



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

SERVICIOS ECOSISTÉMICOS Y CALIDAD DE SITIO EN UN BOSQUE TROPICAL
PERENNIFOLIO DEL SURESTE DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

ARMANDO NAVARRETE SEGUEDA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DRA. CHRISTINA DESIREE SIEBE GRABACH
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. LORENZO VÁZQUEZ SELEM
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., ENERO, 2018.



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 GEOLOGÍA

MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

SERVICIOS ECOSISTÉMICOS Y CALIDAD DE SITIO EN UN BOSQUE TROPICAL
PERENNIFOLIO DEL SURESTE DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

ARMANDO NAVARRETE SEGUEDA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DRA. CHRISTINA DESIREE SIEBE GRABACH
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. LORENZO VÁZQUEZ SELEM
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX., ENERO, 2018.



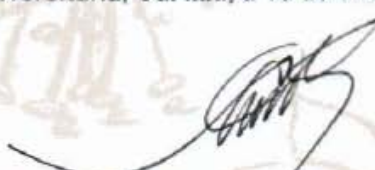
Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 23 de octubre de 2017, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **NAVARRETE SEGUEDA ARMANDO** con número de cuenta **300185706** con la tesis titulada **"SERVICIOS ECOSISTÉMICOS Y CALIDAD DE SITIO EN UN BOSQUE TROPICAL PERENNIFOLIO DEL SURESTE DE MÉXICO"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. CHRISTINA DESIREE SIEBE GRABACH**:

Presidente: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Vocal: DRA. SILKE CRAM HEYDRICH
Secretario: DR. LORENZO VÁZQUEZ SELEM
Suplente: DRA. HELENA COTLER ÁVALOS
Suplente: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 15 de enero de 2018.



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Primeramente, al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la formación recibida durante el curso de mis estudios de doctorado.

También, agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para llevar a cabo mis estudios de posgrado. De la misma forma, agradezco el apoyo económico brindado por el Proyecto de Investigación PAPIIT número IN221613-3.

A la Dra. Christina Siebe mi tutora principal, por creer en mí y por ayudarme a crecer como estudiante y a desarrollar con éxito los múltiples aspectos de esta tesis. De igual forma, a los miembros del Comité Tutor, los doctores Guillermo Ibarra-Manríquez y Lorenzo Vázquez Selem, por ser parte de mi formación académica y personal, por todas sus observaciones y comentarios enriquecedores.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Quiero agradecer a los miembros del jurado por todos sus comentarios, los cuales enriquecieron esta tesis. Particularmente al Dr. Miguel Martínez Ramos por colaborar de la forma en la que lo hizo para el desarrollo global del proyecto. Así mismo, mi más profundo agradecimiento y respeto al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez, por compartir su conocimiento académico y personal, por su apoyo desinteresado y su valiosa amistad.

Nuevamente, a mi tutora, la Dra. Christina Siebe por compartir toda su gran experiencia y visión sobre el recurso natural que amo y me apasiona (los suelos). Aun me falta mucho y espero seguir aprendiendo de usted.

Quiero agradecer a Mario Cayetano, Sara López Rivera y Lourdes González Arqueros, al igual que a Natura y Ecosistemas Mexicanos A. C., por el invaluable apoyo recibido para el trabajo de campo en la Selva Lacandona. Así mismo, a Kumiko Shimada, Lucy Mora-Palomino y René Alcalá Martínez por el apoyo en los análisis de laboratorio.

Quiero agradecer especialmente a Antonio y Gilberto Jamangape por su valioso apoyo en el trabajo de campo, al igual que a los habitantes de Chajul y Loma bonita que me permitieron realizar muestreos en su propiedad.

A Elizabeth Chávez García, porque ha sido un gran y vital apoyo académico y personal.

A todos los compañeros del laboratorio de ecología y sistemática vegetal, quienes sufrieron todas mis preguntas en el tema vegetal, particularmente al Dr. Jorge Cortés Flores por su apoyo en múltiples temas técnicos y teóricos para la realización de esta tesis.

Finalmente, mi más grande agradecimiento a mi familia, particularmente a Cecilia Segueda, Evan Mateo Navarrete y Lourdes González Arqueros, quienes son fuente inspiración y el motivo de superación cada día.

Si me falta alguien, me disculpo, porque reconozco que no logramos nada solos. Estamos definidos, en parte, por nuestras metas y la gente que nos ayuda cumplirlas.

Índice

| | |
|---|------------|
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| INTRODUCCIÓN GENERAL | 3 |
| CAPÍTULO I | |
| CARACTERIZACIÓN GEOPEDOLÓGICA Y CALIDAD DE SITIO DE UNA SELVA TROPICAL..... | 19 |
| CAPÍTULO II (ARTÍCULO REQUISITO) | |
| AVAILABILITY AND SPECIES DIVERSITY OF FOREST PRODUCTS IN A NEOTROPICAL RAINFOREST LANDSCAPE | 30 |
| CAPÍTULO III | |
| VARIATION OF MAIN TERRESTRIAL CARBON STOCKS AT THE LANDSCAPE-SCALE ARE SHAPED BY SOIL IN A TROPICAL RAINFOREST | 57 |
| DISCUSIÓN GENERAL | 93 |
| CONCLUSIONES GENERALES | 110 |

Resumen

El bosque tropical perennifolio (BTP) alberga una alta densidad de especies arbóreas, las cuales suministran potencialmente una gran cantidad de servicios ecosistémicos (SE). Sin embargo, un tema de investigación poco abordado hasta ahora es cómo la variación de los atributos de los suelos y las geoformas afectan a la estructura y composición arbórea del BTP y con ello, su capacidad de suministrar SE a escala del paisaje. Particularmente en ecosistemas heterogéneos como el BTP, estos factores no pueden ser ignorados bajo la perspectiva del manejo sustentable. En esta tesis, describo la variación espacial de los atributos de los suelos y las geoformas del paisaje de un BTP. Posteriormente, analizo la estructura y composición de la comunidad arbórea para evaluar los SE de provisión de productos forestales maderables y no maderables, así como la captura de carbono, a través de la medición de los principales almacenes. El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (RBMA), en el área circundante a la Estación Chajul. En el Capítulo I, se delinearon unidades de paisaje siguiendo el enfoque geopedológico, las cuales, son unidades espaciales discretas que integran atributos de la geología, el suelo y el relieve. Dentro de estas unidades, se analizó la variación de la comunidad arbórea como respuesta a la calidad de sitio. Posteriormente, se evaluó la disponibilidad de productos forestales maderables y no maderables (Capítulo II) y los principales almacenes de carbono (Capítulo III) en el área de estudio. Los resultados muestran que las unidades del paisaje presentan calidades de sitio contrastantes y también potenciales distintos para la provisión de los servicios ecosistémicos. A partir de análisis multivariados se identificaron gradientes de calidad de sitio asociados con la profundidad del suelo, y su efecto en la capacidad de retención de agua y el aporte de nutrimentos, cambios en pH y el porcentaje de saturación de aluminio, que influyen significativamente sobre la variación espacial de la abundancia, diversidad y productividad de especies arbóreas con potencial maderable y no maderable, así como la variación espacial de los principales almacenes de carbono. Finalmente, discuto la forma en la que la calidad de sitio influye, a través de su efecto en la comunidad arbórea, en la prestación de los SE y, por otra parte, la pertinencia del enfoque geopedológico para la evaluación y manejo integral de los SE en la porción estudiada de la Selva Lacandona.

Abstract

The tropical rainforest (TRF) support a high density of tree species, which potentially supply a large number of ecosystem services (ES). However, little is known about how the spatial variation of soils and landforms affects the attributes of tree communities and the capacity of this kind of forest to supply ES at the landscape scale. Particularly in heterogeneous ecosystems such as TRF, these factors cannot be ignored in ecosystem management. In this thesis, I first describe the variability of abiotic landscape attributes, namely soils and landforms, then I analyze the structure and composition of the tree community in each geopedological land unit. Finally, I evaluate the ES provision of timber and non-timber forest products, as well as carbon storage in the Reserva de La Biosfera de Montes Azules, Southern Mexico. In chapter one, landscape units were delineated based on the geopedological approach. These land units are discrete portions of terrain that integrate lithological, soil and landform attributes, and allow to characterize the site quality indicators to which the structural parameters of the arboreal community respond at the landscape scale. In chapters II and III I evaluate the availability of timber and non-timber forest products and the main carbon stocks in the study area. The results show that landscape units have contrasting site quality and present different potentials for provision of ES. Multivariate analyzes allowed to identify soil rooting depth, soil nutrient stocks and available water storage capacity, pH and aluminum saturation in the ion exchange complex of soils as variables that significantly influence the potentials to provide the selected ES. Finally, I discuss, on the one hand, the way in which site quality contributes to shape the provision of ES and on the other hand, the usefulness of the geopedological approach for the evaluation of ES and for the management of the studied portion of the Lacandon forest.

Introducción general



Reserva de la biósfera de Montes Azules y río Lacantún desde El Arca de Noé, Chajul, Marqués de Comillas, Chiapas.

Introducción

Los servicios ecosistémicos (SE) son todos aquellos componentes de los ecosistemas que se consumen directamente, que se disfrutan, o que contribuyen a través de interacciones entre ellos, a generar condiciones adecuadas para el bienestar humano (Quijas *et al.*, 2010). De acuerdo con la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (MEA por sus siglas en inglés) (2005), se dividen en servicios ecosistémicos de regulación, de provisión, culturales y de soporte (Fig. 1). Tanto la producción como el mantenimiento de los SE están ligados directamente a funciones específicas que se realizan en cada ecosistema (de Groot *et al.*, 2010).

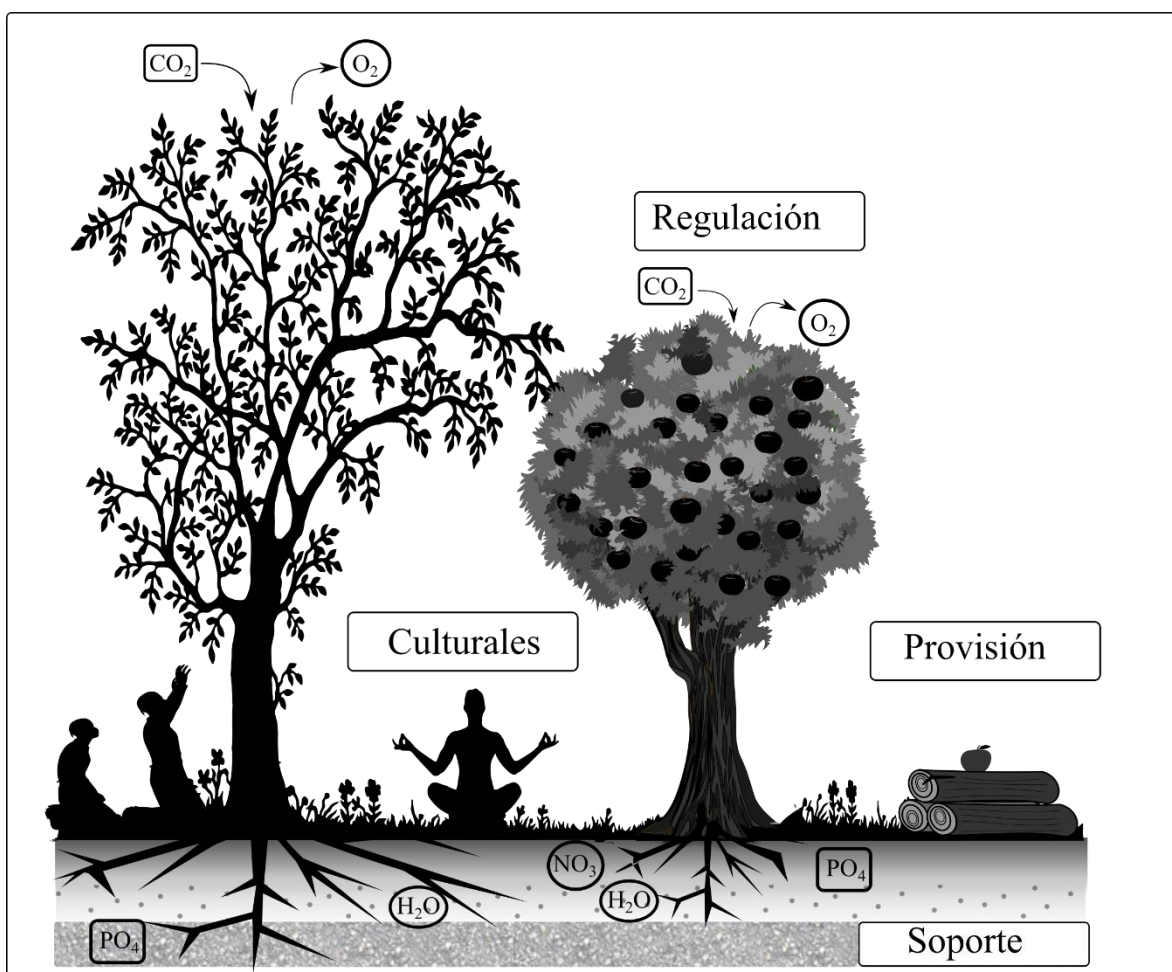


Figura 1. Ejemplos de servicios ecosistémicos descritos por el Millenium Ecosystem Assessment (MEA, 2005).

Las funciones de los ecosistemas pueden ser concebidas como un subconjunto de procesos ecológicos, los cuales son derivados de la interacción entre los componentes bióticos (p ej. fauna y vegetación) y abióticos (p. ej. luz, precipitación, agua y nutrientes del suelo, etc.) de cada ecosistema (de Groot *et al.*, 2002) (Figura 2). Si bien, la distinción entre función, servicio y beneficio se encuentra bajo debate (de Groot *et al.*, 2010), esta separación permite relacionar los SE con los factores que determinan su variación a diferentes escalas.

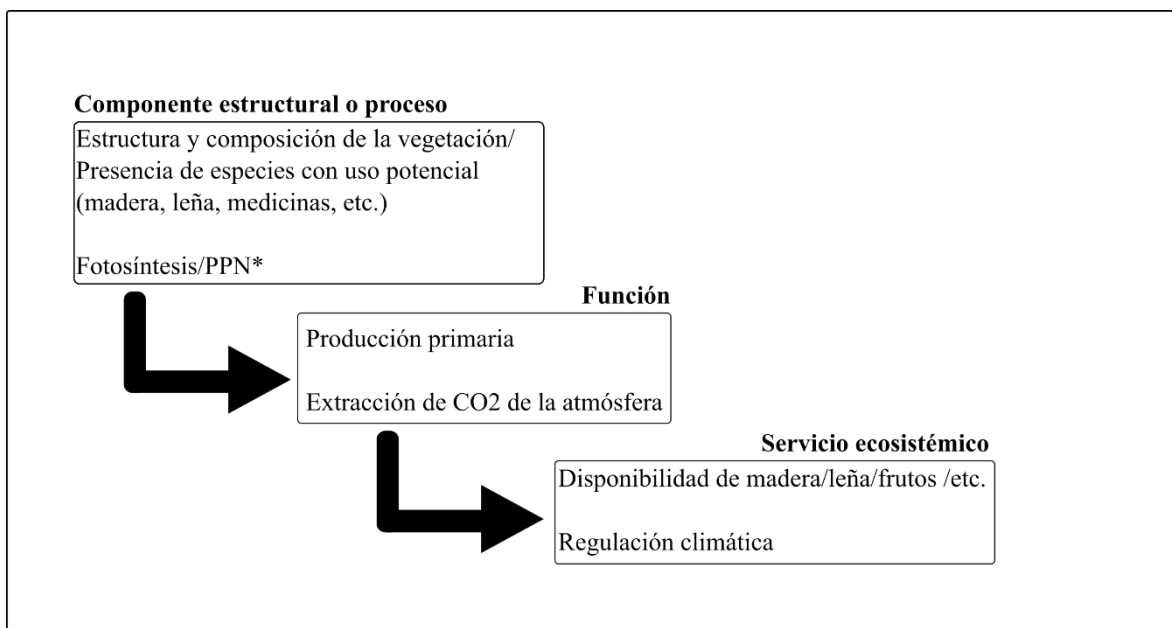


Figura 2. Ejemplo de componentes y procesos que intervienen en la cascada de generación de los servicios ecosistémicos (SE). Adaptado de: de Groot *et al.* (2002) y Spangenberg *et al.* (2014). *PPN=producción primaria neta.

A partir de la definición de Quijas *et al.* (2010) sobre los SE, se deriva que componentes particulares del ecosistema pueden generar, simultáneamente, dos o más SE. Por ejemplo, un ecosistema, a través de sus componentes abióticos (agua, nutrimentos, etc.) suministra el SE de soporte para el establecimiento de la vegetación (e. g., comunidad arbórea), a su vez los árboles contribuyen a regular el clima a través de la fijación de CO₂ y el aumento del almacén de carbono terrestre, pero al mismo tiempo, por medio de sus estructuras reproductivas y vegetativas pueden proveer frutos, fibras, componentes activos para medicinas, etc. (Fig. 1). En este ejemplo, por lo tanto, el mantenimiento de la comunidad arbórea en un área específica, puede ser considerado como un SE que contribuye a la

generación/suministro de otros (Cardinale *et al.*, 2012; Hooper *et al.*, 2012; Mace *et al.*, 2012).

De acuerdo Burkhard *et al.* (2012), el suministro de los SE se refiere a la capacidad de un área particular para proveer un paquete específico de bienes y servicios. Al respecto se ha demostrado que la diversidad vegetal, ya sea a nivel comunitario o de rasgos funcionales, se encuentra positivamente relacionada a la generación de múltiples SE (Balvanera *et al.*, 2006; Cardinale *et al.*, 2012, 2011; Hooper *et al.*, 2012; Poorter *et al.*, 2015; Quijas *et al.*, 2012, 2010). Sin embargo, esta relación no es lineal ni homogénea a lo largo del paisaje, (Fisher *et al.*, 2009); cada servicio a esta escala depende de un conjunto de características, las cuales pueden cambiar a lo largo del tiempo y el espacio, y que en última instancia, influyen la variación del nivel/intensidad de suministro de los SE (Mace *et al.*, 2012; Willemsen *et al.*, 2012) (Fig. 3). Al respecto, Tylianakis *et al.* (2008) proponen que el efecto de los componentes bióticos sobre las funciones de los ecosistemas podría tener su mayor impacto en ambientes heterogéneos. Esta propuesta es particularmente relevante en ecosistemas heterogéneos y megadiversos como los bosques tropicales, los cuales albergan al menos dos terceras partes de la biodiversidad terrestre (Gardner *et al.*, 2009) y proveen múltiples SE (Costanza *et al.*, 2014, 1997; Fearnside, 2000; Laurance *et al.*, 2014).

La evaluación de la variación espacial de los SE a escala del paisaje requiere conocimiento sobre de la variación de los componentes (bióticos y abióticos) que los generan, sin embargo, estas relaciones son poco conocidas incluso en ecosistemas simples (Balvanera, 2012; Mace *et al.*, 2012) y dificulta su evaluación precisa. Kremen (2005), propone un enfoque para la evaluación de los SE que permite integrar de forma explícita la interacción de los componentes, por medio de: 1) la identificación de los “Proveedores de los SE”, 2) la identificación de los aspectos de la estructura de la comunidad que afectan las funciones de los componentes en paisajes “reales”, y 3) la evaluación de los factores que determinan la provisión de los SE seleccionados. En términos espaciales, unidades del paisaje que aniden características de los proveedores de los SE (es decir, la variación de los componentes bióticos y abióticos), pueden derivar en unidades proveedoras de servicios (Kremen, 2005; Luck *et al.*, 2003; Syrbe y Walz, 2012). Bajo la propuesta de Kremen (2005), el estudio de la estructura y composición de la comunidad arbórea a lo largo del paisaje, así como de los factores biofísicos que afectan tal variación, puede constituir el primer paso para el

entendimiento de la dinámica forestal (Bär *et al.*, 2006), y generar información sobre la variación de los SE en el bosque tropical a escala del paisaje, así como de los factores biofísicos que los determinan.

A nivel global, existen múltiples opciones para la evaluación y mapeo de los SE, por ejemplo, los modelos InVEST (*Integrated valuation of ecosystem services and tradeoffs*), ARIES (*Artificial Intelligence for Ecosystem Services*) o, MIMES (*Multiscale Integrated Model of the Earth Systems' Ecological Service*). Estos modelos trabajan principalmente a nivel de cuenca hidrográfica, sin embargo, su modelación enfrenta múltiples problemas técnicos que limitan/condicionan su confiabilidad. Varios de ellos, están asociados con la disponibilidad de datos empleados para la modelación, o en caso de contar con éstos, no están disponibles a la resolución necesaria (Hauck *et al.*, 2013; Nelson *et al.*, 2009; Seppelt *et al.*, 2011). De esta forma, las cuencas hidrográficas son buenas unidades de manejo ya que tienen límites bien definidos (parteaguas) que a su vez, permiten anidar componentes bióticos, abióticos y aspectos sociales (Maass y Cotler, 2007). No obstante, al interior de las mismas existe gran variación espacial de los componentes bióticos y abióticos, la cual debe ser identificada para la evaluación precisa de los SE.

Identificar la relación entre los componentes bióticos y abióticos del ecosistema y cómo su variación espacial determina los SE en el bosque tropical requiere la comparación de conjuntos de datos de distribución de especies arbóreas con sus correspondientes datos sobre los factores ambientales, por ejemplo clima, relieve y suelo (Baldeck *et al.*, 2012; Brown *et al.*, 2013; Hardy y Sonké, 2004). Un enfoque conceptual que permite abordar esta relación, es la evaluación de la calidad de sitio, la cual integra factores ambientales relevantes (suelo-relieve-clima) que afectan las comunidades bióticas de un ecosistema (Wang y Klinka, 1996). Este enfoque, por lo tanto, permite identificar los atributos del paisaje que determinan la variación espacial de la diversidad arbórea y la variación resultante de los SE (Fig. 3).

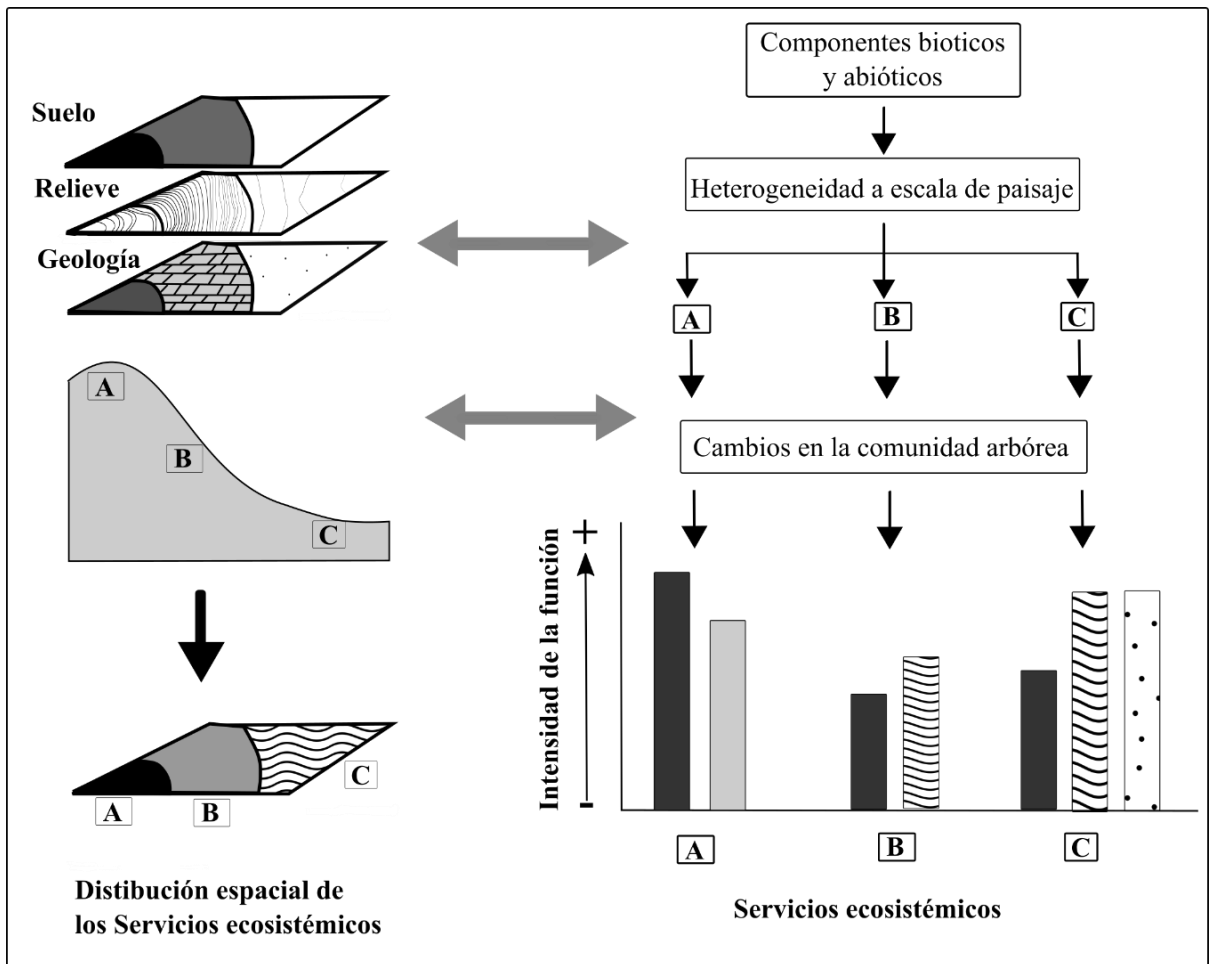


Figura 3. Integración de la heterogeneidad ambiental a la cascada de generación de servicios de los ecosistemas (SE). La variación a escala del paisaje de los componentes del ecosistema (Condiciones A, B y C) puede generar variación en las funciones y, en consecuencia, en el tipo e intensidad de los SE resultantes. Adaptado de Harrison *et al.* (2014) y Hooper *et al.* (2005).

Si bien se han abordado algunos aspectos biofísicos que influyen sobre la generación y mantenimiento de los SE [p. ej. la sección especial de *Forest Ecology y Management*, 258(9): 1825-1895, (2009)], gran parte de la literatura disponible se ha centrado en el papel de la biodiversidad (riqueza y/o composición de especies, rasgos funcionales, etc.) sobre los SE. Aunque la dimensión biofísica es sólo uno de los componentes necesarios para el entendimiento de la variación de la comunidad arbórea y de los SE (Guariguata y Balvanera, 2009) a escala del paisaje, este conocimiento es fundamental y pocas veces abordado para el manejo del ecosistema orientado a los SE. Debido a que el bosque tropical es un ecosistema

heterogéneo desde la perspectiva de sus componentes bióticos y abióticos y altamente biodiverso, hipótesis de este trabajo fueron 1) este ecosistema presentará modificaciones en el tipo y la intensidad de SE suministrados a escala del paisaje (Figura 2). De igual forma, debido a que existe una estrecha relación entre los componentes previamente mencionados como generadores de SE, se espera que, 2) al cuantificar la variación de estos componentes, se puedan identificar los conductores de la variación de los SE a escala del paisaje.

A pesar de contar con una limitada comprensión de los componentes y procesos que soportan los SE y su variación a escala del paisaje, estas relaciones no pueden ser ignoradas en el manejo de los ecosistemas, ya que tanto los componentes como los SE resultantes, son vulnerables a modificaciones por el manejo (Mace *et al.*, 2012). Un problema, particularmente difícil de abordar, es la confiabilidad de los datos de la base biofísica (suelo, relieve, geología), que permitan responder preguntas como: ¿Cómo es que los componentes de los ecosistemas se traducen en los SE? (Seppelt *et al.*, 2011), o establecer límites (más allá de las cuencas) para el manejo del ecosistema orientado a la oferta real (tipo y magnitud) de los SE a escala del paisaje. Un enfoque metodológico que permite abordar ambos aspectos, es la delimitación de unidades del paisaje (Zonneveld, 1989), ya que permite delimitar espacios geográficos relativamente homogéneos en función de la base biofísica (componentes bióticos y abióticos) (Bocco *et al.*, 2010) y, por lo tanto, en función de la perspectiva de Kremen (2005), anidar condiciones relativamente homogéneas de los proveedores de los SE.

Un método eficiente y ampliamente desarrollado para la delimitación de las unidades mencionadas, es la integración de geomorfología y edafología, ya que integra elementos geomorfológicos (como la geometría y morfogénesis del relieve) que permiten delinear el contorno (límites) de las unidades del paisaje sobre el territorio y, a su vez, el efecto de los elementos geomorfológicos sobre la variación espacial de las propiedades de los suelos (Zinck *et al.*, 2016; Zinck, 2012). Un enfoque particularmente robusto para la integración geomorfo-edafológica, es el levantamiento geopedológico, ya que combina procedimientos convencionales de campo con las ventajas de la teledetección para la captura de datos y de los sistemas de información geográfica para su procesamiento (Zinck, 2012). Una vez capturados los componentes a escala del paisaje, un aspecto fundamental es la evaluación de indicadores que describan qué componentes del ecosistema generan los SE y su intensidad.

Por ejemplo, la biomasa total puede actuar como indicador del SE de regulación (captura de CO₂), al igual que para la generación del SE de provisión (i.e. potencial de producción de madera, leña o materiales de construcción) (de Groot et al., 2010).

De esta forma, el objetivo general de esta tesis fue evaluar los cambios de los componentes abióticos (agua y nutrientes del suelo, relieve, geología, geomorfología) a partir del levantamiento geopedológico y, en combinación de la evaluación de calidad de sitio, determinar cómo es que estos componentes afectan la variación de la comunidad arbórea en un bosque tropical perennifolio ambientalmente heterogéneo. Finalmente, se utiliza esta información para evaluar cómo la variación de los componentes del ecosistema influye sobre la intensidad a la que se suministran los SE a escala de paisaje en el bosque tropical perennifolio.

Burkhard et al., (2012) enfatizan que el suministro de los SE está directamente relacionado con los bienes y servicios activamente consumidos, ya que estrictamente, los SE sólo se pueden considerar como tales en función de su contribución directa al bienestar humano (Fisher et al., 2009). Por lo tanto, existen diferencias entre el suministro potencial de los SE y el realizado de los mismos (Verhagen et al., 2015). No obstante, con la finalidad de identificar cómo es que la variación de los componentes influye sobre el suministro de los SE, en esta tesis, se abordó el suministro de los SE desde la perspectiva de Martínez-Harms y Balvanera (2012), al considerar el potencial de los componentes del bosque tropical para suministrar SE, independientemente de si los componentes son realmente usados o valorados. Bajo este contexto, se plantearon las investigaciones incluidas en esta tesis. El trabajo se realizó en un bosque maduro de la parte sur de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (RBMA), en área circundante a la Estación Chajul dentro de la región de la selva Lacandona, en el sureste de México (Figura 4). El área está cubierta por un mosaico de tipos de vegetación clasificada principalmente como selva alta perennifolia (Miranda y Hernández, 1963) o bosque tropical perennifolio (BTP) (Rzedowski, 1978) cuya estructura responde a variaciones de suelo (Siebe *et al.*, 1995; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002). Debido a que este mosaico se encuentra bajo el mismo clima, es posible evaluar el efecto del relieve, la geología y los suelos sobre la estructura y composición de la comunidad arbórea, y a su vez, analizar cómo estos componentes bióticos y abióticos influyen sobre la provisión de los SE en el área de estudio.

En el capítulo I se presenta el análisis de la distribución espacial de los componentes biofísicos del área de estudio. El objetivo de este capítulo fue delinear unidades geopedológicas que permitieran identificar unidades con calidad de sitio contrastante a las cuales se pudieran asociar los cambios en la comunidad arbórea y, posteriormente los SE que ésta aporta. Los SE seleccionados en el presente trabajo fueron la provisión de productos forestales maderables y no maderables, así mismo se analizó la contribución del área al SE de regulación de la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera, evaluado a partir de la estimación de los almacenes de carbono de este bosque tropical. Estos servicios fueron abordados en los capítulos II y III respectivamente.

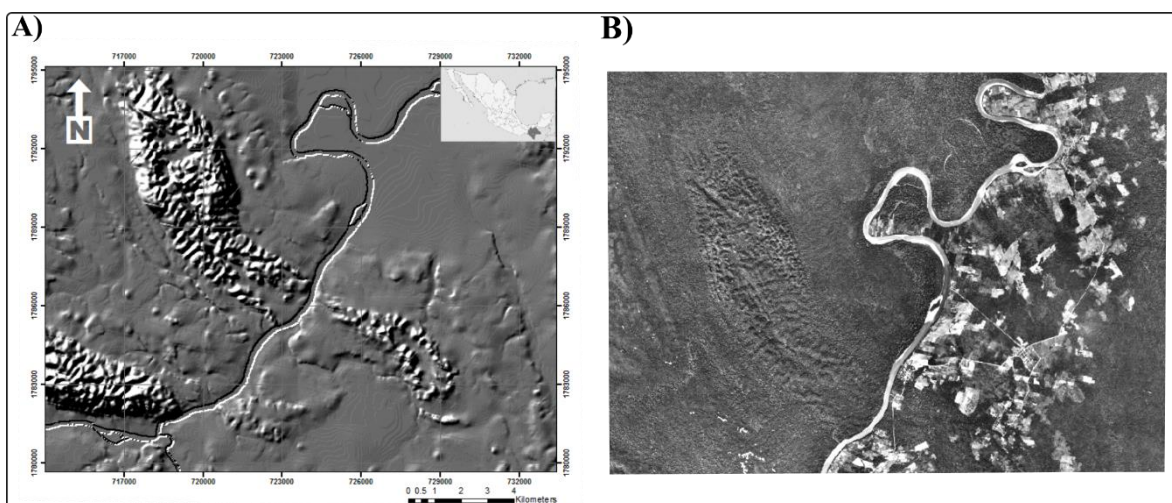


Figura 4. Área circundante a la estación Chajul. A) Modelo digital a escala 1:50,000 que muestra la variación del terreno en el área de estudio. B) Ortofoto de INEGI en la cual se observa la Reserva de Montes Azules al noroeste del río Lacantún.

La alta biodiversidad del BTP representa una baja densidad de congéneres, dentro de la cual, el SE de provisión de productos forestales potenciales se encuentran en cantidad y calidad variable (Belcher y Schreckenber, 2007; Boot, 1997). En el Capítulo II, se aborda la variación del SE de provisión en el área de estudio, tomando como variables de respuesta asociadas a este servicio a la variación del tipo y la abundancia de los productos forestales potenciales, para lo cual se seleccionaron unidades geopedológicas de calidad de sitio contrastante. En cada una se estimó la abundancia, la frecuencia y la composición de ensamblajes de árboles que presentaran productos forestales potenciales. Así mismo, usando

un análisis multivariado, se evaluó el efecto de los atributos de calidad de sitio sobre la capacidad de rendir productos forestales.

Otro aspecto del BTP relacionado a los SE, es que desempeña un papel clave en la regulación climática global debido a que almacena aproximadamente el 40% del carbono terrestre (\approx 43 billones de toneladas de carbono al año) y contribuye con más de la mitad de la productividad primaria (Beer *et al.*, 2010). Sin embargo, las estimaciones del almacén de carbono para los ecosistemas terrestres a menudo se enfrentan a una alta heterogeneidad biótica y abiótica que impide la cuantificación precisa de los mismos (Gibbs *et al.*, 2007). Por lo tanto, en el tercer capítulo del presente trabajo se aborda la variación del SE de captura de carbono en las unidades de terreno con calidad de sitio contrastante, tomando a los principales almacenes de carbono del BTP (biomasa aérea y subterránea, mantillo y suelo) como variables de respuesta asociadas a este servicio. El enfoque geopedológico se consideró adecuado para diferenciar el potencial para almacenar carbono en los diferentes componentes de cada unidad del terreno, y después para integrar la información en la totalidad del área de estudio considerando la superficie que abarca cada unidad de terreno del área de estudio.

En función de lo anteriormente expuesto y para mantener una estructura coherente de la presente tesis, el artículo de requisito corresponde con el Capítulo II.

Referencias

- Baldeck, C.A., Harms, K.E., Yavitt, J.B., John, R., Turner, B.L., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S.J., Chuyong, G.B., Kenfack, D., Thomas, D.W., Madawala, S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Supardi, M.N.N., Dalling, J.W., 2012. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20122532–20122532. doi:10.1098/rspb.2012.2532
- Balvanera, P., 2012. Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas* 21, 136–147.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem

- functioning and services. *Ecol. Lett.* 9, 1146–1156. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x
- Bär, E.M.C., Villaseñor, J.L., Amezcua, L.A., Tenorio, G.C., 2006. Redalyc.La flora arbórea de Michoacán, México.
- Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., Rodenbeck, C., Arain, M.A., Baldocchi, D., Bonan, G.B., Bondeau, A., Cescatti, A., Lasslop, G., Lindroth, A., Lomas, M., Luysaert, S., Margolis, H., Oleson, K.W., Rouspard, O., Veenendaal, E., Viovy, N., Williams, C., Woodward, F.I., Papale, D., 2010. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. *Science* (80). 329, 834–838. doi:10.1126/science.1184984
- Belcher, B., Schreckenberg, K., 2007. Commercialisation of Non-timber Forest Products: A Reality Check. *Dev. Policy Rev.* 25, 355–377. doi:10.1111/j.1467-7679.2007.00374.x
- Bocco, G., Mendoza, M., Priego, Á., Burgos, A., 2010. La cartografía de los sistemas naturales como base geográfica para la planeación territorial. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental, México.
- Boot, R., 1997. Extraction of non-timber forest products from tropical rain forests. Does diversity come at a price? *Netherlands J. Agric. Sci.* 45, 439–450.
- Brown, C., Burslem, D., Illian, J.B., Bao, L., Brockelman, W., Cao, M., Chang, L.W., Dattaraja, H.S., Davies, S., Gunatilleke, C. V., Gunatilleke, I.A., Huang, J., Kassim, A.R., LaFrankie, J. V., Lian, J., Lin, L., Ma, K., Mi, X., Nathalang, A., Noor, S., Ong, P., Sukumar, R., Su, S.H., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thompson, J., Uriarte, M., Valencia, R., Yap, S.L., Ye, W., Law, R., 2013. Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20130502–20130502. doi:10.1098/rspb.2013.0502
- Burkhard, B., Kroll, F., Nedkov, S., Müller, F., 2012. Mapping ecosystem service supply, demand and budgets. *Ecol. Indic.* 21, 17–29. doi:10.1016/j.ecolind.2011.06.019
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M.,

- Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. doi:10.1038/nature11148
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I., Gonzalez, A., 2011. The Functional Role of Producer Biodiversity in Ecosystems. *Am. J. Bot.* 98, 572–592. doi:10.3732/ajb.1000364
- Costanza, R., Arge, R., Groot, R. De, Farberk, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., Neill, R.V.O., Paruelo, J., Raskin, R.G., Suttonk, P., 1997. The value of the world' s ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S.J., Kubiszewski, I., Farber, S., Turner, R.K., 2014. Changes in the global value of ecosystem services. *Glob. Environ. Chang.* 26, 152–158. doi:10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002
- de Groot, R.S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L., Willemsen, L., 2010. Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecol. Complex.* 7, 260–272. doi:10.1016/j.ecocom.2009.10.006
- de Groot, R.S., Wilson, M. A, Boumans, R.M., 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecol. Econ.* 41, 393–408. doi:10.1016/S0921-8009(02)00089-7
- Fearnside, P.M., 2000. Global warming and Tropical Land-Use Change: Greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. *Clim. Change* 46, 115–158. doi:10.1023/A:1005569915357
- Fisher, B., Turner, R.K., Morling, P., 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecol. Econ.* 68, 643–653. doi:10.1016/j.ecolecon.2008.09.014
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12, 561–582. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x
- Gibbs, H.K., Brown, S., Niles, J.O., Foley, J.A., 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environ. Res. Lett.* 2, 45023. doi:10.1088/1748-9326/2/4/045023

- Guariguata, M.R., Balvanera, P., 2009. Tropical forest service flows: Improving our understanding of the biophysical dimension of ecosystem services. *For. Ecol. Manage.* 258, 1825–1829. doi:10.1016/j.foreco.2009.06.025
- Hardy, O.J., Sonké, B., 2004. Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon: Assessing the role of limited dispersal and niche differentiation. *For. Ecol. Manage.* 197, 191–202. doi:10.1016/j.foreco.2004.05.014
- Harrison, P.A., Berry, P.M., Simpson, G., Haslett, J.R., Blicharska, M., Bucur, M., Dunford, R., Egoh, B., Garcia-Llorente, M., Geamănă, N., Geertsema, W., Lommelen, E., Meiresonne, L., Turkelboom, F., 2014. Linkages between biodiversity attributes and ecosystem services: A systematic review. *Ecosyst. Serv.* 9, 191–203. doi:10.1016/j.ecoser.2014.05.006
- Hauck, J., Görg, C., Varjopuro, R., Ratamáki, O., Maes, J., Wittmer, H., Jax, K., 2013. “Maps have an air of authority”: Potential benefits and challenges of ecosystem service maps at different levels of decision making. *Ecosyst. Serv.* 4, 25–32. doi:10.1016/j.ecoser.2012.11.003
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B. a, Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., O’Connor, M.I., 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486, 105–8. doi:10.1038/nature11118
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35. doi:10.1890/04-0922
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecol.* 160, 91–112. doi:10.1023/A:1015839400578
- Kremen, C., 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecol. Lett.* 8, 468–479. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x
- Laurance, W.F., Sayer, J., Cassman, K.G., 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends Ecol. Evol.* 29, 107–116. doi:10.1016/j.tree.2013.12.001
- Luck, G.W., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., 2003. Population diversity and ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 18, 331–336. doi:10.1016/S0169-5347(03)00100-9

- Maass, M., Cotler, H., 2007. El Protocolo para el manejo de ecosistemas en cuencas hidrográficas, in: Cotler, H. (Ed.), *El Manejo Integral de Cuencas En México: Estudios Y Reflexiones Para Orientar La Política Ambiental*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, México, pp. 41–58.
- Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends Ecol. Evol.* 27, 19–26. doi:10.1016/j.tree.2011.08.006
- Martínez-Harms, M.J., Balvanera, P., 2012. Methods for mapping ecosystem service supply: a review. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 8, 17–25. doi:10.1080/21513732.2012.663792
- MEA, M.E.A., 2005. *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Washington, DC.
- Miranda, F., Hernández, X., 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. la Soc. Botánica México* 29–179.
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, Dr., Chan, K.M., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H., Shaw, Mr., 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front. Ecol. Environ.* 7, 4–11. doi:10.1890/080023
- Poorter, L., Van der Sande, M.T., Thompson, J., Arets, E.J.M.M., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Barajas-Guzmán, G., Boit, A., Bongers, F., Carvalho, F.A., Casanoves, F., Cornejo-Tenorio, G., Costa, F.R.C., de Castilho, C. V., Duivenvoorden, J.F., Dutrieux, L.P., Enquist, B.J., Fernández-Méndez, F., Finegan, B., Gormley, L.H.L., Healey, J.R., Hoosbeek, M.R., Ibarra-Manríquez, G., Junqueira, A.B., Levis, C., Licona, J.C., Lisboa, L.S., Magnusson, W.E., Martínez-Ramos, M., Martínez-Yrizar, A., Martorano, L.G., Maskell, L.C., Mazzei, L., Meave, J.A., Mora, F., Muñoz, R., Nytch, C., Pansonato, M.P., Parr, T.W., Paz, H., Pérez-García, E.A., Rentería, L.Y., Rodríguez-Velazquez, J., Rozendaal, D.M.A., Ruschel, A.R., Sakschewski, B., Salgado-Negret, B., Schiatti, J., Simões, M., Sinclair, F.L., Souza, P.F., Souza, F.C., Stropp, J., Ter Steege, H., Swenson, N.G., Thonicke, K., Toledo, M., Uriarte, M., Van der Hout, P., Walker, P., Zamora, N., Peña-Claros, M., 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 1314–1328. doi:10.1111/geb.12364

- Quijas, S., Jackson, L.E., Maass, M., Schmid, B., Raffaelli, D., Balvanera, P., 2012. Plant diversity and generation of ecosystem services at the landscape scale: expert knowledge assessment. *J. Appl. Ecol.* 49, 929–940. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02153.x
- Quijas, S., Schmid, B., Balvanera, P., 2010. Plant diversity enhances provision of ecosystem services: A new synthesis. *Basic Appl. Ecol.* 11, 582–593. doi:10.1016/j.baae.2010.06.009
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Seppelt, R., Dormann, C.F., Eppink, F. V., Lautenbach, S., Schmidt, S., 2011. A quantitative review of ecosystem service studies: Approaches, shortcomings and the road ahead. *J. Appl. Ecol.* 48, 630–636. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01952.x
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J., Sánchez-Beltrán, S., 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast México., in: *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils*. Mulawarman University Press, Indonesia, pp. 40–58.
- Spangenberg, J.H., von Haaren, C., Settele, J., 2014. The ecosystem service cascade: Further developing the metaphor. Integrating societal processes to accommodate social processes and planning, and the case of bioenergy. *Ecol. Econ.* 104, 22–32. doi:10.1016/j.ecolecon.2014.04.025
- Syrbe, R.-U., Walz, U., 2012. Spatial indicators for the assessment of ecosystem services: Providing, benefiting and connecting areas and landscape metrics. *Ecol. Indic.* 21, 80–88. doi:10.1016/j.ecolind.2012.02.013
- Tylianakis, J.M., Rand, T. a., Kahmen, A., Klein, A.M., Buchmann, N., Perner, J., Tschardtke, T., 2008. Resource heterogeneity moderates the biodiversity-function relationship in real world ecosystems. *PLoS Biol.* 6, 0947–0956. doi:10.1371/journal.pbio.0060122
- Verhagen, W., Verburg, P.H., Schulp, N., Stürck, J., 2015. Mapping ecosystem services, in: Bouma, J., van Beukering, P. (Eds.), *Ecosystem Services: From Concept to Practice*. Cambridge University Press, Amsterdam, pp. 65–86. doi:10.1017/CBO9781107477612.006

- Wang, G.G., Klinka, K., 1996. Use of synoptic variables in predicting white spruce site index. *For. Ecol. Manage.* 80, 95–105. doi:10.1016/0378-1127(95)03630-X
- Willemen, L., Veldkamp, A., Verburg, P.H., Hein, L., Leemans, R., 2012. A multi-scale modelling approach for analysing landscape service dynamics. *J. Environ. Manage.* 100, 86–95. doi:10.1016/j.jenvman.2012.01.022
- Zinck, A., Metternicht, G., Bocco, G., Del valle, H., 2016. *Geopedology. An integration of geomorphology and pedology for soil and landscape studies.* Springer International Publishing.
- Zinck, J.A., 2012. *Geopedología. Elementos de geomorfología para estudios de suelos y de riesgos naturales.* ITC. Faculty of Geo-Information Science and Earth, Enschede, The Netherlands Observation,.
- Zonneveld, I.S., 1989. The land unit-A fundamental concept in landscape ecology, and its applications. *Landsc. Ecol.* 3, 67–86. doi:10.1007/BF00131171

Capítulo I

Caracterización geopedológica y calidad de sitio de una selva tropical.

Navarrete-Segueda, A., Vázquez-Selem, L., Siebe, C., 2015. Caracterización geopedológica y calidad de sitio de una selva tropical, En: Carabias, J., de la Maza, J., Cadena, R. (Eds.), Conservación y desarrollo sustentable en La Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias. Natura y Ecosistemas Mexicanos, México, pp. 87–96.



Perspectiva de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules desde el río Lacantún.

2.2 CARACTERIZACIÓN GEOPEDOLÓGICA Y CALIDAD DE SITIO DE UNA SELVA TROPICAL

Armando Navarrete-Segueda,¹ Lorenzo Vázquez-Selem,² Christina D. Siebe-Grabach³

2.2.1 EL AMBIENTE BIOFÍSICO EN LA SUBCUENCA DEL LACANTÚN

La heterogeneidad de las condiciones biofísicas en las que se desarrollan las selvas tropicales contribuyen a su alta biodiversidad y a su capacidad de ofrecer servicios fundamentales para el bienestar de las sociedades (Balvanera *et al.* 2012). Sin embargo, estas selvas son constantemente modificadas (Gibbs *et al.* 2010; Balvanera 2012) sin que exista la comprensión necesaria para predecir los cambios resultantes de su manejo (Guariata y Balvanera 2009), y sin que se evalúen las implicaciones del cambio de uso de suelo sobre la capacidad de rendir servicios ecosistémicos.

Si bien los marcos para el manejo en estas selvas continúan en desarrollo, uno de los aspectos importantes a considerar es su aplicabilidad en regiones con escenarios biofísicos y sociales contrastantes (Martínez-Ramos *et al.* 2012). La información edáfica existente en México para las áreas con cobertura de selva sólo identifica el suelo dominante en una región por motivos de escala (1:250 000), y es insuficiente para el monitoreo de las áreas tropicales a lo largo del tiempo y bajo distintos usos (Cotler 2003; Guariata y Balvanera 2009). Por lo tanto, una perspectiva del paisaje que incorpore conocimiento biofísico robusto es fundamental para entender los ecosistemas tropicales, tanto conservados como modificados (Gardner *et al.* 2009).

Un enfoque que permite integrar las condiciones biofísicas es el levantamiento geopedológico (Allende y Mendoza 2007). Este enfoque es particularmente sólido porque combina los procedimien-

tos convencionales de campo, con las ventajas de la teledetección para la obtención de datos, y los sistemas de información geográfica (SIG) para su procesamiento (Zinck 2005).

La Selva Lacandona alberga alrededor de 20% de la diversidad biológica mexicana, en tan sólo 0.16% del territorio nacional (Medellín 1996). Se encuentra en un paisaje muy variable en suelos y geformas, donde las comunidades bióticas responden a los respectivos cambios en la calidad de sitio (Siebe *et al.* 1995; Martínez-Ramos 2006). Este trabajo tiene como objetivo realizar una caracterización geopedológica necesaria para los estudios ambientales y ecológicos de la región sur de la Selva Lacandona.

2.2.2 METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se realizó en el área circundante a la Estación Chajul, al sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), así como en la porción del municipio Marqués de Comillas que abarca los ejidos de Galacia a Boca de Chajul y hasta la frontera con Guatemala. Predomina el clima cálido-húmedo, con una temperatura media anual de 22°C. La precipitación media anual es de 3 000 mm y se distribuye a lo largo del año a razón de 60 mm por mes durante la época seca (febrero-abril) y más de 300 mm por mes entre junio y octubre (Siebe *et al.*

¹ Posgrado en ciencias biológicas, Instituto de Geología, UNAM.

² Instituto de Geografía, UNAM.

³ Instituto de Geología, UNAM.

1995; INE 2000). Presenta áreas de selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia y vegetación sabanoide (Siebe *et al.* 1995; Martínez-Ramos *et al.* 2002). Se reconocen más de 3 400 especies de plantas vasculares para la región de la Selva Lacandona (Martínez *et al.* 1994), de las cuales 573 son árboles, y la diversidad de especies tiende a ser más abundante que en otras selvas húmedas de Centro y Suramérica (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002).

El área de estudio se localiza en la provincia fisiográfica de Sierras de Chiapas y Guatemala, dentro de la subcuenca del río Lacantún. La base geológica de la región la constituyen rocas calizas formadas durante el Cretácico, sobre las cuales descansan otras rocas sedimentarias del Terciario temprano, de diversa granulometría y composición (areniscas, conglomerados, lutitas, calcarenitas), todas ellas formadas por la acumulación gradual de sedimentos en el fondo marino. Estas formaciones rocosas fueron plegadas y levantadas por esfuerzos tectónicos, quedando la zona emergida hace unos 12 millones de años (SGM 1997; Padilla Sánchez 2007).

La dinámica de plegamiento, la disolución de la roca caliza y la fracturación geológica han contribuido al desarrollo de cuerpos de roca caliza en proceso de karstificación y un sistema de interfluvios y depresiones constituido por materiales sedimentarios diversos (García-Gil y Lugo 1992). Se pueden identificar al menos cuatro grandes unidades de relieve: 1) planicies aluviales; 2) terrazas aluviales; 3) lomeríos bajos, y 4) sierra kárstica.

Delimitación de unidades geomorfológicas

Para la integración geoecológica se utilizó el sistema de clasificación jerárquico propuesto por Zinck (1988) y Zinck y Valenzuela (1990). Para obtener unidades de mapeo e integración de la información se realizó la delimitación de unidades a partir de la interpretación visual de rasgos externos del relieve (Zinck 2012) en a) fotografías aéreas a escala 1: 20 000 del INEGI del año 1991, y b) el modelo digital de elevación

procesado a partir de curvas de nivel a escala 1:50 000 de la carta de E15D87 del INEGI (2013).

Suelo

Para caracterizar y cuantificar las propiedades de los suelos se realizó la recopilación de la información edáfica generada previamente por Siebe *et al.* (1995) y Celedón (2006); asimismo se realizó la descripción y muestreo de perfiles de suelo en las unidades dominantes del área de estudio, incluyendo rasgos geomorfológicos relevantes con base en el manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo, de Siebe *et al.* (2006), y que se clasificaron con base en la Base Referencial Mundial del Recurso Suelo (Iuss 2006). Se colectaron muestras por horizonte para el análisis de propiedades físicas y químicas en laboratorio.

Vegetación

Se recopiló información geológica y de las comunidades vegetales en las unidades geomorfológicas, para lo cual se consultó la cartografía temática existente y los estudios realizados en el área. Se revisaron los resultados que incluyen preferentemente árboles de d.a.p. ≥ 10 cm, en cuyo muestreo se describe el sitio/unidad geomorfológica, de tal forma que se pudiera cotejar con las unidades delimitadas en este trabajo.

2.2.3 RESULTADOS

La historia geológica de Chajul indica acontecimientos relativamente recientes que formaron un ambiente morfogenético mixto. Durante el Terciario temprano y medio tuvieron lugar procesos de plegamiento, levantamiento y fallamiento de las capas de roca (SGM 1997; Padilla Sánchez 2007) que dieron lugar a un *ambiente estructural* formado por un sistema de montañas alargadas con orientación noroeste-sureste, que se encuentran separadas por un *ambiente deposicional* formado durante el Pleistoceno y el Holoceno, es decir, en las últimas decenas

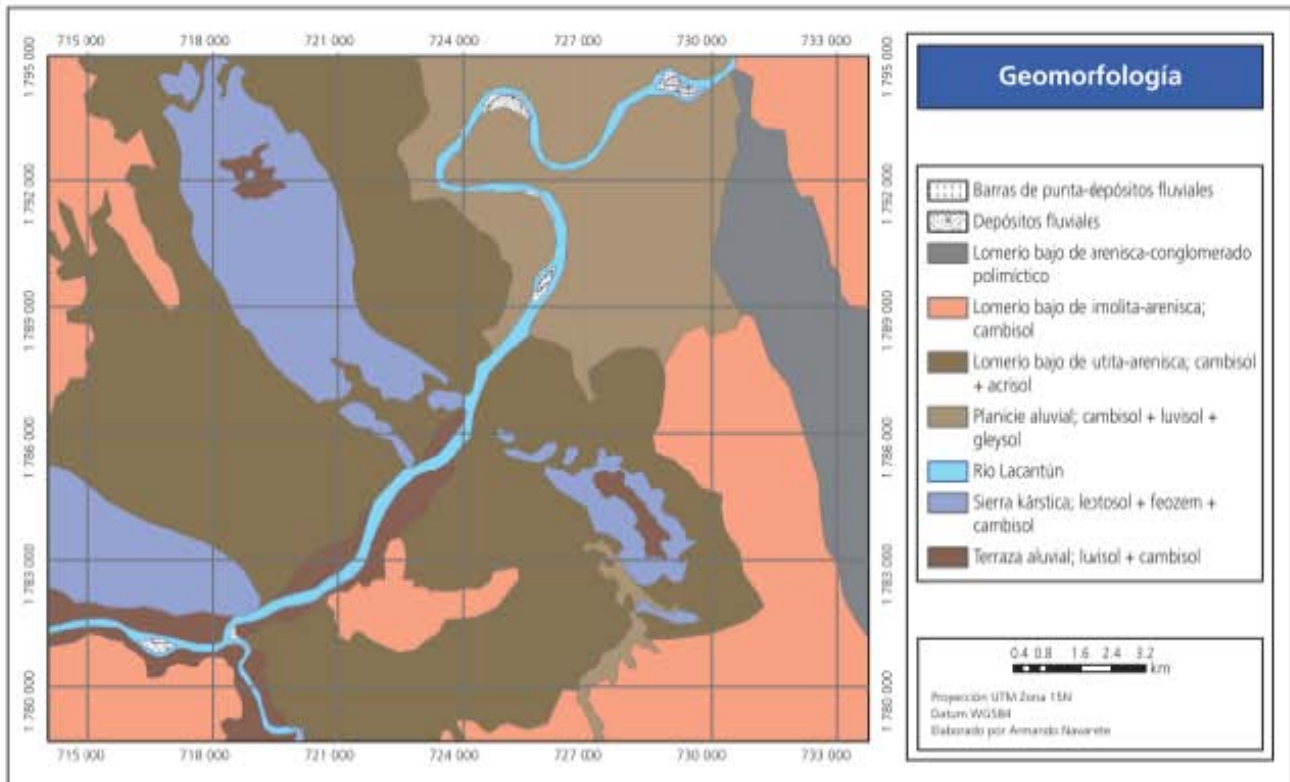


Figura 2.2.2 Unidades geomorfológicas del área de estudio.

arcillo-limosa. Su porosidad total es media-alta (47 a 60%), igual que su capacidad de aireación (8 a 12%). La capacidad de campo es de mediana a muy alta (277 a 667 litros/m²), al igual que la capacidad de retención de agua (135 a 325 litros/m²). El patrón de distribución de los suelos en esta unidad corresponde a una asociación de suelos de tipo fluvisol, cambisol y luvisol. Los perfiles descritos se clasifican como cambisol flúvico-estagnico (húmico, hiperéutrico); luvisol cutánico-estagnico (húmico, hiperéutrico, limico); cambisol flúvico (húmico, hiperéutrico); cambisol flúvico (hiperéutrico, limico) y gleysol. En algunos meandros del río Lacantún se pueden encontrar depósitos fluviales resultado de la dinámica de crecidas, a partir de la cual se forman zonas de deposición en los bordes interiores de las sinuosidades del río (barras de punta), en las cuales el sustrato comúnmente presenta textura arenosa y carece de vegetación. Dentro del cauce se logra identificar también bancos fluviales de are-

na y limo que tienen una ligera pendiente. Cubren 1% del área de estudio.

Lomeríos bajos

Cubren 70% del área de estudio y consisten de capas de roca sedimentaria inclinadas, alternando lutita, arenisca y caliza de la formación Soyaló del Paleoceno (55 a 67 Ma.). Sobre esta formación, durante el Eoceno (36 a 55 Ma.) se depositaron de manera concordante limolita y arenisca con intercalaciones de caliza de la formación del Bosque. Durante el Plioceno medio (5.1 a 1.6 Ma.) y hasta el Pleistoceno ocurrieron depósitos constituidos por arenisca, conglomerado polimictico (depósito de piedras redondeadas de distintos tipos) y limolita (SGM 1997).

Lomeríos bajos de arenisca-conglomerado polimictico

Se localizan al este del área de estudio, tienen una superficie de 2 990.4 hectáreas, en un intervalo de



JME

altitud que va de los 150 a los 200 m. El relieve consiste en ligeras elevaciones que forman un complejo de superficies cumbres y laderas con pendientes de entre 2 y 26°. Los suelos de esta unidad se formaron a partir de arenisca y conglomerado polimíctico.

Lomeríos bajos de limolita-arenisca

Tienen una superficie de 8 068.6 hectáreas, con altitudes que van de los 180 a los 200 m dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y de 150 a 200 m en la zona de Marqués de Comillas; presentan una topografía con pendientes de entre 2 y 26°. Los suelos, que se formaron sobre depósitos de sedimentos constituidos por limolita y arenisca, son de mediana profundidad (30 a 40 cm). Tienen un pH ligeramente ácido (6) y un alto contenido de materia orgánica (7% ± 1.7) en su horizonte superficial; su textura es franco-limosa y cuentan con un

espacio poroso total mediano a bajo (36 a 46%), una capacidad de aireación mediana (7.5 a 8.5%), una capacidad de campo baja (181 litros/m²) y una capacidad de retención de agua disponible para las plantas baja (67.1). El drenaje es deficiente y se observan evidencias de procesos de oxidación-reducción a 40 cm de profundidad. Se encuentran mantillos tipo Mull. Los suelos de esta unidad corresponden a cambisoles. De acuerdo con los perfiles descritos se clasifican como cambisol vértico-estagnico (hiperdístico) y cambisol estagnico (dístico).

Lomeríos bajos de lutita-arenisca

Son la unidad que tiene mayor superficie en el área de estudio; se presentan en un intervalo de altitud que va de los 150 a los 200 m. El relieve consta de ligeras elevaciones que forman un complejo de superficies cumbres y laderas con pendientes de en-

tre 2 y 26° en el área de la RBMA y de 2 a 6° en el área de Marqués de Comillas. Los suelos de esta unidad se pueden subdividir en suelos formados a partir de lutita y suelos formados a partir de arenisca. Los primeros presentan profundidad fisiológica media (60 a 66cm); tienen un pH fuertemente ácido (4.2) a moderadamente ácido (5.3) y altos contenidos de materia orgánica ($10.3\% \pm 6$) dentro de los primeros 20 cm. Son suelos bien estructurados en superficie; su textura va de arcillosa a arcillo-arenosa y el espacio poroso total es alto (> 50%), pero a profundidad el espacio poroso es mediano a bajo y su estructura suele ser masiva, lo que determina un drenaje deficiente. La capacidad de aireación del suelo es baja a mediana (4 a 11%); la capacidad de campo va de muy baja a alta (123 a 501) y la capacidad de retención de agua disponible para las plantas igualmente va de baja a alta (53 a 174 litros/m²). El suelo presenta rasgos que indican condiciones cambiantes de óxido-reducción. Los suelos se clasifican como cambisoles y los perfiles descritos corresponden a cambisol vértico-estagnico (hiperéutrico), cambisol estagnico (epidístrico), cambisol estagnico (húmico, hiperéutrico), cambisol estagnico (hiperéutrico).

En los suelos formados sobre areniscas la profundidad fisiológica es mediana (40 a 69 cm); el pH es fuertemente ácido (4 a 5); los contenidos de materia orgánica son altos ($9\% \pm 2.9$), así como los de aluminio intercambiable; tienen una capacidad de aireación mediana (8 a 10%), una capacidad de campo media-baja (80 a 287 litros/m²) y una capacidad de retención de agua disponible para las plantas que va de baja a alta (42 a 170 litros/m²); su drenaje es bueno, y se observan rasgos de iluviación de arcilla. Los suelos de esta unidad son acrisoles asociados a cambisoles. Los perfiles descritos clasificaron como acrisol cutánico (hiperdístrico, epiarénico), acrisol cutánico (húmico, hiperdístrico, arénico), cambisol háplico (alúmico, hiperdístrico), acrisol cutánico (alúmico, hiperdístrico).

Sierra kárstica

Cubre 13% del área de estudio; la estructura consiste de estratos de rocas plegadas, formando los

anticlinales (cadenas montañosas) Chajul y Xanab-cú, de dirección NW-SE, donde alternan estratos de caliza y de lutita del Campaniano-Maastrichiano (Cretácico superior, 67 a 83 Ma.) (SGM 1997). Una vez formadas estas elevaciones por los esfuerzos tectónicos, los procesos exógenos desgastaron gradualmente las formaciones rocosas dando lugar a las laderas y depresiones kársticas.

Laderas kársticas

Son unidades geológicamente constituidas por roca caliza; Abarcan una superficie de 4223.8 hectáreas, con altitudes que van de los 160 a los 425 m. Presentan una topografía abrupta con pendientes de entre 2 y 60°, dominando las superficies de entre 18 y 26° de inclinación. Presentan pedregosidad superficial de hasta 40%; los suelos formados a partir de la roca caliza en general son someros, con profundidad de 5 a 50 cm, pH ligeramente ácido (6 a 7) y altos contenidos de materia orgánica ($17 \pm 8.7\%$); su textura es arcillo-limosa y cuentan con un espacio poroso total mediano a alto (50 a 55%), una capacidad de aireación mediana (6.5 a 10.5%), una capacidad de campo mediana-alta (233 a 434 litros/m²) y una capacidad de retención de agua disponible para las plantas baja a media (81 a 142 litros/m²); se encuentran mantillos tipo Mull y los suelos dominantes son leptosoles asociados a feozems en las laderas. Los perfiles descritos clasificaron como leptosol réndzico y feozem réndzico (límico). En el borde con las planicies aluviales se pueden encontrar suelos de tipo cambisol estagnico (éutrico, límico).

Depresiones kársticas

Son unidades en las que la disolución de la roca caliza ha sido más pronunciada, resultando oquedades o depresiones en cuyo fondo queda retenido suelo.

2.2.4 EL EFECTO DE LA CALIDAD DE SITIO SOBRE LAS PRINCIPALES ESPECIES ARBÓREAS

El área de estudio presenta variaciones importantes en geoformas y suelos asociados a las mismas, en los

cuales contrastan los factores limitantes para el desarrollo de la vegetación. González-Gutiérrez (2000), reporta que existen diferencias significativas en la distribución y abundancia de las especies entre las diferentes unidades ambientales del área de estudio.

Efectos sobre la distribución

En las laderas kársticas se presentan los suelos más someros del área de estudio. En estas unidades se encontró una baja capacidad de retención de agua, lo que puede determinar estrés hídrico durante la época seca (febrero-abril). Sólo en algunos puntos se encuentran pequeños mosaicos de acumulación de suelo en los que se observa un mayor almacén de agua. Salinas-Melgoza (2002) analizó los patrones espaciales de distribución en individuos con d.a.p. > 10 cm en el área de estudio, a partir de lo cual reporta que el patrón espacial agregado fue más común en la sierra kárstica, es decir, en esta unidad aumenta la probabilidad de encontrar individuos de la misma población en una menor superficie. Asimismo, en esta unidad se pueden encontrar especies como *Ilex psychotrioides*, *Manilkara zapota* y *Astronium graveolens* (Siebe et al. 1995; González-Gutiérrez 2000). Algunas especies como *Aegephylla argentea* se desarrollan predominantemente en laderas inclinadas de calizas a altitudes mayores a 300 m.

En contraste, la unidad de lomeríos presenta una mayor variación en cuanto a calidad de sitio; de forma general los lomeríos muestran una mayor profundidad fisiológica y muy alta capacidad de retención de agua. El factor limitante puede ser la deficiencia de drenaje, en algunos sitios el pH fuertemente ácido, y la alta saturación de aluminio. En esta unidad Salinas-Melgoza (2002) encontró una distribución azarosa de las especies vegetales, similar a lo reportado por González-Gutiérrez (2000). Hay especies como *Miconia argentea*, *Trophis mexicana*, *Caesaria sylvestris*, *Calophyllum brasiliense* y *Schizolobium parahyba*. Asimismo, Siebe et al. (1995) reportan a *Dialium guianense*, *Cupania dentata* y *Brosimum costaricanum* como especies dominantes en esta unidad.

Dentro de los lomeríos también se puede encontrar vegetación de tipo sabanoide, caracterizada por árboles de alturas máximas de 15 m (Siebe et al. 1995). Su composición arbórea es similar a la del bosque en lomeríos bajos, con la abundancia adicional de *Terminalia amazonia*, *Lacistema aggregatum* y *Calophyllum brasiliense*. En las áreas periódicamente inundadas, caracterizadas por condiciones de deficiencia de drenaje dominan palmas de *Bactris belanoides*, *B. trichophylla* y árboles como *Pachira acuatica* y *Bravaisia integerrima* (Siebe et al. 1995).

La unidad de planicie aluvial tiene suelos bien drenados, con buen almacén de nutrimentos, pH ligeramente ácido y con un ambiente estable para el desarrollo de la vegetación. En esta unidad se reportan para el dosel superior especies como *Licania platypus* y *Brosimum alicastrum*, *Quararibea funebris*, *Stemmadenia donell-smithii*, *Castilla elastica*, *Talauma mexicana* y *Guarea glabra* (Siebe et al. 1995; González-Gutiérrez 2000).

Efectos sobre la abundancia

González-Gutiérrez (2000) encontró que la mayor abundancia de árboles en individuos con d.a.p. > 10 cm se presentó en la unidad de lomeríos; le siguieron en orden decreciente la planicie y la sierra kárstica. Los sitios de meandros abandonados mostraron la menor abundancia, que fue casi tres veces menor que aquella encontrada en los lomeríos. En estos últimos, *Brosimum costaricanum*, *Cymbopetalum penduliflorum* y *Protium copal* presentaron un mayor número de individuos. Asimismo, las especies que tienen mayor abundancia en planicie son *Licania platypus*, *Quararibea funebris*, *Stemmadenia donell-smithii*, *Castilla elástica*, *Talauma mexicana* y *Guarea glabra*. En los meandros se pueden encontrar: *Protium copal*, *Faramea occidentalis*, *Ceiba pentandra* y *Psycotria chiapensis*.

Efectos sobre la acumulación de biomasa

González-Gutiérrez (2000) reporta que el área basal demostró ser un buen indicador de las caracte-

rísticas favorables del ambiente geomorfológico y edáfico para el desarrollo de las plantas. En aquellas unidades donde se presentaron características que limitan el buen desarrollo vegetal (sierra kárstica y meandros), los individuos mostraron un menor crecimiento que en las unidades en donde los suelos presentaron una mayor profundidad y presentaron mayor almacén de nutrimentos (planicie).

Al respecto, Siebe *et al.* (1995) describen que la mayor área basal y altura del dosel se alcanza en la planicie aluvial, que presenta el mejor balance hídrico, buen drenaje y ligera acidez, así como los más altos contenidos de fósforo disponible.

Los lomeríos bajos presentaron un área basal menor; dentro esta unidad, el sitio que presentó menor área basal y altura del dosel se encontró asociado con Acrisoles, con pH fuertemente ácidos, una alta saturación de aluminio (68%), bajas concentraciones de bases intercambiables y de retención de humedad, características que en conjunto presentan condiciones desfavorables para el desarrollo de algunas especies (Siebe *et al.* 1995).

2.2.5 CONCLUSIONES

Los resultados reflejan la alta variación en las propiedades de los suelos en las distintas geoformas. La variabilidad espacial de características específicas de los suelos tiene una importante influencia en la composición y estructura de la vegetación actual. El manejo de los recursos de esta zona, sin tener el conocimiento de los suelos, puede llevar a la pérdida de biodiversidad así como de capacidad productiva y de almacenes de carbono. Los esfuerzos de conservación y restauración de la selva y sus servicios ambientales deben considerar las características geopedológicas de la región.

REFERENCIAS

Daniels, T.W., J.A. Helms y F.S. Baker, 1979. *The Principles of Silviculture*. Nueva York, McGraw-Hill.

- De Jong, B., S. Ochoa-Gaona, M. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial y M. Cairns, 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico, *Journal of the Human Environment* 29(8): 504-511.
- Chazdon, R., C. Harvey, O. Komar, D. Griffith, B. Ferguson, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. Van Breugel y S. Philpott, 2009. Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in tropical cultural landscapes, *Biotropica* 41: 142-153.
- Celedón, H., 2006. Impacto del sistema de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la selva Lacandona de Chiapas. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas (Ecología y ciencias ambientales). Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cotler, H., 2003. El uso de la información edáfica en los estudios ambientales, *Gaceta Ecológica* 68: 33-42.
- DeClerck, F., R. Chazdon, K. Holl, J. Milder, B. Finegan, A. Martínez-Salinas, P. Imbach, L. Canet y A. Ramos, 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present, and future, *Biological Conservation* 143: 2301-2313.
- García-Gil, J.G., y J. Lugo-Hubp, 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona, en M.A. Vázquez-Sánchez y M.A. Ramos (eds.), *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*, pp. 39-49. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publicaciones Especiales de Ecosfera 1, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.
- González-Gutiérrez, M., 2000. Patrones de distribución y abundancia de especies arbóreas en Chajul, Chiapas. Su relación con la geomorfología. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala.
- Ibarra-Manríquez, G., y M. Martínez-Ramos, 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest, *Plant Ecology* 160: 91-112.
- Martínez-Ramos, M., L. Barraza, P. Balvanera, J. Benítez-Malvido, F. Bongers, A. Castillo-Álvarez, A. Cuarón, G. Ibarra-Manríquez, Paz-Fernández, A. Pérez-Jiménez, M. Quesada-Avedaño, D. Pérez-Salicip, A. Sánchez-Azofeifa, J. Shondube, K. Stoner, J. Alvarado-Díaz, K. Boege, E.

- del-Val, M. Favila-Carrillo, I. Suazo-Ortuño, L. Ávila-Caballero, M. Álvarez-Añorve, M. Cano-Ramírez, J. Castillo-Mandujano, O. Chaves-Badilla, E. de la Peña, A. Corzo-Domínguez, M. Godínez-Gutiérrez, A. Gómez-Bonilla, A. González-Di Piero, B. Fuentealba-Durán, W. Gudiño-González, O. Hernández-Ordóñez, K. Margalef, M. Lobeck, A. López-Carretero, C. Manrique-Ascencio, S. Maza-Villalobos, M. Méndez-Toribio, F. Mora-Ardila, C. Muench-Spitzer, C. Peñalzo-Guerrero, L. Pinzón-Pérez, M. Páramo-Pérez, F. Pineda-García, A. Ricaño-Rocha, M. Rocha-Ortega, J. Rodríguez-Velázquez, N. Schroeder, J. Trilleras-Motha, M. Van Breugel, P. Van der Sleen, E. Villa-Galaviz e I. Zermeño-Hernández, 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales, *Investigación Ambiental. Ciencia y Política Pública* 4(2): 11-129.
- Martínez-Ramos, M., 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación, en K. Oyama y A. Castillo (eds.), *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. Perspectivas desde la investigación científica*, México, Siglo XXI Editores, pp. 292-325.
- Martínez, E., C.H. Ramos y F. Chiang, 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas, *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 99-177.
- Medellín, R., 1996. Reserva de la Biosfera Montes Azules, *Gaceta Ecológica* 38: 23-26.
- Padilla y Sánchez, F.J., 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México, *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* LIX: 19-42.
- Salinas-Melgoza, M.A., 2002. Aspectos ecológicos de patrones espaciales de árboles tropicales, caracteres de historia natural y tipo de hábitat en una selva húmeda neotropical (Chajul, Chiapas, México). Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Servicio Geológico Mexicano, 1997. Carta Geológico-Minera: Las Margaritas, Chiapas, E15-12 D5-3.
- Siebe, Ch., G. Bocco, J. Sánchez y A. Velázquez, 2003. Suelos: distribución, características y potencial de uso, en A. Velázquez, A. Torres y G. Bocco, *Las enseñanzas de San Juan. Investigación participativa para el manejo integral de recursos naturales*, México, INE, Semarnat.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez y S. Sánchez-Beltrán, 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico, en D. Sigmarangkir (ed.), *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems, 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG)*, Jakarta, Mulawarman University Press, pp. 40-58.
- Siebe, C., 1999. Monitoreo edafo-ecológico multiescalar, en C. Siebe, H. Rodarte, G. Toledo, J. Etchevers y C. Oleshko (eds.), *Conservación y restauración de suelos*, México, UNAM-Semarnap, pp. 263-278.
- Siebe, G., G. Bocco, J. Sánchez y A. Velázquez, 2003. Suelos: distribución, características y potencial de uso, en A. Velázquez, A. Torres y G. Bocco, 2003. *Las enseñanzas de San Juan. Investigación participativa para el manejo integral de recursos naturales*, México, INE-Semarnat.
- Tscharntke, T., J. Tylianakis, T. Rand, F. Didham, L. Fahrig, P. Batáry, J. Bengtsson, Y. Clough, T. Crist, C. Dormann, R. Ewers, J. Fründ, R. Holt, A. Holzschuh, A. Klein, D. Kleijn, C. Kremen, D. Landis, W. Laurance, D. Lindenmayer, C. Scherber, N. Sodhi, I. Steffan-Dewenter, C. Thies, W. van der Putten y C. Westphal, 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses, *Biological Reviews* 87: 661-685.
- Zinck, J., 2005. *Geopedología. Elementos de geomorfología para estudios de suelos y de riesgos naturales*, ITC Faculty of Geo-Information Science and Earth Observation, University of Twente, Países Bajos.
- Zinck, J., y C. Valenzuela, 1990. Soil geographic database: Structure and application examples, *ITC Journal* 3: 270-294.
- Zinck, J., 1988. *Physiography and Soils. Soil Survey Course*, ITC, Enschede, Países Bajos.



Capítulo II (Artículo requisito)

Availability and species diversity of forest products in a Neotropical rainforest landscape

Navarrete-Segueda, A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Cortés-Flores, J., Vázquez-Selem, L., Siebe, C., 2017. Availability and species diversity of forest products in a Neotropical rainforest landscape. *Forest Ecology and Management* 406, 242–250. doi:10.1016/j.foreco.2017.08.037



Material parental y suelo de los lomeríos en Loma Bonita, Marqués de Comillas, Chiapas.

Abstract

Tropical rainforests harbor a high diversity of tree species, offering a potentially rich array of timber (TFP) and non-timber (NTFP) forest products. The supply of such products has been commonly evaluated at the local (plot) scale; however, little is known about how their availability and diversity change at the landscape scale, particularly in heterogeneous environments. This information is critical in designing landscape forest management programs. Here, we assess the extent to which the frequency, abundance, diversity, composition and productivity (aboveground biomass) of tree assemblages with potential forest products (PFPs) change across three landscape units (LUs) that differ in soil and topographic conditions. The study was carried out in a well-conserved old-growth tropical rainforest in southeastern Mexico. Three plots (0.5 ha each) were established per LU, in which all trees ≥ 10 cm were inventoried, taxonomically identified and assigned to eight forest product categories. General linear models, multiple regression and ordination analysis (CCA) were used to assess structural and compositional changes in the tree assemblages supplying different PFPs among LUs and along soil physicochemical gradients. More than half (94 species, 57%) of the total number of identified species (165) had one or more PFPs, mostly related to timber products. Ordination analysis showed that the abundance of species with different PFPs has a heterogeneous distribution among LUs, mostly related to changes in soil nitrogen, pH and aluminum saturation. Variation among LUs in terms of tree biomass was strongly driven by soil available phosphorus and soil physiological depth. Each LU had a different potential to provide forest products, producing a diverse mosaic of PFPs within the landscape. Decisions concerning sustainable forest management should consider such variability in the availability and diversity of forest products across landscapes, as well as the environmental factors that govern this spatial variation.

1. Introduction

Tropical rain forests (TRF) are mega-diverse ecosystems that supply a wide array of goods and benefits for human well-being (de Groot *et al.* 2012). Among such goods are the timber (TFP) and non-timber (NTFP) forest products. The latter includes any biotic resource that does not imply the logging of trees, such as edible fruits, fuelwood, materials for construction (e.g. roofing leaves), as well as ornamental and medicinal plants (Belcher, 2003; de Groot *et*

al., 2010). Considering the classification of ecosystem services established by MEA (2005), forest products are an important provision ecosystem service that adds to the other support, regulation and cultural services supplied by TRF (Daily, 1997).

In the Anthropocene, global demand for food and expansion of agriculture has driven severe deforestation in tropical regions (Gibbs *et al.*, 2010). Deforestation has produced a critical reduction of global biodiversity and the loss of ecosystem services of local, regional and global importance (Foley *et al.*, 2011). Satisfying the present and future demand for food, without compromising the biodiversity and ecosystem services of TRF, is therefore vital for the sustainable management of these forest ecosystems (Harvey *et al.*, 2008). Sound management of forest products requires an assessment of their availability and diversity, as has been conducted in some tropical forests (e.g. Dattagupta *et al.*, 2014; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997; Peters *et al.*, 1989). Some studies have shown a positive relationship between plant species diversity and the number of potential forest products at plot level (e.g. Quijas *et al.*, 2010). There are studies that address the landscape-scale variation of tropical forest products and their relevance to forest management (e.g. Newton *et al.*, 2012; Salo and Toivonen, 2009; ter Steege *et al.*, 2002). However, most studies focused separately on timber or non-timber products. Therefore, there is a need of studies assessing changes in the availability, diversity and composition of forest products at landscape scales considering both forest product types. This approach is important for designing management strategies of forest products in an integral way, especially in areas with high environmental heterogeneity. The extraordinary tree species diversity in TRF is a result of the fact that most species have low population densities, which in turn causes a low availability of species-specific forest products. Since the population density and spatial distribution of species supplying forest products can affect harvesting quotas at the local and landscape scales, documenting these demographic attributes should help with the design of appropriate sustainable management programs for TRF products (Fortini *et al.*, 2006; Newton *et al.*, 2012; Ribeiro *et al.*, 2014; Ticktin, 2004). Sustainable TRF management also addresses the biological and environmental complexity of these forest ecosystems (Ros-Tonen, 2000). For example, most TRF tree species require specific resources (e.g. quantity and quality of light, availability of soil nutrients and water), conditions (temperature, humidity) and biotic interactions (mutualistic associations with animals, bacteria and fungi) in order to germinate, establish,

grow and reproduce (Gravel *et al.*, 2011; Wright, 2002). Sustainable forest management therefore not only requires basic information about the availability and diversity of forest products but also about the ecological factors that determine the spatial variation of these attributes (Guariguata *et al.*, 2010).

Several studies have documented important levels of tree species turnover associated with environmental heterogeneity in TRF landscapes (e.g. Baldeck *et al.*, 2013; Condit *et al.*, 2013; John *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2003; Toledo *et al.*, 2012). Soil nutrient content (Baldeck *et al.*, 2013; John *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2003; Swaine, 1996) and soil water retention capacity (Sollins, 1998) have been identified as important variables affecting tree species distribution and species turnover. Soil variables could therefore also play an important role in determining spatial variation in the availability and diversity of potential forest products (PFPs). It is possible to map spatial changes in soil nutrient content and water availability using topographic variation, since topography affects soil water availability and the biogeochemical processes that influence soil nutrient availability (Baldeck *et al.* 2013; Brown *et al.* 2013). Topographic and soil variables can be integrated within discrete, relatively homogenous, LUs, through a process of geopedological delimitation (Zinck *et al.*, 2016). When LUs are recognized, it is possible to evaluate the effect of soil variables on the spatial distribution and population density of plant species (Phillips *et al.*, 2003). This, in turn, helps to identify soil and topographic factors that influence the potential spatial availability of forest products. This potential availability can be assessed through the abundance (trees per unit area), frequency of occurrence, and aboveground biomass (AGB, hereafter referred to as “biomass”) of the tree species that provide the PFPs. Abundance and frequency give an idea of the spatial attainability of the forest products while biomass reflects the potential productivity of tree species (Clark *et al.*, 2001).

The Lacandon forest in southeast Mexico is one of the largest tropical rainforests of Mesoamerica; it is broadly representative of the TRF of southern Mexico and Central America (De Jong *et al.*, 2000; Meli and Carabias, 2015). It has a high species diversity [120 plant species in 0.1 ha (Dirzo *et al.*, 2009) and more than 200 tree species with stems \geq 10 cm DBH in 7 ha (Martínez-Ramos, 2006)], which is related to its edaphic and topographic heterogeneity (Siebe *et al.*, 1995). The historical cover of the Lacandon forest has decreased by 66% over the last four decades as a result of conversion of the land to agriculture (Meli

and Carabias, 2015; Zermeño-Hernández *et al.*, 2015) and the Mexican government has decreed part of the forest (331,200 ha) as the UNESCO Montes Azules Biosphere Reserve (MABR) in 1978. This reserve aims to preserve the biodiversity and ecosystem functions and services of old growth forest ecosystems, limiting any extractivism or other human activity. In the area surrounding the MABR, where same forest topographic and soil formations exist (Martínez-Ramos, 2006, Navarrete *et al.*, 2015) (Appendix A), governmental programs involving ecotourism and payment for environmental services have been conceived as part of the sustainable management of human modified landscapes (HMLs). However, accelerated demographic growth and human activities cause intense pressure, on remaining forest fragments surrounding MABR landscapes (Carabias *et al.*, 2015). An ecological analysis of the availability and distribution of forest products that considers environmental heterogeneity is urgently required in such HMLs.

In this paper, we assess changes in the abundance, frequency, biomass, diversity and composition of tree assemblages that supply PFPs across LUs that contrast in terms of soil and topographic characteristics, in the Lacandon tropical rainforest. We use areas of the MABR as a study system in an attempt to provide an ecological basis for the extractivism potential and management of forest products in HMLs. The objectives of the study were to: i) evaluate the potential availability (abundance, frequency and biomass) and diversity of forest products supplied by tree assemblages present in an environmentally heterogeneous landscape, ii) document the variation in such potential within and among types of LU, and iii) assess the extent to which such changes are associated with variation in the soil (water and nutrient availability) and topographic attributes of the landscape.

2. Methods

2.1 Study site

This study was conducted in the Montes Azules Biosphere Reserve (16°04' N and 90°45' W), located in the region of the Lacandon tropical rainforest, in Southeastern Mexico. Total annual precipitation in this area is *ca.* 3000 mm and mean annual temperature is 22 °C; there is a short dry season from February to April, with less than 60 mm of precipitation per month (Martínez-Ramos *et al.*, 2009). The composition, structure and diversity of the forest are

influenced by variation in the geology, soils and topography (Ibarra-Manríquez and Martínez-Ramos, 2002; Siebe *et al.*, 1995).

The geology of the region comprises sedimentary rocks affected by folding and fracturing, such that outcrops of limestone, claystone and sandstone, as well as conglomerates, are structured in systematic patterns. Limestone outcrops occur on mountain ranges covering an altitudinal gradient of 150-700 m, affected by a karstification process. Low-hill areas occupy the depressions between karst-ranges in which claystone, sandstone and conglomerate outcrops alternate (García-Gil and Lugo-Hupb, 1992). Landscape units can be identified within this complex geological system, based on lithology, topography and soil properties (Siebe *et al.*, 1995). The density and distribution of plant species respond to these contrasting landscape attributes (Ibarra-Manríquez and Martínez-Ramos 2002; Martínez-Ramos 2006).

2.2 Landscape units

Landscape units (LUs) were characterized based on the hierarchical geopedological classification system proposed by Zinck *et al.* (2016). These units were delimited by visual interpretation of the external characteristics of landforms in aerial photographs at scale 1:20,000 and using a digital elevation model (DEM). Geological (SGM, 1997) and soil (Celedón, 2006; Siebe *et al.*, 1995) data were also considered. Three contrasting LUs were selected according to lithology, soils and topography. The most distinctive characteristics of these LUs are presented in Table 1.

In each LU, three 20 × 250 m (0.5 ha) plots were established, covering a total sampled area of 4.5 ha. A soil profile was described in each plot (three profiles per LU) and intact soil cores were taken in order to determine bulk density. In each profile, soil samples were collected from each genetic horizon [a layer of soil, approximately parallel to the soil surface, with properties (e.g. texture, bulk density) and characteristics (e.g. thickness, amount of root tissues) that distinguish it from the layers immediately above or below (Brady and Weil, 1996)] for subsequent laboratory analysis in order to obtain a precise estimate of the soil nutrient content (Ellert and Bettany, 1995). In this way, the morphogenetic variation of the soils and its effect on the soil nutrient reserves of the different LUs was assessed. Soil physicochemical analyses (total carbon, total nitrogen, available phosphorus, exchangeable

cations, pH, Al³⁺ and H⁺, bulk density and soil particle size distribution) were conducted in the laboratory following standard procedures (Schlichting *et al.*, 1995; Van Reeuwijk, 1992) on dry soil samples sieved to < 2 mm.

Table 1. Topographic and soil attributes of three contrasting landscape units (LUs) in the Lacandon forest, southeastern Mexico. Mean values and standard error (SE) are shown for the soil properties of three sampling sites per LU in the *solum*. For each attribute, values with a different superscript letter differ statistically (ANOVA and Tukey post hoc test P < 0.05).

| LU characteristics | Fluvial Terrace | Low Hill | Karst Range |
|--|-------------------------|-----------------------|------------------------|
| Slope (°) | 0-2 | 2-26 | 18-26 |
| Surface stoniness (%) | 0 | 0 | 40 |
| Soil Nitrogen (t ha ⁻¹) | 12.2±3.0 ^a | 4.8 ±0.5 ^a | 10.3±2.0 ^a |
| Plant available phosphorous (mg kg ⁻¹) | 9.2±1.9 ^a | 6.4±3.2 ^a | 11.1±5.7 ^a |
| Aluminum saturation in the cation exchange complex (%) | 2.1±2.0 ^b | 22.6±1.9 ^a | 0 ^b |
| pH | 5.4±0.3 ^b | 4.1±0.1 ^a | 6.1 ±0.2 ^b |
| Physiological depth (dm) | 13.4±0.9 ^b | 1.2±3.5 ^a | 4.93 ±1.7 ^a |
| Soil available water-holding capacity. | 161.4±16.7 ^b | 34.6±3.8 ^a | 37.1±14.4 ^a |

2.3.1 Estimates of the soil nutrient availability

One of the main difficulties with comparing studies of the effect of soil nutrient availability on tree diversity is that soil nutrient concentrations are often measured using different techniques, which can complicate direct comparison of the results among studies (Clinebell II *et al.*, 1995). Furthermore, simple comparison of nutrient concentrations does not take into account the fact that the soil nutrient pool depends on the mass of soil under consideration (Ellert and Bettany, 1995). For this reason, the concentrations of the elements determined in each genetic horizon within the *solum* (i.e. the A and B horizons, which represents the most biologically active zone of the soil, and where most roots and plants grow) were multiplied by the bulk density (quantified in the laboratory) and corrected for the stoniness and thickness of each horizon estimated in the field. Plant-available water holding capacity, physiological depth, field capacity and aeration capacity of the *solum* were estimated based on Siebe *et al.* (1996) and using data pertaining to soil texture, soil organic matter content and bulk density.

2.4 Tree sampling and characterization of PFPs

In each of the nine 20 × 250 m (0.5 ha) plots described above, all trees with a diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm were recorded, identified to species level, and measured in DBH. In the literature, we identified PFPs reported for each recorded tree species; the PFPs were classified in the following categories (Appendix B): fodder, food, fuelwood, medicinal, melliferous, ornamental, plywood-paper pulp and timber. Aboveground biomass of each tree was estimated using the allometric equation provided by Chave *et al.* (2014). This equation considers DBH and species-specific wood density values, which were obtained from a previously published study (Poorter *et al.*, 2015). The biomass values of all trees with PFPs recorded in each plot were summed per species.

2.5 Data analysis

Using data pertaining to the species with PFPs, we obtained mean (\pm s.e.) values of density (number of trees ha⁻¹), biomass (Mg ha⁻¹), species richness (number of species in 0.5 ha), species diversity (H', Shannon index in 0.5 ha) and evenness (J, Shannon index in 0.5 ha). For each LU, H' and J were calculated as indicated in Magurran (2013). Furthermore, we quantified the relative frequency of occurrence of each species across the nine study plots and the three LUs. To assess differences in the availability (tree density and biomass) and diversity (species richness, H' and J) of tree assemblages with PFPs among the LUs, we performed general linear models. For count variables (density and species richness), we used a Poisson error and log-link function, while for continuous variables (biomass, H' and J), we used a normal error and identical link function. These models were also used to assess differences in species richness, density and biomass among the tree assemblages that supplied different PFPs, as well as to assess differences among LUs in these three assemblage attributes for each PFP. We also used a Chi-Square test to assess differences among LUs in terms of the frequency of species with 1, 2, 3 or more different PFPs.

To assess changes in dominant species among the LUs, we constructed species-rank curves for each individual LU (lumping species data of the three plots per LU) and for all of the LUs combined (lumping data from all nine study plots). The curves were constructed following Magurran (2013), and considering separately the abundance and biomass of tree species with PFPs. We performed this analysis using the 'BiodiversityR' (Kindt and Coe, 2005) package

of R (R Core Team, 2015). We used canonical correspondence analysis (CCA) to test differences in species composition among LUs and associations between species distribution and the soil properties (Palmer, 1993). In this analysis, we used species abundance and orthogonal soil variables, which are indicators of nutrient pools and water availability. Finally, we used a multiple linear regression analysis to assess changes in species biomass associated with gradients of soil physicochemical properties in the landscape. These analyses were conducted with the ‘vegan’ package (Oksanen *et al.*, 2015) of R (R Core Team, 2015).

3. Results

3.1 Overall availability, diversity and species composition of trees with PFPs

In total, 165 tree species were recorded across all of the studied plots, of which 57% (94 species) had PFPs (Appendix B). Forty-one species (44% of the total species with PFPs) had only one PFP, 20 species had two (21%), 13 species had three (14%), 11 species had four (12%), 7 species had five (7%) and 2 species had six (2%). *Alchornea latifolia* (Euphorbiaceae) and *Bursera simaruba* (Burseraceae) were the species that provided the highest number of forest products (6), while *Ampelocera hottlei* (Ulmaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Ceiba pentandra* (Malvaceae), *Dendropanax arboreus* (Araliaceae), *Luehea candida* (Malvaceae), *Manilkara zapota* (Sapotaceae) and *Pouteria sapota* (Sapotaceae) had five products. *Dialium guianense* (Fabaceae), *Guarea glabra* (Meliaceae), *B. alicastrum*, *Pouteria durlandii* (Sapotaceae) presented a wide spatial distribution (recorded in 89% of the plots), while most of the species (44% of 94 species) had a narrow distribution (<25%, Appendix B).

On average (\pm s.e.), a hectare of forest had 238 ± 24 trees with PFPs, representing a biomass of 181.8 ± 28.3 Mg/ha, a species richness of 33 ± 2 species per 0.5 ha, and a species diversity (H') of 0.96 ± 0.06 in 0.5 ha (Table 2). Most species are used for timber (59, 63% of the total species with PFPs). The trees used for timber were more diverse (Fig. 1A) and had higher density (Fig. 1B) and biomass (Fig. 1C) than those with different NTFPs. Interestingly, 57% of the timber species also supply NTFPs. The number of tree species with NTFPs per plot varied between 3 and 15 (Fig. 1A) and, considering all of the study plots together (4.5 ha), the NTFPs included those of medicinal (42 species, 45% of total species with potential PFPs), food (33, 35 %), fuelwood (29, 31%), melliferous (12, 13%),

ornamental (12, 13%) and fodder (7, 7%) use. Trees with medicinal, food and fuelwood products also exhibited high density and biomass (Fig. 1B-C).

3.2 Change of availability and diversity of PFPs among LUs

The frequency of species with different numbers of PFPs did not differ among the LUs ($X^2 = 2.13$, d.f. = 8, $P > 0.50$). Twenty three percent of the 94 species with PFPs occurred in all three LUs, 38.3% in two, and 38.3% in just one. Overall, the tree assemblages with PFPs in the karst-range sites exhibited lower density, species richness, diversity and evenness than those on the fluvial terrace, especially those in the low-hill sites (Table 2). The fluvial terrace sites presented higher biomass than the other LUs.

Table 2. Change in structural variables [mean and standard error (SE)] of tree assemblages supplying PFPs among landscape units (FT = fluvial terrace; KR = Karst range; LH = low hill), in the Lacandon tropical rainforest, southeastern Mexico. Values with a different superscript letter differ statistically (GLM, $P \leq 0.05$).

| | Fluvial Terrace | Karst Range | Low Hill |
|--|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| Abundance (trees ha ⁻¹) | 241 ± 15 ^b | 174 ± 17 ^a | 298 ± 48 ^c |
| Aboveground biomass (Mg ha ⁻¹) | 282.0 ± 40.9 ^b | 139.0 ± 11.4 ^a | 124.0 ± 13.4 ^a |
| Species richness (species in 0.5 ha) | 33.0 ± 2.4 ^b | 27.0 ± 0.6 ^a | 38.0 ± 3.76 ^b |
| Species diversity (H') | 1.08 ± 0.05 ^b | 0.76 ± 0.08 ^a | 1.05 ± 0.05 ^b |
| Evenness (J) | 0.71 ± 0.03 ^b | 0.53 ± 0.06 ^a | 0.67 ± 0.01 ^{ab} |

In the low-hill sites, the tree assemblages supplying timber products had higher species richness (Fig. 1D) and density (Fig. 1E) than those in the other LUs, while tree assemblages supplying timber and medicinal products had higher biomass in the fluvial terrace than in the low-hill sites (Fig. 1F). Finally, in the karst-range sites, the species richness of tree assemblages with plywood was lower than in the fluvial terrace sites (Fig. 1D). For the other NTFPs, we found differences among LUs only in terms of assemblage density, and these differences varied depending on the particular NTFP considered (Fig. 1E).

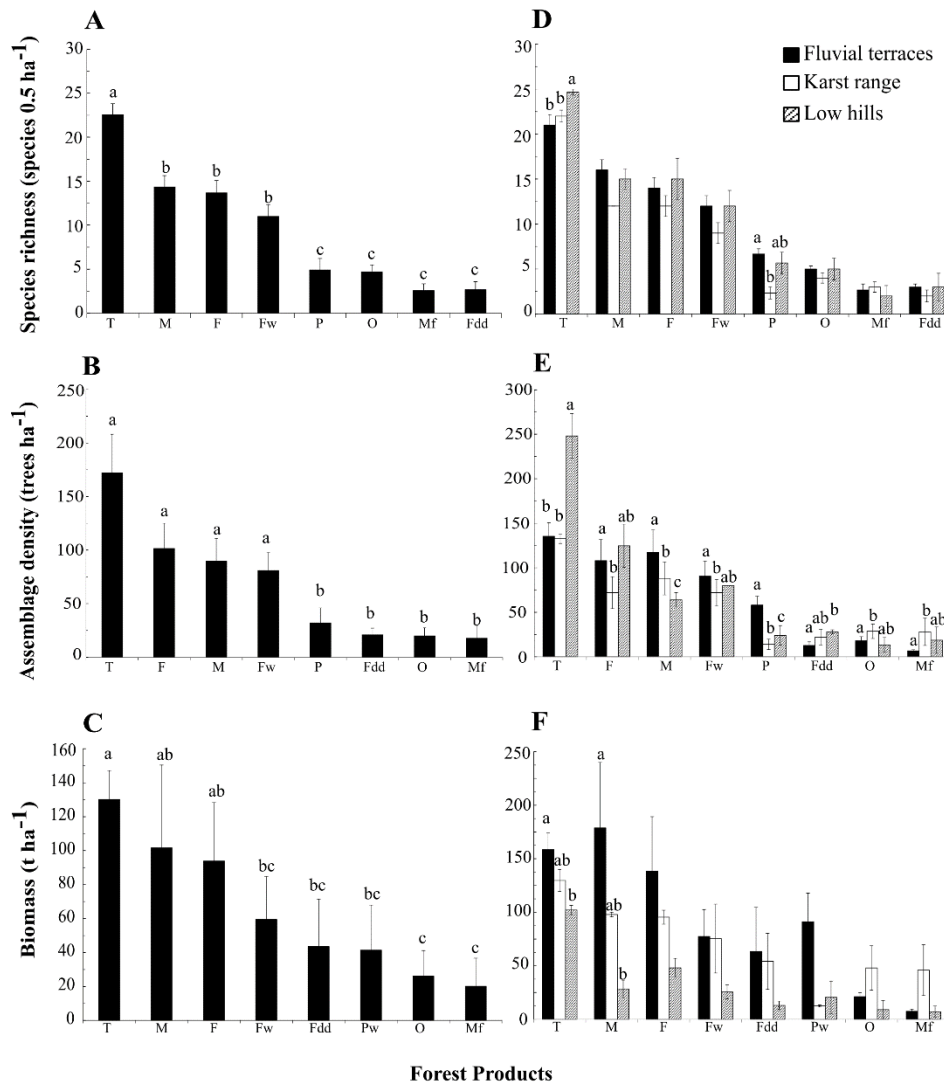


Figure 1. Change in structural attributes (species richness, assemblage density, and above ground biomass) of tree assemblages with potential forest products (PFPs) in the Lacandon tropical rainforest, southeastern Mexico. T = timber; M = medicinal; F = food; Fdd = fodder; Fw = fuelwood; Pw = plywood; O = ornamental; Mf = melliferous. From A to C, mean \pm S.E. (vertical lines; n = 9 plots per PFP) values of the structural attributes of tree assemblages

supplying each PFP are shown; bars with a different superscript letter indicate significant differences ($p < 0.05$, general linear model tests). From D to E, mean \pm S.E. values ($n = 3$ per LU) for each structural attribute, LU, and PFP are shown; bars with different superscript letters within each PFP differ significantly ($P < 0.05$).

Species-rank curves based on species abundance showed variation in the dominant species with PFPs among the LUs (Fig. 2): *Ampelocera hottlei*, *Dialium guianense* (Leguminosae) and *Guarea glabra* (Meliaceae) were the three most abundant species in the fluvial terrace sites, *B. alicastrum*, *M. zapota* and *Quararibea funebris* (Bombacaceae) in the karst-range sites and *D. guianense* was the single dominant species in the low-hill sites. Combining all of the LUs, the three most abundant species with PFPs were *D. guianense*, *G. glabra* and *B. alicastrum*.

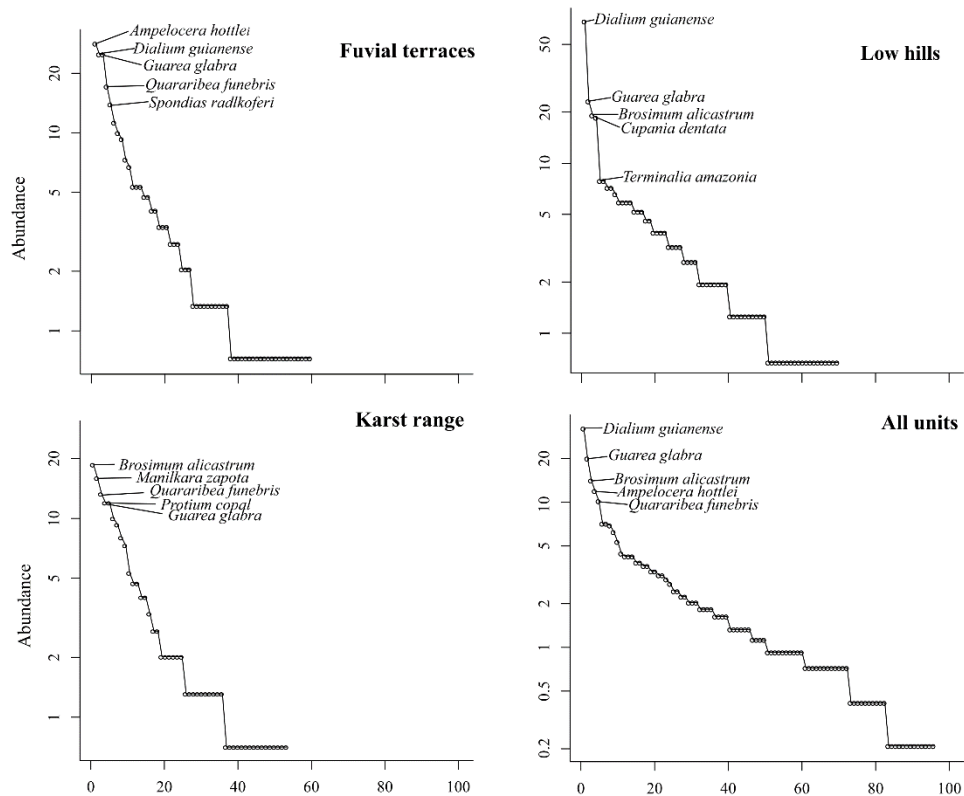


Figure 2. Species-rank curves based on species abundance for tree assemblages supplying PFP in the Lacandon tropical rainforest, southeastern Mexico. The curves correspond to each of the three study landscape units (fluvial terraces, karst-range, and low hills) and to all sites combined (all units). On the X-axis, species are ranked in a decreasing order of abundance while on the Y-axis, the number of trees of each species per hectare is indicated.

Species-rank curves based on species biomass showed a different combination of dominant species in each LU (Fig. 3). The species with highest biomass in the fluvial terrace sites were *Licania platypus* (Chrysobalanaceae), *B. alicastrum*, and *D. guianense*; at the karst-range sites, these were *B. alicastrum* and *M. zapota*, while *D. guianense* and *Terminalia amazonia* (Combretaceae) were the dominant species in the low-hill sites. Interestingly, *B. alicastrum* appeared among the three species of highest biomass in all of the LUs, despite the fact that this species was less abundant than other dominant species in biomass. For example, in the fluvial terrace sites, this species did not appear among the ten species of highest abundance but was second in terms of biomass. Combining all of the LUs, *B. alicastrum*, *D. guianense* and *Spondias radlkofery* (Anacardiaceae) were the top three dominant species in biomass.

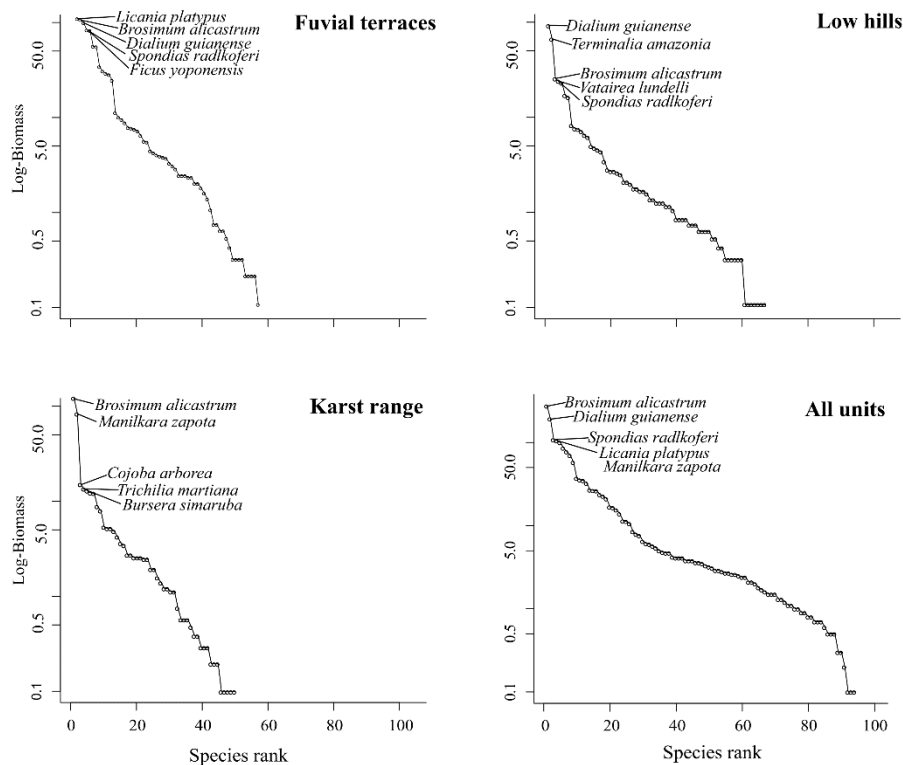


Figure 3. Species-rank curves based on species aboveground biomass for tree assemblages supplying PFP in the Lacandon tropical rainforest, southeastern Mexico. Curves correspond to each of the three study landscape units (fluvial terraces, karst-range, and low hills) and to all sites combined (all units). On the X-axis, species are ranked in a decreasing order of

biomass while on the Y-axis the logarithm of biomass (Mg) per hectare is indicated for each tree species.

The two main axes of the CCA ordination of tree species with PFPs explained 69% of the total variance among sites (Fig. 4). The species were clearly segregated among LUs, which shows that species composition differed among these units. The first axis was positively correlated with soil nitrogen content ($P < 0.05$), thereby separating species found in the karst-range sites (habitat with higher soil nitrogen and water drainage but lower soil rooting depth) from those found in the other LUs (Fig. 4, Table 1). The second axis was negatively correlated with aluminum saturation ($P < 0.05$) and separated the species in the low hills (higher aluminum saturation) from those in the fluvial terrace sites (higher soil rooting depth). Finally, multiple linear regression analysis including all study plots showed that the biomass of trees with PFPs was strongly and positively related to soil available phosphorus and physiological depth ($R^2 = 0.90$, $P < 0.01$).

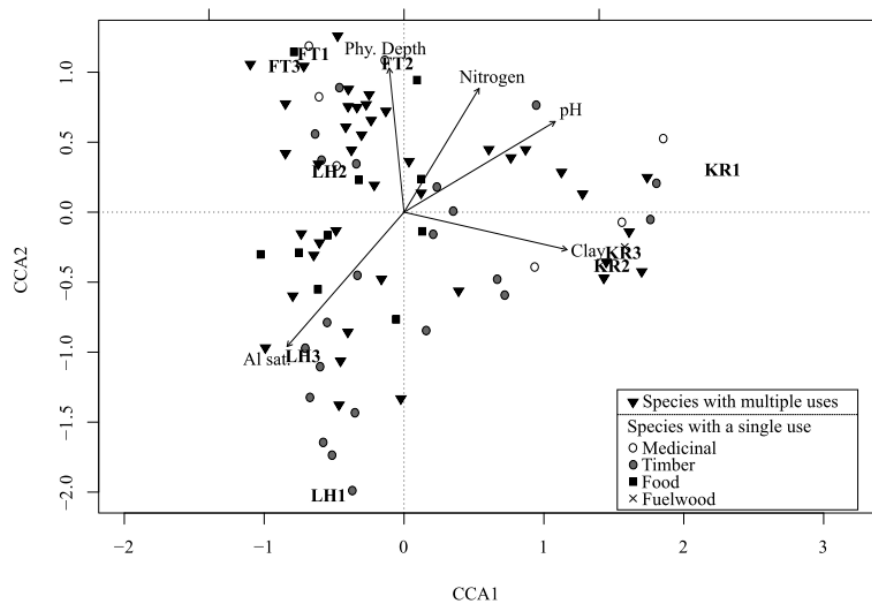


Figure 4. CCA Bi-plot showing changes in the composition of species with PFPs across landscape units differing in soil and topography, as well as in the number and type of potential forest products in the Lacandon tropical rainforest, southeastern Mexico. Al sat.= aluminum saturation; FT= Fluvial Terraces, LH= Low Hills and KR= Karst Range. The symbols distinguish species with only one forest product category from species with multiple-uses.

4. Discussion

4.1 Overall availability and diversity of PFPs

Tropical rainforests are not only diverse in tree species but also rich in forest products, as documented in this study. Almost two thirds of the 165 tree species recorded in this study had at least one PFP. Because of study was restricted to trees with DBH ≥ 10 cm, we can expect this number would be higher if shrubs, small understory trees, lianas and epiphytes were included. The fact that most of these species could supply a single forest product is in line with findings reported by Ibarra-Manríquez *et al.* (1997) and Dattagupta *et al.* (2014) for others TRFs. More studies are required to verify whether the predominance of species supplying a single forest product constitutes a general pattern in TRFs. The fact that most tree species with PFPs were categorized as timber products parallels the results of Ibarra-Manríquez *et al.* (1997) for the TRF of Los Tuxtlas, Mexico. Among our timber species, a third were reported with more than two NTFPs, which coincide with figures reported by Herrero-Jáuregui *et al.* (2009) and Herrero-Jáuregui *et al.* (2013) for other TRF localities.

Overall, our results show that the Lacandon TRF provides a rich set of NTFPs particularly for medicinal, food and fuel-wood uses (Fig. 1A-C). To reach sustainability, however, future studies will need to define sustainable harvesting thresholds based on the rate of resource production, the rate of resource harvesting, plant resilience to harvesting, ecosystem disturbances caused by harvesting, and economical-ecological harvesting trade-offs (e.g. Hernández-Barrios *et al.*, 2015), as has been done for some timber (e.g. ter Steege *et al.*, 2002; Zimmerman and Kormos, 2012) and non-timber forest products (e.g. Gaoue, 2016; Gaoue *et al.*, 2016; Ribeiro *et al.*, 2014; Ticktin, 2005).

4.2 Change in availability and diversity of PFPs across landscape

The fact that assemblage density, biomass and species diversity of the trees supplying PFPs varied among LUs (Table 2) indicates important soil-topographic habitat effects on the performance and spatial distribution of species. Previous studies have shown that the spatial distribution and productivity of tropical tree species both respond to variation in such environmental factors in the landscape (Baldeck *et al.*, 2012; Condit *et al.*, 2013; Laurance *et al.*, 2010, 1999; Phillips *et al.*, 2003; Sollins, 1998). In our study area, spatial variation in tree species composition was explained by changes in soil nitrogen content, soil rooting depth

and aluminum saturation (Fig. 4). The spatial variation in biomass was strongly and positively related to changes in soil available phosphorus and rooting depth. In the LU (Alluvial Terrace), which had a higher availability of soil nutrients and water, deeper soil and flatter terrain, the trees present large sizes, which in turn acts to reduce the space available for other trees. This produces tree assemblages of relatively low density and species diversity (Clark and Clark, 2000; Laurance *et al.*, 1999). The lowest biomass of trees with PFPs at the Low Hill sites was probably due to the low levels of available phosphorus found in that LU, since this nutrient has been reported to limit tropical forest productivity (Laurance *et al.*, 1999; Paoli *et al.*, 2008; Vitousek, 1982). Low pH values and high aluminum saturation, as found in the Low Hill sites, cause phosphorus to be present in insoluble compounds, which are unavailable to the vegetation (Chapin *et al.*, 2011).

Strong relationships between the spatial distribution of tropical forest species used for timber and soil properties have been well documented (e.g. Banin *et al.*, 2014; Paoli *et al.*, 2008), but not to date for species that supply NTFPs. Significance effects, particularly on tree density, were noted when analyzing the effects of LU on tree assemblages supplying specific NTFPs (Fig. 1E). These results support the notion that such products and their availability present an unequal distribution in the landscape (Campbell *et al.*, 1997, Fortini *et al.*, 2006). Establishing causal relationships between LUs and the availability and diversity of NTFs is complicated by the fact that same species may supply two or more products (e.g. edible fruits and medicinal products). Furthermore, different species supplying the same product can respond differentially to environmental variation, which complicates the examination of the effects of environmental heterogeneity effects on the spatial variation of each NTFP. This may explain why most tree assemblages supplying different NTFPs did not differ among the studied LUs, in terms of biomass or species richness (Fig. 1D and 1F). Another challengeable issue is the difficulty of scaling the abundance and diversity of forest products recorded from a plot up to landscape level. Such difficulty emerges when beta species diversity is high, as is commonly the case in tropical rainforests (e.g. Condit *et al.*, 2002). As our CCA analysis showed, this is true for our study landscape, where a strong variation among LUs in composition of tree species supplying PFPs exists (Fig. 4). It is therefore important to study the availability and diversity of forest products using sampling designs that encompass the

environmental variability to which such beta diversity responds (Clark and Clark, 2000), as was sought in the present study.

4.3 Implications for management of multiple forestry products

Identifying key soil variables that influence the availability and diversity of PFPs in the landscape is an important step towards the development of sustainable forest management. However, there are other factors associated with human dimensions that should be considered when the goal is sustainable forest management (Panayotou and Asthon, 1992). One such factor is selectivity of the quality and quantity of the forest product for market demand (Arnold and Pérez, 2001). For example, in the case of edible fruits, the flavor and quantity of the pulp must be considered (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). For example, in our study forest there were several species of *Ficus* (Moraceae) abundant in the Fluvial Terrace that produce edible fruits. However, these fruits are either very small (*F. pertusa*) or not sweet when large (*F. yoponensis*). Furthermore, despite being very edible, the fruits of *D. guianense*, the most abundant tree in the Low Hill sites, have little pulp. In contrast, *M. zapota* produces fruits that are highly appreciated in the market for their flavor and rich pulp but its availability is limited to the Karst Range sites. Thus, despite the fact that several species provide a specific forest product, these can vary considerably in quality and quantity across the landscape (Sheil and Wunder, 2006). Another human-oriented factor is the variation that exist among local interests in terms of exploiting different resources of the same species; this produces conflicts in the use of such species (Guariguata *et al.*, 2010; Herrero-Jáuregui *et al.*, 2009). For example, *Diospyros nigra* (J.F.Gmel.) Perrier., *B. alicastrum*, *M. zapota* and *P. sapota* are valuable species for their timber but are equally valuable for their very edible fruits (Appendix B). Thus it is vital to incorporate the priorities of local users (Sheil *et al.*, 2006), as well as to identify market opportunities and provide market knowledge associated to commercialization of forest products (Guariguata *et al.*, 2012). Otherwise, harvesting of species supplying multiple forest products, counted without adequate local consultation and organization, may alienate local stakeholders (Sheil *et al.*, 2006) and create governance problems (Guariguata *et al.*, 2010; Radachowsky *et al.*, 2012), poverty and ecological degradation.

Multipurpose species management success is multifactorial and context-dependent (Guariguata *et al.*, 2010). Independently of the main use choice for each species, management practice design should consider the spatial landscape variation in the attainability and availability of the selected species. In our study, some species were restricted to a particular LU or presented wide variation in abundance and biomass across LUs. Such changes in ecological attributes of the species therefore must be considered. Identifying the relationships between the change in the availability and diversity of forest products in the landscape and the environmental variation that causes such change is, therefore, an important step in designing appropriate integrated management and conservation programs for forest products, especially in heterogeneous TRF landscapes.

References

- Arnold, J.E.M., Pérez, M.R., 2001. Can non-timber forest products match tropical forest conservation and development objectives? *Ecol. Econ.* 39, 437–447. doi:10.1016/S0921-8009(01)00236-1
- Carabias J, de la Maza J, Cadena R. 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona, 25 años de actividades y experiencias. *Natura y Ecosistemas Mexicanos*: Mexico.
- Baldeck, C.A., Harms, K.E., Yavitt, J.B., John, R., Turner, B.L., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S.J., Chuyong, G.B., Kenfack, D., Thomas, D.W., Madawala, S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Supardi, M.N.N., Dalling, J.W., 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proc. R. Soc. - B* 280, 20122532. doi:1098/rspb.2012.2532
- Banin, L., Lewis, S.L., Lopez-Gonzalez, G., Baker, T.R., Quesada, C.A., Chao, K.-J., Burslem, D.F.R.P., Nilus, R., Abu Salim, K., Keeling, H.C., Tan, S., Davies, S.J., Monteagudo Mendoza, A., Vásquez, R., Lloyd, J., Neill, D.A., Pitman, N., Phillips, O.L., 2014. Tropical forest wood production: a cross-continental comparison. *J. Ecol.* 102, 1025–1037. doi:10.1111/1365-2745.12263
- Belcher, B.M., 2003. What isn't an NTFP? *Int. For. Rev.* 5, 161–168.

- Brady, N.C., Weil, R.R., 1996. *The nature and properties of soils*, 11th ed. Prentice-Hall, Inc., United States of America.
- Brown, C., Burslem, D., Illian, J.B., Bao, L., Brockelman, W., Cao, M., Chang, L.W., Dattaraja, H.S., Davies, S., Gunatilleke, C. V., Gunatilleke, I.A., Huang, J., Kassim, A.R., LaFrankie, J. V., Lian, J., Lin, L., Ma, K., Mi, X., Nathalang, A., Noor, S., Ong, P., Sukumar, R., Su, S.H., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thompson, J., Uriarte, M., Valencia, R., Yap, S.L., Ye, W., Law, R., 2013. Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20130502–20130502. doi:10.1098/rspb.2013.0502
- Campbell, B.M., Luckert, M., Scoones, I., 1997. Local-Level valuation of savanna resources: A case study from Zimbabwe. *Econ. Bot.* 51, 59–77. doi:10.1007/BF02910405
- Celedón, H., 2006. Impacto del sistema de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la selva Lacandona de Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Chapin, F.S., Matson, P.A., Vitousek, P.M., 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer New York, New York, NY. doi:10.1007/978-1-4419-9504-9
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Chang. Biol.* 20, 3177–3190. doi:10.1111/gcb.12629
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Ni, J., 2001. Measuring net primary production in forests: Concepts and field methods. *Ecol. Appl.* 11, 356–370. doi:10.1890/1051-0761(2001)011[0356:MNPPIF]2.0.CO;2
- Clark, D., Clark, D., 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *For. Ecol. Manage.* 137, 185–198. doi:10.1016/S0378-1127(99)00327-8

- Clinebell II, R., Phillips, O., Gentry, A., Stark, N., Zuuring, H., 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodivers. Conserv.* 4, 56–90.
- Coley, P.D., Barone, J. a., 1996. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27, 305–335.
- Condit, R., Engelbrecht, B.M.J., Pino, D., Perez, R., Turner, B.L., 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 5064–5068. doi:10.1073/pnas.1218042110
- Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr., E., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Núñez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E., Stephen P. Hubbell, 2002. Beta-Diversity in tropical forest trees. *Science* (80-.). 295, 666–669. doi:10.1126/science.1066854
- Daily, G.C., 1997. *Nature's Services: Societal dependence on natural ecosystems*. Island Press, Washington D.C.
- Dattagupta, S., Gupta, A., Ghose, M., 2014. Diversity of non-timber forest products in Cachar District, Assam, India. *J. For. Res.* 25, 463–470. doi:10.1007/s11676-014-0477-7
- de Groot, R., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., Christie, M., Crossman, N., Ghermandi, A., Hein, L., Hussain, S., Kumar, P., McVittie, A., Portela, R., Rodriguez, L.C., ten Brink, P., van Beukering, P., 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosyst. Serv.* 1, 50–61. doi:10.1016/j.ecoser.2012.07.005
- de Groot, R.S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L., Willemsen, L., 2010. Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecol. Complex.* 7, 260–272. doi:10.1016/j.ecocom.2009.10.006
- De Jong, B.H.J., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M.A., Ramírez-Marcial, N., Cairns, M.A., 2000. Carbon Flux and Patterns of Land-Use/ Land-Cover Change in the Selva Lacandona, Mexico. *AMBIO A J. Hum. Environ.* 29, 504. doi:10.1639/0044-7447(2000)029[0504:CFAPOL]2.0.CO;2

- Dirzo, R., Aguirre, A., López, J.C., 2009. Diversidad florística de las selvas húmedas en paisajes antropizados. *Investig. Ambient.* 17–22.
- Ellert, B.H., Bettany, J.R., 1995. Calculation of organic matter and nutrients stored in soils under contrasting management regimes. *Can. J. Soil Sci.* 75, 529–538. doi:10.4141/cjss95-075
- Foley, J.A., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O’Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478, 337–342. doi:10.1038/nature10452
- Fortini, L.B., Rabelo, F.G., Zarin, D.J., 2006. Mixed potential for sustainable forest use in the tidal floodplain of the Amazon River. *For. Ecol. Manage.* 231, 78–85. doi:10.1016/j.foreco.2006.04.038
- Gaoue, O.G., 2016. Transient dynamics reveal the importance of early life survival to the response of a tropical tree to harvest. *J. Appl. Ecol.* 53, 112–119. doi:10.1111/1365-2664.12553
- Gaoue, O.G., Ngonghala, C.N., Jiang, J., Lelu, M., 2016. Towards a mechanistic understanding of the synergistic effects of harvesting timber and non-timber forest products. *Methods Ecol. Evol.* 7, 398–406. doi:10.1111/2041-210X.12493
- García-Gil, J.G., Lugo-Hupb, J., 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona, in: Vázquez-Sánchez, M.A., Ramos, M.A. (Eds.), *Reserva de La Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación Para Su Conservación*. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publicaciones Especiales de Ecosfera 1, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, pp. 39–49.
- Gibbs, H.K., Ruesch, A.S., Achard, F., Clayton, M.K., Holmgren, P., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 16732–16737. doi:10.1073/pnas.0910275107
- Gravel, D., Guichard, F., Hochberg, M.E., 2011. Species coexistence in a variable world. *Ecol. Lett.* 14, 828–39. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01643.x

- Guariguata, M.R., García-Fernández, C., Sheil, D., Nasi, R., Herrero-Jáuregui, C., Cronkleton, P., Ingram, V., 2010. Compatibility of timber and non-timber forest product management in natural tropical forests: Perspectives, challenges, and opportunities. *For. Ecol. Manage.* 259, 237–245. doi:10.1016/j.foreco.2009.11.013
- Guariguata, M.R., Sist, P., Nasi, R., 2012. Reprint of: Multiple use management of tropical production forests: How can we move from concept to reality? *For. Ecol. Manage.* 268, 1–5. doi:10.1016/j.foreco.2011.12.047
- Harvey, C.A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B.G., Finegan, B., Griffith, D.M., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., Van Breugel, M., Wishnie, M., 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conserv. Biol.* 22, 8–15. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00863.x
- Hernández-Barrios, J.C., Anten, N.P.R., Martínez-Ramos, M., 2015. Sustainable harvesting of non-timber forest products based on ecological and economic criteria. *J. Appl. Ecol.* 52, 389–401. doi:10.1111/1365-2664.12384
- Herrero-Jáuregui, C., García-Fernández, C., Sist, P.L.J., Casado, M.A., 2009. Conflict of use for multi-purpose tree species in the state of Pará, eastern Amazonia, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 18, 1019–1044. doi:10.1007/s10531-008-9456-7
- Herrero-Jáuregui, C., Guariguata, M.R., Cárdenas, D., Vilanova, E., Robles, M., Licona, J.C., Nalvarte, W., 2013. Assessing the extent of “conflict of use” in multipurpose tropical forest trees: A regional view. *J. Environ. Manage.* 130, 40–47. doi:10.1016/j.jenvman.2013.08.044
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecol.* 160, 91–112. doi:10.1023/A:1015839400578
- Ibarra-Manríquez, G., Ricker, M., Angeles, G., Colín, S.S., Colín, M.A.S., 1997. Useful plants of the Los Tuxtlas rain forest (Veracruz, Mexico): Considerations of their market potential. *Econ. Bot.* 51, 362–376. doi:10.1007/BF02861046
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in Tropical Forests. *Am. Nat.* 104, 501–528. doi:10.1086/282687

- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Foster, R.B., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 864–9. doi:10.1073/pnas.0604666104
- Kindt, R., Coe, R., 2005. Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi.
- Laurance, S.G.W., Laurance, W.F., Andrade, A., Fearnside, P.M., Harms, K.E., Vicentini, A., Luizão, R.C.C., 2010. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: A landscape-scale study. *J. Veg. Sci.* 21, 96–106. doi:10.1111/j.1654-1103.2009.01122.x
- Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin-de Merona, J.M., Chambers, J.Q., Gascon, C., 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *For. Ecol. Manage.* 118, 127–138. doi:10.1016/S0378-1127(98)00494-0
- Magurran, A.E., 2013. *Measuring Biological Diversity*, Measuring Biological Diversity. John Wiley & Sons, Malden.
- Martínez-Ramos, M., 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación, in: Oyama, K., Castillo, A. (Eds.), *Manejo, Conservación Y Restauración de Recursos Naturales En México: Perspectivas Desde La Investigación Científica*. UNAM/Siglo XXI, México, pp. 279–292.
- Martínez-Ramos, M., Anten, N.P.R., Ackerly, D.D., 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understorey tropical rain forest palm. *J. Ecol.* 97, 1050–1061. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01531.x
- MEA, Millennium-Ecosystem-Assessment., 2005. *Ecosystems and Human Well- Being: Synthesis*. Washington, DC.
- Meli, P., Carabias, J., 2015. La conectividad biológica y el desarrollo sustentable, in: Carabias, J., de la Maza, J., Cadena, R. (Eds.), *Conservación Y Desarrollo Sustentable En La Selva Lacandona. 25 Años de Actividades Y Experiencias*. Natura y Ecosistemas Mexicanos, Mexico.

- Navarrete-Segueda, A., Vázquez-Selem, L., Siebe, C., 2015. Caracterización geopedológica y calidad de sitio de una selva tropical, in: Carabias, J., de la Maza, J., Cadena, R. (Eds.), *Conservación Y Desarrollo Sustentable En La Selva Lacandona. 25 Años de Actividades Y Experiencias*. Natura y Ecosistemas Mexicanos, México, pp. 87–96.
- Newton, P., Peres, C.A., Desmouliere, S.J.M., Watkinson, A.R., 2012. Cross-scale variation in the density and spatial distribution of an Amazonian non-timber forest resource. *For. Ecol. Manage.* 276, 41–51. doi:10.1016/j.foreco.2012.03.020
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2015. *vegan: Community Ecology Package*. R Packag. version 2.3-1. doi:10.4135/9781412971874.n145
- Palmer, M.W., 1993. Putting Things in Even Better Order: The Advantages of Canonical Correspondence Analysis. *Ecology* 74, 2215. doi:10.2307/1939575
- Panayotou, T., Ashton, P., 1992. *Not by timber alone: Economics and ecology for sustaining tropical forests*. Island Press, Washington, D.C.
- Paoli, G.D., Curran, L.M., Slik, J.W.F., 2008. Soil nutrients affect spatial patterns of aboveground biomass and emergent tree density in southwestern Borneo. *Oecologia* 155, 287–99. doi:10.1007/s00442-007-0906-9
- Peters, C.M., Gentry, A.H., Mendelsohn, R.O., 1989. Valuation of an Amazonian rainforest. *Nature* 339, 655–656. doi:10.1038/339655a0
- Phillips, O.L., Vargas, P.N., Lorenzo, A., Cruz, A.P., Chuspe, M., Sánchez, W.G., Yli-halla, M., Rose, S.A.M., 2003. Habitat association among Amazonian tree species : a landscape-scale approach 757–775.
- Poorter, L., Van der Sande, M.T., Thompson, J., Arets, E.J.M.M., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Barajas-Guzmán, G., Boit, A., Bongers, F., Carvalho, F.A., Casanoves, F., Cornejo-Tenorio, G., Costa, F.R.C., de Castilho, C. V., Duivenvoorden, J.F., Dutrieux, L.P., Enquist, B.J., Fernández-Méndez, F., Finegan, B., Gormley, L.H.L., Healey, J.R., Hoosbeek, M.R., Ibarra-Manríquez, G., Junqueira, A.B., Levis, C., Licona, J.C., Lisboa, L.S., Magnusson, W.E., Martínez-Ramos, M., Martínez-Yrizar, A., Martorano, L.G., Maskell, L.C., Mazzei, L., Meave, J.A., Mora, F., Muñoz, R., Nyctch, C., Pansonato, M.P., Parr, T.W., Paz, H., Pérez-García, E.A., Rentería, L.Y., Rodríguez-Velazquez, J., Rozendaal, D.M.A.,

- Ruschel, A.R., Sakschewski, B., Salgado-Negret, B., Schiatti, J., Simões, M., Sinclair, F.L., Souza, P.F., Souza, F.C., Stropp, J., Ter Steege, H., Swenson, N.G., Thonicke, K., Toledo, M., Uriarte, M., Van der Hout, P., Walker, P., Zamora, N., Peña-Claros, M., 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 1314–1328. doi:10.1111/geb.12364
- Quijas, S., Schmid, B., Balvanera, P., 2010. Plant diversity enhances provision of ecosystem services: A new synthesis. *Basic Appl. Ecol.* 11, 582–593. doi:10.1016/j.baae.2010.06.009
- Radachowsky, J., Ramos, V.H., McNab, R., Baur, E.H., Kazakov, N., 2012. Forest concessions in the Maya Biosphere Reserve, Guatemala: A decade later. *For. Ecol. Manage.* 268, 18–28. doi:10.1016/j.foreco.2011.08.043
- R Core Team, 2015. R Development Core Team. *R A Lang. Environ. Stat. Comput.* 55, 275–286.
- Ribeiro, M.B.N., Jerozolinski, A., de Robert, P., Magnusson, W.E., 2014. Brazil nut stock and harvesting at different spatial scales in southeastern Amazonia. *For. Ecol. Manage.* 319, 67–74. doi:10.1016/j.foreco.2014.02.005
- Ros-Tonen, M.A.F., 2000. The role of non-timber forest products in sustainable tropical forest management. *Holz als Roh- und Werkst.* 58, 196–201. doi:10.1007/s001070050413
- Salo, M., Toivonen, T., 2009. Tropical timber rush in Peruvian Amazonia: Spatial allocation of forest concessions in an uninventoried frontier. *Environ. Manage.* 44, 609–623. doi:10.1007/s00267-009-9343-3
- Schlichting, E., Blume, H., Stahr, K., 1995. *Bodenkundliches Praktikum. Pareys Studentexte* 81. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin.
- SGM, Servicio-Geológico-Mexicano, 1997. *Carta Geológico-Minera: Las Margaritas. Chiapas. E15-12 D5-3.*
- Sheil, D., Puri, R., Wan, M., Basuki, I., Heist, M. van, Liswanti, N., Rukmiyati, Rachmatika, I., Samsedin, I., 2006. Recognizing local people's priorities for Tropical Forest biodiversity. *AMBIO A J. Hum. Environ.* 35, 17–24. doi:10.1579/0044-7447-35.1.17

- Sheil, D., Wunder, S., 2006. The value of tropical forest to local communities: complication caveats, and cautions. *Conserv. Ecol.* 6, 1–14.
- Siebe, C., Jahn, R., Stahr, K., 1996. Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo. Publicación Especial N° 4, Chapingo, México.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J., Sánchez-Beltrán, S., 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast México., in: *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils*. Mulawarman University Press, Indonesia, pp. 40–58.
- Sollins, P., 1998. Factors influencing species composition in Tropical Lowland Rain Forest : Does soil matter ? *Ecology* 79, 23–30. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[0023:FISCIT]2.0.CO;2
- Swaine, M.D., 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *J. Ecol.* 84, 419. doi:10.2307/2261203
- ter Steege, H., Welch, I., Zagt, R., 2002. Long-term effect of timber harvesting in the Bartica Triangle, Central Guyana. *For. Ecol. Manage.* 170, 127–144. doi:10.1016/S0378-1127(01)00777-0
- Ticktin, T., 2005. Applying a metapopulation framework to the management and conservation of a non-timber forest species. *For. Ecol. Manage.* 206, 249–261. doi:10.1016/j.foreco.2004.11.004
- Ticktin, T., 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *J. Appl. Ecol.* 41, 11–21. doi:10.1111/j.1365-2664.2004.00859.x
- Toledo, M., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Balcázar, J., Chuvina, J., Leño, C., Licona, J.C., Poorter, L., 2012. Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients. *J. Ecol.* 100, 253–263. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01890.x
- Van Reeuwijk, L., 1992. Procedures for soil analysis, Third. ed. International Soil Reference and Information Centre (ISRIC), Technical Paper No. 9, Wageningen, The Netherlands.

- Vitousek, P., 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Soc. Nat.* 119, 553–572. doi:10.2307/2678832
- Wright, J.S., 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, 1–14. doi:10.1007/s004420100809
- Zermeño-Hernández, I., Méndez-Toribio, M., Siebe, C., Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M., 2015. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Appl. Veg. Sci.* 18, 443–455. doi:10.1111/avsc.12161
- Zimmerman, B.L., Kormos, C.F., 2012. Prospects for sustainable logging in tropical forests. *Bioscience* 62, 479–487. doi:10.1525/bio.2012.62.5.9
- Zinck, Z., Metternicht, G., Bocco, G., Del valle, H., 2016. *Geopedology. An integration of geomorphology and pedology for soil and landscape studies.* Springer International Publishing.

Capítulo III

Variation of main terrestrial carbon stocks at the landscape-scale are shaped by soil in a tropical rainforest

Navarrete-Segueda, A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Vázquez-Selem, L., and Siebe, C. 2018. Availability and species diversity of forest products in a Neotropical tropical rainforest landscape. *Geoderma*, 313(1):57–68.

<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.10.023>



Vegetación desarrollada sobre suelos con rocas superficiales (Calizas) en las laderas de sierra kárstica.

Abstract

Economic incentives to offset carbon dioxide (CO₂) emissions associated with deforestation and other human activities affecting forest ecosystems depend on robust estimates of changes in forest carbon (C) stocks. Such stocks are difficult to assess in heterogeneous landscapes where the soil properties and the forest structure and functionality vary in space and time. Here we show that geopedological mapping is useful to quantify the above- and belowground C stocks in the different land units of the Lacandon tropical rainforest, southeast Mexico. We used an ordination method to recognize major gradients in the soil and we applied regression analyses to identify relationships between soil properties and AGB. Total forest C stocks differed among land units (287 to 478 Mg C ha⁻¹ in limestone mountains and fluvial terraces, respectively). Soil constrains like rooting depth (ranging from 0.13 to 1.34 m), available water storage capacity (ranging from 32.3 to 161.4 L m⁻²) and Al saturation in the ion exchange complex (0 to 22.6 % Al_{sat}) were correlated with the aboveground biomass (AGB) C stock by affecting the stem size and density of trees. Soil organic carbon (SOC) in the *solum* represented 22 to 46% of the total forest C stock in the different landscape units, of which 28 to 45% was stored below 30 cm depth. Therefore, an accurate assessment of forest C stocks must consider not only the variation between land units with contrasting soil properties, but also the *solum* depth. Our results indicate that stratified sampling based on geopedologic mapping is useful to allocate incentives assessment of C storage at relatively low costs and with reasonable effort.

1. Introduction

Tropical rain forests are the most productive terrestrial ecosystems accounting for the largest carbon dioxide (CO₂) uptake per area unit (Beer *et al.*, 2010; King *et al.*, 1997). Thus, these ecosystems play a significant role for global terrestrial C storage in their different components (van der Sande *et al.*, 2017a). However, the C balance of tropical ecosystems remains uncertain, since it is largely affected by deforestation and forest degradation (Baccini *et al.*, 2017; Gibbs *et al.*, 2010), causing these forests to become a carbon source for the atmosphere (Baccini *et al.*, 2017, 2012). Despite there are other factors affecting CO₂ concentration in the atmosphere, as the residence time (Archer *et al.*, 2009; Chapin *et al.*, 2011) and the fact that terrestrial ecosystems have a finite capacity to store C (Mackey *et al.*, 2013), the terrestrial C storage remains as one of the main strategies to mitigate the atmospheric increases in CO₂ concentrations (Asner *et al.*, 2014). Therefore, tropical developing countries have created economic incentives to reduce deforestation and forest degradation rates and their associated C emissions (Gibbs *et al.*, 2007; Griscom *et al.*, 2009).

Establishing reliable finance schemes oriented to maintain or increase terrestrial C stocks requires robust estimates of these stocks (Berenguer *et al.*, 2015; Gibbs *et al.*, 2007; Houghton, 2005; Saatchi *et al.*, 2011). Five main stocks are differentiated by the IPCC (2006): aboveground biomass (AGB), belowground biomass (BGB), dead wood (or necromass), litter, and soil organic carbon (SOC). The AGB and SOC are the largest stocks in tropical forests (Berenguer *et al.*, 2015; Gibbs *et al.*, 2007; Ngo *et al.*, 2013) -although the contribution of belowground biomass remains uncertain since to estimate this stock usually root to shoot ratios are applied (Delaney *et al.*, 1997; Djomo *et al.*, 2011; Saatchi *et al.*, 2011). The AGB can be estimated by remote sensing techniques and is often used to derive other C stocks (e.g., BGB or litter) (Gibbs *et al.*, 2007; Saatchi *et al.*, 2011). Therefore, many studies have focused only on the remotely sensed AGB stock to maximize the cost-effectiveness of C assessments (Gibbs *et al.*, 2010, 2007; Saatchi *et al.*, 2011). This approach overlooks the SOC stock, notwithstanding the fact that the lack of SOC estimates may seriously underestimate total forest C stock. Soil studies to 100 cm depth in neotropical rain forests indicate that SOC may comprise 50% -75% of the total forest C stock (e. g. Delaney *et al.*, 1997; Fonseca *et al.*, 2011; Hughes *et al.*, 1999; Kauffman *et al.*, 2009).

Accurate C stock estimates are difficult to compile in tropical forests since they often face a high biotic and abiotic heterogeneity. Remote-sensing options that provide AGB estimates with low to medium uncertainty by Light Detection and Ranging (LiDAR) images (Gibbs *et al.*, 2007) do not allow to estimate the SOC stock nor the soil properties which are necessary to calculate it, such as SOC concentration, soil bulk density, percentage of coarse fragments and soil depth (Jobbágy and Jackson, 2000; Lal, 2005). The dense canopy of tropical rainforest limits the usefulness of remote-sensing options to assess the SOC stock (Rasel *et al.*, 2017; Vaudour *et al.*, 2016).

Tree community stand structure parameters such as the basal area and the number of large trees are among the most important factors explaining the spatial variation in AGB of tropical rainforests (Alves *et al.*, 2010; Banin *et al.*, 2014; Baraloto *et al.*, 2011; Berenguer *et al.*, 2015; Slik *et al.*, 2013). The spatial variation of these tree community parameters is also determined by soil properties that constrain tree growth (Alves *et al.*, 2010; Paoli *et al.*, 2008) or stimulate the development of specific taxonomic tree groups (families, genera, etc.) (Banin *et al.*, 2014; De Castilho *et al.*, 2006). Therefore, soil properties that drive SOC accumulation may also regulate the spatial variation of AGB of tropical forests (Baldeck *et al.*, 2012; De Castilho *et al.*, 2006; Laurance *et al.*, 2010; Quesada *et al.*, 2012; Sullivan *et al.*, 2017).

Stratified sampling has proved to be useful to more accurately estimate the AGB-carbon considering landscape variation (landforms) since it includes the landscape variability of topography and geology (and the soil derived from it) (Laumonier *et al.*, 2010). In this study we analyzed how soil properties determine site quality -the latter, defined by Daniel *et al.* (1979) as the sum of all the environmental factors affecting the biotic community of an ecosystem- and, thereby, the variation of C stocks in the Lacandon tropical rainforest in southeast Mexico. Particularly we aimed to assess: 1) the contribution of SOC stock in the *solum* (A and B horizons) to the terrestrial forest C stock in distinct land units with contrasting landform and parent material, and 2) to investigate how the variation in soil properties affects the AGB stock across the landscape. We studied a neotropical forest covering a landscape with contrasting soil-topographic conditions under the same climate (Ibarra-Manríquez and Martínez-Ramos, 2002; Siebe *et al.*, 1995) (Table 1). The Lacandon tropical rainforest represents one of the most extensive tropical rain forest in North America

(Mendoza and Dirzo, 1999). Previous AGB-C stock estimates in the study area ranged from 94.0 ± 26.3 (Balvanera *et al.*, 2005) to 233.4 ± 52.3 Mg C ha⁻¹ (De Jong *et al.*, 2000). A preliminary study identified differences in tree density and standing biomass across geopedological land units (Siebe *et al.*, 1995). Ibarra-Manríquez and Martínez-Ramos (2002) reported that smaller tree diameters are related to poor soil drainage and small available water storage capacity along the different geopedologic land units.

Table 1. Range in soil-topographic attributes and tree community characteristics at the Lacandon rainforest in southeast Mexico. Average pH was measured with samples taken from soil profiles of indicated depth. Modified from Siebe *et al.* (1995) and Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos (2002).

| | Geopedologic land units | | |
|---|--------------------------------|---|----------------------------|
| | Fluvial terraces | Low-hills | Limestone mountains |
| Soil | | | |
| Rooting depth (cm) | 65-100 | 55-65 | 12-20 |
| pH | 5.8 | 4.7 | 7 |
| Drainage | Moderate to well drained | Moderate to deficiently drained | Well drained |
| Soil unit classification (IUSS, 2014) | Fluvic Cambisol | Vertic-Stagnic Cambisol and Cutanic Acrisol | Rendzic Leptosol |
| Topography | | | |
| Slope | Flat (<2 °) | Moderate steep (<15-30°) | Very steep (30-40°) |
| Tree community characteristics | | | |
| Tree density (individuals ha ⁻¹) | 318-376 | 344-524 | 426-578 |
| Basal area (m ² ha ⁻¹) | 22.6-37.6 | 16.6-29.8 | 21.6-27.0 |
| Number of tree species per 0.5 ha | 43-58 | 50-81 | 70-74 |

We hypothesized that the AGB and SOC stocks, as well as their contribution to the forest C stock, will differ among geopedologic land units. On the other hand, we expected that if soil properties variation (i.e., soil nutrient contents, soil drainage conditions or soil water storage capacities) influences the stem size and density, it will indirectly regulate AGB production across the landscape. Because a forest inventory at the field scale is the most

direct method to quantify forest C stocks (González *et al.*, 2014), this study aimed to provide guidance for AGB, litter and SOC stock assessments in heterogeneous forest landscapes.

2. Materials and methods

2.1 Study area

This study was conducted in the surroundings of the Chajul Tropical Biological Station, in the southern part of the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR) (16°04' N; 90° 45' W), within the Lacandon region, southeast Mexico (Figure 1). The MABR was established as a nature protection zone in 1978. The difficult access to the region maintained a low population density in the neighbor communities of the MABR, however in the year 2000 the construction of a highway connecting the region with urban centers caused a population increase to 12.6 inhabitants per km² in 2010 (Carabias *et al.*, 2015; INEGI, 2016). According to Zermeño-Hernández *et al.* (2015), the region south of the MABR is covered by 34% by preserved old-growth forest fragments, 16% by secondary forest patches, and the rest by cattle pastures and crops. Mean annual precipitation (MAP) is 3000 mm and the mean annual temperature (MAT) 22°C. There is a short dry season from February to April (< 100 mm per month) (Martínez-Ramos *et al.*, 2009). The area is covered by a mosaic of vegetation types that include mainly tropical rain forests of medium high canopy (<30 m) (dominant species *Bravaisia integerrima*, *Dialium guianense*, *Quararibea funebris* amongst others) to high canopy (> 30) (*Brosimum alicastrum*, *D. guianense*, *Licania hypoleuca* amongst others), and savannah type vegetation with *Byrsonima crassifolia* and *Curatella americana* as main dominant tree species (Ibarra-Manríquez and Martínez-Ramos, 2002; Ochoa-Gaona and Domínguez-Vázquez, 2000).

Siebe *et al.* (1995) differentiated three main geopedologic land units in the study area, i.e., land units with contrasting lithologic and topographic conditions on which distinct soils occur, namely: 1) limestone mountain ranges with steep slopes (>30°) and shallow soils (<20 cm) which classify as Rendzic Leptosols (IUSS Working Group WRB, 2014), 2) lower hills of folded claystone-sandstone sequences, with moderately steep slopes (15-30°) and medium deep soils (55-65 cm), the parent material changes in tenths of meters distance (Siebe *et al.*, 1995), the soils classify as Vertic-Stagnic Cambisols associated with Cutanic Acrisols and, 3) fluvial terraces and plains (associated with fluvial deposits), i.e., nearly flat (<2°) alluvial surfaces with deep soils (65-100 cm) which classify as Fluvic Cambisols.

2.2 Site quality classification

Major landscape units were determined by the hierarchical classification system proposed by Zinck (1988). Map units were obtained by visual interpretation of the external features of landforms (Zinck *et al.*, 2016) in 1: 20 000 scale aerial photographs and using a 1:50 000 digital elevation model. Geological information (Servicio-Geológico-Mexicano, 1997) and soil information (Celedón, 2006; Siebe *et al.*, 1995) were included to delineate seven major geopedologic land units (Figure 1). We selected limestone mountains, low hills of claystone-sandstone and fluvial terraces since these units cover the major landscape surface in the study area.

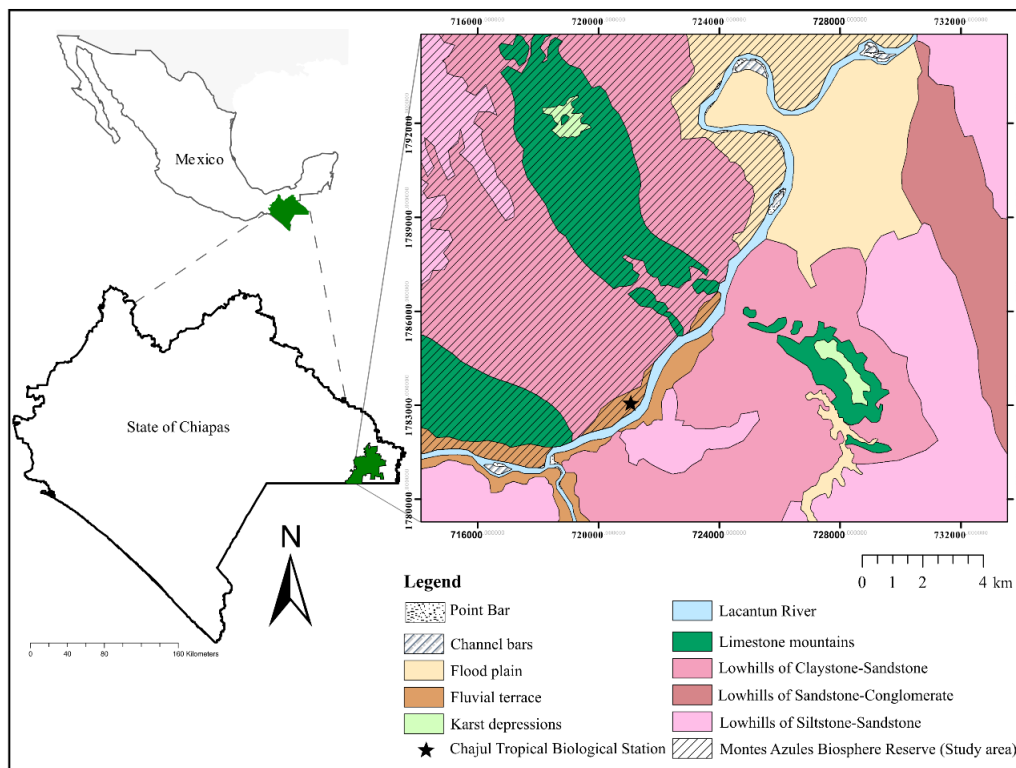


Figure 1. Geopedologic land units delineated in Lacandon rainforest, southern Mexico.

2.3 Estimation of carbon stocks

Within each geopedologic land unit, three plots of 20 × 250 m each were established, to determine AGB, BGB, litter and SOC stocks. In each plot, the stem diameter of all trees with

diameter ≥ 10 cm at breast height (dbh, 1.3 m above ground) was measured. For big trees with large buttresses, stem diameter was taken above such structures. In each plot, AGB was estimated based on dbh measurements using a generic tropical rain forest equation proposed by Brown, (1997) and modified by Rüginitz *et al.* (2008). This equation was used because the available site-specific and species-specific equations (Rojas-García *et al.*, 2015) cover $< 20\%$ of the species that are present within the studied plots, and do not include the more abundant species. We considered that it was more appropriate to use a generic model so that the error is equal for all species. The use of generalized allometric relationships by grouping all species has proven to be very effective in the tropics (De Jong *et al.*, 2000; Lewis *et al.*, 2013; Poorter *et al.*, 2015; Willcock *et al.*, 2014) since dbh alone explains more than 95% of the variation in AGB tropical forest C stocks (Brown, 2002; Gibbs *et al.*, 2007). In this study, we omitted trees with dbh < 10 cm because their contribution to the AGB may be less than 2% as has been described by Berenguer *et al.* (2015) and Hughes *et al.* (1999). To calculate the ABG of each tree (AGB_{tree}) with dbh > 10 cm, we chose the allometric model based on a regression equation for estimating biomass of tropical trees [equation 1] for MAP between 2000 and 4000 mm (Brown, 1997; Rüginitz *et al.*, 2008):

$$AGB_{tree} \text{ (kg dry mass)} = \exp[-2.289 + 2.649 * \ln(dbh) - 0.021 * (\ln(dbh))^2] \quad [1]$$

Where AGB_{tree} is the AGB (kg) of each tree, dbh is the diameter at breast height (cm). To estimate the AGB per ha we used the equation [2]:

$$AGB_{plot} \text{ (Mg dry mass ha}^{-1}\text{)} = (\sum at / 1000) \times (10000 / A) \quad [2]$$

Where AGB_{plot} is the total AGB by plot in $Mg \text{ ha}^{-1}$, $\sum at$ is the sum of the dry mass of all trees in the plot in kg; 1000 is the factor to convert kg into Mg; 10000 is the factor to convert meters in hectares; and A is the surface of the plot (m^2). To transform AGB into AGB-C stock, the equation [3] of Somogyi *et al.* (2008) was used:

$$AGB-C = AGB_{plot} \times CF \quad [3]$$

Where AGB-C is the aboveground C stock (in Mg C ha⁻¹) of the AGB, AGB_{plot} is the total AGB per hectare (in Mg ha⁻¹), CF is the C fraction of the dry AGB (Mg C Mg⁻¹). We assumed that 50% of the AGB mass was C (Ngo *et al.*, 2013). We used the equation [4] proposed by Saatchi *et al.* (2011) to estimate BGB from AGB_{plot} in Mg ha⁻¹.

$$\text{BGB} = 0.489\text{AGB}_{\text{plot}}^{0.89} \quad [4]$$

Where BGB is the belowground biomass (in Mg ha⁻¹) and AGB_{plot} is the total AGB (in Mg ha⁻¹) by plot. To convert BGB into BGB-C stock, the equation [5] of Somogyi *et al.* (2008) was used:

$$\text{BGB-C} = \text{BGB} \times \text{CF} \quad [5]$$

Where BGB-C is the belowground C stock (in Mg C ha⁻¹), BGB is the dry below ground biomass (in Mg ha⁻¹) estimated from the equation [4], CF is the C fraction of the dry biomass (Mg C Mg⁻¹). We assumed that 50% of the dry mass was C (Ngo *et al.*, 2013).

Three soil pits (1 m wide × 1.5 m long and between 0.3 to 1.4 m deep) were dug in the middle of each plot for soil description. The sampling was performed in the same slope-position to reduce micro-topographic effects of erosion and deposition. After describing the soil, one disturbed soil sample was taken from each genetic horizon of the *solum*, and three undisturbed 100 ml core samples were taken in each horizon for bulk density determination. In the laboratory, the disturbed samples were air dried and sieved (< 2 mm) prior to analysis. Total C (TC) was determined in air dried, sieved and ground (< 0.05 mm) subsamples in the laboratory with an elemental CHNS/O analyzer (Perkin Elmer 2400 series II). None of the soils of low hills and fluvial terraces contained carbonates so we considered that SOC was equal to TC. In the case of limestone mountains, the total inorganic C (TIC) was measured with a TC analyzer equipped with a solid sample combustion unit SSM- 5000A (Shimadzu) by an infrared gas analyzer, which determined the CO₂ produced after adding an acid solution, in such a way that SOC was calculated as the difference TC-TIC. The stone content in vol (%) was estimated in the field (FAO, 2006), and bulk density was determined gravimetrically in the 100 ml core samples after drying the samples at 105 °C (MacDicken,

1997). The SOC stock (Mg C ha⁻¹) in each horizon within the *solum* (A and B horizons) was calculated using the IPCC (2003) equation [6] as follows:

$$\text{SOC}_{\text{horizon}} (\text{Mg C ha}^{-1}) = C (\text{g kg}^{-1}) \times T (\text{m}) \times \text{BD} (\text{Mg m}^{-3}) \times (1-\text{frag}) \times 10 \quad [6]$$

Where C is the concentration of organic C obtained by the laboratory analysis (the data was reported on a dry mass basis by correction for soil moisture content determined on sample aliquots dried at 105 °C), T is the horizon thickness, BD is the bulk density and frag is the percentage of coarse fragments/100, 10 is the factor to convert m² into hectares and kg into Mg.

The forest floor litter (i.e., the L horizon consisting of leaves, fruits, seeds, bark, and wood <2.5 cm diameter) was sampled once in microplots of 50 × 50 cm (Hughes *et al.*, 1999) placed along three linear transects (at a distance of 6 meters each) distributed longitudinally along each plot (*n* = 6 per plot). The samples were dried at 60 °C, weighted and ground (< 1 mm), and their C concentration was determined in the laboratory with an elemental CHNS/O analyzer (Perkin Elmer 2400 series II). The C litter stock (L-C) per hectare was determined using the equation [7] of Rüginitz *et al.* (2008), which multiplies the C fraction of the litter sample (CF-L) (obtained in laboratory) by the total weight of the same sample dried at 60 °C. The C of the litter stock (L-C) in Mg C per ha was calculated with equation [8].

$$\text{C mass litter (Kg C)} = \text{mass (Kg)} \times \text{CF-L} \quad [7]$$

$$\text{L-C (Mg C ha}^{-1}\text{)} = (10000 / 0.25 \text{ m}^2) \times ((\Sigma_{\text{C-samples}} / \text{number of samples})/1000) \quad [8]$$

Where L-C is the C stock in the litter, 10000 is the conversion factor meters into hectares, 0.25 m² corresponds to the microplot surface, 1000 is the factor to convert kilograms of dry mass into Mg of dry mass and $\Sigma_{\text{C-samples}}$ is the amount of C in all samples of 50 cm × 50 cm (0.25 m²) divided by six (samples collected per plot).

2.4 Soil analyses

The following analyses were performed on air-dried soil samples following standard procedures (van Reeuwijk, 1992; Schlichting *et al.*, 1995). Results are reported on a dry mass

basis by correction for soil moisture content determined on sample aliquots dried at 105 °C. The pH was measured in 0.01 m CaCl₂ in the supernatant of a 1: 2.5 (wt:vol) soil suspension with an Aqua Lytic Senso Direct pH24 potentiometer equipped with a combined glass/calomel electrode. Total nitrogen (TN) was determined using a CHNS/O elemental analyser (Perkin Elmer 2400 series II). Extractable phosphorus (P_{ex}) was determined by the method of Bray-Kurtz and quantified by colorimetry (Van Reeuwijk, 1992). Exchangeable base cations (X_{ex}) were extracted with 1 N ammonium acetate buffered at pH 7, and Ca_{ex} and Mg_{ex} were quantified by AAS in an air-acetylene flame (Perkin Elmer 3100). K_{ex} and Na_{ex} by flame emission (Corning). Exchangeable acidity (H_{ex} plus Al_{ex}) was determined in 1 M KCl extracts by titration with 0.01 N NaOH and 4% NaF (H⁺), or by AAS in a nitrous oxide-acetylene flame (Al³⁺). The Al saturation (Al_{sat}) in the cation exchange complex was calculated as follows (equation [9]):

$$Al_{sat} (\%) = (Al_{ex} (\text{cmol kg}^{-1}) / \Sigma (Ca_{ex}, Mg_{ex}, K_{ex}, Na_{ex}, H_{ex}, Al_{ex} (\text{cmol kg}^{-1}))) \times 100 \text{ [9]}$$

Soil texture was determined by the combined sieve and pipette method (Schlichting *et al.*, 1995; Soil Survey Staff, 2011) after destroying organic matter with peroxide, dissolving CaCO₃ with diluted HCl, and dispersing the sample with sodium hexametaphosphate.

The available water holding capacity (AWHC) and the aeration capacity of each soil horizon were estimated and interpreted using AG-Bodenkunde (2005), and Siebe *et al.* (1996), which consider soil texture, soil organic matter content and bulk density determined in the laboratory (as are described above), as well as the percentage of coarse fragments and horizon thickness estimated in the field.

2.5 Data analysis

In order to detect and classify meaningful variables related to the SOC stock and to identify significant gradients that may affect the AGB at landscape scale, we used a principal component analysis (PCA) as ordination method to minimize the dimensionality of the collected data. The PCA has been used as ordination method to describe major gradients in the soil related with AGB in tropical rainforest (De Castilho *et al.*, 2006; Laurance *et al.*,

1999; Lewis *et al.*, 2013). The PCA additionally reduces the number and collinearity of variables (Laurance *et al.*, 1999; Slik *et al.*, 2013). The PCA was performed with the software R (R Core Team, 2015) after log-transformation of the data to homogenize the variances (Breulmann, 2011). Subsequently regression analyses were applied to the resulting data of the PCA to identify significant relationships with the AGB and to select predictors (De Castilho *et al.*, 2006; Paoli *et al.*, 2008; Unger *et al.*, 2012). The variables that we considered were pH, Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺, TN, P_{ex}, Al sat., aeration capacity, AWHC, field capacity, rooting depth, slope and stoniness. In order to compare soil nutrient storage among the different plots, we calculated the stocks of the soil nutrients Ca, Mg K and N within the *solum* (Horizons A and B) considering the nutrient concentrations and the bulk densities determined in the laboratory as well as the stoniness and the thickness of each horizon measured in the field.

To determine if the average C stocks differed among geopedological land units, we computed one way ANOVA with *post hoc* Tukey tests when datasets met normal criteria. Otherwise we computed the parametric equivalent pairwise comparisons using Tukey and Kramer (Nemenyi) tests with Tukey-Dist approximation for independent samples Kruskal-Wallis, using R (R Core Team, 2015). The effects were regarded as significant at $P < 0.05$. To determine the contribution of plant community attributes on AGB stocks, we assessed independently the effect of size (10-20, 20-30, 30-40, 40-50 and ≥ 50 cm dbh) and tree density to total AGB-C stock between geopedologic land units. We computed linear models with AGB-C as dependent variable. Then, we performed a stepwise multiple linear regression analysis between soil properties derived from the PCA and the tree structure attributes (density and size) that influenced the AGB. This analysis allowed us to evaluate whether or not these plant community attributes responded to soil properties.

3. Results

3.1 Site quality

Several soil properties differed among geopedologic land units (Table 2). The fluvial terraces were characterized by the highest water storage capacity (field capacity and AWHC). In this unit, we found higher rooting depth as well as a higher K stock than in the other land units. The other units did not present significant differences with respect to these properties. Fluvial terraces had a high sand content that apparently improved soil drainage since no

reductomorphic features were observed in the soil profile. The low hills have rooting depth restrictions since they are moderately to deficiently aerated, when developed on clay stones (evidenced by redoximorphic features at medium depths observed in the field), or strongly acidic and with a large Al saturation in the cation exchange complex, when developed on sand stones (Table 2).

The low hills were highly heterogeneous not only in terms of slope gradient (Table 1). The soils at the steep slopes of the limestone mountains had a high surface stoniness (40%) (mean depth of 0.45 m), and were dominantly shallow and rocky, having a small AWHC and field capacity (Table 2). In the field, we observed that only in sinkholes of few square meters, where the rock dissolution had proceeded, soils reached up to 85 cm depth.

Table 2. Mean and standard error (\pm SE) values of soil properties determined in soil profile samples (N=9), till the rooting depth of three geopedologic land units at the Lacandon forest. Means with the same superscript are not statistically different (ANOVA and Tukey poshoc < 0.05) among geopedologic land units.

| Soil properties | Fluvial terraces | | Low hills | | Limestone mountains | |
|--|--------------------|------|--------------------|------|---------------------|------|
| | Mean | (SE) | Mean | (SE) | Mean | (SE) |
| SOC (Mg C ha ⁻¹) | 103.9 ^a | 30.0 | 132.0 ^a | 23.9 | 68.1 ^a | 14.3 |
| Total N (Mg N ha ⁻¹) | 12.2 ^a | 3.0 | 4.8 ^a | 0.6 | 7.4 ^a | 2.0 |
| Extractable P (mg P kg ⁻¹) | 9.2 ^a | 1.9 | 6.4 ^a | 3.3 | 9.9 ^a | 6.2 |
| Ca (mol m ⁻²) | 77.2 ^a | 27.7 | 14.5 ^a | 2.6 | 34.0 ^a | 7.9 |
| Mg (mol m ⁻²) | 34.9 ^a | 13.7 | 7.6 ^a | 0.5 | 11.4 ^a | 5.6 |
| K (mol m ⁻²) | 1.4 ^b | 0.2 | 0.5 ^a | 0.0 | 0.2 ^a | 0.0 |
| Field capacity (L m ⁻²) | 269.0 ^b | 29.2 | 59.7 ^a | 2.2 | 75.0 ^a | 43.2 |
| AWHC (L m ⁻²) | 161.4 ^b | 16.7 | 34.6 ^a | 3.9 | 32.3 ^a | 16.1 |
| Rooting depth (m) | 1.34 ^b | 0.01 | 0.13 ^a | 0.02 | 0.45 ^a | 0.21 |
| Al saturation (%) | 2.1 ^b | 2.1 | 22.6 ^a | 2.0 | 0.0 ^b | 0.0 |
| pH (water) | 5.4 ^b | 0.4 | 4.1 ^a | 0.1 | 5.9 ^b | 0.2 |
| Clay (%) | 24.3 ^a | 4.3 | 36.4 ^{ab} | 6.8 | 64.3 ^b | 8.5 |
| Sand (%) | 27.4 ^b | 7.6 | 16.3 ^{ab} | 8.8 | 1.8 ^a | 0.4 |
| Stoniness (vol%) | 0.00 ^a | 0.0 | 0.60 ^a | 0.3 | 67.50 ^b | 5.2 |

AWHC: available water holding capacity

The PCA analysis indicated clear differences in site quality among the soils of the three geopedologic land units (Figure 2). The first axis of PCA (explaining 45.8% of the variance) separated the soils of the fluvial terraces, which have no site quality constrains (i.e. highest water and nutrient stocks), from those which have rooting depth constrains (Appendix A). The second axis (explaining 29.3% of the variance) separated the plots with shallow rooting depth as well as low AWHC due to large stone contents (at the limestone mountains) from those plots with poor drainage and chemical constrains indicated by acid pH and a high Al saturation (at low hills).

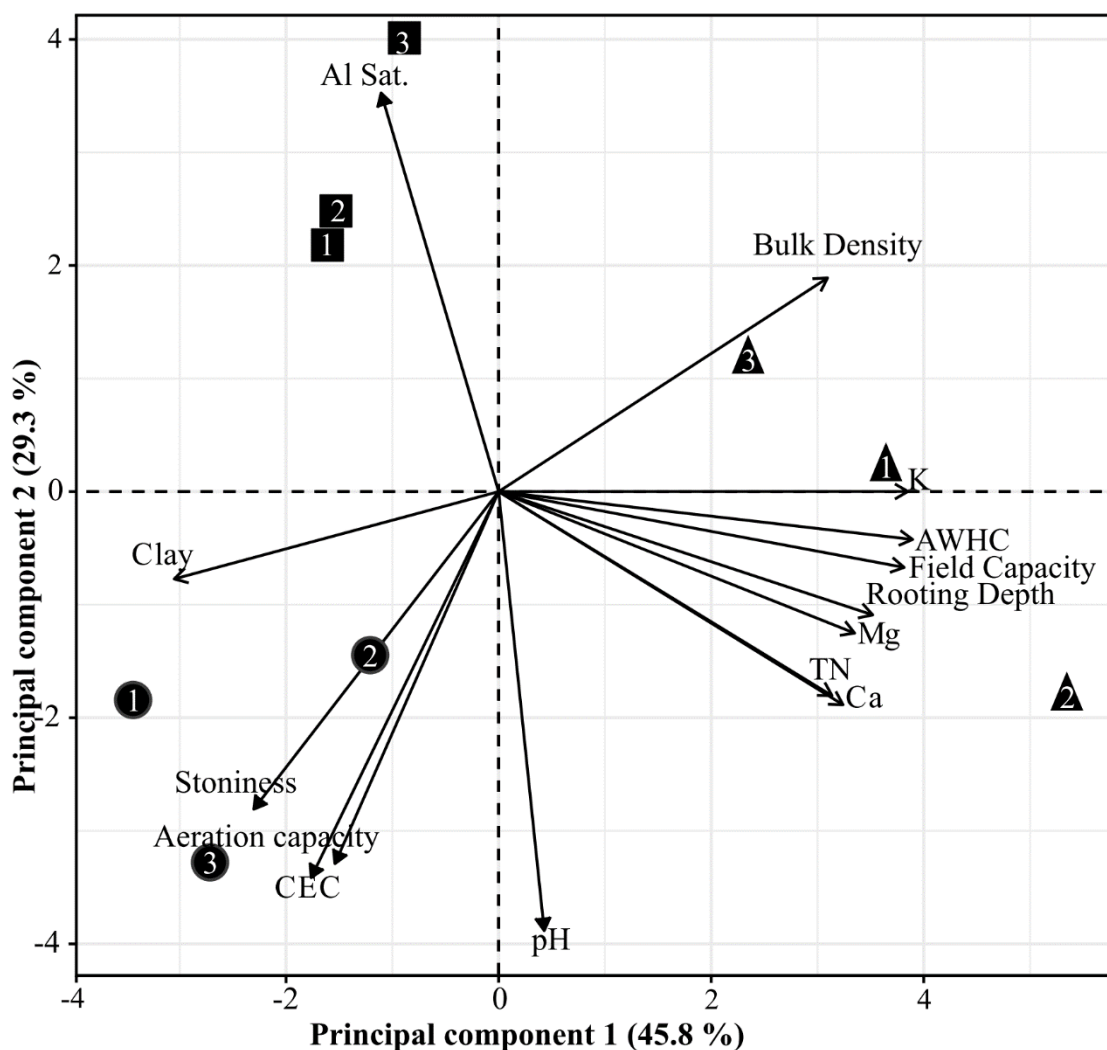


Figure 2. Principal Component Analysis of soil properties among geopedological units. Squares represent Low hills; circles represent Limestone mountains and triangles represent Fluvial Terraces. The numbers 1 to 3 represent the plot number of each unit. Al Sat.=

aluminum saturation; AWHC= available water holding capacity; CEC= cation exchange capacity; TN= total nitrogen.

3.2 Carbon stocks among geopedologic land units

The total forest C stock (Mg C ha⁻¹) was significantly larger in fluvial terraces (Table 3). This unit had also the largest AGB-C and BGB-C stocks among the three geopedologic land units. The AGB-C stocks in low hills and limestone mountains was of 59% and 42%, lower than those of the fluvial terraces, respectively. There were no significant differences in SOC stock in the *solum* and litter carbon stock (L-C) among geopedologic land units. The litter contributed < 0.2% to the total C stock in all land units. In fluvial terraces, SOC stock in the *solum* represented 22% of the total C stock, while in limestone mountains and low hills it represented 24% and 46%, respectively. Notably, SOC stock in low hills contributed significantly more (ANOVA test <0.05 with Tukey contrast) to the total C stock than in fluvial terraces and limestone mountains.

Table 3. Carbon stocks (Mg C ha⁻¹) of the main geopedologic land units of the Lacandon forest. Means (n=3 plots per land unit) with the same superscript are not statistically different (Nemenyi < 0.05) (CV: coefficient of variation. AGB-C: above ground carbon; BGB-C: below ground carbon; L-C: litter C stock; SOC: soil organic carbon in the *solum*).

| Geopedologic land unit | | AGB-C | BGB-C | SOC | L-C | Sum |
|-------------------------------|--------|------------------|-----------------|------------------|-------------------|--------------------|
| Fluvial terraces | Mean | 301 ^a | 73 ^a | 104 ^a | 0.36 ^a | 478.1 ^a |
| | Range | 277-344 | 67-81 | 65-163 | 0.31-0.38 | 416-509 |
| | CV (%) | 12 | 11 | 39 | 11 | 11 |
| Low hills | Mean | 122 ^b | 33 ^b | 132 ^a | 0.39 ^a | 287 ^b |
| | Range | 109-130 | 29-34 | 98-178 | 0.19-0.57 | 238-342 |
| | CV (%) | 9 | 8.08 | 40 | 49 | 18 |
| Limestone mountains | Mean | 174 ^b | 45 ^b | 68 ^a | 0.4 ^a | 287 ^b |
| | Range | 141-223 | 37-55 | 45-94 | 0.35-0.46 | 295-343 |
| | CV (%) | 24 | 22 | 36 | 14 | 8 |

Although fluvial terraces had the largest total C stock, their relative contribution to C stock of this rainforest area (138.4 km²) was small, since this land unit only covered 2% of the whole study area (Figure 3). Low hills, which had a smaller total C stock, cover the largest proportion of the study area, namely 59%, followed by limestone mountains (26% of the surface).

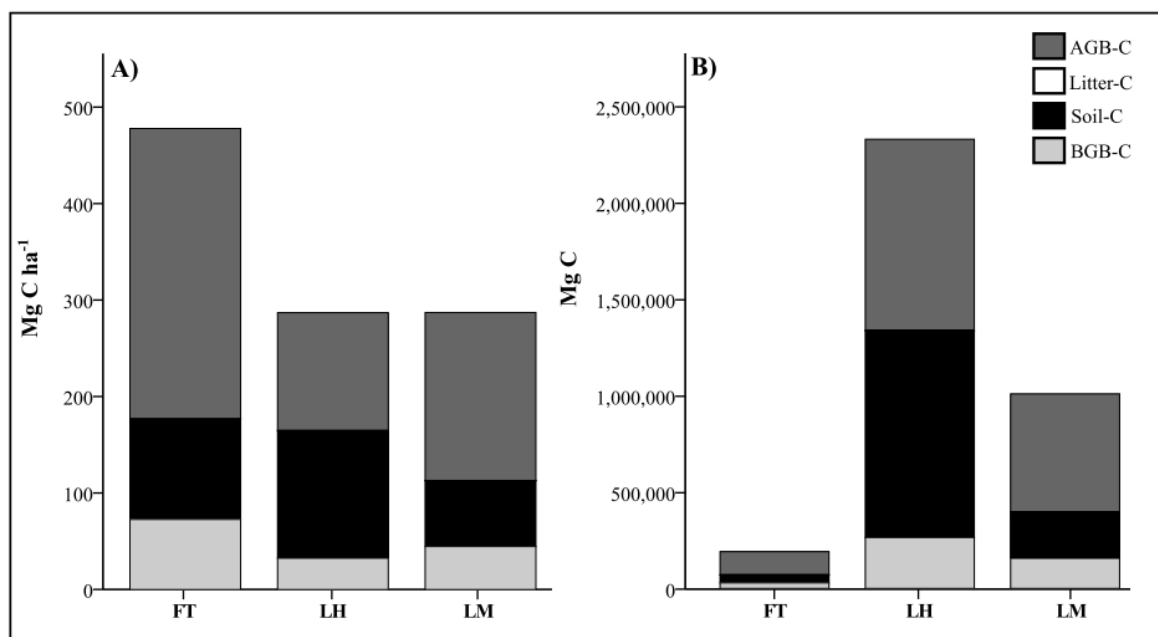


Figure 3. Forest carbon stocks (Mg C) at the Lacandon Rain Forest per hectare (A) and in total for each geopedologic land unit (B), FT= fluvial terraces; LH= Low hills; LM= limestone mountains.

3.3 Site quality and AGB C stocks

Most of the AGB-C was stored in large trees (ranging 50 cm to 186 cm dbh) (Figures 4 and 5a). In fluvial terraces, this tree size contributed almost 75% of the AGB-C stock, and 37% and 50% in lower hills and limestone mountains, respectively. Through regression analysis we identified a strong positive relationship between AGB-C stocks and C stored in trees of >50 cm dbh ($\beta = 0.97$, $R^2 = 0.991$, p -value < 0.001). In limestone mountains, the trees of 20-30 cm dbh stored significantly more C than trees of the same size class in the fluvial terraces (Figure 5d). The C stock stored in all other dbh categories was not different among the land units (Figures 5b-e). Conversely, there was no significant difference in the tree densities in

all size classes of trees ≥ 30 cm (Figures 5f-h). Nevertheless, we found a significantly greater number of small trees (< 30 cm dbh) in these old growth forest plots, and particularly of stems of 10-20 cm, in low hills and limestone mountains in comparison to the fluvial terraces (Figures 5i-j). The AGB-C stock of this tree size category (10-20 cm) was negatively correlated with the total AGB-C stock (β -0.890; adjusted R^2 : 0.792, p-value 0.001).

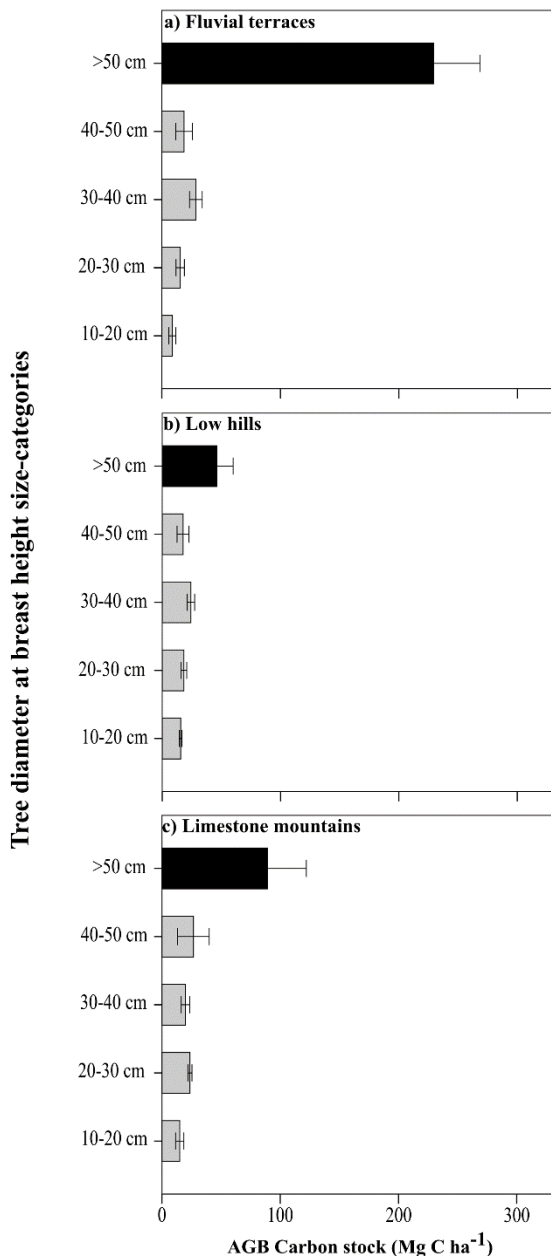


Figure 4. Contribution of the different tree diameter at breast height size classes to the AGB-C stock (Mg C ha⁻¹) in each geopedologic land unit. Error bars indicate standard error. Black bars represent significant differences (P < 0.05).

Among the soil properties assessed in this study, rooting depth and soil extractable phosphorus were the most important explanatory variables influencing AGB-C stocks in the study area (adjusted R^2 : 0.92), particularly, rooting depth was strongly and positively associated with AGB-C stock (p value < 0.01). Additionally, regression analysis indicated that soil rooting depth had a strong significant positive relationship with bigger trees (> 50 cm) (adjusted R^2 : 0.88, p value 0.01). Soil AWHC, field capacity, pH and nutrient stock (Ca, Mg, K) were excluded from the analysis since they showed collinearity.

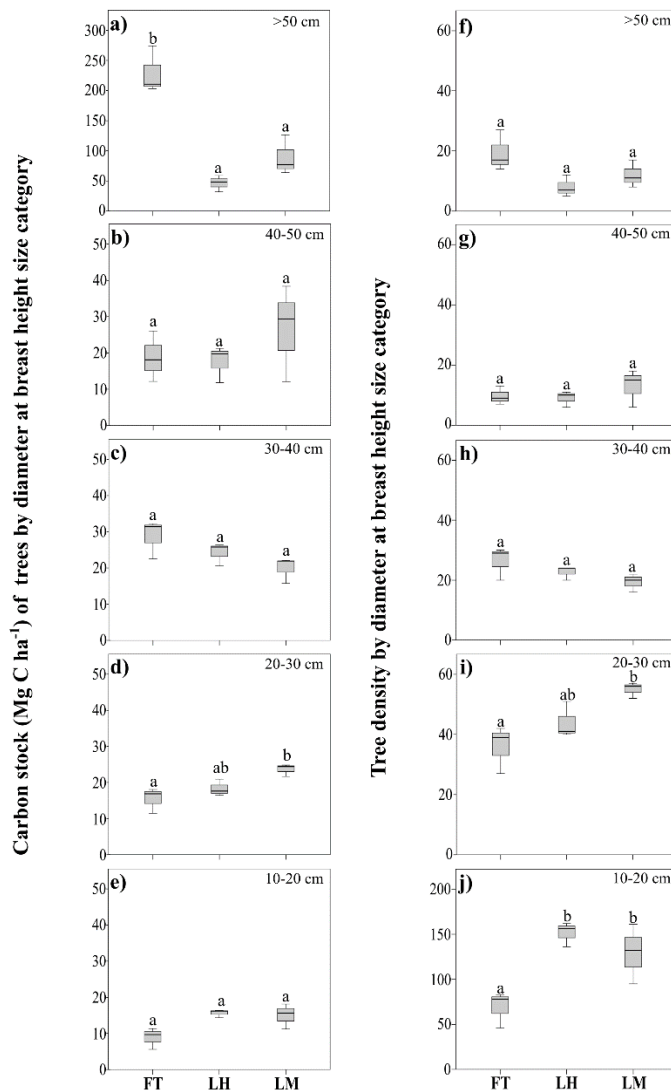


Figure 5. AGB-C stocks (Mg C ha⁻¹) (left) and number of trees (right) within each tree diameter at breast height size class in the study area. FT= fluvial terraces; LH= Low hills; LM= limestone mountains. Error bars indicate standard error. Letters represent significant differences (P < 0.05) between geopedological units.

3.4 Vertical distribution of SOC among geopedological units

Figure 6 indicated that the first 20 cm of the soil depth accounted for almost 50% of *solum* SOC stock. However, the SOC vertical distribution varied across geopedologic land units. The decrease was gradual in low hills, where the first 30 cm accounted for 64% of the *solum* SOC stock. A similar pattern was found at limestone mountains. In contrast, in fluvial terraces, the SOC showed an irregular depth distribution, declining below 20 cm depth and then increasing again between 60 and 80 cm depth.

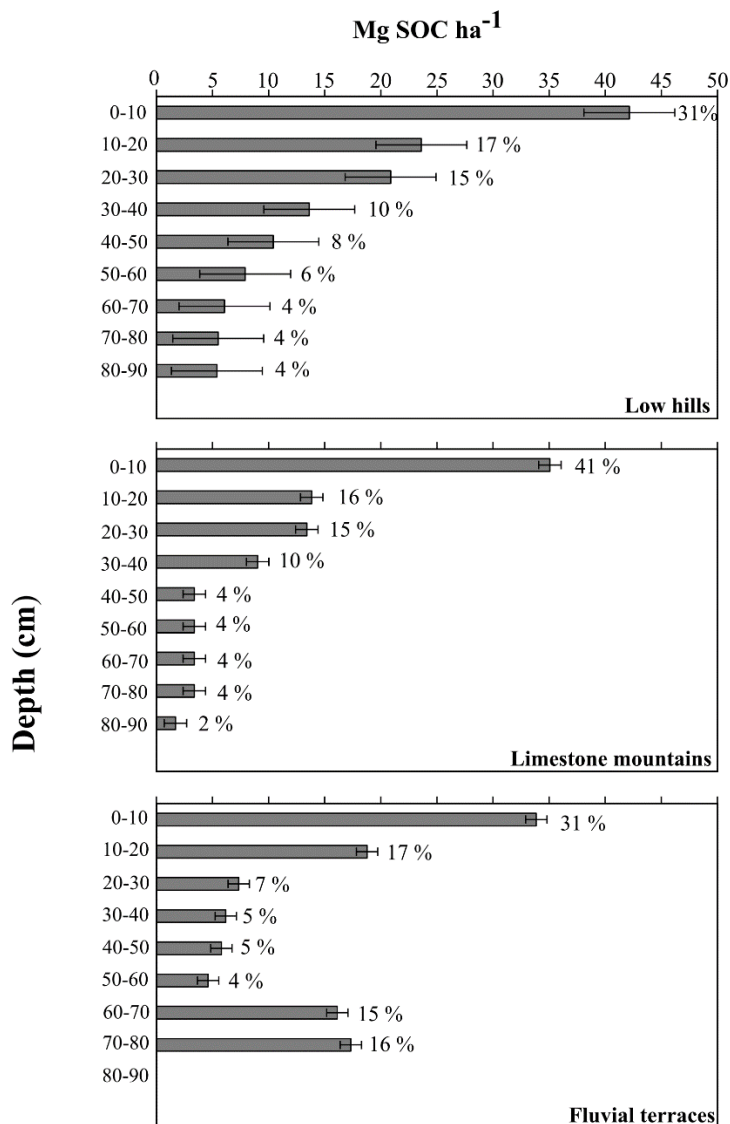


Figure 6. Comparison of the vertical distribution of the soil organic carbon stock (Mg C ha⁻¹) between geopedologic land units. Weighted averages for each 10 cm of soil increment and standard error bars are shown. The relative contribution to the total SOC stock is given in percentage.

4. Discussion

4.1 Site quality and C stocks at the Lacandon forest

We evaluated forest C stocks in land units of contrasting site qualities determined mainly by their soil properties, landform and lithology attributes within a tropical rainforest with relatively homogeneous climatic conditions. The mean AGB-C stocks among geopedologic land units varied widely but in a range similar to the one reported in other studies of neotropical old growth forest forests (Berenguer *et al.*, 2014; Delaney *et al.*, 1997). However, we found differences in the forest C stock between geopedologic land units with contrasting site quality. Our results agree with Baraloto *et al.* (2011), who found contrasting patterns of AGB among forest habitat types, it would be expected that the AGB-C stock would change as a result of the changes in AGB due to the strong positive relationship between both variables (Brown, 1997). In earlier studies De Jong *et al.* (2000) and Balvanera *et al.* (2005) quantified AGB-C stocks in the same forest with very contrasting results. The range of AGB-C stocks we determined in the fluvial terraces is consistent with the one reported by De Jong *et al.* (2000), while the one we found in low hills, is in line with the results of Balvanera *et al.* (2005). Therefore, the results of the previous studies diverge most probably because their sampling was conducted predominantly in different geopedological units, namely fluvial terraces and low hills, respectively.

We hypothesized that the AGB-C and SOC stocks would differ among geopedologic land units. This was true only for AGB-C stock, which was significantly higher in fluvial terraces (Table 3). Contrary to our hypothesis, and although SOC concentrations differed markedly among land units (supplementary material), we did not find significant differences in SOC stock between land units. These results may be explained by the effect of soil volume (Olson and Al-Kaisi, 2015), and the variation in soil depth and stoniness (Table 2) in the three land units. Limestone mountains had shallow, stony soils with high SOC concentrations, while fluvial terraces and low hills had deeper soils with smaller SOC concentrations, so that the larger soil volume yields a higher SOC stock in these units. Lime-rich soils are known for their high capacity to store SOC, since Ca^{2+} fosters the stabilization of aggregates and the formation of organo-mineral complexes, which in turn protect organic C from microbial degradation (Blanco-Canqui and Lal, 2004; Kalbitz *et al.*, 2000). Soils of the low hills seem to have larger iron-oxide contents, evidenced by their red colors. The SOC

stabilization mechanisms were apparently different between these two soils -affected by clay content and Ca^{2+} in limestone mountains and by inhibition of microbial activity in low hills, which deserve to be studied in more detail in the future.

4.2 Site quality effect on AGB-C variation between landscape units

We found that AGB-C stock variation between geopedologic land units corresponded mainly to changes in the basal area and density of trees. These patterns have been extensively proven in old growth tropical forests (Berenguer *et al.*, 2014; Kauffman *et al.*, 2009; Lü *et al.*, 2010; Slik *et al.*, 2013). Our results are in agreement with previous studies that show that larger trees are responsible for storing the largest fraction of AGB, and therefore, a greater amount of C (Aldana *et al.*, 2017; Baraloto *et al.*, 2011; Berenguer *et al.*, 2014; Slik *et al.*, 2013). This was expected because the tropical rainforests tend to have large trees with high basal areas and therefore higher AGB (Baraloto *et al.*, 2011; Slik *et al.*, 2013). In this regard, Berenguer *et al.* (2015) suggested that sampling of stems ≥ 20 cm dbh without taxonomic identification can predict the AGB with a high confidence in a fast and cost-effective way. In the Lacandon rainforest, the stems ≥ 20 cm dbh accounted for 92, 87 and 92% of the AGB-C stocks in fluvial terraces, low hills and limestone mountains, respectively. Particularly, the variation of AGB-C stocks is strongly affected by trees ≥ 50 cm dbh, which accounted for more than two thirds of this C stock in fluvial terraces but less than half in low hills. Therefore, the trees with smaller dbh contribute proportionally more to the AGB-C stock in low hills and limestone mountains since they accounted for more than half of the AGB-C in these landscape units. These results are in line with those by De Castilho *et al.* (2006), who indicated that it is difficult to establish causal relationships between AGB and topography because the latter is a composite variable that covaries and nest other abiotic variables and biotic interactions. Nevertheless, the mentioned authors found that AGB in slopes is concentrated mostly in trees of small size, while in flat areas, the AGB is determined by fewer but much bigger trees of a central Amazonian forest.

The influence of environmental factors on AGB is highly dependent on the spatial scale of the assessment (Baraloto *et al.*, 2011; Berenguer *et al.*, 2014). In neotropical and pantropical forests, previous studies at the landscape scale have shown a significant effect of soil properties on the AGB (Baker *et al.*, 2009; Laurance *et al.*, 1999; Quesada *et al.*, 2012;

Slik *et al.*, 2013). As indicated above, our results suggest that this soil effect on the AGB can be manifested in the AGB-C amount. On the one hand, the changes in AGB-C in our area could be a direct consequence of soil extractable P and rooting depth affecting the variation of net primary production as reported previously by King *et al.* (1997). The positive role of soil P on AGB accumulation has been documented in other tropical rainforests, especially for bigger size trees (Paoli *et al.*, 2008; Quesada *et al.*, 2012). The lowest AGB-C amount was found in low hills, where the low pH values, as well as the high aluminum saturation may lead to P retention in insoluble forms for plants (Chapin *et al.*, 2011). Similarly, the relationship found between soil thickness and AGB has been reported in other ecosystems (Belcher *et al.*, 1995; Meyer *et al.*, 2007). In our study area, the available climatic data (SMN-CNA, 2010), show that evaporation exceeds precipitation during two months of the year, during which plants growing in the shallow soils of the limestone mountains probably suffer water stress (the average deficit is 55 mm by month). This may limit tree growth and, thus, AGB-C because plants may respond with a low stem size at sites with small AWHC (Chapin *et al.*, 2011; Gregory, 2006; Quesada *et al.*, 2012). Similarly, several features may limit the AGB-C accumulation in low hills, namely the high percentage of Al saturation in the ion exchange complex, the small availability of phosphorus and nutrients as Mg and K. These, in tandem with the acidic pH, reduce the growing length of the roots, limiting the plants ability to absorb water and nutrients (Gregory, 2006; Kidd and Proctor, 2001).

On the other hand, the variation of AGB-C stocks among geopedologic land units can be an ecological response of tree community parameters to soil constraints (De Castilho *et al.*, 2006), hindering plant development or stimulating in different degree the competition among plants. For example, in fluvial terraces we found more favorable conditions for plant development, as larger rooting depth, larger AWHC, slightly acidic pH with large base cation saturation in the ion exchange complex and favorable soil aeration conditions, that may allow a few competitive species to exclude other species (Huston, 1980; Peña-Claros *et al.*, 2012) and to store large AGB-C stock. Likewise, in other type of forests (Meyer *et al.*, 2007), a positive relationship has been found between soil depth and basal area. In contrast, in low hills and limestone mountains with several limitations for tree growth (large Al saturation in the exchange complex and small AWHC, respectively) we found a higher tree density of small size, which was negatively correlated with AGB-C stocks.

4.3 SOC contribution to forest C stock among geopedologic land units

Previous studies in neotropical forest of the Amazon Basin (Berenguer *et al.*, 2015) and Mexico (Hughes *et al.*, 2000, 1999) have shown that the greatest amount of C is stored in the AGB of old growth forests, but also a large amount of C is stored as SOC. The profile SOC stock accounted for at least 50% of the forest C stock (Kauffman *et al.*, 2009). Although we consider only the SOC of the *solum*, our results are in line with this statement in low hills. We expected that the SOC stock would differ among geopedologic land units, but stocks were not significantly different (Table 3). What did change between land units was the relative contribution of SOC to the total forest C stock, being larger in low hills (46%), than in fluvial terraces (22%), and evidencing the greater importance of acknowledging SOC stocks additional to AGB-C in land units having constraints for plant growth.

Most of the SOC was stored in the first 20 cm which is consistent with results of Jobbágy and Jackson, (2000), who found that the first 20 cm of soil in tropical evergreen forests accounted for 44% of soil C stock to 100 cm depth. Yet, we found that if only the top 30 cm is considered for assessing the SOC stock, the regional C stock is underestimated by 28 to 45%. This can make an important difference in the regional C stocks assessment, since low hills contributed with more than a half and limestone mountains with almost a third to the regional C stock, because they cover larger portions of the land surface, compared to the fluvial terraces, which only contribute 5% of the regional C stock. Geopedologic mapping is therefore a low-cost strategy to improve regional C stocks assessments.

5. Conclusions

In the Lacandon tropical rainforest, ABG-C and SOC stocks are the biggest C stocks compared to litter and BGB-C stocks. Although we did not consider the wood density of tree species, which is an important predictive variable to assess the AGB (Chave *et al.*, 2005), delineating geopedologic land units allowed us to identify significant relationships between AGB-C stocks and tree community attributes as well as soil properties. The assessment of AGB-C stocks by structural attributes of tropical forest has the advantage that the latter can easily be measured in the field by local communities or evaluated using remote sensing techniques (Poorter *et al.*, 2015), but if the tree diameter or the number of trees are the only attributes used to assess C stocks, the forest C stock will be underestimated by 22 to 46%.

AGB of large trees (> 50 cm dbh) contributed 37 to 75% to AGB-C stocks. However, in limestone mountains trees with dbh of 20-50 cm contributed 41% to AGB, and in lower hills the same dbh size trees, contributed 50% to AGB. Therefore, if resources are scarce, sampling efforts to assess AGB-C stocks should concentrate on trees with dbh \geq 20 cm to record ~ 90% of the AGB.

At the landscape scale, C stock assessment can be further improved if ABG determinations are performed considering differences in site quality. Fluvial terraces had a much larger AGB-C stock than the other two land units, but covered a much smaller area. The forest C stock of the region can easily be overestimated since fluvial terraces are much more accessible than the other land units. A stratified sampling scheme based on geopedologic mapping taking into account the area and the soil constraints for tree growth within each major map unit is recommended, with consideration of SOC stock to maximum profile depth.

7. References

- AG-Bodenkunde, 2005. Ad-hoc-Arbeitsgruppe boden: Bodenkundliche Kartieranleitung, 5th ed. Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe in Zusammenarbeit mit den Staatlichen Geologischen Diensten, Hannover.
- Aldana, A.M., Villanueva, B., Cano, Á., Correa, D.F., Umaña, M.N., Casas, L.F., Cárdenas, S., Henao-Diaz, L.F., Stevenson, P.R., 2017. Drivers of biomass stocks in Northwestern South American forests: Contributing new information on the Neotropics. *For. Ecol. Manage.* 389, 86–95. doi:10.1016/j.foreco.2016.12.023
- Alves, L.F., Vieira, S.A., Scaranello, M.A., Camargo, P.B., Santos, F.A.M., Joly, C.A., Martinelli, L.A., 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *For. Ecol. Manage.* 260, 679–691. doi:10.1016/j.foreco.2010.05.023
- Archer, D., Eby, M., Brovkin, V., Ridgwell, A., Cao, L., Mikolajewicz, U., Caldeira, K., Matsumoto, K., Munhoven, G., Montenegro, A., Tokos, K., 2009. Atmospheric lifetime of fossil fuel carbon dioxide. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 37, 117–134. doi:10.1146/annurev.earth.031208.100206

- Asner, G.P., Knapp, D.E., Martin, R.E., Tupayachi, R., Anderson, C.B., Mascaro, J., Sinca, F., Chadwick, K.D., Higgins, M., Farfan, W., Llactayo, W., Silman, M.R., 2014. Targeted carbon conservation at national scales with high-resolution monitoring. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, E5016–E5022. doi:10.1073/pnas.1419550111
- Baccini, A., Goetz, S.J., Walker, W.S., Laporte, N.T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J., Beck, P.S., Dubayah, R., Friedl, M.A., Samanta, S., Houghton, R.A., 2012. Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nat. Clim. Chang.* doi:10.1038/nclimate1354
- Baccini, A., Walker, W., Carvalho, L., Farina, M., Sulla-Menashe, D., Houghton, R.A., 2017. Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science* (80). eaam5962. doi:10.1126/science.aam5962
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Laurance, W.F., Pitman, N.C.A., Almeida, S., Arroyo, L., DiFiore, A., Erwin, T., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Nascimento, H., Monteagudo, A., Neill, D.A., Silva, J.N.M., Malhi, Y., López Gonzalez, G., Peacock, J., Quesada, C.A., Lewis, S.L., Lloyd, J., 2009. Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences* 6, 297–307. doi:10.5194/bg-6-297-2009
- Baldeck, C.A., Harms, K.E., Yavitt, J.B., John, R., Turner, B.L., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S.J., Chuyong, G.B., Kenfack, D., Thomas, D.W., Madawala, S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Supardi, M.N.N., Dalling, J.W., 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proc. R. Soc. - B* 280, 20122532. doi:10.1098/rspb.2012.2532
- Balvanera, P., Kremen, C., Martínez-Ramos, M., 2005. Applying community structure analysis to ecosystem function: Examples from pollination and carbon storage. *Ecol. Appl.* 15, 360–375. www.jstor.org/stable/4543359
- Banin, L., Lewis, S.L., Lopez-Gonzalez, G., Baker, T.R., Quesada, C.A., Chao, K.-J., Burslem, D.F.R.P., Nilus, R., Abu Salim, K., Keeling, H.C., Tan, S., Davies, S.J., Monteagudo Mendoza, A., Vásquez, R., Lloyd, J., Neill, D.A., Pitman, N., Phillips, O.L., 2014. Tropical forest wood production: A cross-continental comparison. *J. Ecol.* 102, 1025–1037. doi:10.1111/1365-2745.12263

- Baraloto, C., Rabaud, S., Molto, Q., Blanc, L., Fortunel, C., Hérault, B., Dávila, N., Mesones, I., Rios, M., Valderrama, E., Fine, P., 2011. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Glob. Chang. Biol.* 17, 2677–2688. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02432.x
- Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., Rodenbeck, C., Arain, M.A., Baldocchi, D., Bonan, G.B., Bondeau, A., Cescatti, A., Lasslop, G., Lindroth, A., Lomas, M., Luysaert, S., Margolis, H., Oleson, K.W., Rouspard, O., Veenendaal, E., Viovy, N., Williams, C., Woodward, F.I., Papale, D., 2010. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. *Science*. 329, 834–838. doi:10.1126/science.1184984
- Belcher, J.W., Keddy, P.A., Twolan-Strutt, L., 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *J. Ecol.* 83, 673. doi:10.2307/2261635
- Berenguer, E., Ferreira, J., Gardner, T.A., Aragão, L.E.O.C., De Camargo, P.B., Cerri, C.E., Durigan, M., Oliveira, R.C. De, Vieira, I.C.G., Barlow, J., 2014. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Glob. Chang. Biol.* 20, 1–14. doi:10.1111/gcb.12627
- Berenguer, E., Gardner, T.A., Ferreira, J., Aragão, L.E.O.C., Camargo, P.B., Cerri, C.E., Durigan, M., Oliveira Junior, R.C., Vieira, I.C.G., Barlow, J., 2015. Developing cost-effective field assessments of carbon stocks in human-modified tropical forests. *PLoS One* 10, e0133139. doi:10.1371/journal.pone.0133139
- Blanco-Canqui, H., Lal, R., 2004. Mechanisms of carbon sequestration in soil aggregates. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 23, 481–504. doi:10.1080/07352680490886842
- Breulmann, M., 2011. Functional soil organic matter pools and soil organic carbon stocks in grasslands - An ecosystem perspective. Gottfried Wilhelm Leibniz Universität Hannover.
- Brown, S., 2002. Measuring carbon in forests: Current status and future challenges. *Environ. Pollut.* 116, 363–372. doi:10.1016/S0269-7491(01)00212-3
- Brown, S., 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: A primer, FAO Forestry Paper 134. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Carabias, J., de la Maza, J., Cadena, R., 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona, 25 años de actividades y experiencias. *Natura y Ecosistemas*

Mexicanos, Mexico.

- Celedón, H., 2006. Impacto del sistema de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la selva Lacandona de Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Chapin, F.S., Matson, P.A., Vitousek, P.M., 2011. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer New York, New York, NY. doi:10.1007/978-1-4419-9504-9
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., Yamakura, T., 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145, 87–99. doi:10.1007/s00442-005-0100-x
- Daniel, T.W., Helms, J.A., Baker, F.S., 1979. Principles of silviculture, Second. ed. New York, NY.
- De Castilho, C. V., Magnusson, W.E., De Araújo, R.N.O., Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Lima, A.P., Higuchi, N., 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *For. Ecol. Manage.* 234, 85–96. doi:10.1016/j.foreco.2006.06.024
- De Jong, B.H.J., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M.A., Ramírez-Marcial, N., Cairns, M.A., 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *AMBIO A J. Hum. Environ.* 29, 504–511. doi:10.1579/0044-7447-29.8.504
- Delaney, M., Brown, S., Lugo, A.E., Torres-Lezama, A., Quintero, N.B., 1997. The distribution of organic carbon in major components of forests located in five life zones of Venezuela. *J. Trop. Ecol.* doi:10.1017/S0266467400010877
- Djomo, A.N., Knohl, A., Gravenhorst, G., 2011. Estimations of total ecosystem carbon pools distribution and carbon biomass current annual increment of a moist tropical forest. *For. Ecol. Manage.* 261, 1448–1459. doi:10.1016/j.foreco.2011.01.031
- FAO, 2006. Guidelines for soil description, Fourth. ed. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Fonseca, W., Rey Benayas, J.M., Alice, F.E., 2011. Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *For. Ecol. Manage.* 262, 1400–1408. doi:10.1016/j.foreco.2011.06.036

- Gibbs, H.K., Brown, S., Niles, J.O., Foley, J.A., 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environ. Res. Lett.* 2, 45023. doi:10.1088/1748-9326/2/4/045023
- Gibbs, H.K., Ruesch, A.S., Achard, F., Clayton, M.K., Holmgren, P., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 16732–16737. doi:10.1073/pnas.0910275107
- Gonzalez, P., Kroll, B., Vargas, C.R., 2014. Tropical rainforest biodiversity and aboveground carbon changes and uncertainties in the Selva Central, Peru. *For. Ecol. Manage.* 312, 78–91. doi:10.1016/j.foreco.2013.10.019
- Gregory, P., 2006. Roots and the physico-chemical environment, in: Gregory, P.J. (Ed.), *Plant Roots: Growth, Activity and Interaction with Soils*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp. 131–173. doi:10.1002/9780470995563.ch5
- Griscom, B., Shoch, D., Stanley, B., Cortez, R., Virgilio, N., 2009. Sensitivity of amounts and distribution of tropical forest carbon credits depending on baseline rules. *Environ. Sci. Policy* 12, 897–911. doi:10.1016/j.envsci.2009.07.008
- Houghton, R.A., 2005. Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Glob. Chang. Biol.* 11, 945–958. doi:10.1111/j.1365-2486.2005.00955.x
- Hughes, R.F., Kauffman, J.B., Jaramillo, V.J., 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecol. Appl.* 10, 515–527. doi:10.1890/1051-0761(2000)010[0515:ESIODA]2.0.CO;2
- Hughes, R.F., Kauffman, J.B., Jaramillo, V.J., 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of México. *Ecology* 80, 1892–1907. doi:10.1890/0012-9658(1999)080[1892:BCANDO]2.0.CO;2
- Huston, M., 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *J. Biogeogr.* 7, 147–157. doi:10.2307/2844707
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecol.* 160, 91–112. doi:10.1023/A:1015839400578
- INEGI, 2016. Panorama sociodemográfico de Chiapas 2015, in: *Encuesta Intercensal 2015*. Mexico, p. 263.
- IPCC, I.P. on C.C.W.G., 2006. Agriculture, forestry and other land use., *Guidelines for*

- national greenhouse gas inventories. http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/2006gl/pdf/2_Volume2/V2_3_Ch3_Mobile_Combustion.pdf
- IPCC, I.P. on C.C.W.G., 2003. LUCF Sector good practice guidance, in: Penman, J., Gytarsky, M., Hiraishi, T., Krug, T., Kruger, D., Pipatti, R., Buendia, L., Miwa, K., Ngara, T., Tanabe, K., Fabian, W. (Eds.), *Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry*. Hayama, Kanagawa Japan, p. 3.23-3.68.
- IUSS Working Group WRB, 2014. World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps, World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome.
- Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecol. Appl.* 10, 423–436. doi:10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2
- Kalbitz, K., Solinger, S., Park, J., Michalzik, B., Matzner, E., 2000. Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: A review. *Soil Sci.* 165, 277–304. doi:10.1097/00010694-200004000-00001
- Kauffman, J.B., Hughes, R.F., Heider, C., 2009. Carbon pool and biomass dynamics associated with deforestation, land use, and agricultural abandonment in the neotropics. *Ecol. Appl.* 19, 1211–1222. doi:10.1890/08-1696.1
- Kidd, P.S., Proctor, J., 2001. Why plants grow poorly on very acid soils: are ecologists missing the obvious? *J. Exp. Bot.* 52, 791–799. doi:10.1093/jexbot/52.357.791
- King, A.W., Post, W.M., Wullschleger, S.D., 1997. The potential response of terrestrial carbon storage to changes in climate and atmospheric CO₂. *Clim. Change* 35, 199–227. doi:10.1023/A:1005317530770
- Lal, R., 2005. Forest soils and carbon sequestration. *For. Ecol. Manage.* 220, 242–258. doi:10.1016/j.foreco.2005.08.015
- Laumonier, Y., Edin, A., Kanninen, M., Munandar, A.W., 2010. Landscape-scale variation in the structure and biomass of the hill dipterocarp forest of Sumatra: Implications for carbon stock assessments. *For. Ecol. Manage.* 259, 505–513. doi:10.1016/j.foreco.2009.11.007
- Laurance, S.G.W., Laurance, W.F., Andrade, A., Fearnside, P.M., Harms, K.E., Vicentini, A., Luizão, R.C.C., 2010. Influence of soils and topography on Amazonian tree

- diversity: A landscape-scale study. *J. Veg. Sci.* 21, 96–106. doi:10.1111/j.1654-1103.2009.01122.x
- Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin-de Merona, J.M., Chambers, J.Q., Gascon, C., 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *For. Ecol. Manage.* 118, 127–138. doi:10.1016/S0378-1127(98)00494-0
- Lewis, S.L., Sonké, B., Sunderland, T., Begne, S.K., Lopez-Gonzalez, G., Van der Heijden, G.M.F., Phillips, O.L., Affum-Baffoe, K., Baker, T.R., Banin, L., Bastin, J.-F., Beeckman, H., Boeckx, P., Bogaert, J., De Cannière, C., Chezeaux, E., Clark, C.J., Collins, M., Djangbletey, G., Djuikouo, M.N.K., Droissart, V., Doucet, J.-L., Ewango, C.E.N., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Foli, E.G., Gillet, J.-F., Hamilton, A.C., Harris, D.J., Hart, T.B., De Haulleville, T., Hladik, A., Hufkens, K., Huygens, D., Jeanmart, P., Jeffery, K.J., Kearsley, E., Leal, M.E., Lloyd, J., Lovett, J.C., Makana, J.-R., Malhi, Y., Marshall, A.R., Ojo, L., Peh, K.S.-H., Pickavance, G., Poulsen, J.R., Reitsma, J.M., Sheil, D., Simo, M., Steppe, K., Taedoumg, H.E., Talbot, J., Taplin, J.R.D., Taylor, D., Thomas, S.C., Toirambe, B., Verbeeck, H., Vleminckx, J., White, L.J.T., Willcock, S., Woell, H., Zemagho, L., 2013. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 368, 20120295. doi:10.1098/rstb.2012.0295
- Lü, X.-T., Yin, J.-X., Jepsen, M.R., Tang, J.-W., 2010. Ecosystem carbon storage and partitioning in a tropical seasonal forest in Southwestern China. *For. Ecol. Manage.* 260, 1798–1803. doi:10.1016/j.foreco.2010.08.024
- MacDicken, K.G., 1997. A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects. Winrock International Institute for Agricultural Development. Forest carbon monitoring program.
- Mackey, B., Prentice, I.C., Steffen, W., House, J.I., Lindenmayer, D., Keith, H., Berry, S., 2013. Untangling the confusion around land carbon science and climate change mitigation policy. *Nat. Clim. Chang.* 3, 552–557. doi:10.1038/nclimate1804
- Martínez-Ramos, M., Anten, N.P.R., Ackerly, D.D., 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understorey tropical rain forest palm. *J. Ecol.* 97, 1050–1061. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01531.x

- Mendoza, E., Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (Southeast Mexico): Evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodivers. Conserv.* 8, 1621–1641. doi:10.1023/A:1008916304504
- Meyer, M.D., North, M.P., Gray, A.N., Zald, H.S.J., 2007. Influence of soil thickness on stand characteristics in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *Plant Soil* 294, 113–123. doi:10.1007/s11104-007-9235-3
- Ngo, K.M., Turner, B.L., Muller-Landau, H.C., Davies, S.J., Larjavaara, M., Nik Hassan, N.F. Bin, Lum, S., 2013. Carbon stocks in primary and secondary tropical forests in Singapore. *For. Ecol. Manage.* 296, 81–89. doi:10.1016/j.foreco.2013.02.004
- Ochoa-Gaona, S., Domínguez-Vázquez, G., 2000. Distribución y fenología de la flora leñosa de Chajul, Selva Lacandona Chiapas, México. *Brenesia* 54, 1–24.
- Olson, K.R., Al-Kaisi, M.M., 2015. The importance of soil sampling depth for accurate account of soil organic carbon sequestration, storage, retention and loss. *CATENA* 125, 33–37. doi:10.1016/j.catena.2014.10.004
- Paoli, G.D., Curran, L.M., Slik, J.W.F., 2008. Soil nutrients affect spatial patterns of aboveground biomass and emergent tree density in southwestern Borneo. *Oecologia* 155, 287–99. doi:10.1007/s00442-007-0906-9
- Peña-Claros, M., Poorter, L., Alarcón, A., Blate, G., Choque, U., Fredericksen, T.S., Justiniano, M.J., Leño, C., Licona, J.C., Pariona, W., Putz, F.E., Quevedo, L., Toledo, M., 2012. Soil effects on forest structure and diversity in a moist and a dry tropical forest. *Biotropica* 44, 276–283. doi:10.1111/j.1744-7429.2011.00813.x
- Poorter, L., Van der Sande, M.T., Thompson, J., Arets, E.J.M.M., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Barajas-Guzmán, G., Boit, A., Bongers, F., Carvalho, F.A., Casanoves, F., Cornejo-Tenorio, G., Costa, F.R.C., de Castilho, C. V., Duivenvoorden, J.F., Dutrieux, L.P., Enquist, B.J., Fernández-Méndez, F., Finegan, B., Gormley, L.H.L., Healey, J.R., Hoosbeek, M.R., Ibarra-Manríquez, G., Junqueira, A.B., Levis, C., Licona, J.C., Lisboa, L.S., Magnusson, W.E., Martínez-Ramos, M., Martínez-Yrizar, A., Martorano, L.G., Maskell, L.C., Mazzei, L., Meave, J.A., Mora, F., Muñoz, R., Nytch, C., Pansonato, M.P., Parr, T.W., Paz, H., Pérez-García, E.A., Rentería, L.Y., Rodríguez-Velazquez, J., Rozendaal, D.M.A., Ruschel, A.R., Sakschewski, B., Salgado-Negret, B., Schiatti, J., Simões, M., Sinclair, F.L., Souza, P.F., Souza, F.C.,

- Stropp, J., Ter Steege, H., Swenson, N.G., Thonicke, K., Toledo, M., Uriarte, M., Van der Hout, P., Walker, P., Zamora, N., Peña-Claros, M., 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 1314–1328. doi:10.1111/geb.12364
- Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Czimczik, C.I., Baker, T.R., Patiño, S., Fyllas, N.M., Hodnett, M.G., Herrera, R., Almeida, S., Alvarez Dávila, E., Arneeth, A., Arroyo, L., Chao, K.J., Dezzeo, N., Erwin, T., di Fiore, A., Higuchi, N., Honorio Coronado, E., Jimenez, E.M., Killeen, T., Lezama, A.T., Lloyd, G., López-González, G., Luizão, F.J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Núñez Vargas, P., Paiva, R., Peacock, J., Peñuela, M.C., Peña Cruz, A., Pitman, N., Priante Filho, N., Prieto, A., Ramírez, H., Rudas, A., Salomão, R., Santos, A.J.B., Schmerler, J., Silva, N., Silveira, M., Vásquez, R., Vieira, I., Terborgh, J., Lloyd, J., 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* 9, 2203–2246. doi:10.5194/bg-9-2203-2012
- R Core Team, 2015. R Development Core Team. *R A Lang. Environ. Stat. Comput.* 55, 275–286.
- Rasel, S.M.M., Groen, T.A., Hussin, Y.A., Diti, I.J., 2017. Proxies for soil organic carbon derived from remote sensing. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* 59, 157–166. doi:10.1016/j.jag.2017.03.004
- Rojas-García, F., De Jong, B.H.J., Martínez-Zurimendí, P., Paz-Pellat, F., 2015. Database of 478 allometric equations to estimate biomass for Mexican trees and forests. *Ann. For. Sci.* 72, 835–864. doi:10.1007/s13595-015-0456-y
- Rügnitz, M.T., Chacón, M.L., Porro, R., 2008. Guía para la determinación de carbono en pequeñas propiedades rurales. *Consort. Iniciat. Amaz. y Cent. Mund. Agrofor.* 63.
- Saatchi, S.S., Harris, N.L., Brown, S., Lefsky, M., Mitchard, E.T.A., Salas, W., Zutta, B.R., Buermann, W., Lewis, S.L., Hagen, S., Petrova, S., White, L., Silman, M., Morel, A., 2011. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 9899–9904. doi:10.1073/pnas.1019576108
- Schlichting, E., Blume, H.P., Stahr, K., 1995. *Bodenkundliches Praktikum*. Paul Parey Verlag, Hamburg.
- SMN-CNA, Servicio Meteorológico Nacional, C.N. del A., 2010. Normales climatológicas

- Chajul-Ocosingo 1951-2010 [WWW Document]. Inf. Clim. por Estado. URL <http://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=chis> (accessed 3.31.14).
- Servicio-Geológico-Mexicano, 1997. Carta Geológico-Minera: Las Margaritas. Chiapas. E15-12 D5-3.
- Siebe, C., Jahn, R., Stahr, K., 1996. Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo. Publicación especial N° 4, Chapingo, México.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J., Sánchez-Beltrán, S., 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast México., in: Proceedings of the International congress on soil of tropical forest ecosystems 3rd conference on forest soils. Mulawarman University Press, Indonesia, pp. 40–58.
- Slik, J.W.F., Paoli, G., McGuire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., Blanc, L., Bongers, F., Boundja, P., Clark, C., Collins, M., Dauby, G., Ding, Y., Doucet, J.-L., Eler, E., Ferreira, L., Forshed, O., Fredriksson, G., Gillet, J.-F., Harris, D., Leal, M., Laumonier, Y., Malhi, Y., Mansor, A., Martin, E., Miyamoto, K., Araujo-Murakami, A., Nagamasu, H., Nilus, R., Nurtjahya, E., Oliveira, Á., Onrizal, O., Parada-Gutierrez, A., Permana, A., Poorter, L., Poulsen, J., Ramirez-Angulo, H., Reitsma, J., Rovero, F., Rozak, A., Sheil, D., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Spironelo, W., Ter Steege, H., Stevart, T., Navarro-Aguilar, G.E., Sunderland, T., Suzuki, E., Tang, J., Theilade, I., Van der Heijden, G., Van Valkenburg, J., Van Do, T., Vilanova, E., Vos, V., Wich, S., Wöll, H., Yoneda, T., Zang, R., Zhang, M.-G., Zweifel, N., 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 1261–1271. doi:10.1111/geb.12092
- Soil Survey Staff, S., 2011. Soil survey laboratory information manual. Soil survey investigations report No. 45, Version 2. ed. Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service.
- Somogyi, Z., Teobaldelli, M., Federici, S., Matteucci, G., Pagliari, V., Grassi, G., Seufert, G., 2008. Allometric biomass and carbon factors database. *IForest* 1, 107–113. doi:10.3832/ifor0463-0010107

- Sullivan, M.J.P., Talbot, J., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Qie, L., Begne, S.K., Chave, J., Cuni-Sanchez, A., Hubau, W., Lopez-Gonzalez, G., Miles, L., Monteagudo-Mendoza, A., Sonké, B., Sunderland, T., ter Steege, H., White, L.J.T., Affum-Baffoe, K., Aiba, S., de Almeida, E.C., de Oliveira, E.A., Alvarez-Loayza, P., Dávila, E.Á., Andrade, A., Aragão, L.E.O.C., Ashton, P., Aymard C., G.A., Baker, T.R., Balinga, M., Banin, L.F., Baraloto, C., Bastin, J.-F., Berry, N., Bogaert, J., Bonal, D., Bongers, F., Brienen, R., Camargo, J.L.C., Cerón, C., Moscoso, V.C., Chezeaux, E., Clark, C.J., Pacheco, Á.C., Comiskey, J.A., Valverde, F.C., Coronado, E.N.H., Dargie, G., Davies, S.J., De Canniere, C., Djuikouo K., M.N., Doucet, J.-L., Erwin, T.L., Espejo, J.S., Ewango, C.E.N., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Herrera, R., Gilpin, M., Gloor, E., Hall, J.S., Harris, D.J., Hart, T.B., Kartawinata, K., Kho, L.K., Kitayama, K., Laurance, S.G.W., Laurance, W.F., Leal, M.E., Lovejoy, T., Lovett, J.C., Lukasu, F.M., Makana, J.-R., Malhi, Y., Maracahipes, L., Marimon, B.S., Junior, B.H.M., Marshall, A.R., Morandi, P.S., Mukendi, J.T., Mukinzi, J., Nilus, R., Vargas, P.N., Camacho, N.C.P., Pardo, G., Peña-Claros, M., Pétronelli, P., Pickavance, G.C., Poulsen, A.D., Poulsen, J.R., Primack, R.B., Priyadi, H., Quesada, C.A., Reitsma, J., Réjou-Méchain, M., Restrepo, Z., Rutishauser, E., Salim, K.A., Salomão, R.P., Samsedin, I., Sheil, D., Sierra, R., Silveira, M., Slik, J.W.F., Steel, L., Taedoung, H., Tan, S., Terborgh, J.W., Thomas, S.C., Toledo, M., Umunay, P.M., Gamarra, L.V., Vieira, I.C.G., Vos, V.A., Wang, O., Willcock, S., Zemagho, L., 2017. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. *Sci. Rep.* 7, 39102. doi:10.1038/srep39102
- Unger, M., Homeier, J., Leuschner, C., 2012. Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. *Oecologia* 170, 263–274. doi:10.1007/s00442-012-2295-y
- van der Sande, M.T., Peña-Claros, M., Ascarrunz, N., Arets, E.J.M.M., Licona, J.C., Toledo, M., Poorter, L., 2017. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *J. Ecol.* 1–12. doi:10.1111/1365-2745.12756
- Van Reeuwijk, L., 1992. Procedures for soil analysis, Third. ed. International Soil Reference and Information Centre (ISRIC), Technical Paper No. 9, Wageningen, The Netherlands.
- Vaudour, E., Gilliot, J.M., Bel, L., Lefevre, J., Chehdi, K., 2016. Regional prediction of soil organic carbon content over temperate croplands using visible near-infrared airborne

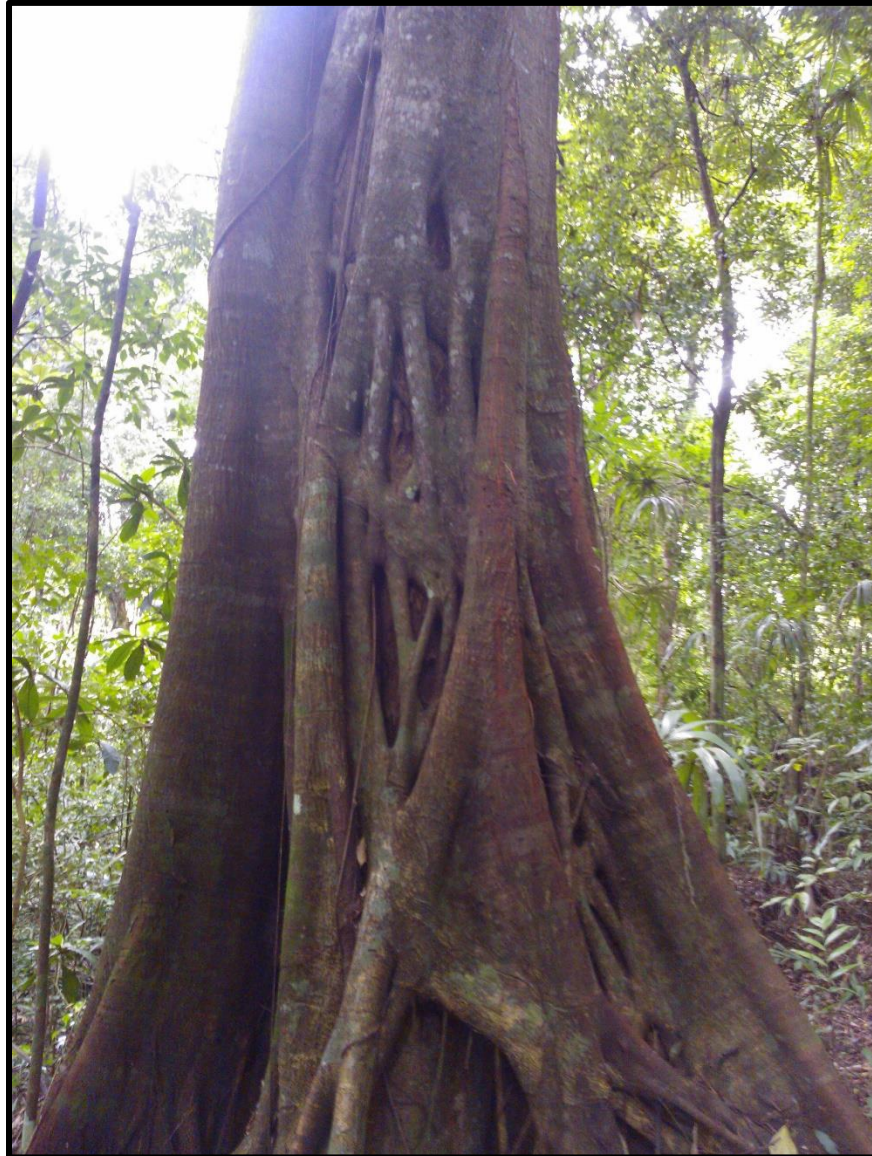
hyperspectral imagery and synchronous field spectra. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* 49, 24–38. doi:10.1016/j.jag.2016.01.005

- Willcock, S., Phillips, O.L., Platts, P.J., Balmford, A., Burgess, N.D., Lovett, J.C., Ahrends, A., Bayliss, J., Doggart, N., Doody, K., Fanning, E., Green, J.M., Hall, J., Howell, K.L., Marchant, R., Marshall, A.R., Mbilinyi, B., Munishi, P.K., Owen, N., Swetnam, R.D., Topp-Jorgensen, E.J., Lewis, S.L., 2014. Quantifying and understanding carbon storage and sequestration within the Eastern Arc Mountains of Tanzania, a tropical biodiversity hotspot. *Carbon Balance Manag.* 9, 2. doi:10.1186/1750-0680-9-2
- Carabias, J., de la Maza, J., Cadena, R., 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona, 25 años de actividades y experiencias. *Natura y Ecosistemas Mexicanos*, Mexico.
- Zermeño-Hernández, I., Méndez-Toribio, M., Siebe, C., Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M., 2015. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Appl. Veg. Sci.* 18, 443–455. doi:10.1111/avsc.12161
- Zinck, J.A., 1988. *Physiography & Soils*, Lecture notes. The Netherlands: International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences (ITC), Enschede.
- Zinck, Z., Metternicht, G., Bocco, G., Del valle, H., 2016. *Geopedology. An integration of geomorphology and pedology for soil and landscape studies*. Springer International Publishing.

Appendix A. Loadings of the soil properties that determine the first two axes of the PCA. Significance levels are based on a Pearson's correlation between soil properties and PCA axes: * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001.

| Soil properties | All units | |
|---|----------------------|----------------------|
| | Axis1 | Axis2 |
| Rooting depth (dm) | 0.884** | -0.27 ^{ns} |
| SOC (Mg ha ⁻¹) | 0.309 ^{ns} | 0.332 ^{ns} |
| TN (Mg ha ⁻¹) | 0.788* | -0.453 ^{ns} |
| Extractable P (mg kg ⁻¹) | 0.029 ^{ns} | -0.485 ^{ns} |
| CEC (cmol _c kg ⁻¹) | -0.442 ^{ns} | -.857** |
| Ca (mol m ²) | 0.814** | -0.473 ^{ns} |
| Mg (mol m ²) | 0.841** | -0.314 ^{ns} |
| K (mol m ²) | 0.967** | 0.000 ^{ns} |
| Field Capacity (L m ⁻²) | 0.958** | -0.168 ^{ns} |
| Available water holding capacity (L m ⁻²) | 0.978** | -0.106 ^{ns} |
| Stoniness (vol%) | -0.579 ^{ns} | -.705* |
| Al saturation (%) | -0.278 ^{ns} | .885** |
| pH (water) | 0.108 ^{ns} | -.975** |
| Aeration capacity (vol%) | -0.387 ^{ns} | -.826** |
| Bulk density (kg dm ⁻³) | 0.777* | 0.475 ^{ns} |
| Sand (%) | 0.596 ^{ns} | 0.519 ^{ns} |
| Silt (%) | 0.496 ^{ns} | -0.318 ^{ns} |
| Clay (%) | -0.766* | -0.194 ^{ns} |
| Cumulative percentage of explained variance (%) | 45.76 | 75.03 |

Discusión general



Matapalo (*Ficus sp.*) dentro de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules.

4. Discusión general

La discusión se divide en tres aspectos principales: primero analizo los factores abióticos que determinan la variación de calidad de sitio en la porción estudiada de la Selva Lacandona. Posteriormente abordo la forma en la que los factores bióticos responden a unidades del paisaje con calidad de sitio contrastante y el efecto que tienen ambos componentes (bióticos y abióticos) sobre la prestación de SE en el área de estudio. Finalmente analizo la efectividad del levantamiento geopedológico para la evaluación de los SE en bosques ambientalmente heterogéneos como lo es el BTP en la Selva Lacandona.

4.1 Distribución de los componentes abióticos en la Selva Lacandona

Desde la perspectiva de los componentes abióticos, la precipitación anual y su distribución temporal suelen ser los principales predictores de la diversidad arbórea neotropical (Clinebell II *et al.*, 1995). Sin embargo, en el área de estudio, la comunidad arbórea se desarrolla bajo el mismo clima (Martínez-Ramos, 2006). En este contexto, en el primer capítulo se analizó la variación de la estructura geológica superficial, el relieve y el suelo en esta porción de la selva Lacandona, y demostró que a escala de paisaje, existen diferencias de calidad de sitio asociadas a los atributos de estos componentes del paisaje, y que la comunidad arbórea responde a dichas diferencias. Estos resultados coinciden con aquellos estudios que reportan que estos componentes ambientales también afectan significativamente la estructura y composición arbórea a escala del paisaje en el bosque tropical (p. ej. Baldeck *et al.*, 2012; Fayolle *et al.*, 2012; García-Palacios *et al.*, 2012, 2011; John *et al.*, 2007; Quesada *et al.*, 2012).

Existen otros factores importantes para la variación espacial de la diversidad arbórea -como la dispersión, especiación y migración (Bell, 2001; Gravel *et al.*, 2006; Hubbel, 2005), la competencia (Ewel y Hiremath, 2005; Wright, 2002) o la presencia de herbívoros o/y patógenos (Condit, 2000)- que no fueron considerados en este estudio. Adicionalmente, las relaciones específicas entre un nutriente/propiedad del suelo son difíciles de determinar ya que existen complejos efectos sinérgicos, especialmente en ambientes heterogéneos (Brown *et al.*, 2013; Huston, 1980). Sin embargo, a partir del enfoque geopedológico se logró identificar que una parte de la variación espacial de la comunidad arbórea está relacionada con variación de las propiedades de los suelos. Una explicación

puede estar asociada al efecto *directo* de las propiedades del suelo sobre la presencia de las especies arbóreas (Fig. 4, Cap. 1); este efecto ha sido reportado en otros BTP (John *et al.*, 2007; Paoli *et al.*, 2006; Quesada *et al.*, 2012; Sollins, 1998). De igual forma, puede ser efecto *indirecto* de la calidad de sitio sobre interacciones bióticas de la comunidad arbórea. Esto es, por una parte, en unidades con mayor calidad de sitio, como las terrazas fluviales, donde especies que son mejores competidoras pueden desplazar a otras (Huston, 1980; Levine and HilleRisLambers, 2009); esta puede ser una de las razones por las cuales los árboles de mayor diámetro fueron significativamente más grandes en las terrazas fluviales (unidad con mayor calidad de sitio) (Fig. 5a, Cap. III) a pesar de presentar la misma densidad en las tres unidades (Fig. 5f, Cap. III). Por otra parte, es probable que condiciones desfavorables de calidad de sitio y alta heterogeneidad de relieve no permitan que una especie domine. Al respecto, se ha demostrado que a baja calidad de sitio, las restricciones al desarrollo determinan que las especies coexistan por un periodo de tiempo más largo, lo cual genera una mayor densidad de individuos que además presentan menor tamaño (Huston, 1980), tal y como se encontró en el presente trabajo (Tabla 2, Cap. II; Fig. 5j, Cap. III).

Entre las propiedades de los suelos que influyen en la estructura y composición de la comunidad arbórea están, por una parte, la profundidad de los suelos y la variación de los almacenes de nutrientes y agua de los mismos, mayores en los suelos de origen aluvial y, por otra parte, los cambios significativos de pH y la alta saturación de aluminio, característicos de los suelos derivados de lutita y arenisca. Particularmente, estas propiedades (baja concentración de nutrientes, pH bajo y alta saturación de Al) representan las principales restricciones para la vegetación en otros BTP a nivel global (Kauffman *et al.*, 1998; Sollins, 1998).

Los resultados indican que la variación de calidad de sitio está fuertemente asociada a la distribución espacial de los afloramientos de rocas y sedimentos distintos, los cuales conforman el material parental de los suelos en la región (Capítulo 1). El área de estudio presenta un ambiente morfogenético mixto, el cual es resultado de plegamientos y levantamientos de rocas sedimentarias de composición variable (García-Gil y Lugo-Hupb, 1992; SGM, 1997). Estos cambios de composición determinan, entre otros aspectos, la presencia de carbonatos (i. e. sierra kárstica), la variación en la distribución del tamaño de partículas (e. g. mayor % de arena en terrazas fluviales) y la disponibilidad/retención de

ciertos elementos como el fósforo. Este resultado es consistente con lo reportado por Fayolle *et al.* (2012), quienes demostraron que cuando la variación del clima y los disturbios antrópicos son bajos, el material parental -y su efecto en el suelo resultante- determinan los patrones de distribución arbórea en bosques tropicales de África. El efecto del material parental sobre la calidad de sitio se debe a la fuerte correlación que tiene este componente sobre variables del suelo como el almacén de nutrimentos, el pH y la textura (Augusto *et al.*, 2017; Jenny, 1941). Por lo tanto, en el área de estudio, la variación espacial del material parental determina, además de la alternancia de interfluvios de pendiente variable con depresiones, también las variaciones en las propiedades de los suelos y en la calidad de sitio (Tabla 1, Cap. II; Fig. 1, Fig. 2 y Apéndice A, Cap. III).

La variación del material parental encontrada se manifiesta a diferentes escalas espaciales a lo largo de las áreas tropicales. Por ejemplo, la variación del material parental y edad de los suelos en la cuenca del Amazonas (Quesada *et al.*, 2011, 2010), o en la isla de Borneo (Cannon y Leighton, 2004) determinan múltiples gradientes de las propiedades de los suelos (textura; nutrientes, pH o Al) a los cuales la comunidad arbórea responde, ya sea en términos de diversidad (riqueza y composición) o en estructura (densidad y acumulación de biomasa) (Fortini *et al.*, 2006; Laurance *et al.*, 2010, 1999, Paoli *et al.*, 2008, 2006). De igual forma existen otros BTP (e. g., algunas islas de la región de Asia meridional) en los cuales el material parental determina relativa homogeneidad en las propiedades de los suelos, y las condiciones de calidad de sitio (Jahn y Asio, 1998), sin embargo, incluso bajo tales condiciones, el relieve puede determinar variaciones en las propiedades de los suelos a los cuales se pueden asociar las características de la comunidad arbórea (Kubota *et al.*, 1998).

4.2 Calidad de sitio, comunidad arbórea y servicios ecosistémicos en la Selva Lacandona

Se identificó que los cambios de la calidad de sitio tuvieron efecto sobre los factores bióticos (estructura y composición de la comunidad arbórea) en la porción estudiada de la Selva Lacandona. La distribución espacial de estos factores, a su vez, tuvo efectos sobre las variables de respuesta asociadas a los SE estudiados (variación de especies arbóreas con uso potencial en el Cap. II y almacenes de carbono en el Cap. III), sin embargo, las relaciones entre la calidad de sitio, la comunidad arbórea y los SE seleccionados a escala del paisaje

resultaron ser complejas, aunque de forma general se identificaron dos relaciones dominantes:

La primera de estas relaciones indica que la riqueza de árboles en el área de estudio produce relativa redundancia en la provisión de los SE a escala del paisaje. En el Capítulo II, las ocho categorías de productos forestales fueron provistas en las tres unidades con calidad de sitio contrastante (Fig. 1D, cap. 2), no obstante, fueron provistas por distintas especies (Fig. 2, cap. 2). De igual forma, en el Capítulo III, se registraron diferencias en la composición de la comunidad arbórea entre los lomeríos y las laderas de la sierra kárstica. Sin embargo, el almacén de carbono de la biomasa aérea no presentó diferencia significativa (Tabla 3, Capítulo III). Estos resultados corresponden con la amplia literatura que reporta la fuerte relación positiva entre la diversidad y los servicios de los ecosistemas (Balvanera *et al.*, 2006; Isbell *et al.*, 2011; Kremen, 2005; Quijas *et al.*, 2010).

Más allá del efecto positivo que tiene la diversidad sobre los SE, los resultados del Capítulo II demuestran que el manejo orientado a los productos forestales debe considerar la identidad de las especies que suministran este SE de provisión y las unidades en las que se presentan. Por ejemplo, desde la perspectiva de los productos forestales no maderables, se encontró que la presencia de frutos comestibles es provista, entre otras, por el chicozapote (*Manilkara zapota*) en las laderas kársticas, mientras que en los lomeríos fue principalmente por el tamarindo silvestre (*Dialium guianense*) lo cual afecta el uso potencial y, teóricamente confiere un mayor potencial a las laderas kársticas desde la perspectiva de este producto forestal, es decir, las comunidades locales, podrían tener mayor interés en el chicozapote por tener un fruto con mayor valor comercial. No obstante, la susceptibilidad de los productos potenciales a ser aprovechados depende de aspectos sociales que no fueron abordados en esta tesis.

La segunda relación general detectada fue que la variación de la calidad de sitio afecta de forma diferencial a las especies arbóreas. Este efecto se manifestó en tres aspectos. Por una parte, se encontraron especies exclusivas de ciertas unidades, como *Tabernaemontana donnell-smithii* y *Trema micrantha* en terrazas fluviales, *Cupania dentata* y *Cordia bicolor* en lomeríos bajos, o *M. zapota* en la sierra kárstica por mencionar algunas (apéndice Capítulo II). Al respecto, Gentry (1992), resaltó previamente que varias especies de plantas neotropicales son especialistas de hábitat. Por lo tanto, en acuerdo con lo indicado por Gravel

et al. (2006) y Tylianakis *et al.* (2008), la heterogeneidad espacial de calidad de sitio es un factor importante para la conducción de los patrones de diversidad en el área de estudio. Este efecto de la restricción de hábitat o variación de abundancia entre unidades ambientales también fue reportado para otras formas de crecimiento vegetal (lianas) por Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos (2002) en el área de estudio.

Por otra parte, se identificó variación en la densidad de árboles entre las unidades. Especies presentes en las tres unidades, como *D. guianense*, *Ampelocera hottlei* y *Vateirea lundellii* (apéndice cap. II), mostraron claras diferencias en el número de individuos. Estos resultados coinciden con lo propuesto por Salinas-Melgoza (2002), quien indica que el arreglo espacial de las poblaciones arbóreas del área de estudio se encuentra influido, entre otras razones, por el nivel de variación de factores como el relieve y la calidad de suelo.

Otro efecto identificado, fue que el tamaño de los árboles, expresado a través de la biomasa, parece ser una respuesta de la comunidad arbórea a la calidad de sitio. La cantidad total de biomasa fue significativamente mayor en las terrazas fluviales (Tabla 3, Cap. 3). Este resultado puede estar determinado, en parte, por factores evolutivos y ecológicos (Tscharrntke *et al.*, 2012), algunos de los cuales fueron abordados en la sección 4.1 de la presente tesis. No obstante, se identificó un efecto positivo del fósforo y la profundidad del suelo sobre la biomasa. El efecto de estas variables sobre el crecimiento arbóreo ha sido ampliamente demostrado en otros bosques tropicales (Paoli *et al.*, 2008; Quesada *et al.*, 2012). Sin embargo, estos resultados contrastan con lo reportado a otras escalas (regional; bioma) por Baraloto *et al.* (2011) y Lewis *et al.* (2013), quienes indican una relación negativa entre el área basal y la fertilidad de los suelos (fósforo y nitrógeno respectivamente). Las razones de este contraste pueden ser, por una parte, la variación de la escala de estudio, ya que los efectos del suelo sobre los cambios netos de biomasa son específicos del sitio y dependen de la longitud del gradiente del suelo considerado (van der Sande *et al.*, 2017). Es decir, a escala del paisaje existen relaciones complejas entre las propiedades/nutrientes de los suelos y la comunidad arbórea, es posible además que algunas de estas propiedades/nutrientes actúen en sinergia con otros factores para el desarrollo vegetal. En consecuencia, mayor amplitud geográfica, suele incorporar factores que enmascaran el efecto del suelo, o son más importantes que éste, por ejemplo, el clima. Bajo este supuesto, al comparar el AGB de un bosque de amplia distribución latitudinal, la precipitación puede ser el principal predictor; si

ésta se relaciona negativamente con los nutrientes del suelo, es probable que se concluya que hay relación negativa entre el AGB y los nutrientes del suelo, aunque no sea así en realidad. En este caso, el clima enmascara el efecto que pudiera tener el suelo. Por otra parte, en varios estudios se analiza el papel de los suelos desde una perspectiva lineal, por ejemplo, el efecto de la concentración de nutrientes. Este enfoque no considera que, aunque exista la concentración necesaria de los nutrientes, se pueden presentar restricciones para el desarrollo, como la deficiencia de drenaje. Por esta razón, es probable que en algunos estudios realizados en el BTP se reporte una relación positiva entre el AGB y los suelos arenosos; en este caso, más que la presencia de nutrientes, resulta determinante la ausencia de restricciones en el suelo. Finalmente, un aspecto importante, particularmente en el trabajo de Baraloto *et al.* (2011), pudo ser la evaluación de la relación entre el fósforo y la densidad de la madera, aspecto que no fue incorporado en esta tesis y que sería relevante de considerar.

Asociado a la variación de la biomasa entre las unidades, el enfoque presentado permitió identificar dos patrones por los cuales las especies contribuyen a la biomasa total de cada unidad. El primero es, que los árboles grandes contribuyen significativamente más a la biomasa de cada unidad (Figs. 4 y 5a, Cap. III). Esto es relevante puesto que < 20 % de las especies, llegaron a contribuir hasta con el 75 % de la biomasa de las unidades. Estos resultados corresponden con lo reportado por Balvanera *et al.* (2005) en el área de estudio. Un segundo patrón encontrado fue, que especies de menor diámetro, pero alta densidad de individuos, aportan significativamente mayor biomasa en las unidades (Figs. 5d y 5i, cap. 4).

Pertinencia del enfoque geopedológico para la evaluación de los servicios ecosistémicos a escala del paisaje

Con base en los resultados del presente estudio, se identificó que la provisión de los SE no es homogénea a través del paisaje (Fig. 4). En correspondencia con lo indicado por Lalibertél *et al.* (2009) y Tschardtke *et al.* (2012), a partir de la delimitación geopedológica se comprobó que la variación de calidad de sitio tiene un efecto significativo sobre los atributos de la diversidad arbórea (estructura y composición). En consecuencia, la variación de ambos componentes (calidad de sitio y comunidad arbórea), determinan a escala del paisaje, los SE en el área de estudio.

Los resultados de la estratificación del paisaje a partir del enfoque geopedológico corresponden con Clark y Clark (2000) y Laumonier *et al.* (2010) quienes indicaron la efectividad del muestreo estratificado -basado en relieve, geología y suelo- para la evaluación de la biomasa en bosques tropicales (*tropical rainforest*). Este enfoque permitió, además, contextualizar a escala del paisaje los SE en el área de estudio y una evaluación más precisa de éstos. Este punto fue expuesto en el Capítulo III, donde en la figura 3 se muestra que, a pesar de que por unidad de superficie (ha) el almacén de carbono es mayor en las terrazas fluviales, éstas cubren una menor superficie, por lo tanto, los lomeríos bajos representan el mayor almacén de carbono de esta selva. Se identificó también que la contribución del carbono orgánico del suelo, significativamente mayor en los lomeríos, representa ~ 45 % del almacén total de carbono de esta unidad.

Se identificó que las unidades geopedológicas delimitadas al interior de la RBMA también se encuentran en los ejidos de Chajul y Loma Bonita (Fig. 1, cap. 2). En consecuencia, se espera que la calidad de sitio, -i. e. la variación en profundidad fisiológica, almacenes de agua y nutrimentos de los suelos, al igual que el pH y la saturación de aluminio de los mismos-, presente relativa similitud y tengan un potencial similar para soportar a la comunidad arbórea y esto derive en los SE que pueda generar. Sin embargo, el disturbio y la fragmentación modificarán la estructura y composición de la comunidad arbórea (Mouillot *et al.*, 2013), por lo que será interesante evaluar los cambios en la provisión de los SE que ambos implican.

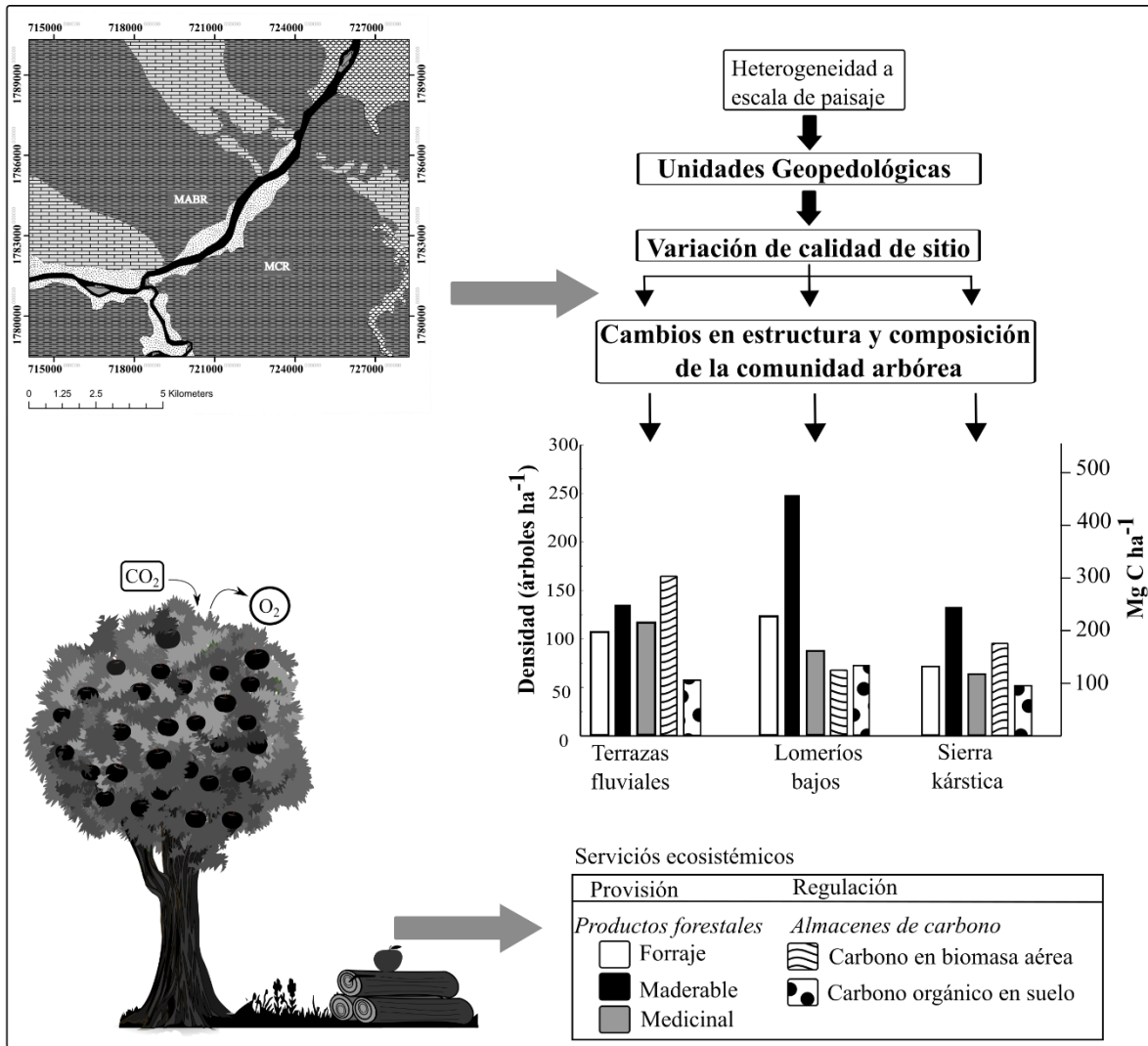


Figura 4. Calidad de sitio como reguladora en la cascada de generación de servicios de los ecosistemas en la Selva Lacandona en el área circundante a la Estación Chajul. A escala del paisaje, las unidades geopedológicas con calidad de sitio contrastante presentan variación en las características de la comunidad arbórea y, en consecuencia, en los servicios ecosistémicos resultantes.

En relación a los modelos de evaluación de los SE a otras escalas (*INVEST*, etc.), los resultados indican que el levantamiento geopedológico representa una opción para generar los datos necesarios de forma altamente costo-efectiva (ya que al estratificar en unidades homogéneas se reduce el número de muestreos) y con el nivel de detalle adecuado para capturar los componentes del ecosistema a escala del paisaje.

En esta tesis, se analizó el potencial suministro de SE en la Selva Lacandona. Para dar el siguiente paso para el manejo orientado a los SE del área de estudio, es necesario realizar valoraciones, planes específicos para cada SE, etc., sin embargo, la delimitación geopedológica permite integrar también aspectos sociales y económicos (Zinck *et al.*, 2016), lo cual ofrece una muy buena base para el manejo integral de este ecosistema. Un aspecto relevante a considerar en el futuro, puede ser, el efecto de la calidad de sitio sobre la resiliencia del ecosistema, es decir, la capacidad de soportar la diversidad arbórea a pesar del manejo o bajo diferentes escenarios de perturbación/disturbio.

Otro aspecto que puede ser abordado desde este enfoque, es cómo los cambios en la distribución arbórea, pero sobre todo de las especies frutales, tienen un efecto sobre los patrones de distribución de la fauna. Por ejemplo, al asumir una relación positiva entre la producción de frutos y la distribución de primates (Stevenson, 2001; Stevenson *et al.*, 1998), ya que la variación espacial de la comunidad arbórea en la Selva lacandona genera diferencias de calidad (tipo y cantidad de pulpa) y cantidad de los árboles frutales, es posible que la calidad de sitio tenga algún efecto sobre los patrones de distribución de las especies frugívoras y las interacciones ecológicas derivadas.

Referencias

- Augusto, L., Achat, D.L., Jonard, M., Vidal, D., Ringeval, B., 2017. Soil parent material-A major driver of plant nutrient limitations in terrestrial ecosystems. *Glob. Chang. Biol.* 23, 3808–3824. doi:10.1111/gcb.13691
- Baldeck, C.A., Harms, K.E., Yavitt, J.B., John, R., Turner, B.L., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S.J., Chuyong, G.B., Kenfack, D., Thomas, D.W., Madawala, S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Supardi, M.N.N., Dalling, J.W., 2012. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20122532–20122532. doi:10.1098/rspb.2012.2532
- Balvanera, P., Kremen, C., Martínez-Ramos, M., 2005. Applying community structure analysis to ecosystem function: Examples from pollination and carbon storage. *Ecol. Appl.* 15, 360–375.

- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9, 1146–1156. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x
- Baraloto, C., Rabaud, S., Molto, Q., Blanc, L., Fortunel, C., Hérault, B., Dávila, N., Mesones, I., Rios, M., Valderrama, E., Fine, P., 2011. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Glob. Chang. Biol.* 17, 2677–2688. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02432.x
- Bell, G., 2001. Neutral macroecology. *Science* (80). 293, 2413–2418. doi:10.1126/science.293.5539.2413
- Brown, C., Burslem, D., Illian, J.B., Bao, L., Brockelman, W., Cao, M., Chang, L.W., Dattaraja, H.S., Davies, S., Gunatilleke, C. V., Gunatilleke, I.A., Huang, J., Kassim, A.R., LaFrankie, J. V., Lian, J., Lin, L., Ma, K., Mi, X., Nathalang, A., Noor, S., Ong, P., Sukumar, R., Su, S.H., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thompson, J., Uriarte, M., Valencia, R., Yap, S.L., Ye, W., Law, R., 2013. Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20130502–20130502. doi:10.1098/rspb.2013.0502
- Cannon, C.H., Leighton, M., 2004. Tree species distributions across five habitats in a Bornean rain forest. *J. Veg. Sci.* 15, 257–266. doi:10.1111/j.1654-1103.2004.tb02260.x
- Clark, D., Clark, D., 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *For. Ecol. Manage.* 137, 185–198. doi:10.1016/S0378-1127(99)00327-8
- Clinebell II, R., Phillips, O., Gentry, A., Stark, N., Zuuring, H., 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodivers. Conserv.* 4, 56–90.
- Condit, R., 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* (80-.). 288, 1414–1418. doi:10.1126/science.288.5470.1414

- Ewel, J., Hiremath, A., 2005. Plant-Plant interactions, in: Burslem, D., Pinard, M. y Hartley, S. (Ed.), *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3–34.
- Fayolle, A., Engelbrecht, B., Freycon, V., Mortier, F., Swaine, M., Réjou-Méchain, M., Doucet, J.-L., Fauvet, N., Cornu, G., Gourlet-Fleury, S., 2012. Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests. *PLoS One* 7, e42381. doi:10.1371/journal.pone.0042381
- Fortini, L.B., Rabelo, F.G., Zarin, D.J., 2006. Mixed potential for sustainable forest use in the tidal floodplain of the Amazon River. *For. Ecol. Manage.* 231, 78–85. doi:10.1016/j.foreco.2006.04.038
- García-Gil, J.G., Lugo-Hupb, J., 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona, in: Vázquez-Sánchez, M.A., Ramos, M.A. (Eds.), *Reserva de La Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación Para Su Conservación*. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publicaciones Especiales de Ecosfera 1, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, pp. 39–49.
- García-Palacios, P., Maestre, F.T., Bardgett, R.D., de Kroon, H., 2012. Plant responses to soil heterogeneity and global environmental change. *J. Ecol.* 100, 1303–1314. doi:10.1111/j.1365-2745.2012.02014.x
- García-Palacios, P., Maestre, F.T., Gallardo, A., 2011. Soil nutrient heterogeneity modulates ecosystem responses to changes in the identity and richness of plant functional groups. *J. Ecol.* 99, 551–562. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01765.x
- Gentry, A.H., 1992. Tropical forest biodiversity: Distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63, 19. doi:10.2307/3545512
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C., 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecol. Lett.* 9, 399–409. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x
- Hubbel, S.P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Funct. Ecol.* 19, 166–172. doi:10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x
- Huston, M., 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *J. Biogeogr.* 7, 147–157. doi:10.2307/2844707

- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecol.* 160, 91–112. doi:10.1023/A:1015839400578
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S., Loreau, M., 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477, 199–202. doi:10.1038/nature10282
- Jahn, R., Asio, V.B., 1998. Soils of the tropical forests of Leyte, Philippines I: Weathering, soil characteristics, classification and site qualities, in: *Soils of Tropical Forest Ecosystems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 29–36. doi:10.1007/978-3-662-03649-5_3
- Jenny, H., 1941. *Factors of soil formation: A system of quantitative pedology*. McGraw-Hill Book Company, Inc., Berkeley.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Foster, R.B., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 864–9. doi:10.1073/pnas.0604666104
- Kauffman, S., Sombroek, W., Mantel, S., 1998. Soils of rainforests Characterization and major constraints of dominant forest soils in the humid tropics, in: *Soils of Tropical Forest Ecosystems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 9–20. doi:10.1007/978-3-662-03649-5_1
- Kremen, C., 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecol. Lett.* 8, 468–479. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x
- Kubota, D., Masunaga, T., Hermansah, Rasyidin, A., Hotta, M., Shinmura, Y., Wakatsuki, T., 1998. Soil environment and tree species diversity in tropical rain forest, West Sumatra, Indonesia, in: *Soils of tropical forest ecosystems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 159–167. doi:10.1007/978-3-662-03649-5_18
- Lalibertél, E., Paquette, A., Legendre, P., Bouchard, A., 2009. Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia* 159, 377–388. doi:10.1007/s00442-008-1214-8
- Laumonier, Y., Edin, A., Kanninen, M., Munandar, A.W., 2010. Landscape-scale variation in the structure and biomass of the hill dipterocarp forest of Sumatra: Implications for

- carbon stock assessments. *For. Ecol. Manage.* 259, 505–513. doi:10.1016/j.foreco.2009.11.007
- Laurance, S.G.W., Laurance, W.F., Andrade, A., Fearnside, P.M., Harms, K.E., Vicentini, A., Luizão, R.C.C., 2010. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: A landscape-scale study. *J. Veg. Sci.* 21, 96–106. doi:10.1111/j.1654-1103.2009.01122.x
- Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin-de Merona, J.M., Chambers, J.Q., Gascon, C., 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *For. Ecol. Manage.* 118, 127–138. doi:10.1016/S0378-1127(98)00494-0
- Levine, J.M., HilleRisLambers, J., 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461, 254–257. doi:10.1038/nature08251
- Lewis, S.L., Sonké, B., Sunderland, T., Begne, S.K., Lopez-Gonzalez, G., Van der Heijden, G.M.F., Phillips, O.L., Affum-Baffoe, K., Baker, T.R., Banin, L., Bastin, J.-F., Beeckman, H., Boeckx, P., Bogaert, J., De Cannière, C., Chezeaux, E., Clark, C.J., Collins, M., Djangbletey, G., Djuikouo, M.N.K., Droissart, V., Doucet, J.-L., Ewango, C.E.N., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Foli, E.G., Gillet, J.-F., Hamilton, A.C., Harris, D.J., Hart, T.B., De Haulleville, T., Hladik, A., Hufkens, K., Huygens, D., Jeanmart, P., Jeffery, K.J., Kearsley, E., Leal, M.E., Lloyd, J., Lovett, J.C., Makana, J.-R., Malhi, Y., Marshall, A.R., Ojo, L., Peh, K.S.-H., Pickavance, G., Poulsen, J.R., Reitsma, J.M., Sheil, D., Simo, M., Steppe, K., Taedoumg, H.E., Talbot, J., Taplin, J.R.D., Taylor, D., Thomas, S.C., Toirambe, B., Verbeeck, H., Vleminckx, J., White, L.J.T., Willcock, S., Woell, H., Zemagho, L., 2013. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 368, 20120295. doi:10.1098/rstb.2012.0295
- Martínez-Ramos, M., 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: Perspectivas para su estudio y conservación, in: Oyama, K., Castillo, A. (Eds.), *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: Perspectivas Desde la investigación científica*. UNAM/Siglo XXI, México, pp. 279–292.

- Mouillot, D., Graham, N. a J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–77. doi:10.1016/j.tree.2012.10.004
- Paoli, G.D., Curran, L.M., Slik, J.W.F., 2008. Soil nutrients affect spatial patterns of aboveground biomass and emergent tree density in southwestern Borneo. *Oecologia* 155, 287–99. doi:10.1007/s00442-007-0906-9
- Paoli, G.D., Curran, L.M., Zak, D.R., 2006. Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. *J. Ecol.* 94, 157–170. doi:10.1111/j.1365-2745.2005.01077.x
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Anderson, L.O., Fyllas, N.M., Schwarz, M., Czimczik, C.I., 2011. Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. *Biogeosciences* 8, 1415–1440. doi:10.5194/bg-8-1415-2011
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Schwarz, M., Patiño, S., Baker, T.R., Czimczik, C., Fyllas, N.M., Martinelli, L., Nardoto, G.B., Schmerler, J., Santos, A.J.B., Hodnett, M.G., Herrera, R., Luizão, F.J., Arneith, A., Lloyd, G., Dezzeo, N., Hilke, I., Kuhlmann, I., Raessler, M., Brand, W.A., Geilmann, H., Moraes Filho, J.O., Carvalho, F.P., Araujo Filho, R.N., Chaves, J.E., Cruz Junior, O.F., Pimentel, T.P., Paiva, R., 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* 7, 1515–1541. doi:10.5194/bg-7-1515-2010
- Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Czimczik, C.I., Baker, T.R., Patiño, S., Fyllas, N.M., Hodnett, M.G., Herrera, R., Almeida, S., Alvarez Dávila, E., Arneith, A., Arroyo, L., Chao, K.J., Dezzeo, N., Erwin, T., di Fiore, A., Higuchi, N., Honorio Coronado, E., Jimenez, E.M., Killeen, T., Lezama, A.T., Lloyd, G., López-González, G., Luizão, F.J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Núñez Vargas, P., Paiva, R., Peacock, J., Peñuela, M.C., Peña Cruz, A., Pitman, N., Priante Filho, N., Prieto, A., Ramírez, H., Rudas, A., Salomão, R., Santos, A.J.B., Schmerler, J., Silva, N., Silveira, M., Vásquez, R., Vieira, I., Terborgh, J., Lloyd, J., 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* 9, 2203–2246. doi:10.5194/bg-9-2203-2012

- Quijas, S., Schmid, B., Balvanera, P., 2010. Plant diversity enhances provision of ecosystem services: A new synthesis. *Basic Appl. Ecol.* 11, 582–593. doi:10.1016/j.baae.2010.06.009
- Salinas-Melgoza, M.A., 2002. Aspectos ecológicos de patrones espaciales de árboles tropicales, caracteres de historia natural y tipo de hábitat en una selva húmeda neotropical (Chajul Chiapas, México). Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo.
- Servicio-Geológico-Mexicano, 1997. Carta Geológico-Minera: Las Margaritas. Chiapas. E15-12 D5-3.
- Sollins, P., 1998. Factors influencing species composition in Tropical Lowland Rain Forest : Does soil matter? *Ecology* 79, 23–30. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[0023:FISCIT]2.0.CO;2
- Stevenson, P.R., 2001. The relationship between fruit production and primate abundance in Neotropical communities. *Biol. J. Linn. Soc.* 72, 161–178. doi:10.1111/j.1095-8312.2001.tb01307.x
- Stevenson, P.R., Quiñones, M.J., Ahumada, J.A., 1998. Effects of fruit patch availability on feeding subgroup size and spacing patterns in four primate species at Tinigua National Park, Colombia. *Int. J. Primatol.* 19, 313–324. doi:10.1023/A:1020387700923
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T. a, Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. a, Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x
- Tylianakis, J.M., Rand, T. a., Kahmen, A., Klein, A.M., Buchmann, N., Perner, J., Tscharntke, T., 2008. Resource heterogeneity moderates the biodiversity-function relationship in real world ecosystems. *PLoS Biol.* 6, 0947–0956. doi:10.1371/journal.pbio.0060122

- van der Sande, M.T., Peña-Claros, M., Ascarrunz, N., Arets, E.J.M.M., Licona, J.C., Toledo, M., Poorter, L., 2017a. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *J. Ecol.* 1–12. doi:10.1111/1365-2745.12756
- van der Sande, M.T., Poorter, L., Kooistra, L., Balvanera, P., Thonicke, K., Thompson, J., Arets, E.J.M.M., Garcia Alaniz, N., Jones, L., Mora, F., Mwampamba, T.H., Parr, T., Peña-Claros, M., 2017b. Biodiversity in species, traits, and structure determines carbon stocks and uptake in tropical forests. *Biotropica* 49, 593–603. doi:10.1111/btp.12453
- Wright, J.S., 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, 1–14. doi:10.1007/s004420100809
- Zinck, A., Metternicht, G., Bocco, G., Del valle, H., 2016. *Geopedology. An integration of geomorphology and pedology for soil and landscape studies.* Springer International Publishing.

Conclusiones generales



Reserva de la Biósfera de Montes Azules y Río Lacantún.

5. Conclusiones

En la Selva Lacandona se presentan variaciones de calidad de sitio asociadas a la profundidad de los suelos y su capacidad de retención de agua disponible, así como al almacén de nutrimentos, el pH y la saturación de aluminio dentro de los mismos. Tales propiedades de los suelos responden, en gran medida, a variaciones del material parental. Ambos, propiedades de suelo y material parental, pueden ser anidados en unidades de terreno utilizando el enfoque geopedológico.

Las unidades del terreno con calidad de sitio contrastante presentan diferencia en la riqueza y abundancia de especies arbóreas, así como en el tamaño (diámetro a la altura del pecho) de los individuos. Estos cambios de la comunidad arbórea se manifiestan en cambios en las variables que indican la prestación de los servicios ecosistémicos seleccionados a escala del paisaje. Particularmente, la variación de especies con potencial para generar productos forestales potenciales y la variación de los almacenes de carbono, ambos como indicadores de la intensidad a la que se suministran los servicios de provisión y regulación respectivamente.

La Selva Lacandona es rica en ensamblajes de árboles que suministran productos forestales potenciales, dentro de los cuales, la disponibilidad y la diversidad de los mismos cambian a través del paisaje en relación a la calidad de sitio.

Los principales almacenes de carbono al interior de la Selva Lacandona responden a la calidad de sitio. Las diferencias entre unidades de terreno se manifiestan principalmente en la biomasa aérea. El almacén de carbono del suelo llega a representar hasta el 46 % del total del bosque.

Paisajes heterogéneos como la Selva Lacandona proveen múltiples servicios ecosistémicos de forma simultánea. Debido a que los componentes evaluados (suelo y comunidad arbórea) influyen significativamente en la generación de los servicios, el diseño de las prácticas de manejo de la selva lacandona debe considerar las propiedades de cada componente y su posible cambio a consecuencia del manejo. Es recomendable por lo tanto que el plan de manejo se diseñe considerando los atributos de las diferentes unidades de terreno.