



DOI: [10.29298/rmcf.v16i90.1553](https://doi.org/10.29298/rmcf.v16i90.1553)

Artículo de investigación

## Soil organic carbon stocks along an elevation gradient in mountain forests of *Pinus hartwegii* Lindl.

### Existencias de carbono orgánico del suelo a lo largo de un gradiente altitudinal en bosques de montaña de *Pinus hartwegii* Lindl.

Lizbeth Carrillo Arizmendi<sup>1</sup>, Marlín Pérez Suárez<sup>1\*</sup>, J. Jesús Vargas Hernández<sup>2</sup>, Philippe Rozenberg<sup>3</sup>, Arian Correa Díaz<sup>4</sup>

Reception date/Fecha de recepción: 23 de enero de 2025.

Acceptance date/Fecha de aceptación: 6 de mayo de 2025.

<sup>1</sup>Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales, Universidad Autónoma del Estado de México. México.

<sup>2</sup>Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. México.

<sup>3</sup>Institut National de Recherche Agronomique. France.

<sup>4</sup>Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (CENID-COMEF). México.

\*Corresponding author; e-mail: marpersua@gmail.com

\*Autor para correspondencia; correo-e: marpersua@gmail.com

#### Abstract

High-elevation mountain forests (>2 500 m) play a crucial role in long-term carbon storage. This research aimed to determine how edaphic, climatic, and vegetal variables influence soil organic carbon (SOC) stocks along an elevation gradient in the *Pinus hartwegii* forest at *Nevado de Toluca*, Mexico. A total of 140 topsoil samples (0-15 cm depth) were collected at 100 m intervals between 3 400 and 4 000 masl. Soil samples were analyzed to SOC (oxide-reduction method), bulk density (BD; cylinder method), pH, and texture (Bouyoucos method). In addition, climate data, including mean annual temperature and precipitation, were obtained from the ClimateNA model v5.10. Relationships among soil properties, vegetation structure, and climatic variables were analyzed, comparing logged (3 400-3 800 m) and unlogged (3 900-4 000 m) plots. SOC stocks increased linearly with elevation ( $r^2=0.70$ ;  $p=0.02$ ), peaking at 4 000 m ( $173.1\pm5.2$  Mg C ha<sup>-1</sup>) and reaching a minimum at 3 700 m ( $146.8\pm5.72$  Mg C ha<sup>-1</sup>). Higher SOC at 4 000 m was associated with lower temperatures and larger *P. hartwegii* trees. Findings highlight that SOC stocks vary along the elevation gradient, with reduced decomposition rates at higher elevations promoting accumulation. At lower elevations, logging reduced SOC due to vegetation alterations, disrupting organic matter inputs and microsite conditions. These results suggest that *P. hartwegii* logging may weaken the role of mountain forest soils in mitigating climate change by accelerating soil organic matter decomposition.

**Key words:** Climate change, elevation gradient, herbaceous vegetation, logging, organic matter, trees.

#### Resumen

Los bosques de alta montaña (>2 500 m) desempeñan un papel crucial en el almacenamiento de carbono a largo plazo. El objetivo de esta investigación fue determinar cómo las variables edáficas, climáticas y vegetales influyen en las existencias de carbono orgánico del suelo (COS) a lo largo de un gradiente altitudinal en el bosque de *Pinus hartwegii* en el Nevado de Toluca, México. Un total de 140 muestras de suelo superficial (0-15 cm de profundidad) fueron recolectadas a intervalos de 100 m entre los 3 400 y 4 000 m. El COS fue

determinado por el método de óxido-reducción, y la densidad aparente (*DA*) por el método del cilindro. Se analizaron el *pH* (1:2 KCl) y la textura (método Bouyoucos) del suelo. Los datos climáticos, incluidas la temperatura media anual y las precipitaciones, se obtuvieron a partir del modelo *ClimateNA* v5.10. Se analizaron las relaciones entre las propiedades del suelo, la estructura de la vegetación y las variables climáticas, comparando parcelas taladas (3 400-3 800 m) y no taladas (3 900-4 000 m). Las existencias de *COS* aumentaron linealmente con la elevación ( $r^2=0.70$ ;  $p=0.02$ ), y alcanzaron el máximo valor a los 4 000 m ( $173.1 \pm 5.2$  Mg C ha<sup>-1</sup>) y el mínimo a 3 700 m ( $146.8 \pm 5.72$  Mg C ha<sup>-1</sup>). Un mayor *COS* a 4 000 m se asoció con temperaturas más bajas y árboles más grandes. La tala en cotas bajas redujo el *COS* debido a las alteraciones de la vegetación. Los hallazgos ponen de manifiesto que las reservas de *COS* varían a lo largo del gradiente de elevación, con menores tasas de descomposición a mayor altitud que favorecen la acumulación. La tala agrava la pérdida de *COS* al alterar los aportes de materia orgánica y las condiciones de los micrositios. Estos resultados sugieren que la tala puede debilitar el papel de los suelos forestales de montaña en la mitigación del cambio climático al acelerar la descomposición de la materia orgánica del suelo.

**Palabras clave:** Cambio climático, gradiente de elevación, vegetación herbácea, tala, materia orgánica, árboles.

## Introducción

Los bosques de montaña ubicados en altitudes superiores a 2 500 m representan 23 % del área boscosa de la Tierra, cubren aproximadamente 9 000 000 de km<sup>2</sup> (Price et al., 2011), lo que es crucial en la regulación de los ciclos climáticos y del agua. Sin embargo, su capacidad para almacenar carbono (C) a temperaturas más frías sigue siendo poco entendida. A nivel mundial, los bosques almacenan 1.146 petagramos (Pg) de C; de ellos, dos tercios se localizan en el suelo (Dixon et al., 1994). Los suelos de montaña tienen mayores reservas de carbono que los bosques de altitudes inferiores a 1 000 m, debido a la presencia de temperaturas más bajas que reducen las tasas de descomposición (Swetnam et al., 2017; Wiesmeier et al., 2019).

Como ecosistemas terrestres sensibles, los bosques de montaña enfrentan riesgos significativos por el cambio climático (Pepin et al., 2015). El aumento de las temperaturas podría afectar las existencias de carbono del suelo, especialmente en regiones tropicales con un calentamiento más intenso en elevaciones más altas (Field et al., 2014). Los incrementos de temperatura en los ecosistemas de montaña pueden mejorar simultáneamente las entradas y salidas de carbono orgánico (*COS*) (Davidson & Janssens, 2006; Wiesmeier et al., 2019).

Dos hipótesis explican estos efectos. La primera propone que las temperaturas más altas mejoran la descomposición de la materia orgánica del suelo (*MOS*), lo que

induce que las emisiones de CO<sub>2</sub> del suelo sean mayores, y con ello se crea un circuito de retroalimentación positiva (Kirschbaum, 2000). La segunda postula que una descomposición más rápida de *MOS* aumenta la disponibilidad de nitrógeno (N) del suelo, mejora la productividad de las plantas, la producción de hojarasca y la entrada de *COS* (retroalimentación negativa) (Berg & Meentemeyer, 2002). El efecto de calentamiento neto continúa siendo incierto y está influenciado por la heterogeneidad espacial de los bosques de montaña, la cual es determinada por factores bióticos (como especies de plantas) y abióticos (incluido el tipo de suelo, la profundidad, pendiente y altitud); además de sus propias interacciones (Kumar et al., 2012; Salomé et al., 2010).

La estabilidad del *COS* depende de la protección física (por ejemplo, los agregados), las reacciones químicas y la actividad de la biota del suelo (hongos, bacterias, raíces) (Wiesmeier et al., 2019). Los gradientes de altitud, utilizados como *proxies* para la temperatura, proporcionan condiciones realistas para evaluar los impactos del calentamiento en el *COS* (Körner, 2007; Tito et al., 2020). La investigación ha revelado diversas relaciones entre la altitud y el *COS*: negativa (Kumar et al., 2012; Sheikh et al., 2009), positiva (Du et al., 2014; Tashi et al., 2016), o ninguna (Tewksbury & Van Miegroet, 2007; Zhu et al., 2010). La acumulación de *COS* en sitios ubicados en altitudes altas a menudo está vinculada a temperaturas más bajas (Tashi et al., 2016); mientras que factores como la cosecha y la tala afectan fuertemente los bosques de tierras bajas (Jafari et al., 2013). En el ámbito mundial, la extracción de madera reduce el *COS* entre 8 y 11.2 %, con efectos que duran hasta 45 años (Chiti et al., 2016; James & Harrison, 2016).

México tiene una superficie superior a 50 % distribuida por arriba de los 1 000 msnm (Challenger, 1998). *Pinus hartwegii* Lindl. Es una especie de montaña dominante que se desarrolla a una altitud de 3 500-4 000 m y presenta características únicas para estudiar procesos ecológicos a través de gradientes altitudinales. Sin embargo, el cambio climático está propiciando su redistribución ascendente, lo cual reduce su idoneidad ambiental y potencialmente afecta los servicios ecosistémicos, como la

regulación climática y el almacenamiento de COS (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016; Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007).

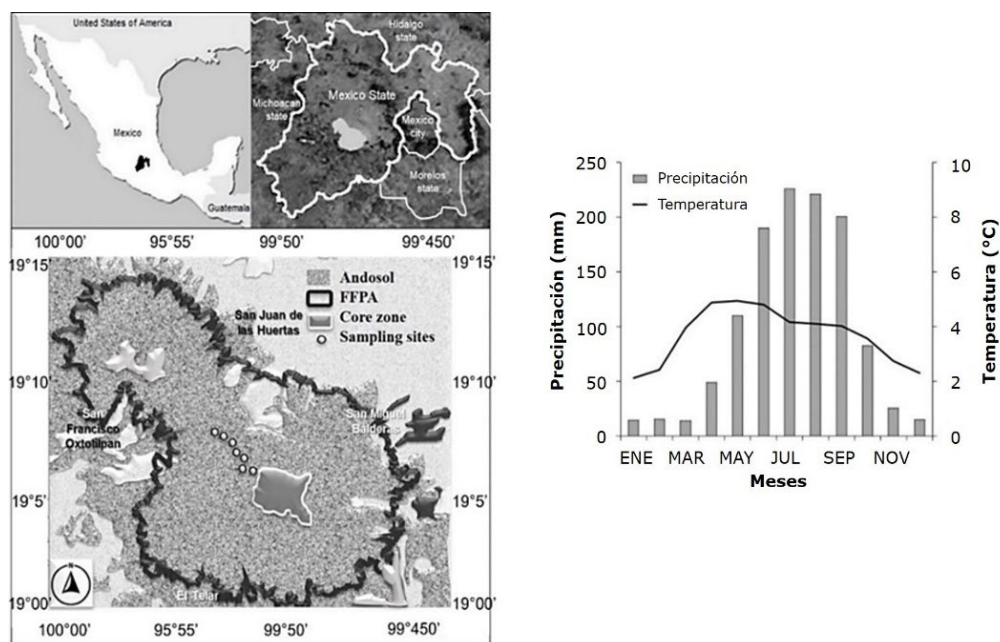
Los bosques de *P. hartwegii* prosperan, principalmente, en sitios con suelos del tipo Andosol, los cuales son de origen volcánico, conocidos por su alto contenido de MOS y su considerable potencial para el secuestro de COS (Neall, 2006). La inclusión del COS almacenado en estos suelos en los inventarios nacionales de carbono es esencial, ya que los esfuerzos pasados se han centrado en el carbono existente por arriba del suelo (Santini *et al.*, 2019). Esta investigación tuvo como objetivo determinar cómo las variables edáficas, climáticas y de la vegetación influyen en la distribución del carbono orgánico del suelo (COS) a lo largo de un gradiente altitudinal en el bosque de *P. hartwegii* ubicado en el Nevado de Toluca, México. Se utilizó la altitud como un *proxy* de temperatura para comprender el impacto del calentamiento en las existencias de COS de los bosques de montaña.

## **Materiales y Métodos**

### **Sitios de estudio**

El estudio se llevó a cabo en el Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) Nevado de Toluca (19°06'06" N, 99°46'03" O), localizada a 23 km al suroeste de la ciudad de Toluca, Estado de México. Los suelos predominantes son del tipo Andosol y cubren 90 % del área (Körner & Paulsen, 2004). El clima isotérmico tiene una temperatura media anual (TMA) de -2 a 5 °C (García, 1990). Con base en los registros históricos de 1961 a 2016, las precipitaciones en Toluca se presentan de mayo a octubre,

principalmente; julio es el mes con la lluvia más abundante, superior a 200 mm (Figura 1).



*United States of America* = Estados Unidos de América; *Michoacan state* = Estado de Michoacán; *Hidalgo state* = Estado de Hidalgo; *Mexico State* = Estado de México; *Morelos state* = Estado de Morelos; *Mexico City* = Ciudad de México. *FFPA* = APFF; *Core zone* = Zona centro; *Sampling sites* = Sitios de muestreo. La región está dominada por el suelo Andosol (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [ONUAA], 2008). El diagrama climático muestra datos para el periodo 1961-2016 de una estación meteorológica a 4 139 m de altitud (19°07'33" N, 99°46'15" O).

**Figura 1.** Ubicación geográfica de México y el Área Protegida de Flora y Fauna de Nevado de Toluca en el Estado de México.

La vegetación varía con la altitud. Los bosques de *P. hartwegii* dominan el intervalo entre 3 500 y 4 000; sus individuos alcanzan alturas de 25 a 35 m, pero su tamaño disminuye en altitudes superiores a las antes citadas (Alfaro-Ramírez et al., 2017). Otros géneros, como *Pinus*, *Quercus*, *Arbutus* y *Juniperus*, ocasionalmente, se presentan. El sotobosque incluye pastos, entre ellos: *Muhlenbergia quadridentata*

(Kunth) Trin., *M. macroura* (Kunth) Hitchc., *Festuca tolucensis* Kunth, *F. hephaestophila* (Nees) Nees; especies herbáceas: *Eupatorium glabratum* Kunth, *Baccharis conferta* Kunth, *Penstemon gentianoides* (Kunth) Poir., y parches de *Lupinus* sp. (Rzedowski, 1991).

## Muestreo de campo

Se realizó un muestreo aleatorio estratificado a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 3 400 y 4 000 m, ubicado en la pendiente noreste del Nevado de Toluca (Figura 1; Cuadro 1). Se establecieron siete parcelas altitudinales a intervalos de 100 m, lo que garantizó la homogeneidad en las condiciones de pendiente. El muestreo del suelo y las mediciones de vegetación se hicieron en las parcelas, en donde se eligieron 10 árboles saludables de *P. hartwegii* con diámetros normales (*DN*) entre 10 y 30 cm.

**Cuadro 1.** Características generales de los sitios de muestreo en el bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. a lo largo de un gradiente altitudinal (3 400 a 4 000 m) en el Nevado de Toluca, Estado de México, México.

| Parcelas altitudinales (m) | Pendiente promedio (%) | Exposición | Cubierta del dosel (%) | Densidad forestal (árboles ha <sup>-1</sup> ) | Altura del arbolado (m) | Diámetro de los árboles (m) | Cubierta de pastos (%) | Densidad de árboles y arbustos (plantas ha <sup>-1</sup> ) |
|----------------------------|------------------------|------------|------------------------|-----------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|------------------------|------------------------------------------------------------|
| 4 000                      | 13.44<br>(±0.94)       | Noreste    | 45                     | 306.25<br>(±131.10)                           | 10.61<br>(±2.76)        | 0.30<br>(±0.01)             | 73                     | 0                                                          |
| 3 900                      | 14.37<br>(±3.16)       | Noreste    | 43                     | 243.75<br>(±90.36)                            | 10.35<br>(±0.69)        | 0.23<br>(±0.01)             | 80                     | 0                                                          |
| 3 800                      | 10.94<br>(±1.86)       | Noreste    | 103                    | 1 400.00<br>(±619.67)                         | 9.99<br>(±3.92)         | 0.20<br>(±0.06)             | 49                     | 0                                                          |
| 3 700                      | 17.81<br>(±3.08)       | Noreste    | 48                     | 1 250.00<br>(±459.09)                         | 5.63<br>(±0.65)         | 0.11<br>(±0.02)             | 31                     | 250<br>(±135.02)                                           |

|       |                  |         |    |                     |                 |                 |    |                   |
|-------|------------------|---------|----|---------------------|-----------------|-----------------|----|-------------------|
| 3 600 | 11.04<br>(±1.96) | Noreste | 87 | 706.25<br>(±336.24) | 6.66<br>(±1.15) | 0.16<br>(±0.03) | 84 | 37.50<br>(±37.50) |
| 3 500 | 25.94<br>(±3.51) | Noreste | 50 | 425.00<br>(±186.63) | 8.48<br>(±2.12) | 0.18<br>(±0.04) | 70 | 37.50<br>(±37.50) |
| 3 400 | 17.19<br>(±1.48) | Noreste | 69 | 406.25<br>(±69.97)  | 7.16<br>(±1.20) | 0.23<br>(±0.04) | 73 | 31.25<br>(±31.25) |

Se obtuvieron dos muestras de suelo a 50 cm de la base del tronco (pendiente ascendente y descendente), a 15 cm de profundidad cada una, se utilizó un tubo de PVC de 10 cm de diámetro (20 muestras por sitio para un total de 140 muestras). Las muestras de suelo se procesaron en el laboratorio de suelos del Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales de la Universidad Autónoma del Estado de México. Con respecto al muestreo de vegetación, se aplicó el método del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (Infys) (Comisión Nacional Forestal [Conafor], 2025), organizado en grupos de trabajo que siguieron un patrón de "Y" invertida. Cada grupo cubrió una hectárea (radio: 56.42 m) e incluyó cuatro parcelas permanentes de 400 m<sup>2</sup> (radio: 11.28 m); en cada una de ellas se consideraron todas las plantas leñosas con  $DN \geq 5$  cm (cinta diamétrica *Forestry Suppliers Inc*® 283D/5m), a las cuales se les midió su altura total (hipsómetro láser *Nikon Forestry Pro II*® FP550), diámetro de la copa (cinta diamétrica *Forestry Suppliers Inc*® 283D/5m) y su condición (viva, muerta o dañada). En parcelas de 80 m<sup>2</sup> (radio: 5.04 m); para caracterizar el estrato arbustivo, se midieron los arbustos y árboles con  $DN$  entre 2.5 y 5 cm (cinta diamétrica *Forestry Suppliers Inc*® 283D/5m). El estrato herbáceo se evaluó en parcelas de 9 m<sup>2</sup> (radio: 0.3 m).

## Análisis del suelo

Cada una de las 140 muestras de suelo se ponderó como peso total (balanza de precisión *Ohaus Adventurer*® AX423E); la densidad aparente ( $DA$ ) se determinó mediante el método del cilindro (Elliott et al., 1999). Las muestras de suelo se extrajeron cuidadosamente de los tubos de PVC; las rocas y el material orgánico



visible se eliminaron manualmente, y cada componente se pesó. Las muestras de suelo se pasaron a través de un tamiz de acero inoxidable *Grainger*® de 2 mm. El contenido de *MOS* se obtuvo por el método de óxido-reducción (Walkley & Black, 1934), y posteriormente se estimó el contenido de *COS* (%) mediante la ecuación 1, con base en una profundidad de muestra de 15 cm, los resultados se registraron en  $\text{Mg C ha}^{-1}$ .

$$\text{Lotes de COS} = (\text{COS} (\%) \times \text{DA} (\text{g cm}^{-3}) \times \text{Profundidad (cm)} \times 100) \quad (1)$$

Donde:

*COS* = Carbono orgánico del suelo

*COS* (%) = Porcentaje del carbono orgánico del suelo

*DA* = Densidad aparente ( $\text{g cm}^{-3}$ )

El pH se determinó con soluciones 1:2 de  $1^{-\text{N}}$  KCl con un potenciómetro *Oakton*® pH/Con500 (Robertson *et al.*, 1999); para la textura del suelo, se aplicó el método *Bouyucos* (Bouyoucos, 1962) y se caracterizó de acuerdo con el triángulo textural del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América (United States Department of Agriculture [USDA], 2014). Los datos climáticos, incluidas la temperatura media anual (*TMA*) y la precipitación (*PMA*), se derivaron del modelo *ClimateNa* v5.10 (Wang *et al.*, 2016).

## **Análisis de datos**

Las diferencias entre las parcelas con respecto a las variables del suelo (*COS*, *DA*, *pH*, arena, arcilla y limo) se determinaron mediante un análisis de varianza unidireccional



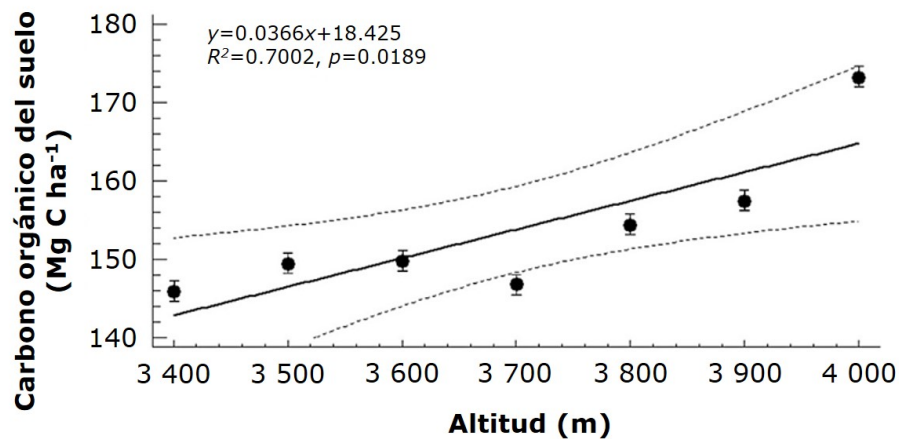
(ANOVA), además se validó la distribución normal de residuos para todas. Mediante las regresiones lineales se analizaron los efectos de la altitud en relación a las existencias de *COS* y las variables relacionadas (Kutner et al., 2005). Se promediaron las muestras de suelo de las posiciones pendiente arriba y pendiente abajo cercanas a cada árbol, lo que generó 70 puntos de datos por variable.

Con las correlaciones de *Pearson* se examinaron las relaciones entre las variables del suelo, de la estructura de los árboles, la cubierta herbácea, la densidad de hierbas y arbustos, la *TMA* y la *PMA*. Asimismo se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con 70 puntos de datos para analizar la variación entre los árboles dentro de las parcelas, se excluyó una variable de cada par con una alta correlación ( $r > 0.90$ ) para evitar la multicolinealidad (Chen, 2012). El impacto de registro se evaluó a través de un ANOVA unidireccional con una variable dicotómica ("registrado" vs. "sin registrar"). Las parcelas registradas se ubicaron de entre 3 400 y 3 800 m, mientras que las parcelas no registradas correspondieron a las localizadas de los 3 900 a 4 000 m. Los análisis se realizaron en *R* (v4.4.3) (R Core Team, 2017) y *JMP* (v9.1) (Statistical Analysis System [SAS], 2004), con un nivel de confianza de 95 % ( $\alpha \leq 0.05$ ), a excepción de las correlaciones de *Pearson* que se probaron en un nivel de confianza de 99 %.

## **Resultados y Discusión**

### **Existencias de *COS* y características del suelo a lo largo del gradiente altitudinal**

Las características del suelo variaron significativamente con la altitud. Las existencias de COS fueron más altas a 4 000 m, con un valor de  $173.0 \pm 5.2 \text{ Mg C ha}^{-1}$ , y más bajas a 3 700 m, con un valor de  $146.8 \pm 5.72 \text{ Mg C ha}^{-1}$ , lo que representa una disminución de 16 % (Figura 2). Esto es congruente con el papel de la MOS derivada de la cama de hojarasca sobre el suelo como la fuente primaria de carbono orgánico en los suelos (de la Cruz-Amo *et al.*, 2020; Six *et al.*, 2004).



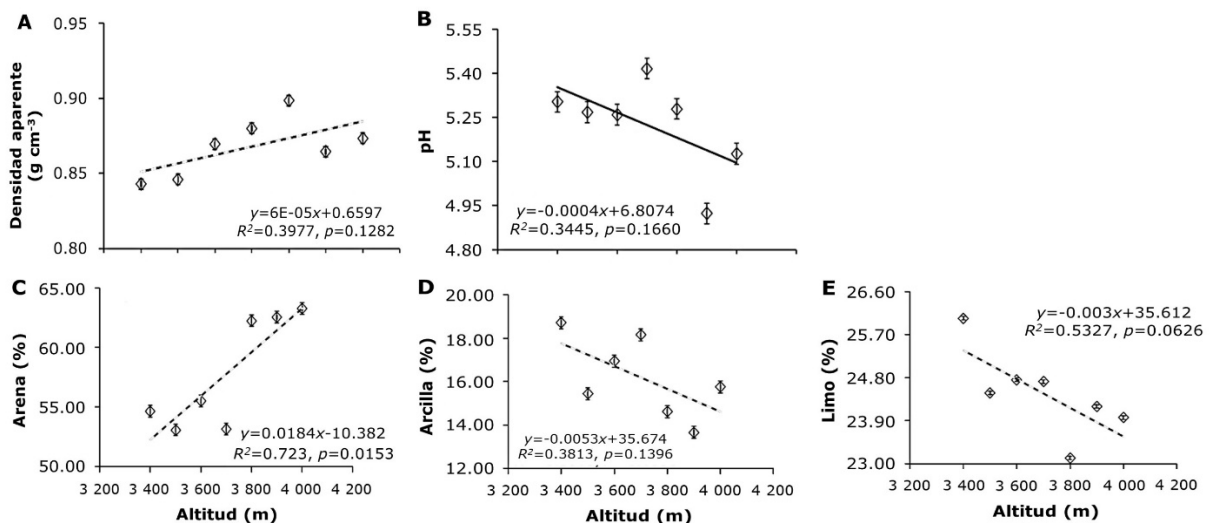
Los datos se presentan como medias  $\pm$  error estándar (EE), con las líneas punteadas que indican el intervalo de confianza de 95 %.

**Figura 2.** Existencias de COS en la capa superior del suelo de 0 a 15 cm de profundidad en el bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. a lo largo de un gradiente altitudinal de 600 m (3 400 a 4 000 m).

La disminución en la TMA a lo largo del gradiente altitudinal ( $0.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$  por cada 100 m, *ClimateNa*), junto con el aumento de las existencias de MOS y COS, evidencia que las temperaturas más bajas presentes en elevaciones más altas reducen las tasas de descomposición de la hojarasca, la rotación lenta y los tiempos de permanencia del COS (Becker *et al.*, 2019; Tashi *et al.*, 2016). Salinas *et al.* (2010) concluyen que la temperatura representa hasta 95 % de la variabilidad en la descomposición de la materia orgánica (MO) en los bosques de alta montaña. De manera similar, Garten y Hanson (2006) refieren que las existencias de COS aumentan con la altitud en las

montañas de los Apalaches, y los tiempos de permanencia se incrementan de 11 a 31 años, debido a la descomposición más lenta de *MOS*. Tian et al. (2016) destacan que el tiempo de permanencia del *COS*, también depende de las fracciones del *COS* lábil, lo cual sugiere que ambos factores, probablemente, afectan la dinámica del *COS* en los bosques de *P. hartwegii*; aunque faltan estudios específicos al respecto.

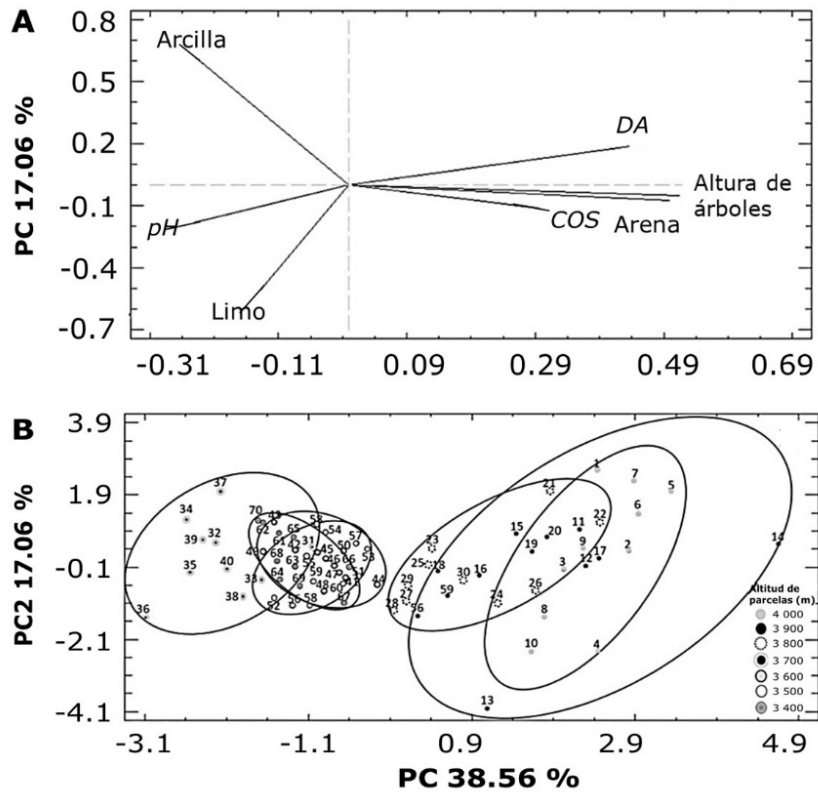
En altitudes superiores, de 3 900 a 4 000 m, el *pH* del suelo fue más bajo:  $4.92 \pm 0.11$  a 3 900 m. El contenido de arena aumentó con la altitud y alcanzó su punto máximo de  $63.30 \pm 1.40$  % a los 4 000 msnm. El contenido de arcilla fue menor a los 3 900 msnm ( $13.7 \pm 0.97$  %), mientras que para el limo se registró a los 3 800 msnm ( $23.12 \pm 1.15$  %). Las existencias de *COS*, *MOS* y el contenido de arena se correlacionaron positivamente con la altitud ( $r^2=0.70$ ,  $p=0.02$ ;  $r^2=0.55$ ,  $p=0.01$ ;  $r^2=0.72$ ,  $p=0.01$ , respectivamente). Otras variables, incluidas *DA*, *pH*, arcilla y limo no mostraron tendencias significativas relacionadas con la altitud. Estos resultados sugieren que las existencias del *COS* en altitudes mayores están más influenciadas por la acumulación que por los procesos de estabilización (Figura 3).



A = *DA*; B = *pH*; C = Contenido de arena; D = Contenido de arcilla; E = Contenido de limo. Los datos se presentan como medias  $\pm$  error estándar (*EE*), las líneas punteadas indican el intervalo de confianza de 95 %.

**Figura 3.** Variables de la capa superior del suelo en el bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. a lo largo de un gradiente altitudinal de 600 m (3 400 a 4 000 m).

La textura del suelo influye tanto en el *COS* como en la *DA*; los suelos con un alto contenido de arena, generalmente, presentan mayor *DA* y menor *COS*, mientras que los suelos con menor *DA* tienden a tener más contenido de carbono orgánico (Lukac & Godbold, 2011). En suelos volcánicos de montaña, la cantidad de arena aumenta con la altitud debido a la presencia de ceniza volcánica y la disminución de la meteorización de las rocas, lo que resulta en suelos más superficiales y gruesos (Simon et al., 2018). Los andosoles, caracterizados por una baja *DA* ( $<0.9 \text{ g cm}^{-3}$ ) debido a la meteorización del vidrio volcánico en las fracciones de arena y limo (Delmelle et al., 2015), muestran variaciones de *DA* como resultado de la disposición de minerales y materia orgánica (Neall et al., 2006). Estos suelos almacenan 42-207  $\text{Mg CO ha}^{-1}$ , estabilizado por complejos de aluminio-materia orgánica en los horizontes superiores (Covaleda et al., 2011; Msanya et al., 2007). El papel del contenido de arena en la estabilización del *COS* en suelos jóvenes derivados de ceniza volcánica está poco explorado. El ACP reveló variabilidad en las parcelas de altitud: CP1 (38.56 % de variabilidad) fue determinado por la altura de los árboles, el contenido de arena y las reservas del *COS*; mientras que CP2 (17.06 %) por la arcilla, limo y *pH*. Los árboles presentes en altitudes superiores (3 800-4 000 m) mostraron mayor dispersión a lo largo de CP1; los árboles en la altitud media (3 700 m) se agruparon estrechamente, y los árboles de las altitudes más bajas (3 400-3 600 m) se integraron a lo largo de CP2 (Figura 4).



A = Orientación de los grupos de variables hacia CP1 o CP2; B = Variación espacial de los puntos de muestreo en torno a los dos primeros CP, se ilustra la estructura y el patrón de variación de las variables originales evaluadas en los sitios de muestreo.

**Figura 4.** Relación entre las variables originales primarias y los dos primeros componentes principales (CP).

Los árboles más grandes a mayor altitud, probablemente, contribuyeron a la existencia de niveles superiores de *MOS* debido al aumento de la hojarasca, lo que podría explicar las mayores reservas del *COS* observadas en estas parcelas. Sin embargo, las limitaciones ambientales como la baja presión parcial de  $\text{CO}_2$ , las temporadas de crecimiento cortas, las limitaciones de nutrientes del suelo y las bajas temperaturas suelen restringir el crecimiento de los árboles a mayor altitud (Alfaro-Ramírez et al., 2017; Correa-Díaz et al., 2019).

## **Relación entre la altitud, las características del suelo, el clima y la estructura de la vegetación**

La altitud mostró una correlación positiva con las reservas del *COS* ( $r=0.84$ ;  $p=0.04$ ), el contenido de arena ( $r=0.85$ ;  $p=0.03$ ) y la densidad arbórea de los árboles ( $r=0.83$ ;  $p=0.04$ ), pero una correlación negativa con la *TMA* ( $r=-0.99$ ;  $p=0.00$ ). Las reservas de *COS* revelaron una correlación positiva con el contenido de arena ( $r=0.80$ ;  $p=0.04$ ) y la densidad arbórea de los árboles ( $r=0.95$ ;  $p=0.00$ ), y una correlación inversa con la *TMA* ( $r=-0.84$ ;  $p=0.04$ ). El contenido de arena se correlacionó negativamente con el contenido de arcilla ( $r=-0.71$ ;  $p=0.05$ ) y la *TMA* ( $r=-0.85$ ;  $p=0.01$ ). Las *TMA* y *PMA* exhibieron una fuerte relación negativa ( $r=-0.99$ ,  $p=0.03$ ). La cobertura de pastos aumentó con la densidad arbórea ( $r=-0.82$ ,  $p=0.02$ ) y la cobertura de hierbas y arbustos disminuyó ( $r=-0.75$ ,  $p=0.04$ ). La cobertura de hierbas y arbustos se redujo con el aumento de la altura de los árboles ( $r=-0.75$ ,  $p=0.04$ ).

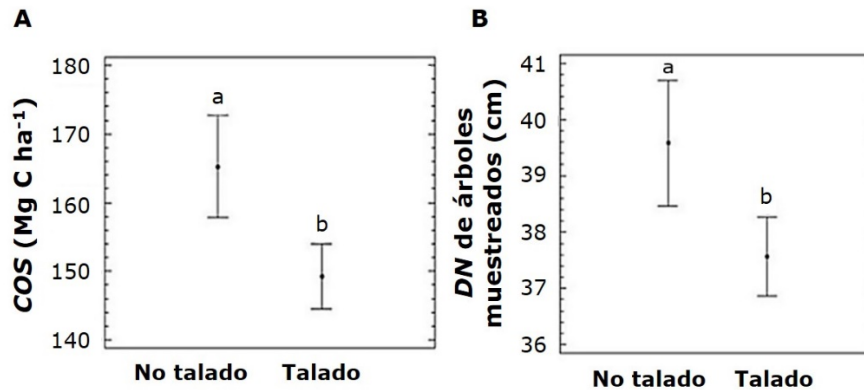
**Cuadro 2.** Correlaciones de *Pearson* entre las propiedades físicas y químicas de la capa superficial del suelo, las variables climáticas (*TMA* y *PMA*) y las variables de la estructura de la vegetación observadas a lo largo de un gradiente altitudinal en el bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. en el Nevado de Toluca, Estado de México, México.

|                                | <i>COS</i> | Altitud | <i>DA</i> | <i>pH</i> | Arena  | Arcilla | Limo  | <i>TMA</i> | <i>PMA</i> | Cubierta del dosel | Densidad forestal | Diámetro del arbolado | Altura del arbolado | Cubierta por pastizal | Densidad de hierbas y arbustos |
|--------------------------------|------------|---------|-----------|-----------|--------|---------|-------|------------|------------|--------------------|-------------------|-----------------------|---------------------|-----------------------|--------------------------------|
| Altitud                        | 0.84*      | 1       |           |           |        |         |       |            |            |                    |                   |                       |                     |                       |                                |
| <i>DA</i>                      | 0.29       | 0.64    | 1         |           |        |         |       |            |            |                    |                   |                       |                     |                       |                                |
| <i>pH</i>                      | -0.59      | -0.59   | 0.08      | 1         |        |         |       |            |            |                    |                   |                       |                     |                       |                                |
| Arena                          | 0.80*      | 0.85*   | 0.51      | -0.71*    | 1      |         |       |            |            |                    |                   |                       |                     |                       |                                |
| Arcilla                        | -0.5       | -0.62   | -0.3      | 0.74*     | -0.71* | 1       |       |            |            |                    |                   |                       |                     |                       |                                |
| Limo                           | -0.53      | -0.73*  | -0.77*    | 0.28      | -0.67  | 0.78*   | 1     |            |            |                    |                   |                       |                     |                       |                                |
| <i>TMA</i>                     | -0.84*     | -0.99** | -0.63     | 0.59      | -0.85* | 0.62    | 0.73* | 1          |            |                    |                   |                       |                     |                       |                                |
| <i>PMA</i>                     | -0.51      | 0.24    | -0.21     | 0         | -0.36  | 0.24    | 0.42  | -0.99**    | 1          |                    |                   |                       |                     |                       |                                |
| Cubierta del dosel             | -0.28      | -0.23   | 0.45      | 0.35      | 0.06   | 0.04    | -0.21 | 0.23       | -0.46      | 1                  |                   |                       |                     |                       |                                |
| Densidad forestal              | -0.35      | 0.01    | 0.7       | 0.64      | -0.12  | 0.15    | -0.38 | -0.01      | 0.04       | 0.58               | 1                 |                       |                     |                       |                                |
| Diámetro del arbolado          | 0.95**     | 0.83*   | 0.33      | -0.65     | 0.82*  | -0.69   | -0.67 | -0.83*     | -0.58      | -0.18              | -0.32             | 1                     |                     |                       |                                |
| Altura del arbolado            | 0.77*      | 0.68    | 0.21      | -0.75*    | 0.88*  | -0.84*  | -0.65 | -0.68      | -0.45      | -0.09              | -0.33             | 0.83*                 | 1                   |                       |                                |
| Cubierta por pastizal          | 0.26       | -0.06   | -0.53     | -0.62     | 0.21   | -0.25   | 0.23  | 0.06       | -0.32      | -0.05              | -0.82*            | 0.34                  | 0.33                | 1                     |                                |
| Densidad de hierbas y arbustos | 0.46       | 0.18    | 0.13      | 0.63      | -0.6   | 0.58    | 0.25  | 0.18       | 0.63       | -0.26              | 0.5               | -0.56                 | -0.75*              | -0.75*                | 1                              |

*COS* = Carbono orgánico del suelo (Mg C ha<sup>-1</sup>); Altitud = msnm; *DA* = Densidad aparente (g cm<sup>-3</sup>); Arena = %; Arcilla = %; Limo = %; *TMA* = Temperatura media anual (°C); *PMA* = Precipitación media anual (mm); Cubierta del dosel = %, Densidad forestal = Árboles ha<sup>-1</sup>; Diámetro del arbolado = cm; Altura del árbol = m; Cubierta por pastizal = %; Densidad de hierbas y arbustos = Plantas ha<sup>-1</sup>. \* Correlación significativa con un nivel de confianza del 95 % ( $\alpha \leq 0.05$ ); \*\* Correlación significativa con un nivel de confianza del 99 % ( $\alpha \leq 0.01$ ).



La tala afectó negativamente el suelo (reservas de *COS*) y la estructura de la vegetación (*DN* de los árboles muestreados) (Figura 5).



A = Efecto de la tala en los valores medios del *COS*; B = *ND* de los árboles muestreados.

**Figura 5.** Efecto de la tala en los valores medios del *COS* y *ND* de los árboles muestreados a lo largo del gradiente altitudinal en el bosque de *Pinus hartwegii* Lindl.

Las bajas reservas de *COS* a menor altitud se deben a la tala generalizada de *P. hartwegii*, a menudo ilegal, para su uso en la fabricación de muebles y la construcción (Franco et al., 2006). La extracción de maderable reduce la entrada de *MO*, altera las tasas de descomposición, modifica la calidad de la hojarasca y las condiciones del micrositio (Nave et al., 2010; Pérez-Suárez et al., 2012). Los claros del dosel promueven la sucesión secundaria, aumenta la presencia de las hierbas y arbustos degradables y reduce los depósitos de *MOS* (Bomfim et al., 2020; Cepáková & Frouz, 2015). El aumento de la exposición a la luz y la temperatura acelera la descomposición y las emisiones de CO<sub>2</sub> hasta por 45 años (Chiti et al., 2016; Coletta et al., 2017). A menor altitud ( $\leq 3\,700$  m), la reducción de los árboles, la degradación notable y la escasa aplicación de las leyes exacerban la tala ilegal, especialmente cerca de la zona de amortiguamiento del APFF Nevado de Toluca. Esto disminuye la capacidad del bosque para almacenar carbono orgánico (*CO*).

Las reservas de *COS* varían con la altitud, influenciadas por la *TMA* y la textura del suelo. Un mayor *COS* a más altitud refleja temperaturas más bajas y prácticas de conservación, mientras que un menor *COS* a baja altitud se relaciona con cambios en la estructura forestal provocados por el ser humano. Los suelos de los bosques de montaña deberían incluirse en los inventarios de carbono y en las estrategias de reforestación que aborden los gradientes de altitud.

## Conclusiones

Las reservas de *COS* a lo largo de la altitud están influenciadas por la temperatura (*TMA*) y la *DA*. A medida que aumenta la altitud, la *TMA* disminuye, mientras que los depósitos de *MOS*, el contenido de arena y el diámetro de los árboles aumentan. A menor altitud (alrededor de 3 700 m), la tala selectiva puede modificar las condiciones del micrositio, lo que podría resultar en un aumento de la producción de *COS*. Por el contrario, a mayor altitud, de 3 900 a 4 000 m, la disminución de la *TMA* ralentiza la descomposición, lo que resulta en mayores reservas de *COS*. Comprender la dinámica de la *MOS* y del *COS* en los gradientes altitudinales, así como el impacto de la temperatura y factores como la tala de árboles en la regulación y estabilización del *COS* en los bosques de montaña es crucial en el contexto de las proyecciones del calentamiento global.

## Agradecimientos

Los autores agradecen al Secihti por la beca otorgada a Lizbeth Carrillo Arizmendi para cursar su maestría, así como al Programa de Investigadoras e Investigadores del

Comecyt por permitirle continuar con el desarrollo de este artículo. Los autores también agradecen a la Comisión Estatal de Parques Naturales y de la Fauna (Cepanaf) y a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (Conanp) por permitir el acceso al APFF Nevado de Toluca.

### **Conflicto de intereses**

Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés.

### **Contribución por autor**

Lizbeth Carrillo Arizmendi: análisis formales, metodología, curación de datos, y redacción del borrador original; Marlín Pérez Suárez: inicio y conceptualización de la investigación, supervisión de la administración del proyecto, adquisición del financiamiento y revisión de los análisis estadísticos; J. Jesús Vargas Hernández, Philippe Rozenberg y Arian Correa Díaz: supervisión de los análisis estadísticos, revisión y edición del manuscrito.

### **Referencias**

Alfaro-Ramírez, F. U., Arredondo-Moreno, J. T., Pérez-Suárez, M., & Endara-Agramont, Á. R. (2017). *Pinus hartwegii* Lindl. Treeline ecotone: Structure and altitudinal limits at Nevado de Toluca, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 23(2), 261-273. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2016.10.055>

Becker, J. N., Dippold, M. A., Hemp, A., & Kuzyakov, Y. (2019). Ashes to ashes: Characterization of organic matter in Andosols along a 3400 m elevation transect at Mount Kilimanjaro using analytical pyrolysis. *Catena*, 180, 271-281. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.04.033>

Berg, B., & Meentemeyer, V. (2002). Litter quality in a north European transect versus carbon storage potential. *Plant and Soil*, 242, 83-92. <https://doi.org/10.1023/A:1019637807021>

Bomfim, B., Silva, L. C. R., Pereira, R. S., Gatto, A., Emmert, F., & Higuchi, N. (2020). Litter and soil biogeochemical parameters as indicators of sustainable logging in Central Amazonia. *Science of the Total Environment*, 714, Article 136780. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136780>

Bouyoucos, G. J. (1962). Hydrometer method improved for making particle size analyses of soils. *Agronomy Journal*, 54(5), 464-465. <https://doi.org/10.2134/agronj1962.00021962005400050028x>

Cepáková, S., & Frouz, J. (2015). Changes in chemical composition of litter during decomposition: a review of published <sup>13</sup>C NMR spectra. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 15(3), 805-815. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162015005000055>

Challenger, A. (1998). *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. [https://books.google.com.mx/books/about/Utilizaci%C3%B3n\\_y\\_conservaci%C3%B3n\\_de\\_los\\_ecos.html?id=M1RQAAAAYAAJ&redir\\_esc=y](https://books.google.com.mx/books/about/Utilizaci%C3%B3n_y_conservaci%C3%B3n_de_los_ecos.html?id=M1RQAAAAYAAJ&redir_esc=y)

Chen, G. J. (2012). A simple way to deal with multicollinearity. *Journal of Applied Statistics*, 39(9), 1893-1909. <https://doi.org/10.1080/02664763.2012.690857>

- Chiti, T., Perugini, L., Vespertino, D., & Valentini, R. (2016). Effect of selective logging on soil organic carbon dynamics in tropical forests in central and western Africa. *Plant and Soil*, 399, 283-294. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2697-9>
- Coletta, V., Pellicone, G., Bernardini, V., De Cinti, B., Froio, R., Marziliano, P. A., Matteucci, G., Ricca, N., Turco, R., & Veltri, A. (2017). Short-time effect of harvesting methods on soil respiration dynamics in a beech forest in southern Mediterranean Italy. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 10(3), 645-651. <https://doi.org/10.3832/ifor2032-010>
- Comisión Nacional Forestal. (2025). *INFYS Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS)*. Gobierno de México. <https://snmf.cnf.gob.mx/infys/>
- Correa-Díaz, A., Silva, L. C. R., Horwath, W. R., Gómez-Guerrero, A., Vargas-Hernández, J., Villanueva-Díaz, J., Velázquez-Martínez, A., & Suárez-Espinoza, J. (2019). Linking Remote Sensing and Dendrochronology to quantify climate-induced shifts in high-elevation forests over space and time. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 124(1), 166-183. <https://doi.org/10.1029/2018JG004687>
- Covalada, S., Gallardo, J. F., Garcia-Oliva, F., Kirchmann, H., Prat, C., Bravo, M., & Etchevers, J. D. (2011). Land-use effects on the distribution of soil organic carbon within particle-size fractions of volcanic soils in the Transmexican Volcanic Belt (Mexico). *Soil Use and Management*, 27(2), 186-194. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2011.00341.x>
- Cruz-Cardenas, G., López-Mata, L., Silva, J. T., Bernal-Santana, N., Estrada-Godoy, F., & López-Sandoval, J. A. (2016). Potential distribution model of Pinaceae species under climate change scenarios in Michoacán. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 22(2), 135-148. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2015.06.027>
- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440, 165-173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>

- de la Cruz-Amo, L., Bañares-de-Dios, G., Cala, V., Granzow-de la Cerda, I., Espinosa, C. I., Ledo, A., Salinas, N., Macía, M. J., & Cayuela, L. (2020). Trade-offs among aboveground, belowground, and soil organic carbon stocks along altitudinal gradients in Andean tropical montane forests. *Frontiers in Plant Sciences*, 11, 106. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00106>
- Delmelle, P., Opfergelt, S., Cornelis, J.-T., & Ping, C.-L. (2015). Chapter 72-Volcanic Soils. In H. Sigurdsson (Ed.), *The Encyclopedia of Volcanoes* (2nd ed., pp. 1253-1264). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385938-9.00072-9>
- Dixon, R. K., Solomon, A. M., Brown, S., Houghton, R. A., Trexler, M. C., & Wisniewski, J. (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263(5144), 185-190. <https://doi.org/10.1126/science.263.5144.185>
- Du, B., Kang, H., Pumpanen, J., Zhu, P., Yin, S., Zou, Q., Wang, Z., Kong, F., & Liu, C. (2014). Soil organic carbon stock and chemical composition along an altitude gradient in the Lushan Mountain, subtropical China. *Ecological Research*, 29(3), 433-439. <https://doi.org/10.1007/s11284-014-1135-4>
- Elliot, E. T., Heil, J. W., Kelly, E. F., & Monger, H. C. (1999). 4 Soil structural and other physical properties. In G. P. Robertson, D. C. Coleman, C. S. Bledsoe & P. Sollins (Eds.), *Standard soil methods for long-term ecological research* (pp. 74-86). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195120837.003.0004>
- Field, C. B., Barros, V. R., Dokken, D. J., Mach, K. J., Mastrandrea, M. D., Bilir, T. E., Chatterjee, M., Ebi, K. L., Estrada, Y. O., Genova, R. C., Girma, B., Kissel, E. S., Levy, A. N., MacCracken, S., Mastrandrea, P. R., & White, L. L. (Eds.). (2014). *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Working group II contribution to the fifth assessment report of intergovernmental panel on climate change*. Intergovernmental Panel on Climate Change. [https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/WGIIAR5-FrontMatterA\\_FINAL.pdf](https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/WGIIAR5-FrontMatterA_FINAL.pdf)
- Franco M., S., Regil G., H. H., y Ordóñez D., J. A. B. (2006). Dinámica de perturbación-recuperación de las zonas forestales en el Parque Nacional Nevado de

- Toluca. *Madera y Bosques*, 12(1), 17-28.  
<https://doi.org/10.21829/myb.2006.1211247>
- García, E. (1990). *Carta de climas. Atlas Nacional de México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Garten Jr., C. T., & Hanson, P. J. (2006). Measured forest soil C stocks and estimated turnover times along an elevation gradient. *Geoderma*, 136(1-2), 342-352.  
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2006.03.049>
- Gómez-Mendoza, L., & Arriaga, L. (2007). Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biology*, 21(6), 1545-1555. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00814.x>
- Jafari, S. M., Zarre, S., & Alavipanah, S. K. (2013). Woody species diversity and forest structure from lowland to Montane Forest in Hyrcanian Forest Ecoregion. *Journal of Mountain Science*, 10(4), 609-620. <https://doi.org/10.1007/s11629-013-2652-2>
- James, J., & Harrison, R. (2016). The effect of harvest on forest soil carbon: A meta-analysis. *Forests*, 7, 308. <https://doi.org/10.3390/f7120308>
- Kirschbaum, M. U. F. (2000). Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry*, 48, 21-51.  
<https://doi.org/10.1023/A:1006238902976>
- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569-574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Körner, C., & Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31(5), 713-732.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x>
- Kumar, S., Lal, R., & Lloyd, C. D. (2012). Assessing spatial variability in soil characteristics with geographically weighted principal components analysis. *Computational Geosciences*, 16, 827-835. <https://doi.org/10.1007/s10596-012-9290-6>
- Kutner, M. H., Nachtsheim, C. J., Neter, J., & Li, W. (2005). *Applied Linear Statistical Models* (5th ed.). McGraw-Hill Irwin.  
[https://www.researchgate.net/publication/344587293\\_Applied\\_Linear\\_Statistical\\_Models](https://www.researchgate.net/publication/344587293_Applied_Linear_Statistical_Models)

- Lukac, M., & Godbold, D. L. (2011). *Soil ecology in Northern forests. A belowground view of a changing world*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511976100>
- Msanya, B. M., Otsuka, H., Araki, S., & Fujitake, N. (2007). Characterization of volcanic ash soils in southwestern Tanzania: Morphology, physicochemical properties, and classification. *African Study Monographs, Supplementary Issue 34*, 39-55. <http://hdl.handle.net/2433/68484>
- Nave, L. E., Vance, E. D., Swanston, C. W., & Curtis, P. S. (2010). Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 259(5), 857-866. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.009>
- Neall, V. E. (2006). Volcanic Soils. In W. H. Verheye (Ed.), *Encyclopedia of land use, land cover and soil sciences. Soils and soil Sciences*. Vol. VII *Encyclopedia of Life Support Systems* (pp. 23-48). United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. <https://edepot.wur.nl/484591>
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2008). *Base referencial mundial del recurso suelo. Un marco conceptual para clasificación, correlación y comunicación internacional* (Informe sobre recursos mundiales de suelos 103). Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/afecdf0d-08a9-4754-8ebd-a8070aa71aea/content>
- Pepin, N., Bradley, R. S., Diaz, H. F., Baraer, M., Caceres, E. B., Forsythe, N., Fowler, H., Greenwood, G., Hashmi, M. Z., Liu, X. D., Miller, J. R., Ning, L., Ohmura, A., Palazzi, E., Rangwala, I., Schöner, W., Severskiy, I., Shahgedanova, M., Wang, M. B., ... Yang, D. Q. (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 5, 424-430. <https://doi.org/10.1038/nclimate2563>
- Pérez-Suárez, M., Arredondo-Moreno, J. T., & Huber-Sannwald, E. (2012). Early stage of single and mixed leaf-litter decomposition in semiarid forest pine-oak: the role of rainfall and microsite. *Biogeochemistry*, 108, 245-258. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9594-y>



- Price, M. F., Gratzner, G., Duguma, L. A., Kohler, T., Maselli, D., Romeo, R. (Edits.). (2011). *Mountain forests in a changing world. Realizing values, addressing challenges*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <https://www.fao.org/4/i2481e/i2481e.pdf>
- R Core Team. (2017). *R: A language and environment for statistical computing* (v4.4.3) [Software]. *R Foundation for Statistical Computing*. <https://www.R-project.org/>
- Robertson, G. P., Sollins, P., Ellis, B. G., & Lajtha, K. (1999). 6 Exchangeable ions, pH, and cation exchange capacity. In G. P. Robertson, D. C. Coleman, C. S. Bledsoe & P. Sollins (Eds.), *Standard soil methods for long-term ecological research* (pp. 106-114). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195120837.003.0006>
- Rzedowski, J. (1991). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, (14), 3-21. <https://doi.org/10.21829/abm14.1991.611>
- Salinas, N., Malhi, Y., Meir, P., Silman, M., Cuesta, R. R., Huaman, J., Salinas, D., Huaman, V., Gibaja, A., Mamani, M., & Farfan, F. (2011). The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forest. *New Phytologist*, 189(4), 967-977. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03521.x>
- Salomé, C., Nunan, N., Pouteau, V., Lerch, T. Z., & Chenu, C. (2010). Carbon dynamics in topsoil and in subsoil may be controlled by different regulatory mechanisms. *Global Change Biology*, 16(1), 416-426. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01884.x>
- Santini, N. S., Adame, M. F., Nolan, R. H., Miquelajauregui, Y., Piñero, D., Mastretta-Yanes, A., Cuervo-Robayo, A. P., & Eamus, D. (2019). Storage of organic carbon in the soils of Mexican temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 446, 115-125. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.029>
- Sheikh, M. A., Kumar, M., & Bussmann, R. W. (2009). Altitudinal variation in soil organic carbon stock in coniferous subtropical and broadleaf temperate forests in Garhwal Himalaya. *Carbon Balance and Management*, 4, Article 6. <https://doi.org/10.1186/1750-0680-4-6>

- Simon, A., Dhendup, K., Rai, P. B., & Gratzer, G. (2018). Soil carbon stocks along elevational gradients in Eastern Himalayan mountain forests. *Geoderma Regional*, 12, 28-38. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2017.11.004>
- Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S., & Denef, K. (2004). A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research*, 79(1), 7-31. <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.03.008>
- Statistical Analysis System. (2004). *SAS/STAT® 9.1 User's Guide*. SAS Institute Inc. [https://support.sas.com/documentation/onlinedoc/91pdf/sasdoc\\_91/stat\\_ug\\_7313.pdf](https://support.sas.com/documentation/onlinedoc/91pdf/sasdoc_91/stat_ug_7313.pdf)
- Swetnam, T. L., Brooks, P. D., Barnard, H. R., Harpold, A. A., & Gallo, E. L. (2017). Topographically driven differences in energy and water constrain climatic control on forest carbon sequestration. *Ecosphere*, 8(4), Article e01797. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1797>
- Tashi, S., Singh, B., Keitel, C., & Adams, M. (2016). Soil carbon and nitrogen stocks in forest along an altitudinal gradient in the Eastern Himalayas and a meta-analysis of global data. *Global Change Biology*, 22(6), 2255-2268. <https://doi.org/10.1111/gcb.13234>
- Tewksbury, C. E., & Van Miegroet, H. (2007). Soil organic carbon dynamics along a climatic gradient in a southern Appalachian spruce fir forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(7), 1161-1172. <https://doi.org/10.1139/X06-317>
- Tian, Q., He, H., Cheng, W., Bai, Z., Wang, Y., & Zhang, X. (2016). Factors controlling soil organic carbon stability along a temperate forest altitudinal gradient. *Scientific Reports*, 6, Article 18783. <https://doi.org/10.1038/srep18783>
- Tito, R., Vasconcelos, H. L., & Feeley, K. J. (2020). Mountain ecosystems as natural laboratories for climate change experiments. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, Article 38. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00038>
- United States Department of Agriculture. (2014). *Keys to Soil Taxonomy*. *Natural Resources Conservation Service* (12th ed.). United States Department of Agriculture and Natural Resources Conservation Service. <https://ethz.ch/content/dam/ethz/special->

interest/usys/ias/grassland-sciences-

dam/documents/Education/Graslandsysteme/2014\_USDA\_Keys\_to\_Soil\_Taxonomy.pdf

Walkley, A., & Black, I. A. (1934). An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37(1), 29-38. <http://dx.doi.org/10.1097/00010694-193401000-00003>

Wang, T., Hamann, A., Spittlehouse, D., & Carroll, C. (2016). Locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for North America. *PLoS ONE*, 11(6), Article e0156720. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156720>

Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., von Lützow, M., Marin-Spiotta, E., van Wesemael, B., Rabot, E., Ließ, M., Garcia-Franco, N., Wollschläger, U., Vogel, H.-J., & Kögel-Knabner, I. (2019). Soil organic carbon storage as a key function of soils - A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma*, 333, 149-162. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.026>

Zhu, B., Wang, X., Fang, J., Piao, S., Shen, H., Zhao, S., & Peng, C. (2010). Altitudinal changes in carbon storage of temperate forests on Mt Changbai, Northeast China. *Journal of Plant Research*, 123, 439-452. <https://doi.org/10.1007/s10265-009-0301-1>



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales** –sin excepción– se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional)*, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.