

ALMACENES DE CARBONO EN BOSQUES MONTANOS DE NIEBLA DE LA SIERRA NORTE DE OAXACA, MÉXICO

CARBON STORAGE IN MONTANE CLOUD FORESTS IN SIERRA NORTE OF OAXACA, MÉXICO

Gustavo Álvarez-Arteaga^{1*}, Norma E. García Calderón², Pavel Krasilnikov³, Felipe García-Oliva⁴

¹Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. galvarez-za68@gmail.com. ²UMDI, Facultad de Ciencias, Campus UNAM-Juriquilla, Querétaro, México. ³Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS 185610, Petrozavodsk, Russia. ⁴Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Michoacán, México.

RESUMEN

Una de las principales incertidumbres sobre la función de los bosques tropicales y subtropicales dentro del ciclo global del carbono proviene de la escasa información sobre la capacidad de estos ecosistemas para acumular carbono (C). En el caso de los bosques montanos de niebla, la amplia heterogeneidad ambiental a la que están sujetos determina cambios importantes sobre su composición estructural y florística, que pudieran incidir sobre los contenidos de C almacenado en sus diferentes componentes. El objetivo de este estudio fue evaluar el contenido de C en los almacenes aéreos y subterráneos para cinco comunidades de bosque montano de niebla en la Sierra Norte de Oaxaca, situadas entre 1500 y 2500 m de altitud. El diseño fue de muestreo jerárquico anidado y las variables fueron C en la biomasa arbórea, estrato herbáceo y arbustivo, material leñoso muerto, mantillo, raíces finas y suelo mineral para cada comunidad vegetal. La suma de los distintos almacenes indicó que el C acumulado fue mayor a 1500 y 2500 m (440 y 420 Mg ha^{-1}), y entre 1950 y 2400 m fue 354 Mg ha^{-1} . En promedio, la reserva de carbono en biomasa y suelo para los bosques montanos de niebla fue $384.16 \pm 40.13 \text{ Mg ha}^{-1}$. La conformación de estos almacenes está regulada por las variaciones biofísicas dentro del intervalo altitudinal, traducidas en cambios florísticos y estructurales de la vegetación, en la producción y preservación de residuos orgánicos poco transformados en la superficie del suelo, así como por la capacidad de éste último para formar asociaciones órgano minerales que estabilicen el carbono orgánico en el suelo.

Palabras clave: gradiente altitudinal, carbono aéreo, carbono subterráneo, condiciones físicas y bióticas.

* Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: abril, 2012. Aprobado: enero, 2013.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 47: 171-180. 2013.

ABSTRACT

One of the principal uncertainties regarding the function of the tropical and subtropical forests within the global carbon cycle is due to the lack of information of the capacity of these ecosystems to accumulate carbon (C). In the case of the montane cloud forests, the wide environmental heterogeneity to which they are subjected determines important changes in their structural and floristic composition, which could affect the C contents stored in their different components. The objective of this study was to evaluate the C content in the above and below ground storage for five communities of montane cloud forest in the Sierra Norte of Oaxaca, situated between 1500 and 2500 m altitude. The design was hierarchic nested sampling and the variables were C in the arboreal biomass, herbaceous and shrub stratum, dead woody material, humus, fine roots and mineral soil for each plant community. The sum of the different stores indicated that the accumulated C was higher than 1500 and 2500 m (440 and 420 Mg ha^{-1}), and between 1950 and 2400 m it was 354 Mg ha^{-1} . On the average, the carbon reserve in biomass and soil for the montane cloud forests was $384.16 \pm 40.13 \text{ Mg ha}^{-1}$. The conformation of these stores is regulated by the biophysical variations within the altitudinal interval, translated in floristic and structural changes of the vegetation, in the production and preservation of scanty transformed organic residue on the soil surface, as well as its capacity to form organo mineral associations that stabilize organic carbon in the soil.

Key words: altitudinal gradient, aboveground carbon, underground carbon, physical and biotic conditions.

INTRODUCCIÓN

Presencia que los bosques montanos de niebla (BMN) representan sólo 0.26 % de la superficie terrestre (Bubb *et al.*, 2004), la participación de estos ecosistemas dentro del ciclo global del carbono (C) es relevante debido a su creciente deterioro, el cual implica la emisión de cantidades importantes de dióxido de carbono (CO₂) a la atmósfera. Para entender la magnitud de este fenómeno es necesario cuantificar los almacenes de C terrestre en estos sistemas de la manera más precisa y completa posible, partiendo del conocimiento de su historia y de la gama de sus interacciones bióticas y abióticas; luego, con base en su estudio, debatir su capacidad para proveer servicios ambientales como la captura de C.

Los BMN tienen capacidad para almacenar cantidades altas de C en la biomasa y en el suelo mineral, comparados con otros ecosistemas forestales (Kitayama y Aiba, 2002). En la literatura revisada se encontraron pocos estudios acerca del C almacenado en estos ecosistemas en México (de Jong *et al.*, 1999; Acosta, 2002 y Rodríguez *et al.*, 2006). Los datos obtenidos confirman que el BMN está dentro de los ecosistemas de mayor acumulación de C por unidad de superficie en el país. Pero hay poca investigación acerca de la influencia que ejerce la heterogeneidad ambiental (distribución de especies, cambios en temperatura, humedad y propiedades edáficas) sobre la acumulación de C en los diferentes almacenes y que se magnifica dentro de estos sistemas a través del amplio intervalo altitudinal en el cual se establecen. Considerando esta influencia se propone que los cambios físicos y bióticos afectan la capacidad de acumular C en los diferentes componentes del sistema. Por tanto, el objetivo de este estudio fue evaluar los almacenes de C en la biomasa y el suelo mineral de cinco comunidades conservadas de BMN, a lo largo de un gradiente altitudinal y determinar su posible relación con algunas variables físicas y bióticas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en los bosques de la comunidad indígena de Santa Cruz Tepetotutla, (Figura 1) Sierra Norte de Oaxaca, México (17° 38'-17° 40' N y 96° 32'-96° 33' O), caracterizada

INTRODUCTION

Although the montane cloud forests (MCF) represent only 0.26 % of the terrestrial surface (Bubb *et al.*, 2004), the participation of these ecosystems within the global carbon (C) cycle is relevant due to their increasing deterioration, which implies the emission of important quantities of carbon dioxide (CO₂) in the atmosphere. To understand the magnitude of this phenomenon, it is necessary to quantify the stores of terrestrial C in these systems in the most precise and complete way possible, departing from the knowledge of their history and the range of their biotic and abiotic interactions; then, based on their study, debate their capacity to provide environmental services such as the capture of C.

The MCFs have the capacity to store high amounts of C in the biomass and the mineral soil, compared with other forest systems (Kitayama and Aiba, 2002). In the revised literature few studies were found regarding C stored in these ecosystems in México (de Jong *et al.*, 1999; Acosta, 2002 and Rodríguez *et al.*, 2006). The data obtained confirm that the MCF is within the ecosystems of highest accumulation of C per surface unit in the country. However, there is little investigation of the influence exerted by the environmental heterogeneity (species distribution, changes of temperature, moisture and edaphic properties) regarding the accumulation of C in the different stores and that is magnified within these systems through the broad altitudinal intervals in which they are established. Considering this influence it is proposed that the physical and biotic changes affect the capacity of accumulating C in the different components of the system. Therefore, the objective of the present study was to evaluate the stores of C in the biomass and the mineral soil of five conserved MCF communities, along an altitudinal gradient and to determine its possible relationship with some physical and biotic variables.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study was carried out in the forests of the indigenous community of Santa Cruz Tepetotutla (Figure 1), Sierra Norte of Oaxaca, México (17° 38'-17° 40' N and 96° 32'-96° 33'

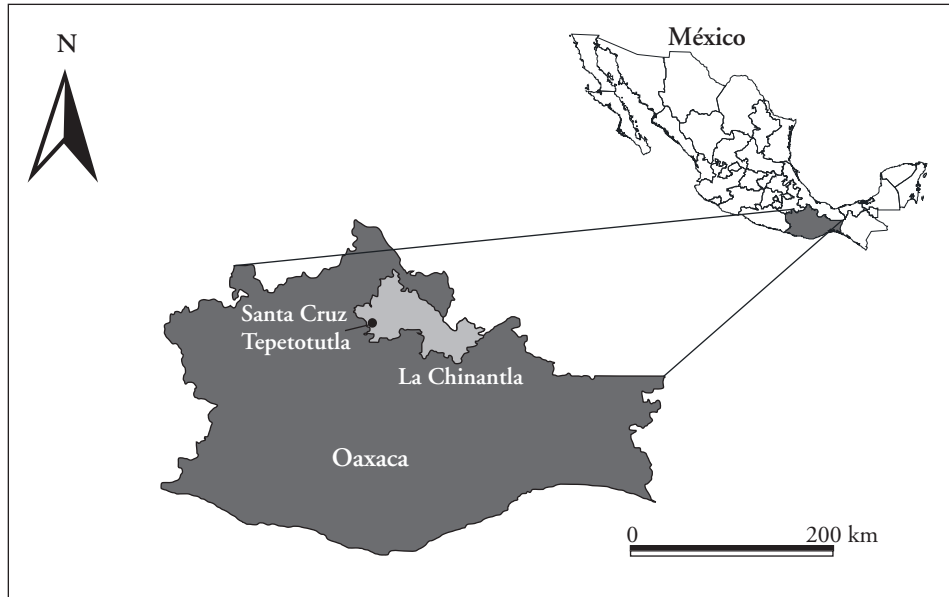


Figura 1. Ubicación del área de estudio.
Figure 1. Location of the area of study.

por su relieve montañoso abrupto, humedad relativa alta y una gran biodiversidad (Martin, 1993). Los bosques se ubican entre 1500 y 2500 m, dentro de la ladera norte del río Perfume, tributario de la cuenca del río Papaloapan. El material geológico está compuesto por esquistos de mica y clorita con inclusiones menores de cuarcita (Centeno-García, 2004). El clima de la zona es C (m)(w) templado húmedo con lluvias abundantes en verano (García, 2004). La precipitación media anual a una altitud de 1450 m es 5800 mm y la temperatura media anual es 16.5 °C. (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977).

Los suelos dominantes son Podzoles fóllico estagnélicos y Stagnosoles fólicos entre 2050 y 2500 m; 2050 y 1500 m son Cambisoles fólicos. Las características comunes a estos suelos son acidez extrema, fuerte lavado de bases y acumulación importante de restos orgánicos en la superficie del suelo (Álvarez *et al.*, 2008).

Selección de sitios

Se estudiaron cinco comunidades vegetales conservadas de BMN ubicadas a 1500, 1940, 2050, 2400 y 2500 msnm. Las comunidades entre 1500 y 2050 m son bosques montanos bajos (Holdridge, 1967) y tienen gran afinidad florística con los bosques premontanos húmedos subyacentes; desde 2100 m existe una marcada transición hacia bosques montanos altos con presencia importante de líquenes y epífitas, y en su parte más alta por especies de mayor afinidad con los bosques templados, como las del género *Quercus* (Meave *et al.*, 2006).

W), characterized by its abrupt mountain relief, relatively high humidity and a great biodiversity (Martin, 1993). The forests are located between 1500 and 2500 m, within the north slope of the Perfume river, tributary of the watershed of the Papaloapan river. The geological material is comprised of schists of mica and chlorite with minor inclusions of quartzite (Centeno-García, 2004). The climate of the zone is C (m) (w) humid temperate with abundant rains in summer (García, 2004). The mean annual rainfall at an altitude of 1450 m is 5800 mm and the mean annual temperature is 16.5 °C (Rzedowski and Palacios-Chávez, 1977).

The dominant soils are stagnic folic Podzoles and folic Stagnosoles between 2050 and 2500 m; 2050 and 1500 m are folic Cambisoles. The characteristics common to these soils are extreme acidity, strong washout of bases and important accumulation of organic remains on the soil surface (Álvarez *et al.*, 2008).

Site selection

Five conserved MCF plant communities were studied, located at 1500, 1940, 2050, 2400 and 2500 masl. The communities between 1500 and 2050 m are low montane forests (Holdridge, 1967) and have great floristic affinity with the underlying humid pre-montane forests; from 2100 m there is a marked transition toward high montane forests with presence of lichens and epiphytes, and in the highest part by species of

Métodos de muestreo

Para medir el C almacenado en biomasa y suelo en las diferentes comunidades, se usó un diseño de muestreo jerárquico anidado (Hughes *et al.*, 1999; Jaramillo *et al.*, 2003) y se delimitaron 4 subparcelas de 750 m² dentro de una parcela mayor de 3000 m² por comunidad vegetal. En cada subparcela se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m) para todos los árboles vivos y muertos con DAP > 10 cm. Los árboles del subdosel con altura mayor a 1.3 m y DAP < 10cm, así como el material leñoso muerto sobre el suelo (MLMS) se midieron en 5 parcelas de 25×4 m distribuidas de manera concéntrica al interior de la parcela mayor. Para el MLMS, se midió diámetro y longitud y se tomaron muestras de los diferentes grados de descomposición para determinar la densidad de la madera en laboratorio. La biomasa de los árboles se calculó mediante ecuaciones alométricas desarrolladas para bosques montanos de la Sierra Norte de Oaxaca (Acosta *et al.*, 2002). La biomasa de arbustos y herbáceas se cuantificó dentro de cada parcela de 25×4 m en dos cuadros de 1×1 m (n=10 por comunidad vegetal). Dentro de las mismas parcelas se marcaron 4 cuadros de 0.5×0.5 m (n=20 por comunidad vegetal) y se recolectó el mantillo. El material cosechado fue pesado y registrado, seleccionando una muestra para determinar su masa seca en estufa a 80 °C y la concentración de C.

Determinación de C en suelo mineral y raíces finas

Para medir el almacén de carbono en el suelo mineral y en las raíces finas (<5 mm de diámetro), se perforaron 2 perfiles de 25×4 m (n=10 por comunidad vegetal) hasta una profundidad de 100 cm. Las muestras de suelo se tomaron por horizonte con tres repeticiones extraídas con un cilindro de 100 cm³ de capacidad para evaluar densidad aparente y raíces finas. Se recolectó una muestra adicional para cuantificar el C en laboratorio. Se consideraron las raíces finas hasta una profundidad de 30 cm, fueron extraídas manualmente, secadas a 80 °C y pesadas para calcular su biomasa. El almacén total de raíces (finas, medias y gruesas) se calculó con la relación biomasa raíces / biomasa arbórea del 19 % (de Jong *et al.*, 1999).

Los almacenes de biomasa arbórea (Mg ha⁻¹) se transformaron a almacenes de C aplicando el factor de conversión de 0.5 (IPCC, 2001). Para mantillo y raíces finas se tomaron muestras directas en los diferentes sitios y se determinó la concentración del C orgánico total con un analizador de carbono (UIC. Mod. CM5012), la cual se aplicó como factor de conversión para obtener los respectivos almacenes de C. La concentración de C en las muestras del suelo mineral (g C kg⁻¹ suelo) fue determinada por combustión en húmedo (van Reeuwijk, 2002).

El almacén de biomasa total se obtuvo de la suma de sus componentes: biomasa arbórea (BA), herbáceo-arbustivas, material

greater affinity with the temperate forests, such as those of the genus *Quercus* (Meave *et al.*, 2006).

Sampling methods

To measure the C stored in biomass and soil in the different communities, a nested hierarchic sampling design was used (Hughes *et al.*, 1999; Jaramillo *et al.*, 2003) and 4 subplots of 750 m² were delimited within a larger plot of 3000 m² per plant community. In each subplot chest height diameter was measured (CHD, 1.3 m) for all of the live and dead trees with CHD > 10 cm. The trees of the sub-canopy with a height greater than 1.3 m and CHD < 10 cm, as well as the dead woody material on the ground (DWMG) were measured in 5 plots of 25×4 m distributed concentrically inside the larger plot. For the DWMG, diameter and length were measured and samples were taken of the different degrees of decomposition to determine the density of the wood in the laboratory. The biomass of the trees was calculated by means of allometric equations developed for montane forests of the Sierra Norte of Oaxaca (Acosta *et al.*, 2002). The biomass of shrubs and herbaceous was quantified within each plot of 25×4 m in two squares of 1×1 m (n=10 per plant community). Within the same plots 4 squares were marked measuring 0.5×0.5 m (n=20 per plant community) and the humus was collected. The harvested material was weighed and registered, selecting a sample to determine its dry mass in an oven at 80 °C and the concentration of C.

Determination of C in mineral soil and fine roots

To measure the store of carbon in mineral soil and fine roots (<5 mm diameter), 2 profiles of 25×4 m were perforated (n=10 per plant community) to a depth of 100 cm. The soil samples were taken per horizon with three replicates extracted with a cylinder of 100 cm³ capacity to evaluate apparent density and fine roots. An additional sample was collected to quantify C in the laboratory. The fine roots were considered to a depth of 30 cm, were manually extracted, dried at 80 °C and weighed to calculate their biomass. The total store of roots (fine, medium and thick) was calculated with the ratio biomass roots / tree biomass of 19 % (de Jong *et al.*, 1999).

The stores of tree biomass (Mg ha⁻¹) were transformed to stores of C applying the conversion factor of 0.5 (IPCC, 2001). For humus and fine roots, direct samples were taken in the different sites and the concentration of total organic C was determined with a carbon analyzer (UIC. Mod. CM5012), which was applied as conversion factor to obtain the respective stores of C. The concentration of C in the mineral soil samples (g C kg⁻¹ soil) was determined by wet combustion (van Reeuwijk, 2002).

leñoso y raíces. El almacén de C en suelo mineral se calculó con la concentración promedio de C en cada horizonte, su densidad aparente y profundidad. También se calculó la media, desviación estándar y coeficiente de variación por almacén de C, expresado en Mg C ha⁻¹) para cada comunidad vegetal estudiada.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Almacenes de carbono en biomasa

El contenido de biomasa arbórea denotó un patrón complejo con respecto a la altitud: el valor máximo se registró a 2500 m y representó casi el doble (1.8 veces) de lo encontrado en 1950 y 2400 m y 1.2 veces el valor a 1500 m de altitud (Cuadro 1 y Figura 2). Estas diferencias se relacionan con la estructura y composición florística de las comunidades vegetales descritas por Meave *et al.* (2006) y por Álvarez (2010), que apoyan lo descrito por Brown y Lugo (1982) y Clark y Clark (1996), quienes indican

The store of total biomass was obtained from the sum of its components: arboreal biomass (AB), herbaceous-shrubs, woody material and roots. The store of C in mineral soil was calculated from the average concentration of C in each horizon, its apparent density and depth. Also the mean, standard deviation and coefficient of variation per store of C, expressed in Mg C ha⁻¹) were calculated for each plant community studied.

RESULTS AND DISCUSSION

Stores of carbon in biomass

The content of arboreal biomass denoted a complex pattern with respect to altitude: the maximum value was registered at 2500 m and represented almost double (1.8 times) of what was found in 1950 and 2400 m and 1.2 times the value at 1500 m altitude (Table 1 and Figure 2). These differences are related to the structure and floristic composition of the plant communities described

Cuadro 1. Cantidad de biomasa (Mg ha⁻¹) de los diferentes almacenes aéreos y subterráneos.
Table 1. Amount of biomass (Mg ha⁻¹) of the different aboveground and underground stores.

	1500		1950		2050		2400		2500	
	Altitud (m)									
Biomasa arbórea:										
Árboles (DAP)										
0 - 10 cm	11.91	(1.96)	27.00	(7.27)	13.28	(2.78)	21.36	(13.46)	5.26	(1.21)
10.1 - 30 cm	61.83	(14.92)	103.73	(30.07)	22.52	(3.71)	129.26	(31.44)	48.48	(8.86)
30.1 - 60 cm	128.97	(34.10)	57.55	(35.24)	110.08	(42.87)	49.90	(25.29)	61.14	(28.97)
> 60 cm	98.96	(102.57)	43.19	(55.31)	75.35	(46.78)	20.37	(40.75)	298.20	(56.90)
Subtotal árboles	301.66	(74.68)	231.72	(43.04)	221.23	(64.16)	220.90	(41.97)	413.08	(61.96)
Herbáceo-arbustivas:	0.89	(0.8)	0.45	(0.33)	0.35	(0.19)	0.57	(0.23)	1.45	(0.72)
Total biomasa viva	302.90		232.17		221.58		211.72		414.53	
Material leñoso:										
Árboles muertos en pie										
Material leñoso sobre el suelo	6.23	(1.18)	21.72	(13.23)	13.12	(9.04)	10.42	(5.44)	6.60	(4.90)
0 - 10 cm	4.62	(1.87)	3.62	(0.34)	2.75	(1.36)	6.73	(4.46)	0.58	(0.4)
10.1 - 20 cm	19.40	(11.64)	6.30	(2.75)	10.42	(7.08)	13.28	(9.26)	7.68	(3.9)
> 20 cm	48.20	(23.08)	5.35	(5.02)	12.51	(8.96)	12.6	(6.35)	10.46	(8.5)
Subtotal	62.58	(39.65)	11.15	(7.99)	23.17	(11.07)	27.57	(20.48)	18.72	(9.7)
Total material leñoso	68.81		32.87		36.29		37.99		25.32	
Mantillo	5.22	(2.75)	6.13	(2.76)	5.08	(2.28)	4.52	(2.03)	4.31	(1.94)
Total Biomasa aérea	376.93		271.17		262.95		254.23		444.16	
Raíces										
Raíces finas	4.20	(1.76)	16.33	(8.89)	18.92	(10.87)	12.08	(6.18)	4.23	(2.53)
Total raíces [†]	57.55		44.11		42.10		40.23		78.76	
Biomasa total	434.48		315.28		305.05		294.46		522.92	

[†]Dato teórico generado a partir de la relación raíces/biomasa aérea = 0.19 (de Jong *et al.*, 1999) ♦ Theoretical data generated from the relationship roots/aboveground biomass = 0.19 (de Jong *et al.*, 1999).

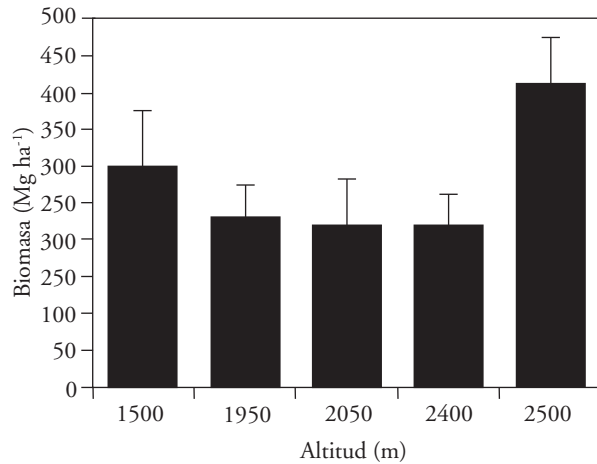


Figura 2. Biomasa arbórea para las diferentes comunidades vegetales dentro del gradiente altitudinal. Las líneas verticales representan la desviación estándar del almacén.

Figure 2. Tree biomass for the different plant communities within the altitudinal gradient. Vertical lines represent the standard deviation of the storage.

que la presencia de árboles con $DAP > 70$ cm en bosques tropicales y subtropicales incrementa considerablemente los contenidos de biomasa para estos bosques. Esto se manifestó notablemente en la comunidad vegetal situada a 2500 m, donde este segmento ($DAP > 70$ cm) representó casi 70 % de la biomasa arbórea, en tanto que para los sitios restantes sólo representó entre 9 y 33 %.

La biomasa del mantillo (4.6 a 6.13 $Mg\ ha^{-1}$) no tuvo variaciones significativas dentro del intervalo altitudinal, condición similar a la reportada por Kitayama y Aiba (2002) y Edwards y Grubb (1977), para bosques montanos y apoyan a Brown y Lugo (1982) quienes indican que los contenidos de mantillo son estables para diferentes tipos de bosques en zonas tropicales y subtropicales. La proporción del MLMS con respecto a la biomasa aérea total fue mayor en la comunidad situada a 1500 m con 62.6 $Mg\ ha^{-1}$ (17 %) que en el resto del intervalo (8 %). Los valores registrados para este segmento son elevados, pero justificados si se considera que la práctica de extracción de material leñoso no es recurrente e incluso está prohibida por las autoridades locales y, por tanto, todo este material queda sujeto a los procesos de descomposición natural que implicarían largos periodos de tiempo bajo las condiciones ambientales imperantes.

by Meave *et al.* (2006) and by Álvarez (2010), that support what was described by Brown and Lugo (1982) and Clark and Clark (1996), who indicate the presence of trees with $CHD > 70$ cm in tropical and subtropical forests considerably increases the biomass contents for these forests. This was notably manifested in the plant community situated at 2500 m, where this segment ($CHD > 70$ cm) represented nearly 70 % of the arboreal biomass, while for the remaining sites it only represented between 9 and 33 %.

The biomass of the humus (4.6 to 6.13 $Mg\ ha^{-1}$) did not have significant variations within the altitudinal interval, a condition similar to what was reported by Kitayama and Alba (2002) and Edwards and Grubb (1977), for montane forests and they support Brown and Lugo (1982), who indicate that the contents of humus are stable for different types of forests in tropical and subtropical zones. The proportion of MLMS with respect to the total aboveground biomass was higher in the community situated at 1500 m with 62.6 $Mg\ ha^{-1}$ (17 %) than in the rest of the interval (8 %). The values registered for this segment are high, but justified if it is considered that the practice of extraction of woody material is not recurrent and is even prohibited by local authorities, and therefore, all of this material remains subject to the process of natural decomposition which would imply long periods of time under the reigning environmental conditions.

The highest proportion of biomass on dead trees was found at 1950 m (21.72 $Mg\ ha^{-1}$) with 8 % of the total aboveground biomass and together the participation of the woody material (woody material on the ground + standing dead trees) was from 6 to 18 %, values similar to those found by Delaney *et al.* (1997) for low montane forests of Venezuela.

The biomass content in fine roots in the first 30 cm of depth was higher for the communities situated at 1950 and 2400 m (between 12 and 19 $Mg\ ha^{-1}$) and lower for those of 1500 and 2500 m (4.2 $Mg\ ha^{-1}$). These contents are higher than those reported by Kitayama and Aiba (2002) (5.2 to 14.4 $Mg\ ha^{-1}$). The differences described are justified according to Grubb (1977) and Bruijnzeel and Veneklaas (1998) in the need to maintain a highly developed superficial root system due to the adverse conditions of uptake of nutrients present in the majority of soils in which these forests develop. In the present case the restrictions are evident and are reflected in the extreme acidity,

La proporción más alta de biomasa en árboles muertos se encontró a 1950 m (21.72 Mg ha⁻¹) con 8 % de la biomasa aérea total y en conjunto la participación del material leñoso (material leñoso sobre el suelo + árboles muertos en pie) fue 6 a 18 %, valores parecidos a los encontrados por Delaney *et al.* (1997) para bosques montanos bajos de Venezuela.

El contenido de biomasa en raíces finas en los primeros 30 cm de profundidad fue mayor para las comunidades situadas a 1950 y 2400 m (entre 12 y 19 Mg ha⁻¹) y menor para las de 1500 y 2500 m (4.2 Mg ha⁻¹). Estos contenidos son superiores a los reportados por Kitayama y Aiba (2002) (5.2 a 14.4 Mg ha⁻¹). Las diferencias descritas se justifican de acuerdo con Grubb (1977) y Bruijnzeel y Veneklaas (1998) en la necesidad de mantener un sistema radical superficial muy desarrollado debido a las condiciones adversas de toma de nutrientes presentes en la mayoría de los suelos en que se desarrollan estos bosques. En el presente caso las restricciones son evidentes y se reflejan en la acidez extrema, fuerte compactación del horizonte de eluviación y los rasgos de hidromorfismo detectados por Álvarez *et al.* (2008), que se magnifican para este segmento del gradiente altitudinal. Por tanto, es notable que entre 1950 y 2500 m la distribución de raíces finas y gruesas queda prácticamente limitada a la capa orgánica superficial. Esta condición es menos evidente a 1500 m altitud en la que prácticamente desaparecen estas limitantes y se observa un desarrollo radical a mayor profundidad.

Almacenes de carbono en suelo

Los almacenes de C en la fracción mineral del suelo se mantuvieron constantes entre 1500 y 2000 m (220 Mg C ha⁻¹), pero desde 2400 m declinaron hasta 158 Mg C ha⁻¹ (Cuadro 2) a los 2500 m. Esta variación se entiende por dos condiciones dentro del intervalo: 1) el espesor de la capa orgánica superficial se mantuvo casi constante hasta 2400 m, pero disminuyó drásticamente a partir de 2500 m; 2) los horizontes minerales del suelo acumularon menores contenidos de C conforme aumentó la altitud (Cuadro 2).

Comportamiento de los almacenes de C dentro del intervalo de altitud

Grubb (1977), Bruijnzeel y Veneklaas (1998) y Bubb *et al.* (2004) reconocen la influencia de la

strong compacting of the horizon of eluviations and the features of hydromorphism detected by Álvarez *et al.* (2008), which are magnified for this segment of the altitudinal gradient. Therefore, it is notable that between 1950 and 2500 m the distribution of fine and thick roots is practically limited by the superficial organic layer. This condition is less evident at 1500 m altitude in which these limiting factors practically disappear and a root development at a greater depth is observed.

Carbon storage in soil

The stores of C in the mineral fraction of the soil were maintained constant between 1500 and 2000 m (220 Mg C ha⁻¹), but after 2400 m they declined to 158 Mg C ha⁻¹ (Table 2) at 2500 m. This variation is understood from two conditions within the interval: 1) the thickness of the superficial organic

Cuadro 2. Distribución de los diferentes almacenes de carbono (Mg C ha⁻¹) y participación porcentual con respecto al total.

Table 2. Distribution of the different stores of carbon (Mg C ha⁻¹) and percentual participation with respect to the total.

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

[†]Comprende a los árboles muertos en pie + troncos sobre el suelo
 ♦ Includes the standing dead trees + trunks on the ground.

[‡] Dato teórico obtenido con la relación biomasa radical/biomasa aérea=0.19 ♦ Theoretical data obtained with the relationship root biomass/aboveground biomass = 0.19.

Los números entre paréntesis corresponden a la participación porcentual de cada almacén con respecto al almacén total de C
 ♦ Numbers between parenthesis correspond to the percentual participation of each store with respect to the total store of C.

niebla persistente sobre la estructura y morfología de las comunidades vegetales, como es la disminución en diámetro y altura de los árboles, pero está poco documentado el efecto sobre los almacenes de C en biomasa y suelo. En este estudio se constató que la capacidad de estas comunidades forestales para almacenar C en sus diferentes componentes varía dentro del intervalo de altitud (Cuadro 2) y queda definida por tres condiciones generales (Figura 3): 1) a 1500 m donde la comunidad forestal corresponde a un bosque montano bajo en el que los dos principales almacenes de C (biomasa y suelo) son elevados y se encuentran en proporciones similares; 2) entre 1950 y 2400 m donde coincide con la mayor condensación de nubes y hay una reducción notable en el diámetro y altura del arbolado, lo cual implica una disminución directa en el almacén de C en biomasa, pero el C en el suelo tiende a registrar contenidos altos debido a la persistencia de una espesa capa orgánica superficial, y esta condición permite inferir la prevalencia de tasas de mineralización menores y la preservación de materia orgánica poco descompuesta; 3) a 2500 m, altitud que coincide con el parteaguas de la cuenca y en la cual la nubosidad se dispersa.

Dentro de esta última zona se registra la menor densidad de árboles pero su DAP y altura alcanza valores más altos, lo cual les confiere mayor capacidad para almacenar C en este segmento de la biomasa viva. El almacén de C en la fracción mineral del suelo se reduce debido a la disminución en el espesor de la

layer was maintained almost constant to 2400 m, but decreased drastically after 2500 m; 2) the mineral horizons of the soil accumulated lower contents of C as the altitude increased (Table 2).

Behavior of the stores of C within the altitude interval

Grubb (1977), Bruijnzeel and Veneklaas (1998) and Bubb *et al.* (2004) recognize the influence of the persistent fog over the structure and morphology of the plant communities, such as the reduction in diameter and height of trees, but the effect on the stores of C in biomass and soil is not well documented. In this study it was shown that the capacity of these forest communities to store C in its different components varies within the altitude interval (Table 2) and is defined by three general conditions (Figure 2): 1) at 1500 m where the forest community corresponds to a low montane forest in which the two principal stores of C (biomass and soil) are high and are found in similar proportions; 2) between 1950 and 2400 m where it coincides with the highest condensation of clouds and there is a marked reduction in the diameter and height of the trees, which implies a direct reduction in the C store in biomass, but the C in soil tends to register high contents due to the persistence of a thick organic superficial layer, and this condition makes it possible to infer the prevalence of lower mineralization rates and the preservation of organic matter that is not highly decomposed; 3) at 2500 m, altitude that coincides with the watershed of the basin and in which the clouds disperse.

Within this last zone the lowest tree density is registered but its CHD and height reaches higher values, which confers them higher capacity to store C in this segment of the live biomass. The store of C in the mineral fraction of the soil is reduced due to the reduction in the thickness of the superficial organic layer and also from the lower capacity of this component to form stable complexes with the organic matter of the soil due to the reduced proportion of clays within the edaphic complex (Álvarez *et al.*, 2008).

In the present study it is proposed that the changes in the patterns of accumulation of C in the different stores may be correlated with the biophysical changes registered within the altitudinal interval, such as its

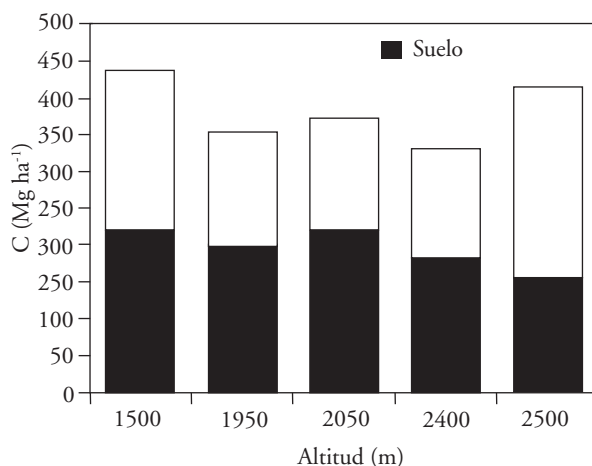


Figura 3. Distribución de C orgánico en los almacenes de biomasa y suelo mineral a diferentes altitudes.

Figure 3. Distribution of organic C in the stores of biomass and mineral soil at different altitudes.

capa orgánica superficial y también por la menor capacidad de este componente para formar complejos estables con la materia orgánica del suelo debido a la reducida proporción de arcillas dentro del complejo edáfico (Álvarez *et al.*, 2008).

En el presente estudio se propone que los cambios en los patrones de acumulación de C en los diferentes almacenes pueden estar correlacionados con los cambios biofísicos registrados dentro del intervalo altitudinal, como su composición florística y estructural (Meave *et al.* 2006; Álvarez, 2010), procesos pedogenéticos (Álvarez *et al.*, 2008) y climáticos (Velázquez Rosas *et al.*, 2003).

Considerando el promedio de valores para el almacén total del bosque montano de niebla, los 384 ± 45 Mg C ha⁻¹ obtenidos en este estudio (Cuadro 2) es inferior al reportado por de Jong (1999) que fue 468 Mg C ha⁻¹ para bosques montanos de Chiapas, pero similar al registrada por Acosta *et al.* (2001) para bosques de liquidámbar en la región mazateca de Oaxaca. La presente determinación es congruente con estudios que ubican a estos ecosistemas entre 250 a 783 Mg C ha⁻¹ (Álvarez, 2010), lo cual muestra la extrema variabilidad de estos bosques para almacenar carbono, pero también a las diferencias metodológicas de cada estudio.

CONCLUSIONES

Los almacenes de carbono en biomasa aérea y suelo en comunidades de Bosque Montano de Niebla, en la Sierra Norte de Oaxaca, son importantes reservorios de carbono regional. Así, su conservación es prioritaria en las políticas y planes de ordenamiento territorial estatal y federal.

Las variaciones en los reservorios de carbono, tanto en biomasa como suelo, están supeditadas a los cambios en la estructura y composición florística de las comunidades vegetales, así como en los procesos pedogenéticos imperantes dentro del gradiente altitudinal, para la zona de estudio. Estas variaciones biofísicas fungen como variables integradoras de la heterogeneidad ambiental propia de este tipo de ecosistemas forestales.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue auspiciado por el Consejo Nacional de la Ciencia y Tecnología (CONACyT), proyecto PAPIIT-UNAM

floristic and structural composition (Meave *et al.*, 2006; Álvarez, 2010), pedogenetic (Álvarez *et al.*, 2008) and climatic processes (Velázquez Rosas *et al.*, 2003).

Considering the average of values for the total store of the montane cloud forest, the 384 ± 45 Mg C ha⁻¹ obtained in this study (Table 2) is lower than that reported by de Jong (1999) which was 468 Mg C ha⁻¹ for montane forests of Chiapas, but similar to that registered by Acosta *et al.* (2001) for forests of liquidambar in the Mazateca region of Oaxaca. The present determination is congruent with studies that place these ecosystems between 250 and 783 Mg C ha⁻¹ (Álvarez, 2010), which shows the extreme variability of these forests for storing carbon, but also the methodological differences of each study.

CONCLUSIONS

The stores of carbon in aboveground biomass and soil in communities of Montane Cloud Forest in the Sierra Norte of Oaxaca, are important reservoirs of regional carbon. Thus, their conservation is of priority in the policies and plans of state and federal ordering

The variations in the reservoirs of carbon, both in biomass and soil, are subedited to the changes in the structure and floristic composition of the plant communities, as well as in the reigning pedogenetic process within the altitudinal gradient, for the zone of study. These biophysical variations function as integrating variables of the environmental heterogeneity inherent to this type of forest ecosystems.

—End of the English version—

-----*

(IN216906-3) y el Posgrado en Ciencias Biológicas-UNAM. Agradecemos también al M. en C. Abel Ibáñez Huerta y a la M. en C. Elizabeth Fuentes Romero por su apoyo en los trabajos de campo y laboratorio, a Rodrigo Velázquez-Durán por los análisis de C en las muestras de mantillo y raíces finas y al Biólogo Jesús Ricardo de Santiago Gómez por realizar la recolección e identificación de las especies arbóreas.

LITERATURA CITADA

- Acosta, M., M., J. J. Vargas H., A. Velázquez M., y J. D. Etchevers B. 2002. Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia* 36: 725-736.
- Álvarez A., G., N. E. García-Calderón, P. V. Krasilnikov, S.N. Sedov, V.O. Targulian and N. Velázquez-Rosas. 2008. Soil altitudinal sequence on base-poor parent material in a montane cloud forest in Sierra Juárez, Southern México. *Geoderma* 44: 593-612.
- Álvarez A., G. 2010. Evaluación de la captura y estabilidad del carbono en un ecosistema de bosque mesófilo de montaña a lo largo del gradiente altitudinal en la Sierra Norte de Oaxaca. (Tesis de doctorado). Facultad de Ciencias. UNAM. 127 p.
- Brown, S., and A. F. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14: 161-187.
- Bruijnzeel, L. A., and E. J. Veneklaas. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology* 79:3-9.
- Bubb, P., I. May, L. Miles and J. Sayer. 2004. Cloud forest agenda report. UNEP WCMC, Cambridge. UK. 36 p.
- Centeno-García, E. 2004. Configuración geológica del estado. *In: García-Mendoza A., J., M. de J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds). Biodiversidad de Oaxaca. UNAM-FOCN-WWF, México. D.F. pp: 29-42.*
- Clark, D. B. and D. A. Clark. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forests. *For. Ecol. Manage.* 80: 235-244.
- de Jong, B. H., M. A. Cairns, P. Haggerty, N. Ramírez-Marcial, S. Ochoa-Gaona, J. Mendoza-Vega, M. González-Espinosa, and I. March-Mifsut. 1999. Land-use change and carbon flux between 1970s and 1990s in Central Highlands of Chiapas, México. *Environ. Manage.* 23: 373-385
- Delaney, M., S. Brown, A. E. Lugo, A. Torres-Lezama, and N. Bello Quintero. 1997. The quantity and turnover of dead wood in permanent forest plots in six life zones of Venezuela. *Biotropica* 30:2-11.
- Edwards, P. J., and P. J. Grubb. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. *J. Ecol.* 65: 943-969.
- García, E. 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Serie de Libros No. 6. Quinta Edición. IG, UNAM. México. D.F. 105 p.
- Grubb, P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Ann. Rev. Ecol. and Systematics* 8: 83-107.
- Holdridge, L. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 p.
- Hughes, R., J. B. Kauffman and V. J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid region of México. *Ecology* 80:1892-1907.
- IPCC. 2001. Climate change 2001: The scientific basis. Intergovernmental Panel for Climatic Change. Summary for policymakers. Cambridge University Press. United Kingdom. 20 p.
- Jaramillo, V. J., J. B. Kauffman, L. Rentería-Rodríguez, D. L. Cummings, and L. J. Ellingson. 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* 6:609-629.
- Kitayama, K., and S. I. Aiba. 2002. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pool in Mount Kinabalu, Borneo. *J. Ecol.* 90: 37-51.
- Martin, G. J. 1993. Ecological classification among the chinantec and mixe of Oaxaca, México. *Etnoecológica* 1:17-33.
- Meave A., J., A. Rincón, and M. A. Romero-Romero. 2006. Oak forests of the hyper-humid region of La Chinantla, Northern Oaxaca range, México. *In: Kappelle, M. (ed). Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Ecological Studies* 185. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. pp: 113-125.
- Rodríguez Laguna R., J., Jiménez Pérez, O. A. Aguirre, y E. J. Treviño Garza. 2006. Estimación del carbono almacenado en un bosque de niebla en Tamaulipas, México. *UANL. Ciencias.* 9: 179-186.
- Rzedowski, J., y R. Palacios Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) Mexicana* en la region de la Chinantla (Oaxaca, México), una reliquia del Cenozoico. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 36: 93-127.
- Swift, M. J., O. W. Anderson, J. M. Anderson, D. J. G. Smith, P. Pitteka, and A. Frank. 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. University of California Press. Berkeley. USA. 372 p.
- Velázquez-Rosas N., J. Meave, and S. Vázquez-Santana. 2002. Elevational variation of leaf traits in montane rain forest tree species at La Chinantla, southern México. *Biotropica* 34: 534-546.
- van Reeuwijk, L. P. (ed). 2002. Procedures for Soil Analysis. 6th edition. ISRIC-FAO. ISRIC Technical Paper No. 9.