



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

**“PRODUCCIÓN DE CO₂ MICROBIANO EN SUELOS
DE BOSQUES TEMPLADOS DE OAXACA: UNA
COMPARACIÓN DE SITIOS HÚMEDOS Y SECOS”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

BIOL. ARTURO ALCÁNTARA ZAVALA

DIRECTOR DE TESIS: Dr. JULIO CAMPO ALVES

MÉXICO, D.F.

MAYO 2009

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de febrero de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de del (la) alumno (a) **ALCANTARA ZAVALA ARTURO** con número de cuenta **93324801** con la tesis titulada **"PRODUCCIÓN DE CO₂ MICROBIANO EN SUELOS DE BOSQUES TEMPLADOS DE OAXACA: UNA COMPARACIÓN DE SITIOS HÚMEDOS Y SECOS."**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES:**

Presidente: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
Vocal: DR. LEOPOLDO GALICIA SARMIENTO
Secretario: DRA. MARIA GUADALUPE BARAJAS GUZMAN
Suplente: DRA. MARIA DEL PILAR ORTEGA LARROCEA
Suplente: DR. JORGE DIONISIO ETCHEVERS BARRA

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de abril de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

Quiero expresar mi agradecimiento al Dr. Julio Campo Alves por haberme aceptado como estudiante de Maestría y por su invaluable asesoría y apoyo brindados en esta parte de mi formación.

Al Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento por su ayuda en diferentes aspectos teórico-prácticos durante la realización del presente trabajo, además de su paciencia.

Al Dr. Jorge Etchevers Barra por sus comentarios y por las facilidades brindadas para la realización de algunos análisis químicos en el Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados.

Al M. en C. Enrique Solís Villalpando por el apoyo brindado durante la Maestría y por las enseñanzas tanto en el campo como en el laboratorio. Gracias por tu amistad.

A la Dra. Claudia Hidalgo del Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados por su ayuda en la determinación de carbono.

A los miembros del comité tutorial por el tiempo dedicado y por sus valiosos comentarios:

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán

Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento

Dra. María del Pilar Ortega Larrocea

Dr. Jorge Etchevers Barra

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Al CONACYT por el apoyo brindado con la beca no. 189350.

A la DGEP por el apoyo con la beca complementaria.

Al municipio de Ixtlán de Juárez, Oaxaca, por permitir la realización del presente trabajo.

Al Instituto de Ecología de la UNAM y a las personas que aquí he conocido: Vinisa, Ana María, Edith, Vanesa, Pablo, Israel, Rigo, Adriana y Rafiky.

A Mercedes

A Leonardo

te extrañamos

RESUMEN

La materia orgánica contenida en el suelo de los bosques es el segundo almacén de carbono (C) más grande en la Tierra. La principal vía por la que el C se pierde del suelo del ecosistema es como CO₂ proveniente de la respiración autótrofa (raíces) y la heterótrofa (microorganismos) por mineralización de la materia orgánica del suelo (MOS). La tasa de mineralización de la MOS es regulada en gran parte por su calidad química, por la temperatura y por la disponibilidad de agua. En este trabajo se midió la cantidad de CO₂ liberado por la respiración de los microorganismos del suelo de dos bosques templados con diferentes condiciones de humedad (precipitación anual promedio de 800 mm vs. 1400 mm) y se exploró experimentalmente si la mineralización de la MOS está limitada por una fuente de energía (C lábil) o de nutrientes [nitrógeno (N) y/o fósforo (P)]. Con tal finalidad, se tomaron muestras del suelo durante la estación seca y durante la estación húmeda, a dos profundidades: 0 a 5 y 25 a 30 cm. En el laboratorio las muestras de suelo se secaron, se tamizaron y se incubaron durante 70 días a 25 °C y capacidad de campo, fertilizándolas previamente una única vez con +C (dextrosa; 495 µg C g⁻¹ suelo), +N (nitrato de amonio; 49.5 µg N g⁻¹ suelo), +P (ortofosfato; 6.18 µg P g⁻¹ suelo) y +CNP (en la misma concentración). Los resultados mostraron una mayor mineralización de la MOS en suelos recolectados durante la estación seca que en aquellos obtenidos en la estación de lluvias. La mineralización de la MOS estuvo limitada por falta de C lábil y no fue favorecida por el incremento de nutrientes en ninguna de las dos profundidades.

ABSTRACT

The organic matter in the forest soil is the second biggest storage of carbon (C) on earth. The principal way of losing C from the ecosystem soil is as CO₂ resulting from autotrophic (roots) and heterotrophic (microorganisms) respiration by mineralization of organic matter soil (MOS). The mineralization rate of MOS is regulated mostly by the chemistry quality, temperature and water availability. In this work the quantity of CO₂ released through respiration of microorganisms from soil of two different temperate forests with different humidity condition (annual precipitation average of 800 mm vs. 1400 mm) was measured and it was explored experimentally if the mineralization of MOS is limited by a source of energy (labile C) or of nutrients [nitrogen (N) and/or phosphorous (P)]. With this finality, samples were taken from the soil during the dry season and humid season, within two different profundities: 0 to 5 and 25 to 30 cm. In the laboratory the soil samples were dried, were sieved and incubated within 70 days at 25 °C and field capacity, fertilizing previously only once with +C (dextrose; 495 µg Cg⁻¹ soil), +N (ammonium nitrate; 49.5 µg N g⁻¹ soil), +P (orthophosphate; 6.18 µg P g⁻¹ soil) y +CNP (in the same concentration).

The results showed a mayor MOS mineralization in the soils collected during dry season than in those collected in humid season. The MOS mineralization was limited for the absence of labile C and was not favored for the increasing in nutrients in any of the depth.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
Los compartimentos de la materia orgánica del suelo	2
La mineralización de la materia orgánica del suelo	4
El nitrógeno en el suelo	7
El fósforo en el suelo	10
La respiración del suelo	12
La respiración heterótrofa del suelo	15
Distribución de los organismos a través del perfil del suelo	17
Factores reguladores de la respiración heterótrofa a lo largo del perfil del suelo	19
El efecto <i>priming</i> sobre la mineralización de la materia orgánica del suelo	23
Los bosques templados	24
2. OBJETIVOS	
General	27
Particulares	27
3. MATERIALES Y MÉTODOS	
Sitios de estudio	28
Diseño experimental	30
Muestreo del suelo	32
Incubación del suelo	32
Fertilización de las muestras de suelo	33

Análisis químicos	33
Análisis estadístico	35
4. RESULTADOS	
Características del suelo	37
C total, N total y P total	37
N mineral y P extraíble	40
CBMS y NBMS	42
Fertilización de las muestras de suelo	44
Condiciones al final de la incubación	48
N mineral y P extraíble	48
CBMS y NBMS	51
Variación temporal de N mineral y P extraíble	54
Inmovilización de C y N en la biomasa microbiana	56
5. DISCUSIÓN	59
Fertilización de las muestras de suelo e inmovilización de CBMS	61
Mineralización de N y P	64
6. CONCLUSIONES	66
7. LITERATURA CITADA	67

1. INTRODUCCIÓN

La materia orgánica del suelo (MOS) es una fuente de nutrientes para las plantas durante su mineralización, y los compuestos intermedios y finales de la mineralización contribuyen a la estabilización de la estructura del suelo. La MOS también desempeña un papel central en el intercambio suelo-atmósfera de los gases con efecto invernadero (Grandy y Neff, 2008). Por ello, en el contexto del cambio climático global, la MOS ha llamado la atención por su importancia como fuente o sumidero del dióxido de carbono (CO₂) atmosférico (King *et al.*, 1997; Smith *et al.*, 1997). Se estima que hay aproximadamente 1500-2000 Pg (1 Pg = 10¹⁵g) de carbono (C) almacenado en los suelos del mundo y la cifra es mayor si se considera profundidades de 2-3 m, aunque en este caso se incorpora el C inorgánico allí acumulado (Schlesinger, 1997). La disponibilidad de C, de nitrógeno (N), de fósforo (P) y su circulación en los ecosistemas depende en gran medida de la actividad de los microorganismos, en su necesidad constante por fuentes de energía y nutrientes (Doran *et al.*, 1999).

La fuente primaria de la MOS es la muerte de tejidos vegetales y su descomposición (Weltzin *et al.*, 2005; Pandey *et al.*, 2007). Estos residuos sufren la degradación microbiana, catalizada por múltiples sistemas enzimáticos, muchos de los cuales participan en reacciones secundarias, que llevan a la formación de nuevos compuestos o resíntesis de moléculas grandes (con pesos moleculares de 2000 a 300000 g mol⁻¹; Mathers *et al.*, 2000; Spaccini *et al.*, 2000) y estructuralmente complejas (Nierop *et al.*, 2001; Grandy y Neff, 2008).

La cantidad de MOS presente en los suelos está determinada por la cantidad de tejido vegetal fresco que entra al suelo, la muerte de las raíces, la cantidad de C que es humificado y por las pérdidas de C en forma gaseosa (*i.e.* CO₂ y metano), así como por erosión y por lixiviación del C orgánico disuelto (Kemmitt *et al.*, 2008).

La concentración de la MOS varía de 0.2% en los desiertos a más de 80% en los histosoles (Smith, 1994). La concentración de la MOS, *i.e.* fuente de energía, dicta el tamaño de la población microbiana y es esta relación entre MOS y población microbiana la que controla el ciclo de nutrimentos en los ecosistemas terrestres (Smith, 1994). La descomposición y la estabilización de la MOS están influenciadas por factores bióticos (comunidad de desintegradores) y abióticos (humedad, temperatura, textura del suelo; Shibu *et al.*, 2006).

Actualmente nuestro entendimiento de los mecanismos subyacentes de la persistencia y estabilización del C del suelo es limitado debido a la gran variedad de procesos que controlan la dinámica de la MOS, incluyendo los compuestos de C y sus interacciones (Schimel y Weintraub, 2003; Grandy y Neff, 2008).

Los compartimentos de la materia orgánica del suelo

La MOS es una mezcla de diversos componentes de origen biótico y en términos generales puede clasificarse en viva y no viva (Coleman *et al.*, 1989). El componente vivo puede aportar hasta 4% del C orgánico total del suelo e incluye raíces, macroorganismos y microorganismos, mientras que la biomasa no viva puede constituir hasta 98% del C orgánico total y puede subdividirse en materia macroorgánica y humus (Shibu *et al.*, 2006). La materia macroorgánica, comúnmente llamada fracción ligera, puede representar 10 - 30% del C orgánico total y en su mayoría consiste de residuos vegetales en diferentes estados de descomposición (Shibu *et al.*, 2006). El resto corresponde al humus, que consiste de sustancias no húmicas (clases bien definidas de compuestos orgánicos como carbohidratos, lípidos y proteínas) y sustancias húmicas (compuestos de color oscuro formados por reacciones de síntesis secundaria, de alto peso molecular). Estas últimas constan de las fracciones de ácidos húmicos, ácidos fúlvicos y huminas; aunque hay una relación con el peso molecular de algunas de ellas,

esta separación obedece a un fraccionamiento químico y no está relacionada con la funcionalidad de las fracciones, ya que en términos de su conducta o de sus propiedades fisicoquímicas no se distinguen claramente (Stevenson, 1994). El contenido de C en el humus es aproximadamente de 58% (Whitmore y Handayanto, 1997).

En los modelos de simulación que describen la dinámica de la MOS, generalmente ésta se divide de forma arbitraria en diferentes fracciones o almacenes que se distinguen más por su resistencia a la acción microbiana que por sus características químicas (Shibu *et al.*, 2006). Algunos modelos que incorporan fracciones activas, lentas y pasivas de la MOS (Fig. 1) han probado ser útiles para explicar y predecir cambios reales en los almacenes de la MOS y en las propiedades del suelo (Brady y Weil, 2002). Stewart *et al.* (2008), basándose en características fisicoquímicas, han propuesto cuatro compartimentos de C en el suelo: desprotegido, físicamente protegido, químicamente protegido y bioquímicamente protegido.

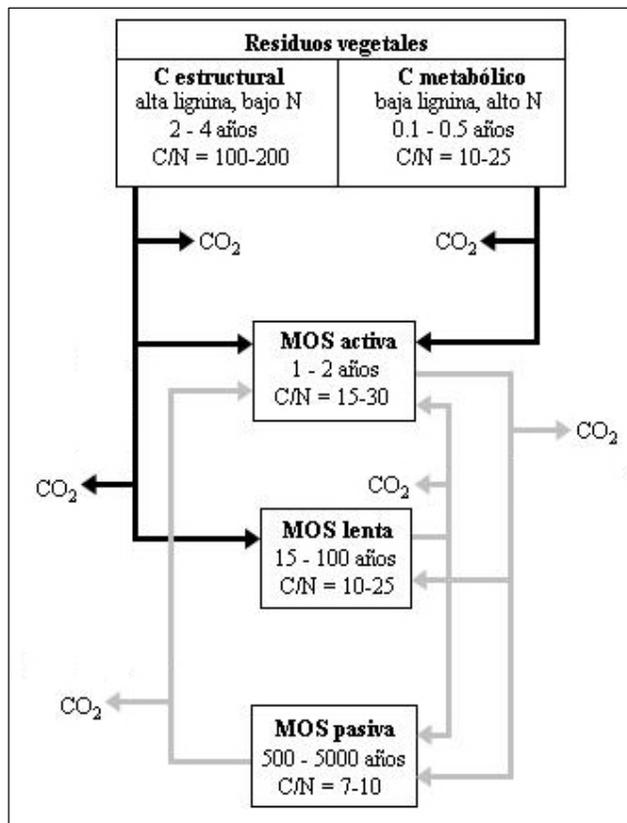


Figura 1. Modelo conceptual que reconoce varias fracciones de MOS con diferente susceptibilidad a la degradación microbiana. (Adaptado de Brady y Weil, 2002).

La fracción activa de la MOS consiste en materiales que tienen una relación C:N relativamente alta (15 a 30) y un tiempo de residencia media de meses a años. Los componentes incluyen materia orgánica particulada, polisacáridos y otras sustancias no húmicas y algunos ácidos fúlvicos lábiles. Esta fracción proporciona la mayoría del material fácilmente asimilable para los microorganismos del suelo. Raramente comprende más de 10-20% de la MOS total (Brady y Weil, 2002).

La fracción de lenta descomposición comprende tejidos vegetales finamente divididos, con altos contenidos en lignina y otros componentes de descomposición lenta o químicamente resistentes, como la celulosa y la hemicelulosa. La vida media de estos materiales en el suelo es de décadas. Esta fracción es una fuente importante de N potencialmente mineralizable y otros nutrientes para las plantas, además de ser la fuente esencial de recursos para la biomasa del suelo (Brady y Weil, 2002). Su proporción en la MOS es semejante a la fracción activa.

La fracción pasiva de la MOS consiste en materiales muy estables que permanecen en el suelo por cientos a miles de años. Esta fracción incluye la mayor parte del humus físicamente protegido en complejos arcilla-humus, la mayoría de las huminas y muchos de los ácidos húmicos. Representa entre 60 y 90% de la MOS en muchos suelos (Brady y Weil, 2002).

La mineralización de la materia orgánica del suelo

Los microorganismos del suelo (bacterias y hongos) son los agentes activos de la descomposición de la MOS (Shibu *et al.*, 2006). Durante la descomposición, la población microbiana asimila los sustratos orgánicos complejos como fuente de energía y de C para la formación de nueva biomasa estructural, liberando a la solución del suelo nutrientes inorgánicos (Smith, 1994). La descomposición de la MOS es catalizada por enzimas extracelulares que son producidas por los microorganismos (Smith, 1994). Esta

descomposición brinda entre 70 y 90% de los nutrientes necesarios anualmente para el crecimiento de los bosques (Vogt *et al.*, 1986). La humedad y la temperatura del suelo son factores que regulan el proceso de descomposición y liberación de nutrientes (Kelliher *et al.*, 2004; Boriken *et al.*, 2006). Asimismo influye la cantidad y la calidad de la MOS (Moore *et al.*, 2006; Curiel-Yuste *et al.*, 2007), así como la estructura de la comunidad microbiana (Myrold *et al.*, 1989).

Grandy y Neff (2008) argumentaron que la circulación del C en el suelo, su variación entre ecosistemas y la respuesta a los disturbios se debe a la interacción de tres componentes principales: (1) la secreción de distintos compuestos químicos por parte de las plantas en el suelo, (2) el procesamiento de dichos compuestos por comunidades bacterianas y hongos mediante enzimas extracelulares y posterior liberación de compuestos a la muerte de los microbios y, (3) la redistribución física y la estabilización del C en el suelo, incluyendo el transporte, la adsorción, la absorción y la agregación de las partículas del suelo.

Para describir el proceso de la descomposición con respecto a los cambios químicos que suceden, Berg y Laskowski (2006a) presentaron un modelo de tres etapas que dividen en temprana, etapa tardía y etapa cercana al humus, cada una de las cuales muestra diferentes propiedades funcionales.

En la etapa temprana tanto el clima como las concentraciones de N, P y S desempeñan un papel importante en la susceptibilidad a la descomposición (Berg, 2000). Las concentraciones de sustancias solubles disminuyen rápidamente (en meses) antes de estabilizarse, mientras que las concentraciones de lignina y de nutrientes como N, P y S empiezan a aumentar (Berg, 2000). Durante esta etapa la pérdida de biomasa ocurre mediante lixiviación y mineralización (Coleman *et al.*, 2004), y los microorganismos que utilizan compuestos fácilmente degradables incrementan

rápidamente su biomasa (Pandey *et al.*, 2007). Conforme prosigue el proceso de degradación, las condiciones se vuelven menos favorables para los microorganismos debido al aumento de las sustancias recalcitrantes y a la disminución de la fuente de energía para el crecimiento microbiano (Isaak y Nair, 2005; Pandey *et al.*, 2007).

Durante el estado de descomposición tardío la degradación de la lignina domina, independientemente de la disponibilidad de los nutrientes (Berg, 2000). En este estado se presenta una gran actividad enzimática (Sinsabaugh *et al.*, 1994); sin embargo, concentraciones elevadas de N tienen un efecto retardante en la degradación de la lignina, lo cual puede ser atribuido a dos mecanismos: (1) el N puede reaccionar con restos de lignina creando compuestos aromáticos más recalcitrantes (Berg, 2000), y (2) altas concentraciones de N en la solución del suelo suprimen la síntesis de enzimas degradadoras de lignina (Luo y Zhou, 2006).

La disminución en la calidad del sustrato resulta en una sucesión de microorganismos capaces de competir por sustratos con una composición química más compleja (Berg, 2000). En este estado la población de actinomicetos (bacterias filamentosas) aumenta su número en comparación con el resto de las bacterias y hongos (Osono y Takeda, 2001).

En la etapa cercana al humus los efectos inhibitorios que tiene el exceso de N sobre la degradación de la lignina continúan, e incluso la degradación puede quedar tan limitada que puede llegar a detenerse. Entonces el sustrato ya puede ser considerado como humus estable (Berg y Laskowski, 2006a). Los efectos inhibitorios han sido atribuidos a cambios en la composición de la comunidad microbiana (disminución en el número de basidiomicetos) y a la represión en la producción de ligninasa por parte de los hongos (Sinsabaugh *et al.*, 2002).

En el suelo la MO puede quedar estabilizada por medio de tres mecanismos principales: estabilización química, protección física y estabilización bioquímica, además del compartimento de C desprotegido (Six *et al.*, 2002). La estabilización química es el resultado de la unión química o fisicoquímica entre la MOS y los minerales del suelo (arcillas y limos). La protección física es conferida por la formación de una barrera física entre los microorganismos o las enzimas con el sustrato, como resultado de la agregación de la MOS. La estabilización bioquímica se refiere a la estabilización de la materia orgánica por su propia composición química (compuestos recalcitrantes como ligninas y polifenoles) y por procesos químicos que ocurren en el suelo (reacciones de condensación), lo que la vuelve más resistente a una subsecuente descomposición. Conforme aumenta la profundidad del suelo, la MOS más compleja ha migrado y forma complejos organo-minerales estables que junto con la menor concentración y densidad microbiana, hacen que se incremente el tiempo de residencia de la MOS (Fierer *et al.*, 2003a).

El N en el suelo

La concentración total de N en el suelo en el primer metro de profundidad varía, en general, de 0.02 a 0.07% y de éste, entre 90-95% del N total del suelo se encuentra asociado con la MOS (Smith, 1994). La concentración de N en el humus varía de 3-6% (Whitmore y Handayanto, 1997) y menos de 1% del N total se encuentra en formas inorgánicas (NH_4^+ y NO_3^- ; Smith, 1994).

El N contenido en los microorganismos es del orden de 6-13% en las bacterias y de 3-6% en los hongos (Stevenson, 1994). La cantidad de N que fluye a través de la biomasa microbiana cada año varía de 35 a 350 kg N/ha y en muchos suelos la mayoría del N disponible para las plantas corresponde a estos flujos (Duxbury *et al.*, 1989). Valores menores a 1.7% de N en la MOS están relacionados con la inmovilización neta

del nutrimento en la biomasa microbiana (Palm y Rowland, 1997) en donde forma parte de proteínas, ácidos nucleicos y otros componentes celulares.

El ciclo de este bioelemento en el suelo se da a través de una secuencia de reacciones de oxidación-reducción que dependen de condiciones del suelo, tales como el pH, la humedad y la temperatura (Shibu *et al.*, 2006) y que son llevadas a cabo por los microorganismos.

La secuencia de estas reacciones incluye los procesos de fijación biológica del dinitrógeno atmosférico (N_2) o N molecular, inmovilización, nitrificación, mineralización y desnitrificación (Fig. 2). La fijación del N_2 es el proceso por el cual el nutrimento es transformado en algún compuesto nitrogenado con un estado de oxidación diferente de cero. Posteriormente estos compuestos pueden ser inmovilizados en la biomasa microbiana o asimilados por organismos autótrofos para la síntesis de aminoácidos y de proteínas, o pueden ser la fuente de energía para la nitrificación, el proceso mediante el cual dos grupos principales de bacterias (*Nitrosomomas* y *Nitrobacter*) oxidan el amonio (NH_4^+) a nitrato (NO_3^-). La mineralización de N es el proceso en el que se convierte el N orgánico (R-NH₂) en N inorgánico (NH_4^+ y NO_3^-) o en cualquier forma de N soluble que pueda ser absorbido por las plantas. La desnitrificación es la reducción del NO_3^- a óxido nitroso (N_2O) y a N_2 (Galloway, 2003; Robertson y Groffman, 2007).

Las plantas pueden usar aminoácidos y otras formas de N orgánico, al menos en ecosistemas en los que este nutrimento es limitante (p.ej. en regiones templadas y templadas frías), en donde el mantillo es pobre en N y la descomposición es lenta (Chapin *et al.*, 1993). Sin embargo, aún no se tiene un balance de la cantidad de N que la planta toma directamente como N orgánico a través de las ectomicorrizas, las cuales

absorben aminoácidos, aminoazúcares, péptidos y proteínas, sustancias que son posteriormente usadas por la planta como fuente de N (Schimel y Bennett, 2004).

El cociente C:N en los residuos tiene relación con la velocidad con la que el N es liberado en el suelo (Whitmore y Handayanto, 1997). Como regla general, los materiales con un cociente C:N > 25:1 estimulan la inmovilización de N, mientras que aquellos con un cociente C:N < 25:1 estimulan su mineralización (Robertson y Groffman, 2007).

La mineralización del N es mayor durante la estación de lluvias comparada con la estación seca y mayor durante el verano que en el invierno (Schmidt *et al.*, 1999). Una alta disponibilidad de N puede cambiar la actividad de las enzimas extracelulares hacia una limitación por P (Luo y Zhou, 2006).

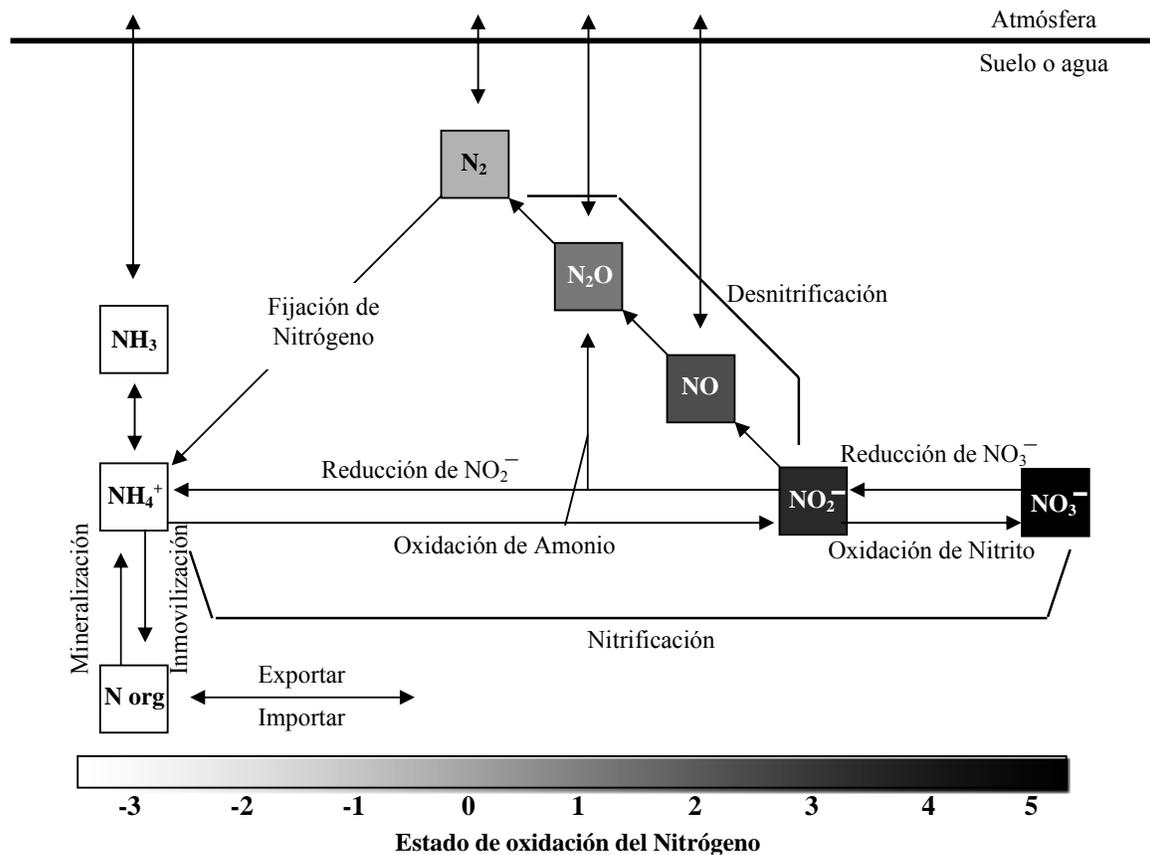


Figura 2. Los procesos de fijación de N, asimilación, nitrificación, mineralización y desnitrificación (Adaptado de Galloway, 2003).

El P en el suelo

El P es un nutrimento esencial ya que forma parte estructural del material genético (ADN y ARN), es un transportador de energía (ATP) y un componente fundamental de las membranas celulares (fosfolípidos; Plante, 2007). Después del N, el P es el nutrimento más abundante en la biomasa microbiana, constituyendo hasta 2% de su peso seco (Stevenson y Cole, 1999). En la mayoría de los suelos, de 30-50% del P total puede estar en forma orgánica (pudiendo alcanzar 95%), mientras que en el suelo de los bosques la biomasa microbiana puede contener más de 20% del P orgánico (Plante, 2007).

El P se asimila directamente en forma de ortofosfatos en la solución del suelo; éstos son principalmente H_2PO_4^- en medios ácidos y HPO_4^{2-} en medios básicos, mientras que a pH 7.2 la actividad de los dos iones es similar (Pansu y Gautheyrou, 2006). La concentración de P en la solución del suelo raramente excede $1 \mu\text{g g}^{-1}$, representando $< 1\%$ del P total (Plante, 2007), por lo que la productividad de muchos ecosistemas queda limitada por la disponibilidad de este nutrimento (Ruttenberg, 2003). Considerando escalas grandes de tiempo, las entradas por deposición atmosférica (polvo y lluvia) pueden tener gran importancia como fuente del nutrimento (Chadwick *et al.*, 1999; Kurtz *et al.*, 2001).

Walker y Syers (1976) propusieron un modelo de las transformaciones del P durante el desarrollo del suelo (Fig. 3) en donde el P proviene de la intemperización de la apatita ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{F}, \text{Cl}, \text{OH})$). Una vez liberado en la solución del suelo, el P inorgánico puede ser tomado directamente por las plantas y los microorganismos o puede ser adsorbido o absorbido en minerales secundarios (fosfatos de hierro y aluminio). El P adsorbido puede liberarse y entrar en el ciclo biológico, mientras que el absorbido puede quedar ocluido en los óxidos de hierro y aluminio y por lo tanto no

estar disponible para la biota en tiempos ecológicos. A su vez, el P utilizado por los organismos puede recircular como P inorgánico o incorporarse como P orgánico a la MOS. La conversión de P orgánico a P inorgánico es realizada por los microorganismos.

En ecosistemas en degradación natural el P del suelo se encuentra en su mayoría como P orgánico, por lo cual la mineralización de la MOS es la fuente principal de P inorgánico (Kitayama *et al.*, 2000). El estado final en la conversión de P orgánico a P inorgánico es llevado a cabo por la acción de fosfatasas, enzimas producidas por 70-80% de la población microbiana del suelo (Plante, 2007). Una vez que el P es mineralizado puede ser tomado por las plantas, inmovilizado por la biomasa microbiana, precipitado en complejos inorgánicos o adsorbido a superficies minerales.

La inmovilización del P es afectada por la relación C:P del sustrato y por la cantidad de P disponible en la solución del suelo. Si el P disponible es insuficiente en el sustrato, el P inorgánico de la solución será usado (*i.e.* inmovilización neta).

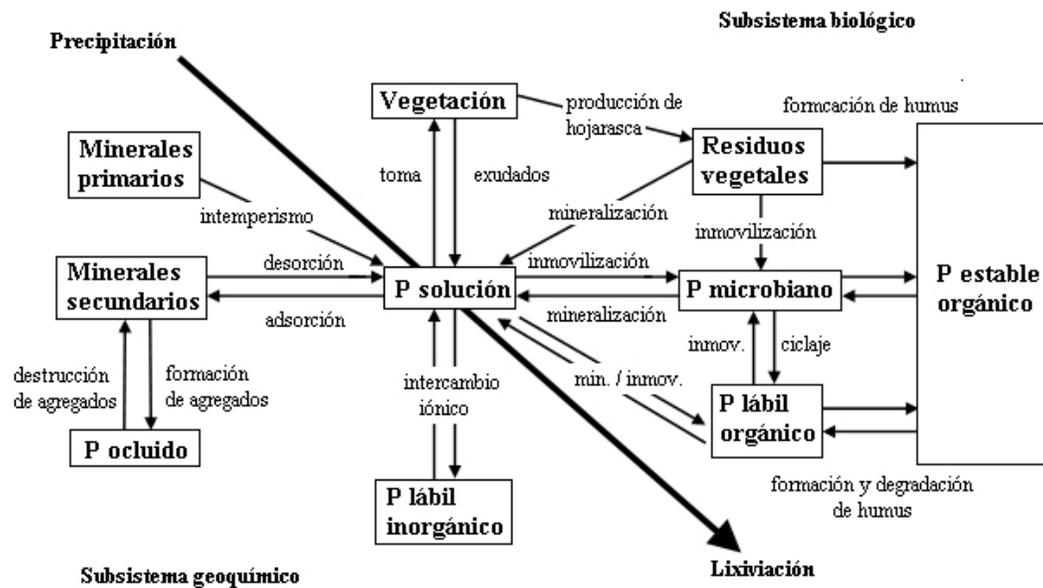


Figura 3. Representación esquemática del ciclo del P consistente en un subciclo biológico y un subciclo geoquímico (Adaptado de Plante, 2007).

Generalmente un cociente C:P < 200 resulta en la liberación del P del sustrato (*i.e.* mineralización neta), mientras que C:P > 300 resulta en inmovilización neta y relaciones C:P entre 200-300 resultan en un cambio escaso en las concentraciones de P soluble (Plante, 2007).

La respiración del suelo

La respiración autótrofa y heterótrofa

La entrada del C a los ecosistemas terrestres se da por medio de la fotosíntesis, mientras que su salida es principalmente en forma de CO₂ como resultado de la respiración (Trumbore, 2006). Por lo tanto, a corto plazo, el almacén de C del ecosistema depende de la diferencia entre producción primaria bruta (PPB) y la liberación de CO₂ resultante del metabolismo autótrofo y heterótrofo (Curtis *et al.*, 2005).

La PPB es la cantidad de CO₂ que las plantas fijan mediante la fotosíntesis, alrededor de 120 Pg C año⁻¹ (Prentice *et al.*, 2001). De este C, aproximadamente la mitad (60 Pg C) es incorporado en los tejidos vegetales (producción primaria neta o PPN; Prentice *et al.*, 2001), mientras que la otra mitad (60 Pg C) regresa a la atmósfera como resultado de la respiración autótrofa (Prentice *et al.*, 2001). Con el transcurso del tiempo, la mayoría del C almacenado en la biomasa vegetal regresará a la atmósfera principalmente a través de dos procesos: la respiración heterótrofa por parte de los degradadores de la MOS y de los herbívoros, entre 82-95% de la PPN y la combustión por fuegos naturales o de origen humano (1.6-4.2 Pg C año⁻¹; Randerson *et al.*, 2002), aunque también son importantes a largo plazo la pérdida de C disuelto y particulado en los ríos (~1 Pg C año⁻¹; Prentice *et al.*, 2001; Randerson *et al.*, 2002) y la de compuestos volátiles (~1.6 Pg C año⁻¹; Randerson *et al.*, 2002).

La incorporación de la biomasa muerta a la MOS genera almacenes de C con

diferentes tasas de descomposición inherentes a la composición química del material incorporado y a las condiciones ambientales (Prentice *et al.*, 2001). El tiempo que pasa entre la fijación del C y su regreso a la atmósfera mediante la vía microbiana varía entre ecosistemas, siendo en los primeros 40 cm del suelo entre 200 y 1300 años, para un bosque templado y para uno boreal, respectivamente (Trumbore, 2000). La mayoría del C presente en el suelo está en formas con tasas de circulación lentas que no contribuyen significativamente a los flujos de respiración del suelo, mientras que el almacén más activo (sólo una pequeña porción de la MOS) es el responsable de la mayor parte del flujo de descomposición (Trumbore, 2006).

La respiración heterótrofa está limitada principalmente por la disponibilidad de sustrato lábil, ya sea la hojarasca o los exudados de las raíces, mientras que la respiración autótrofa está controlada en gran medida por la fotosíntesis y la asignación de C a las diferentes partes de la planta (Bhupinderpal *et al.*, 2003; Giardina *et al.*, 2004).

La respiración autótrofa puede ser separada en aérea (follaje y tallos) y subterránea (raíces). Por su parte, la respiración del suelo es producto de la respiración heterótrofa (microorganismos) más la respiración de las raíces y sus simbiontes (Fig. 4; Trumbore, 2006). La emisión total de CO₂ de un ecosistema puede estimarse como la

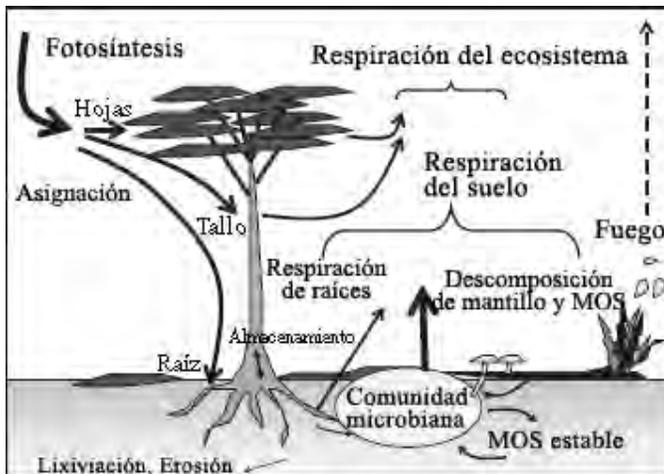


Figura 4. Flujo del C en el ecosistema (Adaptado de Trumbore, 2006).

respiración del suelo más la respiración aérea (Curtis *et al.*, 2005). En escalas de tiempo anuales la respiración del suelo se correlaciona directamente con la PPB (Raich y Tufekciogul, 2000).

En los bosques templados la respiración del suelo representa 30-80% de la respiración del ecosistema, dependiendo de la época del año (Luo y Zhou, 2006). Los bosques templados caducifolios crecen y asimilan C durante la estación de lluvias, mientras que en la estación seca la tasa de respiración disminuye. Durante la primavera el crecimiento estimula la respiración conforme el suelo se calienta y las hojas emergen; las tasas de respiración suelen ser de 5-7 g C m⁻² d⁻¹ (Granier *et al.*, 2000). En este período el ecosistema deja de ser una fuente de C para convertirse en sumidero del mismo al incorporarlo a la biomasa microbiana (Baldocchi y Xu, 2005). Durante el verano las sequías ocasionales causan una reducción en la respiración del ecosistema, mientras que en el otoño la fotosíntesis cesa por la senectud de las hojas y la respiración del suelo experimenta un nuevo aumento como resultado de la entrada de material fresco y lábil para los microorganismos. Este nuevo pulso en la respiración sucede mientras el suelo permanece caliente y las lluvias estimulan la respiración (Granier *et al.*, 2000).

Cerca de la mitad de la respiración del suelo se debe al crecimiento y mantenimiento de las raíces (Hanson *et al.*, 2000; Högberg *et al.*, 2001), mientras que la mayoría restante se asocia con la respiración heterótrofa de las comunidades microbianas, que utilizan los materiales orgánicos recién producidos como sustrato de energía (Giardina *et al.*, 2004). Sólo de 10-20% se deriva de la mineralización de compuestos de C más recalcitrantes (Trumbore, 2006).

Hanson *et al.* (2000) y más recientemente Trumbore (2006) clasificaron los métodos para separar la respiración del suelo en sus fuentes autótrofa y heterótrofa bajo

tres enfoques: (1) integración de componentes, que mide la contribución de CO₂ de cada componente del ecosistema por separado para su posterior análisis en modelos (Davidson *et al.*, 2006b), (2) métodos isotópicos, particularmente ¹³C y ¹⁴C (Borken *et al.*, 2006; Cisneros-Dozal *et al.*, 2006) y (3) experimentos de manipulación que suprimen la respiración autótrofa (Scott-Denton *et al.*, 2006).

La respiración heterótrofa del suelo

El principal componente de la respiración del suelo proviene de la comunidad microbiana al utilizar la energía y los nutrientes contenidos en la MOS, al mismo tiempo que los inmovilizan o mineralizan (Weil y Magdoff, 2004; Coleman *et al.*, 2004). Los microorganismos pueden competir por nutrientes con las plantas, aunque la inmovilización suele ser temporal; la biomasa microbiana retiene los nutrientes en las capas superficiales del suelo, protegiéndolos de lixiviarse y, gradualmente, con la muerte de la misma los libera al suelo (Davet, 2004).

En general, la respiración responde positivamente a la demanda de energía para el crecimiento y el mantenimiento de los microorganismos (Luo y Zhou, 2006). El C proveniente de la MOS puede ser mineralizado a CO₂, ser usado para la producción de biomasa microbiana o puede ser excretado como metabolitos celulares (producción de enzimas; Kemmitt *et al.*, 2008). A nivel bioquímico, la tasa de respiración microbiana está regulada por la demanda de energía, la disponibilidad del sustrato, la temperatura y el suministro de O₂ (Luo y Zhou, 2006).

Los animales que habitan en el suelo (Fig. 5) ayudan a la descomposición al fragmentar y transformar la hojarasca, al alterar la estructura del suelo y al alimentarse de poblaciones de bacterias y hongos (Luo y Zhou, 2006). Sin embargo, la fauna del suelo depende en gran medida de los microorganismos, los cuales asimilan los sustratos

orgánicos (Ekschmitt, 2005). En los bosques templados más de 95% de la energía circula a través de la comunidad microbiana (Berg y Laskowski, 2006b).

El mantillo y la fracción ligera de la MOS sirven como fuente de energía para los organismos de la mega-, la macro-, la meso- y la microfauna, mientras que la fracción estable funciona como un almacén de nutrientes y es importante para el balance del suelo a largo plazo (Stevenson, 1994; Sanderman y Amundson, 2003).

Los hongos y las bacterias tienen la capacidad de degradar celulosa, hemicelulosa y lignina por medio de exoenzimas que convierten a las macromoléculas en productos solubles que pueden ser absorbidos y metabolizados por los microorganismos (Berg y Laskowski, 2006b).

La liberación de exudados de las raíces son una fuente importante de recursos para los microorganismos, ya que la cantidad de C depositado de esta forma en la rizósfera se estima es 40% del C neto asimilado por las plantas (Bottner *et al.*, 1999).

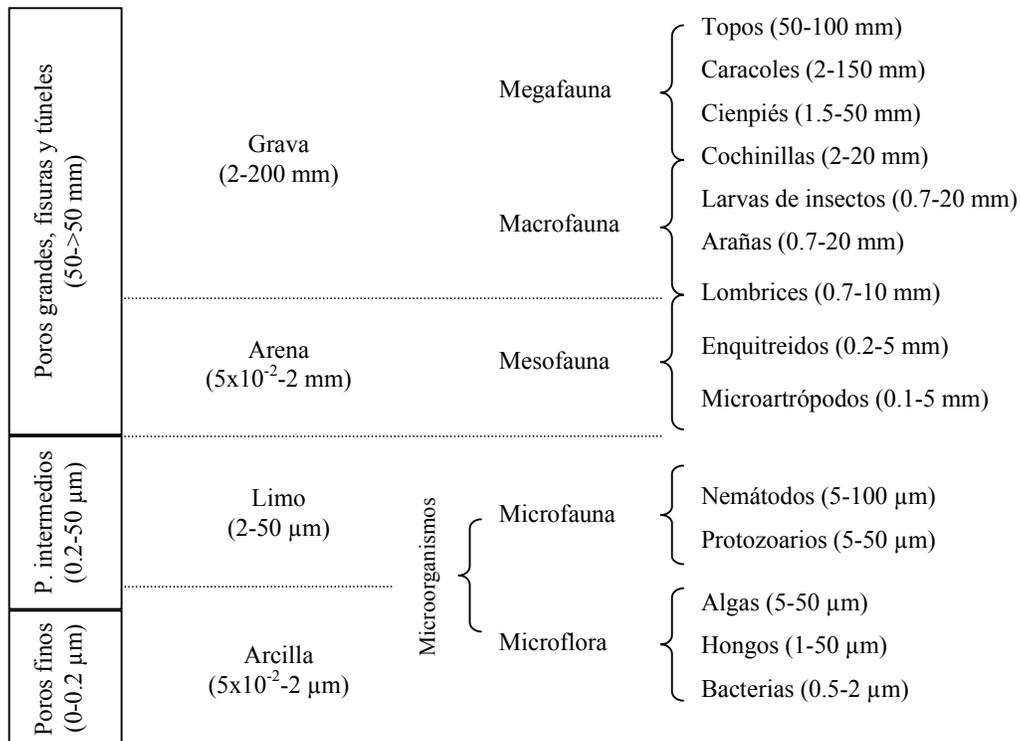


Figura 5. Clasificación de los organismos del suelo en comparación con el tamaño de los poros y las partículas del suelo (Tomado de Luo y Zhou, 2006).

Estos exudados proporcionan energía a los microorganismos en forma de sustratos fácilmente asimilables, como azúcares simples, aminoácidos o ácidos orgánicos (Curiel-Yuste *et al.*, 2007), lo que estimula la respiración microbiana (Högberg *et al.*, 2001). A su vez, los microorganismos pueden inducir la producción de una variedad de sustancias que promueven el crecimiento de las plantas, como las auxinas, las giberelinas, las citoquininas, el etileno, el ácido abscísico o los sideróforos (Arshad y Frankenberger, 1998).

Las relaciones mutualistas de los organismos del suelo con las plantas proporcionan a éstas últimas nutrientes en comunidades donde éstos son escasos. Las micorrizas constituyen una asociación importante para la absorción del P del suelo por parte de la planta; a cambio, el hongo dispone de C para su crecimiento (Plante, 2007). El ambiente fuera de la rizosfera es estresante para las bacterias debido al bajo contenido de nutrientes y a la menor disponibilidad de sustratos de C (Coleman *et al.*, 2004). Sólo aquellos microorganismos para los cuales el medio y las condiciones sean favorables estarán activos, mientras que los restantes permanecerán en estado de latencia (Ekschmitt, 2005).

El proceso de descomposición que constituye la respiración heterótrofa incluye tanto la degradación de la biomasa del año en curso como la degradación de la MOS que se ha acumulado en el ecosistema durante décadas, siglos e incluso milenios (Luyssaert *et al.*, 2007). En los bosques templados éstos últimos almacenes contribuyen con 40-50% de la respiración del suelo (Trumbore, 2000).

Distribución de los organismos a través del perfil del suelo

La composición de la comunidad microbiana cambia a lo largo del perfil del suelo (Fierer *et al.*, 2003b), así como a lo largo del año, debido a los cambios estacionales en la temperatura y humedad (Berg y Laskowski, 2006b). Los valores altos

de biodiversidad del suelo se atribuyen a la heterogeneidad espacial en la disponibilidad de los recursos (Frey, 2007). La riqueza y la abundancia de muchos organismos del suelo son más altas en los primeros 10 cm, disminuyendo con la profundidad, al igual que el contenido de MO y la disponibilidad de presas (Fierer *et al.*, 2003b). En los primeros 25 cm de profundidad (para una profundidad total de 1 m) se encuentra aproximadamente 65% de la biomasa microbiana total; debajo de esta profundidad la densidad microbiana baja de 1-3 órdenes de magnitud (Plante, 2007).

Cada grupo de organismos exhibe diferentes patrones espaciales debido a que reaccionan de diferente manera a las condiciones del suelo (Klironomos *et al.*, 1999). Esta heterogeneidad se correlaciona con propiedades del suelo como la densidad, la agregación, la textura, la concentración de O₂ y de CO₂, el pH, la humedad, el contenido de MO y la disponibilidad de N, además de la cantidad de precipitación anual y de la dinámica de la vegetación (Frey, 2007). La heterogeneidad espacial puede ser alta incluso en suelos relativamente homogéneos (Franklin y Mills, 2003).

La abundancia de las hifas y la colonización de las raíces por los hongos disminuye sustancialmente por debajo de los 20 cm de profundidad. Debajo de esta profundidad el número y la actividad de los hongos varían dependiendo de gradientes en textura, pH, temperatura, disponibilidad de agua y contenido de MO. La interface entre horizontes a menudo genera regiones localizadas de mayor saturación donde los microorganismos pueden exhibir un mayor número y actividad debido a un mayor acceso a los nutrientes (Frey, 2007).

En la superficie del suelo las bacterias gram-negativas, los hongos y los protozoarios son más abundantes, mientras que las bacterias gram-positivas y los actinomicetos aumentan conforme se incrementa la profundidad (Fierer *et al.*, 2003b). Asimismo, los microorganismos que habitan en los horizontes profundos del suelo se

encuentran más limitados por fuentes de C que los organismos que se encuentran en la superficie (Frey, 2007).

Factores reguladores de la respiración heterótrofa a lo largo del perfil del suelo

La producción de CO₂ en el suelo es afectada por cambios en la humedad, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes (N y P). Así, la magnitud que tiene cada factor en la mineralización de C es diferente para los horizontes superficiales y profundos del suelo (Fierer *et al.*, 2003a).

La temperatura y la disponibilidad de agua son factores que controlan la respiración en el ecosistema de forma directa e intervienen de manera indirecta al influir en la disponibilidad de sustrato (Davidson *et al.*, 2006b). La mineralización del C es más sensible a la temperatura en la parte baja del perfil en comparación con la parte superficial (Fierer *et al.*, 2003a). Esto se debe a que las reacciones enzimáticas requeridas para metabolizar el C orgánico de “baja calidad” tienen mayor energía de activación, por lo que son más dependientes de la temperatura que las reacciones que metabolizan el C de mejor calidad (Mikan *et al.*, 2002).

El principal efecto de la temperatura sobre la respiración es que puede afectar la afinidad de las enzimas por el sustrato (Davidson *et al.*, 2006). Sin embargo no se sabe con certeza el efecto que tiene la temperatura sobre las diferentes fracciones de la MOS (Trumbore, 2006). Giardina y Ryan (2000) encontraron que posiblemente la fracción lenta de la MOS puede no ser tan sensible a la variación de la temperatura como la fracción activa. Por su parte, Waldrop y Firestone (2004) encontraron que en temperaturas altas se incrementa la respiración proveniente de la fracción de C estable. La cantidad de agua también afecta la sensibilidad de la respiración del suelo a la temperatura debido a los efectos interactivos entre la humedad del suelo y la temperatura.

La precipitación es la principal vía de entrada/remoción de nutrientes en un ecosistema terrestre (Davet, 2004). A escala global, la respiración del suelo se incrementa linealmente con la precipitación (Luo y Zhou, 2006). La humedad del suelo influencia la respiración del mismo directamente por procesos fisiológicos de las raíces y de los microorganismos, e indirectamente vía la difusión de sustratos y O₂. Una condición de sequía moderada tiene un mayor impacto en la tasa de mineralización del C del horizonte superficial con respecto al C de los horizontes más profundos (Fierer *et al.*, 2003a).

Un bajo contenido de agua en el suelo afecta la difusión de las enzimas extracelulares y de los sustratos solubles, mientras que un alto contenido de agua afecta la difusión gaseosa (CO₂ y O₂), siendo ambas circunstancias limitantes de la respiración microbiana. Por lo tanto, la liberación de CO₂ desde un suelo seco es baja, alcanza una tasa máxima con niveles de humedad del suelo intermedios y decrece nuevamente con contenidos de humedad altos, cuando las condiciones anaeróbicas prevalecen y reducen la actividad microbiana aeróbica (Davidson *et al.*, 2006a).

El contenido óptimo de agua usualmente es alrededor de la capacidad de campo, donde los espacios de los macroporos están llenos casi en su mayoría de aire, lo que facilita la difusión de O₂ y los microporos están llenos de agua, lo que facilita la difusión de los sustratos solubles (Luo y Zhou, 2006).

Durante el ciclo seco-mojado del suelo la liberación de CO₂ es regulada por múltiples mecanismos: durante la lluvia la infiltración de agua llena los poros y reemplaza el aire que contiene altas concentraciones de CO₂ (*i.e.* degasificación), es la repuesta rápida a la precipitación y puede durar de minutos a horas. Después de varias horas e inclusive días, la actividad microbiana se activa, por lo que se incrementa la liberación de CO₂ del suelo. El rehumedecer un suelo extremadamente seco causa un

incremento notable de la emisión de CO₂ debido a la rápida descomposición de los microorganismos que murieron durante la sequía (Kieft *et al.*, 1987), a la disponibilidad de sustratos orgánicos que aumentan con la desorción desde la matriz del suelo (Luo y Zhou, 2006) y a que aumenta la exposición de superficies orgánicas a los microorganismos (Fierer y Schimel, 2003). Las emisiones de CO₂ alcanzan hasta 40 veces el nivel inicial como resultado de la intensa mineralización de C orgánico, paralelamente con la mineralización de N orgánico (Borken *et al.*, 2006). Esta actividad microbiana disminuye progresivamente con el agotamiento de los recursos, después de dos o tres semanas y permanece igual o más baja que la del suelo no seco (Davet, 2004).

Los eventos estocásticos de lluvia en los ecosistemas y las grandes fluctuaciones en el contenido de humedad del suelo inducen grandes variaciones en la respiración del suelo. La lluvia, aun con una pequeña cantidad de agua depositada en la superficie seca del suelo, puede resultar en una liberación importante de CO₂ (Liu *et al.*, 2002).

También los déficits de agua prolongados entre periodos de lluvias inducen la liberación de CO₂ como resultado de un aumento del estrés de plantas y microbios (Bremer *et al.*, 1998). En los microorganismos, el estrés por la desecación es el efecto principal de un escaso contenido de agua. La actividad microbiana disminuye conforme baja la disponibilidad de agua; en general las bacterias son más sensibles, mientras que los actinomicetos y las cianobacterias son más resistentes.

La actividad microbiana disminuye cerca del punto de marchitamiento (-1.5 MPa) y se detiene entre -6 ó -7 MPa, dependiendo del grupo taxonómico, mientras que la actividad de los hongos, en promedio, alcanza -20 MPa debido a la posibilidad de enlazar poros llenos de aire mediante la extensión de hifas (Davet, 2004). El estado de latencia por parte de los microorganismos implica reducciones sustanciales en la respiración del suelo (Davidson *et al.*, 2006b). En general, la fijación del N atmosférico

se detiene cuando el potencial hídrico baja de -1 MPa, la nitrificación cesa cerca de -5 MPa, mientras que la mineralización puede continuar aun por debajo de -6 MPa (Davet, 2004).

La relación entre la liberación de CO₂ y el contenido de agua del suelo es compleja, involucra numerosos mecanismos y varía con las regiones y las escalas de tiempo. Además suele confundirse con otros factores ambientales debido a las variaciones concomitantes en la temperatura del suelo y las actividades de las raíces y los microorganismos durante las estaciones del año (Luo y Zhou, 2006).

Por otro lado, las tasas del metabolismo de C en horizontes profundos a menudo están limitadas por la disponibilidad de N y/o P (Ajwa *et al.*, 1998). El impacto que tiene la adición de nutrientes (N y P) en la producción de CO₂ microbiano se incrementa con la profundidad del suelo. Un incremento en la disponibilidad del N y/o P puede permitir a los microorganismos del suelo, particularmente aquellos en ambientes limitados de nutrientes, producir más enzimas requeridas para la mineralización de C. Sin las adiciones de nutrientes los organismos que habitan en la parte profunda del perfil pueden tener insuficiente N y/o P para sintetizar la maquinaria metabólica (RNA y enzimas) requerida para soportar tasas más altas de mineralización de C (Fierer *et al.*, 2003a).

Los horizontes superficiales y profundos del suelo presentan una respuesta microbiana distinta a la adición de nutrientes. Los efectos suelen ser muy variables y dependen del tipo de suelo; puede haber efectos positivos, negativos o no tener efecto alguno (Fierer *et al.*, 2003a). La respuesta particular de un suelo a la adición de nutrientes es función de una variedad de factores tales como la composición de la comunidad microbiana, las concentraciones de los mismos y la calidad y disponibilidad de fuentes de C (Vance y Chapin, 2001).

El efecto *priming* sobre la mineralización de la materia orgánica del suelo

La mineralización de la MOS es estimulada por la incorporación de materia orgánica fresca (MOF), a lo cual Bingeman *et al.* (1953) llamaron efecto *priming*. Este efecto es notorio en la rizósfera (Luo y Zhou, 2006). Se cree que la adición de MOF estimula la actividad microbiana al ser una fuente rica de energía (Fontaine y Barot, 2005). Sin embargo, se sabe poco de este fenómeno, así como de los almacenes de MOS que son afectados (Kuzyakov *et al.*, 2000; Hamer y Marschner, 2005).

La adición de MOF puede incrementar la mineralización de la MOS de 12% a 4 veces más, dependiendo de la calidad de la MOS y del estatus de nutrientes del suelo (Wu *et al.*, 1993; Fontaine y Barot, 2005). La adición de compuestos solubles y fácilmente asimilables como la glucosa, la fructuosa o los nutrientes minerales inducen poco o nada la mineralización de la MOS (Fontaine *et al.*, 2003; Hamer y Marschner, 2005), aunque estimulan en gran medida el crecimiento y la respiración microbiana (Wu *et al.*, 1993).

Fontaine *et al.* (2003) dan una posible explicación de porqué la adición de C soluble y lábil no tiene un efecto en la mineralización de la materia orgánica preexistente, mientras que la adición de C como compuestos complejos e insolubles sí puede inducir un efecto *priming*. Estos autores establecen que después de la entrada de MOF los organismos de rápido crecimiento (de estrategia *r*) especializados en la degradación de este sustrato entran en actividad. Una vez que el sustrato lábil se agota los estrategias *r* mueren o quedan en latencia al ser incapaces de usar la MOS recalcitrante. Entonces los organismos especializados en degradar las MOS recalcitrante (estrategas *k*) entran en actividad. Estos últimos son organismos que destinan mayor energía a la producción de enzimas y a la defensa que a crecer (Tate, 2000); además dominan sólo en los últimos estados de la descomposición, cuando los compuestos ricos

en energía han sido agotados y sólo quedan compuestos polimerizados. Aún cuando exista una amplia disponibilidad de energía y nutrientes, las estrategias *k*, al tener tasas bajas de crecimiento, asimilan más lentamente los nutrientes en comparación con las estrategias *r*.

Los bosques templados

En la superficie terrestre los bosques templados representan uno de los tres tipos dominantes de bosques. Ocupan un área de 14.2×10^8 ha, se desarrollan generalmente en regiones de temperatura, precipitación y latitud intermedias, y tienen una productividad primaria neta global de $7.4 \text{ Pg C año}^{-1}$ (Saugier *et al.*, 2001). Geográficamente se localizan entre biomas más extremos en productividad y diversidad; por un lado, los bosques boreales y la tundra en latitudes mayores y frías, y por el otro, los pastizales y los bosques tropicales de zonas más cálidas. Los bosques templados tienen importancia regional por sus servicios ambientales, su utilidad económica, recreacional y de turismo, además de sus beneficios estéticos. A pesar de que cubren una proporción importante de los bosques del mundo, generalmente están sujetos a los impactos humanos más severos, tanto directos como indirectos, en comparación con otros tipos de bosques (Edmonds *et al.*, 2005).

Los bosques templados pueden capturar grandes cantidades de C por períodos largos de tiempo, ya sea en su biomasa aérea o subterránea; además, tienen el potencial de incrementar el C del suelo, por lo que pueden ser considerados como la mejor opción para almacenar C dentro de los ecosistemas terrestres (Heath *et al.*, 2003). Estos ecosistemas forestales almacenan 139 Pg C en la vegetación (Saugier *et al.*, 2001) y 262 Pg C en los 3 primeros metros del suelo (Jobbágy y Jackson, 2000), lo que representa $\sim 15\%$ de los capitales de C terrestre (Prentice *et al.*, 2001). En los bosques templados aproximadamente 50% del C fijado anualmente por la fotosíntesis es usado como

energía para el metabolismo y el restante 50% para construir los tejidos vegetales (Trumbore, 2006). Los factores considerados como responsables de las principales fuentes de variación para la productividad primaria aérea neta de estos bosques son el agua, la temperatura, el suministro de nutrimentos al suelo y el tipo de bosque, siendo el N el principal nutrimento limitante del suelo (Reich y Bolstad, 2001).

En México, los bosques templados cubren 4×10^7 ha (~20% del territorio nacional; SEMARNAT, 2002). Ellos se localizan en las cadenas montañosas del país (95% se localizan en altitudes de 1200 a 3000 m). El estado de Oaxaca en particular ocupa el sexto lugar con la mayor cobertura de este ecosistema, donde cubre un área de 3.6×10^6 ha (Velásquez *et al.*, 2003). La composición florística varía según la región (García-Mendoza, 2004); el estrato arbóreo en general está formado por árboles de 4 a 20 m de altura, correspondientes a varias especies de los géneros *Pinus* y *Quercus*, aunque también se encuentran especies de otros géneros como *Liquidambar* y *Alnus* (Torres-Colin, 2004). La precipitación anual en estos bosques varía de 600 a 2500 mm, es marcadamente estacional (se concentra entre mayo y noviembre) y la temperatura varía de 14 a 20 °C (Trejo, 2004). Se desarrollan en suelos neutros a ácidos (pH de 5.5), con altos contenidos de MOS, cercanos a 20% (Rzedowski, 1981; Challenger, 1998). Debido al efecto de factores como la posición geográfica, el relieve y la exposición a los sistemas meteorológicos que se desarrollan tanto en la vertiente pacífica como en la del Golfo de México, en la Sierra Madre de Oaxaca y en la Sierra Madre del Sur, los bosques son más húmedos y con mayor riqueza florística que los bosques ubicados en el interior del estado (Torres-Colin, 2004). Según Velásquez *et al.* (2003), la tasa de deforestación en Oaxaca para este ecosistema es de 1% anual, debido principalmente a la intensificación del aprovechamiento forestal (en el caso de pinos) y al cambio de uso de suelo.

Actualmente no se sabe con certeza como la cantidad de lluvia que reciben los ecosistemas templados de Oaxaca repercute en la mineralización del C al influir en la comunidad microbiana y en la disponibilidad de fuentes de energía o de nutrimentos a lo largo del perfil del suelo. El entendimiento de estas relaciones contribuirá a progresar en nuestro conocimiento de la dinámica del C en dichos suelos forestales y a mejorar nuestras predicciones sobre las posibles tendencias futuras en el ciclo de este elemento.

2. OBJETIVOS

2.1 General

Determinar si la mineralización de la MOS de bosques templados está limitada por la disponibilidad de C, por la de macronutrientes (N y P) o por ambas.

2.2 Particulares

- Determinar la tasa de mineralización de la MO en el suelo superficial (0-5 cm de profundidad) y en el más profundo (25-30 cm) de bosques templados bajo condiciones contrastantes de lluvia (800 vs. 1400 mm de lluvia anual).
- Determinar si la estacionalidad de las lluvias afecta la mineralización de la MO en el suelo superficial (0-5 cm) y en el más profundo (25-30 cm) de bosques templados bajo condiciones contrastantes de lluvia (800 vs. 1400 mm).
- Determinar los efectos en la mineralización de la MO al agregar C, N y P disponible en el suelo superficial (0-5 cm) y en el más profundo (25-30 cm) de bosques templados bajo condiciones contrastantes de lluvia (800 vs. 1400 mm).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

El estudio se realizó en bosque mixto de pino-encino y bosque encino-pino en el municipio de Ixtlán de Juárez, localizado en la Sierra Norte de Oaxaca (63 km al noroeste de la ciudad de Oaxaca). La región está ubicada en la provincia fisiográfica denominada “Sistema Montañoso del Norte de Oaxaca” (Ferrusquía-Villafranca, 1993), entre los paralelos 17° 18’16” y 17° 34’00” de latitud y los meridianos 96° 21’29” y 96° 20’00” de longitud.

Es una comunidad campesina forestal que posee un marcado interés por conservar las funciones ecológicas y la integridad del bosque. Cuenta con una empresa comunal propia de la industria de aserrío y fábrica de muebles. El sistema de aprovechamiento del bosque parte de la elaboración de un plan de manejo forestal que contempla diferentes aspectos, como son: protección al bosque contra incendios forestales, plagas y enfermedades, restauración y conservación de suelos, así como plantaciones forestales. Todo esto le permite ser una comunidad exitosa desde el punto de vista social, económico y de manejo de sus ecosistemas.

La región presenta una topografía accidentada, con pendientes entre 40 y 60% y altitud entre 2000 y 3200 m. El principal tipo de suelo es Acrisol húmico (Ah), con textura media limosa (Alfaro-Sánchez, 2004). El clima es templado húmedo con lluvias en verano (INEGI, 1999). Alrededor de 90% de la precipitación se concentra entre mayo y noviembre, mientras que en los meses secos es menor a los 30 mm mensuales (Fig. 6). La temperatura media anual varía entre 15-17 °C (INEGI, 1999).

Estos bosques presentan diferencias marcadas en cuanto a la humedad, según su ubicación en el sistema montañoso. Los sitios orientados en la vertiente del Golfo de México reciben una mayor cantidad de lluvia anual (2500 mm) que los sitios más

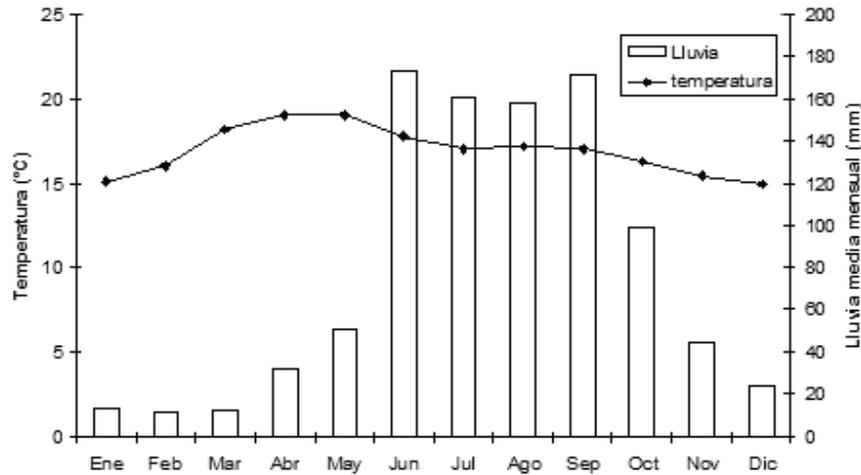


Figura 6. Lluvia y temperatura medias (1955-2003; estación meteorológica no. 20041 Ixtlán de Juárez; 17°20'00" N, 96°29'00" O, 2075 msnm; Servicio Meteorológico Nacional).

continentales orientados a la vertiente del Pacífico (800 mm). Los bosques llegan a tener una altura entre 20 y 40 m y fisonómicamente presentan un dosel cerrado. Las principales especies de pino son *Pinus oaxacana* y *P. leiophylla*, además de *P. rudis* en las partes altas y de *P. pseudostrobus* en las más húmedas, donde también existen bosques de *P. ayacahuite*, *P. patula* y *P. chiapensis* (Rzendowski, 1981).

Las especies más abundantes en el bosque de pino-encino son *Pinus oaxacana* (pino de zarcina grande, pino corriente), *P. pseudostrobus* (pino negro liso, laccu hedia), *P. patula*, *P. patula* var. *Longipedunculata* (pino colorado, ya yeri utzi) y *P. rudis* (yayeri vechalri), presentes en el estrato superior y cuya altura varía entre los 30 y 40 m. En el siguiente estrato que alcanza hasta 20 m de altura se encuentran los encinos, principalmente *Quercus crassifolia* (encino cucharilla rojo), *Q. rugosa* (encino roble) y *Q. laurina* (encino), que se presentan con la misma abundancia que los pinos. También se encuentran algunas latifoliadas como *Arbutus xalapensis* (madroño), *Alnus acuminata* (palo de águila), *Prunus serotina* (cerezo montés) y *Cercocarpus macrophyllus* (ramoncillo, palo bendito; Rainforest Alliance, 2001).

En cuanto al bosque de encino-pino, en el estrato arbóreo se observan pinos en forma dispersa que alcanzan los 25 m de altura, principalmente *Pinus teocote*, *P. oaxacana* (pino de zarcina grande, pino corriente) y *P. leiophylla*. Las principales especies de encinos son *Quercus crassifolia* (encino cucharilla rojo), *Q. castanea* (ya dixia), *Q. peduncularis* (encino amarillo), *Q. laurina* (encino), *Q. obtusata* (encino amarillo, ya yu), *Q. oleoides* (encino) y *Q. conspersa* (encino negro de hoja delgada). Otras latifoliadas presentes son *Arbutus xalapensis* (madroño), *Prunus serotina* (cerezo montés), *Lysiloma acapulcensis* (guaje) y *Alnus glabrata* (palo de águila; Rainforest Alliance, 2001).

Las variaciones ambientales de la Sierra Norte de Oaxaca, así como la organización social de la comunidad de Ixtlán de Juárez, ofrecen un marco adecuado para explorar las diferencias en la precipitación anual sobre la producción de CO₂ del suelo.

Diseño experimental

En el Municipio de Ixtlán de Juárez, Oaxaca, se seleccionaron dos bosques con composición forestal parecida y sin aprovechamiento forestal, uno en la región seca de la sierra (RS; 800 mm de precipitación anual) ubicado 6 km al noreste de Ixtlán de Juárez (17°23'20.4" norte y 96°28'03.1" oeste) y otro en la región húmeda (RH; cantidad de lluvia anual 1400 mm) 8 km al noroeste de Ixtlán de Juárez (17°23'54.4" norte y 96°29'32.9" oeste). Durante la estación seca (mayo) y durante la estación húmeda (octubre) del año 2005 se tomaron cinco muestras del suelo (ver el apartado Muestreo del suelo) en cada bosque a dos profundidades: de 0 a 5 cm y de 25 a 30 cm (Fig. 7).

De cada muestra se tomaron cinco submuestras (una para cada tratamiento) para su incubación (70 días) y determinación de la producción de CO₂ con cuatro

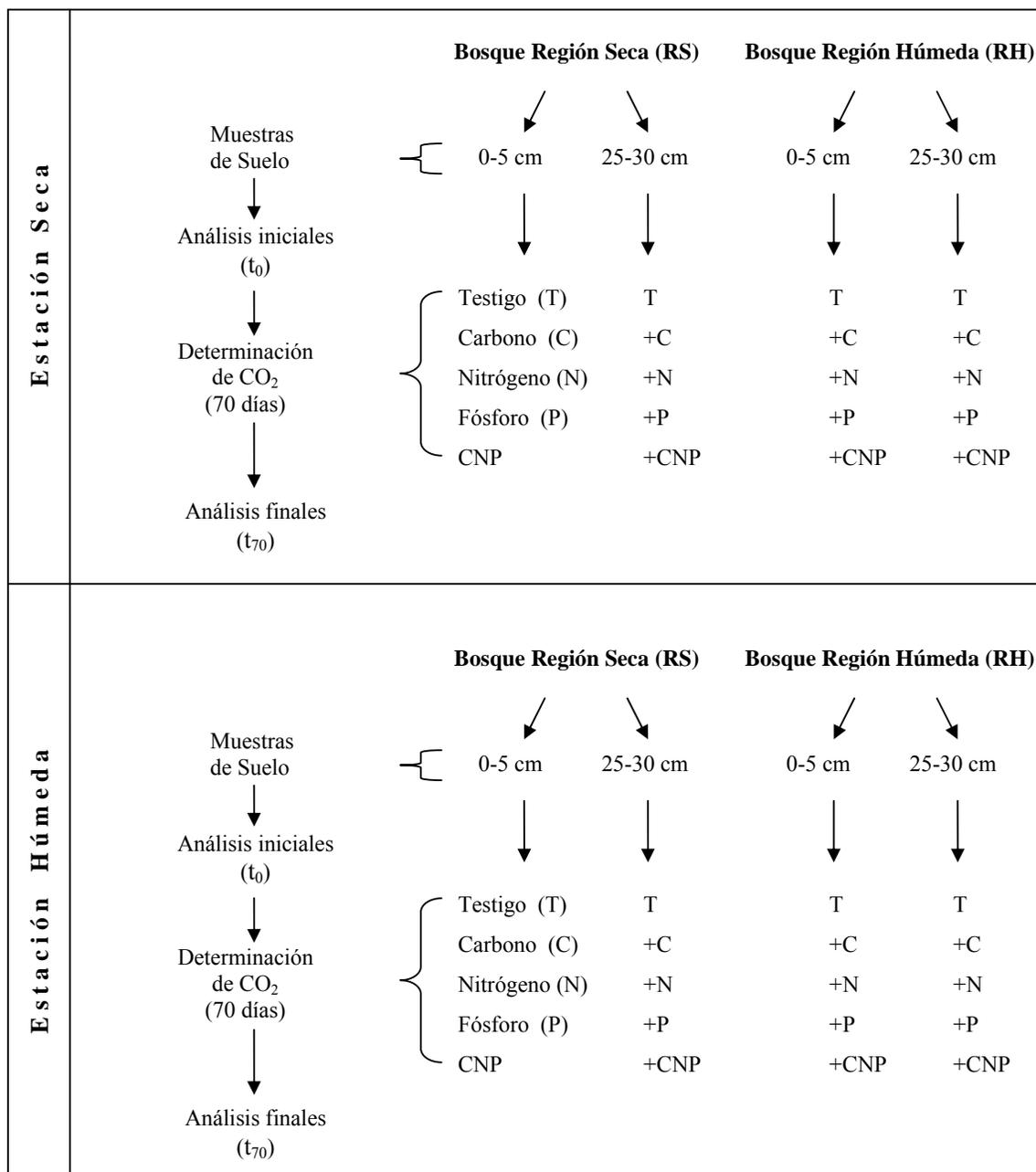


Figura 7. Diseño experimental.

tratamientos experimentales: +C, +N, +P y +CNP (ver el apartado Fertilización de las muestras de suelo) y la restante fue mantenida como testigo. En total, en cada estación del año se trabajó con 100 submuestras de suelo (2 bosques × 5 muestras × 2 profundidades × 5 tratamientos). Al inicio del período de incubación correspondiente a

las muestras de cada estación (*i.e.* muestras de la estación seca y de la estación húmeda) se determinó para cada muestra la concentración de C total, N total, P total, C en biomasa microbiana del suelo (CBMS), N en biomasa microbiana del suelo (NBMS), N mineral (N-NO_3^- y N-NH_4^+) y P extraíble. Al final de la incubación se determinó nuevamente la concentración de CBMS, NBMS, N mineral y P extraíble.

Muestreo del suelo

Para la toma de muestras en cada bosque se trazaron cinco transectos de 50 m, estableciendo cada 10 m de distancia un punto de muestreo, esto con el fin de obtener cinco muestras con las que se elaboró una muestra compuesta por transecto. Antes de recolectar el suelo fueron removidos, manualmente, el mantillo y el horizonte de fermentación. En cada punto se recolectaron muestras del suelo de 0 a 5 y de 25 a 30 cm de profundidad; se utilizó una barrena de 10 cm de diámetro. Las muestras de suelo fueron tomadas entre el 2 y el 5 de mayo de 2005 (estación seca) y entre el 4 y el 7 de octubre de 2005 (estación húmeda). En el laboratorio, las muestras compuestas fueron homogeneizadas y tamizadas con una apertura de malla de 2 mm y almacenadas a 4 °C hasta su posterior análisis.

Incubación del suelo

Durante 10 días previos a la fertilización el suelo se estabilizó, manteniéndolo a capacidad de campo con agua desionizada. Posteriormente se tomaron 5 submuestras (por cada muestra compuesta) de 80 g cada una, se colocaron en tubos de PVC de 5 cm de diámetro, se fertilizaron (ver el apartado Fertilización de las muestras de suelo) y se metieron en recipientes de vidrio de 635 mL con tapa hermética junto con un vial con 10 mL de NaOH 1N. La determinación del CO_2 producido se hizo mediante la titulación del NaOH con HCl 1N, después de precipitar los carbonatos con BaCl_2 2.5N. El suelo se incubó a 25 °C durante 70 días, reemplazando periódicamente el vial con NaOH (1,

3, 5, 7 días y posteriormente cada 5 días) para evitar la saturación y manteniendo la humedad constante a capacidad de campo y una aireación adecuada para evitar condiciones anóxicas dentro de los recipientes.

Fertilización de las muestras de suelo

El suelo se fertilizó con una fuente de C lábil (dextrosa) y con formas inorgánicas de N (nitrato de amonio) y de P (ortofosfato), por separado o en combinación. Como fuente de C se utilizó dextrosa ($C_6H_{12}O_6$) con una concentración de $495 \mu\text{g C g}^{-1}$ suelo; como fuente de N nitrato de amonio (NH_4NO_3) en concentración de $49.5 \mu\text{g N g}^{-1}$ suelo; como fuente de P fosfato de potasio (K_2HPO_4) en concentración de $6.18 \mu\text{g P g}^{-1}$ suelo. En el tratamiento +CNP se utilizó una mezcla de los tres compuestos en la misma concentración. Las cantidades empleadas guardaron una relación C:N:P de 80:8:1 siguiendo la propuesta de Fontaine *et al.* (2004) y fueron agregadas mediante un vehículo de 2 mL de agua desionizada, usando una pipeta y mezclando posteriormente la muestra de suelo para homogeneizarla. La fertilización se aplicó solo al inicio de la incubación. En el testigo sólo se agregó agua desionizada en el mismo volumen.

Análisis químicos

Determinación de C total. Las muestras de suelo se secaron al aire, se tamizaron en malla de 2 mm y se molieron en un mortero de ágata. Previamente al análisis se secaron en una estufa a $100 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 2 h. La medición se hizo en un autoanalizador de C (Shimadzu TOC-5050A). El tamaño de la muestra fue de entre 80 y 200 mg de muestra. Como referencia se usó una curva de calibración construida con sacarosa (42.11% de C) en diferentes concentraciones.

Determinación de N total y P total. Se realizó mediante digestión Kjeldahl (Anderson e Ingram, 1993). Se pesaron 0.5 g de suelo seco, el que se digirió con 7 mL

de H₂SO₄ concentrado a una temperatura de 375 °C durante 180 min; posteriormente se aforaron a 75 mL con agua destilada, se filtraron con papel Whatman[®] no. 1 y el filtrado fue recogido en viales para su posterior lectura por colorimetría utilizando un autoanalizador (Technicon Autoanalyzer II).

Determinación de CBMS y NBMS. Se llevó a cabo mediante el método de fumigación-extracción (Vance *et al.*, 1987). Para la extracción de las muestras no fumigadas se pesaron 10 g de suelo en vasos de plástico, se les agregaron 50 mL de K₂SO₄ 0.5M, se agitaron 1 h y se filtraron con papel Whatman[®] no. 42. El filtrado fue recogido en viales (uno para CBMS y otro para NBMS) y almacenado a 4 °C hasta su análisis. Para la extracción de las muestras fumigadas se pesaron 10 g de suelo en vasos de precipitado de cristal y se metieron en un desecador de vidrio junto con 50 mL de cloroformo para la fumigación. Se aplicó vacío en el desecador durante tres ocasiones por 5 min; posteriormente esto se hizo una vez más durante 45 min para luego evacuar el aire por media hora, después de lo cual se tapó el desecador y se puso a incubar por 24 h en oscuridad a 25 °C. Transcurrido este tiempo a cada muestra se añadieron 50 mL de K₂SO₄ 0.5M y se siguió el mismo procedimiento de agitación y filtrado que con las muestras no fumigadas. La lectura de los extractos para C microbiano se hizo en un autoanalizador de C (Shimadzu TOC-5050A), usando una curva de ftalato hidrógeno de potasio para calibrarlo, mientras que para el N microbiano el análisis de los extractos se hizo por colorimetría en autoanalizador (Technicon Autoanalyzer II).

Determinación de N mineral. Se pesaron 10 g de suelo y se les agregó 50 mL de KCl 2N. Se agitaron durante 30 min, posteriormente se filtraron con papel Whatman[®] no. 1 y el filtrado fue recogido en viales y almacenado a 4 °C hasta su análisis por colorimetría (Technicon Autoanalyzer II).

Determinación de P extraíble. Se pesaron 2.5 g de suelo y se les agregó 25 mL de solución extractante Bray II (Olsen y Sommers, 1982). Se agitaron durante 40 min y se filtraron con papel Whatman® no. 1. El filtrado se recolectó en viales para su posterior análisis por colorimetría utilizando un autoanalizador (Technicon Autoanalyzer II).

Análisis estadístico

Para analizar las condiciones iniciales del suelo se aplicó un análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías, donde la región (RS y RH) y la estación de muestreo (seca y húmeda) fueron los factores a comparar. Cada profundidad del suelo fue analizada por separado. Para comparar entre profundidades se realizó una prueba de *t*. Cuando se requirió (*i.e.* en el caso de porcentajes o proporciones) se aplicó a los datos la transformación del arco seno. En el caso del N mineral se aplicó un análisis de correlación entre el nitrato y el amonio con el propósito de saber si había alguna relación significativa.

El análisis de los datos de liberación de CO₂ se llevó a cabo con los datos de CO₂ liberado día⁻¹ durante los 70 días que duró la incubación de las muestras. También se estandarizó la cantidad de CO₂ liberado por el contenido de C total y se calculó el cociente metabólico (qCO₂; mg C-CO₂ g⁻¹CBMS h⁻¹). Se aplicó a los datos un ANDEVA de tres vías, en el que la región (RS y RH), la estación de muestreo (seca y húmeda) y la fertilización (T, C, N, P, CNP) fueron los factores a comparar. Cada profundidad fue analizada por separado. Para comparar entre profundidades se realizó una prueba de *t*.

Para analizar el efecto de la fertilización al término de las incubaciones se aplicó un ANDEVA de tres vías, en el que la región (RS y RH), la estación de muestreo (seca y húmeda) y la fertilización (T, C, N, P, CNP) fueron los factores a comparar y usando

el valor inicial como covariable. Cuando los tratamientos fueron significativos ($\alpha = 0.05$) se realizó la comparación de medias mediante la prueba de Tukey. Se analizó cada profundidad por separado. Para comparar entre profundidades se realizó una prueba de t . Todos los análisis se realizaron usando el programa SPSS (versión 13.0).

4. RESULTADOS

Características del suelo

pH del suelo. El pH del suelo en los primeros 5 cm de profundidad, medido en agua, tuvo un rango de variación entre 3.7 y 4.1, pero no difirió significativamente entre las regiones (RS 3.8 ± 0.09 , RH 3.9 ± 0.09 ; $F_{(1,16)} = 0.11$, $P = 0.746$), ni con la estación de muestreo¹ (secas 4.0 ± 0.09 , lluvias 3.8 ± 0.09 ; $F_{(1,16)} = 2.61$, $P = 0.126$). En contraste, en la profundidad 25 a 30 cm el pH del suelo de la RS (4.5 ± 0.05) fue menos ácido que la RH (4.1 ± 0.05 ; $F_{(1,16)} = 18.50$, $P = 0.001$), y en secas (4.5 ± 0.05) fue menos ácido que en lluvias (4.2 ± 0.05 ; $F_{(1,16)} = 14.59$, $P = 0.002$). El suelo de la capa 0 a 5 cm de profundidad fue más ácido que el de la capa ubicada a 25-30 cm (3.9 ± 0.13 y 4.3 ± 0.12 , respectivamente; $t_{(38, 0.05)} = 5.23$, $P < 0.001$).

C total, N total y P total

La concentración de C total en el suelo de ambas profundidades fue significativamente mayor en el suelo de la RS que en el de la RH y no hubo diferencia significativa entre las estaciones (Figura 8a, Cuadro 1). El suelo de la profundidad 0 a 5 cm presentó 3 y 5 veces más C total que el de 25 a 30 cm en la RS y en la RH, respectivamente ($t_{(38, 0.05)} = 12.03$, $P < 0.001$).

La concentración de N total en la profundidad 0 a 5 cm fue estadísticamente similar entre regiones (Figura 8b, Cuadro 1). Los suelos recolectados en lluvias presentaron una mayor concentración de N total que los recolectados en secas. En la profundidad 25 a 30 cm hubo una interacción significativa entre la región y la estación de muestreo: la concentración de N total en el suelo de la RS fue mayor en las muestras

¹ Con el propósito de facilitar la lectura de los resultados me referiré a la estación seca como “secas” y a la estación húmeda como “lluvias”. Sin embargo, es importante aclarar que las muestras de suelo se incubaron bajo las mismas condiciones de temperatura y de humedad y que las palabras “secas” y “lluvias” sólo hacen referencia a la estación durante la cuál el suelo fue recolectado y no implican una mayor o menor temperatura ni humedad durante el desarrollo de las incubaciones.

Cuadro 1. Resultados del ANDEVA de dos factores para el análisis de los contenidos totales de C, N y P del suelo y sus relaciones. gl grados de libertad; Reg región; Est estación.

Variable	Profundidad del suelo (cm)	gl	Cuadrados medios	F	P
C total					
Región	0-5	1,16	10088582805	21.36	< 0.001
	25-30	1,16	8009562856	88.49	< 0.001
Estación	0-5	1,16	20462645	0.04	0.838
	25-30	1,16	102527504	1.13	0.303
Reg * Est	0-5	1,16	1077365205	2.28	0.150
	25-30	1,16	361615592	3.99	0.063
N total					
Región	0-5	1,16	102863.69	0.05	0.824
	25-30	1,16	6534085.36	21.32	< 0.001
Estación	0-5	1,16	24820722.09	12.31	0.003
	25-30	1,16	548079.76	1.79	0.200
Reg * Est	0-5	1,16	2031610.52	1.01	0.330
	25-30	1,16	6635877.13	21.65	< 0.001
P total					
Región	0-5	1,16	111613.75	9.93	0.006
	25-30	1,16	200616.47	21.66	< 0.001
Estación	0-5	1,16	13472.20	1.20	0.290
	25-30	1,16	15974.81	1.72	0.208
Reg * Est	0-5	1,16	18320.62	1.63	0.220
	25-30	1,16	123232.44	13.30	0.002
C:N					
Región	0-5	1,16	128.22	12.21	0.003
	25-30	1,16	398.01	77.24	< 0.001
Estación	0-5	1,16	71.065	6.77	0.019
	25-30	1,16	6.61	1.28	0.274
Reg * Est	0-5	1,16	8.12	0.77	0.392
	25-30	1,16	36.94	7.17	0.017
C:P					
Región	0-5	1,16	390618.02	2.48	0.135
	25-30	1,16	28493.70	6.59	0.021
Estación	0-5	1,16	213169.95	1.35	0.262
	25-30	1,16	6724.91	1.56	0.230
Reg * Est	0-5	1,16	8103.53	0.05	0.823
	25-30	1,16	80269.52	18.57	0.001

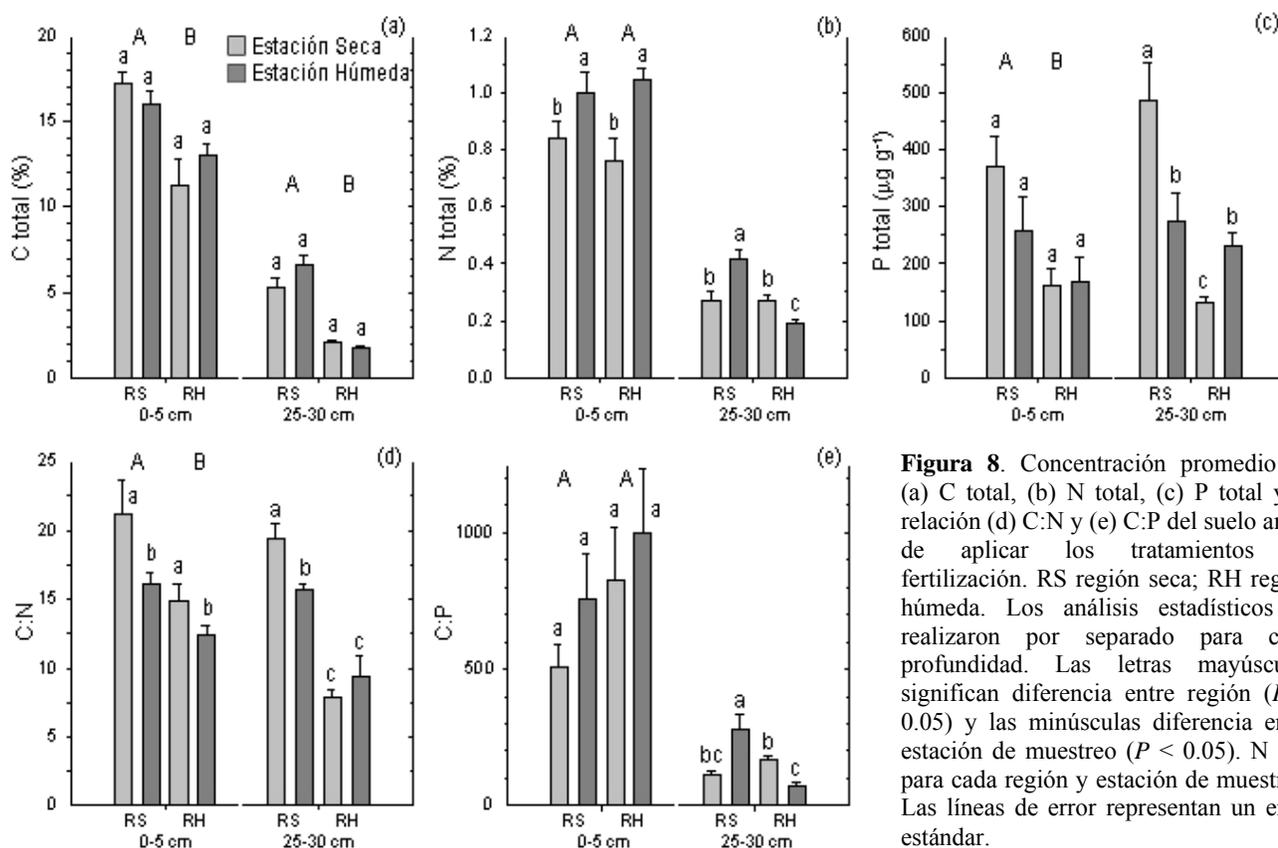
de lluvias que en las de secas, mientras que en la RH la concentración fue mayor en las muestras de secas que en las de lluvias. La concentración de N total fue tres veces mayor en la profundidad 0 a 5 cm que en la 25 a 30 cm ($t_{(38, 0.05)} = 13.80$, $P < 0.001$).

La concentración de P total en el suelo de 0 a 5 cm fue significativamente mayor en la RS que en el suelo de la RH y no hubo diferencia significativa entre las estaciones (Figura 8c, Cuadro 1). En la profundidad 25 a 30 cm la interacción entre región y

estación fue significativa: la concentración de P total en la RS fue mayor en las muestras de secas que en las de lluvias, mientras que en la RH la concentración fue mayor en las muestras de lluvias respecto a las de secas. La concentración de P total no varió significativamente con la profundidad del suelo ($t_{(38, 0.05)} = 0.89, P = 0.378$).

El cociente C:N total del suelo en la profundidad 0 a 5 cm resultó ser significativamente mayor en la RS con respecto a la RH, y significativamente mayor en secas en comparación con lluvias (Figura 8d, Cuadro 1). En la profundidad 25 a 30 cm la interacción entre región y estación resultó significativa: en el suelo de la RS el cociente C:N total fue mayor en las muestras de secas y en la RH la relación no varió con la estación. El valor del cociente C:N total no fue significativamente diferente en las profundidades ($t_{(38, 0.05)} = 2.01, P = 0.051$).

El cociente C:P total del suelo en la profundidad 0 a 5 cm no fue



significativamente diferente entre regiones ni entre estaciones (Figura 8e, Cuadro 1). Sin embargo, en la profundidad 25 a 30 cm hubo interacción significativa entre región y estación: el cociente C:P del suelo de la RS fue mayor en las muestras de lluvias respecto a las de secas, mientras que en el suelo de la RH fue mayor en las muestras de secas que en las de lluvias. El valor del cociente C:P total fue mayor en la profundidad 0 a 5 cm que en 25 a 30 cm ($t_{(38, 0.05)} = 6.58, P < 0.001$).

N mineral y P extraíble

La concentración de NO_3^- en la profundidad 0 a 5 cm fue similar en ambas regiones, sin embargo, fue mayor en lluvias que en secas (Figura 9a, Cuadro 2). En la profundidad 25 a 30 cm la interacción entre región y estación fue significativa: la concentración de NO_3^- en la RS fue mayor en las muestras de secas en comparación con las de lluvias, mientras que en la RH la concentración de NO_3^- fue mayor en lluvias con respecto a secas. La concentración de NO_3^- fue mayor en la capa 0 a 5 cm que en la 25 a 30 cm ($t_{(38, 0.05)} = 3.20, P = 0.003$).

La concentración de NH_4^+ en el suelo 0 a 5 cm fue significativamente mayor en la RH con respecto a la RS y significativamente mayor en las muestras de lluvias que en las de secas (Figura 9b, Cuadro 2). En la profundidad 25 a 30 cm la concentración de NH_4^+ fue similar en el suelo de ambas regiones, sin embargo, la concentración fue mayor en las muestras de lluvias que en las de secas. La diferencia de la concentración de NH_4^+ entre profundidades no fue significativa ($t_{(38, 0.05)} = 0.62, P = 0.542$).

El NO_3^- y el NH_4^+ se asociaron significativamente en la profundidad 0 a 5 cm del suelo ($r = 0.72, P = 0.02$) en el suelo de la RH (15.8 ± 2.3), pero no hubo correlación entre ambas en el suelo de la RS (27.3 ± 5.4). Tampoco se encontró correlación significativa entre el NO_3^- y NH_4^+ en la profundidad 25 a 30 cm (17.1 ± 3.3 en RS y 5.6 ± 1.2 en RH).

Cuadro 2. Resultados del ANDEVA de dos factores para el análisis del contenido inicial de nitrato, amonio y P extraíble del suelo. gl grados de libertad; Reg región; Est estación.

Variable	Profundidad del suelo (cm)	gl	Cuadrados medios	F	P
N-NO ₃ ⁻					
Región	0-5	1,16	17747.09	4.51	0.050
	25-30	1,16	6663.08	19.10	< 0.001
Estación	0-5	1,16	109882.90	27.92	< 0.001
	25-30	1,16	580.29	1.66	0.215
Reg * Est	0-5	1,16	5705.78	1.45	0.246
	25-30	1,16	3790.33	10.86	0.005
N-NH ₄ ⁺					
Región	0-5	1,16	215.43	32.77	< 0.001
	25-30	1,16	4.32	0.55	0.470
Estación	0-5	1,16	123.60	18.80	0.001
	25-30	1,16	74.96	9.48	0.007
Reg * Est	0-5	1,16	24.86	3.78	0.070
	25-30	1,16	0.20	0.02	0.877
P extraíble					
Región	0-5	1,16	10685.14	75.64	< 0.001
	25-30	1,16	1645.84	7.37	0.015
Estación	0-5	1,16	252.19	1.79	0.200
	25-30	1,16	79.64	0.36	0.559
Reg * Est	0-5	1,16	0.31	0.00	0.963
	25-30	1,16	51.94	0.23	0.636

La concentración de P extraíble Bray II en ambas profundidades fue mayor en el suelo de la RH que en el de la RS y no fue estadísticamente diferente entre la estación de muestreo (Figura 9c, Cuadro 2). En la profundidad 0 a 5 cm la concentración de P extraíble fue el doble que en el suelo de 25 a 30 cm ($t_{(38, 0.05)} = 2.35$, $P = 0.024$).

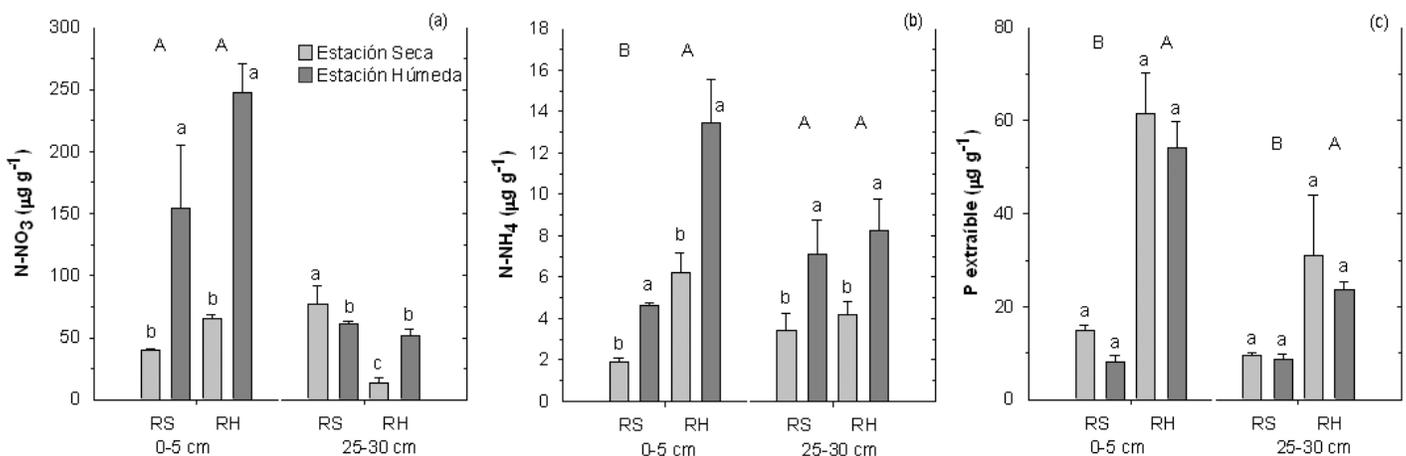


Figura 9. Concentración promedio de (a) nitrato, (b) amonio y (c) P extraíble del suelo antes de aplicar los tratamientos de fertilización. RS región seca; RH región húmeda. Los análisis estadísticos se realizaron por separado para cada profundidad. Las letras mayúsculas significan diferencia entre región ($P < 0.05$) y las minúsculas diferencia entre estación de muestreo ($P < 0.05$). $N = 5$ para cada región y estación de muestreo. Las líneas de error representan un error estándar.

CBMS y NBMS

Para el CBMS en la profundidad 0 a 5 cm se encontró significativa la interacción entre región y estación (Cuadro 3). El CBMS de la RS fue mayor en las muestras de secas que en las de lluvias. En contraste, el CBMS de la RH fue mayor en lluvias que en secas (Figura 10a). En la profundidad 25 a 30 cm el CBM fue mayor en el suelo de la RS en relación con el suelo de la RH y mayor en las muestras de secas que en las de lluvias. La concentración de CBMS fue casi tres veces mayor en la profundidad 0 a 5 cm que en la capa 25 a 30 cm ($t_{(38, 0.05)} = 10.40$, $P < 0.001$).

La concentración de NBMS en la profundidad 0 a 5 cm también presentó la interacción entre región y estación (Cuadro 3): el suelo de la RS tuvo mayor

Cuadro 3. Resultados del ANDEVA de dos factores para el análisis del contenido inicial de CBMS y NBMS, relación CBMS:NBMS y CBMS:Ctotal. gl grados de libertad; Reg región; Est estación

Variable	Profundidad del suelo (cm)	gl	Cuadrados medios	F	P
CBMS					
Región	0-5	1,16	799648.04	2.05	0.172
	25-30	1,16	2276498.54	18.45	0.001
Estación	0-5	1,16	60737.83	0.16	0.698
	25-30	1,16	2739102.71	22.20	< 0.001
Reg * Est	0-5	1,16	1972183.77	5.05	0.039
	25-30	1,16	232306.86	1.88	0.189
NBMS					
Región	0-5	1,16	79072.15	4.39	0.052
	25-30	1,16	14837.05	3.59	0.076
Estación	0-5	1,16	67230.64	3.74	0.071
	25-30	1,16	90262.05	21.83	< 0.001
Reg * Est	0-5	1,16	116396.18	6.47	0.022
	25-30	1,16	374.58	0.09	0.767
CBMS : NBMS					
Región	0-5	1,16	93.92	8.73	0.009
	25-30	1,16	70.58	3.34	0.086
Estación	0-5	1,16	70.99	6.60	0.021
	25-30	1,16	36.86	1.75	0.205
Reg * Est	0-5	1,16	44.64	4.15	0.059
	25-30	1,16	42.49	2.01	0.175
CBMS : C total (%)					
Región	0-5	1,16	1.25	12.22	0.003
	25-30	1,16	13.61	16.72	0.001
Estación	0-5	1,16	0.03	0.31	0.584
	25-30	1,16	41.18	50.60	< 0.001
Reg * Est	0-5	1,16	0.16	1.58	0.226
	25-30	1,16	8.84	10.86	0.005

concentración de NBM en las muestras de secas en comparación con las de lluvias, mientras que el suelo de la RH no tuvo diferencia entre las estaciones de muestreo (Figura 10b). En la profundidad 25 a 30 cm la concentración de esta variable no fue significativamente diferente entre regiones, pero fue significativamente mayor en las muestras de secas que en las de lluvias. La concentración de NBMS fue de más del doble en la profundidad 0 a 5 cm que en 25 a 30 cm ($t_{(38, 0.05)} = 6.31, P < 0.001$).

El cociente C:N en la BMS de la profundidad 0 a 5 cm fue significativamente mayor en el suelo de la RS en comparación con el suelo de la RH y significativamente mayor en lluvias que en secas (Figura 10c, Cuadro 3). En contraste, en la profundidad

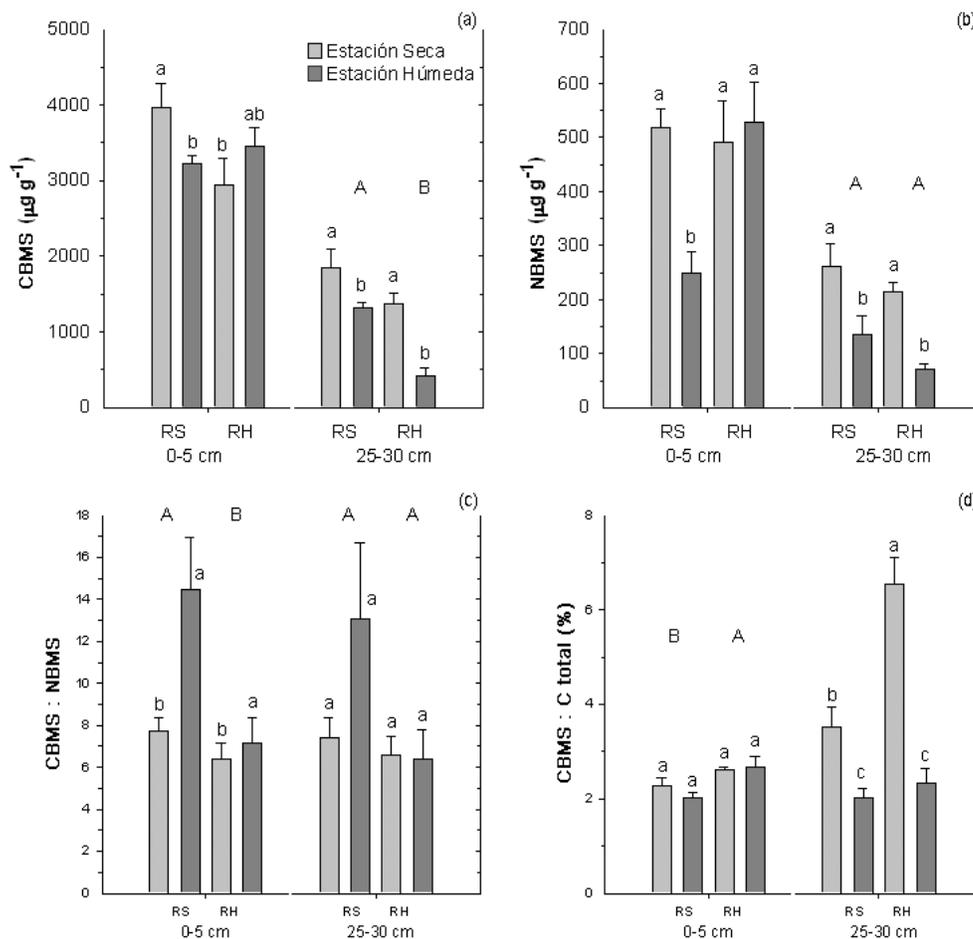


Figura 10. Concentración promedio de (a) CBMS, (b) NBMS y las relaciones (c) C:N en BMS y (d) CBMS:C total del suelo antes de aplicar los tratamientos de fertilización. RS región seca; RH región húmeda. Los análisis estadísticos se realizaron por separado para cada profundidad. Las letras mayúsculas significan diferencia entre región ($P < 0.05$) y las minúsculas diferencia entre estación de muestreo ($P < 0.05$). $N = 5$ para cada región y estación de muestreo. Las líneas de error representan un error estándar.

25 a 30 cm no se encontró diferencia entre regiones ni entre estaciones. El cociente C:N en la BMS fue similar en ambas profundidades ($t_{(38, 0.05)} = 0.37, P = 0.712$).

El cociente CBMS:C total del suelo en la profundidad 0 a 5 cm fue mayor en la RH en relación a la RS y no presentó diferencia con la estación de muestreo (Figura 10d, Cuadro 3). En la profundidad 25 a 30 cm, la interacción entre región y estación resultó significativa: ambas regiones presentaron un valor mayor durante secas en comparación con lluvias, siendo la diferencia mayor en la RH. El cociente CBMS:C total del suelo fue mayor en la profundidad 25 a 30 cm en relación a 0 a 5 cm ($t_{(38, 0.05)} = 2.70, P = 0.010$).

Fertilización de las muestras de suelo

En la profundidad 0 a 5 cm la liberación de CO₂ durante la incubación fue mayor en la RS respecto a la RH ($F_{(1,80)} = 64.17, P < 0.001$) y mayor durante secas en comparación con lluvias ($F_{(1,80)} = 62.23, P < 0.001$; Figura 11). La liberación de CO₂ fue mayor en los suelos que recibieron +C ($32.58 \pm 0.56 \mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo día}^{-1}$) y +CNP ($32.55 \pm 0.56 \mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo día}^{-1}$) respecto a los que recibieron +P ($29.72 \pm 0.56 \mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo día}^{-1}$), +N ($29.53 \pm 0.56 \mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo día}^{-1}$) y el testigo ($29.52 \pm 0.56 \mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo día}^{-1}$; $F_{(4,80)} = 8.45, P < 0.001$); estos tres últimos tratamientos no presentaron diferencias significativas entre sí.

En la profundidad 25 a 30 cm la interacción entre región y estación de muestreo fue significativa ($F_{(1, 80)} = 4.62, P = 0.035$): la diferencia entre estaciones fue solo en la RH. En esta profundidad los suelos con la mayor liberación de CO₂ ($F_{(4,80)} = 28.79, P < 0.001$) fueron los fertilizados con +C ($15.31 \pm 0.25 \mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo día}^{-1}$) y +CNP ($15.14 \pm 0.25 \mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo día}^{-1}$), mientras que los fertilizados con +N ($12.87 \pm 0.25 \mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo día}^{-1}$), el testigo ($12.79 \pm 0.25 \mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo día}^{-1}$) y con +P ($12.64 \pm 0.25 \mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo día}^{-1}$) no fueron diferentes significativamente entre sí.

La liberación de CO₂ desde el suelo en la profundidad 0 a 5 cm fue de más del doble que la correspondiente a las muestras en 25 a 30 cm de profundidad ($t_{(198, 0.05)} = 38.80, P < 0.001$; Figura 11).

Las muestras de suelo fertilizadas con +C o +CNP en comparación con el testigo o las muestras fertilizadas con +N y +P liberaron 10% más de CO₂ en la profundidad 0 a 5 cm y 20% más en la profundidad 25 a 30 cm. La mayor liberación de CO₂ por parte de las muestras fertilizadas con +C y +CNP se observó durante los primeros ocho días en secas (intervalo de liberación diaria de 57.47 a 84.36 $\mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo}$ 0 a 5 cm y 38.73 a 50.31 $\mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo}$ 25 a 30 cm) y se extendió durante los primeros catorce días en lluvias (intervalo de liberación diaria de 34.37 a 54.06 $\mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo}$ 0 a 5 cm y 22.07 a 33.47 $\mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo}$ 25 a 30 cm). Después de dicho periodo la liberación de CO₂ fue similar a la del testigo.

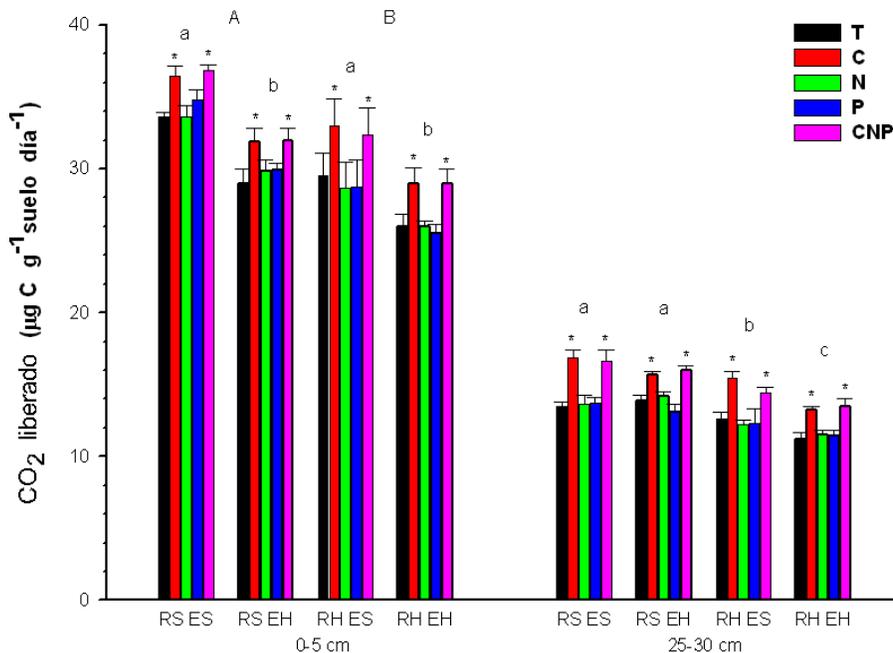


Figura 11. CO₂ liberado durante 70 días de incubación posteriores a la fertilización. RS región seca; RH región húmeda; ES estación seca; EH estación húmeda. Los tratamientos fueron: T, testigo; C, adición de 495 $\mu\text{g C g}^{-1}\text{suelo}$; N, adición de 49.5 $\mu\text{g N g}^{-1}\text{suelo}$; P, adición de 6.2 $\mu\text{g P g}^{-1}\text{suelo}$; CNP, adición de los tres en la misma concentración. Los análisis estadísticos se realizaron por separado para cada profundidad. Las letras mayúsculas significan diferencia entre región ($P < 0.05$); las minúsculas diferencia entre estación ($P < 0.05$); * = los tratamientos son significativamente diferentes del control ($P < 0.05$). $N = 5$ para cada región y estación. Las líneas de error representan un error estándar.

El cociente CO₂ liberado : C total en la profundidad del suelo 0 a 5 cm resultó con la interacción significativa entre la región y la estación de muestreo ($F_{(1,80)} = 9.99$, $P = 0.002$): la diferencia entre estaciones fue mayor en la RH respecto a la RS (Figura 12). No hubo diferencia en los tratamientos de fertilización ($F_{(4,80)} = 1.54$, $P = 0.198$).

En la capa 25 a 30 cm de profundidad la interacción entre la región y la estación de muestreo también fue significativa ($F_{(1,80)} = 15.42$, $P < 0.001$): el cociente CO₂ liberado:C total en la RS fue mayor en las muestras de secas, mientras que en la RH fue mayor en las de lluvias. Los tratamientos +C y +CNP fueron significativamente diferentes en comparación con el testigo, +N o +P ($F_{(4,80)} = 3.75$, $P = 0.008$). El cociente CO₂ liberado:C total fue mayor en la profundidad 25 a 30 cm en comparación con 0 a 5 cm ($t_{(198, 0.05)} = 10.49$, $P < 0.001$; Figura 12).

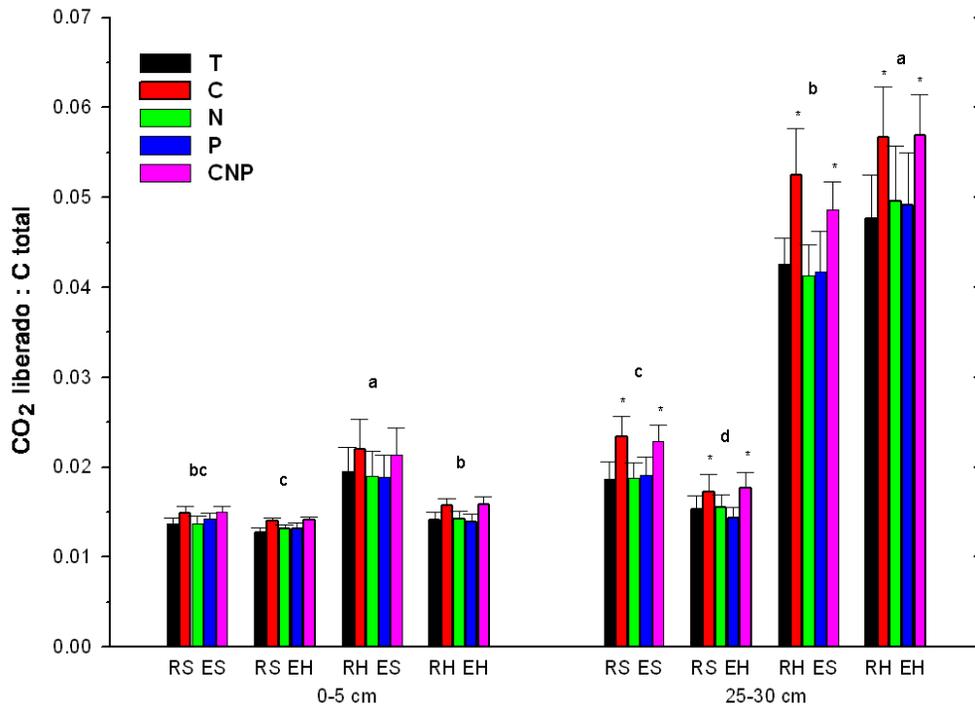


Figura 12. CO₂ liberado : C total. RS región seca; RH región húmeda; ES estación seca; EH estación húmeda. Los tratamientos fueron: T, testigo; C, adición de 495 μg C g⁻¹ suelo; N, adición de 49.5 μg N g⁻¹ suelo; P, adición de 6.2 μg P g⁻¹ suelo; CNP, adición de los tres en la misma concentración. Los análisis estadísticos se realizaron por separado para cada profundidad. Las letras mayúsculas significan diferencia entre región ($P < 0.05$); las minúsculas diferencia entre estación ($P < 0.05$); * = los tratamientos son significativamente diferentes del control ($P < 0.05$). N = 5 para cada región y estación. Las líneas de error representan un error estándar.

El cociente metabólico (qCO_2) en la profundidad 0 a 5 cm no difirió entre regiones ($F_{(1,80)} = 0.85$, $P = 0.360$), aunque fue mayor en las muestras de lluvias respecto a las de secas ($F_{(1,80)} = 15.84$, $P < 0.001$) y no hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(4,80)} = 1.10$, $P = 0.361$; Figura 13).

En la profundidad 25 a 30 cm el qCO_2 fue mayor en la RH respecto a la RS ($F_{(1,80)} = 11.26$, $P = 0.001$) y en las muestras de lluvias que en las de secas ($F_{(1,80)} = 41.23$, $P < 0.001$). En esta profundidad tampoco hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(4,80)} = 1.09$, $P = 0.366$). El qCO_2 fue mayor en 25 a 30 cm respecto a 0 a 5 cm ($t_{(198, 0.05)} = 2.42$, $P = 0.016$; Figura 13).

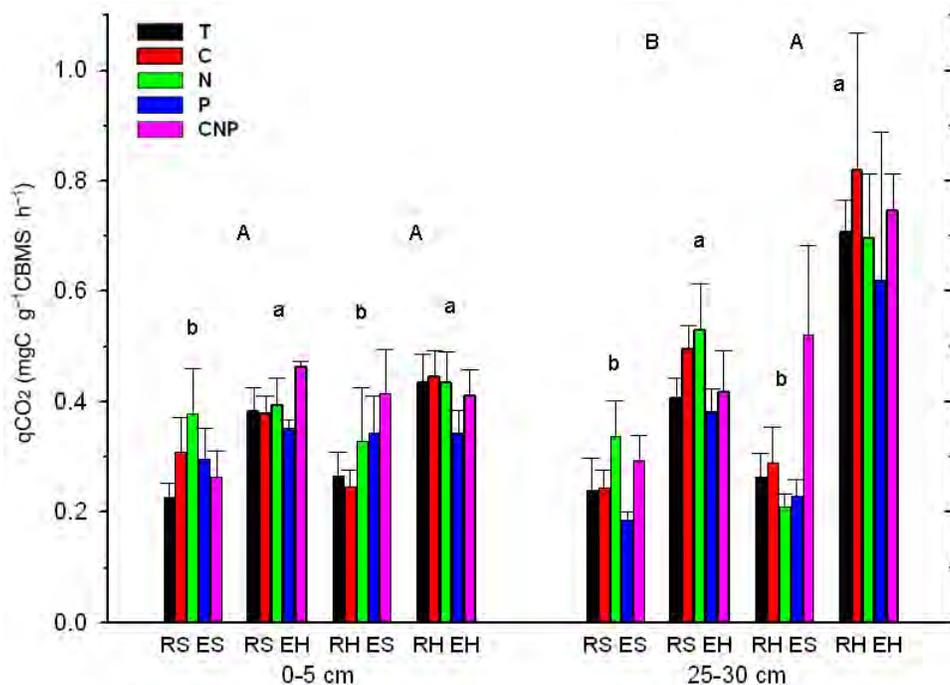


Figura 13. Cociente metabólico (qCO_2). RS región seca; RH región húmeda; ES estación seca; EH estación húmeda. Los tratamientos fueron: T, testigo; C, adición de $495 \mu\text{g C g}^{-1}$ suelo; N, adición de $49.5 \mu\text{g N g}^{-1}$ suelo; P, adición de $6.2 \mu\text{g P g}^{-1}$ suelo; CNP, adición de los tres en la misma concentración. Los análisis estadísticos se realizaron por separado para cada profundidad. Las letras mayúsculas significan diferencia entre región ($P < 0.05$); las minúsculas diferencia entre estación ($P < 0.05$); * = los tratamientos son significativamente diferentes del control ($P < 0.05$). $N = 5$ para cada región y estación. Las líneas de error representan un error estándar.

Condiciones al final de la incubación

N mineral y P extraíble

La concentración final de NO_3^- en el suelo superficial (0 a 5 cm de profundidad) no fue diferente con respecto a la concentración inicial y la interacción entre región y estación de muestreo fue significativa (Cuadro 4, Figura 14a): la diferencia entre las estaciones de muestreo fue mayor en la RH que en la RS. La aplicación de los tratamientos de fertilización produjo diferencias significativas, la concentración de NO_3^- fue mayor en los tratamientos +N ($222.70 \mu\text{g g}^{-1} \pm 12.48$) y +CNP ($214.86 \mu\text{g g}^{-1} \pm 12.48$) en comparación con el testigo ($178.73 \mu\text{g g}^{-1} \pm 12.48$), +P ($172.25 \mu\text{g g}^{-1} \pm 12.48$) y +C ($170.35 \mu\text{g g}^{-1} \pm 12.48$).

En la profundidad 25 a 30 cm la concentración final de NO_3^- no fue significativamente diferente respecto a la concentración inicial. No hubo diferencias entre regiones, sin embargo, la concentración de NO_3^- fue mayor en las muestras de secas respecto a las de lluvias. Una vez más los tratamientos fueron diferentes y la

Cuadro 4. Resultados del ANDEVA de tres factores para el análisis del contenido final de nitrato, amonio y P extraíble. gl= grados de libertad; inicio= covariable valor inicial; Reg= región; Est= estación; Fert= fertilización.

Variable	Profundidad del suelo (cm)	gl	Cuadrados medios	F	P
N- NO_3^-					
inicio	0-5	1,79	15.74	0.00	0.944
	25-30	1,79	1014.21	1.48	0.228
Región	0-5	1,79	332725.29	106.81	<0.001
	25-30	1,79	2654.71	3.87	0.053
Estación	0-5	1,79	25480.35	8.18	0.005
	25-30	1,79	2819.35	4.11	0.047
Fertilización	0-5	4,79	12497.46	4.01	0.005
	25-30	4,79	2167.52	3.16	0.018
Reg * Est	0-5	1,79	64157.45	20.60	<0.001
	25-30	1,79	1015.72	1.48	0.227
Reg * Fert	0-5	4,79	1855.80	0.60	0.667
	25-30	4,79	244.25	0.36	0.839
Est * Fert	0-5	4,79	489.05	0.16	0.959
	25-30	4,79	1448.50	2.11	0.087
Reg * Est * Fert	0-5	4,79	774.13	0.25	0.910
	25-30	4,79	579.53	0.84	0.501

Cuadro 4. Continuación

Variable	Profundidad del suelo (cm)	gl	Cuadrados medios	F	P
N-NH ₄ ⁺					
inicio	0-5	1,79	1185.85	5.41	0.023
	25-30	1,79	1506.77	14.40	<0.001
Región	0-5	1,79	513.21	2.34	0.130
	25-30	1,79	292.47	2.79	0.099
Estación	0-5	1,79	295.45	1.35	0.249
	25-30	1,79	443.05	4.23	0.043
Fertilización	0-5	4,79	231.85	1.06	0.383
	25-30	4,79	1614.79	15.43	<0.001
Reg * Est	0-5	1,79	50.81	0.23	0.631
	25-30	1,79	365.76	3.49	0.065
Reg * Fert	0-5	4,79	181.69	0.83	0.511
	25-30	4,79	17.71	0.17	0.953
Est * Fert	0-5	4,79	159.00	0.73	0.577
	25-30	4,79	24.83	0.24	0.917
Reg * Est * Fert	0-5	4,79	72.57	0.33	0.856
	25-30	4,79	19.26	0.18	0.946
P extraíble					
inicio	0-5	1,79	9717.62	39.18	<0.001
	25-30	1,79	15886.28	26.17	<0.001
Región	0-5	1,79	1641.16	6.62	0.012
	25-30	1,79	2408.89	3.97	0.051
Estación	0-5	1,79	0.58	0.00	0.962
	25-30	1,79	3034.33	5.00	0.028
Fertilización	0-5	4,79	154.80	0.62	0.647
	25-30	4,79	11.08	0.02	0.999
Reg * Est	0-5	1,79	185.23	0.75	0.390
	25-30	1,79	4059.83	6.69	0.012
Reg * Fert	0-5	4,79	84.13	0.34	0.851
	25-30	4,79	5.14	0.01	1.000
Est * Fert	0-5	4,79	10.30	0.04	0.997
	25-30	4,79	1.40	0.00	1.000
Reg * Est * Fert	0-5	4,79	14.44	0.06	0.994
	25-30	4,79	0.73	0.00	1.000

concentración de NO₃⁻ fue: +N (71.55 µg g⁻¹ ± 5.86) ≥ +CNP (69.92 µg g⁻¹ ± 5.86) ≥ T (53.52 µg g⁻¹ ± 5.86) ≥ +P (52.38 µg g⁻¹ ± 5.86) = +C (49.84 µg g⁻¹ ± 5.86). La profundidad 0 a 5 cm tuvo una mayor concentración de NO₃⁻ al final de la incubación que la profundidad 25 a 30 cm ($t_{(198, 0.05)} = 12.78, P < 0.001$; Figura 14a).

Al término de la incubación la concentración de NH₄⁺ en la profundidad 0 a 5 cm del suelo fue mayor en comparación con la concentración inicial (Cuadro 4, Figura

14b). No hubo diferencia entre la región, entre la estación de muestreo ni entre los tratamientos.

En la profundidad 25 a 30 cm la concentración final de NH_4^+ también fue mayor en comparación con la concentración inicial, aunque no presentó diferencias entre regiones. La concentración fue mayor en las muestras de secas que en las de lluvias y la aplicación de los tratamientos de fertilización produjo diferencias significativas, ya que la concentración final de NH_4^+ disminuyó siguiendo el siguiente orden: +N ($26.96 \mu\text{g g}^{-1} \pm 2.29$) = +CNP ($24.53 \mu\text{g g}^{-1} \pm 2.29$) > +P ($13.07 \mu\text{g g}^{-1} \pm 2.29$) \geq T ($10.29 \mu\text{g g}^{-1} \pm 2.29$) \geq +C ($6.55 \mu\text{g g}^{-1} \pm 2.29$). La diferencia entre profundidades no fue

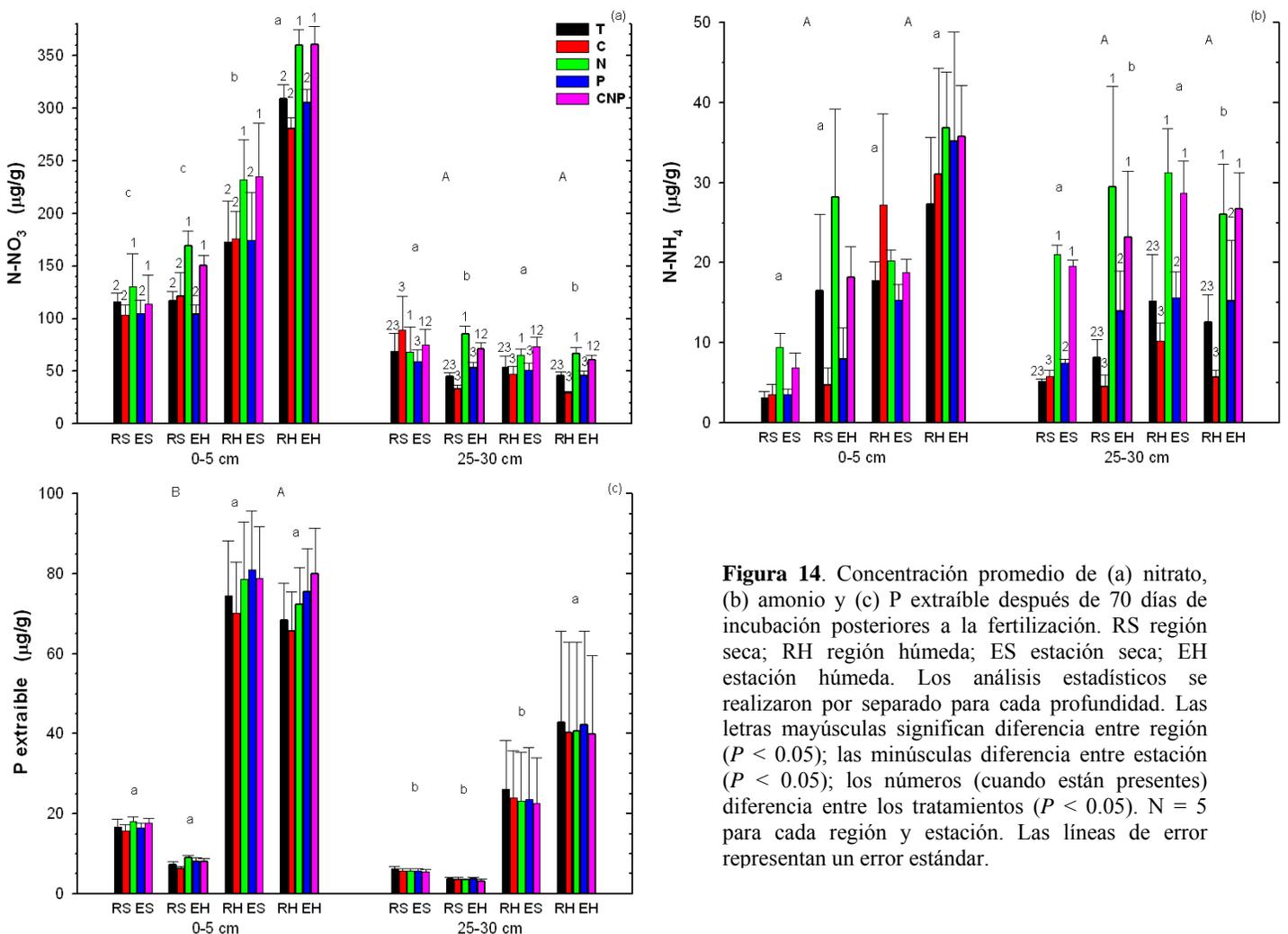


Figura 14. Concentración promedio de (a) nitrato, (b) amonio y (c) P extraíble después de 70 días de incubación posteriores a la fertilización. RS región seca; RH región húmeda; ES estación seca; EH estación húmeda. Los análisis estadísticos se realizaron por separado para cada profundidad. Las letras mayúsculas significan diferencia entre región ($P < 0.05$); las minúsculas diferencia entre estación ($P < 0.05$); los números (cuando están presentes) diferencia entre los tratamientos ($P < 0.05$). $N = 5$ para cada región y estación. Las líneas de error representan un error estándar.

estadísticamente significativa ($t_{(198, 0.05)} = 0.94$, $P = 0.346$; Figura 14b).

La concentración de P extraíble en los primeros 5 cm de profundidad del suelo fue mayor al final del periodo de incubación que al inicio y mayor en la RH respecto a la RS, aunque no hubo diferencias entre la estación (Cuadro 4, Figura 14c). En esta profundidad la aplicación de los tratamientos de fertilización no tuvo ningún efecto significativo en la concentración final de P extraíble.

En la profundidad 25 a 30 cm la concentración final de P extraíble también fue mayor que la inicial y la interacción entre región y estación de muestreo fue significativa: en la RS la concentración fue similar entre las estaciones de muestreo, mientras que en la RH la concentración fue mayor en las muestras de lluvias que en las de secas. Los tratamientos de fertilización no fueron diferentes entre sí. La profundidad 0 a 5 cm tuvo una mayor concentración que la profundidad 25 a 30 cm ($t_{(198, 0.05)} = 5.32$, $P < 0.001$; Figura 14c).

CBMS y NBMS

La concentración final de CBMS en la profundidad 0 a 5 cm fue mayor al término de la incubación en comparación con la concentración inicial (Cuadro 5, Figura 15a). La concentración de CBMS no fue estadísticamente diferente entre las regiones, aunque fue significativamente mayor en las muestras de secas que en las de lluvias. Los tratamientos de fertilización no tuvieron efecto significativo en la concentración final de CBMS.

En la profundidad 25 a 30 cm no se encontraron diferencias entre la concentración inicial y final de CBMS. La concentración fue mayor en el suelo de la RS en comparación con el de la RH y mayor en las muestras de secas que en las de lluvias. En esta profundidad los tratamientos tampoco produjeron diferencias significativas. El

suelo de la profundidad 0 a 5 cm tuvo más del doble de concentración de CBMS que el de la profundidad 25 a 30 cm ($t_{(198, 0.05)} = 11.60, P < 0.001$; Figura 15a).

La concentración final de NBMS en la profundidad 0 a 5 cm fue mayor que la inicial y no hubo diferencias entre regiones, aunque fue mayor en las muestras de secas que en las de lluvias (Cuadro 5, Figura 15b). La aplicación de los tratamientos de fertilización no produjo diferencias entre sí.

En la profundidad 25 a 30 cm la concentración final de NBMS fue igual respecto

Cuadro 5. Resultados del ANDEVA de tres factores para el análisis del contenido final de CBMS y NBMS. gl= grados de libertad; inicio= covariable valor inicial; Reg= región; Est= estación; Fert= fertilización.

Variable	Profundidad del suelo (cm)	gl	Cuadrados medios	F	P
CBMS					
inicio	0-5	1,79	23245504.50	12.99	0.001
	25-30	1,79	252151.98	0.59	0.446
Región	0-5	1,79	5148884.38	2.88	0.094
	25-30	1,79	4036633.76	9.39	0.003
Estación	0-5	1,79	88830510.34	49.64	<0.001
	25-30	1,79	21840726.10	50.80	<0.001
Fertilización	0-5	4,79	1384931.60	0.77	0.545
	25-30	4,79	762329.59	1.77	0.143
Reg * Est	0-5	1,79	532788.01	0.30	0.587
	25-30	1,79	324499.79	0.76	0.388
Reg * Fert	0-5	4,79	838269.25	0.47	0.759
	25-30	4,79	779020.73	1.81	0.135
Est * Fert	0-5	4,79	1592171.19	0.89	0.474
	25-30	4,79	537845.39	1.25	0.296
Reg * Est * Fert	0-5	4,79	3199262.36	1.79	0.140
	25-30	4,79	439621.74	1.02	0.401
NBMS					
inicio	0-5	1,79	1354488.89	7.14	0.009
	25-30	1,79	125910.69	3.17	0.079
Región	0-5	1,79	44962.97	0.24	0.628
	25-30	1,79	115696.84	2.91	0.092
Estación	0-5	1,79	8314549.42	43.86	<0.001
	25-30	1,79	1188476.56	29.91	<0.001
Fertilización	0-5	4,79	89690.71	0.47	0.755
	25-30	4,79	23222.23	0.58	0.675
Reg * Est	0-5	1,79	268150.59	1.41	0.238
	25-30	1,79	36601.35	0.92	0.340
Reg * Fert	0-5	4,79	113777.33	0.60	0.664
	25-30	4,79	19487.29	0.49	0.743
Est * Fert	0-5	4,79	217189.56	1.15	0.341
	25-30	4,79	91044.08	2.29	0.067
Reg * Est * Fert	0-5	4,79	307055.32	1.62	0.178
	25-30	4,79	38092.62	0.96	0.435

a la inicial y no hubo diferencia significativa entre regiones, sin embargo, esta variable fue mayor en las muestras de secas que en las de lluvias. No se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización. El suelo de la profundidad 0 a 5 cm tuvo mayor concentración de NBM respecto al de 25 a 30 cm ($t_{(198, 0.05)} = 5.50, P < 0.001$; Figura 15b).

El cociente CBMS : NBMS no fue estadísticamente diferente entre regiones ($F_{(1,79)} = 0.66, P = 0.420$ de 0-5 cm; $F_{(1,79)} = 0.04, P = 0.832$ de 25-30 cm). En 0 a 5 cm el cociente fue mayor en lluvias que en secas ($F_{(1,79)} = 4.47, P = 0.038$), mientras que en 25 a 30 cm no hubo diferencia entre estaciones ($F_{(1,79)} = 0.34, P = 0.563$; Figura 15c).

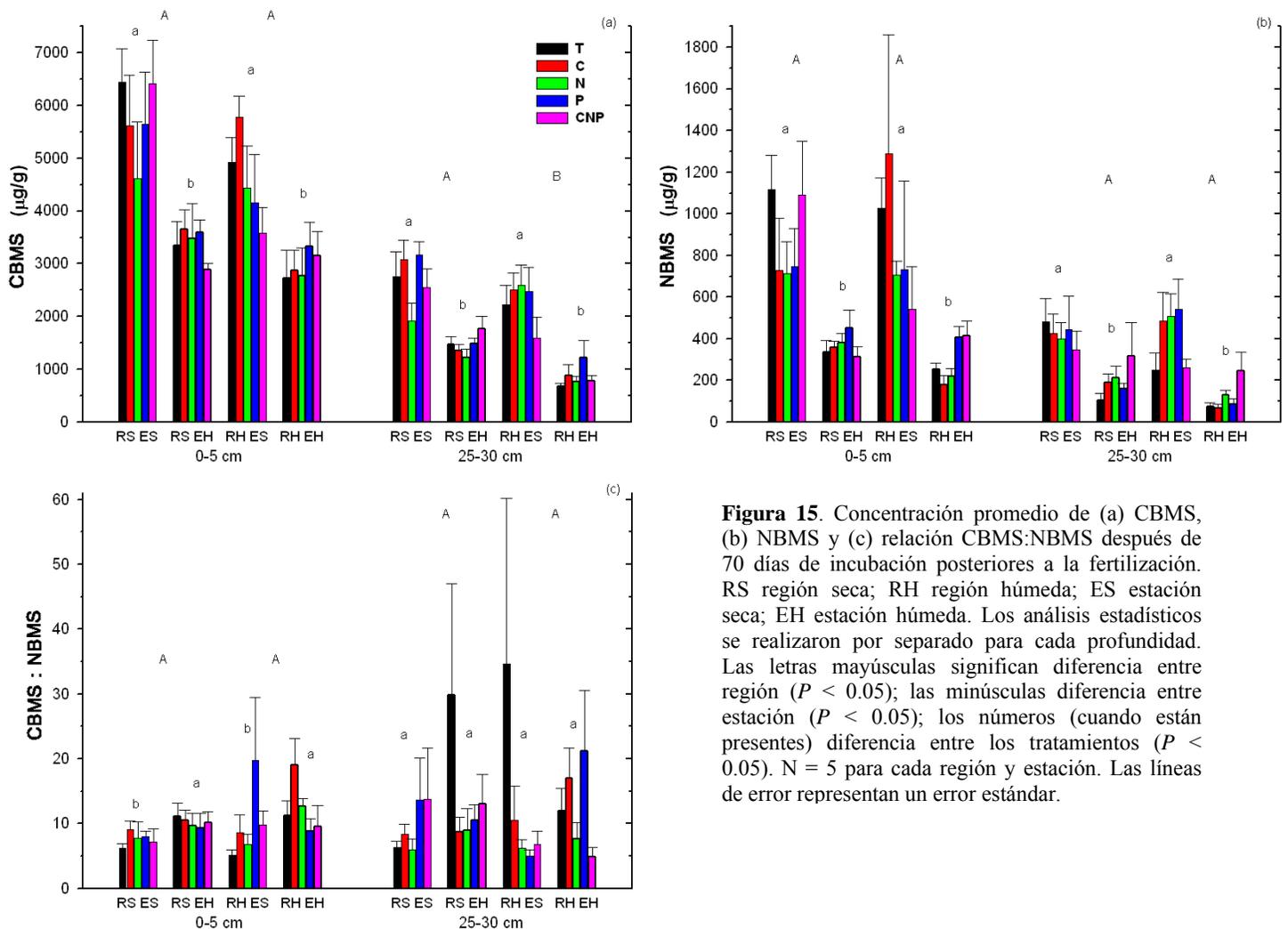


Figura 15. Concentración promedio de (a) CBMS, (b) NBMS y (c) relación CBMS:NBMS después de 70 días de incubación posteriores a la fertilización. RS región seca; RH región húmeda; ES estación seca; EH estación húmeda. Los análisis estadísticos se realizaron por separado para cada profundidad. Las letras mayúsculas significan diferencia entre región ($P < 0.05$); las minúsculas diferencia entre estación ($P < 0.05$); los números (cuando están presentes) diferencia entre los tratamientos ($P < 0.05$). $N = 5$ para cada región y estación. Las líneas de error representan un error estándar.

Tampoco hubo diferencia significativa entre las profundidades del suelo ($t_{(198, 0.05)} = 1.16, P = 0.248$).

Variación temporal de N mineral y P extraíble

En los primeros 5 cm del suelo la nitrificación neta (*i.e.* concentración final NO_3^- – concentración inicial NO_3^-) fue significativamente mayor en la RH con respecto a la RS y también fue mayor en secas en comparación con lluvias (Cuadro 6, Figura 16a). No hubo diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización.

En la profundidad 25 a 30 cm la interacción entre región y estación de muestreo fue significativa: en la RH la nitrificación neta fue mayor en las muestras de secas en comparación con las de lluvias, mientras que en la RS en las dos estaciones hubo inmovilización. Los tratamientos de fertilización no difirieron significativamente entre sí. La nitrificación neta fue mayor en 0 a 5 cm que en 25 a 30 cm de profundidad ($t_{(198, 0.05)} = 5.41, P < 0.001$; Figura 16a).

La amonificación neta en la profundidad 0 a 5 cm fue significativamente mayor en la RH en comparación con la RS y mayor en las muestras de lluvias que en las de secas (Cuadro 6, Figura 16b). Los tratamientos no fueron significativamente diferentes.

En el suelo de la profundidad 25 a 30 cm las regiones y las estaciones fueron similares entre sí, sin embargo, en esta profundidad se encontraron efectos de los tratamientos sobre la amonificación neta, siendo de la siguiente manera: +N ($21.22 \mu\text{g g}^{-1} \pm 2.30$) = +CNP ($18.80 \mu\text{g g}^{-1} \pm 2.30$) > +P ($7.33 \mu\text{g g}^{-1} \pm 2.30$) \geq T ($4.56 \mu\text{g g}^{-1} \pm 2.30$) \geq +C ($0.82 \mu\text{g g}^{-1} \pm 2.30$). No hubo diferencia significativa entre profundidades ($t_{(198, 0.05)} = 0.64, P = 0.526$; Figura 16b).

La mineralización neta de P en el suelo más superficial (0 a 5 cm de profundidad) fue mayor en la RH en comparación con la RS, mientras que no se encontraron diferencias entre las estaciones (Cuadro 6, Figura 16c). La aplicación de los

Cuadro 6. Resultados del ANDEVA de tres factores para el análisis de nitrificación neta, amonificación neta y mineralización neta de P durante 70 días. gl= grados de libertad; Reg= región; Est= estación; Fert= fertilización

Variable	Profundidad del suelo (cm)	gl	Cuadrados medios	F	P
nitrificación neta					
Región	0-5	1,80	152135.88	21.87	< 0.001
	25-30	1,80	16331.31	13.94	< 0.001
Estación	0-5	1,80	146058.49	20.99	< 0.001
	25-30	1,80	12613.98	10.77	0.002
Fertilización	0-5	4,80	12497.24	1.79	0.138
	25-30	4,80	2167.55	1.85	0.127
Reg * Est	0-5	1,80	9371.40	1.35	0.249
	25-30	1,80	15037.63	12.84	0.001
Reg * Fert	0-5	4,80	1855.84	0.27	0.899
	25-30	4,80	244.25	0.21	0.933
Est * Fert	0-5	4,80	489.12	0.07	0.991
	25-30	4,80	1448.41	1.24	0.302
Reg * Est * Fert	0-5	4,80	773.99	0.11	0.978
	25-30	4,80	579.56	0.49	0.740
amonificación neta					
Región	0-5	1,80	2392.87	10.97	0.001
	25-30	1,80	391.37	3.70	0.058
Estación	0-5	1,80	1095.01	5.02	0.028
	25-30	1,80	276.39	2.62	0.110
Fertilización	0-5	4,80	231.84	1.06	0.380
	25-30	4,80	1614.69	15.28	< 0.001
Reg * Est	0-5	1,80	5.42	0.02	0.875
	25-30	1,80	345.92	3.27	0.074
Reg * Fert	0-5	4,80	181.67	0.83	0.508
	25-30	4,80	17.69	0.17	0.954
Est * Fert	0-5	4,80	158.96	0.73	0.575
	25-30	4,80	24.83	0.23	0.918
Reg * Est * Fert	0-5	4,80	72.57	0.33	0.855
	25-30	4,80	19.24	0.18	0.947
mineralización neta de P					
Región	0-5	1,80	6368.52	25.92	< 0.001
	25-30	1,80	2382.71	3.97	0.051
Estación	0-5	1,80	3.39	0.01	0.907
	25-30	1,80	3359.01	5.60	0.020
Fertilización	0-5	4,80	154.77	0.63	0.643
	25-30	4,80	11.08	0.02	0.999
Reg * Est	0-5	1,80	187.66	0.76	0.385
	25-30	1,80	4236.84	7.06	0.010
Reg * Fert	0-5	4,80	84.11	0.34	0.849
	25-30	4,80	5.13	0.01	1.000
Est * Fert	0-5	4,80	10.32	0.04	0.997
	25-30	4,80	1.39	0.00	1.000
Reg * Est * Fert	0-5	4,80	14.42	0.06	0.993
	25-30	4,80	0.73	0.00	1.000

tratamientos de fertilización no resultó en diferencias significativas.

Para la profundidad 25 a 30 cm la interacción entre la región y la estación de muestreo fue significativa: en la RH la diferencia entre estaciones fue mayor en las muestras de lluvias, mientras que en la RS las dos estaciones fueron similares. Los tratamientos de fertilización no fueron diferentes entre sí. El suelo en 0 a 5 cm tuvo mayor mineralización neta de P que en 25 a 30 cm ($t_{(198, 0.05)} = 2.86, P = 0.005$; Figura 16c).

Inmovilización de C y N en la biomasa microbiana

La inmovilización neta del CBMS en 0 a 5 cm de profundidad (*i.e.* CBMS final – CBMS inicial) fue similar entre regiones, sin embargo, fue mayor en secas que en

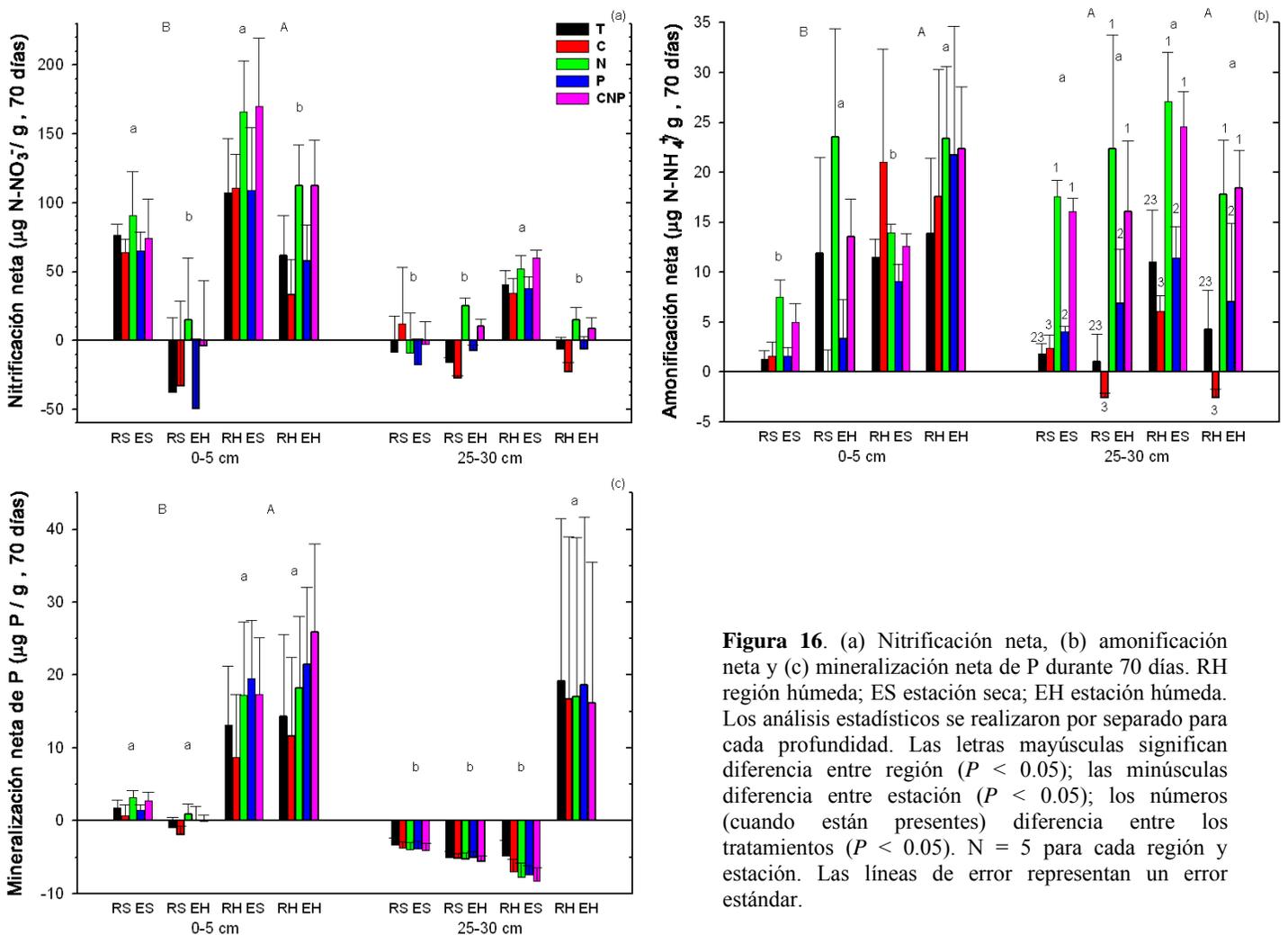


Figura 16. (a) Nitrificación neta, (b) amonificación neta y (c) mineralización neta de P durante 70 días. RH región húmeda; ES estación seca; EH estación húmeda. Los análisis estadísticos se realizaron por separado para cada profundidad. Las letras mayúsculas significan diferencia entre región ($P < 0.05$); las minúsculas diferencia entre estación ($P < 0.05$); los números (cuando están presentes) diferencia entre los tratamientos ($P < 0.05$). $N = 5$ para cada región y estación. Las líneas de error representan un error estándar.

lluvias (Cuadro 7; Figura 17a), habiendo mineralización en algunos casos (*i.e.* valores negativos). No hubo diferencias significativas con la aplicación de los tratamientos de fertilización.

En el suelo de la profundidad 25 a 30 cm las regiones fueron estadísticamente similares y la inmovilización neta fue mayor en las muestras de secas que en las de lluvias. En esta profundidad tampoco hubo diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización. La inmovilización neta del CBMS no difirió significativamente entre profundidades ($t_{(198, 0.05)} = 1.05$, $P = 0.296$; Figura 17a).

La inmovilización neta de NBMS en 0 a 5 cm de profundidad no fue

Cuadro 7. Resultados del ANDEVA de tres factores para el análisis de inmovilización de CBMS y NBMS durante 70 días. gl= grados de libertad; Reg= región; Est= estación; Fert= fertilización

Variable	Profundidad del suelo (cm)	gl	Cuadrados medios	F	P
Inmovilización neta del CBMS					
Región	0-5	1,80	3899657.31	2.20	0.142
	25-30	1,80	723731.32	1.23	0.272
Estación	0-5	1,80	87402398.66	49.25	<0.001
	25-30	1,80	8539229.46	14.46	<0.001
Fertilización	0-5	4,80	1384928.52	0.78	0.541
	25-30	4,80	762333.78	1.29	0.281
Reg * Est	0-5	1,80	1607765.67	0.91	0.344
	25-30	1,80	419626.70	0.71	0.402
Reg * Fert	0-5	4,80	838266.38	0.47	0.756
	25-30	4,80	779021.03	1.32	0.270
Est * Fert	0-5	4,80	1592172.20	0.90	0.470
	25-30	4,80	537847.75	0.91	0.462
Reg * Est * Fert	0-5	4,80	3199261.12	1.80	0.136
	25-30	4,80	439622.07	0.74	0.565
Inmovilización neta del NBMS					
Región	0-5	1,80	741562.10	2.88	0.093
	25-30	1,80	3307.17	0.07	0.798
Estación	0-5	1,80	4435522.42	17.25	<0.001
	25-30	1,80	364973.06	7.29	0.008
Fertilización	0-5	4,80	89695.03	0.35	0.844
	25-30	4,80	23218.98	0.46	0.762
Reg * Est	0-5	1,80	790690.87	3.08	0.083
	25-30	1,80	14848.39	0.30	0.588
Reg * Fert	0-5	4,80	113786.26	0.44	0.777
	25-30	4,80	19484.93	0.39	0.816
Est * Fert	0-5	4,80	217178.34	0.84	0.501
	25-30	4,80	91037.55	1.82	0.133
Reg * Est * Fert	0-5	4,80	307062.65	1.19	0.320
	25-30	4,80	38085.92	0.76	0.554

significativamente diferente entre regiones, aunque fue mayor en las muestras de secas respecto a las de lluvias (Cuadro 7, Figura 17b). Los tratamientos de fertilización no fueron diferentes entre sí.

En la profundidad 25 a 30 cm no hubo diferencia significativa entre regiones, sin embargo, las muestras de secas inmovilizaron mayor NBMS que las de lluvias. En esta profundidad tampoco hubo diferencias significativas con la aplicación de los tratamientos de fertilización. No hubo diferencia significativa entre profundidades del suelo ($t_{(198, 0.05)} = 0.66, P = 0.512$; Figura 17b).

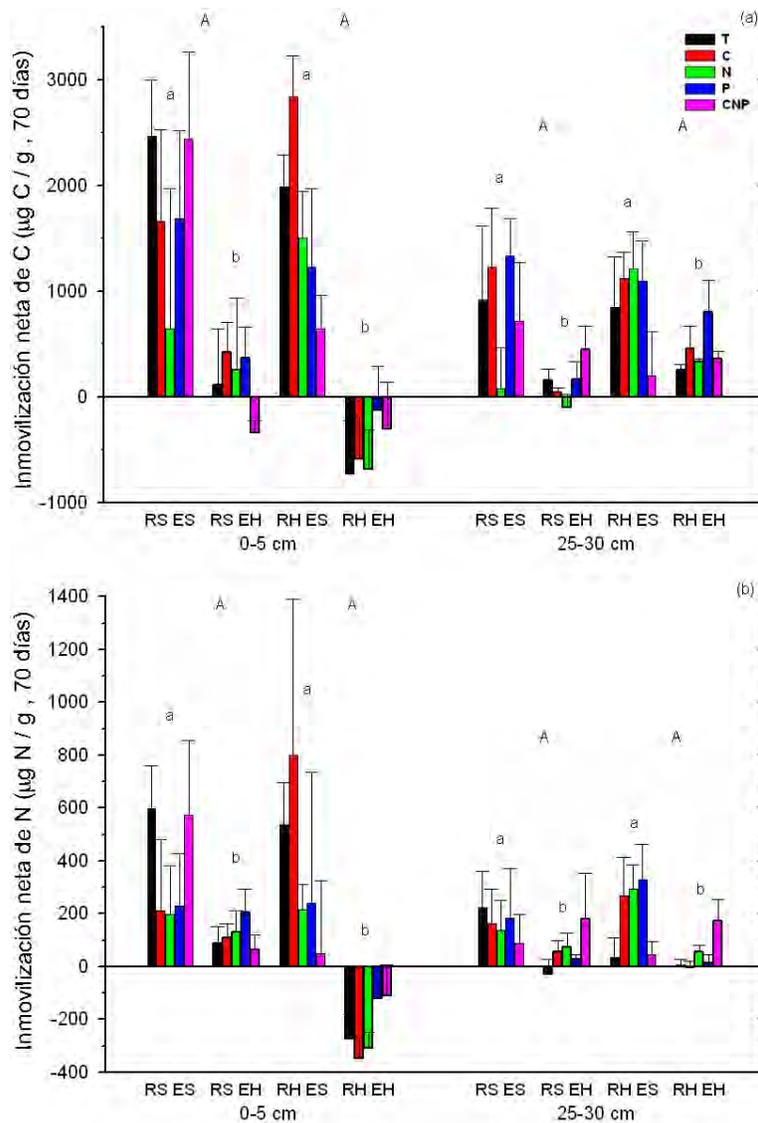


Figura 17. Inmovilización neta (concentración final – concentración inicial) de (a) CBMS y de (b) NBMS durante 70 días. RS región seca; RH región húmeda; ES estación seca; EH estación húmeda. Los análisis estadísticos se realizaron por separado para cada profundidad. Las letras mayúsculas significan diferencia entre región ($P < 0.05$); las minúsculas diferencia entre estación ($P < 0.05$); los números (cuando están presentes) diferencia entre los tratamientos ($P < 0.05$). $N = 5$ para cada región y estación. Las líneas de error representan un error estándar.

5. DISCUSIÓN

Los suelos de ambos bosques fueron ácidos posiblemente debido a la composición del material vegetal depositado, ya que las acículas de las coníferas contienen grandes cantidades de compuestos fenólicos y lignina, precursores de residuos ácidos (Scholes y Nowicki, 1998). La concentración de C en el suelo de la RS (valor promedio de ambas profundidades: 11.3%) y el de la RH (valor promedio: 7.0%) están dentro del rango reportado en otros estudios realizados en la zona: V. Saynes (en preparación) 17% en los primeros 10 cm; Valdés *et al.* (2003) 7.4% para 10 cm; Romualdo (2008) 14.8% en los primeros 2.5 cm del suelo y 7.9% de 2.5 cm a 10 cm. El hecho de que haya una mayor concentración de C en el suelo de la RS que en el de la RH puede ser el resultado de una menor mineralización de la MOS por la menor precipitación, o de una menor calidad de la misma (*i.e.* cociente C:N mayor). Como se mencionó anteriormente, en estos bosques hay una proporción diferente de especies; por lo tanto, el piso forestal de la RS tiene una mayor acumulación de hojas senescentes de encino que el suelo de la RH, las cuales son de menor calidad que las acículas de pino (tienen menor concentración de N y/o P que las acículas; Cárdenas, 2008). En un estudio realizado en bosque mesófilo en Chiapas, Galindo-Jaimes *et al.* (2002) encontraron que la dominancia de los pinos sobre los encinos en la necromasa tiene una correlación negativa con el contenido de COS y por lo tanto con la acumulación de la MOS. Este mismo patrón también lo encontraron Negrete-Yankelevich *et al.* (2007) en un estudio realizado en El Rincón, Oaxaca, en bosques de pino-encino muy cercanos a los del presente estudio.

En el caso de la concentración de N total (9.1 mg N g^{-1} en los primeros 5 cm y de 2.9 mg N g^{-1} de 25 a 30 cm), ésta no presentó diferencia entre los suelos de los bosques estudiados y se encontró por encima de los valores reportados: Valdés *et al.*

(2003) 3.5 mg N g^{-1} en los primeros 10 cm de suelo; Romualdo (2008) 5.2 mg N g^{-1} en los primeros 10 cm. La concentración de N total fue mayor en los suelos recolectados en la estación de lluvias, debido muy probablemente a la lixiviación del nutrimento desde el mantillo (Fisher y Binkley, 1999); este aumento fue de 20% en el suelo de la RS y de 15% en el suelo de la RH. Cárdenas (2008) encontró que la concentración de N en la hoja es mayor en las especies que crecen en la RH de las que lo hacen en la RS; una mayor concentración de nutrimentos en las hojas indica una mayor disponibilidad del nutrimento en el suelo (Aerts y Chapin, 2000). El N mineral en el suelo también fue mayor en las muestras de la estación lluviosa y a diferencia del N total, el N mineral tuvo un mayor aumento en la RH que en la RS.

La concentración de P total fue mayor en la RS que en la RH. En estudios realizados en zonas cercanas a estos bosques se han reportado concentraciones de P total muy variables. Por ejemplo, Negrete-Yankelevich *et al.* (2007) reportaron los valores más bajos, de 134 a $205 \text{ } \mu\text{g P g}^{-1}$ en la profundidad de 5 cm, Romulado (2008) reportó valores de $648 \text{ } \mu\text{g P g}^{-1}$ a 2.5 cm del suelo y de $1139 \text{ } \mu\text{g P g}^{-1}$ de 2.5 a 10 cm, mientras que Cárdenas (2008) reportó valores de $800 \text{ } \mu\text{g P g}^{-1}$ en los primeros 10 cm del suelo. La concentración de P extraíble fue mayor en la RH que en la RS. Cárdenas (2008) reportó que en las hojas de las especies vegetales de la RH la concentración de P es mayor que en las hojas de las especies de plantas de la RS; la menor disponibilidad de P en la RS podría deberse a que el nutrimento se encuentra en gran medida incorporado a la MOS como P orgánico (Plante, 2007).

Los cocientes C:N y C:P se encuentran en el intervalo reportado para otros bosques templados (Fierer *et al.*, 2003a; Kitayama *et al.*, 2000; Fontaine *et al.*, 2004; de 8 a 28 en el caso C:N y de 122 a 1702 en el caso C:P). Ambos cocientes fueron mayores en el horizonte superficial que en el profundo (en 20% para el caso C:N, y 80% en el de

C:P). Romualdo (2008) encontró este mismo patrón en bosques cercanos a la zona de estudio.

Raubuch y Joergensen (2002) encontraron que en el suelo de bosques de coníferas ni el C microbiano ni el N microbiano siguen un patrón estacional. En contraste, Díaz-Raviña *et al.* (1995) reportaron cambios estacionales de la biomasa microbiana en el suelo como resultado de cambios en las propiedades del suelo y en la calidad y cantidad de mantillo. En este estudio, la biomasa microbiana de forma general fue mayor en las muestras de la estación seca en comparación con las de la estación de lluvias; no obstante, en la capa superficial de la RH no hubo diferencia entre las estaciones de muestreo. El cociente CBMS:NBMS permaneció dentro del intervalo 6.4 a 7.7, con excepción de la RS en las muestras de la estación de lluvias, donde el cociente subió a 14.5 y a 13.1 de 0 a 5 cm y de 25 a 30 cm de profundidad del suelo, respectivamente. Debido a que las bacterias no poseen los complejos enzimáticos encontrados en los hongos, que les permiten degradar materia orgánica de menor calidad (lo que les confiere un mayor cociente C:N en la biomasa microbiana; Paul y Clark, 1996), estos cambios sugieren una mayor presencia de hongos que de bacterias, quizá como resultado de una menor disponibilidad de nutrientes.

Fertilización de las muestras de suelo e inmovilización de CBMS

La aplicación experimental de nutrientes no tuvo ningún efecto en la mineralización de la MOS, ya que la cantidad de CO₂ liberado bajo los tratamientos +N y +P no fue diferente de la del testigo. Sin embargo, tanto la aplicación de C como la de CNP elevaron de manera significativa la liberación de CO₂ desde el suelo. La liberación extra de CO₂ de los tratamientos +C y +CNP en comparación con la del testigo se debió a la adición de la glucosa (Fontaine *et al.*, 2004). Restando la cantidad de C aplicado, la liberación de CO₂ de los suelos fertilizados con C (solo o combinado con N y P) fue

menos variable en la parte superficial que en la más profunda. En los primeros 5 cm de profundidad, la liberación de CO₂ del suelo varió entre 84 y 88% del liberado por el testigo, para el suelo de ambas regiones, independientemente de la estación de muestreo. En contraste, para la profundidad de 25 a 30 cm la liberación de CO₂ de los suelos fertilizados con C (sólo o combinado) fue de 72% (estación seca) y 63% (estación húmeda) del liberado por el testigo en la RS, y de 63% (estación seca) y 57% (estación húmeda) en la RH.

Las cantidades de nutrimentos aplicados fueron similares a las reportadas para otros estudios (Fontaine *et al.*, 2004; Galicia y García-Oliva, 2004). Sin embargo, las cantidades adicionadas en relación al contenido total del suelo fueron menores, ya que los suelos estudiados contenían 10 veces más C y N totales que los reportados por los estudios citados. Por otro lado, Wu *et al.* (1993) añadieron la misma cantidad de C que en este estudio y no observaron ningún aumento en la producción de CO₂ respecto al testigo. Fierer *et al.* (2003a) encontraron que al fertilizar con N y P aumentó la tasa de respiración de los tratamientos con respecto del control, aunque sólo para las profundidades mayores a 50 cm, mientras que de 0 a 50 cm los tratamientos no fueron diferentes con respecto al control, y concluyeron que la limitante de N y P para la respiración se incrementa con la profundidad a lo largo del perfil del suelo.

La adición de C incrementó la respiración total del suelo, aunque no el contenido de CBMS. Diversos estudios han comprobado la relación entre el aumento en la producción de CO₂ y el aumento del CBMS (Wu *et al.*, 1993; Galicia, 2001). Por el contrario, otros estudios no registraron cambios o éstos fueron mínimos (Anderson y Domsch, 1985; Joergensen y Scheu, 1999; Schmidt *et al.*, 1999). Dado que los cambios en la respiración del suelo reflejan la actividad de los microorganismos (Gallardo y Schlesinger, 1994), la adición de una fuente de energía fácil de asimilar o de

nutrimentos puede afectar la cantidad de la biomasa microbiana, así como la proporción de la biomasa activa y latente (Joergensen y Scheu, 1999). A pesar de que el aumento en la liberación de CO₂ desde el suelo puede ser un indicador del crecimiento microbiano (Witter y Kanal, 1998), en este estudio ningún tratamiento produjo un incremento en la biomasa microbiana del suelo, debido muy probablemente a que la determinación del CBMS se hizo 70 días posteriores a la fertilización. Ohtonen *et al.* (1992) sugieren que los microorganismos tienen una respuesta rápida ante la fertilización al degradar el C orgánico disponible en el suelo; sin embargo, si la determinación del CBMS se realiza una vez que la respuesta ha terminado, el CBMS no mostrará diferencias debido a la baja disponibilidad del C.

La respuesta de un suelo en particular a la adición de nutrimentos parece ser una función de una variedad de factores, incluyendo la composición de la comunidad microbiana, la fisiología microbiana, las concentraciones de nutrimentos y la química y la disponibilidad de C orgánico (Fierer *et al.*, 2003a).

Un mayor cociente CO₂ liberado:C total en el suelo de la RH es indicio de una mejor calidad del sustrato (Fierer *et al.*, 2006), principalmente en la profundidad de 25 a 30 cm. En esta profundidad la aplicación de los tratamientos +C y +CNP indujo el aumento del cociente debido a la mineralización de la glucosa durante las dos primeras semanas de la incubación.

El cociente metabólico (tasa de respiración por unidad de CBMS) estuvo por debajo del intervalo reportado para suelos neutros (0.5 a 2 mg C g⁻¹CMBS h⁻¹; Anderson, 2003), a pesar de que en condiciones ácidas el cociente metabólico se incrementa debido a que los requerimientos metabólicos son más altos (Brown *et al.*, 1980). Para determinar de manera precisa el qCO₂ es necesario hacer la cuantificación del CO₂ liberado en el lapso de horas (Anderson y Domsch, 1985). No obstante, en este

estudio la cuantificación se hizo en el transcurso de días y el qCO_2 se calculó con el propósito de cuantificar la eficiencia de utilización del sustrato (Dilly y Munch, 1998).

Mineralización de N y P

En el suelo superficial (0 a 5 cm) hubo una concentración mayor de nitrato que en el de la profundidad 25 a 30 cm. En la capa 0 a 5 cm de la RS el nitrato no varió con la estación, pero en la RH fue mayor durante la estación de lluvias. En la profundidad 25 a 30 cm la concentración de nitrato fue similar entre las regiones y las estaciones de muestreo. Sin embargo, tomando en cuenta la nitrificación neta, sí hubo diferencias entre las regiones y entre las estaciones: la RH presentó una mayor nitrificación neta, y fue mayor en las muestras de la estación seca en comparación con las de la estación húmeda, mientras que la RS siguió el mismo patrón, pero en las muestras de la estación húmeda hubo inmovilización del nitrato. En la profundidad de 25 a 30 cm en la RS se encontró inmovilización de nitrato en las dos estaciones, mientras que en la RH la inmovilización se presentó solamente en la estación húmeda.

Como se mencionó anteriormente, en el sitio de estudio el suelo tiene diferentes cantidades de mantillo, siendo la RH la que presentó la mayor acumulación (con una mayor proporción pino:encino) en comparación con la RS. Además, el cociente C:N en el suelo de la RH fue menor que el existente en la RS. Schmidt *et al.* (1999) reportaron diferencias en la mineralización neta de nutrimentos entre suelos con distintas especies vegetales y supusieron que la variación está relacionada con las diferencias en la calidad de la MO. Lindo y Visser (2003) también encontraron una mayor tasa de mineralización en suelos dominados por pinos. Sin embargo, estudios realizados en bosques con diferentes especies vegetales han tenido resultados variables en la tasa de mineralización y nitrificación neta (Ross y Fredriksen, 2004; Aubert y Vincelas-Akpa, 2005).

Por su parte, los valores de amonio fueron similares entre las regiones, entre las estaciones y en ambas profundidades. Romualdo (2008) tampoco encontró diferencia entre la concentración de amonio del suelo superficial y profundo. Los tratamientos de fertilización produjeron resultados significativos en la amonificación neta en la profundidad de 25 a 30 cm; de hecho, fueron los tratamientos +N y +CNP los que presentaron los valores más altos debido probablemente a el N agregado.

El P extraíble aumentó al final de la incubación. Se encontró dentro del intervalo reportado para bosques templados (5 a 63 $\mu\text{g P g}^{-1}$; Arocena y Opio, 2003; Romualdo, 2008). En lo que respecta a la mineralización neta de P, en el horizonte superficial (0 a 5 cm) ésta fue mayor en la RH que en la RS, aunque las muestras de las dos estaciones fueron similares. En la profundidad de 25 a 30 cm tanto las regiones como las estaciones fueron similares, aunque en esta profundidad se observó inmovilización de P.

Tomando en cuenta la mineralización neta de los nutrientes (N y P), las diferencias en la actividad microbiana se hicieron evidentes. Estas diferencias pueden estar relacionadas con los constituyentes orgánicos del sustrato (Schmidt *et al.*, 1999). Una vez más, la mayor mineralización ocurrió en la RH, que es la que presentó MO de mayor calidad (ver Cárdenas 2008). Sin embargo, la profundidad de 25 a 30 cm de la RH puede estar limitada por la disponibilidad de P, lo cual contrasta con lo encontrado por Romualdo (2008), quien reportó la misma cantidad de P en el suelo superficial y profundo.

6. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en el presente trabajo permiten concluir que el suelo de los bosques templados de Ixtlán de Juárez, Oaxaca, tiene propiedades inherentes a las especies vegetales que lo habitan. La mayor liberación de CO₂ la tuvo el suelo de la región seca, mientras que el suelo que presentó mayor disponibilidad de N y P fue el de la región húmeda. Asimismo, la liberación de CO₂ se incrementó con la adición de C lábil, sin embargo, menos de 50% del C agregado parece ser procesado. En relación con la profundidad, fue el suelo de 0 a 5 cm en el que se observó la mayor mineralización de nutrientes (N y P). La liberación de CO₂ fue mayor en suelos recolectados en la estación seca en comparación con los recolectados en la estación de lluvias. No hubo efectos sinérgicos de la adición de C con N y/o P sobre la liberación de CO₂. El incremento de nutrientes no provocó una mayor liberación de CO₂, independientemente de la profundidad.

7. LITERATURA CITADA

- Aerts R y FS Chapin. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30: 1-67.
- Ajwa HA, Rice CW y D Sotomayor. 1998. Carbon and nitrogen mineralization in tallgrass Prairie and agricultural soil profiles. *Soil Science Society of America Journal*, 62: 942-951.
- Alfaro-Sánchez G. 2004. Suelos. En García-Mendoza AJ, MJ Ordoñez y M Briones-Salas (eds), Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la naturaleza- World Wildlife Found. México, D.F. pp. 55-65.
- Anderson JM y JSI Ingram. 1993. Tropical Soil Biology and Fertility: a Handbook of Methods. CAB International. Wallingford, Oxfordshire. 171 p.
- Anderson TH. 2003. Microbial eco-physiological indicators to asses soil quality. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 98: 285-293.
- Anderson TH y KH Domsch. 1985. Maintenance carbon requirements of actively-metabolizing microbial populations under in situ conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 17: 197-203.
- Arshad M y WT Frankenberger. 1998. Plant growth regulating substances in the rhizosphere: microbial production and functions. *Advances in Agronomy*, 62: 45-151.
- Arocena JM y Opio C. 2003. Prescribed fire-induced changes in properties of sub-boreal forest soils. *Geoderma*, 113: 1-16.
- Aubert M y M Vincelas-Akpa. 2005. Sources of spatial and temporal variability of inorganic nitrogen in pure and mixed deciduous temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 37: 67-79.
- Baldocchi D y L Xu. 2005. Carbon exchange of deciduous broadleaved forests in temperate and mediterranean regions. En Griffiths H y P Jarvis (eds), The Carbon Balance of Forests Biomes. Taylor and Francis Group. Andover, Hampshire. pp. 187-215.
- Berg B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 133: 13-22.
- Berg B y R Laskowski. 2006a. Changes in substrate composition and rate-regulating factors during decomposition. *Advances in Ecological Research*, 38: 101-155.
- Berg B y R Laskowski. 2006b. Decomposers: soil microorganisms and animals. *Advances in Ecological Research*, 38: 73-100.
- Bhupinderpal S, Nordgren A, Lofvenius MO, Högberg MN, Mellander PE y P Högberg. 2003. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant, Cell and Environment*, 26: 1287-1296.
- Bingeman CW, Varner JE y WP Martin. 1953. The effect of the addition of organic materials on the decomposition of an organic soil. *Soil Science Society of America Proceedings*, 29: 692-696.
- Borken W, Savage K, Davidson EA y S Trumbore. 2006. Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biology*, 12: 177-193.
- Bosatta E y GI Agren. 1999. Soil organic matter quality interpreted thermodynamically. *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 1889-1891.
- Bottner P, Pansu M y Z Sallih. 1999. Modelling the effect of active roots on soil organic matter turnover. *Plant and Soil*, 216: 15-25.
- Brady NC y RR Weil. 2002. The Nature and Properties of Soils. Prentice Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey. 960 p.
- Bremer JD, Ham JM, Owensby CE y AK Knapp. 1998. Responses of soil respiration to clipping and grazing in a tallgrass prairie. *Journal of Environmental Quality*, 27, 1539-1548.
- Brown JM, Mayes T y HLM Lelieveld. 1980. The growth of microbes at low pH values. En Gould GW y JEL Corry (eds), Microbial Growth and Survival in Extremes of Environment. Academic Press. Londres. pp. 71-98.

- Cárdenas CI. 2008. Efecto de la calidad del tejido foliar sobre el proceso de descomposición en bosques de pino-encino, bajo condiciones contrastantes de precipitación. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 89 p.
- Chadwick OA, Derry LA, Vitousek PM, Huebert BJ y LO Hedin. 1999. Changing sources of nutrients during four million years of ecosystem development. *Nature*, 397: 491-497.
- 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. México, D.F. 847 p.
- Chapin FS, Moilanen L y K Kielland. 1993. Preferential use of organic nitrógeno for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature*, 361: 150-153.
- Cisneros-Dozal LM, Trumbore E y PJ Hanson PJ. 2006. Partitioning sources of soil-respired CO₂ and their seasonal variation using a unique radiocarbon tracer. *Global Change Biology*, 12: 194-204.
- Coleman DC, Crossley Jr.DA y PF Hendrix. 2004. Fundamentals of Soil Ecology. Elsevier Academic. Amsterdam. 386 p.
- Coleman DC, Oades JM y G Uehara. 1989. Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems. University of Hawaii Press. Honolulu, Hawaii. 249 p.
- Curiel-Yuste J, Baldocchi DD, Gershenson A, Goldstein A, Misson L y S Wong. 2007. Microbial soil respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Global Change Biology*, 13: 2018-2035.
- Curtis PS, Vogel CS, Gough CM, Schmid HP, Su HB y BD Bovard. 2005. Respiratory carbon losses and the carbon-use efficiency of a northern hardwood forest, 1999-2003. *The New Phytologist*, 167: 437-456.
- Davet, P. 2004. Microbial Ecology of the Soil and Plant Growth. Science Publishers. Enfield, Nuevo Hampshire. 392 p.
- Davidson EA, Janssens IA y Y Luo. 2006a. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10} . *Global Change Biology*, 12: 154-164.
- Davidson EA, Richardson AD, Savage KE y DY Hollinger. 2006b. A distinct seasonal patten of the ratio of soil respiration to total ecosystem respiration in a spruce-dominated forest. *Global Change Biology*, 12: 230-239.
- Díaz-Raviña M, Acea MJ y T Carballas. 1995. Seasonal changes in microbial biomass and nutrient flush in forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, 19: 220-226.
- Dilly O, y JC Munch. 1998. Ratios between estimates of microbial biomass content and microbial activity in soils. *Biology and Fertility of Soils*, 27: 374-379.
- Doran JW, Jones AJ, Arshad MA y JE Gilley. 1999. Determinants of soil quiality and healt. En Lal R. (ed), Soil Quality and Soil Erosion. CRC Press. Boca Raton, Florida. pp. 17-38.
- Duxbury JM, Smith MS y JW Doran. 1989. Soil organic matter as a source and a sink of plant nutrients. En Coleman DC, Oades JM y G Uehara (eds), Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems. University of Hawaii. Honolulu, Hawaii. pp. 33-67.
- Edmonds RL, Agee JK y RI Gara. 2005. Forest Health and Protection. Waveland Press. Long Grove, Illinois. 630 p.
- Ekschmitt K. 2005. Strategies used by soil biota to overcome soil organic matter stability - why is dead organic matter left over in the soil? *Geoderma*, 128: 167-176.
- Ferrusquía-Villafranca I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. En Ramamoorthy TP, Bye R, Fa J y A Lot (eds), Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford University Press. Nueva York. pp. 3-107.
- Fierer N y JP Schimel. 2003. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil. *Soil Science Society of America Journal*, 67: 798-805.
- Fierer N, Allen AS, Schimel JP y PA Holden. 2003a. Controls in microbial CO₂ production: a comparison of surface and subsurface soil horizons. *Global Change Biology*, 9: 1322-1332.

- Fierer N, Schimel JP y PA Holden. 2003b. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 167-176.
- Fierer N, Colman BP, Schimel JP y RB Jackson. 2006. Predicting the temperature dependence of microbial respiration in soil: a continental-scale analysis. *Global Biogeochemical Cycles*, 20: GB3026, doi: 10.1029/2005GB002644.
- Fisher RF y D Binkley. 1999. Ecology and Management of Forest Soils. John Wiley & Sons. Nueva York. 489 p.
- Fontaine S, Bardoux G, Abbadie L y A Mariotti. 2004. Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters*, 7: 314-320.
- Fontaine S y S Barot. 2005. Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecology Letters*, 8: 1075-1087.
- Fontaine S, Mariotti A y L Abbadie. 2003. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 837-843.
- Franklin RB y AL Mills. 2003. Multi-scale variation in spatial heterogeneity for microbial community structure in an Eastern Virginia agricultural field. *FEMS Microbiology Ecology*, 44: 335-346.
- Frey SD. 2007. Spatial distribution of soil organisms. En Paul EA (ed), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Academic Press. Oxford. pp. 283-300.
- Galicia L. 2001. Efecto de dos especies de árboles remanentes en la entrada de C y N al suelo de una pradera de un ecosistema tropical estacional. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Galicia L y F García-Oliva. 2004. The effects activity of C, N and P additions on soil microbial under two remnant tree species in a tropical seasonal pasture. *Applied Soil Ecology*, 26: 31-39.
- Galindo-Jaimes L, Gonzáles-Espinosa M, Quintana-Ascencio P y L García-Barrios. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, México. *Plant Ecology*, 162: 259-272.
- Gallardo A y WH Schlesinger. 1994. Factors limiting microbial biomass in the mineral soil and forest floor of a warm-temperate forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 26: 1409-1415.
- Galloway JN. 2003. The global nitrogen cycle. En Holland HD y KK Turekian (eds), *Biogeochemistry*. Elsevier-Pergamon. Oxford. pp. 557-583.
- García-Mendoza A. 2004. Integración del conocimiento florístico del estado. En García-Mendoza AJ, MJ Ordoñez y M Briones-Salas (eds), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la naturaleza- World Wildlife Found. México, D.F. pp. 305-326.
- Giardina CP, Binkley D, Ryan MG, Fownes JH y Senock RS. 2004. Belowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization. *Oecologia*, 139: 545-550.
- Giardina CP y MG Ryan. 2000. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404: 858-861.
- Grandy AS y JC Neff. 2008. Molecular C dynamics downstream: The biochemical decomposition sequence and its impact on soil organic matter structure and function. *Science of the Total Environment*, 404: 297-307.
- Granier A, Ceschia E, Damesin C, Dufrene E, Epron D, Gross P, Lebaube S, Le Dantec V, Le Goff N, Lemoine D, Lucot E, Ottorini JM, Pontailler JY y B Saugier. 2000. The carbon balance of a young Beech forest. *Functional Ecology*, 14: 312-325.
- Hamer U y B Marschner. 2005. Priming effects in soils after combined and repeated substrate additions. *Geoderma*, 128: 38-51.
- Hanson PJ, Edwards NT, Garten CT y Andrews JA. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48: 115-146.
- Heath LS, Smith JE y RA Birdsey. 2003. Carbon trends in US forestlands: a context for the role of soils in forest carbon sequestration. En Kimble JM, Heath LS, Birdsey RA y R Lal (eds), *The Potential of US Forest Soils to Sequester Carbon and Mitigate the Greenhouse Effect*. Lewis Publisher. Boca Raton, Florida. pp. 35-45.

- Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor AFS, Ekblad A, Hogberg MN, Nyberg G, Ottosson-Lofvenius M y Read DJ. 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411: 789-792.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1999. Anuario Estadístico del Estado de Oaxaca. Aguascalientes. 734 p.
- Isaak SR y MA Nair. 2005. Biodegradation of leaf litter in the warm humid tropics of Kerala, India. *Soil Biology and Biochemistry*, 37: 1656-1664.
- Jobbágy EG y RB Jackson. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10: 423-436.
- Joergensen RG y S Scheu. 1999. Response of soil microorganisms to the addition of carbon, nitrogen and phosphorous in a forest Rendzina. *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 859-866.
- Kelliher FM, Ross DJ, Law BE, Baldocchi DD y NJ Rodda. 2004. Limitations to carbon mineralization in litter and mineral soil of young and old ponderosa pine forests. *Forest Ecology and Management*, 191: 201-213.
- Kemmitt SJ, Lanyon CV, Waite IS, Wen Q, Addiscott TM, Bird NRA, O'Donnell AG y PC Brookes. 2008. Mineralization of native soil organic matter is not regulated by the size, activity or composition of the soil microbial biomass - a new perspective. *Soil Biology and Biochemistry*, 40: 61-73.
- Kieft TL, Soroker E y MK Firestone. 1987. Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biology and Biochemistry*, 19: 119-126.
- King AW, Post WM y SD Wullschleger. 1997. The potential response of terrestrial carbon storage to changes in climate and atmospheric CO₂. *Climatic Change*, 35: 199-227.
- Kitayama K, Majalap-Lee N y A Shin-ichiro. 2000. Soil phosphorus fractionation and phosphorus-use efficiencies of tropical rainforest along altitudinal gradients of Mount Kinabalu, Borneo. *Oecologia*, 123: 342-349.
- Klironomos JN, Rillig MC y MF Allen. 1999. Designing belowground experiments with the help of semi-variance and power analyses. *Applied Soil Ecology*, 12: 227-238.
- Kurtz AC, Derry LA y OA Chadwick. 2001. Accretion of Asian dust to Hawaiian soils: isotopic, elemental, and mineral mass balances. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 65: 1971-1983.
- Kuzyakov Y, Friedel JK y K Stahr. 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, 32: 1485-1498.
- Lindo y Visser. 2003. Microbial biomass, nitrogen and phosphorus mineralization, and mesofauna in boreal conifer and deciduous forest floors following partial and clear-cut harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 1610-1620.
- Liu X, Wan s, Su B, Hui D y Y Luo. 2002. Response of soil CO₂ efflux to water manipulation in a tallgrass prairie ecosystem. *Plant and Soil*, 240: 213-223.
- Luo Y y X Zhou. 2006. Soil Respiration and the Environment. Academic Press. Amsterdam. 318 p.
- Luyssaert S, Inglima I, Jung M, Richardson AD, Reichstein M, Papale D, Piao SL, Schulze ED, Wingate L, Matteucci G, Aragao L, Aubinet M, Beer C, Bernhofer C, Black KG, Bonal D, Bonnefond JM, Chambers J, Ciais P, Cook B, Davis KJ, Dolman AJ, Gielen B, Goulden M, Grace J, Granier A, Grelle A, Griffis T, Grünwald T, Guidolotti G, Hanson PJ, Harding R, Hollinger DY, Hutyyra LR, Kolari P, Kruijt B, Kutsch W, Lagergren F y T Laurila. 2007. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, 13: 2509-2537.
- Mathers NJ, Mao XA, Xu ZH, Saffigna PG, Berners-Price SJ y MCS Perera. 2000. Recent advances in the application of C-13 and N-15 NMR spectroscopy to soil organic matter studies. *Australian Journal of Soil Research*, 38: 769-787.
- Mikan CJ, JP Schimel y AP Doyle. 2002. Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology and Biochemistry*, 34: 1785-1795.
- Moore TR, Trofymow JA, Prescott CE, Fyles J, Titus BD y CIDET Working Group. 2006. Patterns of carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in decomposing foliar litter in Canadian forests. *Ecosystems*, 9: 46-62.

- Myrold DD, Matson PA y DL Peterson. 1989. Relationships between soil microbial properties and above-ground stand characteristics of conifer forests in Oregon. *Biogeochemistry*, 8: 265-281.
- Negrete-Yankelevich S, Fragoso C, Newton AC y OW Heal. 2007. Successional changes in soil, litter and macroinvertebrate parameters following selective logging in a Mexican cloud forest. *Applied Soil Ecology*, 35: 340-355.
- Nierop KGJ, Pulleman MM y JCY Marinissen. 2001. Management induced organic matter differentiation in grassland and arable soil: a study using pyrolysis techniques. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 755-764.
- Ohtonen R, Munson A y D Brand. 1992. Soil microbial community response to silvicultural intervention in coniferous plantation ecosystems. *Ecological Applications*, 2: 263-375.
- Olsen S y LA Sommers. 1982. Phosphorus. *En Methods of Soil Analysis. Part 2: Chemical and Microbiological Properties*. Page AL, Miller R y D Keeney (eds). American Society of Agronomy. Wisconsin. pp. 403-430.
- Osono T y H Takeda. 2001. Organic chemical and nutrient dynamics in decomposing beech leaf litter in relation to fungal ingrowth and succession during 3-year decomposition process in a cool temperate deciduous forest in Japan. *Ecological Research*, 16: 649-670.
- Palm CA y AP Rowland. 1997. A minimum dataset for characterization of plant quality for decomposition. *En Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. Cadish G y KE Giller (eds). CAB International. Wallingford, Oxfordshire. pp. 379-392.
- Pandey RR, Sharma G, Tripathi SK y AK Singh. 2007. Litterfall, litter decomposition and nutrient dynamics in a subtropical natural oak forest and managed plantation in northeastern India. *Forest Ecology and Management*, 240: 96-104.
- Pansu M y J Gautheyrou. 2006. *Handbook of Soil Analysis*. Springer, Berlin. 993 p.
- Paul EA y FE Clark. 1996. *Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press. San Diego. 340 p.
- Plante AF. 2007. Soil biogeochemical cycling of inorganic nutrients and metals. *En Paul EA (ed), Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Academic Press. Oxford. pp. 389-432.
- Prentice IC, Farquhar GD, Fasham MJR, Goulden ML, Heimann M, Jaramillo VJ, Khashgi HS, Le Quéré C, Scholes RJ y DWR Wallace. 2001. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. *En Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, Noguer M, van der Linden PJ y D Xiaosu (eds), Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 183-237.
- Raich JW y A Tufekciogul. 2000. Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48: 71-90.
- Rainforest Alliance. Resumen publico de certificación de comunidad Ixtlan de Juárez [en línea]. 2001. <<http://www.rainforest-alliance.org/programs/forestry/smartwood/pdfs/comunidad-ixtlan.pdf>> [Consulta: 26 junio 2005].
- Randerson JT, Chapin III FS, Harden JW, Neff JC y ME Harmon. 2002. Net ecosystem production: a comprehensive measure of net carbon accumulation by ecosystems. *Ecological Applications*, 12: 937-947.
- Raubuch M y RG Joergensen. 2002. C and net N mineralization in a coniferous forest soil: the contribution of the temporal variability of microbial biomass C and N. *Soil Biology and Biochemistry*, 34: 745-898.
- Reich PB y P Bolstad. 2001. Productivity of evergreen and deciduous temperate forests. *En Roy J, Saugier B y HA Mooney (eds), Terrestrial Global Productivity*. Academic Press. San Diego. pp. 245-283.
- Robertson GP y PM Groffman. 2007. Nitrogen transformations. *En Paul EA (ed), Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Academic Press. Oxford. pp. 341-364.
- Romualdo RR. 2008. Aprovechamiento forestal y manejo del fuego en Ixtlán de Juárez: consecuencias bioquímicas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Ross DS y G Fredriksen. 2004. Mineralization and nitrification patterns at eight northeastern USA forested research sites. *Forest Ecology and Management*, 188: 317-335.

- Ruttenberg KC. 2003. The global phosphorus cycle. *En* Holland HD y KK Turekian (eds), Biogeochemistry. Elsevier-Pergamon. Oxford. pp. 585-643.
- Rzedowski J. 1981. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F. 432 p.
- Sanderman J y R Amundson. 2003. Biogeochemistry of decomposition and detrital processing. *En* Holland HD y KK Turekian (eds), Biogeochemistry. Elsevier-Pergamon. Oxford. pp. 249-316.
- Saugier B, Roy J y HA Mooney. 2001. Estimations of global terrestrial productivity: converging toward a single number? *En* Roy J, Saugier B y HA Mooney (eds), Terrestrial Global Productivity. Academic Press. San Diego. pp. 543-557.
- Schimel JP y J Bennett. 2004. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 85: 591-602.
- Schimel JP y MN Weintraub. 2003. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 549-563.
- Schlesinger W. 1997. Biogeochemistry. An Analysis of Global Change. Academic Press. Nueva York. 588 p.
- Schmidt IK, Jonasson S y A Michelsen. 1999. Mineralization and microbial immobilization of N and P in arctic soils in relation to season, temperature and nutrient amendment. *Applied Soil Ecology*, 11: 147-160.
- Scholes MC y TE Nowicki. 1998. Effects of pines on soil properties and processes. *En* Richardson DM (ed), Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 341-353.
- Scott-Denton LE, Rosenstiel TN y RK Monson. 2006. Differential controls by climate and substrate over the heterotrophic and rhizospheric components of soil respiration. *Global Change Biology*, 12: 205-216.
- SEMARNAT (Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Inventario Nacional Forestal 2000. México, D.F.
- Shibu ME, Leffelaar PA, Van Keulen H y PK Aggarwal. 2006. Quantitative description of soil organic matter dynamics - A review of approaches with reference to rice-based cropping systems. *Geoderma*, 137: 1-18.
- Sinsabaugh RL, Carreiro MM y DA Rebert. 2002. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry*, 60: 1-24.
- Sinsabaugh RL, Moorhead DL y AE Linkins. 1994. The enzymic basis of plant litter decomposition: emergence of an ecological process. *Applied Soil Ecology*, 1: 97-111.
- Six J, Conant RT, Paul A y K Paustian. 2002. Stabilization mechanisms of soil organic matter: implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*, 241: 155-176.
- Smith JL. 1994. Cycling of nitrogen through microbial activity. *En* Hatfield JL y BA Stewart (eds), Soil Biology: Effects on Soil Quality. CRC Press. Boca Raton, Florida. pp. 91-120.
- Smith P, Powlson DS, Smith JU y ET Elliott. 1997. Preface to the special issue "Evaluation and comparison of soil organic matter models". *Geoderma*, 81: 1-3.
- Spaccini R, Piccolo A, Haberhauer G y MH Gerzabek. 2000. Transformation of organic matter from maize residues into labile and humic fractions of three European soils as revealed by C-13 distribution and CPMAS-NMR spectra. *European Journal of Soil Science*, 51: 583-594.
- Stevenson FJ. 1994. Humus Chemistry: Genesis, Composition, Reactions. John Wiley & Sons. Nueva York. 496 p.
- Stevenson FJ y MA Cole. 1999. Cycles of Soil. John Wiley & Sons. Nueva York. 427 p.
- Stewart CE, Plante AF, Paustian K, Conant RT y J Six. 2008. Soil carbon saturation: linking concept and measurable carbon pools. *Soil Science Society of America Journal*, 72: 379-392.
- Tate RL. 2000. Soil Microbiology. John Wiley & Sons. Nueva York. 508 p.
- Torres-Colin R. 2004. Tipos de vegetación. *En* García-Mendoza AJ, MJ Ordoñez y M Briones-Salas (eds), Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la naturaleza- World Wildlife Found. México. pp. 105-117.

- Trejo I. 2004. Clima. En García-Mendoza AJ, MJ Ordoñez y M Briones-Salas (eds), Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la naturaleza- World Wildlife Found. México. pp. 67-85.
- Trumbore S. 2000. Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications*, 10: 399-411.
- Trumbore S. 2006. Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress and challenges. *Global Change Biology*, 12: 141-153.
- Valdés M, Córdoba J y AM Fierros. 2003. Understory vegetation and ectomycorrhizal sporocarp diversity response to pine regeneration methods in Oaxaca, México. *Western Journal of Applied Forestry*, 18: 101-108.
- Vance ED, Brookes PC y DS Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 19: 703-707.
- Vance ED y FS Chapin. 2001. Substrate limitations to microbial activity in taiga forest floors. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 173-188.
- Velásquez A, Durán E, Ramírez I, Mas J, Bocco G, Ramírez G y J Palacio. 2003. Land use-cover change processes in highly biodiverse areas: the case of Oaxaca, Mexico. *Global Environmental Change*, 13: 175-184.
- Vogt KA, Grier CC y DJ Vogt. 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above- and below-ground detritus of the world forests. *Advances in Ecological Research*, 15: 303-377.
- Waldrop MP y MK Firestone. 2004. Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions. *Biogeochemistry*, 67: 235-248.
- Walker TW y JK Sayers. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15: 1-19.
- Weil R y F Magdoff. 2004. Significance of soil organic matter to soil quality and health. En Weil R y F Magdoff (eds), *Soil Organic Matter in Sustainable Agriculture*. CRC Press. Boca Raton, Florida. pp. 1-43.
- Weltzin JF, Keller JK, Bridgham SD, Paster J, Allen BP y J Chen. 2005. Litter controls plant community composition in a northern fen. *Oikos*, 110: 537-546.
- Whitmore AP y E Handayanto. 1997. Simulating the mineralization of N from crop residues in relation to residue quality. En *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. Cadish G y KE Giller (eds). CAB International. Wallingford, Oxfordshire. pp. 337-348.
- Witter E y A Kanal. 1998. Characteristics of the soil microbial biomass in soils from a long-term field experiment with different levels of C input. *Applied Soil Ecology*, 10: 37-49.
- Wu J, Brookes PC y DS Jenkinson. 1993. Formation and destruction of microbial biomass during decomposition of glucose and ryegrass in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 25: 1435-1441.