de la fracción pesada (FP) (fracción mineral sedimentada) mediante decantaciones repetidas hasta que no se observó materia orgánica suspendida. La fracción flotante recuperada (2000-150 μm) correspondió a la MOP libre (no ocluida dentro de agregados, Parton *et al.* 1994). La MOP se conservó para su posterior separación por densidad en *Ludox* en la fase 3 del fraccionamiento. La fracción pesada se secó a 60° C durante 72 h, se registró su peso y se conservó para la determinación de C total y de N total.

Fase 3. Separación por densidad en *Ludox*: aislamiento de las fracciones ligeras (MOP)

La MOP libre recuperada por decantación se colocó en un tamiz plástico con fondo de nylon con tamaño de malla de 150 μm y se sumergió en *Ludox*. La MOP fue suspendida (agitando manualmente) en *Ludox* ajustado a una densidad de 1.13 g cm^{-3} y se permitió que transcurriera 1 min sin agitar. Mediante este procedimiento se obtuvo una fracción flotante y una fracción sedimentada. La fracción flotante (correspondiente a la fracción ligera 1, FL-1) se separó de la fracción sedimentada en el fondo del tamiz plástico (correspondiente a las fracciones ligeras 2 y 3, FL-2 y FL-3). La separación de la FL-1 se realizó con una red metálica de 150 μm hasta que la cantidad de material orgánico flotante fue mínima (no fue posible colectarla en la red). Las FL-2 y FL-3 sedimentadas fueron lavadas con agua y se reservaron para su posterior suspensión en *Ludox*.

Para separar a la FL-2 de la FL-3 se colocaron nuevamente en el tamiz plástico de 150 μm y se sumergieron en *Ludox* ajustado a una densidad de 1.37 g cm^{-3} . La separación del material orgánico flotante (correspondiente a la fracción FL-2) del remanente en el fondo del tamiz plástico (correspondiente a la fracción FL-3) se realizó con la red metálica de 150 μm hasta que la cantidad de material orgánico flotante fue mínima (no fue posible colectarla en la red). Una vez separadas las FL-2 y FL-3 fueron lavadas con agua y secadas a 60°C y se registró su peso.

Las fracciones FL-1, FL-2 y FL-3 fueron molidas y se les determinó la concentración de C total.

Finalmente, como resultado del fraccionamiento se obtuvieron 5 fracciones (figura 3.8):

1. Fracción ligera- FL-1 con una densidad $< 1.13 \text{ g cm}^{-3}$;

2. Fracción ligera- FL-2 con una densidad entre 1.13 y 1.37 g cm⁻³;
3. Fracción ligera- FL-3 con una densidad > 1.37 g cm⁻³;
4. Fracción pesada- FP > 150 μm (no flotante en agua)
5. Fracción fina- F < 150 μm

Análisis químicos

Determinación del carbono en el piso forestal y suelo

La concentración de C total del mantillo, horizonte de fermentación y suelo fue determinada mediante métodos automatizados. Las muestras fueron molidas previamente hasta que el tejido vegetal y el suelo pasaron por un tamiz de tamaño de malla de 150 μm. Posteriormente se determinó la concentración de C en ~ 0.1 g del tejido vegetal y de suelo sin fraccionar. Para la determinación de la concentración de C total en las fracciones obtenidas mediante la separación por densidad (FL-1, FL-2, FL-3, y FP) aproximadamente 5 g de cada muestra fueron molidos (en mortero de ágata) hasta pasar por un tamiz de tamaño de malla de 150 μm. Posteriormente se determinó la concentración de C mediante métodos automatizados por combustión seca.

Todos las determinaciones de la concentración de C realizadas al mantillo, al horizonte de fermentación, al suelo y sus fracciones se hicieron en un analizador automático (SHIMADZU 5000A).

Análisis estadísticos

Los efectos de la región (cantidad de lluvia), del aprovechamiento forestal (diferencias entre los bosques BRef, B1 y B20) y de las fracciones (finas y leñosas en el piso forestal, y

FL-1, FL-2, FL-3, FP > 150 μm , F < 150 μm en el suelo) en la masa, concentración de C y cantidad de C en el piso forestal y en el suelo fueron analizados mediante una ANOVA factorial. Se utilizó la prueba de Tukey para examinar las diferencias entre promedios cuando las diferencias entre regiones, bosques y fracciones fueron significativas ($P < 0.05$). Se utilizó el programa Statistica 7.0 para realizar los análisis estadísticos.

RESULTADOS

Variación regional y efectos del aprovechamiento en el C del piso forestal

Masa (Cuadro 3.2)

En promedio, en la *RS* la masa total de mantillo (*i.e.* fracciones fina y leñosa) fue 14.5 ± 1.9 (media \pm E.E.) Mg M.S. (M.S., materia seca) por hectárea; correspondiendo 4.8 ± 0.1 Mg M.S. ha^{-1} a la fracción fina y los restantes 9.8 ± 1.9 Mg M.S. ha^{-1} a la fracción leñosa. En la *RH* esta masa fue de 12.2 ± 1.2 Mg M.S. ha^{-1} (5.8 ± 0.2 Mg M.S. ha^{-1} en la fracción fina, y 6.7 ± 1.1 Mg M.S. ha^{-1} en la fracción leñosa).

En los BRef se observó un efecto significativo de la región; la masa total de mantillo en la *RS* duplicó la correspondiente en la *RH* ($P < 0.001$). La interacción región * fracción ($P = 0.01$) indicó que este incremento en la masa de mantillo en la *RS* ocurrió fundamentalmente en la fracción leñosa, que fue ~ 80 % mayor comparada con la misma fracción en la *RH*. En la *RS* la distribución de las fracciones fina y leñosa del BRef no fue diferente de forma significativa. En la *RH* la masa de la fracción fina en el BRef fue significativamente mayor a la correspondiente de la fracción leñosa ($P = 0.004$).

La masa total de mantillo no varió entre regiones ($P = 0.1$). La interacción aprovechamiento * fracción resultó significativa ($P = 0.001$). En ambas regiones la masa de mantillo se incrementó en los bosques con aprovechamiento. También se modificó la proporción de las fracciones finas y leñosas. En los bosques con aprovechamiento la fracción leñosa fue mayor que la fracción fina ($P = 0.041$ para B1 y $P = 0.026$ para B20). En la *RS*, la fracción leñosa dominó la masa del mantillo en el B1 ($P = 0.009$). Si bien en el B20 se presentó el mismo patrón que el registrado en el B1, las diferencias entre fracciones no fueron significativas.

La masa promedio en el horizonte de fermentación (i.e. fracción fina y leñosa) fue de 14.7 ± 1.6 Mg M.S. ha^{-1} en la *RS* y de 11.1 ± 0.6 Mg M.S. ha^{-1} en la *RH*. La fracción fina en ambas regiones fue mayor que la leñosa (*RS*: 12.9 ± 1.2 y 2.2 ± 0.5 Mg M.S. ha^{-1} , respectivamente; *RH*: 9.5 ± 0.5 y 1.6 ± 0.4 Mg M.S. ha^{-1} , respectivamente).

En los BRef la masa total de horizonte de fermentación en la *RS* casi duplicó la correspondiente en la *RH* ($P = 0.01$). En los BRef de ambas regiones la masa de la fracción fina del BRef fue mayor ($P < 0.001$) que la fracción leñosa con una contribución de $\sim 87\%$ a la masa total. La masa de las fracciones finas y leñosas fueron significativamente mayores ($P = 0.005$) en el BRef de la *RS* comparadas con la correspondiente en la *RH* en el mismo bosque.

En los bosques con aprovechamiento la masa total del horizonte de fermentación fue significativamente mayor en la *RS* comparada con la *RH* ($P = 0.010$). La fracción fina fue el componente mayoritario del horizonte de fermentación ($P < 0.001$) de forma consistente en los bosques con aprovechamiento. La masa de la fracción fina incrementó $\sim 23\%$ luego de un año de aprovechamiento ($P = 0.012$) respecto a la correspondiente en los BRef; incremento que no fue significativo luego de 20 años de aprovechamiento (i.e., en los B20).

En total el piso forestal (i.e. mantillo y horizonte de fermentación) de los bosques estudiados presentó una masa de 29.2 ± 2.6 Mg M.S. ha^{-1} en la *RS* y de 22.5 ± 2.1 Mg M.S. ha^{-1} en la *RH*; estas diferencias entre regiones fueron significativas ($P = 0.024$).

En los BRef se observó un efecto significativo de la región ($P = 0.02$); la masa del piso forestal en la *RS* fue el doble de la observada en la *RH*. La masa del mantillo y del horizonte de fermentación se distribuyó de forma homogénea y no fueron diferentes de forma significativa en los BRef. La interacción región * fracción indicó que las masas del mantillo y del horizonte de fermentación del BRef en la *RS* fueron significativamente mayores ($P = 0.04$) que las correspondientes en el BRef de la *RH*.

La masa del piso forestal también varió de forma significativa con el aprovechamiento y su respuesta fue dependiente de la región ($P = 0.03$); en la *RS* esta masa fue 31.7 % mayor en el B1 en comparación con la correspondiente al B20, mientras que el BRef no presentó diferencias significativas con ninguno de los bosques aprovechados. En la *RH* la masa del piso forestal incrementó en el B1 y posteriormente se redujo en el B20. La contribución de la masa del mantillo y del horizonte de fermentación al piso forestal no varió entre regiones, ni con el aprovechamiento.

Concentración de C (Cuadro 3.3)

En la *RS*, la concentración de C en el mantillo varió entre 272 y 512 mg C g^{-1} y no varió entre fracciones (494 ± 6 y 478 ± 2 mg C g^{-1} en las fracciones fina y leñosa, respectivamente; $P = 0.51$). En la *RH*, la concentración de C presentó un rango de variación más reducido que en su contraparte húmeda (de 487 y 522 mg C g^{-1}), y valores medios similares entre fracciones (497 ± 3 y 497 ± 6 mg C g^{-1} en las fracciones fina y leñosa, respectivamente). No se observó un efecto significativo de la región en la concentración de C en el mantillo. En los BRef la concentración de C no fue diferente entre regiones ni entre fracciones. En los bosques con

aprovechamiento la concentración de C no varió de forma significativa entre regiones, ni fue afectada por el aprovechamiento ($P = 0.57$, para el efecto región; $P = 0.10$, para el efecto aprovechamiento forestal). Sin embargo, la interacción fracción * aprovechamiento ($P = 0.01$) mostró que la concentración de C en los B20 de ambas regiones varió entre fracciones.

La concentración promedio de C en el horizonte de fermentación fue $466 \pm 12 \text{ mg C g}^{-1}$ en la *RS* y $491 \pm 6 \text{ mg C g}^{-1}$ en la *RH*. Esta concentración fue mayor en la fracción leñosa que en la fina en ambas regiones (*RS*: 441 ± 21 y $492 \pm 7 \text{ mg C g}^{-1}$, respectivamente; *RH*: 465 ± 8 y $517 \pm 5 \text{ mg C g}^{-1}$, respectivamente) ($P < 0.001$). En los BRef no se observó una diferencia significativa de la región. En la *RS* la concentración de C en las fracciones fina y leñosa del BRef no fue diferente.

La concentración de C en las fracciones del horizonte de fermentación varió de forma significativa con la extracción selectiva y los cambios dependieron de la cantidad de lluvia ($P < 0.001$); en la *RS* la concentración de C de la fracción fina disminuyó significativamente con el aprovechamiento (en el B1), mientras que en la *RH* esta concentración en el material leñoso aumentó en los bosques con aprovechamiento (interacción región * aprovechamiento * fracción; $P < 0.001$).

Cantidad de C (Cuadro 3.4 y Figura 3.9)

La cantidad de C en el mantillo varió entre 3.0 y 7.7 Mg C ha^{-1} en la *RS*, y fueron mayores en la fracción leñosa que en la fina (4.0 ± 0.9 y $2.4 \pm 0.1 \text{ Mg C ha}^{-1}$, respectivamente). En la *RH*, su rango de variación fue mayor (de 2.6 a 9.7 Mg C ha^{-1}), no presentado diferencias entre fracciones ($2.9 \pm 0.1 \text{ Mg C ha}^{-1}$ en la fracción fina y $3.2 \pm 0.6 \text{ Mg C ha}^{-1}$ en la fracción leñosa).

En los BRef la cantidad de C en el mantillo (i.e. fracciones fina y leñosa) fue mayor en la *RS* que en la *RH* ($P < 0.01$). En el BRef de la *RS* la mayor cantidad de C se encontró en la fracción leñosa, mientras que en la *RH* se encontró en la fracción fina (interacción región * fracción; $P = 0.04$).

El aprovechamiento forestal afectó significativamente los almacenes de C en el mantillo. Los bosques con aprovechamiento presentaron cantidades de C significativamente mayores a los correspondientes en los BRef ($P = 0.002$) y este incremento ocurrió principalmente en la fracción leñosa ($P < 0.001$).

La cantidad de C en el horizonte de fermentación varió de 2.6 a 10.7 Mg C ha⁻¹ en la *RS*; y de 3.6 a 7.5 Mg C ha⁻¹ en la *RH*, siendo mayor en la fracción fina que en la leñosa (*RS*: 4.9 ± 0.7 y de 0.9 ± 0.2 Mg C ha⁻¹ en las fracciones fina y leñosa, respectivamente; *RH*: 4.5 ± 0.2 en la fracción fina y de 0.7 ± 0.2 Mg C ha⁻¹ en la fracción leñosa ($P < 0.001$). La cantidad de C fue mayor en la *RS* que en su contraparte húmeda ($P = 0.016$).

En los BRef la cantidad de C del horizonte de fermentación (fracciones fina y leñosa) fue significativamente mayor ($P = 0.01$) en la *RS* duplicando la correspondiente en la *RH*. En el BRef de ambas regiones la mayor cantidad de C se observó en la fracción fina, contribuyendo con más del 90 % del C del horizonte de fermentación ($P < 0.001$).

Los efectos del aprovechamiento en la cantidad de C del horizonte de fermentación ocurrieron fundamentalmente en la fracción fina y fueron dependientes de la región (interacción región * sitio * fracción; $P < 0.001$). En la *RS* se observó una pérdida de C de hasta 47 % en la fracción fina de los bosques con aprovechamiento. En contraste en la *RH* se observó un aumento en la fracción fina del B1 ($P < 0.001$).

En total, el piso forestal presentó una cantidad de C mayor en la *RS* que en la *RH* (13.4 ± 1.2 Mg C ha⁻¹ en los bosques de la *RS* y 10.7 ± 0.8 Mg C ha⁻¹ en la *RH*; ($P = 0.023$).

En los BRef la cantidad de C del piso forestal fue significativamente mayor ($P = 0.002$) en la *RS* que en la *RH*. En el BRef de la *RS* la cantidad de C del horizonte de fermentación duplicó a la correspondiente en el mantillo ($P < 0.001$); mientras que en el BRef de la *RH* no hubo diferencias significativas en la cantidad del mantillo y del horizonte de fermentación. En los BRef la interacción región * fracción ($P = 0.04$) indicó que la cantidad de C del horizonte de fermentación de la *RS* fue significativamente mayor que la correspondiente en la *RH*.

El aprovechamiento incrementó la cantidad de C del piso forestal a corto plazo (*i.e.*, en B1) ($P = 0.032$) en comparación con los BRef. Esta diferencia ya no fue significativa 20 años después del aprovechamiento. La existencia de interacción significativa ($P = 0.037$) aprovechamiento * fracción indicó que éste patrón en el almacén de C fue observado únicamente en el mantillo. Aunque se observaron diferencias en la distribución de la cantidad de C entre fracciones (*i.e.*, mantillo y horizonte de fermentación), su contribución al contenido total de C en el piso forestal no varió de forma significativa ($P = 0.70$).

Variación regional y efectos del aprovechamiento en el C del suelo

Concentración de C (Cuadro 3.5)

La concentración de C orgánico en el suelo fue mayor en la *RH* que en la *RS* (159 ± 13 mg C g⁻¹ en la *RH* y 124 ± 17 mg C g⁻¹ en la *RS*) ($P = 0.001$). En los BRef la concentración de C no fue diferente entre regiones ni entre fracciones.

El efecto del aprovechamiento forestal fue dependiente de la región (interacción región * aprovechamiento, $P < 0.001$). En la *RS* se registró una disminución de ~ 70 % en el C orgánico luego de un año del aprovechamiento (*i.e.*, B1), mientras que en la *RH* se observó un incremento de ~ 14 % en el mismo período de tiempo. Esta reducción en la concentración de

C en suelos de la *RS* fue significativa únicamente en el corto plazo, ya que en el B20 la concentración de C no fue diferente a la correspondiente en el BRef. En la *RH* la tendencia al incremento en la concentración de C se revirtió con el tiempo, y los suelos del B20 presentaron una disminución del 39 % respecto a sus valores en los BRef.

Cantidad de C (Cuadro 3.5 y figura 3.9)

La cantidad de C en el suelo fue de 86.0 ± 11.6 Mg C ha⁻¹ en la *RS* y 110.8 ± 9.3 Mg C ha⁻¹ en la *RH* ($P < 0.001$). En los BRef no se observó un efecto significativo de la región ni de la fracción en la cantidad de C. Reflejando el patrón observado en la concentración de C, la cantidad de C también mostró un efecto significativo (interacción región * aprovechamiento, $P < 0.001$), con reducción en la *RS* luego de un año del aprovechamiento y un incremento en la *RH* para el mismo período de tiempo.

Variación regional y efectos del aprovechamiento en el C de las fracciones del suelo

Masa de las fracciones (cuadro 3.6)

En promedio la masa de las fracciones FL-1, FL-2, FL-3, FP y FF, fue de $2.5 \text{ g} \pm 0.3$, $0.9 \text{ g} \pm 0.06$, $0.4 \text{ g} \pm 0.02$, $19.0 \text{ g} \pm 1.4$, y $44.5 \text{ g} \pm 6.0$, respectivamente, en la *RS* y $1.6 \text{ g} \pm 0.3$, $0.9 \text{ g} \pm 0.1$, $0.3 \text{ g} \pm 0.02$, $22.5 \text{ g} \pm 1.4$, y $40.8 \text{ g} \pm 1.1$, respectivamente, en la *RH*. La masa de las fracciones decreció significativamente ($P < 0.001$) en el siguiente orden: $FF > FP > FL-1 > FL-2 = FL-3$. La mayor parte de la masa del suelo se encontró en la FF ($73.5 \% \pm 2.0$ de la masa total del suelo). La masa de la MOP (suma de FL-1, FL-2 y FL-3) representó del 2.9 al 8.8 % de la masa total del suelo.

En los BRef la interacción significativa ($P = 0.01$) región * fracción indicó que la FL-1 fue mayor en el BRef de la *RS* que en el mismo bosque de la *RH*. En los BRef la masa de las fracciones FL-2, FL-3, FP y FF no fueron diferentes de forma significativa entre regiones.

La masa de las fracciones fue significativamente mayor ($P = 0.001$) en la *RS* en comparación con la *RH*. El aprovechamiento afectó significativamente la masa de las fracciones FL-1, FP y FF y este efecto fue dependiente de la región (interacción región * aprovechamiento, $P = 0.013$). En el B1 se observó una reducción en su fracción orgánica (FL-1) y un incremento ($P < 0.001$) en la fracción mineral fina ($FF < 150 \mu\text{m}$) en comparación con los B20 y BRef. En la *RH* se observó un incremento ($P < 0.001$) en la FL-1 a corto plazo (i.e. B1) y no se observaron cambios en la fracción FF. Sin embargo, 20 años después del aprovechamiento (i.e. B20) ocurrió la reducción de la FL-1 y el incremento de la FP.

Concentración de C (cuadro 3.7)

En promedio la *concentración* de C en las fracciones FL-1, FL-2, FL-3 y FP fue de 474.4 ± 6.9 , 445.8 ± 8.4 , 396.0 ± 9.5 y $78.6 \pm 7.2 \text{ mg C g}^{-1}$, respectivamente, en la *RS* y de 481.5 ± 4.7 , 461.1 ± 7.6 , 437.7 ± 7.6 , y $101.5 \pm 14.6 \text{ mg C g}^{-1}$, respectivamente, en la *RH*. La concentración de C en las fracciones decreció significativamente ($P < 0.001$) en el siguiente orden: FL-1 > FL-2 > FL3 > FP.

En los BRef la interacción significativa ($P = 0.03$) región * fracción indicó que en el BRef de la *RS* la concentración de C de las fracciones FL-1 y FL-2 fueron significativamente mayor que las correspondientes (FL-1 y FL-2) en el BRef de la *RH*. No se observaron diferencias significativas en la concentración de C de las fracciones FL-3 y FP en los BRef.

El aprovechamiento tuvo efectos significativos en la concentración de C de las fracciones y estos efectos fueron dependientes de la región ($P < 0.001$). En la *RS* la concentración de C en las fracciones orgánicas y minerales del B1 disminuyó 17.3 % en comparación con el BRef, pero después de 20 años de abandono (*i.e.* B20) no se observaron diferencias con respecto al BRef. En contraste, en la *RH*, el B1 presentó un incremento del 14.4 % en la concentración de C con respecto a la correspondiente en el BRef. Este incremento no se mantuvo en el tiempo y se revirtió mostrando una reducción en la concentración de C en las fracciones del B20 con respecto al B1 y al BRef.

Cantidad de C (cuadro 3.8)

En promedio la cantidad de C en las fracciones FL-1, FL-2, FL-3, FP y FF fue de 8.4 ± 1.0 , 2.7 ± 0.2 , 1.0 ± 0.08 , 10.5 ± 1.2 y 63.3 ± 9.9 Mg C ha⁻¹, respectivamente, en la *RS* y de 5.5 ± 0.9 , 3.2 ± 0.4 , 1.0 ± 0.1 , 15.2 ± 1.9 , y 85.9 ± 7.4 Mg C ha⁻¹, respectivamente en la *RH*. La distribución del C en las fracciones siguió un patrón consistente con su masa. La cantidad de C en las fracciones decreció significativamente ($P < 0.001$) en el siguiente orden: FF > FP > FL-1 > FL-2 = FL-3. En la fracción FF se observó la mayor acumulación de C ($P < 0.001$) que representó el $64.6 \% \pm 4.6$ del contenido total del C en el suelo, seguida de la FP con una contribución del $11.9 \% (\pm 0.9)$. Las fracciones ligeras tuvieron una contribución minoritaria al contenido de C.

En los BRef la interacción significativa ($P = 0.001$) (región * fracción) indicó que la cantidad de C en las fracción FL-1 de la *RS* fue significativamente mayor que la correspondiente en la FL-1 de la *RH*. No se observaron diferencias significativas en las otras fracciones de los BRef.

La cantidad de C se modificó en las fracciones FL-1, FP y FF de los bosques con aprovechamiento y esta modificación fue dependiente de la región (interacción región *

aprovechamiento * fracción; $P < 0.001$). Aunque en ambas regiones se observó un efecto del aprovechamiento a corto plazo (i.e. los B1), se observó que las modificaciones en la cantidad de C de las fracciones fueron opuestas (interacción región * aprovechamiento; $P < 0.001$). En la *RS*, la cantidad de C en las fracciones se redujo más de la mitad en el B1 (con respecto al BRef), pero se observó una recuperación en la cantidad de C de las fracciones en el B20, ya que su contenido de C no fue diferente al correspondiente en el BRef. En la *RH*, la cantidad de C en las fracciones incrementó el B1 (en comparación con el BRef). Sin embargo, transcurridos 20 años después del aprovechamiento la cantidad de C en las fracciones se redujo ~ 20 % (con respecto al BRef).

DISCUSIÓN

La masa del piso forestal (i.e. mantillo y horizonte de fermentación) en los bosques de Ixtlán de Juárez varió entre 15 y 32 Mg M.S ha⁻¹. Estos valores están dentro de los reportados en la literatura (14-35 Mg M.S ha⁻¹, cuadro 3.8), aunque los valores de masa de 35 son mayores a los obtenidos en esta investigación probablemente porque corresponden a bosques más fríos y secos lo que permite una mayor acumulación de residuos orgánicos en el mantillo. En los BRef la concentración de C varió entre 476 y 497 mg C g⁻¹ en el mantillo y entre 476 y 502 en el horizonte de fermentación. Estos valores fueron más altos que los reportados para el piso forestal en otras investigaciones (entre 200 y 430 mg C g⁻¹; Simmons *et al.* 1996; Nilsen y Strand 2008), pero fueron consistentes con otros estudios donde se separó mantillo del horizonte de fermentación (cuadro 3.9). La cantidad de C en el piso forestal de los bosques estudiados varió entre 8 y 15 Mg C ha⁻¹, valores que en general son comparables a los reportados en otras investigaciones (únicamente dos estudios reportaron cantidades mayores

de C; cuadro 3.9). Las condiciones de lluvia y de temperatura en los bosques de Ixtlán son similares a las de otros bosques en Oaxaca, como en el caso de los bosques estudiados por Monreal *et al.* (2005). Sin embargo, la cantidad de C almacenado en los bosque de Ixtlán probablemente fue superior a la reportadas por Monreal *et al.* (2005) debido a que estos bosques son secundarios y están en proceso de acumulación de C en el piso forestal.

La concentración de C en los suelos de los bosques de Ixtlán de Juárez varió entre 153 y 166 mg C g⁻¹ (10 cm de profundidad). Estos valores fueron mayores que los correspondientes en bosques templados de Norteamérica (Michigan, USA) pero fueron comparables con los reportados en bosques templados de Veracruz (cuadro 3.10). La concentración de C reportada en la Sierra Norte de Oaxaca fue menor, debido probablemente a que estos bosques son secundarios y fueron previamente cultivados. La cantidad de C en los suelos de bosques de Ixtlán de Juárez (~ 116 Mg C ha⁻¹) fue comparable con otros bosques templados de México (cuadro 3.10).

La mayor parte de la masa del suelo se distribuyó en las fracciones FP (31-40 %) y FF (65-83 %), mientras que la MOP representó ~ 2 al 8 % . Estos resultados son similares a otros reportados en bosques templados con una contribución de la MOP del 2 al 6% (Balesdent *et al.* 1998) y del 97 % en las fracciones minerales (Sarkhot *et al.* 2008). Aunque la MOP representó una parte minoritaria de la masa del suelo, su concentración de C fue más alta (370 - 490 mg C g⁻¹ suelo) que la de las fracciones FP y FF (61 -120 mg C g⁻¹ suelo). Este también ha sido un patrón consistente en varias investigaciones (Balesdent *et al.* 1998, Quideau *et al.* 2000, Kaiser *et al.* 2002, Rovira y Vallejo 2003, Swanston *et al.* 2005, Sarkhot *et al.* 2008, Bu *et al.* 2012).

Variación regional de los almacenes de C en los bosques de referencia

En la *RS* el mantillo se acumuló en forma mayoritariamente leñosa y triplicó a la correspondiente en la *RH*, donde la mayor parte del mantillo se distribuyó en la fracción fina. Estos cambios en la distribución de los componentes del mantillo podrían hacer más lenta la integración de C hacia el horizonte de fermentación en la *RS*, ya que los componentes leñosos frecuentemente tienen tasas de descomposición más bajas que los componentes de la fracción fina (Rovira y Vallejo 2003). La necromasa y la cantidad de C en el mantillo, en el horizonte de fermentación y en el piso forestal de la *RS* fueron el doble en comparación con las correspondientes en la *RH* (figura 3.9). En la *RS* la contribución de la cantidad de C en el piso forestal al almacén total de C (piso forestal + suelo) fue de ~ 12 %, mientras que en la *RH* esta contribución fue del ~ 7 % (figura 3.10). Los resultados de esta investigación fueron consistentes con otros estudios que reportan una mayor masa de residuos orgánicos en aquellos bosques que reciben menos lluvia, debido a que en estos bosques la descomposición fue más lenta comparada con bosques más húmedos (Meier y Leuschner 2010, Kurz-Besson *et al.* 2006).

Aunque no puede descartarse un posible efecto de la composición química de las especies, la menor cantidad de lluvia que reciben los bosques en la *RS* probablemente favoreció la acumulación de la necromasa y de la cantidad de C en su piso forestal, en el suelo mineral la concentración y la cantidad de C no cambió entre regiones. Sin embargo si cambió la distribución del C en las fracciones del suelo. En la *RS* la cantidad de C en la MOP fue 34 % mayor que en la *RH*, lo que puede ser consecuencia del incremento en el ingreso de residuos orgánicos observado en la *RS* y de su acumulación por la menor cantidad de lluvia que recibe este bosque. En la *RS* la contribución de la MOP al almacén total de C (piso forestal + suelo) fue del 11 %, mientras que la *RH* fue del 7.4 % (figura 3.10). Estos resultados indicaron que las diferencias en la cantidad de lluvia afectaron principalmente a

las fracciones orgánicas del piso forestal y del suelo, mientras que las fracciones minerales del suelo no fueron sensibles a los cambios regionales, probablemente por contener materia orgánica estabilizada (protegida física y/o químicamente) (von Lützow *et al.* 2008).

Efectos del aprovechamiento en los almacenes de C en el piso forestal

En los bosques naturales el mantillo y los residuos leñosos finos son componentes nativos que frecuentemente incrementan su masa y cantidad de C con la edad de los bosques (Harmon 1986, Gough *et al.* 2007). El piso forestal es altamente sensible a los efectos del manejo y frecuentemente modifican sus patrones de acumulación (Yanai *et al.* 2000). Bajo condiciones de extracción forestal, el mantillo y el horizonte de fermentación pueden incrementar o disminuir y, frecuentemente los componentes leñosos tienen respuestas más sensibles a los cambios inducidos por el manejo forestal (Bond-Lamberty y Gower 2008). Se ha reportado que los bosques manejados tienen menor masa de residuos leñosos finos en comparación con los bosques maduros (Odor y Standovár 2001, Christensen *et al.* 2005), porque la eliminación parcial de los árboles resulta en la reducción del ingreso de los componentes leñosos y foliares del mantillo (Lee *et al.* 2004). En ausencia de perturbaciones la masa del piso forestal se recupera con el incremento en la edad de los bosques (Gough *et al.* 2007, Law *et al.* 2001, Pregitzer y Euskirchen 2004). En otros casos también se ha encontrado que la masa del piso forestal incrementó rápidamente en un año (Peichl y Arain 2006). Sin embargo, otros autores no han encontrado cambios en la masa de mantillo en los bosques con aprovechamiento (Kelliher *et al.* 2004). También se han reportado cambios en la cantidad de C del piso forestal después del aprovechamiento en bosques templados. En los bosques con aprovechamiento pueden ocurrir pérdidas de C atribuidas a la apertura del dosel y a cambios en el microclima del suelo (incremento en la temperatura) que eventualmente conducen a incrementos en las tasas de descomposición (Yanai *et al.* 2003). La reducción en

la cantidad de C del mantillo también puede ocurrir después eliminación parcial de los árboles al disminuir la tasa de ingreso de los residuos orgánicos (Lee *et al.* 2002).

En Ixtlán de Juárez, nuestros resultados fueron consistentes con las investigaciones que indicaron una respuesta rápida al aprovechamiento forestal con incrementos en la masa y cantidad de C del mantillo (Peichl y Arain 2006). La masa y la cantidad de C en el mantillo incrementaron en los bosques con aprovechamiento, particularmente el mantillo leñoso incrementó 36 %. Este incremento en la masa y en la cantidad de C del mantillo leñoso probablemente se debió a que en los bosques recién aprovechados los restos de madera producidos durante la extracción arbórea permanecen en el piso forestal incrementado la masa y la cantidad de C en los horizontes orgánicos superficiales (Smartwood 2001). Aunque el mantillo leñoso incrementó en los bosques recién aprovechados de ambas regiones, en la *RS* este incremento fue drástico, con el 80 % del C almacenado en la fracción leñosa, mientras que en la *RH* fue del 60 %. Esta modificación en la distribución del C en las fracciones finas y leñosas del mantillo podría cambiar la dinámica del C en el piso forestal al incrementar su tiempo de residencia en el mantillo de los bosques aprovechados.

En el caso del horizonte de fermentación, el aprovechamiento de los bosques produjo un incremento en la masa y en la cantidad de C del mantillo leñoso en ambas regiones, pero este incremento fue más acentuado en la *RS*. Sin embargo, este aumento de residuos orgánicos únicamente contribuyó a un incremento de estos residuos en el horizonte de fermentación de la *RH* pero no en el horizonte de fermentación de la *RS*. En la *RS* la reducción en la concentración y en la cantidad de C en el horizonte de fermentación del B1 pudo deberse a dos factores. Por un lado la menor cantidad de lluvia en los bosques de la *RS* pudo favorecer una lenta descomposición y una acumulación de los residuos orgánicos. Por otro lado, la integración de la materia orgánica desde el mantillo hacia el horizonte de fermentación pudo ser más lenta, debido a que el 80 % del mantillo en esta región fue madera

y únicamente el 20 % del mantillo se encontró en la fracción fina, que se desintegra más rápidamente. En la *RH* la descomposición de la materia orgánica no parece estar restringida (el piso del BRef acumuló una tercera parte de los residuos encontrados en el BRef de la *RS*) por lo que el incremento de residuos orgánicos del mantillo si se reflejó en el horizonte de fermentación de la *RH*.

Efectos del aprovechamiento en los almacenes de C en el suelo

Estudios de los efectos del aprovechamiento forestal sobre el C del suelo reportan una reducción inicial en el C del suelo, y posteriormente, su acumulación incrementa con el tiempo de abandono (*i.e.* patrón de acumulación en forma de U; Sun *et al.* 2004, Gough *et al.* 2007, Gaudisnki *et al.* 2000, Law *et al.* 2001). En los bosques con aprovechamiento de Ixtlán de Juárez, la cantidad de lluvia pareció regular la acumulación de C, ya que el patrón de acumulación en forma de U se observó únicamente en la *RS*. En esta región, los almacenes de C en el horizonte de fermentación y en el suelo del bosque recién aprovechado disminuyeron drásticamente. Esta reducción podría tener dos causas. Una causa podría ser el resultado de una rápida descomposición que no permitió la acumulación del C en el horizonte de fermentación ni en el suelo. Alternativamente podría ser resultado de una baja integración de C desde el mantillo (por una restricción en la descomposición del mantillo en la *RS*). La segunda causa (bajo ingreso de C desde el mantillo) fue consistente con la reducción del 43 % de la MOP en el bosque recién aprovechado de la *RS*. Los residuos orgánicos de la MOP son el sustrato principal para el mantenimiento de la actividad microbiana (Berg 2000). La reducción de estos residuos orgánicos en el bosque recién aprovechado probablemente restringió la metabolización del poco C que hay en este suelo de este bosque. Estos resultados también son consistentes con la reducción del 32 % en la actividad microbiana y del 13 % la respiración del suelo (capítulo 2), indicadores de la baja descomposición y de la

baja metabolización de la MOS, así como de una falta de sustratos de C lábiles. Estos resultados indicaron que a pesar del incremento en el ingreso de los residuos orgánicos provenientes del mantillo, estos no se están integrando al horizonte de fermentación ni a la fracción orgánica del suelo en el bosque recién aprovechado de la *RS*. En la *RH* probablemente la mayor cantidad de lluvia favoreció la descomposición de los residuos orgánicos del piso forestal y su incorporación al suelo, ya que no hubo indicios de una reducción en la tasa de descomposición en el piso forestal ni una reducción en la integración del C del horizonte de fermentación al suelo. En el bosque recién aprovechado de la *RH* la cantidad total de C en el suelo, la MOP y la respiración del suelo incrementaron 14, 41 y 26 %, respectivamente; indicando una mayor metabolización de la MOS en este bosque. Este incremento de C en el suelo del B1 fue temporal y probablemente ocurrió como consecuencia de la aceleración de la descomposición de la MOS, con efectos adversos a largo plazo, ya que en el B20 se observó que el contenido de C fue ~ 40 % menor que el BRef.

El aprovechamiento forestal y las diferencias en la cantidad de lluvia anual modificaron la masa, concentración y cantidad de C de la MOP (FL-1). El mantillo es la vía de ingreso de los residuos orgánicos hacia el horizonte de fermentación, y éste, a su vez, provee directamente de materia orgánica al suelo mineral (Currie *et al.* 2003). El aprovechamiento forestal modificó este ingreso de residuos orgánicos en el horizonte de fermentación, con efectos negativos en el B1 de la *RS* y positivos en el mismo bosque de la *RH*. La MOP está formada por la materia orgánica fresca de reciente ingreso proveniente del piso forestal (Sarkhot *et al.* 2008), por lo que no es raro que los incrementos y reducciones en el C de la MOP hayan sido consistentes con los observados en el horizonte de fermentación. En la *RS* la reducción en la concentración y en la cantidad de C en el horizonte de fermentación del B1 fueron consistentes con la drástica reducción de la MOP en este bosque. En la *RH*, el B1

presentó un incremento en la concentración y en la cantidad de C en el horizonte de fermentación, que fue consistente con el incremento de la MOP en este bosque.

Está bien documentado que las fracciones orgánicas del suelo funcionan como indicadores sensibles de cambios derivados del manejo forestal o del clima debido a su naturaleza lábil (Álvarez *et al.* 1998, Wander 2004, Sarkhot *et al.* 2008), mientras que las fracciones minerales generalmente son más estables a los cambios y perturbaciones (Parton 1994, Six *et al.* 2000). En los bosques de Ixtlán de Juárez el aprovechamiento forestal no solo modificó los patrones de concentración y de acumulación en la MOP, también modificó los correspondientes en la fracción mineral y estos cambios dependieron de la región. La FP aislada en este estudio está formada principalmente por macro agregados (150-2000 μm) estables al agua y sin MOP libre (no ocluida en agregados). Actualmente hay un consenso en el hecho de que la MOP libre es un factor determinante en la formación de agregados y en que la reducción de los residuos orgánicos restringe severamente su formación y estabilidad (Oades y Waters 1991, Oades 1993). La reducción drástica de la MOP (masa y cantidad de C) en el B1 de la *RS* probablemente afectó la formación de agregados en el suelo de este bosque. Una reducción en la formación de agregados o en su estabilidad tiene efectos negativos en la conservación de C en el suelo (Six *et al.* 2000). La inclusión de la MOS en el interior de los agregados representa un mecanismo importante de protección física ya que la aísla retardando su descomposición (Parton 2004, von Lützow *et al.* 2008, Marschner *et al.* 2008). En la *RS*, el bajo ingreso de la MOP junto a una reducción en su protección física puede explicar la pérdida de ~ 60 % del C total en el suelo del B1. En la *RH*, el incremento en la MOP en el B1 fue consistente con un incremento en la concentración y en la cantidad de C de su FP, sugiriendo un incremento en la formación y en la estabilidad de los agregados, y una mayor conservación del C en este suelo. Sin embargo, la reducción del 50 % en la MOP del B20 de esta región (*RH*) probablemente fue lo que condujo a una reducción en el C de la FP en este bosque.

La FF incluye la parte más estable del suelo y es la fracción que mejor se ajusta a las características de los capitales lentos y pasivos de la MOS (Parton 1994). Las fracciones finas del suelo incluyen microagregados ($< 20 \mu\text{m}$) de formación abiótica (formadas por asociaciones organominerales; Oades 1993, Six y Jastrow 2002). La MOS de esta fracción se encuentra estabilizada por protección fisicoquímica (asociaciones organominerales) y por protección química (conferida por la recalcitrancia o resistencia a la degradación microbiana de estos compuestos orgánicos; Marschner *et al.* 2008). Estos mecanismos restringen la desintegración de la MOS permitiendo el secuestro de C en el suelo por períodos de cientos a miles de años (Six *et al.* 2002, Stewart *et al.* 2007). En los bosques de Ixtlán de Juárez la FF se modificó en los bosques con aprovechamiento forestal y estos cambios fueron dependientes de la región. En la *RS* la cantidad de C de la FF disminuyó drásticamente (76 %) en el B1. Aunque probablemente el aprovechamiento no tuvo un efecto sobre la MOS que ya está estabilizada, si redujo aquella con potencial de estabilización al afectar la formación y estabilidad de micro agregados (contenidos en la MOP y en la fracción FP). La reducción en la formación de micro agregados es altamente perjudicial en términos de secuestro de C (Six *et al.* 2000, 2002) ya que la estabilidad y la edad de la MOS generalmente incrementa conforme disminuye el tamaño de los agregados (Golchin *et al.* 1997; John *et al.* 2005). En el B1 de la *RS* la fracción de microagregados (contenida en la fracción FF) se redujo drásticamente, pero después de 20 años de abandono, el ingreso de residuos orgánicos (MOP), los macroagregados contenidos en la fracción FP y los micro agregados contenidos en la fracción FF se recuperaron. En la *RH* el incremento de C en la MOP y en la fracción FP que caracterizó al B1 ya no se observó en la fracción FF de este bosque, pero si se observó una reducción del 33 % en esta fracción. Esto indicó que en la *RH* el aprovechamiento favoreció el incremento de la MOP y este a su vez favoreció la formación de macroagregados. Sin embargo este incremento de C no llegó a las fracciones más finas del suelo.

CONCLUSIONES

La diferente cantidad de lluvia que recibieron los bosques modificó la necromasa y la cantidad de carbono del piso forestal favoreciendo su mayor acumulación en la región seca. Aunque la cantidad total de carbono en el suelo no cambió entre regiones, la fracción orgánica del suelo (materia orgánica particulada) fue 34 % mayor en la región seca que en la región húmeda. El piso forestal y la materia orgánica particulada fueron indicadores sensibles de cambios en el régimen de lluvia, no así las fracciones minerales y finas del suelo que no cambiaron entre regiones.

El aprovechamiento forestal modificó la acumulación de residuos orgánicos en el piso forestal duplicando la necromasa de mantillo, particularmente la de tipo leñoso con 80 % de la necromasa en la región seca y 60 % en la región húmeda (figura 3.10). El efecto del aprovechamiento forestal en el horizonte de fermentación tuvo respuestas distintas entre regiones. En la región seca se redujo debido a restricciones en la descomposición y al incremento drástico del mantillo leñoso, mientras que en la región húmeda incrementó, debido a una descomposición más acelerada, a la incorporación de los residuos orgánicos del mantillo o a ambas.

En el suelo los efectos del aprovechamiento forestal en los almacenes de carbono fueron dependientes de la región. En la región seca los almacenes de C registraron una pérdida a corto plazo (un año después del aprovechamiento forestal) y una recuperación a largo plazo (20 años de abandono después del aprovechamiento). En la región húmeda los almacenes de C en el suelo incrementaron a corto plazo, pero después de 20 años se observó una reducción en el carbono contenido en el suelo. La materia orgánica particulada

se modificó en los bosques con aprovechamiento siguiendo el mismo patrón del almacén de carbono del suelo (patrón dependiente de la región). El aprovechamiento forestal no solo afectó las fracciones orgánicas, también afectó las fracciones minerales (macroagregados) y las fracciones finas (microagregados). La alteración de la materia orgánica particulada (masa y cantidad de carbono) restringió la formación de agregados, reduciendo la conservación de carbono en el suelo de los bosques con aprovechamiento.

La modificación en los almacenes de carbono del piso forestal repercutió en el carbono contenido en la materia orgánica particulada y el sistema de manejo no intensivo que caracteriza a los bosques de Ixtlán de Juárez modificó el ingreso de carbono en el piso forestal, el almacén de carbono lábil y redujo el de las fracciones minerales y finas, donde se captura el carbono a largo plazo. El balance entre las fracciones orgánicas y minerales fue sensible a la extracción forestal, y podría llegar a afectarse en condiciones de manejo más intensivas.

CAPÍTULO 4.

CONSIDERACIONES FINALES

Con el objetivo de sintetizar gráfica y conceptualmente la información de los almacenes y flujos de C obtenidos en esta investigación, se construyeron diagramas (figuras 4.1- 4.3) basados en el modelo Century (Parton *et al.* 1994). En el cuadro 4.1 se detalla la correspondencia de los almacenes y flujos de C considerados en el modelo Century con las fracciones obtenidas experimentalmente en esta tesis.

Indicadores de la variación regional del carbono en el piso forestal y en el suelo (figura 4.1, cuadro 4.2)

Uno de los objetivos de esta investigación fue determinar si los almacenes de C varían con la cantidad de lluvia que reciben los bosques de Ixtlán de Juárez (800 mm en la región seca vs 1200 mm en la región húmeda). El C almacenado en el piso forestal fue un indicador sensible de cambios derivados de la cantidad de lluvia anual en los bosques en condiciones naturales (bosques sin aprovechamiento). En la región seca, el C almacenado en los dos componentes del piso forestal (mantillo y horizonte de fermentación), así como tomados en conjunto, consistentemente duplicaron a los de la región húmeda.

En el suelo, el C asociado a la biomasa microbiana y la respiración basal son indicadores del movimiento de C entre almacenes (flujos de C). Los flujos de C en el suelo fueron indicadores sensibles no solamente de los cambios derivados de la lluvia anual, también fueron sensibles a la estacionalidad de las lluvias. En la región seca la variación estacional de las lluvias resultó en un incremento del C microbiano y de la respiración basal en la estación seca, pero estos efectos estacionales sobre los flujos de C no fueron

perceptibles en la región húmeda. En los bosques templados los efectos de la estacionalidad de las lluvias sobre los almacenes y flujos de C están poco estudiados porque frecuentemente se consideran ecosistemas no estacionales. Los registros históricos de lluvia y de temperatura indican que los bosques de Ixtlán de Juárez son estacionales (figura 3.5) y nuestros resultados indicaron que la dinámica de los flujos de C es regulada por los ciclos de sequía y de rehumedecimiento del suelo generados por la interacción entre la cantidad de lluvia anual y la estacionalidad de las lluvias. La cantidad total de C en el suelo no fue diferente entre regiones, sin embargo el aporte de la fracción orgánica del suelo (almacén de C activo en la figura 4.1) fue mayor en la región seca (11 % del C total) que en la región húmeda (7.4 % del C total). Los almacenes de C en el piso forestal y en la fracción orgánica del suelo, así como los flujos de C en la biomasa microbiana y en la respiración del suelo fueron indicadores sensibles de los cambios en la cantidad y estacionalidad de las lluvias, y serían útiles en el uso de modelos para crear escenarios de modificación del patrón anual y estacional de las lluvias.

Indicadores del aprovechamiento forestal (figuras 4.1-4.3, cuadro 4.2)

El otro objetivo de esta investigación fue determinar el efecto de la extracción selectiva en los almacenes de C del piso forestal y del suelo en los bosques de Ixtlán de Juárez. Los almacenes de C del piso forestal fueron indicadores sensibles del aprovechamiento forestal. El mantillo leñoso incrementó, aunque de forma más marcada en la región seca (contribución de 18 y 3.4 % del C total en la región seca y en la región húmeda, respectivamente; se muestra como mantillo estructural en la figura 4.2). En el suelo, únicamente el C asociado a la biomasa microbiana fue un indicador sensible del aprovechamiento forestal sin presentar interacciones con la cantidad de lluvia que reciben los bosques. En los bosques recién aprovechados de ambas regiones el C asociado a la biomasa microbiana se redujo. Después

de 20 años de abandono, los almacenes de C en el mantillo, en el piso forestal y en la biomasa microbiana se recuperaron (figura 4.3), indicando resiliencia, es decir, la capacidad de un ecosistema para absorber un espectro de perturbaciones y aún así, sostener y desarrollar sus funciones fundamentales, estructura y retroalimentación como resultado de la recuperación o reorganización en un nuevo contexto (Chapin *et al.* 2010).

Otros almacenes de C como el horizonte de fermentación, el suelo y sus fracciones orgánicas y minerales también fueron indicadores sensibles del aprovechamiento forestal, pero su respuesta fue dependiente de la cantidad de lluvia que recibieron los sitios. En la región seca, los almacenes de C en el horizonte de fermentación, así como en las fracciones orgánicas y minerales del suelo y su respiración basal disminuyeron drásticamente en el bosque recién aprovechado (figura 4.2). En la región húmeda estos almacenes de C incrementaron en el bosque recién aprovechado. La recuperación de estos almacenes de C fue dependiente de la cantidad de lluvia (cuadro 4.2). En la región seca todos los almacenes de C fueron mostraron recuperación. En la región húmeda únicamente la fracción mineral del suelo mostró recuperación. Los almacenes de C del suelo, de su fracción orgánica y mineral no mostraron recuperación y presentaron pérdidas (cuadro 4.2). La baja recuperación de los almacenes de C en la región húmeda podría reducir la resiliencia de estos bosques. En contraste con los bosques ubicados en la región seca, la recuperación de los almacenes de C podrían contribuir a incrementar la resiliencia en estos ecosistemas.

Sostenibilidad del aprovechamiento forestal en los bosques de Ixtlán de Juárez

El concepto de sostenibilidad se estableció por primera vez en la Asamblea de la Comisión Mundial del Ambiente y Desarrollo en 1987 (UNCED 1992). Se definió como el uso del ambiente y de los recursos naturales para satisfacer las necesidades del presente sin comprometer la capacidad de las generaciones futuras para cubrir sus necesidades. Aunque la extracción selectiva en los bosques de Ixtlán de Juárez es calificada como sostenible, y la madera extraída está certificada, en esta investigación se encontró que el manejo forestal afectó los almacenes de C. Variables como el C asociado a la biomasa microbiana y la proporción del C en las fracciones finas y leñosas del piso forestal mostraron modificaciones significativas (sin interacciones con la cantidad de lluvia anual ni la estacionalidad de las lluvias). Aunque estas variables se modificaron en los bosques con aprovechamiento forestal, también mostraron recuperación, por lo que con base en los resultados de este trabajo se consideraron los mejores indicadores de sostenibilidad y de resiliencia.

El manejo integral del C en los ecosistemas forestales incluye criterios económicos, ecológicos y ambientales así como criterios sociales. Los resultados de esta investigación contribuyen con el mejoramiento del conocimiento de los factores ecológicos y ambientales. Sin embargo para lograr un manejo integral del C en estos bosques es necesario profundizar en otros criterios ecológicos como biodiversidad, así como en los económicos y sociales.

El significado de sostenibilidad ha evolucionado hacia otros conceptos como la ciencia de la sostenibilidad, que profundiza la retroalimentación entre el medio ambiente y la sociedad (Burton 2003) y la administración de los ecosistemas que se enfoca en la conservación de la capacidad de los ecosistemas para proveer servicios ambientales bajo condiciones de incertidumbre y cambio derivadas del cambio climático global (Berkes 2003, Chapin *et al.* 2009, 2010). En el caso de los bosques de Ixtlán de Juárez sería deseable evaluar dos de los

puntos clave que se plantean en la administración de los ecosistemas. El primero, es la evaluación y reducción de la vulnerabilidad a cambios o fenómenos conocidos así como la implementación de acciones de adaptación. Estudios recientes indican que el funcionamiento de los ecosistemas y su resiliencia podrían estar severamente comprometidos debido al cambio climático global en este siglo. Es probable que estos cambios ocurran en los ecotonos de bosques boreales a templados, donde el calor y la sequía podrían llevar a la mortalidad de árboles (Heyder *et al.* 2011). Posiblemente el cambio climático global impacte la productividad de los bosques, pero la dirección y la magnitud de los cambios son inciertos porque factores como la composición atmosférica, la temperatura, la lluvia y el uso del suelo se están modificando simultáneamente (Medlyn *et al.* 2011). Los pronósticos de los modelos apuntan a la reducción en la productividad de los bosques templados más cálidos y a ganancias en los bosques más fríos y de mayor altitud (Kirshbaum *et al.* 2012), así como incrementos en la producción primaria neta y en la respiración heterotrófica (Xu y Luo 2012). Estos incrementos, sobre todo en los tejidos leñosos de los árboles (Melillo *et al.* 2011) estuvieron condicionados al mantenimiento de la fertilidad del suelo, y el incremento de la productividad en la parte aérea ocurrió a expensas de pérdidas de C en el suelo (Kirshbaum *et al.* 2012). Ante este escenario y de acuerdo con los estudios descritos, sería útil que en los bosques de Ixtlán de Juárez se planearan estrategias de adaptación para la reducción de la productividad en los bosques de la región seca. Mientras que en la región húmeda se esperaría un incremento de C en la vegetación y una reducción de este en el suelo, por lo que se tendría que mantener su fertilidad. El segundo punto es la planeación de estrategias para enfrentar cambios o fenómenos desconocidos. En los bosques de Ixtlán de Juárez la actividad económica principal es la extracción de madera. La resiliencia de los ecosistemas no es únicamente ambiental, también es económica y social, y para lograr que los ecosistemas persistan aún en situaciones de cambios intensos e inciertos, se requiere diversificar las opciones de manejo de los bosques. En estos bosques se podría explorar el aprovechamiento de recursos no

maderables. Finalmente, un punto central que debería ser incluido en los planes actuales de manejo forestal, es la preparación para las posibles modificaciones de los bosques, pero en esta preparación se deberían considerar los cambios proyectados (posibles escenarios futuros) más que los rangos históricos de variabilidad. En el futuro, sería útil la aplicación de modelos en la parte aérea y subterránea para la creación de escenarios y posibles políticas de adaptación a estos cambios en los bosques de Ixtlán de Juárez.

LITERATURA CITADA

- Alvarez R, Alvarez CR (2000) Soil organic matter pools and their associations with carbon mineralization kinetics. *Soil Sci Soc Am J* 64: 184-189
- Alvarez CR, Alvarez R, Grigera MS, Lavado RS (1998) Associations between organic matter fractions and the active soil microbial biomass. *Soil Biol Biochem* 6: 767-773
- Angers AD, Giroux M (1996) Recently-deposited organic matter in water stable aggregates. *Soil Sci Soc Am J* 60: 1547-1551
- Austin AT (2002) Differential effects of precipitation on production and decomposition along a rainfall gradient in Hawaii. *Ecology* 83: 328-338
- Avilés-Hernández V, Velázquez-Martínez A, Ángeles-Pérez G, Etchevers-Barra JD, de los Santos H, Llanderal T (2009) Variación en almacenes de carbono en suelos de una toposecuencia. *Agrociencia* 43: 457-464
- Baldock JA, Nelson PN (2000) Soil Organic Matter. In: Somner ME (ed) *Handbook of Soil Science*. CRC Press, Boca Raton Florida, USA.
- Balesdent J, Besnard E, Arrouays S, Cheng C (1998) The dynamics of carbon in particle-size fractions of soils in a forest- cultivation sequence *Plant Soil* 201: 49-57
- Bardgett RD, Usher MB and Hopkins DW (2005) *Biological Diversity and Function in Soils*. Cambridge University Press. Cambridge
- Bautista A (2001) Indicadores de la calidad del suelo en tres cronosecuencias de bosque mesófilo, Sierra Norte, Oaxaca. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados
- Bautista A, Etchevers JD, del Castillo RF, Gutiérrez C (2004) La calidad del suelo y sus indicadores. *Ecosistemas* 13: 90-97
- Berg B (2000) Litter decomposition and organic matter turnover in Northern forest soils. *Forest Ecol Manag* 133:13-22
- Berkes F (2003) (eds) *Navigating Social–Ecological Systems: Building Resilience for Complexity and Change*, Cambridge University Press.
- Bond-Lamberty B, Gower ST (2008) Decomposition and Fragmentation of Coarse Woody Debris: Revisiting a Boreal Black Spruce Chronosequence. *Ecosystems* 11: 831–840
- Bouma TJ, Bryla DR (2000) On the assessment of root and soil respiration for soils of different textures: interactions with soil moisture contents and soil CO₂ concentrations. *Plant Soil*. 227: 215-221
- Brady NC, Weil RR (2004) *The Nature and Properties of Soil*. Pearson Prentice Hall, USA, 965 pp.

- Brais S, Harvey BD, Bergeron Y, Messier C, Greene D, Belleau A, Paré B. (2004) Testing ecosystem management in boreal mixed woods of northwestern Quebec: Initial response of aspen stands to different levels of harvesting. *Can J For Res* 34: 431–446
- Bray BD, Merino-Pérez L, Negreros-Castillo P, Segura-Warnholz G, Torres-Rojo JM, Vester HFM (2003) Mexico's community-managed forests: A global model for sustainable landscapes. *Conserv Biol* 17: 672-677
- Bray BD, Merino L, Barry D (2007) El Manejo Comunitario en sentido Estricto: las Empresas Forestales Comunitarias de México. En: Bray D, Merino L, Barry D. Los Bosques Comunitarios de México. INE-SEMARNAT, CCMSS. México, pp. 21-49
- Bu X, Ruan H, Wang L, Mad W, Ding J, Yuf X (2012) Soil organic matter in density fractions as related to vegetation changes along an altitude gradient in the Wuyi Mountains, southeastern China. *Appl Soil Ecol* 52: 42– 47
- Burke IC, Lauenroth WK, Parton WJ (1997) Regional and temporal variation in net primary production and nitrogen mineralization in grasslands. *Ecology* 78: 1330-1340
- Burton PJ *et al.* (2003) The current state of boreal forestry and the drive for change. In: Towards Sustainable Management of the Boreal Forest (Burton PJ *et al.* eds), pp. 1–40, National Research Council of Canada
- Buyanovsky GA, Aslam G, Wagner H (1994) Carbon turnover in soil physical fractions. *Soil Sci Soc Am J* 58: 1167-1173
- CCMSS (Consejo Civil Mecicano para la Sivicultura Sostenible) (2012) Un Nuevo Enfoque para combatir la tala y el comercio de Madera ilegal en México. *Nota Informativa* 33: 1-5.
- Cadish G, Giller KE (1997) Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition. CAB International. Cambridge UK. Pp. 313-335
- Cambardella CA, Elliott ET (1993) Carbon and nitrogen distribution in aggregates from cultivated and native grassland soils. *Soil Sci Soc Am J* 57: 1071–76
- Campo J (2010) La restauración ecológica en un clima cambiante: ¿es imprescindible un cambio de modelo? En: Turiel JFL y González I (EDS) Contaminación, Descontaminación y Restauración Ambiental en Iberoamérica. Red Iberoamericana de Física y Química Ambiental.
- Carter MR (1996) Analysis of soil organic matter storage in agroecosystems. p. 3–14. *In* MR Carter, BA Stewart (ed.) Structure and organic matter storage in agricultural soils. *Adv Soil Sci* . CRC Press, Boca Raton, FL

- Carter MC, Dean J, Zhou M, Messina MG, Wang Z (2002) Short term changes in soil C, N, and biota following harvesting and regeneration of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) Forest Ecol Manag 164: 67-88
- Challenger A (1998) Utilización de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro. Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Challenger A, Dirzo R (2009) Factores de Cambio y Estado de la Biodiversidad. En: Capital Natural de México. Vol. II. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Challenger A, Soberón J (2009) Los Ecosistemas Terrestres. En: Capital Natural de México. Vol. I. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Chapela F (2007) El Manejo Forestal Comunitario Indígena en la Sierra de Juárez, Oaxaca. En: Bray D, Merino L y Barry D. Los Bosques Comunitarios de México. INE-SEMARNAT, CCMSS. Pp. 123-145. México.
- Chapin III ST, Matson P, Mooney HA (2002) Principles of Terrestrial Ecosystems. Springer. New York, USA.
- Chapin, F.S. III *et al.* (2009) Principles of Ecosystem Stewardship: Resilience-based Natural Resource Management in a Changing World, Springer.
- Chapin III FS, Carpenter SR, Kofinas GP, Folke C, Abe N, Clark WC, Olsson P, Stafford Smith DM, Walker B, Young BE, Berkes F, Biggs R, Grove JM, Naylor RL, Pinkerton E, Steffen W, Swanson FJ (2010) Ecosystem stewardship: sustainability strategies for a rapidly changing planet. Trends Ecol Evol 25: 241-249
- Christensen BT (1992) Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. Adv Soil Sci 20:1-90
- Christensen BT (2001) Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. Eur J Soil Sci 52: 345-353
- Christensen M, Hahn K, Mountford EP, Odor P, Standovár T, Rozenberger D, Diaci J, Wijdeven S, Meyer P, Winter S, Vrska T (2005) Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. Forest Ecol Manag 210: 267-282
- Clark WC, Dickson NM (2003) Sustainability Science: The emerging research program. PNAS 100: 8059-8061
- (Consejo Civil Mexicano de la Silvicultura Sustentable) (2012) Red de Monitoreo de Políticas Públicas. Un nuevo enfoque para combatir la tala y el comercio de madera ilegal en México
- Coleman D, Crossley AD, Hendrix PF (2004) Fundamentals of Soil Ecology. Elsevier Academic Press. San Diego, California, USA. Pp. 187-225
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal) (2008) Programa Institucional 2007-2012, Comisión

Nacional Forestal

- CONAFOR/FAO (2005) Primera Revisión del PEF 2025 y del PNF 2001-2006. Proyecto FAO UTF/MEX/056/MEX. Comisión Nacional Forestal, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación
- Coûteaux M, Bottner P, Anderson M, Berg JM, Bolger T, Casal P, Romanya J, Thiéry JM, Vallejo VR (2001) Decomposition of ¹³C-labelled standard plant material in a latitudinal transect of European coniferous forests: Differential impact of climate on the decomposition of soil organic matter compartments. *Biogeochemistry* 54: 147–170
- Crow EE, Swanston CW, Lajtha K, Brooks R, Keirstead H (2007) Density fractionation of forest soils: methodological questions and interpretation of incubation results and turnover time in an ecosystem context. *Biogeochemistry* 85: 69–90
- Cruz-Flores G, Etchevers-Barra JD (2011) Organic carbon content of shallow soils in pine and spruce forests located in Mexican protected areas. *Agrociencia*. 45: 849-862
- Cuevas, RM (2010) Dinámica de la fracción activa de la materia orgánica del suelo en bosques tropicales estacionalmente secos a lo largo de un régimen de humedad. Posgrado en Ciencias Biológicas, Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental), Universidad Nacional Autónoma de México.
- Currie WS, Yanai RD, Piatek KB, Prescott CE, Goodale CL (2003) Processes affecting carbon storage in the forest floor and in downed woody debris. In: Kimble JM, Heath LS, Birdsey RA y Lal R. *The Potential of US Forest Soils to Sequester Carbon and Mitigate the Greenhouse Effect*. 135-151 pp. CRC Press. Boca Raton, Florida, USA
- Davidson EA, Janssens IA (2006) Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440: 165-173
- Davis SC, Hessel AE, Scott CJ, Adams MB, Thomas RB (2009) Forest carbon sequestration changes in response to timber harvest. *Forest Ecol Manag* 258: 2101–2109
- de Jong B, Anaya C, Masera O, Olgún M, Paz F, Etchevers J, Martínez R, Guerrero G, Balbontín C (2010) Greenhouse gas emissions between 1993 and 2002 from land-use change and forestry in Mexico. *Forest Ecol Manag* 260: 1689–1701
- Degryze S, Six J, Paustian K, Paul E, Merckx R (2004) Soil organic carbon pool changes following land-use conversions. *Glob Change Biol* (2004) 10: 1120-1132
- Dilustro JJ, Collins B, Duncan L, and Crawford C (2005) Moisture and soil texture effects on soil CO₂ efflux components in southeastern mixed pine forests. *For Ecol Manag* 204: 85-95
- Elliott ET, CA Cambardella (1991) Physical separation of soil organic matter. *Agric Ecosyst Environ* 34:407-419

- Elliott KJ, Knoepp JD (2005) The effects of three regeneration harvest methods on plant diversity and soil characteristics in the southern Appalachians. *Forest Ecol Manag* 211: 296–317
- FAO 2011. La Situación de los Bosques del Mundo 2011. www.fao.org
- Field CB, Raupach MR (2004) *The Global Carbon Cycle. Integrating Humans, Climate, and the Natural World*. Island Press, Washington DC, USA. 526 pp
- Fierer N, Allen A, Schimel J, Holden P (2003) Controls on microbial CO₂ production: a comparison of surface and subsurface soil horizons. *Glob Change Biol* 9: 1322-1332
- Franzluebbers AJ, Stuedemann JA, Shomberg HH, Wilkinson SR (2000) Soil organic C and N pools under long term pasture management in the southern Piedmont USA. *Soil Biol Biochem* 32: 469-478
- Fredeen AL, Bois CH, Janzen DT, Sanborn PT (2005) Comparison of coniferous forest carbon stocks between old-growth and young second-growth forests on two soil types in central British Columbia, Canada. *Can J For Res* 35: 1411–1421
- Gamboa AM, Galicia L (2011) Differential influence on land use/cover change on top soil carbon and microbial activity in low-latitude temperate forests. *Agr Ecosyst Environ* 142: 280-290
- García E (1988) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. México
- García PV (2000) La Región de la Sierra Juárez. Las Propiedades Comunes y el Desarrollo Sustentable. World Wildlife Fund. Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca. Programa de Conservación y Manejo Sustentable de Recursos Forestales en México. 171 pp
- Garten C (2002) Soil carbon storage beneath recently established tree plantations in Tennessee and South Carolina, USA *Biomass Bioenergy* 23: 93 – 102
- Gaudinski JB, Trumbore SE, Davidson EA, Zheng S (2000) Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon –based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes. *Biogeochemistry* 51: 33-69
- Gerez-Fernández P, Alatorre-Guzmán E (2007) Los Retos de la Certificación Forestal en la Silvicultura Comunitaria de México. En: Bray D, Merino L y Barry D. Los Bosques Comunitarios de México. INE-SEMARNAT, CCMSS. México. 443 pp
- Goebel MO, Bachmann J, Woche SK, Fischer WR (2005) Soil wettability, aggregate stability, and the decomposition of soil organic matter. *Geoderma* 128: 80–93
- Golchin A, Baldock JA, Oades JM (1997) A model linking organic matter decomposition, chemistry and aggregate dynamics. In: Lal R, Kimble JM, Follett RF, Stewart BA. *Soil Processes and the Carbon Cycle*. CRC Press, Boca Raton, USA, pp. 245–266

- González L, Etchevers JD, Paz F, Valdéz R, González JM, Moreno C (2010) Estimación de cambios de carbono orgánico del suelo en sistemas de ladera a escala regional. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 12: 57-67
- Gough CM, Vogel CS, Kazanski C, Nagel L, Flower CE, Curtis PS (2007) Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest. *Forest Ecol Manag* 244: 60–67
- Grandy S, Robertson G (2007) Land-Use Intensity Effects on Soil Organic Carbon Accumulation Rates and Mechanisms. *Ecosystems* 10: 58–73
- Gregorich EG, Ellert BH (1995) Light fraction and macroorganic matter in mineral soils. En: Carter MR. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Lewis Publishers, Boca Raton Florida. USA. Pp. 397-408
- Gregorich EG, HH Janzen (1996) Storage of soil carbon in the light fraction and macroorganic matter. p. 167–192. *In* MR Carter, BA Stewart (ed.) *Structure and organic matter storage in agricultural soils*. Adv Soil Sci CRC Press, Boca Raton, FL
- Guo LB, RM Gifford (2002) Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biol* 8: 345-360
- Haines-Young R (2000) Sustainable development and sustainable landscapes: Refining new paradigma for landscape ecology. *Fennia* 178: 7-14
- Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, Sollins P, Gregory SV, Lattin JD, Anderson NH, Cline SP, Aumen NG, Sedell JR, Lienkaemper GW, Cromack K, Cummings KW (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv Ecol Res* 15: 133-302
- Hassink J (1995) Density fractions of soli organic matter and microbial biomass as predictors of C and N mineralization. *Soil Biol Biochem* 27: 1099-1108
- Hernández-Hernández RM, Ramírez E, Castro I, Cano S (2008) Cambios en indicadores de calidad de suelos de ladera reforestados con pinos (*Pinus caribaea*) y eucaliptos (*Eucalyptus robusta*). *Agrociencia* 42: 253-266
- Heyder U, Schaphoff S, Gerten D, Lucht W (2011) Risk of severe climate change impact on the terrestrial biosphere. *Environ Res Lett* 6 034036 (8pp)
- Hilli S, Stark S, Derome J. (2008) Carbon Quality and Stocks in Organic Horizons in Boreal Forest Soils. *Ecosystems* 11: 270–282
- Homann PS, Harmon M, Remillard S, Smithwick E (2005) Potential total ecosystem C stores of the Pacific Northwest region, USA *Forest Ecol Manag* 220: 270-283
- Houghton RA (2003) Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management 1850–2000. *Tellus* 55B: 378–390
- INE-SEMARNAT, 2006. Inventario nacional de emisiones de gases de efecto invernadero 1990–

2002. INE-SEMARNAT, México D.F.
- INEGI 1984. Carta Geológica. Escala 1: 250 000. Oaxaca. E14-19. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F., México
- Jandl R, M Lindner, L Vesterdal, B Bauwens, R Baritz, R Hagedorn, F Johnson, DW Minkkinen, A Byrne (2007) How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma* 137: 253-268
- Janssens IA, Lankreijer H, Matteucci G, Kowalski AS, Buchmann N, Epron D, Pilegaard K, Kutsch W, Longdoz B, Grunwald T, Dore S, Montagnani L, Rebmann C, Moors EJ, Grelle A, Rannik U, Morgenstern K, Oltchev S, Clement R, Gudmundsson J, Minerbi S, Berbigier P, Ibrom A, Moncrieff J, Aubinet M, Bernhofer C, Jensen NO, Vesala T, Granier A, Schulze ED, Lindroth A, Dolman AJ, Jarvis PG, Ceulemans R, Valentini R (2001) Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biol* 7: 269–278
- Jastrow JD (1996) Soil aggregate formation and the accrual of particulate and mineral-associated organic matter. *Soil Biol Biochem* 28:665-676
- Jenkinson DS (1990) The turnover of organic carbon and nitrogen in soil. *Phil Trans Royal Soc London* 329: 361–368
- Jobágyi EG, Jackson RB (2000) The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecol Appl* 10: 423-436
- John B, Yamashita T, Ludwig B, Flessa H (2005) Storage of organic carbon in aggregate and density fractions of silty soils under different types of land use. *Geoderma* 128: 63–79
- Johnson DW, PS Curtis (2001) Effects of forest management on soil C and N storage: a meta analysis. *For Ecol Manag* 140: 227-238
- Johnson DW, Knoepp JE, Swank WT, Shan J, Morris LA, Van Lear DH, Kapeluck PR (2002) Effects of forest management on soil carbon: results of some long-term resampling Studies. *Environ Pollution* 116: S201–S208
- de Jong B, Anaya C, Masera O, Olgún M, Paz F, Etchevers J, Martínez RD, Guerrero G, Balbontín C (2010) Greenhouse gas emissions between 1993 and 2002 from land-use change and forestry in Mexico. *Forest Ecol Manag* 260:1689–1701
- Kaiser K, Eusterhues C, Rumpel C, Guggenberger G, Kögel-Knabner I (2002) Stabilization of organic matter by soil minerals-investigations of density and particle-size fractions from two acid forest soils. *J Plant Nutr Soil Sci* 165: 451-459

- Karlen DL, CA Cambardella (1996) Conservation strategies for improving soil quality and organic matter storage. *In: Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. MR Carter and BA Stewart Adv Soil Sci CRC. Lewis, Boca Ratón, FL. pp. 395-420
- Kelliher FM, Ross DJ, Law BE, Baldocchi DD, Rodda NJ (2004) Limitations to carbon mineralization in litter and mineral soil of young and old ponderosa pine forests. *Forest Ecol Manag* 191: 201–213
- Kirschbaum M, Watt S, Tait A, Ausseil A (2012) Future wood productivity of *Pinus radiata* in New Zealand under expected climatic changes *Glob Change Biol* 18: 1342-1356
- Klooster D, Masera O (2000) Community forest management in Mexico: carbon mitigation and biodiversity conservation through rural development. *Global Environ Change* 10: 259- 272
- Kurz-Besson C, Couteaux MM, Berg B, Remacle J, Ribeiro C, Romanya J, Thiery JM (2006) A climate response function explaining most of the variation of the forest floor needle mass and the needle decomposition in pine forests across Europe. *Plant Soil* 285: 97–114
- Lal R (2009) Soil degradation as a reason for inadequate human nutrition. *Food Sec* 1: 45–57
- Law BE, Thornton PE, Irvine J et al. (2001) Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages. *Glob Change Biol* 7: 755–777
- Lee MS, Nakane K, Nakatsubo T, Mo W, Koizumi H (2002) Effects of rainfall events on soil CO₂ flux in a cool temperate deciduous broad-leaved forest. *Ecol Res* 17: 401–409
- Lee J, Morrison IK, Leblanc JD, Dumas MT, Cameron AD (2004) Carbon sequestration in trees and regrowth vegetation as affected by clear cut and partial clear cut harvesting in a second-growth boreal mixedwood. *Forest Ecol Manag* 169: 83-101
- Leigh P (2007) Nuevas estrategias Organizativas en el Manejo Comunitario de Bosques en Durango, México. En: Bray D, Merino L y Barry D. *Los Bosques Comunitarios de México*. Pp. 163-193. INE-SEMARNAT, CCMSS. México
- Li Q, Allen HL, Wollum AG (2004) Microbial biomass and bacterial functional diversity in forests soils: effects of organic matter removal, compaction, and vegetation control. *Soil Biol Biochem* 36: 571-579
- Lichter K, Govaerts B, Six J, Sayre K, Deckers J, Dendooven L (2008) Aggregation and C and N contents of soil organic matter fractions in a permanent raised-bed planting system in the Highlands of Central Mexico. *Plant Soil* 305:237–252
- Loveland P, Webb J (2003) Is there a critical level of organic matter in the agricultural soils of temperate regions: a review. *Soil Till Res* 70: 1-18

- Luan J, Xiang CH, Liu SR, Luo ZS, Gong YB, Zhu XL (2010) Assessments of the impacts of Chinese fir plantation and natural regenerated forest on soil organic matter quality at Longmen mountain, Sichuan, China. *Geoderma* 156: 228–236
- Luo Y, Zhou X. 2006. *Soil Respiration and the Environment*. Elsevier. San Diego, California, USA. 316 pp
- von Lützow M, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, Flessac H, Guggenberger G, Matzner E, Marschner B (2007) Review. SOM fractionation methods: Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biol Biochem* 39: 2183–220
- von Lützow, Kögel-Knabner I, Ludwig B, Matzner E, Flessa E, Ekschmitt K, Guggenberger G, Marschner B, Kalbitz K. (2008) Stabilization mechanisms of organic matter in four temperate soils: development and application of a conceptual model. *J Plant Nutr Soil Sci* 171: 111-124
- McKean MA (2000) Common property: what is it, what is it good for, and what makes it work? En: *People and Forests: Communities, Institutions and Governance*. CC Gibson, MA McKean y E Ostrom. Eds. pp. 27-55. Cambridge MA: MIT Press
- Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, Berbigier P, Berninger F, Delzon S, Grelle A, Pertti H, Jarvis PG, Kolari P, Kowalsky AS, Lankreijer H, Law BE, Lindroth A, Ioustau D, Manca G, Moncrieff JB, Rayment M, Tedeschi V, Valentini R, Grace J (2007) The human footprints in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature* 447: 848-850
- Marschner B, Brodowski S, Dreves A, Gleixner G, Gude A, Grootes PM, Hamer U, Heim A, Jandl G, Ji R, Kaiser K, Kalbitz K, Kramer C, Leinweber P, Rethemeyer J, Schäffer A, Schmidt MWI, Schwark L, Wiesenberger GLB (2008) How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils? *J Plant Nutr Soil Sci* 171: 91–110
- Matthews E (1997) Global litter production, pools, and turnover times: estimates from measurement data and regression models. *J Geophys Res* 102: 1871-1880
- Medlyn BE, Duursma A, Zeppel M (2011) *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* Forest productivity under climate change: a checklist for evaluating model Studies 2: 332-355
- Meier IC, Leuschner C (2010) Variation of soil and biomass carbon pools in beech forests across a precipitation gradient. *Glob Change Biol* 16: 1035–1045
- Meijboom FW, Hassink J, Van Noordwijk M (1995) Density fractionation of soil macroorganic matter using silica suspensions *Soil Biol Biochem* 27: 1109-1111
- Merino L, Robson J (2005) *Managing the Commons: Payment for Environmental Services*. INE-SEMARNAT, CCMSS. México. 73 pp

- Merino-Pérez L, Segura-Warnholz G (2007) Las Políticas Forestales y de Conservación y sus Impactos en las Comunidades Forestales en México. En: Bray D, Merino L y Barry D. Los Bosques Comunitarios de México. Pp. 77-98. INE-SEMARNAT, CCMSS. México.
- Millenium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington. DC
- Mirsky SB, Lanyon LE, Needelman BA (2005) Evaluating Soil Management Using Particulate and Chemically Labile Soil Organic Matter Fractions. *Soil Sci Soc Am J* 72: 180-185
- Montes F, Cañellas I (2006) Modelling coarse woody debris dynamics in even-aged Scots pine forests. *Forest Ecol Manag* 221: 220-232
- Monreal CM, Etchevers JD, Acosta M, Hidalgo C, Padilla J, López RM, Jiménez L, Velázquez A. (2005) A method for measuring above-and below-ground C stocks in hillside landscapes. *Can J Soil Sci* 85: 523-530
- Nave LE, Vance ED, Swanston CW, Curtis PS (2010) Review: Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecol Manag* 259: 857–866
- Nilsen P, Strand LT (2008) Thinning intensity effects on carbon and nitrogen stores and fluxes in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst. stand after 33 years. *Forest Ecol Manag* 256: 201–208
- Oades JM (1993) The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *Geoderma* 56: 377–400
- Oades JM, Waters AG (1991) Aggregate hierarchy in soils. *Aust J Soil Res* 29: 815- 828
- Ódor P, Standovár T (2001) Richness of bryophyte vegetation in near-natural and managed beech stands: the effects of management-induced differences in deadwood. *Ecol Bull* 49: 219-229
- Ordóñez JAB, de Jong BHJ, García-Oliva F, Aviña FL, Pérez JV, Guerrero G, Martínez R, Masera O. (2008) Carbon content in vegetation, litter, and soil under 10 different land-use and land-cover classes in the Central Highlands of Michoacan, Mexico. *Forest Ecol Manag* 255: 2074–2084
- Paul E (2007) *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* 3rd Edition Academic Press
- Palosuo T (2008) *Soil Carbon Modelling as a Tool for carbon balance Studies in forestry*. Tesis Doctorado. Universidad de Helsinki, Finlandia.
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, Maguire AD, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333: 988-993
- Parton WJ, Schimel DS, Cole CVON, Ojima DS (1987) Analysis of factors controlling soil organic

- matter levels in great plains grasslands. *Soil Sci Soc Am J* 51: 1173–1179
- Parton WJ, Ojima DS, Cole CVON, Schimel DS (1994) A general model for soil organic matter dynamics: sensitivity to litter chemistry, texture and management. En: Bryant RB, Arnold R W Quantitative modeling of soil forming processes. *Soil Sci Soc Am Special Pub* 39, SSSA, Madison, WI, pp. 147–167
- Peichl M, Arain MA. (2006) Above- and belowground ecosystem biomass and carbon pools in an age-sequence of temperate pine plantation forests. *Agric Forest Meteorol* 140: 51–63
- Perry JP (1991) *The Pines of Mexico and Central America*. Portland, OR: Timber Press.
- Powers JS, Montgomery RA, Adair EC, Brearley FQ, DeWalt SJ, Castanho CT, Chave J, Deinert E, Ganzhorn JU, Gilbert ME, González-Iturbe JA, Bunyavejchewin S, Grau HR, Harms KE, Hiremath A, Iriarte-Vivar S, Manzano E, de Oliveira AA, Poorter L, Ramanamanjato J-B, Salk C, Varela A, Weiblen GD, Lerdau MT (2009) Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across precipitation gradient. *J Ecol* 97:801–811.
- Pregitzer K, Euskirchen E (2004) Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Glob Change Biol* 10: 2052–2077
- Prentice IC, Farquhar, GD, Fasham, MJR, *et al.* (2001) The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. *Climate change 2001*. En: Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, Noguer M, van der Linden PJ, Dai X, Maskell K, Johnson, C.A. (Eds.), *The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 183–237
- Prescott CE (2010) Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry* 101:133–149
- Presidencia de la República (2007) Primer informe de gobierno. Anexo estadístico. Estadísticas nacionales. http://www.informe.gob.mx/ESTADISTICAS_NACIONALES/?contenido=289. México.
- Pyörälä P, Kellomäki S, Peltola H (2012) Effects of management on biomass production in Norway spruce stands and carbon balance of bioenergy use. *Forest Ecol Manag* 275: 87-97
- Quideau SA, Anderson MA, Gram. RC, Chadwick OA, Trumbore SE (2000) Soil organic matter processes: characterization by ^{13}C NMR and ^{14}C measurements. *Forest Ecol Manag* 138: 19-27
- Raich JW, Schlesinger WH (1992) The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44B: 81-89

- Rodríguez-Laguna R, Jiménez-Pérez J, Aguirre-Calderón OA, Treviño-Garza EJ, Razo-Zárate R. (2009) Estimation of carbon storage in forest pine-oak at biosphere reserve El Cielo, Tamaulipas, Mexico. *Ra Ximhai* 5: 317 -327
- Rovira P, Vallejo R (2002) Labile and recalcitrant pools of carbon and nitrogen in organic matter decomposing at different depths in soil: an acid hydrolysis approach. *Geoderma* 107: 109–141
- Rovira P, Vallejo VR (2003) Physical protection and biochemical quality of organic matter in Mediterranean calcareous forest soils: a density fractionation approach. *Soil Biol Biochem* 35: 245–261
- Rustad L, Huntington T, Boone R (2000) Controls on soil respiration: implications for climate change. *Biogeochemistry* 48: 1-6
- Ryan M, Law B (2005) Interpreting, measuring, and modeling soil respiration *Biogeochemistry* 73: 3-27
- Sabine CL, Heimann M, Artaxo P, Bakker DCE, Chen CTA, Field CB, Gruber N, Le Quéré C, Prinn RG, Richey JE, Romero Lankao P, Sathaye JA, Valentini R. 2004. Current status and Past Trends of the Global Carbon Cycle. En: Field CB, Raupach MR. *The Global Carbon Cycle. Integrating Humans, Climate, and the Natural World*. Pp 17-44. Island Press, Washington DC, USA
- Salamanca EF, Kaneko N, Katagiri S (2003) Rainfall manipulation effects on litter decomposition and the microbial biomass of the forest floor. *Appl Soil Ecol* 22: 271-281
- Sánchez-Colón S, Flores A, Cruz-Leyva IA, Velázquez A (2009) Estado y Transformación de los Ecosistemas Terrestres por Causas Humanas, 75.128 pp. En: *Capital Natural de México*. Vol. II. Conservación y Tendencias de Cambio. CONABIO, 819 pp
- Sarkhot DV, Jokela EJ, Comerford NB (2008) Surface soil carbon size-density fractions altered by loblolly pine families and forest management intensity for a Spodosol in the southeastern US *Plant Soil* 307: 99-111
- Saynes V, Etchevers JD, Galicia L, Hidalgo C, Campo J (2012) Soil carbon dynamics in high-elevation temperate forests of Oaxaca (Mexico): thinning and rainfall effects. *Bosque* 33: 3-11
- Schlesinger WH (1997) Carbon balance in terrestrial detritus. *Ann Rev Ecol Syst* 8: 51-81
- Schulp CJE, Nabuurs GJ, Verburg PH, de Waal RW (2008) Effect of tree species on carbon stocks in forest floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories. *Forest Ecol Manag* 256: 482–490
- Scott NA, Hollinger DY, Rodrigues CA, Hughes H, Lee JT, Davidson EA, Dail DB, Malerba P (2004). Changes in carbon storage and net carbon exchange one year after an initial shelterwood harvest at Howland Forest, ME. *Environ Manage* 33: S9-S22

- SEMARNAT (2008) Información Estadística de la Producción Forestal Nacional. Subsecretaría de Gestión para la Protección Ambiental. Dirección General de Gestión Forestal y de Suelos. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Simmons JA, Fernandez IJ, Briggs RD, Delaney MT (1996) Forest floor carbon pools and fluxes along a regional climate gradient in Maine, USA. *Forest Ecol Manag* 4: 81-95
- Siry JP, Cubbage FW, Ahmed MR (2005) Sustainable Forest Management: global trends and opportunities. *Forest Policy Econ* 7: 551-561
- Six J, Elliott ET, Paustian K (2000) Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biol Biochem* 32: 2099-2103
- Six J, Jastrow JD (2002) Organic Matter Turnover. En: Lal, R.: *Encyclopedia of Soil Science*. Marcel Dekker, Boca Raton, FL, USA, pp. 936–942
- Six J, Conant E, Paul A, Paustian K (2002) Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Soil Sci Soci Am J* 241: 155-176
- Smith DM, Larson BC, Kelty MJ, Ashton PMS (1997) *The Practice of Silviculture*. Applied Forest Ecology. John Wiley & Sons, U.S.A., 537 pp.
- Sollins P, Homann P, Caldwell BA (1996) Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and Controls. *Geoderma* 74: 65-105
- Sollins P, Swanston C, Kleber M, Filley T, Kramer M, Crow S, Caldwell BA, Lajtha K, Bowden R (2006) Organic C and N stabilization in a forest soil: evidence from sequential density fractionation. *Soil Biol Biochem* 38:3313–3324
- Stevenson FJ (1994) *Humus Chemistry. Genesis, Composition, Reactions*. John Wiley and Sons Publishing, Florida.
- Stewart CE, Paustian K, Conant RT, Plante AF, Six J (2007) Soil carbon saturation: concept, evidence and evaluation. *Biogeochemistry* 86: 19–31
- Sun OJ, Campbell J, Law BE, Wolf V (2004) Dynamics of carbon stocks in soils and detritus across chronosequences of different forest types in the Pacific Northwest, USA. *Glob Change Biol* 10: 1470–1481
- Swanston CW, Torn MS, Handon PJ, Southon JR, Garten CT, Hanlon EM, Ganio L (2005) Initial characterization processes of soil carbon stabilization using forest stand-level radiocarbon enrichment. *Geoderma* 128: 52-62
- Toledo VM, J Carabias, C Mapes, C Toledo (1985) *Ecología y autosuficiencia alimentaria*. Siglo XXI, México
- Torres Rojo JM (2004) *Estudio de Tendencias y Perspectivas del Sector Forestal en América Latina al año 2020*. Informe Nacional México. FAO, Roma

- Torres-Rojo JM, Guevara A, Bray DB (2007) La Economía de la Administración del Manejo Comunitario Forestal en México: un Estudio de Caso en El Balcón, Tecpan, Guerrero. En: Bray D, Merino L, Barry D. Los Bosques Comunitarios de México. Pp. 343-375. INE-SEMARNAT, CCMSS. México
- Trofymow JA, Moore TR, Titus B, Prescott C, Morrison I, Siltanen M, Smith S, Fyles J, Wein R, Camire C, Duschene L, Kozak L, Kranabetter M, Visser S (2002) Rates of litter decomposition over 6 years in Canadian forests: influence of litter quality and climate. *Can J For Res* 32: 789–804
- Trumbore S (2000) Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon and belowground dynamics. *Ecol App* 10: 339-411
- Turk TD, Schmidt MG, Roberts NJ (2008) The influence of bigleaf maple on forest floor and mineral soil properties in a coniferous forest in coastal British Columbia. *Forest Ecol Manag* 255: 1874–1882
- Turner II BL, Kasperson RB, Matsone PA, McCarthy JJ, Corellg RW, Christensene L, Eckleyg N, Kasperson JX, Luerse A, Martellog ML, Polsky C, Pulsiphera A, Schiller A (2003) A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *PNAS* 100: 8074-8079
- UNCED (1992) World Summit on Sustainable Development. Rio de Janeiro, Brazil.
- Valentini R, Matteucci G, Dolman AJ, Schulze ED, Rebmann C, Moors EJ, Granier A, Gross P, Jensen NO, Pilegaard K, Lindroth A, Grelle A, Bernhofer C, et al. (2000) Respiration as the main determinant of carbon balance in European forest. *Nature* 404: 861-865
- van Veen, JA, Paul EA (1981) Organic carbon dynamics in grassland soils. 1. Background information and computer simulation. *Can J Soil Sci* 61:185-201
- Vergara-Sánchez MA, Etchevers-Barra JD (2006) Relación entre el uso de la tierra y su fertilidad en las laderas de la sierra norte de Oaxaca, México. *Agrociencia* 40: 557-567
- Vesterdal L, Dalsgaard M, Felby C, Raulund-Rasmussen K, Jørgensen BB (1995) Effects of thinning and soil properties on accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus in the forest floor of Norway spruce stands. *Forest Ecol Manag* 77: 1-10
- Vitousek PM (1992) Global Environmental Change: An Introduction *Ann Rev Ecol Syst* 23: 1-14
- von Lützow, Kögel-Knabner AI, Ekschmitt AK, Guggenberger CG, Marschner B, Flessa EH (2006) Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions :a review. *European J Soil Sci* 57: 426–445
- Wagai R, Mayer LM, Kitayama K, Knicker H (2008) Climate and parent material controls on organic matter storage in surface soils: A three-pool, density-separation approach. *Geoderma* 147: 23–33

- Wander M (2004) Soil Organic Matter Fractions and their Relevance to Soil Function. En: Magdoff F, Weil RR. Soil Organic Matter in Sustainable Agriculture. CRC Press. Boca Raton, Florida. USA. 398 p.p
- Wilshusen PR (2007) ¿Adaptación o Fracaso Colectivo? El Surgimiento de “Grupos de Trabajo” en Dos Ejidos Forestales en Quintana Roo, México. En: Bray D, Merino L y Barry D. Pp. 195-228. Los Bosques Comunitarios de México. INE-SEMARNAT, CCMSS. México
- Xu XN, Hirata H (2002) Forest floor mass and litterfall in *Pinus luchuensis* plantations with and without broad-leaved trees. *Forest Ecol Manag* 157: 165–173
- Xu X, Luo X (2012) Effect of wetting intensity on soil GHG fluxes and microbial biomass under a temperate forest floor during dry Season. *Geoderma* 170: 118–126
- Yamashitaa T, Flessab H, John, Helfrich M, Ludwig B (2006) Organic matter in density fractions of water-stable aggregates in silty soils: Effect of land use. *Soil Biol Biochem* 38: 3222–323
- Yanai RD, Arthur MA, Siccama TG, Federer CA (2000) Challenges of measuring forest floor organic matter dynamics: repeated measures from a chronosequence. *For Ecol Manag* 138:273–83
- Yanai RD, Stehman V, Arthur MA, Prescott CE, Friedland AJ, Siccama G, Binkley D (2003) Detecting change in forest floor carbon. *Soil Sci Soc Am* . 67: 1583-1593
- Yuste CJ, Janssens IA, Carrara A, Meiresonne L, Ceulemans R (2003) Interactive effects of temperature and precipitation on soil respiration in a temperate maritime pine forest. *Tree Physiol* 23: 1263-1270
- Zhang D, Hui D, Luo Y, Zhou G (2008) Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *J Plant Ecol* 1:1–9
- www.smartwood.org. Resumen Público de Certificación de la Comunidad Ixtlán de Juárez. 2001. Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura Sostenible (CSMSS) y Smart Wood Program
- Zúñiga I (2007) El mercado ilegal de la madera en México. Nota Informativa 16, CCMSS
Disponible en http://www.ccmss.org.mx/descargas/nota_info_16_mercado_ilegal_de_madera.pdf

ANEXO 1. CUADROS

Cuadro 1.1. Extensión, producción primaria neta (PPN), y almacenes de C en la biomasa y en los suelos de los ecosistemas forestales del mundo. Sabine *et al.* 2004.

Ecosistemas forestales	Extensión (10 ⁶ km ²)	PPN (Pg C año ⁻¹)	Contenido de C en biomasa (Pg C)	Contenido de C en suelos (Pg C)
Bosques tropicales	17.5	20.1	340	692
Bosques templados	10.4	7.4	139	262
Bosques boreales	13.7	2.4	57	150
Tundra ártica	5.6	0.5	2	144
Matorrales mediterráneos	2.8	1.3	17	124
Sabanas tropicales y pastizales	27.6	13.7	79	345
Pastizales templados	15	5.1	6	172
Desiertos	27.7	3.2	10	208
Humedales				450
Suelos congelados	25.5			400
Total	145.8	53.7	650	2947

1Pg = 10¹⁵g. NR-no reportado en el estudio.

Cuadro 1.2. Extensión y porcentaje de la superficie que cubren los diferentes ecosistemas forestales de México. Cuadro elaborado con información de Challenger y Dirzo (2009).

Tipo de ecosistema	Extensión (km ²)	% superficie del país
Bosque templado	32 330.5	48.2
Selva seca	23 470.3	35.0
Selva húmeda	9 465.9	14.1
Bosque mesófilo	1 825.2	2.7
Total	67091.9	

km² = 10² ha

Cuadro 3.1. Características de las dos regiones estudiadas en Ixtlán de Juárez, México.

Características	REGIÓN SECA	REGIÓN HÚMEDA
	(RS)	(RH)
Ubicación	17° 23 '54' N; 96° 29 '32' O	17° 23 '37' N; 96° 28 '41' O
Lluvia promedio anual (mm)	807	1221
Altitud (m)	2840	2972
Pendiente (°)	18	22
Especies dominantes	<i>Pinus oaxacana</i> Mirov, <i>P. patula</i> Schlecht et Cham. <i>P. douglasiana</i> Martínez <i>Quercus crassifolia</i>	<i>P. pseudotrobus</i> Lind <i>P. rudis</i> Endl <i>P. oaxacana</i> <i>P. ayacahuite</i> Ehren <i>Q. crassifolia</i>
Tipo de suelo	Inceptisol	Ultisol

Cuadro 3.2. Masa (Mg M.S. ha⁻¹) de las fracciones de necromasa en el piso forestal de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México.

Tiempo desde el abandono/fracción	Región seca (RS) (Lluvia media anual 807 mm)						Región húmeda (RH) (Lluvia media anual 1221 mm)					
	Bosque 1 año (B1)		Bosque 20 años (B20)		Bosque Referencia (BRef)		Bosque 1 año (B1)		Bosque 20 años (B20)		Bosque Referencia (BRef)	
	Mantillo											
Fracción fina	4.3 (0.2)	b*	4.9 (0.1)	b*	5.0 (0.3)	a	6.5 (0.4)	b*	5.3 (0.1)	b*	5.6 (0.3)	a**
Fracción leñosa	14.0 (4.4)	a	6.1 (0.5)	a	9.2 (4.1)	a	10.0 (1.0)	a	8.1 (2.2)	a	2.0 (0.9)	b
Total	18.4 (4.6)	1**	11.0 (0.5)	B	14.3 (4.2)	1,2	16.5 (1.4)	1	13.4 (2.2)	1	7.6 (1.0)	2
	Horizonte de fermentación											
Fracción fina	14.0 (3.0)	a**	8.9 (0.7)	a**	15.7 (1.6)	a**	11.1 (0.4)	a**	8.7 (0.9)	a**	8.4 (1.0)	a**
Fracción leñosa	2.7 (1.0)	b	1.6 (0.3)	b	2.2 (1.3)	b	1.6 (0.7)	b	2.4 (1.1)	b	0.7 (0.1)	b
Total	16.7 (3.9)	1*	11.2 (0.8)	2	17.4 (2.5)	2	12.8 (0.7)	2	11.1 (1.3)	2,3	9.2 (1.0)	3
Total del piso forestal	35.1 (6.3)	A*	20.9 (0.9)	B	31.7 (3.7)	A	29.3 (1.7)	A	23.3 (3.6)	B	14.7 (2.8)	B

Los valores son promedios de n=5, con su E.E. entre paréntesis. Las diferencias significativas (*P < 0.05, **P < 0.01) entre bosques (números, horizontal) y entre fracciones para un mismo bosque (letras minúsculas, vertical) se indican con letras diferentes. La fracción fina incluye hojas, acículas, flores y frutos < 2mm. La fracción leñosa incluye los residuos leñosos y ramas < 1cm de diámetro.

Cuadro 3.3 Concentración de C (mg C g^{-1}) en el piso forestal de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México.

Tiempo desde el abandono/fracción	Región seca (RS) (Lluvia media anual 807 mm)			Región húmeda (RH) (Lluvia media anual 1221 mm)		
	Bosque 1 año (B1)	Bosque 20 años (B20)	Bosque Referencia (BRef)	Bosque 1 año (B1)	Bosque 20 años (B20)	Bosque Referencia (BRef)
	Mantillo					
Fracción fina	477.7 (18.5) aA	505.3 (2.3) a*A	497.4 (4.1) aA	498.5 (6.3) aA	501.7 (1.4) b*A	491.3 (6.1) aA
Fracción leñosa	506.8 (4.3) aA	452.9 (50.7) bA	476.5 (11.5) aA	503.8 (9.6) aA	519.0 (1.3) aA	479.1 (5.2) aA
	Horizonte de fermentación					
Fracción fina	350.9 (39.1) b*A	469.0 (9.3) aA	502.4 (2.3) aA	460.7 (23.0) b**A	459.3 (11.5) b**A	476.3 (7.0) aA
Fracción leñosa	492.1 (7.6) aA	507.3 (27.2) aA	491.9 (11.9) aA	534.0 (10.4) aA	516.0 (3.8) aA	501.9 (1.1) aA

Los valores son promedios de $n=5$, con su E.E. entre paréntesis. Las diferencias significativas (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$) entre bosques (letras mayúsculas, horizontal) y entre fracciones para un mismo bosque (letras minúsculas, vertical) se indican con letras diferentes. La fracción fina incluye hojas, acículas, flores y frutos $< 2\text{mm}$. La fracción leñosa incluye los residuos leñosos y ramas $< 1\text{cm}$ de diámetro.

Cuadro 3.4. Cantidad de C (Mg C ha⁻¹) en el piso forestal de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México.

Tiempo desde el abandono	Región seca (RS) (Lluvia media anual 807 mm)			Región húmeda (RH) (Lluvia media anual 1221 mm)		
	Bosque 1 año (B1)	Bosque 20 años (B20)	Bosque Referencia (BRef)	Bosque 1 año (B1)	Bosque 20 años (B20)	Bosque Referencia (BRef)
	Mantillo					
Fracción fina	2.0 (0.04) b**	2.5 (0.05) a	2.5 (0.1) b**	3.3 (0.2) b**	2.7 (1.0) b**	2.7 (0.1) a*
Fracción leñosa	7.1 (2.2) a	2.7 (0.3) a	4.0 (0.3) a	5.1 (0.6) a	4.6 (0.3) a	1.0 (0.04) b
Total	9.1 (2.2) 1**	5.2 (0.3) 2	6.5 (1.0) 2	8.3 (0.5) 1	7.2 (0.2) 1	3.7 (0.5) 3
	Horizonte fermentación					
Fracción fina	4.7 (0.8) a**	4.2 (0.3) a*	7.9 (1.0) a*	5.1 (0.2) a*	3.4 (0.3) a	4.0 (0.5) a*
Fracción leñosa	1.3 (0.5) b	0.8 (0.2) b	0.6 (0.07) b	0.9 (0.4) b	1.2 (0.5) b	0.3 (0.1) b
Total	6.0 (1.2) 2**	5.1 (0.4) 2	8.8 (0.7) 1	6.0 (0.5) 1	5.2 (0.4) 1,2	4.5 (0.5) 3
Total piso forestal	15.1 (2.7) 1*	10.3 (0.5) 2	15.3 (2.4) 1	13.3 (1.2) 1	10.7 (1.5) 2	8.3 (0.9) 2

Los valores son promedios de n=5, con su E.E. entre paréntesis. Las diferencias significativas (*P < 0.05, **P < 0.01) entre bosques (números, horizontal) y entre fracciones para un mismo bosque (letras minúsculas, vertical) se indican con letras diferentes. La fracción fina incluye hojas, acículas, flores y frutos < 2mm. La fracción leñosa incluye los residuos leñosos y ramas < 1cm de diámetro.

Cuadro 3.5. Densidad aparente (Mg m^{-3}), concentración de C orgánico (mg C g^{-1}) y cantidad de C (Mg C ha^{-1}) del suelo de 0-10 cm de profundidad en bosques templados bajo aprovechamiento selectiva en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México.

Tiempo desde el abandono	Región seca (RS) (Lluvia media anual 807 mm)			Región húmeda (RH) (Lluvia media anual 1221 mm)		
	Bosque 1 año (B1)	Bosque 20 años (B20)	Bosque Referencia (BRef)	Bosque 1 año (B1)	Bosque 20 años (B20)	Bosque Referencia (BRef)
Densidad aparente	0.8 (0.02) 1	0.5 (0.02) 1	0.5 (0.03) 1	0.4 (0.02) 1	0.7 (0.05) 1	0.6 (0.04) 1
Concentración de C	51.2 (7.4) 4**	153.2 (8.0) 2	164.7 (11.4) 2	193.4 (25.1) 1	102.3 (14.6) 3	166.6 (2.9) 2
Almacén de C	35.7 (4.5) 4**	107.6 (4.1) 2	114.6 (6.8) 2	134.6 (15.1) 1	81.9 (12.9) 3	115.9 (1.8) 2

Los valores son promedios de $n=5$, con su E.E. entre paréntesis. Las diferencias significativas ($*P < 0.05$, $**P < 0.01$) entre bosques (horizontal) se indican con números diferentes.

Cuadro 3.6. Masa (g) de las fracciones del suelo (total 100 g) de 0-10 cm de profundidad y recuperación de la MOP (porcentaje que representó la MOP del total de suelo que se separó en fracciones) de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México.

Fracción	Región seca (RS) (Lluvia media anual 807 mm)			Región húmeda (RH) (Lluvia media anual 1221 mm)		
	Bosque 1 año (B1)	Bosque 20 años (B20)	Bosque Referencia (BRef)	Bosque 1 año (B1)	Bosque 20 años (B20)	Bosque Referencia (BRef)
FL-1	1.9 (0.3) c** 3**	2.7 (0.7) c** 1	2.9 (0.5) c** 1	2.4 (0.4) c** 1	0.8 (0.1) c** 3	1.6 (0.5) c** 2
FL-2	0.9 (0.06) d 1	0.8 (0.1) d 1	0.9 (0.1) d 1	1.2 (0.1) d 1	0.7 (0.05) d 1	0.9 (0.3) d 1
FL-3	0.4 (0.05) d 1	0.3 (0.05) d 1	0.3 (0.05) d 1	0.4 (0.04) d 1	0.3 (0.02) d 1	0.2 (0.01) d 1
Recuperación MOP	4.0 (0.43)	5.4 (1.1)	5.8 (0.7)	6.3 (0.6)	2.6 (0.3)	4.5 (1.1)
FP	16.1 (2.3) b 2**	20.1 (0.8) b 1	20.9 (3.4) b 1	20.0 (2.3) b 1	27.6 (1.4) b 1	20.0 (1.8) b 1
FF	62.6 (3.4) a 1**	47.1 (1.1) a 2	45.8 (3.5) a 2	39.9 (1.4) a 2	42.0 (1.8) a 2	40.5 (2.5) a 2
Recuperación de la masa del suelo	85.9	76.4	76.6	70.2	74	67.7

Los valores son promedios de n=5, con su E.E. entre paréntesis. Las diferencias significativas (*P < 0.05, **P < 0.01) entre bosques (números, horizontal) y entre fracciones para un mismo bosque (letras minúsculas, vertical) se indican con letras diferentes. FL-1 2000-150 µm:Fracción ligera 1; FL-2:Fracción ligera 2 2000-150 µm; FL-3:Fracción ligera 3 2000-150 µm; FP: Fracción pesada 2000-150 µm; FF: Fracción fina < 150 µm. MOP: materia orgánica particulada, equivalente a las fracciones ligeras.

Cuadro 3.7. Concentración de C (mg C g^{-1}) en las fracciones del suelo de 0-10 cm de profundidad de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México.

Tiempo desde el abandono	Región seca (RS) (Lluvia media anual 807 mm)			Región húmeda (RH) (Lluvia media anual 1221 mm)		
	Bosque 1 año (B1)	Bosque 20 años (B20)	Bosque Referencia (BRef)	Bosque 1 año (B1)	Bosque 20 años (B20)	Bosque Referencia (BRef)
FL-1	445.7 (7.6) a**1*	494.1 (3.5) a**1	487.0 (3.6) a**1	492.6 (6.1) a**1	479.2 (6.5) a**2	468.5 (8.6) a**2
FL-2	421.3 (3.1) b2*	454.3 (14.9) b1	469.2 (14.4) b1	487.8 (7.5) b1	458.1 (5.5) b2	438.0 (12.2) b2
FL-3	383.4 (11.2) c2*	394.8 (16.8) c1	419.7 (19.9) c1	466.5 (4.6) c1	428.2 (11.6) c2	414.4 (4.6) c2
FP	47.1 (5.6) d3*	97.8 (3.1) d1	92.4 (8.2) d1	129.9 (1.7) d1	47.4 (6.9) d3	88.3 (8.6) d2

Los valores son promedios de $n=5$, con su E.E. entre paréntesis. Las diferencias significativas (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$) entre bosques (números, horizontal) y entre fracciones para un mismo bosque (letras minúsculas, vertical) se indican con letras diferentes FL-1 2000-150 μm : Fracción ligera 1; FL-2:Fracción ligera 2 2000-150 μm ; FL-3:Fracción ligera 3 2000-150 μm ; FP: Fracción pesada 2000-150 μm .

Cuadro 3.8. Almacenes de C (Mg C ha⁻¹) en el suelo de 0-10 cm de profundidad y recuperación de la MOP (porcentaje que representó la MOP del total de suelo que se separó en fracciones) de bosques templados bajo aprovechamiento en dos regiones con diferente cantidad de lluvia anual en Ixtlán de Juárez, México.

Tiempo desde el abandono/fracción	Región seca (RS) (Lluvia media anual 807 mm)						Región húmeda (RH) (Lluvia media anual 1221 mm)					
	Bosque 1 año (B1)		Bosque 20 años (B20)		Bosque Referencia (BRef)		Bosque 1 año (B1)		Bosque 20 años (B20)		Bosque Referencia (BRef)	
FL-1	6.0 (0.8)	b**2**	9.4 (2.1)	c**1	9.8 (1.6)	c**1	8.3 (1.1)	c**1	2.9 (0.5)	d**3	5.4 (1.4)	c**2
FL-2	2.7 (0.2)	c1	2.4 (0.4)	d1	3.1 (0.5)	d1	4.2 (0.4)	d1	2.3 (0.2)	d1	3.0 (0.8)	c1
FL-3	1.1 (0.1)	c1	0.9 (0.1)	e1	1.0 (0.1)	e1	1.3 (0.1)	e1	0.9 (0.1)	c1	0.7 (0.03)	d1
Recuperación MOP	27.8 (1.1)		12.7 (2.8)		12.0 (1.6)		10.3 (0.4)		7.8 (0.2)		7.8 (2.1)	
FP	5.4 (0.8)	b3**	13.2 (0.8)	b2	13.1 (1.2)	b2	20.5 (1.9)	b1	12.8 (4.1)	b2	12.0 (1.2)	b2
FF	20.4 (2.8)	a3**	81.8 (3.6)	a1	87.7 (6.5)	a1	100.3 (14)	a1	62.9 (8.7)	a2	94.6 (1.8)	a1

Los valores son promedios de n=5, con su E.E. entre paréntesis. Las diferencias significativas (*P < 0.05, **P < 0.01) entre bosques (números, horizontal) y entre fracciones para un mismo bosque (letras minúsculas, vertical) se indican con letras diferentes. FL-1 2000-150 µm: Fracción ligera 1; FL-2:Fracción ligera 2 2000-150 µm; FL-3:Fracción ligera 3 2000-150 µm; FP: Fracción pesada 2000-150 µm; FF: Fracción fina < 150 µm. MOP: materia orgánica particulada, equivalente a las fracciones ligeras.

Cuadro 3.9. Lluvia anual, tipo de suelo, necromasa, concentración y cantidad de C del piso forestal en los bosques de Ixtlán de Juárez y en otros bosques templados

Sitio	Temperatura (° C)	Lluvia anual (mm año ⁻¹)	Tipo de suelo	Masa/ concentración de C/cantidad de C	Referencia
Masa del piso forestal (Mg ha⁻¹)					
Ixtlán de Juárez, México	12-17	800-1300	Inceptisol/Ultisol	15-32	Saynes <i>et al.</i> 2012
Ontario, Canadá	8	832	Luvisol	33	Peichl y Arain 2008
Okinawa, Japón	21	600	No reporta	14	Xu e Hiarata 2002
Concentración de C en el piso forestal (mg C g⁻¹)					
Ixtlán de Juárez, México	12-17	800-1300	Inceptisol/Ultisol	476-497	Saynes <i>et al.</i> 2012
Maine, USA	9-20	800-1500	Spodosol	482	Schulp <i>et al.</i> 2008
Ontario, Canadá	8	832	Luvisol	360	Peichl y Arain 2008
Cantidad de C en el piso forestal (Mg C ha⁻¹)					
Ixtlán de Juárez, México	12-17	800-1300	Inceptisol/Ultisol	8-15	Saynes <i>et al.</i> 2012
Oaxaca, México	10-18	774-1974	Luvisol/Acrisol	6-7	Monreal <i>et al.</i> 2005
Ontario, Canadá	8	832	Luvisol	12	Peichl y Arain 2008
Michoacán, México	12-18	900-2000	Andosol	1-7	Ordóñez <i>et al.</i> 2008
Tamaulipas, México	15-18	500-800	No reporta	10	Rodríguez <i>et al.</i> 2009
Sierra Manantlán, México	16-22	1700	Regosol/Feozem	24	Cruz y Etchevers 2011

Cuadro 3.10. Lluvia anual, tipo de suelo, concentración y cantidad de C en el suelo de los bosques de Ixtlán de Juárez y de otros bosques templados.

Sitio	Temperatura (° C)	Lluvia anual (mm año ⁻¹)	Tipo de suelo	Profundidad (cm)	Concentración de C/cantidad de C	Referencia
Concentración de C en el suelo (mg C g⁻¹)						
Ixtlán de Juárez, México	12-17	800-1300	Inceptisol/Ultisol	10	153-166	Saynes <i>et al.</i> 2012
Oaxaca, México	10-18	774-1974	Luvisol/Acrisol	20	54	Vergara y Etchevers 2000
Maine, USA	9-20	800-1500	Spodosol	10	35	Schulp <i>et al.</i> 2008
Veracruz, México	12	603-1175	Andosol	10	113-177	Gamboa y Galicia 2011
Cantidad de C en el suelo (Mg C ha⁻¹)						
Ixtlán de Juárez, México	12-17	800-1300	Inceptisol/Ultisol	10	35-116	Saynes <i>et al.</i> 2012
Oaxaca, México	10-18	774-1974	Luvisol/Acrisol	10	133	Monreal <i>et al.</i> 2005
Michigan, USA	5-10	817	Spodosol	80	5-10	Gough <i>et al.</i> 2007
Ontario, Canadá	8	832	Luvisol	15	37	Peichl y Arain 2006
Maine, USA	9-20	800-1500	Spodosol	10	70	Schulp <i>et al.</i> 2008
Michoacán, México	12-18	900-2000	Andosol	30	42-189	Ordóñez <i>et al.</i> 2008
Hidalgo, México	14	2047	Andosol	15	66-85	Avilés <i>et al.</i> 2009
Oaxaca, México	10-18	774-1974	Luvisol/Acrisol	20	90-133	González <i>et al.</i> 2010
Sierra Manantlán, México	16-22	1700	Regosol/Feozem	20	146	Cruz y Etchevers 2011
Veracruz, México	12	603-1175	Andosol	10	52-76	Gamboa y Galicia 2011

Cuadro 4.1. Relación de los almacenes y flujos de C considerados en el modelo Century con las fracciones obtenidas experimentalmente en esta investigación.

Almacenes y flujos de C- modelo Century	Almacenes y flujos de C medidos- Ixtlán
Piso forestal	
Mantillo estructural	Mantillo-fracción leñosa
Mantillo metabólico	Mantillo-fracción fina
Horizonte de fermentación estructural	HF-fracción leñosa
Horizonte de fermentación metabólico	HF-fracción fina
Suelo	
Biomasa microbiana	C-microbiano (fumigación-extracción)
Respiración del suelo	CO ₂ -mineralización de la MOS (incubaciones)
Almacén de C activo	MOP libre >150-2000 µm (no ocluida en agregados)-suma de FL-1, FL-2, FL-3 (ρ 1.13-1.37 g cm ⁻³)
Almacén de C lento	FP >150-2000 µm-agregados estables al agua y sin MOP libre
Almacén de C pasivo	FF < 150 µm

HF: horizonte de fermentación; MOS: materia orgánica del suelo; MOP: materia orgánica particulada (fracción flotante en el fraccionamiento del suelo por densidad; FP: fracción pesada (fracción sedimentada en el fraccionamiento del suelo por densidad); FF: fracción fina.

Cuadro 4.2. Magnitud (%), dirección del cambio por efecto del aprovechamiento y/o de la cantidad de lluvia, y recuperación en los almacenes de C del piso forestal y del suelo en los bosques estudiados.

Almacén	Región seca		Región húmeda	
	Magnitud y dirección del cambio	Recuperación	Magnitud y dirección del cambio	Recuperación
	Piso forestal			
Mantillo	29+	=	55+	49+
Horizonte de fermentación	32-	42-	25+	=
Piso forestal	=	31-	38+	22+
	Suelo			
Suelo	70-	=	14+	30-
C-fracción orgánica	43-	=	41+	48 -
C-fracción mineral	58-	=	32+	=
C-fracción fina	77-	=	33-	30-
C-biomasa microbiana	32-	=	=	19-
C-CO ₂ respiración	13-	40-	26+	=

Comparaciones con respecto al bosque de referencia: + (incremento),- (disminución), = (misma magnitud con respecto al bosque de referencia). Los cambios observados en los bosques recién aprovechados (B1) se consideraron como referencia para describir los efectos del aprovechamiento forestal y de la cantidad de lluvia, mientras que los cambios observados en los bosques con 20 años de abandono después del aprovechamiento se consideraron como un indicador de la recuperación y resiliencia

ANEXO 2. FIGURAS

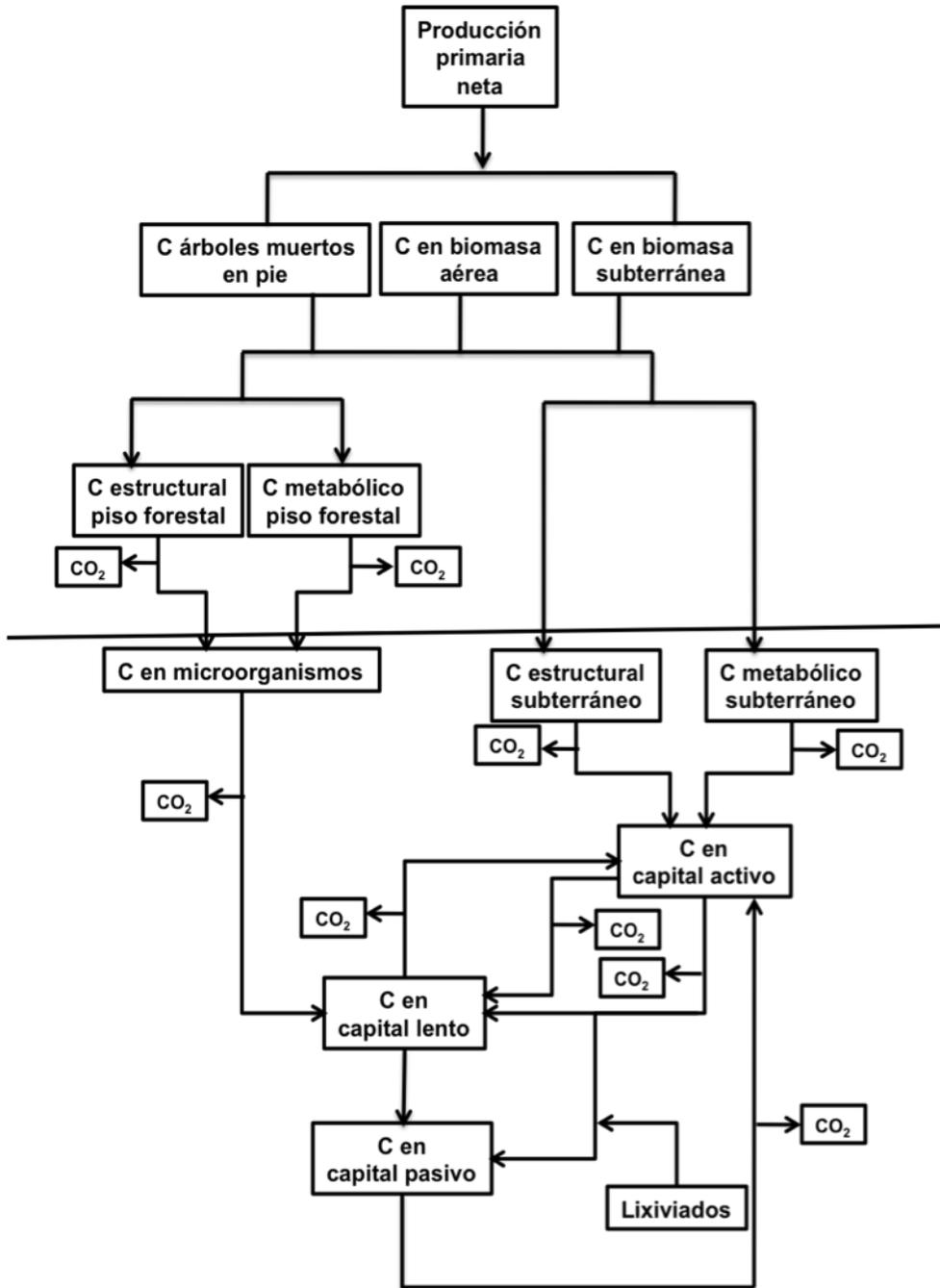


Figura 3.1. Modelo conceptual de los capitales de la materia orgánica del suelo (Parton *et al.* 1987).

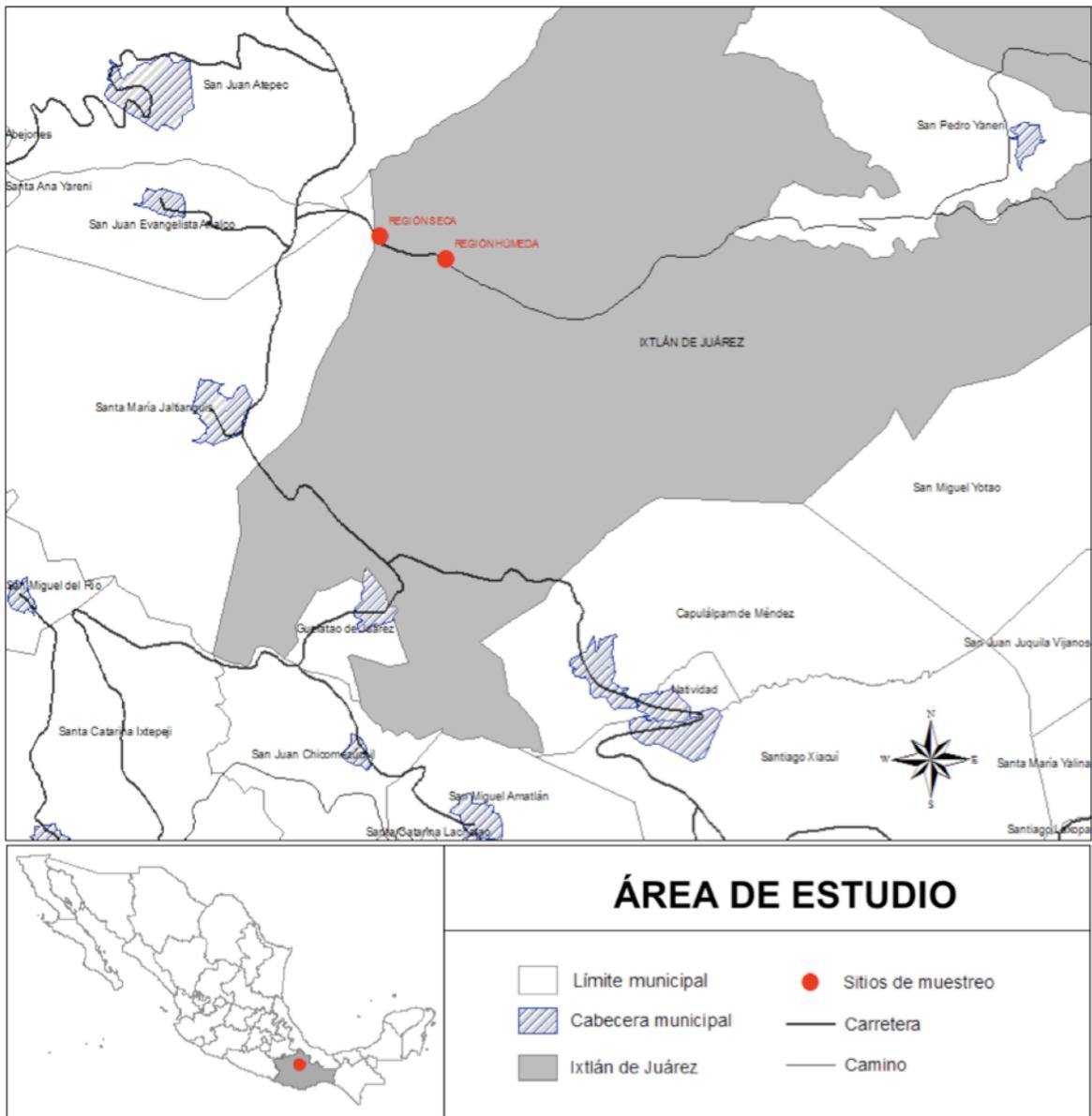


Figura 3.2. Ubicación de las regiones seca y húmeda en el área de estudio

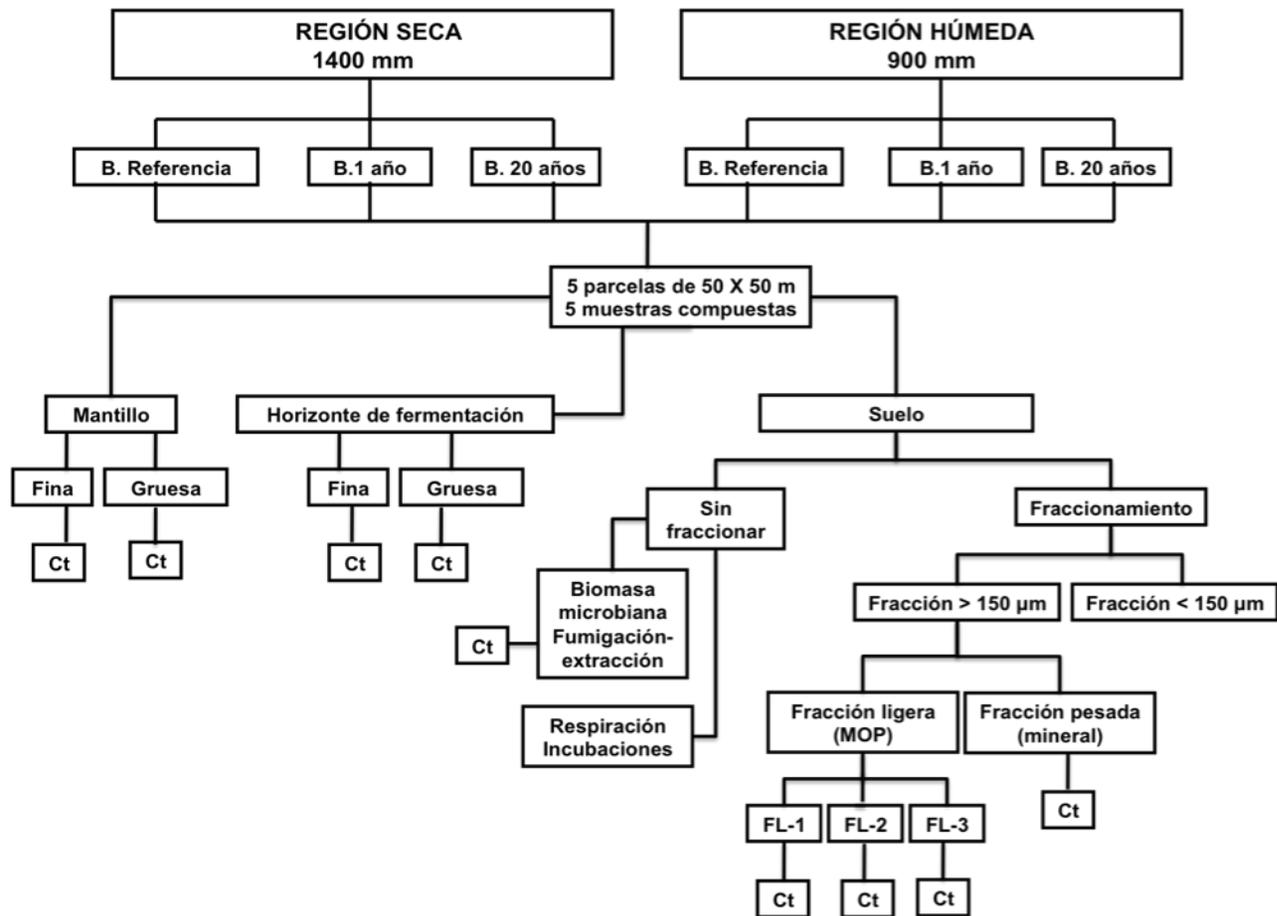


Figura 3.3. Diseño experimental para la determinación de los almacenes de C en el piso forestal y en el suelo de bosques templados (con y sin extracción selectiva) en dos regiones con diferente cantidad de lluvia en Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México.

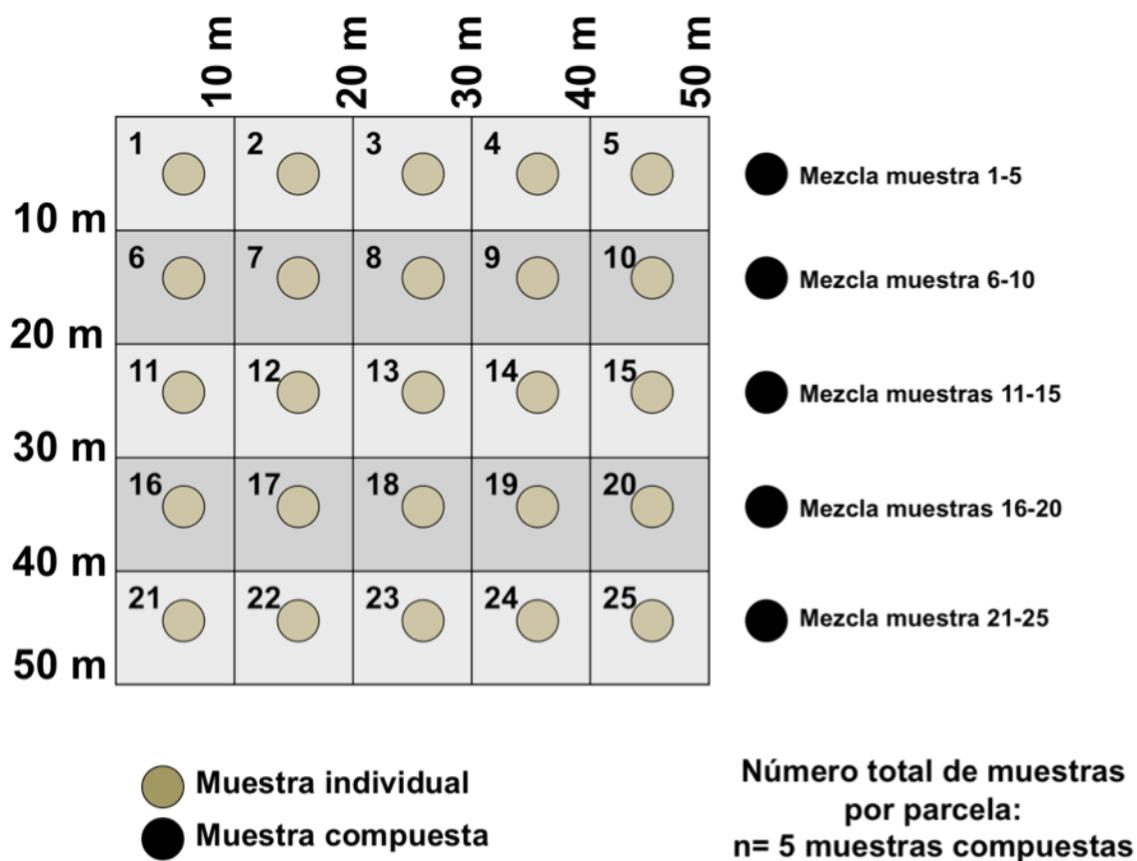


Figura 3.4. Diseño experimental para la colecta de las muestras de mantillo, de horizonte y de suelo establecido en cada bosque de la región seca y de la región húmeda.

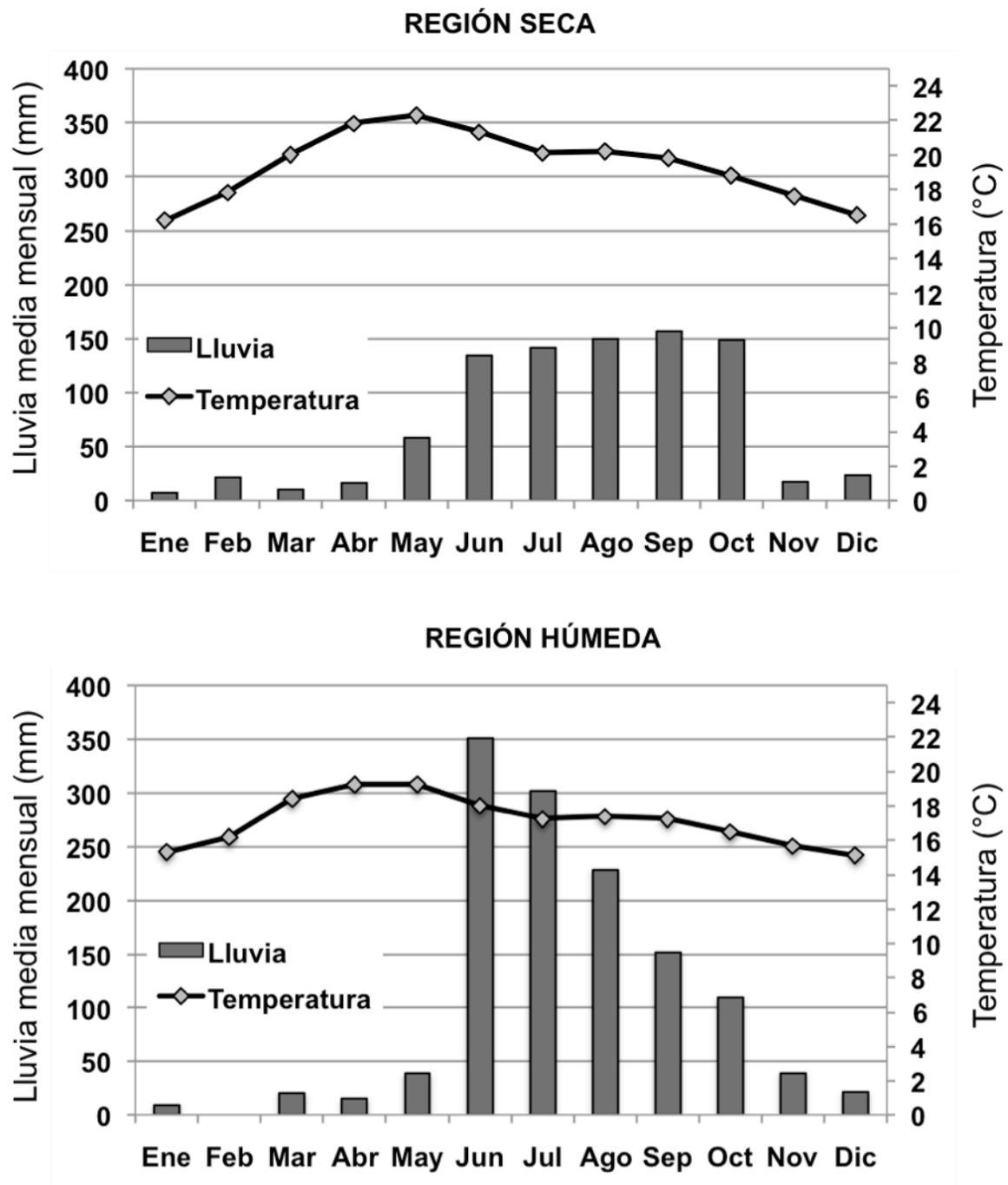
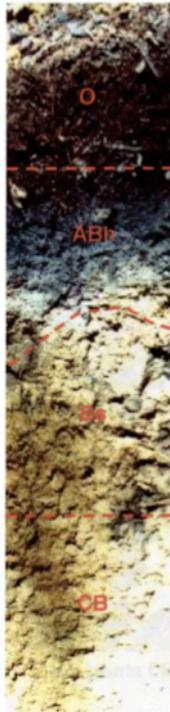


Figura 3.5. Lluvia media mensual y temperatura media mensual en las regiones seca y húmeda (Datos históricos 1955-1995 proporcionados por el Servicio Meteorológico Nacional).

Typic Dystrudepts



O (15-0 cm). Capa de materiales orgánicos que incluye:

Oi (2 cm). Capa de materiales orgánicos compuesta por acículas de pino y hojas de encino,

Oe (8 cm). Material vegetal parcialmente descompuesto, restos de hojas y abundantes raíces finas, medias y muy finas,

Oa (5 cm). Material vegetal sin restos de hojas y con raíces gruesas, medias, finas y muy finas.

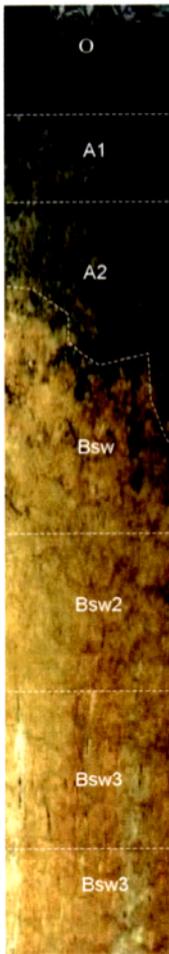
Bh (0-15 cm). Color (10 YR 2/2); una subcapa de 3 cm con estructura granular con reacción violenta al H₂O₂ y sin reacción al HCl; el resto de la capa presentó estructura de bloques subangulares pobremente desarrollados; presencia de una subcapa gris pálido de color (10 YR 6/2) con reacción leve al H₂O₂ y sin reacción al HCl; consistencia friable; escasas raíces gruesas, muy gruesas y medias; no hay poros; no hay evidencia de fauna del suelo; no hay piedras; textura arenosa. Reacción moderada al H₂O₂ y sin reacción al HCl. Transición ondulada y abrupta, dada por color.

Bs (15-49 cm). Color (10 YR 5/8); estructura de bloques subangulares pobremente desarrollados; consistencia firme; raíces escasas y medias; pocos microporos dentro de los agregados; no hay evidencia de fauna del suelo; no hay piedras; revestimientos de óxido de hierro sobre la cara de los agregados; se observó un recubrimiento de color café oscuro (5 YR 3/3) debido tal vez, a la descomposición de una raíz, con reacción moderada al H₂O₂; presencia de una franja de color gris pálido (10 YR 6/4) de 13 cm de espesor x 20 cm de largo; textura limo arenosa. Reacción leve al H₂O₂ y sin reacción al HCl. Transición ondulada y difusa.

CB (49-85 cm +). Color (10 YR 6/8); estructura de bloques subangulares pobremente desarrollados; consistencia firme; raíces escasas y medias; no hay poros; no hay evidencia de fauna del suelo; 40% de fragmentos de esquisto que miden de largo (cm) por ancho (cm): 1.7 x 1.4, 3.2 x 1.2, 2 x 1.2, 1.5 x 1.2, 2 x 1.7; textura limo arenosa.

Figura 3.6. Descripción de perfiles de suelo en bosques de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. Este perfil y su descripción fue realizado por Bautista (2001) y su ubicación y características (pendiente, altitud, régimen de lluvia) se ajustan a las características de la región seca (Inceptisol).

Typic Kandihumults



O (10-0 cm). Capa de materiales orgánicos, compuesta por:
 Oi (0.5 cm) . Capa de materiales orgánicos compuesta por hojas de clethra, rapanea, encino y acicula de pino;
 Oe (8 cm). Material vegetal parcialmente descompuesto, restos de hojas y acículas de pino, raíces medias, finas y muy finas;
 Oa (1.5 cm). Material vegetal en un estado de descomposición más avanzado que en la subcapa anterior, sin restos de hojas. Se observaron larvas de escarabajo, centípedos y lepidópteros.

A1 (0-8 cm). Color negro en húmedo (10 YR 2/1); estructura granular; consistencia friable; abundantes raíces gruesas, medias y finas; no hay poros; sin piedras; la fauna del suelo está compuesta por larvas de escarabajo y arácnidos. Reacción violenta al H₂O₂ y sin reacción al HCl. Transición horizontal y difusa.

A2 (8-23 cm). Color en húmedo (10 YR 8/4); estructura bloques subangulares pobremente desarrollados y en menor grado estructura granular; consistencia friable; abundantes raíces gruesas, medias y finas; escasos poros tubulares; no hay evidencia de fauna del suelo; no hay piedras; escasa presencia de motas de color (10 YR 6/8); se observaron fragmentos muy finos de cuarzo y también fragmentos de carbón vegetal. Reacción violenta al H₂O₂ y sin reacción al HCl. Transición ondulada y abrupta, dada por color.

Bsw (23-44 cm). Color (10 YR 6/6); estructura de bloques subangulares moderadamente desarrollados; consistencia firme; escasas raíces gruesas y medias; pocos poros tubulares debidos a raíces; no hay evidencia de fauna del suelo; no hay piedras; revestimientos de óxidos de hierro sobre la cara de los agregados. Reacción leve al H₂O₂ y sin reacción al HCl. Transición ondulada y difusa.

Bsw2 (44-68 cm). Color (10 YR 7/8); estructura de bloques subangulares moderadamente desarrollados; consistencia firme; escasas raíces finas; abundantes microporos sobre la cara de los agregados y dentro de los agregados; no hay evidencia de fauna del suelo; no hay piedras; revestimientos de óxidos de hierro sobre la cara de los agregados; presencia de una franja de color rojo-rosado (7.5 YR 5/8) de aproximadamente 15 cm de ancho que mostró una reacción leve al H₂O₂ y no reaccionó al HCl. El resto de la capa presentó una reacción leve al H₂O₂ y no reaccionó al HCl. Transición horizontal y difusa.

Bsw3 (68-96 cm). Color (10 YR 6/8); con estructura de bloques subangulares moderadamente desarrollados; consistencia firme; raíces escasas y finas; abundantes microporos sobre la cara de los agregados y dentro de los agregados; no hay evidencia de fauna del suelo; no hay piedras; revestimientos de óxidos de hierro sobre la cara de los agregados y dentro de los agregados, el color de estos revestimientos es (7.5 YR 5/8); se observó una franja de un material eluviado de color blanco (10 YR 8/4); presencia de una franja de 15 cm de ancho de color rojo-rosado (7.5 YR 5/8). Reacción muy leve al H₂O₂ y sin reacción al HCl.

Bsw3 (96-121 cm +). Mismas características que la capa anterior.

Figura 3.7. Descripción de perfiles de suelo en bosques de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. Este perfil y su descripción fue realizado por Bautista (2001) y su ubicación y características (pendiente, altitud, régimen de lluvia) se ajustan a las características de la región húmeda (Ultisol).

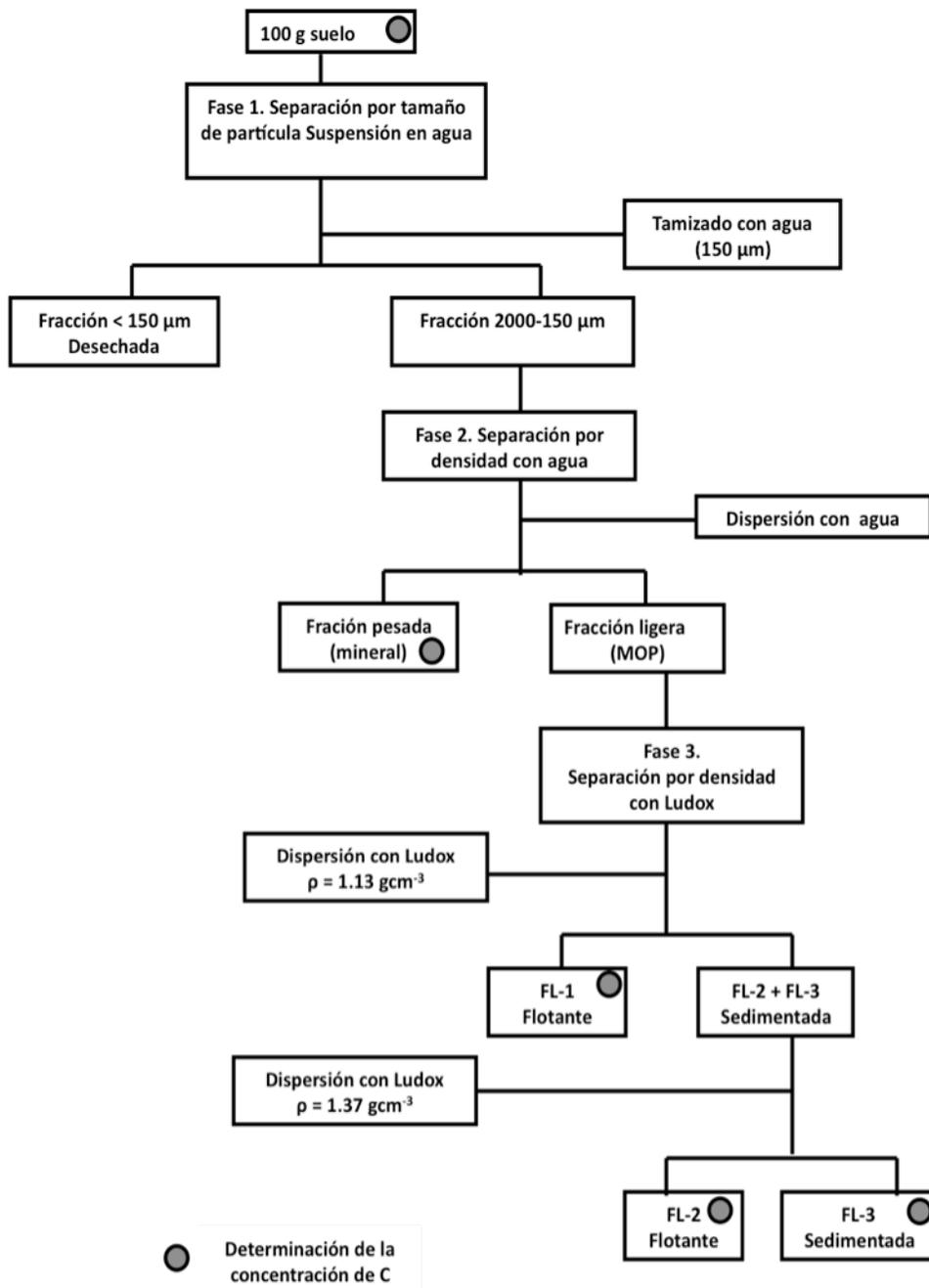


Figura 3.8. Fraccionamiento físico del suelo por tamaño de partícula y por diferencias en densidad (modificado de Meijboom *et al.* 1995).

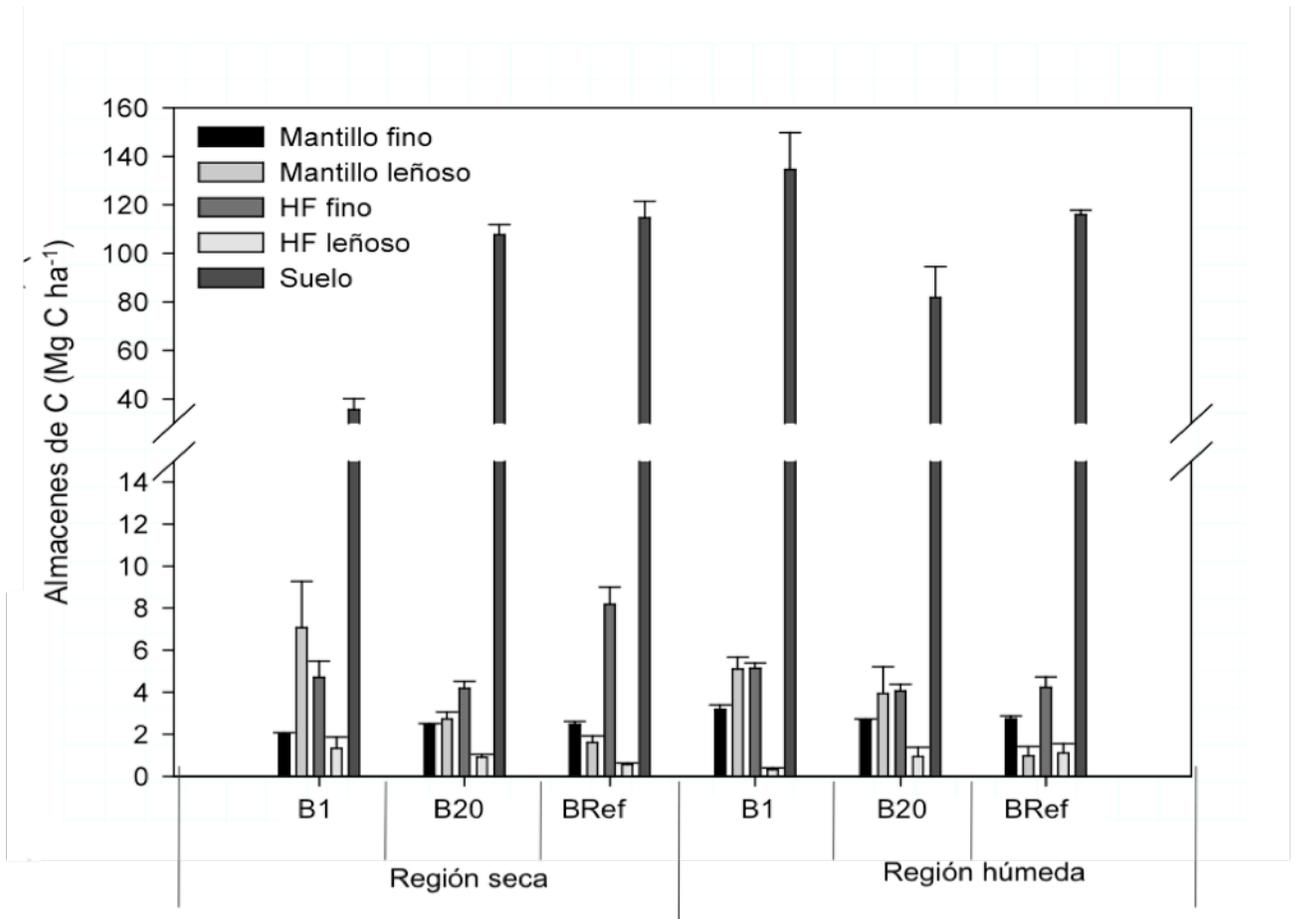


Figura 3.9. Cantidades de C en el mantillo, horizonte de fermentación y en el suelo de bosques sin y con extracción selectiva de Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México.

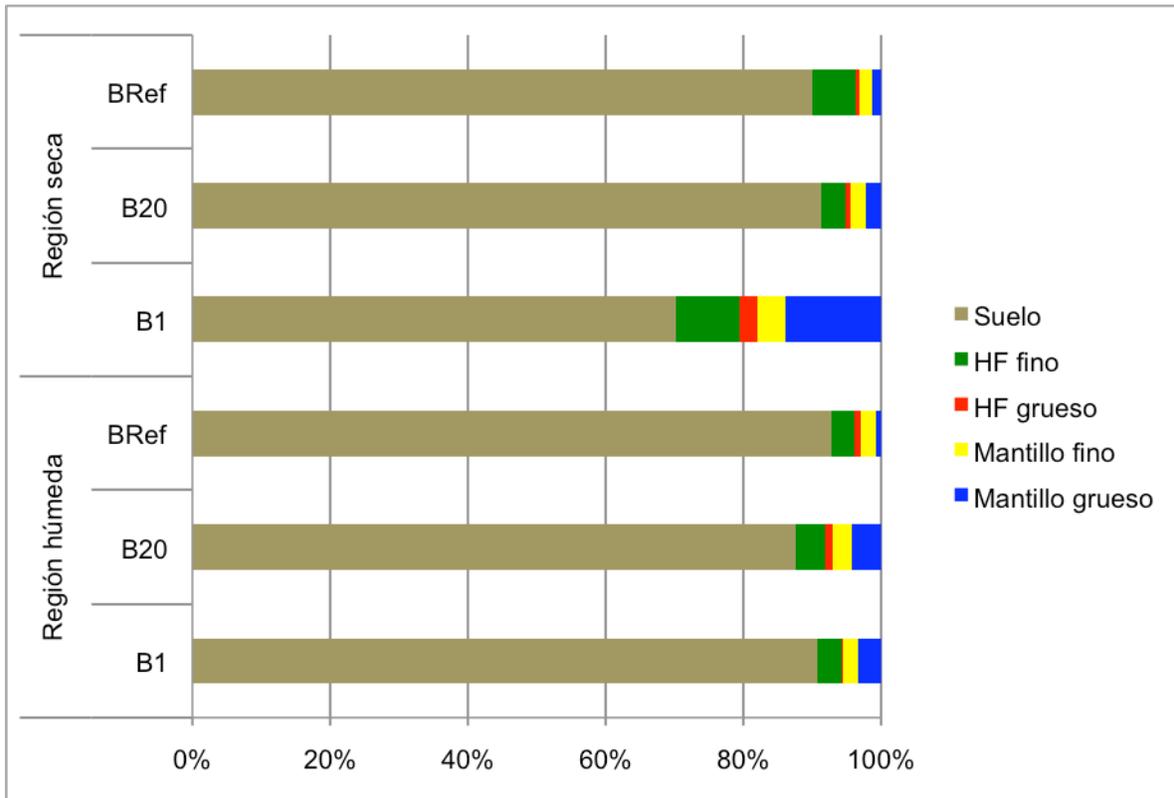


Figura 3.10. Contribución de los almacenes a la cantidad total de C en el piso forestal y en el suelo de bosques sin y con extracción selectiva de Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México.

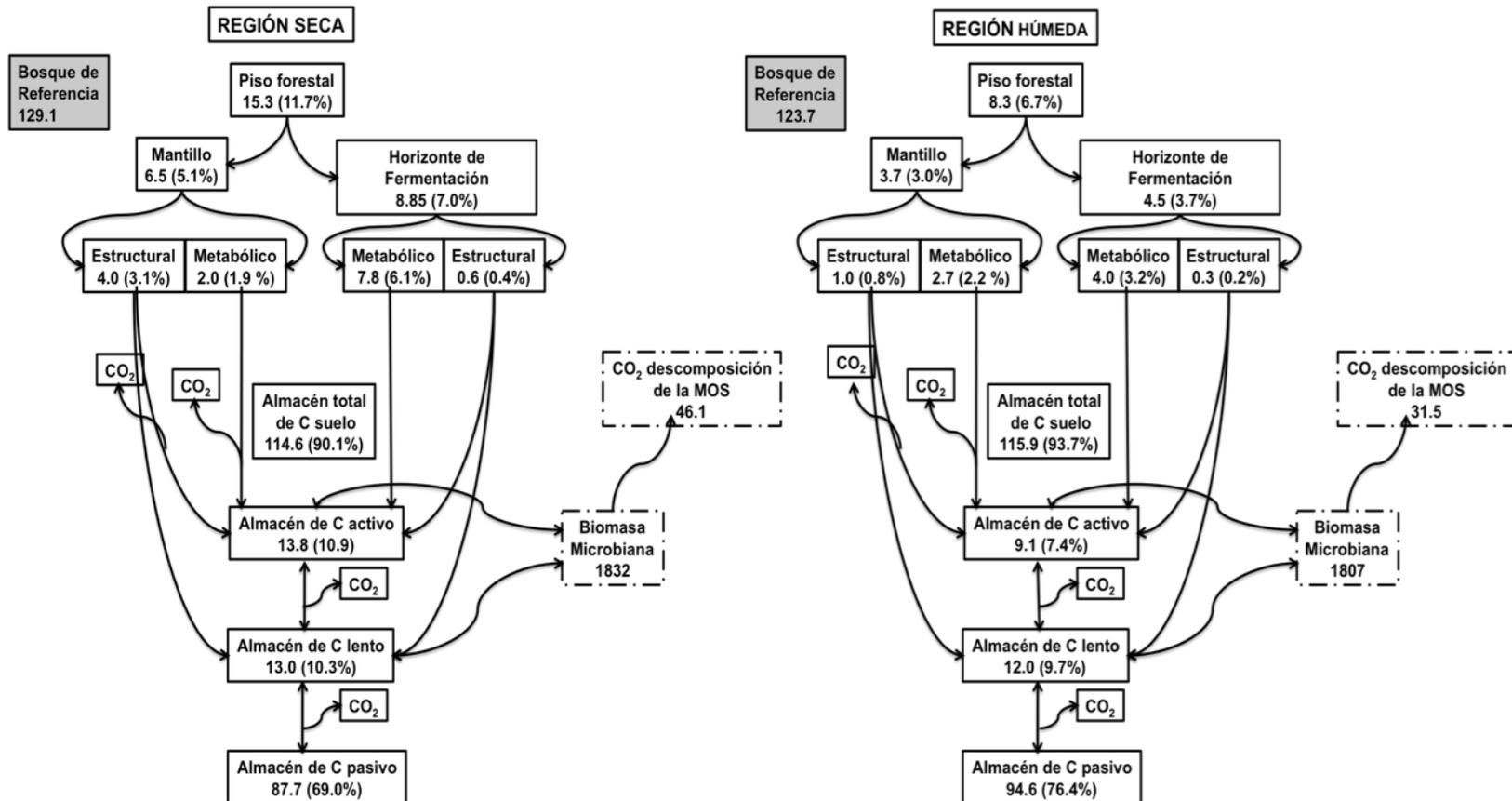


Figura 4.1. Almacenes y flujos de C en el piso forestal y en el suelo de los bosques de referencia en las regiones seca y húmeda. Los almacenes de C se muestran dentro de los cuadros con línea continua y están expresados en Mg C ha⁻¹; junto al valor del almacén de C se muestra entre paréntesis el porcentaje que representa del C total medido (piso forestal + suelos). El C total medido en cada bosque de referencia se muestra en un cuadro con relleno y está expresado en Mg C ha⁻¹. Los flujos de C se muestran en rectángulos con línea discontinua; la biomasa microbiana está expresada en $\mu\text{g C g}^{-1}$ suelo y el CO₂ de la descomposición de la MOS está expresado en $\mu\text{g C g}^{-1}$ suelo día⁻¹.

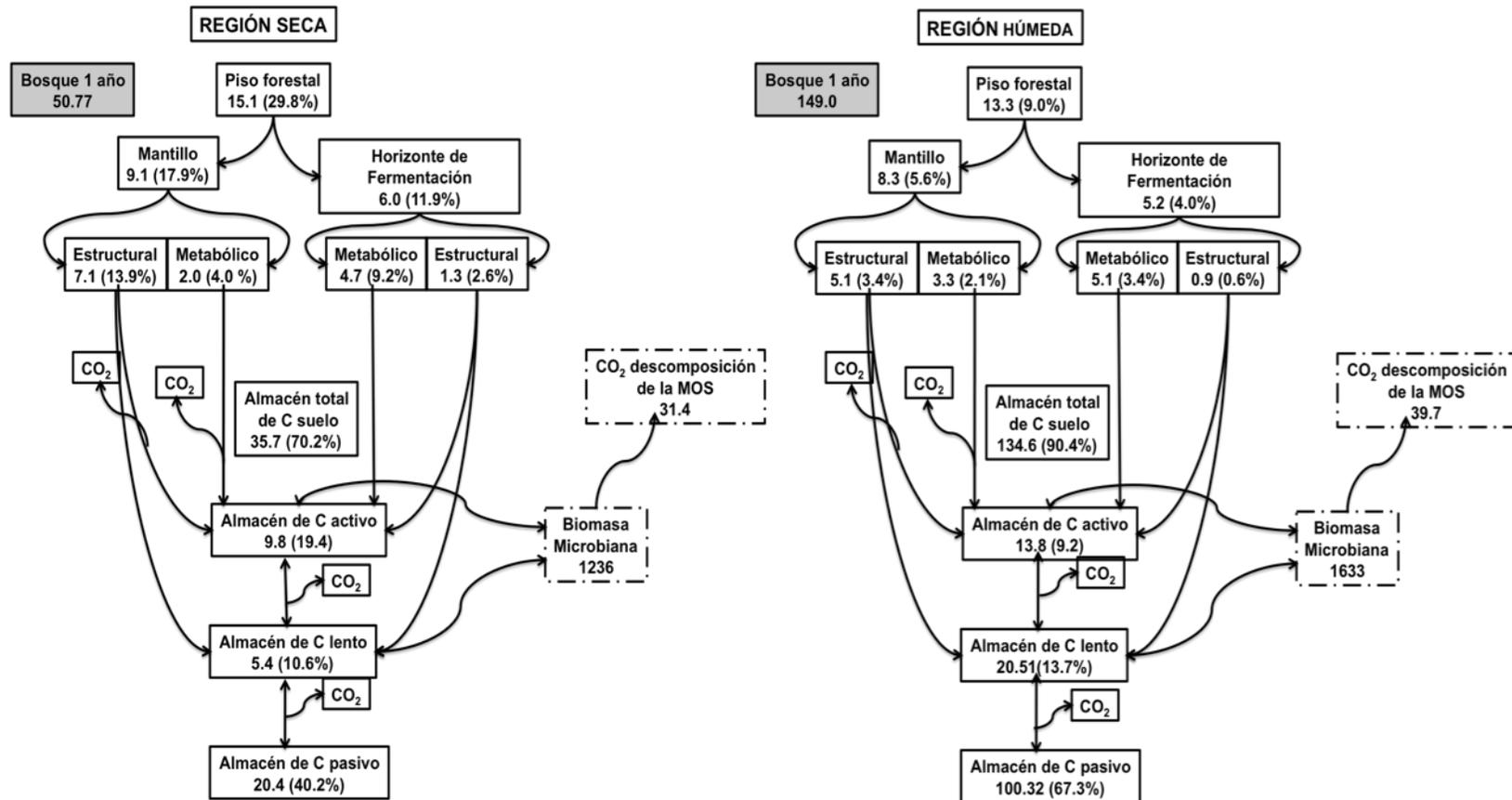


Figura 4.2. Almacenes y flujos de C en el piso forestal y en el suelo de los bosques con un año de abandono después del aprovechamiento en las regiones seca y húmeda. Los almacenes de C se muestran dentro de los cuadros con línea continua y están expresados en Mg C ha⁻¹; junto al valor del almacén de C se muestra entre paréntesis el porcentaje que representa del C total medido (piso forestal + suelos). El C total medido en cada bosque de referencia se muestra en un cuadro con relleno y está expresado en Mg C ha⁻¹. Los flujos de C se muestran en rectángulos con línea discontinua; la biomasa microbiana está expresada en µg C g⁻¹ suelo y el CO₂ de la descomposición de la MOS está expresado en µg C g⁻¹ suelo día⁻¹.

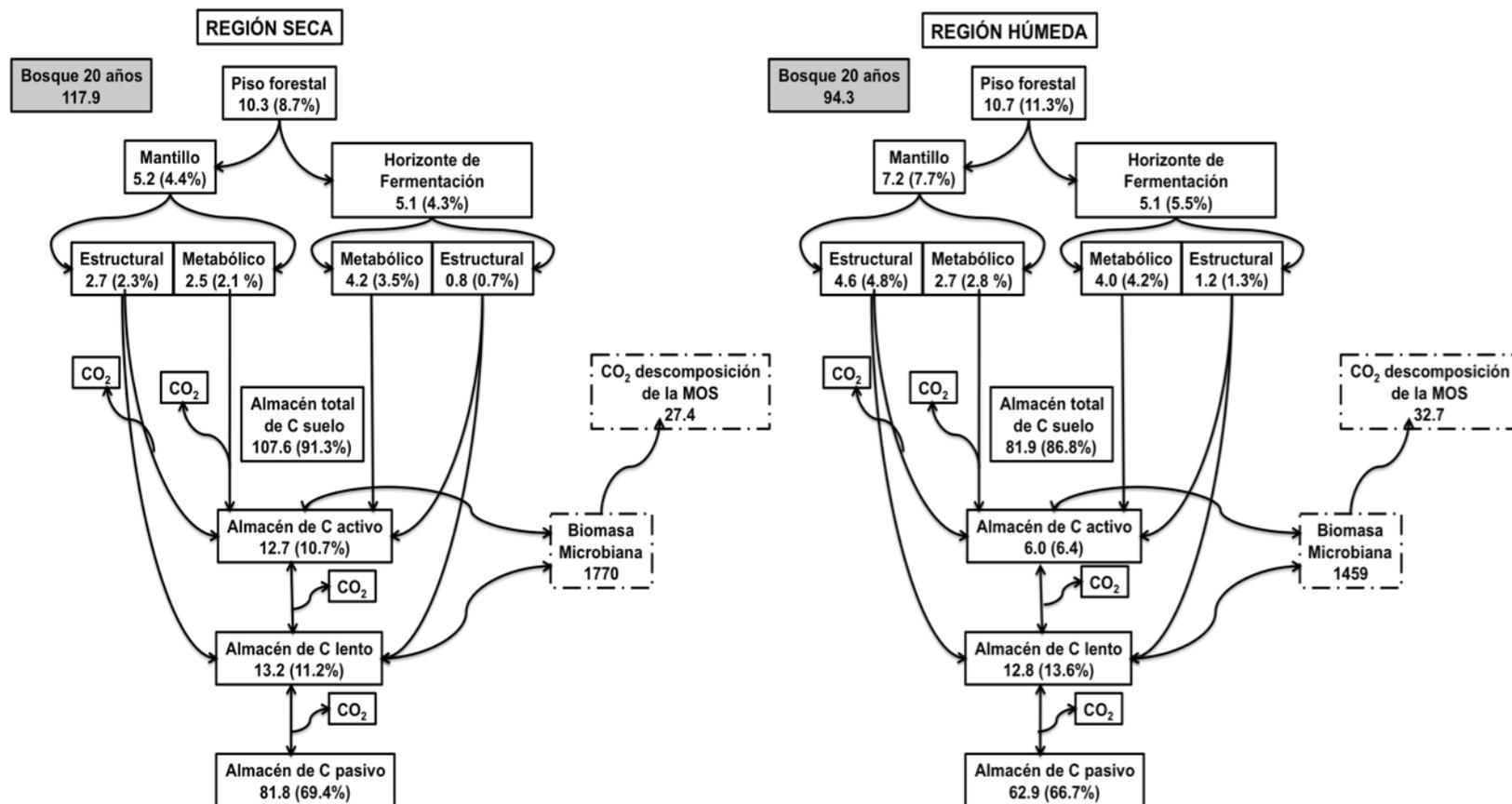


Figura 4.3. Almacenes y flujos de C en el piso forestal y en el suelo de los bosques con 20 años de abandono después del aprovechamiento en las regiones seca y húmeda. Los almacenes de C se muestran dentro de los cuadros con línea continua y están expresados en Mg C ha⁻¹; junto al valor del almacén de C se muestra entre paréntesis el porcentaje que representa del C total medido (piso forestal + suelos). El C total medido en cada bosque de referencia se muestra en un cuadro con relleno y está expresado en Mg C ha⁻¹. Los flujos de C se muestran en rectángulos con línea discontinua; la biomasa microbiana está expresada en $\mu\text{g C g}^{-1}$ suelo y el CO₂ de la descomposición de la MOS está expresado en $\mu\text{g C g}^{-1}$ suelo día⁻¹.