



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Respiración microbiana edáfica en distintos usos
de suelo en Los Tuxtlas, Veracruz, México**

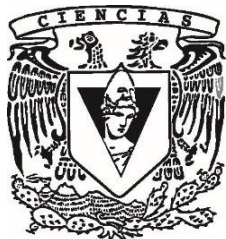
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Biólogo

P R E S E N T A :

Laura Gabriela Santiago Gómez



**DIRECTOR DE TESIS:
Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno

Santiago

Gómez

Laura Gabriela

55 83 45 40

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

310224107

2. Datos del tutor

Dra.

María Guadalupe

Barajas

Guzmán

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Amada Laura

Reyes

Ortigoza

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Francisco Javier

Álvarez

Sánchez

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Rosalba

Esquivel

Cote

6. Datos del sinodal 4

M. en C.

Manuel

Hernández

Quiroz

7. Datos del trabajo escrito

Respiración microbiana edáfica en distintos usos de suelo en Los Tuxtlas, Veracruz,
México

92 p.

2018

Agradecimientos académicos

A la Facultad de Ciencias de la UNAM por educarme.

Agradezco el apoyo del “Proyecto Almacenes de Carbono en el Suelo de una Selva Húmeda: la contribución de los Hongos Micorrizógenos Arbusculares” del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-IN 116814 2013) de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Agradezco al Laboratorio de Ecología del Suelo de la Facultad de Ciencias y a todo el equipo que labora en el Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez, la Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán, Dra. Irene Sánchez Gallen y el M. en C. Juan Carlos Peña Becerril cuyos comentarios y constante retroalimentación me permitieron enriquecer este trabajo.

A mi asesora de tesis Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán cuya paciencia, comentarios y conocimiento fueron sumamente importantes para la escritura de mi tesis.

A los sinodales cuyos comentarios me permitieron mejorar este trabajo Dra. Amada Laura Reyes Ortigoza, Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez, Dra. Rosalba Esquivel Cote y M. en C. Manuel Hernández Quiroz.

Al Laboratorio de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental del Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas (campus Montecillo) a cargo del Dr. Jorge Etchevers Barra y la M. en C. Juliana Padilla Cuevas por la realización de los análisis químicos del suelo.

A la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología por todas las facilidades prestadas.

Agradecimientos personales

A mi madre Laura Gómez que siempre me ha apoyado incondicionalmente y cuyos consejos y enseñanzas me ha permitido alcanzar este logro y a mi hermana Daniela Santiago por hacerme reír y siempre creer en mí. Que su fortaleza, gentileza y sabiduría les permita alcanzar todas las metas que se propongan.

A mi abuela Guadalupe Pérez cuya fortaleza y gentileza han sido un ejemplo y por apoyarme y compartir todo conmigo. Y a mi abuelo Ernesto Gómez.

A toda mi familia por su apoyo, las alegrías compartidas y por ayudarme a crear mis ideales. En especial a mi tía Lilia Pérez por su amabilidad y por ser un ejemplo de que se pueden lograr metas grandes.

A todos los profesores que han compartido su conocimiento conmigo a lo largo de mi vida académica, sobre todo a Guadalupe Barajas quien es una excelente investigadora, cuyo pensamiento crítico y científico genera información científica importante en el estudio de la ecología del suelo y quien es un ser humano lleno de bondad.

A los propietarios de los terrenos donde se realizó el muestreo Francisco Chapan, Eva Fernández, Daniel Hernández, Daniel y Pablo Tepox y Juan Urcilo.

A todas las personas cuya contribución fue significativa en el muestreo y análisis del laboratorio, Isaac Acevedo, Miguel Ángel Aguilar, Fernanda Arreola, América Baleón, Guadalupe Barajas, Alejandro Becerril, Manuel Casariego, Irma Cervantes, Carlos González, Dulce Hernández, Irvin Mendoza, Juan Carlos Peña e Irene Sánchez.

A todas las personas que han compartido su conocimiento conmigo.

Contenido

Resumen	8
I. Introducción	10
1. El carbono en el suelo.....	10
2. Respiración.....	12
2.1 Respiración edáfica.....	13
2.2.1 Respiración autotrófica.....	13
2.2.2 Respiración heterotrófica.....	14
3. Descomposición de la materia orgánica.....	14
4. Factores que modifican la tasa de respiración del suelo.....	16
4.1 Factores abióticos.....	17
4.1.1 Temperatura.....	17
4.1.2 Contenido de agua.....	18
4.1.3 Espacio poroso.....	19
4.1.4 Concentración de O ₂ y CO ₂	20
4.1.5 Potencial de hidrógeno.....	20
4.1.6 Materia orgánica del suelo.....	22
4.1.7 Calidad de la materia orgánica.....	22
4.1.8 Nitrógeno.....	24
4.1.9 Fósforo.....	25
4.2 Factores bióticos.....	26
4.2.1 Tipo de metabolismo aerobio o anaerobio.....	26
4.2.2 Composición de la comunidad microbiana.....	27
4.2.3 Tipo de vegetación.....	29
4.3 Temporalidad.....	31
5 Cambio de uso de suelo.....	32
5.1 El caso de cambio de uso de suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.....	36
6. Antecedentes.....	38

II. Justificación	40
III. Objetivos	41
IV. Hipótesis	41
V. Método	42
1. Zona de Estudio.....	42
2. Muestreo.....	46
3. Propiedades evaluadas.....	49
3.1 Variable biológica.....	49
3.1.1 Respiración microbiana edáfica.....	49
3.2 Variables físicas.....	50
3.2.1 Contenido de agua.....	50
3.2.2 Densidad aparente.....	50
3.3 Variables químicas.....	51
3.3.1 Potencial de hidrógeno.....	51
3.3.2 Materia orgánica del suelo.....	51
3.3.3 Carbono/Nitrógeno.....	51
3.3.4 Amonio y nitrato.....	52
3.3.5 Fósforo lábil.....	52
4. Análisis de resultados.....	52
VI. Resultados	53
1. Respiración microbiana edáfica.....	53
2. La respiración microbiana y su relación con las variables edáficas.....	55
2.1 Temporada de secas.....	55
2.2 Temporada de lluvias.....	55
3. Propiedades físicas y químicas del suelo.....	57
4. Análisis multivariado de componentes principales.....	58
4.1 Temporada de secas.....	58
4.2 Temporada de lluvias.....	60

VII. Discusión	62
1 Variación de la respiración microbiana edáfica por efecto de la temporada.....	62
2 Variación de la respiración microbiana edáfica por efecto del uso de suelo.....	68
2.1 Características físicas.....	69
2.2 Características químicas.....	71
2.3 Características biológicas.....	73
VIII. Conclusiones	77
IX. Literatura citada	78
X. Anexos: Consideraciones sobre el método	91

Resumen

El cambio de uso de suelo (CUS) provoca la deforestación de las selvas húmedas cuando se establecen pastizales para el alimento vacuno y campos de cultivos, generando modificaciones en las características edáficas. Tales como la respiración microbiana (Rme), es decir la producción de CO₂ por actividad biológica, la cual es un reflejo de la descomposición de la materia orgánica. El presente trabajo evaluó en diferentes usos de suelo la Rme y las características físicas y químicas del suelo que la modifican, así como la variación de la Rme entre temporadas.

Se colectó suelo de la selva húmeda, zonas con vegetación secundaria, cultivos y pastizales en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, en dos temporadas contrastantes (secas y lluvias). Se estimó la Rme, contenido de agua, densidad aparente (DA), pH, materia orgánica del suelo (MOS), cociente C/N, fósforo lábil, NH₄⁺ y NO₃⁻. Los datos fueron analizados con un ANOVA (dos vías) y la prueba de Tukey. Se realizaron regresiones lineales entre la Rme y las variables edáficas. Los análisis se hicieron a un 95% de confianza. Además, se realizaron análisis de componentes principales con todas las variables y diferenciando entre temporadas de muestreo.

Se obtuvo mayor Rme en la temporada de secas ($0.32 \pm 0.02 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$), que en la de lluvias ($0.15 \pm 0.005 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$), los resultados pueden estar relacionados con pulsos en la precipitación después de un periodo de bajas en la misma. Además los resultados indican que el CUS provoca disminución de la Rme, ya que la selva húmeda presentó la mayor Rme ($0.27 \pm 0.04 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$), seguida de los pastizales ($0.24 \pm 0.03 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$) y la menor Rme se presentó en los cultivos ($0.21 \pm 0.03 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$) y la vegetación secundaria ($0.22 \pm 0.03 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$). La baja Rme en los cultivos indicó baja actividad microbiana y se atribuyó a las características edáficas poco favorables. En este sistema se registraron los valores más bajos de agua ($0.33 \pm 0.03 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1}$), pH (5.34 ± 0.15) y MOS ($5.48 \pm 0.87\%$) limitándose la disponibilidad de nutrientes; y la mayor DA ($1.09 \pm 0.04 \text{ g cm}^{-3}$) provocando un flujo reducido de agua y gases; el sistema con los valores más altos de las variables evaluado fue la selva húmeda. La Rme se relacionó positivamente con el contenido de agua y el pH, y negativamente con la DA.

Se concluye que el CUS disminuye la Rme, el cual repercute en mayor medida en los cultivos, lo cual está relacionado con las variaciones en las características edáficas dadas por el CUS, y que la Rme se ve favorecida en la temporada de secas.

Abreviaturas

A	Acahual	SH	Selva húmeda
C	Carbono	VS	Vegetación secundaria
C	Cultivo		
CA	Contenido de agua		
C/N	Carbono/Nitrógeno		
CO ₂	Dióxido de carbono		
COS	Carbono orgánico del suelo		
CUS	Cambio de uso de suelo		
DA	Densidad aparente		
H ₂ O	Agua		
MOS	Materia orgánica del suelo		
N	Nitrógeno		
NH ₄ ⁺	Amonio		
NO ₃ ⁻	Nitrato		
O ₂	Oxígeno		
P	Fósforo		
P	Potrero		
Pg	Petagramo		
pH	Potencial de hidrógeno		
PPN	Productividad primaria neta		
Rme	Respiración microbiana edáfica		
Rr	Respiración de raíces		
Rs	Respiración del suelo		
S	Selva		

I. Introducción

1. El carbono en el suelo

El carbono (C) es un elemento que circula por el planeta en distintas formas y bajo distintos procesos entre los diferentes reservorios: la atmósfera, el océano, la biósfera terrestre (incluye la vegetación y suelo) y las rocas (Chapin *et al.*, 2002). El suelo presenta importantes cantidades de C (tabla 1.1), el cual se libera a la atmósfera a través de la respiración del suelo, la cual es reconocida como uno de los grandes flujos de dióxido de carbono hacia la atmósfera en el ciclo global del carbono (Schelesinger & Andrews, 2000).

Tabla 1.1. Reservorios de C en ecosistemas terrestres (tomada de Lorenz, 2013)

Componente de almacenaje		Pg C	Referencia
Plantas	Total	650	Field y Raupach (2004)
	Bosques	360	Pan <i>et al.</i> (2011)
Raíces de plantas	Total	280	Robinson (2007)
	Bosques	200	Robinson (2007)
Microorganismos del suelo	Total	110	Jansson <i>et al.</i> (2010)
Carbono orgánico del suelo	1 m de prof. del suelo	1600	Jobbágy & Jackson (2000)
	3 m de prof. del suelo	2300	Jobbágy & Jackson (2000)
Carbono inorgánico del suelo	1 m de prof. del suelo	1700	Eswaran <i>et al.</i> (2000)
Permafrost	Total	1700	Tarnocai <i>et al.</i> (2009)
Turbera	Total	600	Yu (2011)

Nota: El cálculo del carbono en bosques de Pan *et al.* (2011) incluye madera muerta, productos de madera cosechada, biomasa viva, hojarasca y suelo. Robinson (2007) señala que para el cálculo de carbono en las raíces de las plantas consideró a los bosques tropicales, templados y boreales.

Con el cambio de uso de suelo las emisiones de CO₂ se ven modificadas, se ha reportado que se liberan 1.7 ± 0.8 Pg C año⁻¹ por deforestación (Chapin *et al.*, 2002), caso que es importante estudiar en las zonas tropicales, ya que en ellas se da el mayor flujo de CO₂ por parte de la respiración edáfica debido a la vegetación exuberante y las condiciones ideales para los microorganismos (Schelesinger & Andrews, 2000), además la biomasa en zonas tropicales es un reservorio de C importante (Chapin *et al.*, 2002, tabla 1.2).

Tabla 1.2. Distribución global de biomas terrestres y el carbono total de los biomas (PPN) (Chapin *et al.*, 2002)

Bioma	Área (10 ⁶ km ²)	C total (Pg C)	PPN total (Pg C año ⁻¹)
Bosques tropicales	17.5	340	21.9
Bosques templados	10.4	139	8.1
Bosques boreales	13.7	57	2.6
Matorrales mediterráneos	2.8	17	1.4
Sabanas tropicales y pastizales	27.6	79	14.9
Pastizales templados	15	6	5.6
Desiertos	27.7	10	3.5
Tundra ártica	5.6	2	0.5
Cultivos	13.5	4	4.1
Hielo	13.5		
Total	149.3	652	62.6

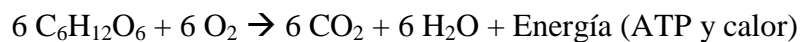
La conversión de bosques a tierras de cultivo genera en promedio una pérdida del 30% de C en el suelo (Murty *et al.*, 2002) o expresado en otros datos, una pérdida de 0.5 ± 0.15 Pg de C año⁻¹ (Quinton *et al.*, 2010). Es importante señalar que el C en el suelo se encuentra en diferentes formas, la mayoría son orgánicas. El carbono orgánico del suelo (COS) presenta variaciones en el espacio y tiempo, resultado del balance entre entradas de C al suelo a partir de productores primarios y pérdidas en descomposición de la materia orgánica, respiración de raíces, lixiviación de C disuelto y erosión del suelo (De Deyn *et al.*, 2008). La biota del suelo tiene un papel importante en la dinámica del COS (De Deyn, 2013), por ello modificaciones en la misma generan cambios en la dinámica del COS. La dinámica del COS se puede ver modificada por factores antropogénicos, al ser la vegetación un amplio e importante almacén de C orgánico en el ecosistema, ya que modificaciones en la cobertura vegetal en el cambio de uso de suelo modifica el COS (De Deyn, 2013). En un estudio realizado por Don *et al.*, (2011) calculan que en zonas tropicales el CUS promueve las pérdidas mayores de C orgánico cuando el bosque primario es transformado a zona de cultivo y la pérdida es aún mayor en cultivos perenes disminuyendo un 30%. Si el cambio es de bosque a pastizales el COS disminuye en un 12%, mientras que si el cambio es a bosques secundarios disminuye 9%. Las pérdidas del COS se atribuyen al incremento en las

tasas de descomposición, las alteraciones en la calidad y cantidad de C que circula en el suelo y el aumento de la erosión.

La pérdida del C en el suelo hacia la atmósfera se da en forma de CO₂, el cual es liberado por los organismos que habitan en el suelo en su proceso de respiración.

2. Respiración

La respiración es un proceso a través del cual se obtiene energía a partir de la oxidación de compuestos orgánicos, lo que da como resultado bióxido de carbono (CO₂) y agua (H₂O). El principal compuesto orgánico que se usa como combustible en la respiración es la glucosa, de modo que la reacción general de la respiración se puede expresar como (Reece *et al.*, 2011):



Las tasas de respiración de los organismos responden a la demanda de energía necesaria para el crecimiento, mantenimiento y procesos de transporte de nutrientes, tales procesos están limitados por los recursos disponibles en el medio (Luo & Zhou, 2006).

La respiración suele ser separada en dos componentes, uno es la respiración de crecimiento y el otro la respiración de mantenimiento. El primero supe de energía y moléculas para la biosíntesis de componentes estructurales. Mientras que la respiración de mantenimiento produce energía necesaria para las actividades normales de las células (Luo & Zhou, 2006).

La respiración se lleva a cabo por diversos organismos, de modo que el balance de la respiración del ecosistema (R_{eco}) se representa con la siguiente ecuación (Chapin *et al.*, 2002):

$$R_{\text{eco}} = R_{\text{autotrófica}} + R_{\text{heterotrófica}}$$

Donde R_{autotrófica} representa la respiración de las plantas, mientras que la respiración de los heterótrofos (R_{heterotrófica}), está compuesta por la respiración de los animales y la respiración de los microorganismos. Dentro de la respiración en el ecosistema un componente importante se da a nivel del suelo (respiración edáfica).

2.1 Respiración edáfica

La respiración del suelo o edáfica (R_s) se refiere a la producción de CO_2 por acción biológica y está constituida por la respiración de las raíces (R_r) y la que llevan a cabo los microorganismos (R_{me}):

$$R_s = R_r + R_{me}$$

Típicamente la respiración del suelo contribuye del 30 al 80% de la respiración de los ecosistemas terrestres. El mayor flujo de CO_2 se presenta en regiones tropicales, mientras que en las templadas y las del norte es menor (Luo y Zhou, 2006).

Cerca de la mitad de la respiración del suelo deriva de la actividad metabólica de raíces para su mantenimiento, crecimiento y en la asociación con hongos micorrizógenos. El resto es respiración heterotrófica de comunidades microbianas. Una pequeña fracción de la respiración del suelo se deriva de la descomposición de materiales orgánicos más viejos y recalcitrantes. Separar las contribuciones autótrofas y heterótrofes de la respiración del suelo, permite entender el almacenaje y liberación de C en el suelo (Ryan & Law, 2005).

2.2.1 Respiración autotrófica

Está asociada a la formación de la energía necesaria para la síntesis de nuevos tejidos vegetales y el mantenimiento de tejidos vivos (Ryan & Law, 2005). La cantidad de CO_2 producido por raíces depende de la biomasa y de las tasas específicas de respiración de las mismas. A su vez la respiración de las raíces depende de factores bióticos y abióticos relacionados con la historia de vida de las plantas y el ambiente en el cual se encuentran (Luo & Zhou, 2006).

Lo que ocurre en el dosel de la vegetación afecta la R_s debido a la translocación de fotosintatos en las raíces ya que estimulan la respiración autotrófica, mientras que los exudados de las raíces, de los cuales se alimentan los microorganismos, estimulan la respiración microbiana; a su vez la translocación de fotosintatos y su exudación dependen de la fotosíntesis (Yuste *et al.*, 2007).

Del total de la Rs a lo largo del año las raíces contribuyen con 45.8% en bosques y 60% en vegetación no forestal. La contribución de raíces en la respiración total puede variar por temporadas, es mayor en la temporada de crecimiento y menor en los periodos de latencia (Hason *et al.*, 2000). La proporción de la respiración de raíces en la respiración del suelo varía entre biomas (Raich & Tufekcioglu, 2000).

En cultivos se ha observado menor contribución de la respiración de raíces a la Rs total debido a la corta duración de las raíces vivas en campos de cultivo anuales y a la baja biomasa relativa de raíces durante la temporada de crecimiento. Se estima que el flujo de CO₂ de las raíces en campos de cultivo es del 12-38% (Raich & Tufekcioglu, 2000).

2.2.2 Respiración heterotrófica

La respiración heterotrófica la llevan a cabo la fauna del suelo, hongos y bacterias (Eubacteria y Archaea), en la cual el aporte principal de CO₂ es por parte de los últimos dos grupos, los cuales constituyen el grupo de los microorganismos. La liberación de CO₂ se debe al proceso de descomposición de la materia orgánica muerta (Luo & Zhou, 2006).

3. Descomposición de la materia orgánica

La descomposición de la materia orgánica se refiere a la ruptura física y química del material orgánico muerto (partes de plantas y animales y material microbiano) que entra al suelo, el cual se transforma en nutrientes inorgánicos que pueden ser asimilados por las plantas y microorganismos, en dicho proceso se libera dióxido de carbono a la atmósfera (Chapin *et al.*, 2002). La descomposición de la materia orgánica muerta que entra al suelo es la suma de tres procesos: lixiviación, fragmentación y alteración química (Chapin *et al.*, 2002; Lavelle & Spain, 2005; Luo & Zhou, 2006).

En la lixiviación los compuestos solubles (iones, azúcares y aminoácidos) son transportados por el agua que fluye a través de la materia orgánica muerta (Chapin *et al.*, 2002; Lavelle & Spain, 2005; Luo & Zhou, 2006). El proceso ocurre desde que los tejidos se encuentran vivos, hasta que caen al suelo. Se observa en mayor medida en sistemas con mayores precipitaciones y de forma deficiente en sistemas secos.

Las hojas presentan protección contra el consumo de organismos, en la fragmentación se rompe dicha barrera para que los microorganismos puedan acceder a los nutrientes. La fauna del suelo se encarga de llevar a cabo la fragmentación reduciendo físicamente materia en trozos pequeños y lo hacen como parte de su alimentación. Por otro lado, la alteración química es llevada a cabo por los microorganismos del suelo, en donde se transforma la materia orgánica muerta en dos procesos simultáneos, la mineralización y la humificación (Chapin *et al.*, 2002; Lavelle & Spain, 2005; Luo & Zhou, 2006).

La mineralización es un proceso catabólico donde se rompen moléculas orgánicas en inorgánicas. Mientras que la humificación es un proceso anabólico donde se generan moléculas complejas, las sustancias húmicas (Gobat *et al.*, 2004; Lavelle & Spain, 2005).

La mineralización es un proceso en donde hay ruptura de macromoléculas orgánicas en inorgánicas (Lavelle & Spain, 2005) a partir del consumo y asimilación de materia orgánica muerta como parte de la red trófica en el suelo (fig. 1.1; Chapin *et al.*, 2002; Gobat *et al.*, 2004), por lo cual requiere de un buen funcionamiento de la red trófica (De Deyn, 2013).

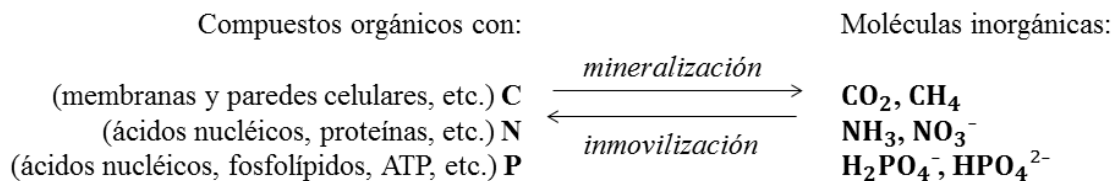


Figura 1.1. En la mineralización se liberan moléculas inorgánicas a partir del consumo de la materia orgánica muerta. Cuando las moléculas inorgánicas son asimiladas y forman parte de estructuras celulares se inmovilizan el carbono, nitrógeno y fósforo.

Varios de los macronutrientes que requieren las plantas para su desarrollo están disponibles debido a la mineralización, las moléculas inorgánicas de la fig 1.1, a excepción del CH₄, permitiendo el ciclaje de nutrientes.

La mineralización puede ocurrir dos veces, difiere cada una en el material y tiempo del proceso. En la mineralización primaria se degradan partículas de materia orgánica, sobre todo compuestos frágiles de forma rápida. Cuando la mineralización se ha completado genera cationes, aniones y moléculas simples como agua y CO₂, que pueden tener diferentes destinos: liberarse hacia la atmósfera como gases, absorberse por plantas o

microorganismos, retenerse en el complejo de intercambio, o bien removerse por lixiviación (Gobat *et al.*, 2004).

En la mineralización secundaria se transforman moléculas más estables y resistentes a la alteración química (moléculas orgánicas sintetizadas en la humificación), es por lo que ocurre más lentamente. Esta mineralización permite que no haya acumulación de materia orgánica humificada que pueda saturar al sistema (Gobat *et al.*, 2004).

En la descomposición se producen CO₂, minerales y compuestos orgánicos remanentes que se incorporarán a la materia orgánica del suelo (MOS), algunos formarán parte del humus (Luo & Zhou, 2006). La liberación de CO₂ se debe a la actividad de la fauna y los microorganismos del suelo, los segundos liberan del 80 al 95% del CO₂ respirado por la biota del suelo durante la mineralización (Lavelle & Spain, 2005). Es por ello que las tasas de descomposición pueden medirse a través de las tasas de respiración microbianas, con la producción de CO₂. De modo que cualquier variación de las emisiones de CO₂ por cambios en las condiciones del suelo pueden usarse como indicador (Raich & Tufekcioglu, 2000; Ryan & Law, 2005). Sin embargo, el CO₂ también se produce de forma abiótica, pero representa de manera general el 20% del CO₂ en el suelo; el resto se libera por actividad biológica (Lavelle & Spain, 2005). El CO₂ se puede generar con ácido carbónico durante el interperismo de las rocas, sobre todo en zonas áridas, en reacciones donde la biota edáfica no interviene (Luo & Zhou, 2006).

La descomposición depende de tres factores: 1) climáticos, como el promedio anual de la temperatura, la precipitación y la evapotranspiración y de las propiedades físicas y químicas del suelo; 2) calidad de los recursos que se descomponen y 3) organismos que llevan a cabo los procesos de descomposición (Lavelle & Spain, 2005; Luo & Zhou, 2006; Brady & Weil, 2008).

4. Factores que modifican la tasa de respiración del suelo

Las tasas de respiración del suelo responden a diferentes factores, llegando a aumentar o disminuir por características ambientales y biológicas. A continuación, se explican las distintas condiciones que pueden afectar las tasas de respiración del suelo, divididas en factores abióticos y bióticos.

4.1 Factores abióticos

Entre los factores que afectan la respiración del suelo la temperatura, el contenido de agua, la concentración de CO₂ y O₂, la materia orgánica, la calidad de la misma y el espacio poroso son de los más importantes (Raich & Tufekcioglu, 2000; Lavelle & Spain, 2005; Luo & Zhou, 2006; Yuste *et al.*, 2007; Brady & Weil, 2008).

4.1.1 Temperatura

La temperatura en el suelo afecta procesos químicos, físicos y biológicos. Repercute en la descomposición de la materia orgánica debido a varias razones, ya que aumenta la actividad microbiana, afecta la humedad en el suelo, así como la calidad y la cantidad de las entradas de materia orgánica al suelo. Existen temperaturas óptimas en las cuales los organismos se pueden desarrollar, cuando estas disminuyen la actividad de los organismos disminuye, y cuando es mayor puede provocarse la muerte, modificando la composición de la comunidad microbiana (Chapin *et al.*, 2002; Brady & Weil, 2008). En el caso de los microorganismos se sabe que su temperatura óptima de desarrollo es de 35-40° C, porque a más de 40° las enzimas se desestabilizan y a menos de 20° se aletargan; mientras que la temperatura óptima de crecimiento de las plantas es mucho menor (Brady & Weil, 2008). La descomposición en zonas frías es muy lenta y el crecimiento de las plantas sobrepasa la descomposición, por ello hay una alta cantidad de material orgánico almacenado en zonas templadas y boreales. Lo contrario pasa en zonas con temperaturas altas, como en climas tropicales (Brady & Weil, 2008). Por otro lado, temperaturas altas reducen la humedad en el suelo debido a que provocan un aumento en la evaporación y transpiración.

Además, las temperaturas altas provocan un aumento en la descomposición de la materia orgánica muerta lo que incrementa la disponibilidad de nutrientes, debido a que desencadenan una oxidación rápida de la materia orgánica (Chapin *et al.*, 2002; Lavelle & Spain, 2005). El aumento de temperatura incrementa de forma exponencial la respiración microbiana (Chapin *et al.*, 2002, Wood *et al.*, 2013).

4.1.2 Contenido de agua

La cantidad de agua determina la medida y la dirección de los procesos en el suelo, como son (Lavelle & Spain, 2005):

- Las capacidades de transporte y transformación del material parental.
- La transmisión de calor.
- La transformación de componentes del suelo, ya que interviene en la hidrólisis y la disolución de los mismos.
- La actividad de la biota y determina la dirección de varias reacciones en el suelo.

El régimen de humedad del suelo a su vez depende de diferentes propiedades (Gobat *et al.*, 2004): 1) la textura que determina la fuerza de retención del agua (lixiviación o capilaridad); 2) la estructura que influye en la circulación del agua; 3) la porosidad que determina el agua existente en el suelo, a su vez el agua influye en estos procesos al modificar la distribución del aire en el suelo, y por ello la difusión del O₂ y la concentración de CO₂; y 4) la distancia del manto freático.

El contenido de agua en el suelo se distribuye de manera heterogénea y afecta la biomasa microbiana, la respiración y los procesos de catálisis enzimática en el suelo (Lavelle & Spain, 2005; Baldrian *et al.*, 2010). El contenido de agua se correlaciona positivamente con la biomasa microbiana, explica hasta el 60% de su variación total (Baldrian *et al.*, 2010). En suelos secos la respiración de los microorganismos declina (Lavelle & Spain, 2005; Steinweg *et al.*, 2013), ya que la baja humedad y/o alto contenido de sales alteran los efectos osmóticos que restringen la actividad de los microorganismos (Chapin *et al.*, 2002). Además, hay una diferencia en la proporción de la biomasa de hongos y bacterias relacionado con el contenido de agua, pues los primeros son más tolerantes a niveles bajos de agua que las bacterias por su capacidad de translocar agua y materiales, cuando hay poca cantidad de agua en el medio. Aunque las bacterias tienen estrategias de resistencia. Los grupos de microorganismos responden distinto ante diferentes niveles de agua en el suelo (Lavelle & Spain, 2005).

La actividad de las enzimas extracelulares involucradas en la descomposición de la materia orgánica (por ejemplo lacasa, Mn-peroxidasa, endo-1,4-β-glucanasa, endo-1,4-β-xilanas,

celobiohidrolasa, β -glucosidasa, β -xilosidasa, quitinasa y fosfatasa ácida) está correlacionada con el agua del suelo (Baldrian *et al.*, 2010).

La sequía se vuelve un factor limitante en el desempeño de los microorganismos y en la difusión de nutrientes a través de la solución del suelo, la cual se refiere al agua del suelo en donde se encuentran disueltos los nutrientes, y es importante ya que los microorganismos sólo pueden utilizar los nutrientes en su forma soluble. La actividad metabólica decrece con la sequía del suelo (Lavelle & Spain, 2005; Luo & Zhou, 2006; Yuste *et al.*, 2007; Steinweg *et al.*, 2013). En climas áridos a semiáridos o con épocas de secas pronunciadas, la acumulación de materia orgánica es mayor debido a la baja mineralización por la escasa disponibilidad de agua para los organismos mineralizadores.

Por otro lado, la cantidad de agua determina la composición de gases en el suelo. Debido a que su difusión es más lenta en el agua que en el aire, la cantidad de agua en el suelo determinará la rapidez del movimiento de los gases. Con alto contenido de agua el CO₂ que liberan los organismos puede acumularse rápidamente y generar cierto grado de anaerobiosis (Lavelle & Spain, 2005), ello también se debe a que el oxígeno se mueve 10,000 veces más lento en agua que en aire, lo que genera que altos contenidos de agua en el suelo reduzcan la descomposición de la materia orgánica (Chapin *et al.*, 2002).

4.1.3 Espacio poroso

La porosidad del suelo influye en la retención de agua y distribución de aire en el suelo. Los poros se pueden dividir en dos por su tamaño, el cual está relacionado con la partícula mineral predominante en el suelo, de modo que en texturas arenosas hay poros grandes (macroporos) y en arcillosas, poros pequeños (microporos). A través de los macroporos circula el aire y el agua circula por los microporos (Gobat *et al.*, 2004).

La circulación del aire a través del suelo, sobre todo de oxígeno es importante para el crecimiento de raíces y microorganismos. El intercambio de gases se da por equilibrio entre el aire de la atmósfera y los gases que se encuentran disueltos en la solución del suelo (Gobat *et al.*, 2004). Una forma de medir la porosidad del suelo es con la densidad aparente (DA) y la densidad real.

La densidad aparente es el peso del suelo seco (incluye fracción mineral y de la materia orgánica) en un volumen determinado, donde el volumen incluye tanto sólidos, como los poros (FAO, 2009). Es un parámetro para la descripción de calidad y función en el ecosistema del suelo. Así valores bajos de densidad aparente indican alta porosidad del suelo. Mientras que los valores altos reflejan un pobre espacio poroso, lo que indican un ambiente de aireación reducida, que puede limitar el desarrollo de raíces y reducir la infiltración del agua.

La densidad aparente depende de varios factores, como son la textura, la materia orgánica, y la estructura del suelo, conforme aumenta el contenido de arcillas en la superficie del suelo tiende a incrementar el desarrollo estructural y disminuye la densidad aparente (Foth, 1990). Así suelos arcillosos bien estructurados tienen una baja densidad aparente y una alta porosidad (Lindbo *et al.*, 2012).

La materia orgánica tiene influencia en la porosidad del suelo. En suelos orgánicos se observa menor densidad aparente que en suelos minerales. La materia orgánica genera estructuras desarrolladas al unir partículas minerales, las cuales presentan un mayor espacio poroso entre agregados, de modo que aumenta la porosidad y decrece la DA (Foth, 1990). En resumen hay una relación inversa entre la porosidad total y la DA.

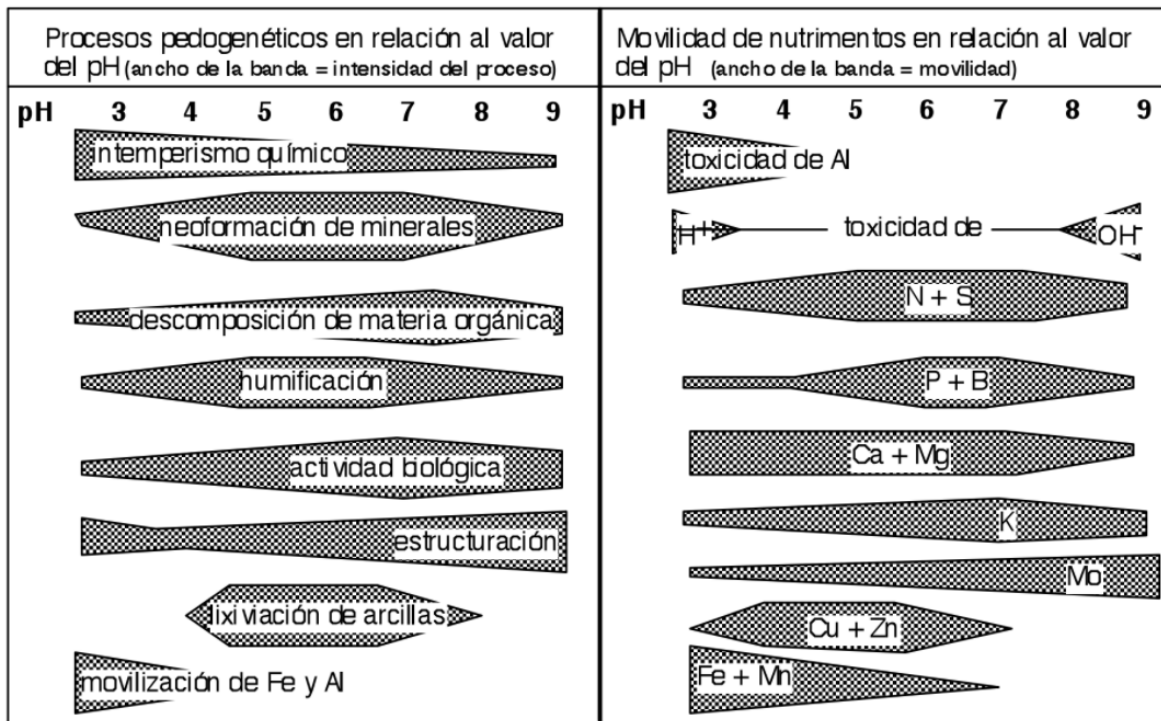
4.1.4 Concentración de O₂ y CO₂

La composición de gases en el suelo varía de un lugar a otro, por la distribución de raíces y microorganismos en el suelo, en zonas aledañas a las raíces se libera mayor cantidad de CO₂, que en zonas en donde no hay raíces. El CO₂ se encuentra más concentrado en el suelo que en la atmósfera, ya que en el suelo hay diez veces más CO₂ (0.35%). La concentración del oxígeno es del 20% en el suelo, mientras que en el aire la concentración es del 5-10%. Además, hay mayor contenido de vapor de agua en el suelo que en la atmósfera, aún si el suelo es muy seco (Lavelle & Spain, 2005; Brady & Weil, 2008).

4.1.5 Potencial de hidrógeno

El potencial de hidrógeno (pH) afecta en varios sentidos a las comunidades de microorganismos en el suelo, ya que afecta la disponibilidad de nutrientes, la estructura de

la comunidad microbiana y la actividad enzimática. Los pH extremos, tanto ácidos como alcalinos, dificultan la disponibilidad de nutrientes, como se puede observar en el esquema de la fig. 1.2 (Foth, 1990; Havlin & Moebius-Clune, 2012). El aumento en la disponibilidad de aluminio por pH ácido genera cierta toxicidad para los organismos del suelo y las plantas, además de que cada ión de Al^{3+} libera 3 protones H^+ , aumentando la acidez.



(fuente: Schroeder, 1969)

Figura 1.2. Disponibilidad y movilidad de nutrientes en el suelo a diferentes pH. El grosor de las barras indica intensidad de procesos pedogenéticos y movilidad de nutrientes en el suelo. Del lado izquierdo se observan procesos pedogenéticos y del lado derecho la movilidad de nutrientes (tomada de Siebe, 2006).

Dado que el pH intracelular es regulado por cada organismo, se mantiene constante, las enzimas que son secretadas extracelularmente se ven afectadas con variaciones en el pH del suelo. La actividad de las enzimas extracelulares es importante ya que rompen macromoléculas en moléculas más pequeñas, hacen disponibles al C, N y P. Existe un pH óptimo para el funcionamiento de cada enzima (Sinsabaugh *et al.*, 2008).

La composición de la comunidad microbiana se modifica a diferentes pH, ya que el pH óptimo para el crecimiento de los hongos tiende hacia la acidez, mientras que para las

bacterias tiende a la alcalinidad (Foth, 1990). Luo & Zhou (2006) señalan que los hongos se desarrollan óptimamente en un rango de un pH de 4 a 6 y las bacterias de 4 a 9.

4.1.6 Materia orgánica del suelo

La calidad y cantidad de la materia orgánica del suelo (MOS) determinan la cantidad de energía en la red trófica que se alimenta de detritus (Chapin *et al.*, 2002). A pesar de que la cantidad de MOS es baja (aproximadamente el 5%) en comparación con el resto de los componentes (partículas minerales, agua y aire), tiene gran influencia en las propiedades edáficas. Está compuesta de diversas sustancias orgánicas (carbonadas) y de organismos vivos (la biomasa del suelo). La materia orgánica provee de ciertas características al suelo, como: proporcionar mayor retención de las partículas del suelo, incrementa la capacidad de retención de agua del suelo y provee de cationes lo que incrementa la capacidad de intercambio catiónico (Lavelle & Spain, 2005; Brady & Weil, 2008).

La MOS puede dividirse en diferentes reservorios por su susceptibilidad a la degradación en: activa, lenta y pasiva. La MOS activa comprende a la biomasa, partículas pequeñas del detritus, la mayoría de los polisacáridos y los ácidos fúlvicos más lábiles, en general la que tiene una relación C/N de 15-30, ésta es accesible para los microorganismos y se descompone en algunos días o años. El reservorio lento se descompone en décadas y está compuesto por lignina y otras sustancias resistentes a la descomposición. El reservorio pasivo presenta materiales muy estables como huminas, ácidos húmicos y humus en complejos con arcillas, que pueden permanecer por cientos a miles de años y representan del 60 al 90% de la MOS. El cambio de uso de suelo modifica las proporciones de los reservorios, lo cual repercute en el ciclo del C (Brady & Weil, 2008; Lavelle & Spain, 2005).

Al ser la MOS una fuente de nutrientes para la vida en el suelo, de manera general la respiración microbiana edáfica aumenta conforme aumenta (Luo & Zhou, 2006).

4.1.7 Calidad de la materia orgánica

La calidad de la materia orgánica en el suelo se refiere a su susceptibilidad para ser consumida, donde la materia de mayor calidad es aquella con estructura química más

sencilla y de fácil descomposición (Chapin *et al.*, 2002; Brady & Weil, 2008). Las siguientes propiedades químicas determinan la calidad del sustrato (Chapin *et al.*, 2002):

- El tamaño de las moléculas. Las moléculas largas primero deben de ser rotas en partes más pequeñas para que puedan ser asimiladas, es por ello que los hongos y bacterias secretan exoenzimas.
- El tipo de enlaces químicos. Los enlaces que no son sencillos y las estructuras aromáticas son más difíciles de romper.
- La regularidad de las estructuras. Las estructuras más regulares son las de más fácil descomposición.
- La toxicidad. Pueden reducir la actividad de los microorganismos o matarlos.
- La concentración de nutrientes. Suelos con mayor concentración de nutrientes presentan MOS de mayor calidad.

La calidad de la materia orgánica se puede medir con el cociente C/N, el cual se refiere a la proporción de carbono y nitrógeno de la materia orgánica, que determina: 1) la intensidad de competencia entre microorganismos cuando hay N disponible en los residuos susceptibles a descomponerse y 2) la tasa de descomposición de la materia orgánica y la disponibilidad de N para las plantas (Brady & Weil, 2008).

La relación C/N en los tejidos vegetales depende de su edad, ya que los tejidos maduros presentan mayores cantidades de lignina y celulosa y baja la cantidad de proteínas, por lo que su relación C/N incrementa. Si aumenta el contenido de lignina y fenoles en la materia orgánica muerta, la descomposición es más lenta (Brady & Weil, 2008).

La calidad de la materia orgánica también se ha asociado a la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Los suelos más fértiles tienen MOS con mayor cantidad de nutrientes que aquellos suelos con baja fertilidad, ello se debe a que la translocación de nutrientes (como el fósforo) es mucho mayor en tierras infértiles que en las fértiles, debido a la escasez de nutrientes. Además, la escasez de nutrientes determina la distribución de la biomasa y sus nutrientes (Vitousek & Sanford, 1986).

Los tres tipos de MOS anteriormente descritos se pueden diferenciar por sus valores de C/N: los valores de C/N que presenta una MOS activa son de 15-30, la MOS lenta presenta 10-25 y la MOS pasiva 7-10 (Brady & Weil, 2002).

4.1.8 Nitrógeno

El nitrógeno (N) es uno de los elementos esenciales para el desarrollo de las plantas y los microorganismos, ya que forma parte importante de la estructura del ADN y ARN, es esencial para el uso de carbohidratos, forma proteínas (como las enzimas), es constituyente de las vitaminas y hormonas y en el caso de las plantas estimula el crecimiento de raíces, interviene en la toma de nutrientes y constituye la clorofila (Stevenson & Cole, 1999).

El N presente en el suelo depende de las entradas naturales, que son: la fijación biológica de N_2 , proceso que sólo lo llevan a cabo las bacterias diazotróficas; las deposiciones atmosféricas de amoníaco (NH_3), amonio (NH_4^+) y nitrato (NO_3^-); y la entrada de materia orgánica muerta en el suelo (Stevenson & Cole, 1999). El nitrógeno se puede dividir en sus componentes orgánico e inorgánico, el primero es una tercera parte del N total, pero su estructura química puede variar entre ecosistemas (Chapin *et al.*, 2002). En sistemas manejados a las entradas naturales se suman fertilizantes, residuos de cultivos y abono.

El movimiento del N en el suelo depende de la biota, a partir de la mineralización y la inmovilización. Cuando el N orgánico se mineraliza se libera NH_3 y NO_3^- , pero cuando ambas moléculas se integran a los organismos se inmoviliza, de la siguiente forma:

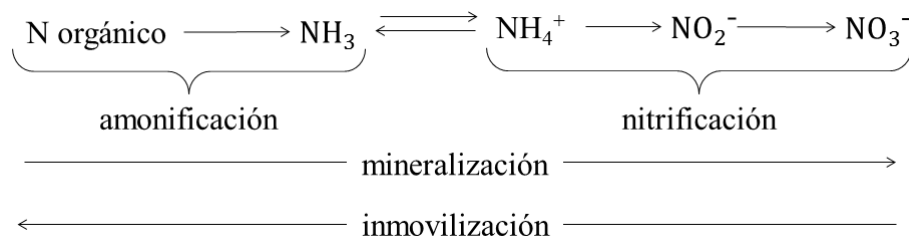


Figura 1.3. Movimiento del nitrógeno en el suelo. Cuando se mineraliza por amonificación y nitrificación se libera como compuestos inorgánicos. Cuando los compuestos inorgánicos se absorben y se integran a las células se inmoviliza en compuestos orgánicos (tomada de Stevenson & Cole, 1999).

El nitrógeno se puede tomar directamente en forma de NH_4^+ y NO_3^- por las plantas y los microorganismos, pero si se encuentra en compuestos orgánicos, primero debe de ser mineralizado para poder ser disponible (Chapin *et al.*, 2002).

El nitrógeno en el suelo puede estimular la respiración del suelo debido a dos razones principales, a que es un elemento limitante en el ecosistema y a que puede estimular la productividad primaria neta, provocando un incremento de raíces finas. Su adición puede estimular de 24-51% la respiración del suelo en sistemas tropicales, según un estudio en donde se aplicó nitrato de amonio (Tu *et al.*, 2013). El alto contenido de N se asocia con altas tasas de crecimiento y por ello hay una alta liberación de CO_2 .

Los microorganismos tienen un papel importante en la integración de N inorgánico en la asimilación de nitratos, nitritos y amonio, los cuales convierten en proteínas y ácidos nucleicos, lo que genera que se inmovilice el N del suelo (Stevenson & Cole, 1999; Heritage *et al.*, 1999).

El nitrógeno y fósforo son elementos esenciales para el desarrollo de los microorganismos y las plantas que suelen encontrarse de manera limitada. De modo que el enriquecimiento en ecosistemas terrestres de tales elementos genera un aumento en la respuesta del crecimiento (Elser *et al.*, 2007).

4.1.9 Fósforo

El fósforo (P) forma parte importante de ácidos nucleicos, fosfolípidos y ATP, entre otras moléculas orgánicas esenciales (Smil, 2000; Chapin *et al.*, 2002).

El P del suelo se enlaza con minerales (como el calcio, aluminio y hierro) y forma precipitados insolubles, que lo hacen poco disponible, razón por la cual suelos muy antiguos (como oxisoles y ultisoles) presentan limitaciones con el P (Smil, 2000). Mientras que cuando forma parte de la biomasa microbiana y vegetal es potencialmente disponible (Chapin *et al.*, 2002). Las formas inorgánicas que son solubles en agua son H_2PO_4^- y HPO_4^{2-} , iones que pueden ser asimilados por las plantas (Stevenson & Cole, 1999).

Los microorganismos son importantes para el movimiento del fósforo en el suelo, ya que degradan compuestos orgánicos con P, liberando fosfato inorgánico. La conversión de P

orgánico a formas inorgánicas depende de las enzimas fosfatasas, las cuales son de origen intracelular y se liberan a la solución del suelo posterior a la lisis de células microbianas. Las fosfatasas pueden ser afines a pH ácidos (4-6), o bien afines a pH alcalinos (9-11) (Stevenson & Cole, 1999). A diferencia de los ciclos de C y N el movimiento del P en su ciclo no está dominado por la biota (Smil, 2000).

Los microorganismos son capaces de hacer solubles precipitados de fósforo insolubles, así como otros minerales insolubles en la formación de ácidos orgánicos. Dentro de los microorganismos edáficos las micorrizas facilitan la absorción de P a sus plantas hospederas ya que los hongos que se asocian a las raíces lo capturan en sus hifas, y lo transfieren de las hifas hacia las raíces (Bolan, 1991). En caso contrario pueden inmovilizar el fósforo presente en la solución del suelo integrándolo en su estructura celular, promoviendo la fijación de minerales de P insolubles y produciendo agentes quelantes (sustancias que forman complejos con metales pesados) (Stevenson & Cole, 1999).

El fósforo carece de un componente gaseoso importante que se mueva en la atmósfera, además de que la lixiviación natural del ecosistema no es una vía importante de su movimiento ya que el fósforo es poco soluble, por ello su movimiento entre los ecosistemas es a partir de la erosión eólica e hídrica (Chapin *et al.*, 2002).

4.2 Factores bióticos

Dentro de los factores bióticos se encuentran las características inherentes de los microorganismos y el efecto de la vegetación sobre la producción de CO₂ (Luo & Zhou, 2006).

4.2.1 Tipo de metabolismo aerobio o anaerobio

La descomposición en presencia de oxígeno ocurre mediante una respiración celular, ya que el O₂ es el último aceptor de electrones de un metabolismo aeróbico, en el cual se crean grandes cantidades de energía en comparación con el metabolismo anaeróbico. En la respiración celular se genera 30 o 32 moléculas de ATP, mientras que, en la fermentación, metabolismo anaeróbico, se generan sólo 2 ATP (Reece *et al.*, 2011). Cuando hay bajas cantidades de O₂, los organismos anaeróbicos facultativos u obligados son los que llevan a

cabo la descomposición de la materia orgánica, sin embargo, su descomposición es muy lenta, lo que genera que se acumule materia orgánica parcialmente descompuesta (Brady & Weil, 2008). Además, genera moléculas con energía que aún se puede utilizar (como alcohol, metano y ácidos orgánicos) (Chapin *et al.*, 2002; Brady & Weil, 2008). Algunos productos de la descomposición anaeróbica pueden inhibir el crecimiento de las plantas (Brady & Weil, 2008).

4.2.2 Composición de la comunidad microbiana

El CO₂ liberado por los microorganismos edáficos (hongos y bacterias) en la descomposición de la materia orgánica (mineralización) es del 80-95%, los cuales componen de un 80-90% la biomasa edáfica (fig 1.4). El resto el CO₂ es producido por la fauna del suelo, cuya biomasa es muy baja (Chapin *et al.*, 2002; Lavelle & Spain, 2005; De Deyn, 2013), por lo que la composición de la comunidad microbiana determina las tasas de respiración en el suelo.

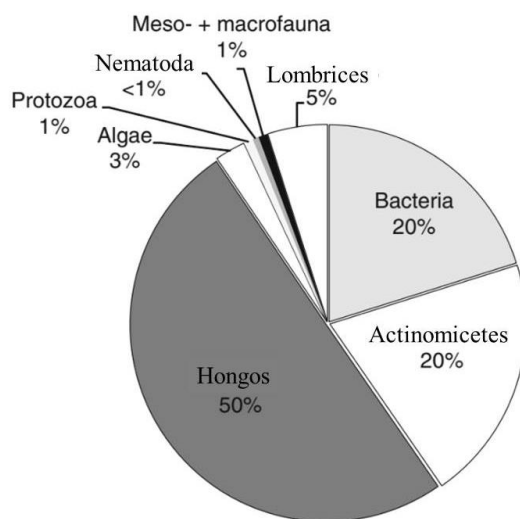


Figura 1.4 Distribución relativa del carbono orgánico en el suelo de praderas, sin tomar en cuenta a las plantas (tomado de De Deyn, 2013).

Los hongos son los principales desintegradores de los tejidos frescos de plantas porque poseen enzimas capaces de romper toda clase de componentes celulares, estructuras complejas como la cutícula de las hojas y la suberina de las raíces. Cuando la hojarasca está principalmente compuesta de lignina y nitrógeno, los hongos están presentes en un 60-90%

(Chapin *et al.*, 2002). Presentan una ventaja sobre las bacterias ya que son capaces de llevar a cabo la descomposición bajo condiciones de baja disponibilidad de N y P y en pH bajos, además de que pueden explorar el suelo por elongaciones en su sistema de hifas (Chapin *et al.*, 2002; De Deyn, 2013). La mayoría de los hongos no presentan un metabolismo anaeróbico, por ello su actividad disminuye con escases de O₂ (Chapin *et al.*, 2002).

Por otro lado, las bacterias presentan una limitación en su movilidad, dependen del movimiento de agua, en la cual se encuentran disueltos los nutrientes que necesitan. Al ser la mayoría de las bacterias inmóviles pueden llegar a agotar los sustratos en su ambiente próximo, lo que provoca que se inactiven, llevando su respiración a los valores más bajos o bien pueden incluso morir.

Las comunidades bacterianas presentan una estructura compleja en forma de biofilm, la cual les brinda protección contra depredadores y el estrés hídrico. Los biofilm actúan como un consorcio, que se caracteriza por presentar diversos grupos de bacterias (no emparentados filogenéticamente) que actúan de manera coordinada en la producción de exoenzimas. El consorcio de bacterias además de llevar a cabo la descomposición del detritus también tiene un papel importante en la ruptura de moléculas de pesticidas y otros compuestos orgánicos de origen humano. Un grupo representativo de bacterias son las actinobacterias (anteriormente conocidas como actinomicetos) las cuales presentan la capacidad de romper compuestos con lignina (Chapin *et al.*, 2002).

Las características inherentes de cada organismo determinan su capacidad para degradar materia orgánica muerta. Emplean exoenzimas para romper moléculas grandes, las moléculas más pequeñas que se generan son integradas a las células de los microorganismos para ser usadas como su alimento. Por ejemplo, en la degradación de la celulosa se requiere de distintas enzimas para degradar distintos componentes del polímero. Varios microorganismos presentan las enzimas necesarias y trabajan en consorcio para usar como fuente de alimento la celulosa (Chapin *et al.*, 2002).

Por otro lado, se usa la lignina como alimento cuando los componentes más lábiles ya no se encuentran disponibles para ser consumidos. Sólo algunos organismos pueden producir las enzimas necesarias para descomponerla. Las enzimas que degradan lignina se unen a los

radicales libres que se forman en la misma para iniciar el proceso, pero es necesaria la presencia de O₂ para que se creen dichos radicales libres. Es por ello que en condiciones anaeróbicas su degradación no es posible. La ruptura de la estructura química también se puede dar para que los microorganismos tengan acceso y puedan consumir celulosa y hemicelulosa (Chapin *et al.*, 2002).

La microbiota del suelo influye en el contenido de C del suelo en varios sentidos: 1) es el principal agente de descomposición en el suelo y por lo tanto de pérdida de C en la respiración; 2) promueven el crecimiento de plantas al liberar nutrientes que pueden integrar las plantas y al protegerlas de adversidades abióticas y bióticas; 3) promueven la formación de agregados, limitando que parte del C pueda ser degradado (De Deyn, 2013).

4.2.3 Tipo de vegetación

Existe una fuerte relación recíproca entre la vegetación y los microorganismos del suelo, donde una alta productividad genera alta actividad microbiana porque hay alimento disponible para los microorganismos y a su vez la alta actividad de los microorganismos pone a disposición nutrientes para el crecimiento de plantas.

La vegetación tiene diferentes efectos sobre la vida edáfica, ya que influye en el microclima y estructura del sitio, en la calidad y cantidad de alimento por las entradas de materia orgánica muerta de tejidos vegetales, en las tasas de respiración de raíces (Raich & Tufekcioglu, 2000) y en la rizosfera, que es dónde se presenta una alta actividad microbiana (Chapin *et al.*, 2002). Por ello cuando se modifica la vegetación como resultado de la actividad humana, como es el cambio de uso de suelo, se modifica el flujo de CO₂ desde el suelo a la atmósfera (Raich & Tufekcioglu, 2000). La composición de la biomasa microbiana puede variar entre sistemas forestales, pastizales y tierras arables, debido al manejo de los sistemas (De Deyn, 2013).

La cobertura vegetal, ya sea el dosel o la hojarasca, disminuye las variaciones de temperatura debajo de la misma. El efecto de la cobertura vegetal sobre la temperatura del suelo se debe a que esta puede interceptar parte de la radiación solar entrante y reduce el intercambio conductivo de energía entre el suelo y la atmósfera. En los trópicos se ha visto

que las superficies de suelo que no tienen cobertura vegetal varían en su temperatura (Lavelle & Spain, 2005).

Debido a que la hojarasca representa ser la mayor entrada de carbono al suelo, cambios en la caída de hojarasca generan considerables consecuencias en la dinámica del C (Sayer *et al.*, 2007). Influye en la respiración del suelo ya que es alimento para los organismos edáficos, de modo que la producción de hojarasca y la respiración del suelo están positivamente correlacionadas (Raich & Tufekcioglu, 2000). Se ha observado que la remoción de la hojarasca genera una disminución en la respiración del suelo y en sentido contrario su adición provoca un aumento, debido a que las entradas de hojarasca estimulan la actividad microbiana (Sayer *et al.*, 2007; Leff *et al.*, 2012). En particular en zonas tropicales, pudiendo aumentar la producción de CO₂ del 15 al 43% cuando se adiciona hojarasca y disminuir del 20 al 22% cuando se retira (Sayer *et al.*, 2007; Leff *et al.*, 2012).

La producción de hojarasca, así como su descomposición varían, lo que determina el tamaño de la reserva de C del ecosistema. En bosques lluviosos tropicales la producción de hojarasca es la más alta de todos los ecosistemas, pero posee una alta tasa de descomposición, lo que conlleva a que se acumule poco. En comparación con bosques boreales, donde hay menor producción, pero las tasas de su descomposición son bajas, lo que genera que se acumule. De modo que a nivel global en promedio las reservas de hojarasca varían entre 50-70 y 150-200 Pg C (Luo & Zhou, 2006).

La vegetación también aporta nutrientes al suelo a partir del agua que cae de la lluvia, cuando ésta pasa por el dosel y los tallos y lleva consigo nutrientes lábiles hacia el suelo, en el proceso de lixiviación (Vitousek & Sanford, 1986).

La rizosfera es la zona inmediata a la superficie de las raíces, la cual se encuentra colindante al suelo y es donde se presenta una interacción planta-microorganismo en una capa de mucílago, donde la respiración de microorganismos es fuertemente estimulada por la presencia de materiales con carbono procedentes de las plantas (Luo & Zhou, 2006). La interacción entre plantas y microorganismos puede darse a través de nódulos (interacción entre plantas y bacterias), por micorrizas (interacción entre plantas y hongos) o simplemente los microorganismos tienen a acumularse alrededor de las raíces (Heritage *et*

al., 1999). La descomposición se da más rápidamente en la rizosfera. Las interacciones entre microorganismos y plantas en la rizosfera son importantes en la regulación de la actividad microbiana, en la disponibilidad de nutrientes, en la descomposición de hojarasca y en la dinámica de la MOS (Luo & Zhou, 2006).

Las raíces liberan sustancias al suelo como son: 1) exudados, compuestos solubles en agua (carbohidratos, aminoácidos, hormonas y vitaminas) que se liberan sin requerimiento de energía metabólica; 2) secreciones, las cuales requieren de procesos metabólicos para liberarse (polisacáridos y enzimas); y 3) lisados, producto de la lisis de células. La cantidad del material liberado al suelo varía dependiendo la vegetación. Dicho material es descompuesto principalmente por bacterias, las cuales se dividen rápidamente en presencia de sustratos ricos en nutrientes. Los compuestos orgánicos liberados por las raíces forman parte de una pequeña porción del total de la rizodeposición, teniendo un papel importante en la formación y descomposición de la MOS (Luo & Zhou, 2006).

La diversidad de plantas tiene un efecto significativo en la composición de la comunidad microbiana, ya que las plantas determinan la cantidad de carbono disponible para los heterótrofos. A su vez el potencial catabólico se correlaciona con la composición de la comunidad microbiana de desintegradores, teniendo efectos en las tasas de descomposición, ya que se sugiere que hay ciertas enzimas que degradan componentes asociadas a ciertos organismos. Lo que genera que en sitios en donde hay baja diversidad de plantas los desintegradores sean escasos (Carney & Matson, 2005).

4.3 Temporalidad

El cambio de temperatura y precipitación dado por la estacionalidad del clima genera cambios en la producción de biomasa de las plantas y en la caída de hojarasca en los sistemas, lo que afecta la actividad de los microorganismos en el suelo, se observa en diferentes flujos de CO₂ a lo largo del año. En general se puede decir que la respiración del suelo y el crecimiento de plantas incrementa con el aumento de la temperatura y la precipitación (Chapin *et al.*, 2002). Se ha reportado mayor producción de CO₂ en temporadas de lluvias (Chambers *et al.*, 2004; Hashimoto *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2006; Steinweg *et al.*, 2013), y de secas (Wood *et al.*, 2013).

La actividad microbiana se ve influenciada con las variaciones temporales de las plantas. Cuando la fotosíntesis es alta el recambio de raíces y la producción de exudados también lo es, lo que genera un pico en la respiración microbiana (Chapin *et al.*, 2002). Además cuando la caída de hojarasca es alta, las plantas aportan material fresco listo para ser descompuesto lo que también dispara su actividad (Yuste *et al.*, 2007; Tu *et al.*, 2013).

5. Cambio de uso de suelo

La deforestación ha generado grandes pérdidas de los bosques tropicales húmedos, una de las razones de tal pérdida ha sido el cambio de uso de suelo. El uso de suelo se define por los propósitos humanos por los que es usada una cierta cobertura vegetal, así el cambio de uso de suelo se refiere al cambio de vegetación para diferentes fines, que son influenciados por una serie de factores ambientales, económicos y culturales que pueden implicar la deforestación de la vegetación (Lambin *et al.*, 2003). Debido a ella se genera una serie de modificaciones en las características del suelo y en consecuencia en la composición y la actividad microbiana (fig. 1.5).

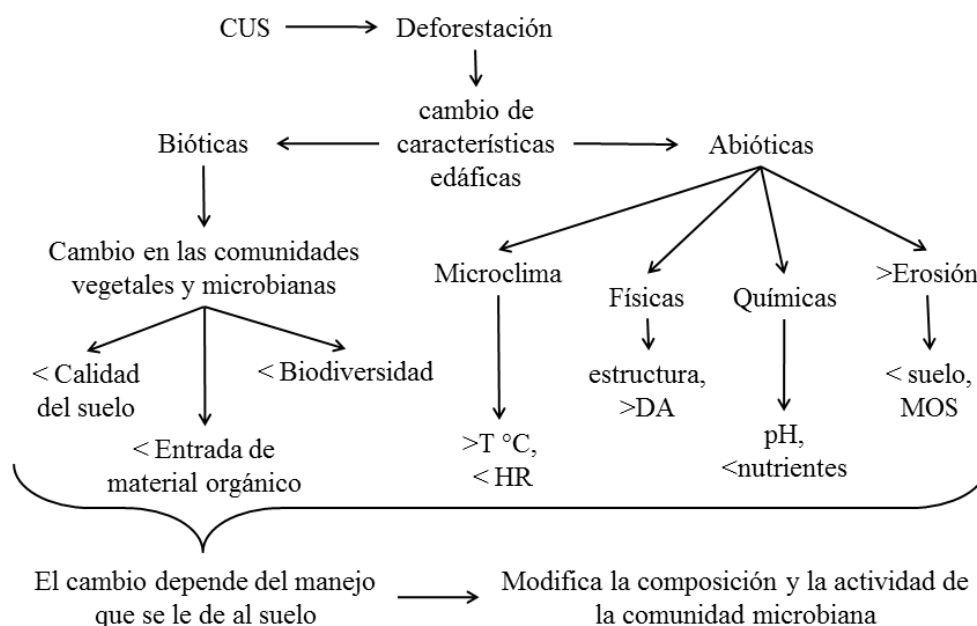


Figura 1.5. Consecuencias del cambio de uso de suelo (CUS) generadas por la deforestación, que provoca cambios en las características bióticas y abióticas edáficas. Tales cambios repercuten en la composición y actividad de los microorganismos edáficos. T °C = temperatura; HR = humedad relativa; DA = densidad aparente; MOS = materia orgánica del suelo (inédito de este trabajo).

La remoción de la cobertura vegetal cambia totalmente las condiciones del suelo, como el microclima, el balance de agua y se reduce fuertemente la entrada de materia orgánica. También la falta de cobertura vegetal deja al suelo desprotegido de la erosión provocando grandes pérdidas del mismo (Gijsman, 1992). Tales pérdidas ascienden de las 13-40 ton ha⁻¹ año⁻¹ en cultivo, de modo que, considerando la lenta formación de suelo, se pierde de 13-40 veces más rápido de lo que se regenera (Pimentel & Kounang, 1998). Otros datos más recientes señalan que la pérdida es de $35 \pm 10 \times 10^9$ ton año⁻¹ (Quinton *et al.*, 2010).

La cobertura vegetal, ya sea el dosel o el detritus, protege al suelo contra la erosión, ya que su presencia disminuye la energía con la que las gotas de lluvia y el viento actúan sobre él. Además, las raíces impiden su pérdida porque lo detienen (Pimentel & Kounang, 1998; Smil, 2000). Al ser la parte más superficial del suelo la que se pierde hay una drástica reducción de los nutrientes básicos para las plantas (como nitrógeno, fósforo, potasio y calcio) y de la materia orgánica (Pimentel & Kounang, 1998).

Se ha calculado que cada año se pierden $23-42 \times 10^6$ ton de N por erosión. Aunque se aplican 112×10^6 ton año⁻¹ en campos agrícolas con el uso de fertilizantes químicos. Por otro lado, se erosionan $2.1-3.9 \times 10^6$ ton de P orgánico y $12.5-22.5 \times 10^6$ de P inorgánico cada año. Lo cual es alarmante porque se considera que sólo hay 40×10^9 ton almacenado en los suelos. Y a pesar de que la adición de fertilizantes puede aumentar la cantidad de P en el sistema, en algunas partes del mundo se erosiona más de lo que se adiciona (Quinton *et al.*, 2010). Cuando el suelo se erosiona el P y el N son transportados hacia cuerpos del agua, en donde causan eutroficación (Stevenson & Cole, 1999; Smil, 2000; Chapin *et al.*, 2002; Elser *et al.*, 2007).

Con la erosión del suelo decrece la productividad primaria ya que hay una disminución de nutrientes, se degrada la estructura y se reduce la profundidad (Quinton *et al.*, 2010). La disminución de la profundidad del suelo limita el crecimiento de plantas ya que requieren de un espacio mínimo para el desarrollo de raíces, además de que disminuye el agua disponible. Lo que genera que la productividad de las plantas se reduzca significativamente, así como la diversidad y abundancia de la biota edáfica (Pimentel & Kounang, 1998).

La degradación provoca modificaciones en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Gijsman, 1992). A continuación, se explicará el cambio de las condiciones edáficas dadas por el cambio de uso de suelo a cultivos y pastizales.

En las propiedades físicas del suelo el cambio se refleja en el microclima, en la estructura y la porosidad del suelo. Debido a que el dosel de la selva provee de una excelente protección al suelo de los efectos del viento, lluvia y radiación solar, el aclaramiento de la selva elimina dicha protección y se expone al suelo a cambios extremos de clima, lo que genera aumento de la temperatura y sus fluctuaciones y disminución en la humedad relativa debajo del dosel. El cambio en la estructura y la reducción de poros se debe a la compactación del suelo, que se ve reflejada en el aumento de la densidad aparente (Gijsman, 1992; Egrinya *et al.*, 2003). Con la disminución de la porosidad la infiltración del agua disminuye ya que puede ser retenida por los microporos y ser casi inmóvil en el suelo, moviéndose lateralmente por no penetrarlo suficientemente (Gijsman, 1992).

En cuanto a las propiedades químicas hay una disminución clara de nutrientes y de MOS (Gijsman, 1992; Egrinya *et al.*, 2003). El aclareo del bosque genera un rápido decline de la disponibilidad de nutrientes, como el manganeso, hierro, cobre, nitrógeno, fósforo, potasio y calcio (Pimentel y Kounang, 1998; Egrinya *et al.*, 2003). La deforestación de los bosques genera un declive en el contenido de MOS y en consecuencia del C orgánico del suelo, debido a varias razones: 1) la entrada de materia orgánica por la vegetación de las selvas tropicales por caída de hojarasca y raíces muertas decae rápidamente con la deforestación (Gijsman, 1992); 2) el aumento de temperatura genera un aumento en las tasas de descomposición, que se relaciona con la ley de Van't Hoff, que establece que la tasa de cualquier reacción química se dobla con el aumento de cada 10°K de temperatura (Greenland *et al.*, 1992; Egrinya *et al.*, 2003); 3) incrementa la oxidación de la materia orgánica debido a la labranza, la cual genera ruptura de los agregados del suelo, y la aireación permitiendo que los microorganismos puedan acceder a ella y descomponerla aceleradamente (Lavelle & Spain, 2005; Brady & Weil, 2008). De modo que en los ecosistemas agrícolas el C orgánico del suelo se reduce en un 75% en regiones tropicales (Luo & Zhou, 2006).

Además, los cambios de bosques a pastizales y cultivos generan cambios en el contenido de carbono y nitrógeno del suelo, pudiendo aumentar hasta 320% o disminuir 50% en el caso del N. Mientras que para el C puede aumentar 160% o disminuir 50% dependiendo el manejo de tales sistemas (Murty *et al.*, 2002). La relación C/N es menor en suelos cultivados, en comparación con suelos forestales, ello está relacionado con la composición de hojarasca de los cultivos y los microorganismos desintegradores, donde la mineralización es más rápida por la calidad de la materia orgánica que presenta bajos cocientes de C/N (Zheng *et al.*, 1999). Con el cambio de bosques a cultivos el C orgánico se remueve con las cosechas anuales (Vitousek 1983).

La conversión del ecosistema nativo al uso de la agricultura afecta a la comunidad microbiana en su estructura, composición y diversidad (Balsler *et al.*, 2010) ya que decrece la diversidad de especies y cambian las especies dominantes e incluso se pueden observar especies invasoras (Gijssman, 1992), y genera disminución en la biomasa microbiana lo que provoca modificación en las funciones de la actividad microbiana. Los cambios en la comunidad microbiana pueden persistir durante décadas, aun cuando se modifique la vida arriba del suelo como resultado del cambio en las características edáficas, las entradas de materia orgánica y las variaciones en el microclima. En el caso de la comunidad fúngica la labranza provoca ruptura en el sistema de hifas, lo que disminuye la continuidad de la comunidad (Balsler *et al.*, 2010; De Deyn, 2013).

Los fertilizantes y herbicidas afectan la comunidad microbiana, lo que a su vez modifica el contenido orgánico en el suelo. Algunos pesticidas son resistentes a la descomposición microbiana, por ello se acumulan en el suelo (Heritage *et al.*, 1999)

También se ve alterada la diversidad de la vegetación, lo que modifica la calidad y cantidad de la hojarasca y la dinámica de las raíces, lo que también tiene repercusiones en la comunidad microbiana (Balsler *et al.*, 2010).

Lo anteriormente descrito merma la calidad del suelo, definida como “la capacidad de un tipo específico de suelo de funcionar, dentro de ecosistemas naturales y manejados, para sostener la producción de plantas y animales, manteniendo o mejorando la calidad del agua y aire y soportando la salud y habitación humana” (Karlen *et al.*, 1997).

Lo anterior genera modificaciones en las tasas de mineralización, las cuales, como ya se mencionó, pueden ser medidas con la producción de CO₂. A pesar de la importancia que tiene el entendimiento de la respuesta de la comunidad microbiana en su biomasa, estructura y diversidad al cambio de uso del suelo y sus consecuencias en la respiración del suelo se sabe poco acerca de ello (Nazaries *et al.*, 2015).

La intensidad de la degradación de las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo depende de las características del disturbio y de la capacidad del suelo para resistir el cambio. En el caso del cambio de uso de suelo el disturbio se debe a la tala de la vegetación original y cuando se establecen los pastizales y cultivos por el pisoteo del ganado y la labranza, respectivamente, por mencionar algunos ejemplos (Seybold *et al.*, 1999).

5.1 El caso de cambio de uso de suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz

En el caso particular de la región de Los Tuxtlas se han presentado grandes áreas deforestadas por razones de cambio de uso de suelo. Se reporta que se ha perdido el 84% de la selva original para el año de 1986 debido al aumento de la deforestación por el incremento de las actividades humanas de extracción de madera, ganadería, cultivo, caza y por el establecimiento de viviendas, quedando como remanentes de la selva las zonas más altas e inaccesibles de la Sierra, en los picos del Volcán San Martín en los flujos de lava y en las zonas aledañas a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas de la UNAM (Dirzo & García, 1992). De modo que Los Tuxtlas presenta un paisaje fragmentado de selva, acahual, cultivo y una extensión casi continua de potrero (Guevara *et al.*, 1997, fig. 1.6).



Figura 1.6. Fragmentación de la selva por establecimiento de potreros.

Las poblaciones en las selvas se ven afectadas por su fragmentación a causa de la creación de campos agrícolas y potreros, por la reducción del área total disponible como hábitat, lo cual limita el tamaño de las poblaciones e incrementa la extinción local y por la limitación en la dispersión entre los parches de selva que se encuentran separados por campos (Guevara *et al.*, 2004).

Según un estudio realizado por Negrete-Yankelevich *et al.* (2013) la deforestación en la zona se debe a tres diferentes causas: políticas, demográficas y culturales. Han existido políticas que han incentivado el cambio de uso forestal para la apertura de campos para cultivos y potreros. Por ejemplo, la Ley de Tierras Ociosas, de 1920, en donde se establecía que las tierras que no estuvieran dedicadas a alguna actividad productiva debían de hacerlo ya fuera a cargo del propietario o debían ser rentadas para su aprovechamiento. Tales acciones generaron degradación del suelo, en donde el abandono de las tierras era esencial para recobrar su fertilidad. Posteriormente entre los años 1980 y 1990 el gobierno promovió el uso de paquetes tecnológicos introducidos por la Revolución Verde. Además se propició el cambio de milpas a monocultivos. La introducción de los paquetes tecnológicos generó que la producción de maíz disminuyera en la Sierra de Santa Martha, lo que conllevó a la sobre explotación y cambio en el manejo de las tierras. Con el cambio a un sistema de monocultivos se ha reducido en los últimos 40 años el 66-80% de la diversidad en las milpas, que llegaron a tener los Popolucas (población indígena que se estableció en la zona). También se generó una visión distinta de la tierra en los agricultores, donde se buscan rápidas soluciones y se enmascara la degradación del suelo, además de que se concibe el manejo de la tierra a corto plazo, sin importar las repercusiones en el suelo a largo plazo. Uno de los errores más serios de la legislación de la tierra es la falta de la concepción de que el ambiente montano del trópico es altamente heterogéneo y en consecuencia sus suelos poseen diferentes características, lo que genera diferentes capacidades para sostener un cultivo.

El aumento de la densidad poblacional en la zona, generada por la inmigración a la zona, provocó mayor demanda de recursos, donde la tierra que se otorgó a nuevos propietarios fue de acceso difícil, con pendientes e inapropiadas para la agricultura (Negrete-Yankelevich *et al.*, 2013).

El paso de un manejo comunitario a uno privado provocó una visión distinta de los campesinos sobre la tierra. La fragmentación de la comunidad ha generado que las políticas agrarias neoliberales tengan efecto, a diferencia de la época pre-revolucionaria, donde los campesinos lucharon por un bien común durante la Revolución Mexicana. La diferencia reside en el ambiente del manejo de las tierras preexistente a tales políticas, siendo en los trópicos en donde ha generado rupturas en los esquemas comunales de cooperación, lo que ha promovido la degradación del bosque. Ello ha conllevado a un manejo insostenible de la misma. Aunado a que se ha llegado a concebir que la producción de ganado es símbolo de riqueza, razón por la cual los nahuas usaron sus ingresos para convertir sus milpas en pastizales y en la compra de ganado en los 90's. Sin embargo, algunos propietarios han buscado alternativas sostenibles para el manejo de sus tierras por la pérdida de la fertilidad que se ha observado en la zona (Negrete-Yankelevich *et al.*, 2013).

En un estudio realizado por Cram *et al.* (2015) se midió el cambio de las características edáficas en cultivos de maíz, pastizales para el ganado y zonas con barbecho natural en comparación con la vegetación natural (bosque tropical). Se observaron diferencias por uso de suelo en la actividad enzimática (deshidrogenada y β -glucosidasa), conductividad eléctrica, densidad aparente, nitrógeno y carbono orgánico, lo que refleja claramente que el cambio de uso de suelo afecta funciones en el suelo. Observaron que: 1) el pH disminuyó en cultivos y pastizales con respecto al bosque; 2) la concentración de C orgánico fue mayor en los bosques; 3) hubo un considerable incremento de la DA en los cultivos en comparación con los bosques; 4) la conductividad eléctrica disminuyó en cultivos como resultado del decremento de nutrientes; 5) la actividad enzimática decreció, reduciendo a su vez la disponibilidad de nutrientes; 6) hubo un decremento en el N. Lo anterior demuestra que el cambio de uso de suelo afecta las características edáficas, lo que sin duda generará repercusiones en la actividad microbiana, que se podrá medir con la producción de CO₂.

6. Antecedentes

En diversos trabajos se ha mencionado que la respiración microbiana edáfica puede ser empleada para el entendimiento del flujo de energía y carbono en el ecosistema (Schelesinger & Andrews, 2000; Ryan & Law, 2005). Se ha mencionado que es un parámetro que se puede evaluar para entender el cambio de la actividad microbiana y sus

repercusiones en el flujo de nutrientes (Raich & Tufekcioglu, 2000; Ryan & Law, 2005, entre otros). Incluso Ryan & Law (2005) señalan que debido a la pérdida de carbono almacenado en el suelo en los ecosistemas el estudio de la respiración del suelo ha incrementado, pero que aún faltan muchas preguntas por responder.

Puede considerarse a la respiración del suelo como indicador del metabolismo del ecosistema ya que los cambios en las reservas de C debajo del suelo pueden tener un gran impacto en el almacenamiento y flujo de C a la atmósfera en ecosistemas terrestres (Ryan & Law, 2005), en donde grandes pérdidas de CO₂ del suelo indican altas tasas de descomposición y en sentido contrario poca producción de CO₂ indica baja descomposición (De Deyn, 2013).

A nivel mundial se han realizado diversos estudios donde se evalúa cómo se modifica la respiración del suelo por el cambio de uso de suelo, de una vegetación original a pastizales y cultivos, sobre todo el cambio a un sistema agrícola (Houghton & Hackler, 1999; Suleau *et al.*, 2011, Don *et al.*, 2011; Nazaries *et al.*, 2015). Pero dichos estudios han sido realizados en su mayoría en zonas templadas y boreales donde la mineralización es distinta a la de zonas tropicales ya que los regímenes de precipitación y las temperaturas difieren. En zonas templadas y boreales la mineralización es más lenta que en zonas tropicales, ya que las condiciones climáticas no favorecen la actividad microbiana, generando una gran acumulación de materia orgánica en el suelo (Luo & Zhou, 2006). A pesar de las diferencias tales estudios han hecho destacar que el cambio de uso de suelo modifica a la respiración edáfica como consecuencia de los cambios en las condiciones del sistema.

En zonas tropicales se ha evaluado la respiración del suelo en diversos países: Brasil, Perú, Costa Rica, Panamá, Tailandia, Malasia, entre otros. Sin embargo la evaluación de la respiración del suelo se ha realizado para entender diversos procesos del ecosistema como son: para entender cómo el balance del C en un bosque tropical responde ante el cambio global a través del entendimiento de las contribuciones de la respiración heterotrófica y autotrófica (Chambers *et al.*, 2004); la variación estacional de la concentración de CO₂ en una ladera sin disturbio (Hashimoto *et al.*, 2004); para comprender cómo se relaciona la respiración heterotrófica con factores ambientales (contenido de agua, el COS total, COS en la fracción ligera y el contenido total de N) y de la biomasa microbiana (fúngica y

bacteriana) (Li *et al.*, 2006); las repercusiones en la dinámica de la hojarasca en la Rs (Valentini *et al.*, 2008); entender los factores importantes que explican las variaciones de la Rs y estimar la Rs en un bosque tropical lluvioso (Katayama *et al.*, 2009); la sensibilidad de la Rs a variaciones en la humedad y temperatura del suelo (Wood *et al.*, 2013); para investigar cómo los componentes de la Rs, divididos en respiración del mantillo, respiración de raíces y del suelo libre de raíces, responden ante la adición de N (Tu *et al.*, 2013); cómo la Rs responde ante la adición y sustracción de la hojarasca (Han *et al.*, 2015). Son pocos en los que se ha evaluado para entender las modificaciones de la actividad microbiana por el cambio de uso de suelo como los trabajos de Adachi *et al.* (2006) y Li *et al.* (2006).

En México se ha medido escasamente la respiración edáfica en diferentes sistemas. En zonas templadas como en el bosque de *Abies* de la Cuenca del Río Magdalena en la Ciudad de México (Hernández, 2016; Paredes, 2016), en los bosques de Oaxaca (Alcántara, 2009), en Hidalgo (Cadena, 2016) y en el bosque tropical seco de la Península de Yucatán (Campo & Merino, 2016). En los estudios mencionados la medición de la producción de CO₂ fue para distintos fines al entendimiento de las modificaciones a la respiración edáfica por el cambio de uso de suelo.

A pesar de ello se han realizado estudios para evaluar las modificaciones en las características físicas, químicas y biológicas en el suelo dadas por el cambio de uso de suelo de vegetación original a potreros o cultivos en bosques tropicales (Martínez-Sánchez & Sánchez-Beltrán, 2003; Cram *et al.* 2015; Mendoza-Hernández, 2017; Acevedo-Rojas, 2017; Becerril-Pombo, 2017; Cervantes-Salgado, 2017; Baleón-Sepúlveda, 2017; Casariego-Martínez, 2017). En donde se ha visto que las condiciones edáficas se modifican con el cambio de uso de suelo.

II. Justificación

Debido a que las altas tasas de deforestación en Los Tuxtlas, Veracruz, por el cambio de uso de suelo han generado una fuerte degradación del suelo, se vuelve una tarea importante entender la actividad biológica del suelo y cómo ésta se ve afectada con el cambio de uso de suelo. Este trabajo busca entender la actividad de los microorganismos ante el cambio de

uso de suelo de una selva húmeda a vegetación secundaria, pastizal y cultivo, a partir de la medición de la respiración microbiana edáfica y de los factores edáficos que la modifican. Con ello se busca abrir camino en el estudio en México al entendimiento integral de las modificaciones en el suelo por el cambio de uso para pensar en un manejo más eficiente y con menos repercusiones en la degradación del suelo.

III. Objetivos

General:

Estimar la respiración microbiana edáfica en diferentes usos de suelo como un reflejo de la modificación de la actividad microbiana en una selva húmeda (vegetación original) a sistemas agrícolas (cultivos y pastizales) y vegetación secundaria.

Particulares:

- Comparar la respiración microbiana edáfica entre diferentes usos de suelo, el bosque primario (selvas húmedas), vegetación secundaria (acahuales), pastizales para alimento de ganado (potreros) y cultivos, en dos temporadas contrastantes del sistema (secas y lluvias) de Los Tuxtlas, Veracruz.
- Analizar la relación entre la respiración microbiana y características físicas del suelo (densidad aparente y el contenido de agua) y químicas (pH, materia orgánica del suelo, C/N, P lábil, NO_3^- y NH_4^+).

IV. Hipótesis

- Se espera que, a mayor contenido de agua en el suelo, en condiciones aeróbicas, mayor sea la respiración microbiana edáfica. Por lo tanto, se espera que la temporada de lluvias presente los valores mayores de respiración microbiana edáfica con respecto a la temporada de secas.
- Si el cambio de uso de suelo genera un aumento en la densidad aparente y una disminución en el contenido de materia orgánica en el suelo, entonces se espera que la respiración microbiana edáfica disminuya con valores altos de densidad aparente y con valores bajos de materia orgánica del suelo.

- Si la calidad de la materia orgánica del suelo es distinta entre los usos de suelo, se espera que los valores de C/N varíen, donde los valores de 15 a 30 presenten los valores de respiración más altos y los valores 7 a 10 los valores más bajos.
- A valores de pH cercanos a la neutralidad la actividad microbiana se verá favorecida y por ello los valores más altos de respiración microbiana edáfica se esperan en pH cercanos a 7, tomando en cuenta que los pH de las selvas son ligeramente ácidos.
- Con una mayor disponibilidad de fósforo lábil, NO_3^- y NH_4^+ , se espera una mayor respiración microbiana edáfica.

V. Método

1. Zona de estudio

El estudio fue realizado en la región de Los Tuxtlas al sureste del estado de Veracruz, México, en la llanura costera del Golfo de México, que se caracteriza por ser un paisaje volcánico con una elevación de 0 a más de los 100 msnm (Gutiérrez-García & Ricker, 2011). La sierra de Los Tuxtlas va de los 200-1700 msnm (Soto & Gama, 1997).

El clima de la sierra se debe al gradiente altitudinal, la compleja topografía, su cercanía al mar y su localización al sur del Golfo de México (Soto & Gama, 1997; Soto, 2004). Presenta dos tipos de clima (según el sistema de clasificación de Köppen): cálido húmedo (tipo A) en elevaciones medias y bajas y húmedo con inviernos templados (tipo C) en altas elevaciones (Gutiérrez-García & Ricker, 2011). Se pueden destacar seis subtipos climáticos: Af(m), Am(f), Am, Aw2, (A)C(fm), C(fm) (Soto, 2004; Soto y Gama, 1997).

La sierra de Los Tuxtlas es una de las regiones más húmedas del país, con una precipitación media anual superior a los 4000 mm. Todo el año hay precipitación, pero se puede definir una temporada húmeda, que va de junio a febrero y una temporada seca, que comprende los meses de marzo a mayo. Los meses más lluviosos son de junio a noviembre y el mes más seco es mayo (Soto, 2004). El relieve actúa como una barrera de los vientos húmedos generando el efecto de sombra orográfica (Soto & Gama, 1997; Gutiérrez-García & Ricker, 2011). Ello se ve reflejado en que valores de 3000 a 4000 mm anuales se presentan en las laderas orientadas al mar, mientras que en las laderas continentales los valores son más bajos de 1200 y 1500 mm. Se presenta una canícula o sequía intraestival, que se caracteriza

por tener una disminución de la precipitación en la época de lluvia, generalmente en agosto. La región se ve afectada por las perturbaciones atmosféricas de los ciclones tropicales y los llamados “nortes” (Soto & Gama, 1997).

En cuanto a la temperatura media anual los valores oscilan entre 24-26 °C para la mayoría de la región (Soto & Gama, 1997).

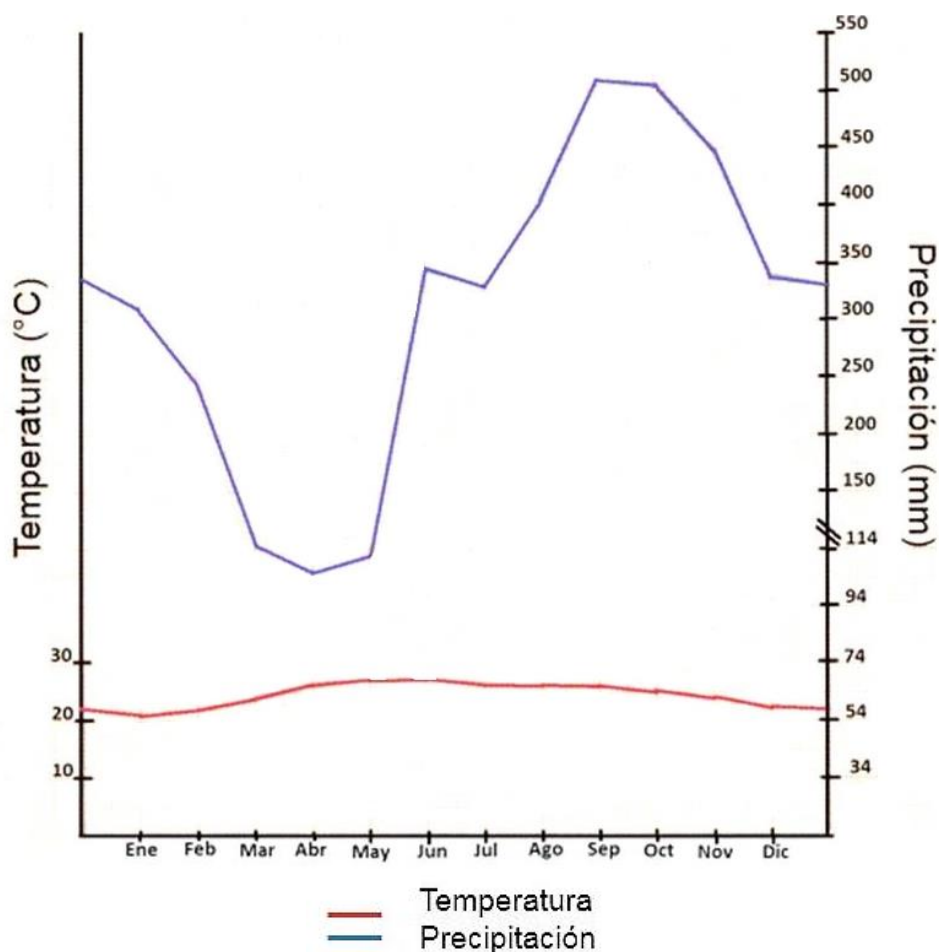


Figura 5.1. Climograma ombrotérmico realizado con datos de la estación meteorológica de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas 1996-2015 (Baleón-Sepúlveda, 2017)

Los suelos de la región se derivan de la alteración de materiales de los volcanes de San Martín, Santa Marta y San Martín Pajapan (Campos, 2004). Según el trabajo de Sommer-Cervantes *et al.* (2003) encontraron cinco tipos de suelo en el siguiente gradiente altitudinal: andosoles, cambisoles, regosoles, lxisoles y gleysoles (de acuerdo con los

criterios de Word Reference Base for Soil Resources). Los sitios estudiados presentan andosoles.

Existen diversos tipos de vegetación en la zona por el relieve, el clima y la historia del uso de los recursos naturales (selva húmeda, bosque mesófilo de montaña, bosque de encino, bosque de pino, manglar). La vegetación en la zona se estudió con el enfoque de uso de suelo, el trabajo comprende a la selva húmeda (o selva alta perennifolia, la vegetación primaria), acahual (vegetación secundaria) y los campos antropizados de pastizales (potreros) y cultivos (fig. 5.2) (Castillo-Campos & Laborde, 2004).

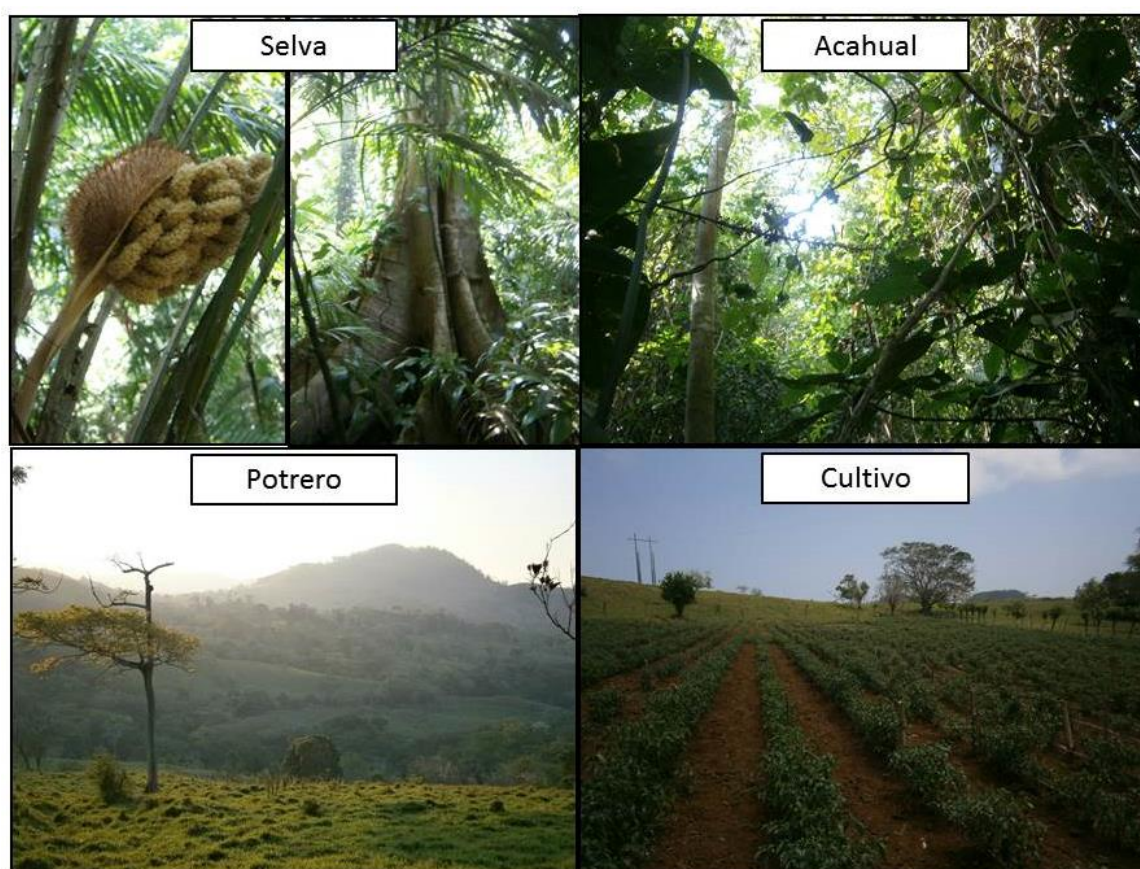


Figura 5.2. Usos de suelo estudiados. Una de las imágenes de la selva (izquierda) muestra un fruto de la palma *Astrocaryum mexicanum*

La selva alta perennifolia de Los Tuxtlas se desarrolla desde el nivel del mar, hasta los 700 msnm, aunque puede llegar en algunas zonas a los 1000 msnm (Castillo-Campos & Laborde, 2004). Estructuralmente es una vegetación compleja ya que comprende árboles de

distintas tallas, lianas, herbáceas trepadoras, hemiepífitas, epífitas, palmas, arbustos, hierbas umbrófilas y árboles estranguladores. La vegetación presenta un aumento en la caída de hojarasca durante la temporada seca, cuando hay un estrés hídrico (Álvarez-Sánchez, 1991). En el dosel destacan las leguminosas, aunque también hay especies de otras familias vegetales. En el sotobosque dominan las palmas, en especial *Astrocaryum mexicanum*. De los árboles de menos de 10 m destacan los que pertenecen a la familia Rubiceae (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

Los acahuales son terrenos con manchones de vegetación secundaria donde hubo actividades agropecuarias que han sido abandonados o se encuentran en periodo de descanso con diferentes grados de desarrollo sucesional (Guevara *et al.*, 1997). Presentan una composición muy variable que depende de la vegetación circundante y del tiempo de abandono (Purata, 1986). Se pueden dividir en dos tipos por su tiempo de regeneración o recuperación, los acahuales jóvenes, que tienen un tiempo de abandono menor o igual a 5 años y los acahuales viejos, con un abandono mayor a los 5 años. En los acahuales del primer tipo hay especies arbustivas, herbáceas y típicas pioneras de los claros al interior de la selva; también hay especies ruderales, pastos y ciperáceas. Por otro lado, en los acahuales del segundo tipo hay especies arbóreas y del sotobosque, como *Astrocaryum mexicanum* (Castillo-Campos & Laborde, 2004). Se muestrearon sitios de ambos tipos de acahuales con diferentes edades desde el abandono de actividad agropecuaria (tabla 5.1).

Tabla 5.1. Características de los acahuales muestreados

No. de acahual	Tipo de acahual	Años de antigüedad	Actividad precedente
1	Joven	5	Potrero
2	Viejo	18	Potrero
3	Viejo	24	Cultivo
4	Viejo	50	Potrero
5	Viejo	27	Potrero

Los pastizales, conocidos localmente como “potreros”, se generan regularmente después de un campo agrícola, aunque también se puede talar la selva para crear directamente un potrero (Guevara *et al.*, 1997; Castillo-Campos & Laborde, 2004). Por su composición de pastos se pueden dividir principalmente en potreros de grama y de pasto estrella. Además

del tipo de pasto, su riqueza depende de su interacción con otros elementos del paisaje, ya sea selva, otro tipo de bosque, acahual o cultivo, de la ingesta de las vacas, del uso de fertilizantes, insecticidas y/o herbicidas y de la poda de la vegetación. En particular el pasto estrella africana (*Cynodon plectostachyus*) es una especie introducida desde la década de los 1970 (Castillo-Campos & Laborde, 2004). Otro pasto introducido es el insurgente (*Brachiaria brizantha*) que tiene un bajo rendimiento en el ganado y es una especie exótica invasora que genera impactos negativos sobre las especies nativas (CONBIODES A. C., 2016) y disminuye la fertilidad del suelo (De la Peña, 2010).

Los cultivos se presentan en los terrenos más planos y con suelos más profundos (Castillo-Campos & Laborde, 2004). De los sitios estudiados se practica agricultura de temporal, se cultiva maíz, chile y sandía, aunque en la zona también se presentan cultivos anuales (mango, plátano, aguacate y cítricos); también se cultiva café a la sombra del dosel de selvas o acahuales.

2. Muestreo

El estudio se realizó en la zona de Los Tuxtlas, Veracruz en dos temporadas contrastantes, la de secas (abril 2015) y la de lluvias (septiembre 2015). Se realizó un muestreo en sitios aledaños a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas del Instituto de Biología de la UNAM con distintos usos de suelo: selva húmeda, vegetación secundaria (acahual), pastizales (potreros) y cultivo. De cada uso de suelo se muestrearon 5 sitios. En cada sitio se trazaron cuadros de 0.1 ha y de tres puntos al azar se tomaron muestras de suelo de los primeros 20 cm a través de dos nucleadores (con 8 cm de diámetro) (fig 5.4 inciso 1). En los sitios de cultivo se trazaron líneas de 50 m y se tomaron tres muestras al azar con los mismos nucleadores (fig 5.3). El total de muestras colectadas fue:

2 temporadas X 4 usos de suelo X 5 sitios de muestreo X 3 muestras al azar = 120 muestras

Las 120 muestras colectadas se tamizaron con una apertura de malla 2.36 mm, se eliminaron raíces grandes y gruesas. Después se mezclaron las tres muestras de cada sitio para formar una muestra compuesta que reflejara la heterogeneidad del sitio. Las muestras compuestas se conservaron en bolsas de plástico para mantener la humedad del suelo y en condiciones de refrigeración para disminuir la actividad de los microorganismos del suelo

hasta que se trabajaron en el Taller de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias UNAM.

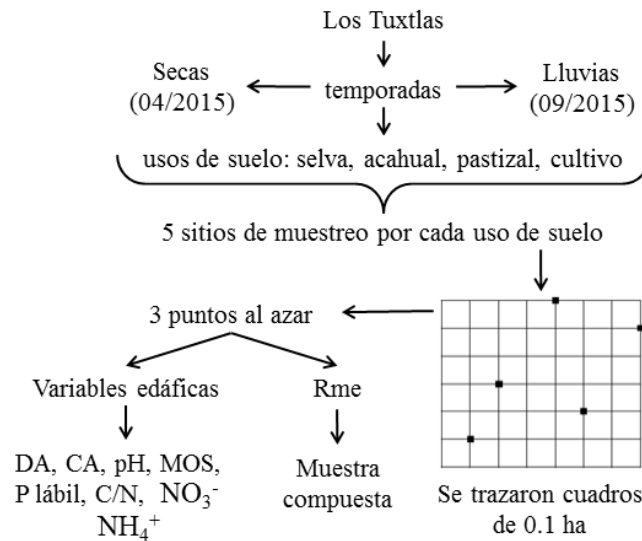


Figura 5.3. Esquema general del método. Rme = respiración microbiana edáfica, DA = densidad aparente, CA = contenido de agua, MOS = materia orgánica del suelo

La variable de densidad aparente se determinó con una muestra inalterada de suelo por el método del nucleador (volumen 100 cm³) en tres puntos elegidos al azar de cada sitio de muestreo (fig. 5.4 inciso 2). Las muestras se colocaron en bolsas de plástico para conservar la humedad del suelo.



Figura 5.4. 1) señala cómo se tomaron las muestras en cada sitio para determinar los valores de respiración microbiana edáfica y las variables edáficas. 2) muestra el nucleador de densidad aparente.

Además, se tomaron fotografías de los sitios y su georeferencia para generar un mapa satelital (fig. 5.5).

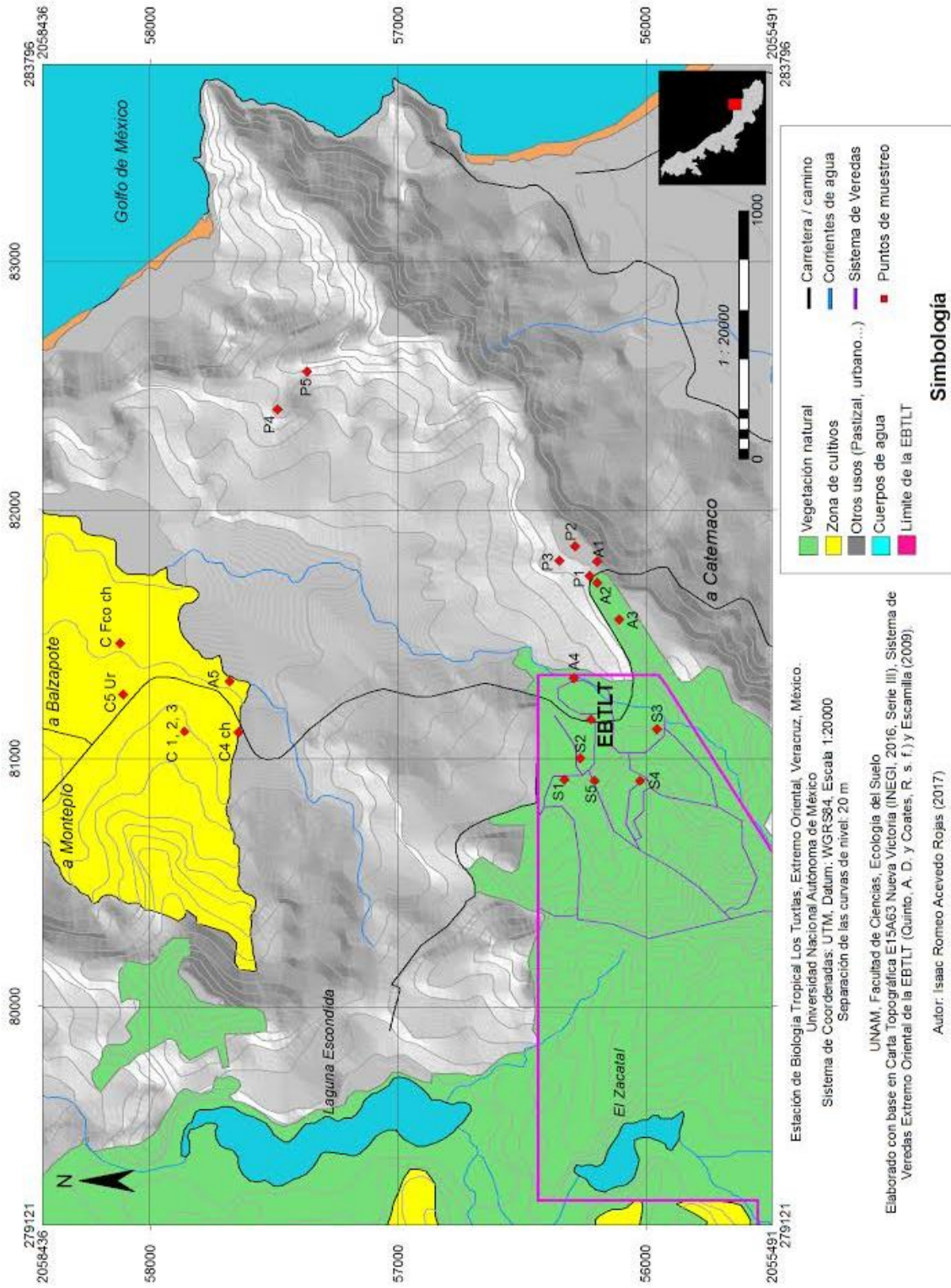


Figura 5.5. S = selva húmeda, A = acahuales, P = potreros, C = cultivos, EBTLT = Estación de Biología Tropical ‘Los Tuxtles’

3. Propiedades evaluadas

3.1 Variable biológica

3.1.1 Respiración microbiana edáfica

De cada muestra compuesta se tomaron 50 g de suelo que se colocaron en vasos de precipitado, los cuales se introdujeron en frascos herméticos con 25 mL de NaOH (0.05 M) (fig. 5.6). El análisis se realizó por triplicado. Los frascos herméticos con las muestras se incubaron a una temperatura constante de 25°C durante tres días, manteniendo una humedad constante proporcionada por el frasco hermético. Al mismo tiempo se colocaron tres frascos herméticos con 25 mL de solución NaOH (0.05 M) como blancos (Isermeyer, 1952 en Alef, 1995).

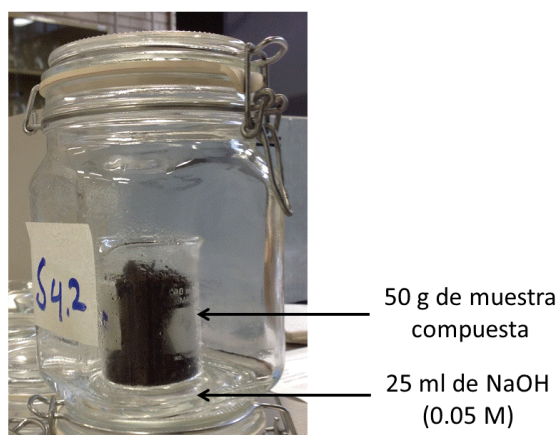


Figura 5.6. Frasco hermético con muestra de suelo en vaso de precipitado (Isermeyer, 1952 en Alef, 1995).

Al término del periodo de incubación se retiraron los vasos de precipitado con las muestras de suelo. A la solución de NaOH se les agregaron 4 gotas del indicador de pH fenolftaleína y 5 mL de BaCl₂ (0.5 M). La solución viró de un color translúcido a un color rosa. El color rosado que toma una sustancia al agregarse fenolftaleína indica un pH básico. Posteriormente se realizó una titulación con HCl (0.05 M) hasta que la solución retomó una coloración transparente. También se tituló la solución de los frascos blancos. La respiración microbiana edáfica se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{CO}_2(\text{mg})/\text{SW}/\text{t} = \frac{(\text{V}_0 - \text{V}) * 1.1}{\text{dwt}}$$

Dónde:

SW = peso seco de los 50g de suelo húmedo

t = tiempo de incubación, 3 días

Vo = HCl usado para titular el blanco

V = HCl para titular la muestra de suelo

dwt = peso seco de 1g de suelo húmedo

1.1 = factor de conversión (1mL 0.05 M de NaOH es igual a 1.1 mg de CO₂)

El fundamento químico del método se explica en el Anexo 1.

3.2 Variables físicas

3.2.1 Contenido de agua

La determinación del contenido de agua se realizó por el método gravimétrico (Aguilera, 1989). De cada muestra compuesta (peso fresco) se pesaron 50 g de suelo por triplicado y se pusieron a secar durante tres días a temperatura constante de 105°C. Posteriormente se pesó nuevamente el suelo (peso seco). Se obtuvo el contenido de agua del suelo mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Contenido de agua} = \frac{\text{peso fresco} - \text{peso seco}}{\text{peso seco}} = \text{g H}_2\text{O g}^{-1}$$

3.2.2 Densidad aparente (DA)

Cada muestra inalterada de suelo obtenida por el nucleador (fig 5.4 inciso 2) se secó durante tres días a temperatura constante de 105°C (Aguilera, 1989). Se obtuvo la densidad aparente con la siguiente fórmula:

$$DA = \frac{\text{peso seco}}{\text{volumen del cilindro}} = \text{g cm}^{-3}$$

En este caso el volumen del cilindro es 100 cm³.

3.3 Variables químicas

La preparación de las muestras para los análisis químicos fue realizada por Acevedo-Rojas (2017), y consistió en tamizar tres muestras de suelo seco por sitio de muestreo (apertura de malla de 2 mm), eliminando rocas, raíces y rompiendo los agregados del suelo. La determinación del pH, MOS, P lábil, NO_3^- y NH_4^+ se realizaron en el Colegio de Posgraduados, Montecillo.

3.3.1 Potencial de hidrógeno (pH)

La determinación del pH se realizó con un potenciómetro (Willard *et al.*, 1974). El suelo debe prepararse en una proporción de 1:2, es decir, por cada parte de suelo se debe añadir dos de disolvente y se debe de mezclar la solución durante 30 minutos de forma intermitente. En este caso se empleó agua desionizada como disolvente. Antes de medir el pH de la muestra de suelo es necesario calibrar el potenciómetro con soluciones de pH conocido.

3.3.2 Materia orgánica del suelo (MOS)

La determinación de la MOS se realizó mediante el método de Walkley y Black (1934) el cual consiste en la oxidación del carbono orgánico presente en el suelo con una solución de dicromato de potasio ($\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$) y se mezcló con ácido sulfúrico (H_2SO_4) concentrado, reacción que emite calor. Posteriormente se diluye dicha solución y se añade ácido fosfórico, lo que evita que haya interferencias de Fe^{3+} . El dicromato de potasio residual se titula con sulfato ferroso (FeSO_4 , concentración 1 M).

3.3.3 Carbono/Nitrógeno

El cociente C/N se obtuvo a partir de la división de los valores obtenidos de carbono total y nitrógeno total. El C total se determinó a partir de la medición del C orgánico e inorgánico. El C orgánico se cuantificó con una combustión seca a 900°C donde se oxidan los compuestos que presentan carbono (Skjemstad y Baldock, 2008). El C inorgánico se midió con la adición de ácido fosfórico al suelo, con lo cual se generó CO_2 que fue purgado a 200°C y cuantificado.

Mientras que el contenido de nitrógeno del suelo se calculó a partir del método de micro-Kjeldahl (Anderson & Ingram, 1993), el cual consistió en una extracción de amonio intercambiable por cloruro de potasio (KCl) y la destilación del mismo por arrastre de vapor en presencia de óxido de magnesio (MgO).

3.3.4 Amonio y nitrato

La cuantificación de ambas moléculas se realizó a partir de su extracción mediante una solución de cloruro de potasio (KCl, concentración 2 M) (Maynard *et al.*, 2008).

3.3.5 Fósforo lábil

Debido a que el suelo de Los Tuxtlas tiene un pH ácido se extrajo el fósforo lábil mediante el método de Bray y Krutz (1945) a partir de ácido clorhídrico (HCl) y fluoruro de amonio (NH_4F), dichas soluciones permiten extraer el fósforo de Al, Fe y Mn.

4. Análisis de resultados

Con la finalidad de buscar diferencias en la respiración microbiana edáfica y el contenido de agua en el suelo dadas por el uso de suelo y la temporalidad se probaron los supuestos de normalidad (prueba Shapiro-Wilks) y homocedasticidad (prueba de Levene) para poder realizar una prueba de análisis de varianza (ANOVA). Al cumplirse los supuestos se realizó un ANOVA de dos vías, donde una vía fue la temporada de muestreo y la otra el uso de suelo con una confianza del 95%. Para el resto de las variables se realizó un ANOVA de una vía, el uso de suelo. Al encontrarse diferencias significativas en el ANOVA se realizó una prueba Post Hoc (Tukey) para la comparación múltiple de medias.

Así mismo para conocer la relación entre las variables físicas y químicas evaluadas con la respiración microbiana edáfica se realizó una prueba de Pearson, con previa evaluación de una distribución normal (Shapiro-Wilks). En las variables que tuvieron correlación con la respiración microbiana edáfica se probó un modelo de regresión lineal con distinción entre temporadas de muestreo.

Por último, se realizaron análisis multivariados de componentes principales con todas las variables: respiración microbiana edáfica, contenido de agua, densidad aparente, pH,

materia orgánica del suelo C/N, amonio, nitrato y fósforo lábil; con distinción de temporadas. Se consideraron los factores 1 y 2 para visualizar la agrupación de diferentes sitios de muestreo de los usos de suelo estudiados y la contribución de las variables evaluadas en dichos agrupamientos. Las variables que tuvieron una correlación mayor a 0.6 con cada factor fueron seleccionadas para explicar los componentes. Los análisis estadísticos se realizaron con Statistica 8.0 (StatSoft, Inc., 2007).

VI. Resultados

1. Respiración microbiana edáfica

La Rme fue significativamente diferente entre temporadas ($F_{(1,32)} = 203.30$; $P < 0.0001$), los valores más altos en la producción de CO_2 se registraron en época de secas, fueron el doble de lo registrado durante las lluvias (fig 6.1). También se presentaron diferencias significativas entre los usos de suelo ($F_{(3,32)} = 5.50$; $P < 0.01$). La selva presentó los valores más altos en la producción de CO_2 y fue diferente de la vegetación secundaria y los cultivos, en tanto que el pastizal no presentó diferencias con el resto de los usos (fig. 6.2).

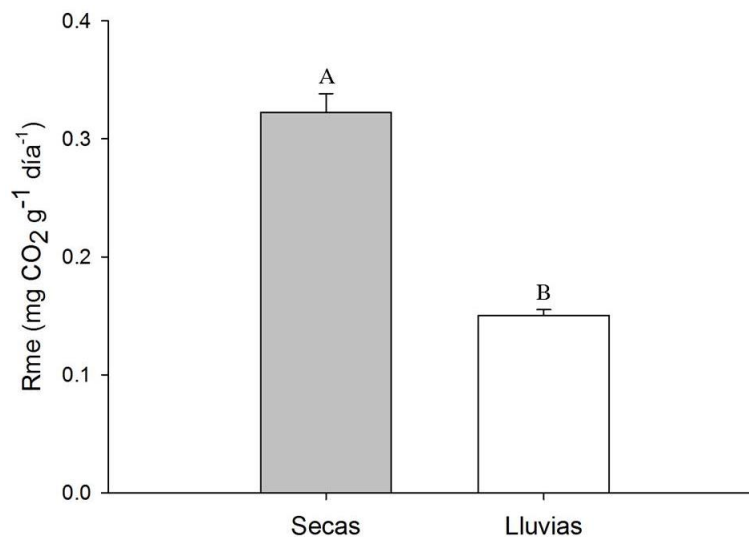


Figura 6.1 Respiración microbiana edáfica en la temporada de lluvias y secas en Los Tuxtlas, Veracruz, México. ($\bar{x} \pm$ el error estándar).

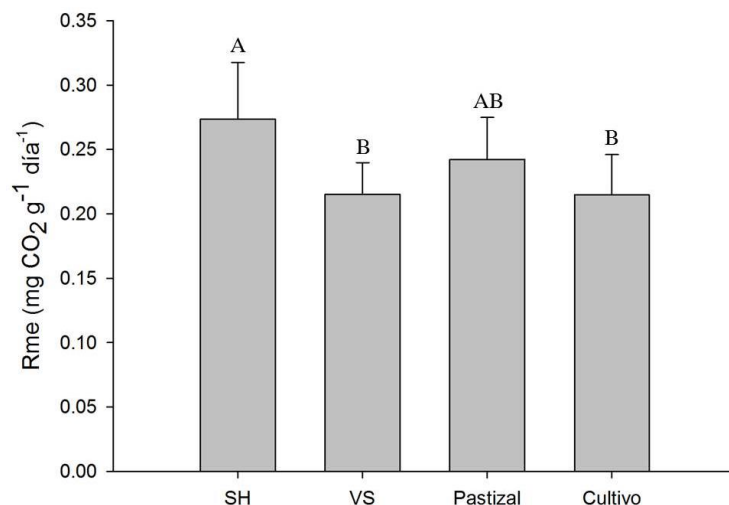


Figura 6.2 Respiración microbiana edáfica en diferentes usos de suelo en Los Tuxtlas, Veracruz, México.

SH = selva húmeda, VS = vegetación secundaria o acahual. ($\bar{x} \pm$ el error estándar).

La interacción entre temporada y uso de suelo fue significativa ($F_{(3,32)} = 7.51$; $P < 0.001$), el valor más alto de producción de CO₂ se presentó en el suelo de la selva durante la época seca y los valores más bajos se registraron en temporada de lluvias en todos los usos de suelo (fig. 6.3).

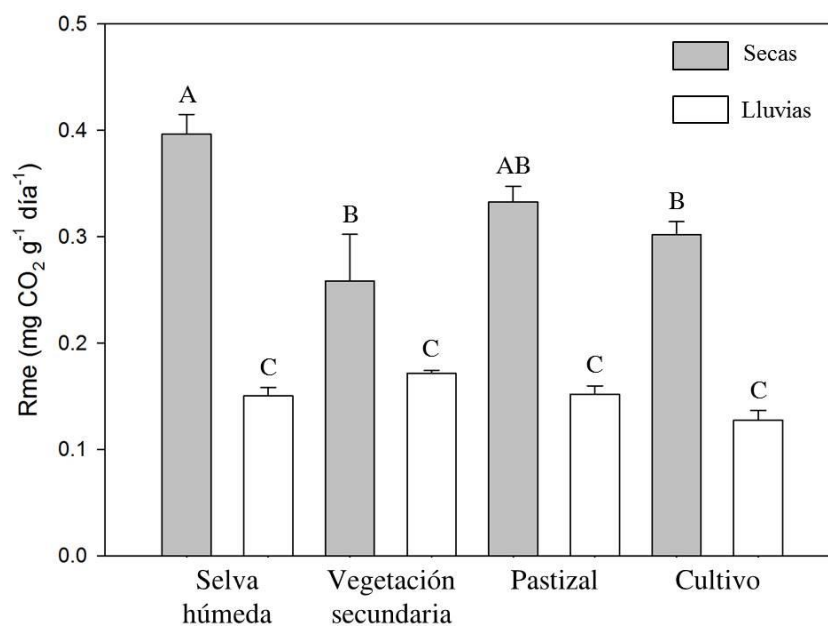


Figura 6.3. Respiración microbiana edáfica por temporada de muestreo y uso de suelo en Los Tuxtlas,

Veracruz, México. ($\bar{x} \pm$ el error estándar).

2. La respiración microbiana y su relación con las variables edáficas

2.1 Temporada de secas

Se presentó una relación lineal significativa y positiva entre el contenido de agua y la Rme ($R^2=0.20$; $F_{(1,18)} = 5.63$, $P < 0.05$).

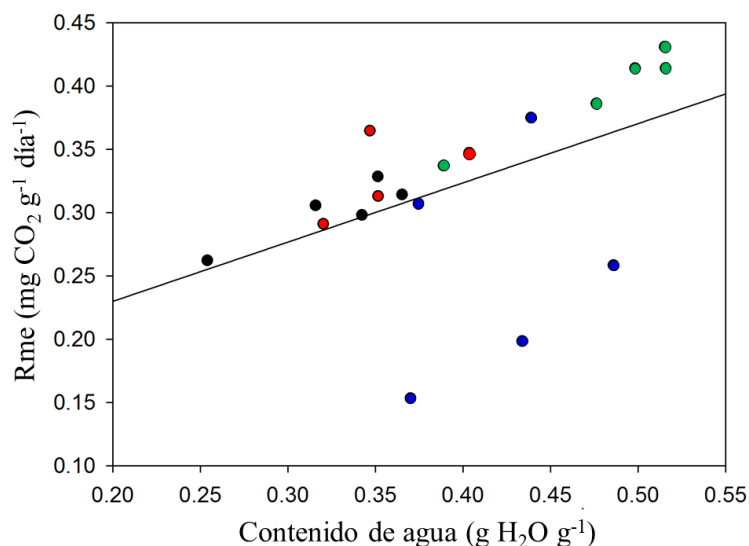


Figura 6.4. Regresión lineal entre el contenido de agua y la respiración microbiana edáfica en la temporada de secas en cuatro usos de suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. México. Los puntos verdes indican las selvas, los azules los acahuales, los rojos los potreros y los negros los cultivos.

2.2 Temporada de lluvias

En la temporada de lluvias, la Rme aumentó conforme el contenido de agua en el suelo fue mayor ($R^2 = 0.32$; $F_{(1,18)} = 10.01$, $P < 0.01$), aunque no se alcanzan los valores de Rme registrados en la temporada de secas. También se observó una relación lineal estadísticamente significativa entre el pH y la respiración ($R^2 = 0.21$; $F_{(1,18)} = 6.09$, $P < 0.05$), los valores de pH presentaron una oscilación alta, ya que su intervalo fue de 5.2 a 6.5; los valores más altos de respiración se dieron en pH menos ácidos.

En el caso de la densidad aparente, entre más alto es este valor la Rme disminuye ($R^2 = 0.20$; $F_{(1,18)} = 5.69$, $P < 0.05$) (Fig. 6.5).

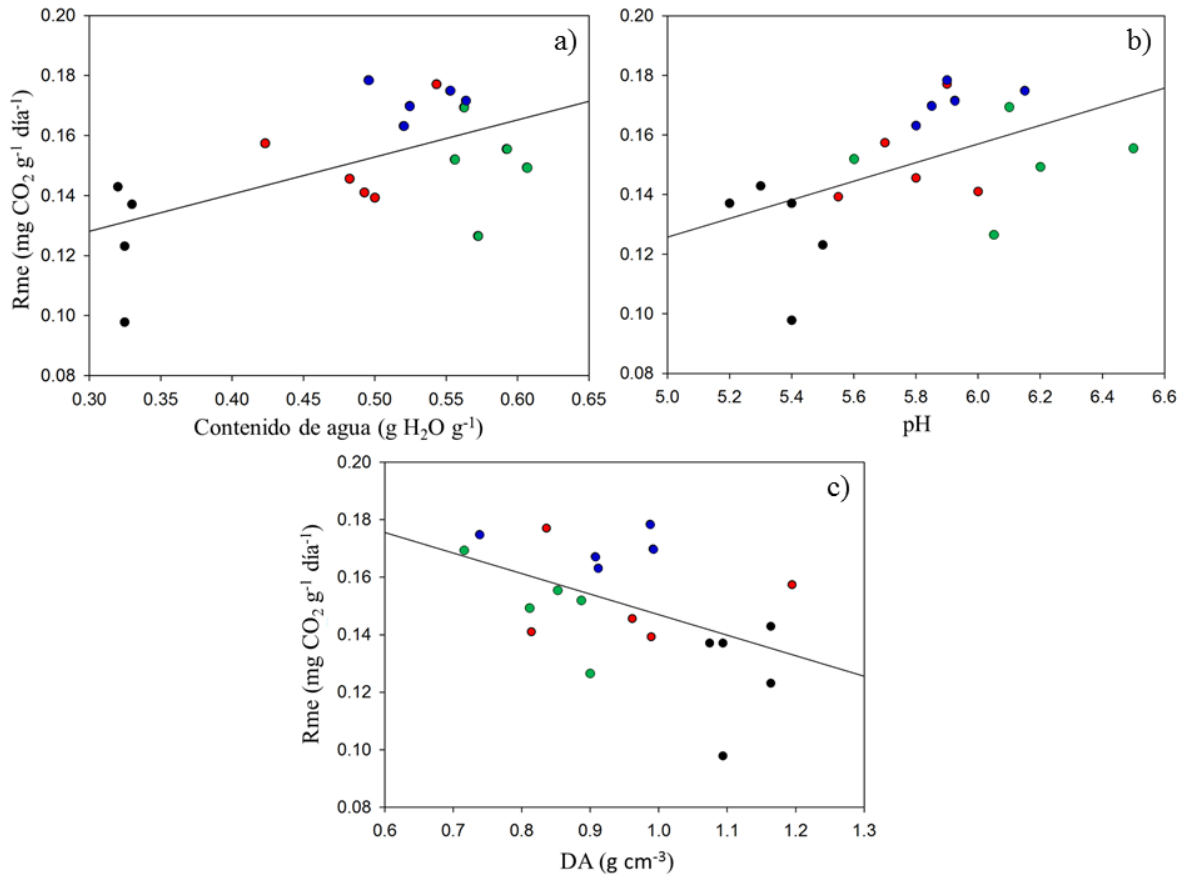


Figura 6.5. Regresión lineal entre el contenido de agua (a), el pH (b) y la densidad aparente (c) con la respiración microbiana edáfica en la temporada de lluvias en cuatro usos de suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Los puntos verdes indican las selvas, los azules los acahuales, los rojos los potreros y los negros los cultivos.

En ambas temporadas el contenido de agua y la densidad aparente se correlacionaron negativamente (fig. 6.6). El aumento de la densidad aparente generó una disminución en el contenido de agua, presentándose una mayor correlación en la temporada de lluvias ($R^2 = 0.69$; $F_{(1,18)} = 42.60$, $P < 0.00001$), que en la de secas ($R^2 = 0.34$; $F_{(1,18)} = 10.91$, $P < 0.01$).

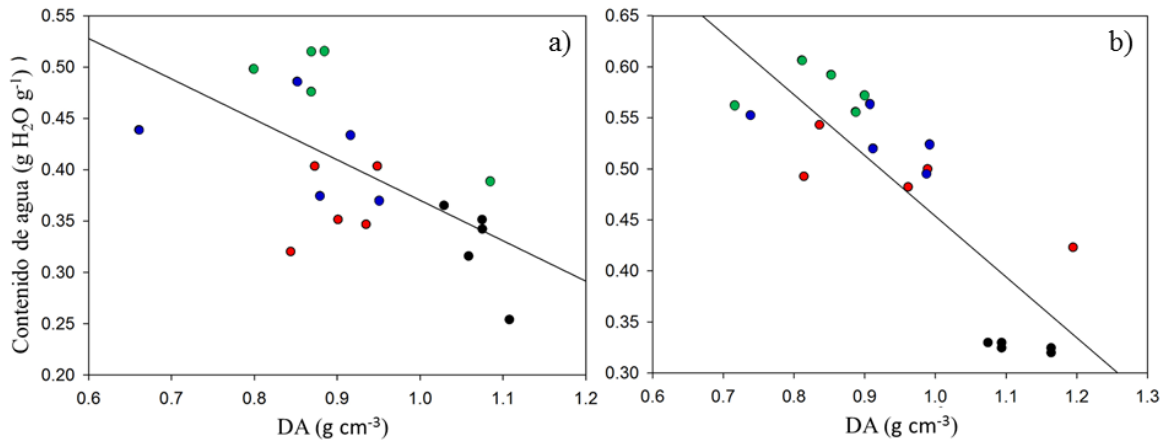


Figura 6.6. Regresión lineal entre la densidad aparente y el contenido de agua, a) temporada de secas, b) temporada de lluvias. Los puntos verdes indican las selvas, los azules los acahuales, los rojos los potreros y los negros los cultivos.

3. Propiedades físicas y químicas del suelo

Las propiedades evaluadas en el estudio presentaron diferencias significativas entre los diferentes usos de suelo evaluados. En el caso del contenido de agua ($F_{(3,32)} = 51.70$, $p < 0.0001$) se observó un gradiente de mayor a menor donde la selva presentó el valor más alto seguido de la vegetación secundaria y el potrero y por último los cultivos. La densidad aparente mayor se presentó en los cultivos ($F_{(3,32)} = 12.46$, $p < 0.0001$) y el resto de los usos de suelo no presentaron diferencias significativas. En sentido contrario el menor pH se presentó en los cultivos ($F_{(3,32)} = 14.84$, $p < 0.0001$). En la MOS ($F_{(3,32)} = 7.80$, $p < 0.0005$) y fósforo ($F_{(3,32)} = 3.64$, $p < 0.05$) el comportamiento fue similar, los valores mayores se presentaron en la vegetación secundaria y selva y los valores más bajos en los cultivos, mientras que los pastizales tuvieron un comportamiento intermedio. El cociente C/N presentó el valor más alto en la selva, el valor más bajo en el cultivo y valores intermedios en la vegetación secundaria y pastizal ($F_{(3,32)} = 4.06$, $p < 0.05$). Los valores de nitrato ($F_{(3,32)} = 15.10$, $p < 0.0001$) fueron los mínimos en los pastizales y no hubo diferencias significativas entre el resto de los usos de suelo. No hubo diferencias significativas en amonio (tabla 6.1).

De modo que de forma general el uso de suelo de selva y acahual presentan los mismos patrones en las variables físicas y químicas evaluadas, pero presentan valores contrastantes

en la Rme, en la selva se presentaron los valores más altos, mientras que en el acahual se presentó la menor Rme, junto con el cultivo. En el caso del cultivo se presentaron valores muy contrastantes con la selva, mientras la selva presentó el mayor contenido de agua, pH y MOS y un cociente mayor de C/N, así como valores bajos de densidad aparente, el cultivo presentó los resultados contrarios, fue en las variables de NO_3^- y NH_4^+ donde entre cultivos y selvas no hubo diferencias significativas. Por otro lado, el comportamiento de los pastizales fue muy variable al no presentar diferencias significativas con otros usos de suelo en algunas variables (DA y pH), en otras presentó un comportamiento intermedio entre usos de suelo contrastantes (contenido de agua, MOS, P lábil, C/N) y en el caso de NO_3^- presentó los valores más bajos.

Tabla 6.1. Propiedades físicas y químicas edáficas por uso de suelo. Se muestra el promedio de cada uso de suelo y entre paréntesis la desviación estándar. La letra indica los resultados obtenidos en el ANOVA, letras iguales indican que no hubo diferencias significativas y las primeras letras en el abecedario indican los valores más altos.

US	Contenido de agua (g H ₂ O g ⁻¹)		Densidad aparente (g cm ⁻³)		pH		MOS (%)		Fósforo (mg kg ⁻¹)		C/N		NO ₃ ⁻ (mg kg ⁻¹)		NH ₄ [*]
		A		B		A		A		A		A		A	
SH	0.53 (±0.06)		0.87 (±0.09)		5.90 (±0.36)		7.52 (±1.53)		2.23 (±1.70)		11.80 (±1.30)		18.20 (±4.16)		28.48 (±2.65)
VS	0.48 (±0.07)	B	0.88 (±0.11)	B	5.83 (±0.16)	A	7.88 (±0.90)	A	2.82 (±1.73)	A	11.49 (±0.68)	A	19.85 (±6.71)	A	30.41 (±5.18)
P	0.43 (±0.08)	C	0.93 (±0.11)	B	5.79 (±0.17)	A	6.64 (±1.37)	A	1.62 (±0.69)	A	11.30 (±0.64)	A	9.08 (±4.18)	B	27.510 (±6.96)
C	0.33 (±0.03)	D	1.09 (±0.04)	A	5.34 (±0.15)	B	5.48 (±0.87)	B	1.06 (±0.33)	B	10.68 (±0.54)	B	16.47 (±9.08)	A	25.49 (±3.78)

* Variable sin diferencias significativas

4. Análisis multivariado de componentes principales

4.1 Temporada de secas

En el análisis de componentes principales la variación explicada por los dos primeros factores es de 52.87% (tabla 6.2). El factor 1 explica el 32.06% de la variación total, y la densidad aparente, el contenido de agua y la materia orgánica del suelo contribuyeron con el 22.31% de la variación explicada por dicho factor; mientras que para el factor 2 la respiración microbiana edáfica y el fósforo lábil contribuyeron con el 13.34% de la variación explicada por el factor.

Tabla 6.2. Correlación (r) de las variables evaluadas con los factores 1 y 2. En negritas las variables con $r > 0.6$. Rme = respiración microbiana edáfica, DA = densidad aparente, H₂O = contenido de agua, pH = potencial de hidrógeno, MOS = materia orgánica del suelo, P = fósforo lábil, NO₃⁻ = nitrato, NH₄⁺ = amonio.

	Factor 1	Factor 2
Valores propios	2.89	1.87
% de variación acumulado	32.06	52.87
Vectores propios	r	r
Rme	0.42	0.81
DA	-0.85	-0.01
H ₂ O	0.76	0.24
pH	0.57	-0.59
MOS	0.84	-0.13
P	-0.01	-0.74
NO ₃ ⁻	0.03	0.27
NH ₄ ⁺	0.51	-0.35
C/N	0.35	0.23

En la fig 6.7 se puede apreciar que los cultivos, los pastizales y las selvas se distribuyen de forma agrupada por uso de suelo, la distribución de los últimos dos usos se traslapa en cierta medida. La vegetación secundaria no presenta una agrupación en la gráfica. En el caso de los sitios que se ubican sobre el eje horizontal y a la derecha del vertical (principalmente selvas y acahuales) se tienen los valores más altos de contenido de agua en el suelo y de materia orgánica y los valores más bajos de densidad aparente, mientras que los sitios ubicados a la izquierda del eje vertical presentaron bajos contenidos de agua, de materia orgánica y valores altos de densidad aparente, que son los cultivos. En tanto que en los sitios ubicados por debajo del eje horizontal y alrededor del eje vertical se registraron valores altos de pH (caso del sitio P2) y fósforo lábil y valores bajos de la Rme, es decir algunos pastizales y acahuales (los sitios A1 y A2 presentaron los valores más bajos). Por otro lado los sitios que se ubicaron por encima del eje horizontal, cercanos al eje vertical presentaron valores altos de la Rme en las selvas y bajos de pH y fósforo lábil como fue el caso de los cultivos.

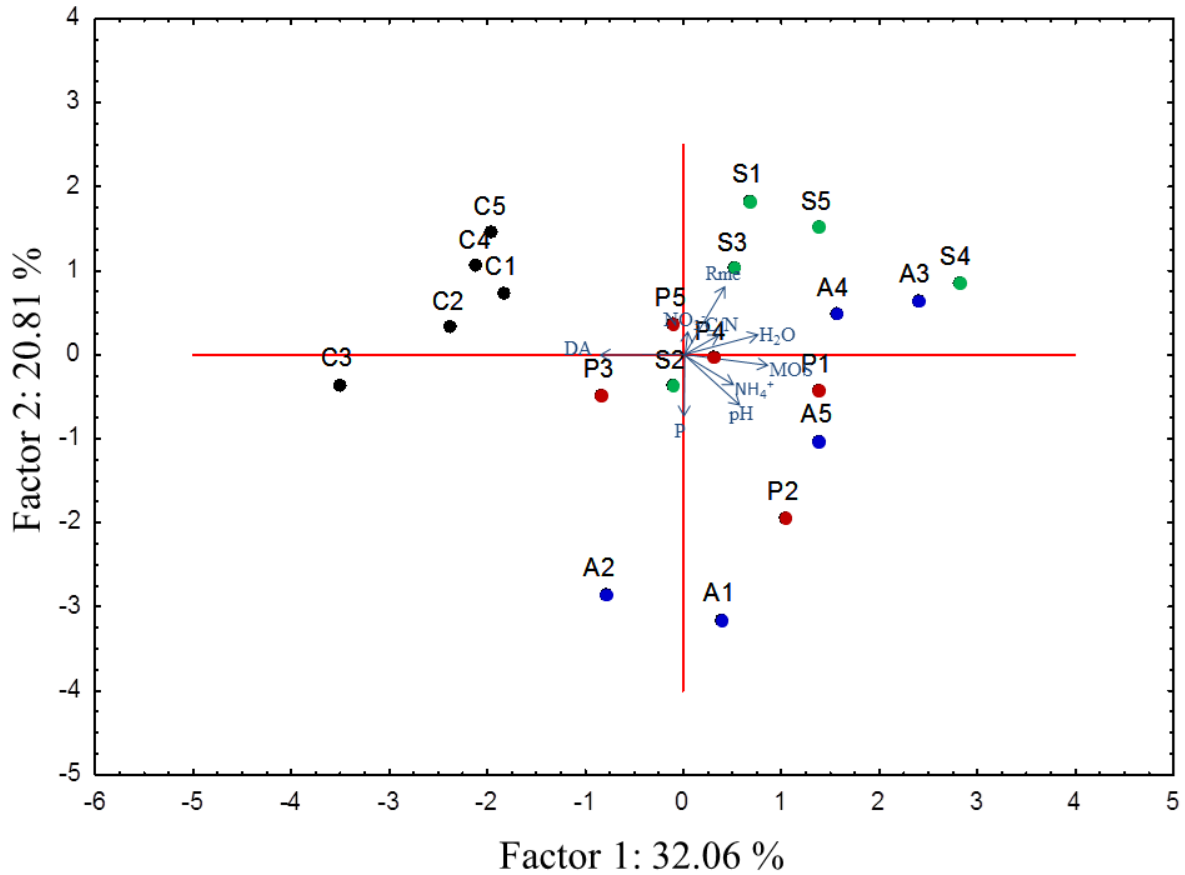


Figura 6.7. Distribución de los sitios de muestreo tomando en cuenta el factor 1 y 2 en la temporada de secas en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. S = selva, A = acahual, P = pastizales y C = cultivos. Cada letra está acompañada por un número que denota el sitio de muestreo de ese uso de suelo.

4.2 Temporada de lluvias

En el caso de la temporada de lluvias la variación explicada por los dos primeros factores es de 71% (tabla 6.3). El factor 1 explica el 56.05%, donde la densidad aparente, el contenido de agua, pH, la materia orgánica del suelo, el fósforo, nitrato y el cociente C/N explican el 49.92% de la variación explicada por dicho factor; en tanto que el factor 2 explica el 14.95% y el nitrato explica el 5.98% de la variación explicada por éste.

Tabla 6.3. Correlación (r) de las variables evaluadas con los factores 1 y 2. En negritas las variables con $r > 0.6$. Rme = respiración microbiana edáfica, DA = densidad aparente, H₂O = contenido de agua, pH = potencial de hidrógeno, MOS = materia orgánica del suelo, P = fósforo lábil, NO₃⁻ = nitrato, NH₄⁺ = amonio.

	Eje 1	Eje 2
Valores propios	5.04	1.35
% de variación acumulado	56.05	71.00
Vectores propios	r	r
Rme	-0.56	-0.38
DA	0.79	0.41
H ₂ O	-0.91	-0.22
pH	-0.91	-0.23
MOS	-0.75	0.43
P	-0.65	-0.23
NO ₃ ⁻	-0.75	0.37
NH ₄ ⁺	-0.48	0.73
C/N	-0.81	0.18

En ambas temporadas, secas y lluvias, las variables de contenido de agua y densidad aparente contribuyeron a la formación del factor 1, el cual explica el 32.06 y el 56.05% de la variación, respectivamente.

En la temporada de lluvias la distribución de los sitios muestreados presentó un arreglo completamente diferente en el análisis multivariado. En la gráfica de la fig. 6.8 se representa la distribución de los sitios conforme a los factores 1 y 2. La distribución de la vegetación secundaria es aleatoria. En el caso de las selvas, la mayoría de los sitios se agruparon, pero el sitio 3 fue el de mayor contraste. Los sitios 1, 2 y 4 de los pastizales se agruparon, pero el resto de los sitios tuvieron otra agrupación. La mayoría de los cultivos se agruparon, a excepción del sitio 2. Los sitios que se distribuyeron aledaños al eje horizontal, del lado derecho del eje vertical, tuvieron los valores más altos en densidad aparente y los menores valores en el contenido de agua en el suelo, de pH y cociente C/N (cultivos y pastizales). En caso contrario, los que se distribuyeron del lado izquierdo tuvieron los valores más altos de contenido de agua y pH y la menor densidad aparente (selvas y vegetación secundaria). Por otro, lado los sitios que se distribuyeron por arriba del eje horizontal tuvieron los valores más altos de materia orgánica del suelo (selvas 1 y 5;

vegetación secundaria 4) y de NH_4^+ (selvas a excepción de la 3; vegetación secundaria 4 y 5). Pero los sitios que se distribuyeron por debajo del eje horizontal presentaron los valores más bajos de MOS (pastizales 1 y 2; cultivo 2) y NH_4^+ (cultivo 2, pastizal 1, 2 y 4; vegetación secundaria 2; y selva 3).

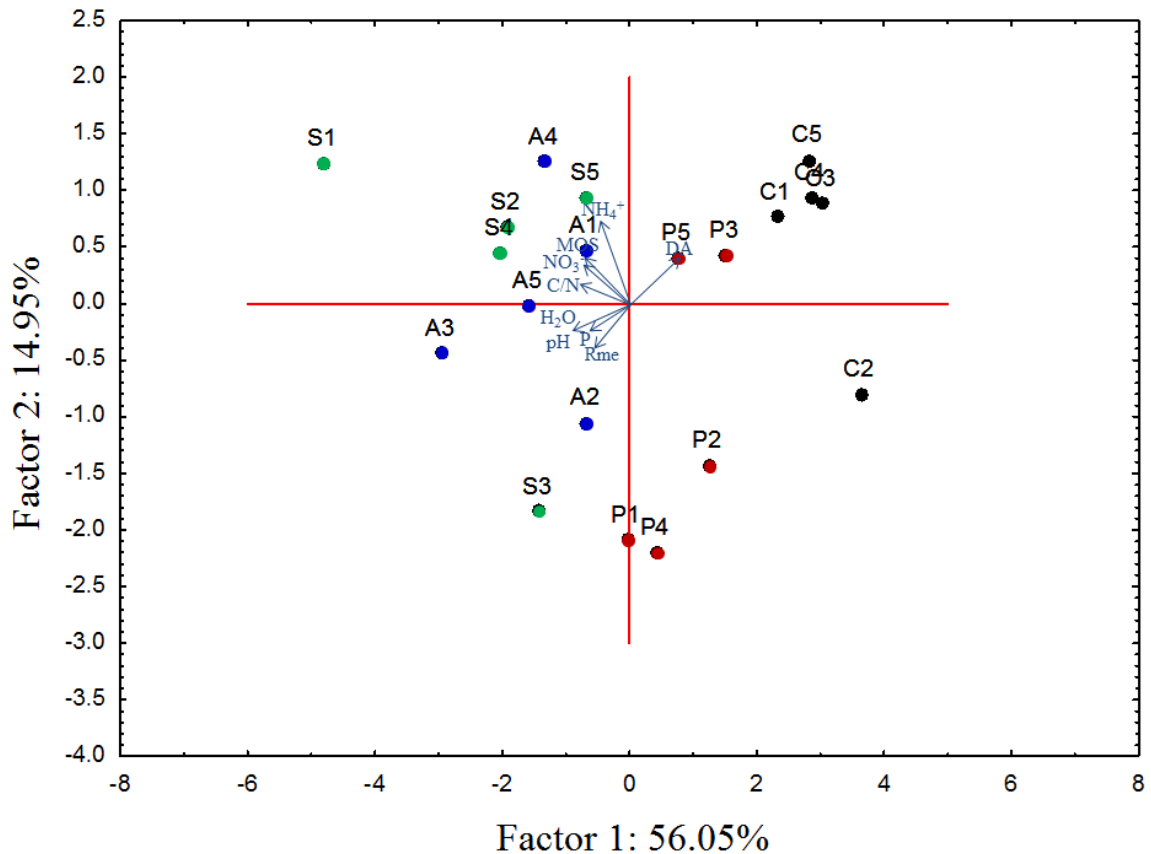


Figura 6.8. Distribución de los sitios de muestreo tomando en cuenta el factor 1 y 2 en la temporada de lluvias en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. S = selva, A = acahual, P = pastizales y C = cultivos. Cada letra está acompañada por un número que denota el sitio de muestreo de ese uso de suelo.

VII. Discusión

1. Variación de la respiración microbiana edáfica por efecto de la temporada

La respiración microbiana edáfica varió significativamente entre temporadas, siendo la temporada de secas donde se generó más del doble de CO_2 de lo que se produjo en la temporada de lluvias (fig. 6.1), lo que contrasta con lo que se planteó en las hipótesis ya que se esperaba que la temporada de lluvias tuviera los valores más altos de respiración

microbiana edáfica. Ello se planteó porque en condiciones aeróbicas la Rme es mayor cuando hay mayor contenido de agua en el suelo, lo cual se ha visto en varios estudios (en bosques tropicales en Hashimoto *et al.*, 2004, Li *et al.*, 2006). La variación en la Rme puede deberse a varios factores que se modifican entre temporadas, como son: 1) variación por precipitación y temperatura, lo que define a las temporadas de secas y lluvias; 2) el contenido de agua en el suelo; 3) y la producción de la hojarasca y la actividad de raíces (Lavelle & Spain, 2005; Luo & Zhou, 2006; Brady & Weil, 2008).

A partir del climograma realizado por Baleón-Sepúlveda (2017) se pudo observar variación de la precipitación en la zona y ligera variación en la temperatura (fig 5.1). En general el aumento de la temperatura provoca un aumento de la respiración microbiana (Chapin *et al.*, 2002; Hashimoto *et al.*, 2004; Wood *et al.*, 2013). Sin embargo en el estudio realizado la temperatura fue estandarizada para todos los usos de suelo a 25°C, como se mencionó en el método, por ello en este caso la temperatura no puede explicar la diferencia de la Rme entre temporadas.

Por otro lado, en el mes de abril hubo en promedio la menor precipitación y el mes de septiembre tuvo en promedio la mayor precipitación (meses en los cuales se realizaron los muestreos). Es importante recalcar que en el caso de la región de Los Tuxtlas no hay una temporada de secas bien definida, ya que, como se puede ver en el climograma (fig 5.1), la curva de precipitaciones en ningún punto se cruza por debajo la temperatura. Simplemente se puede hablar de una disminución muy pronunciada de la precipitación. Algunos estudios donde se ha medido la respiración del suelo entre temporadas diferentes (secas y lluvias) se ha señalado que es mayor en la temporada de lluvias (Hashimoto *et al.*, 2004), pero también se ha observado que es mayor en la temporada de secas (Wood *et al.*, 2013).

Se ha reportado en diversos trabajos que después del rehumedecimiento de suelos secos o relativamente secos por pulsos en la precipitación puede provocar un rápido aumento en el flujo de CO₂ (Kim *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2012; Meisner *et al.*, 2017). Entre las razones por las cuales se presenta dicho comportamiento se encuentran: 1) los microorganismos se favorecen cuando se pone a disposición materia orgánica que fue acumulada durante los periodos de sequía; 2) una gran cantidad de microorganismos edáficos mueren cuando hay poca agua en el suelo, que pueden ser consumidos durante el rehumedecimiento por los

microorganismos que sobrevivieron; 3) el rehumedecimiento puede romper los agregados del suelo y así poner a disposición materia orgánica que estaba físicamente protegida, la cual puede ser rápidamente mineralizada; 4) se reactivan plantas, lo que provoca el crecimiento de raíces, la actividad metabólica de micorrizas y el aumento de los exudados de raíces; y 5) al infiltrar agua en el suelo se pueden desplazar moléculas de CO₂ que se encontraban dentro del suelo o en una disolución de carbonatos. Así el aumento del CO₂ por pulsos de la precipitación se debe en gran parte a la actividad microbiana (Kim *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2012), la cual se puede reflejar en la respiración microbiana.

El aumento en la cantidad de agua en el suelo favorece el desarrollo de los microorganismos, sobre todo de las bacterias ya que la lluvia permite movilidad en las bacterias y difusión de nutrientes debido a que las bacterias dependen del agua para moverse en busca de nutrientes o para que éstos lleguen a las bacterias en la solución del suelo (Chapin *et al.*, 2002; Deng *et al.*, 2017). Pero en el caso de los hongos hay menor sensibilidad a la lluvia, ya que tienen la posibilidad de explorar el suelo para transferir agua a sus células con el crecimiento de su micelio (Deng *et al.*, 2017).

El patrón de crecimiento de los organismos se ve reflejado en el aumento del flujo de CO₂ después del humedecimiento del suelo y de las condiciones de humedad en el mismo previas al humedecimiento (Kim *et al.*, 2010). Si la humedad en el suelo es baja el aumento de CO₂ será más drástico, hay un crecimiento rápido bacteriano, que inicia con una etapa de adaptación y después hay un crecimiento exponencial; mientras que si hay una alta humedad en el suelo el aumento en el CO₂ será menos pronunciado, donde el crecimiento bacteriano sea lineal sin etapa de adaptación (Kim *et al.*, 2010). De modo que el aumento en la producción de CO₂ está relacionado con el crecimiento bacteriano.

El aumento de CO₂ no se mantiene a lo largo del tiempo, ya que después de cierto periodo regresa a los valores previos al aumento. La duración del pulso de CO₂ depende de la disponibilidad de sustrato, más que de la humedad en el suelo (Kim *et al.*, 2012). También se sugiere que la magnitud del flujo de CO₂ después del humedecimiento de suelos secos depende del tipo de vegetación, debido a que hay diferentes patrones en su fenología y tasa fotosintética, en el ciclo de nutrientes del detritus y por los diferentes tipos de suelo, características relacionadas al clima en el que se desarrolla la vegetación (Kim *et al.*, 2012).

El aumento del CO₂ después de pulsos en la precipitación ha sido estudiado sobre todo en sistemas con temporadas de sequía marcadas, es decir en sistemas áridos y semiáridos. Son escasos los trabajos donde se han estudiado bosques húmedos, donde se presenten lluvias periódicas, aunque se ha señalado que el incremento del CO₂ después del humedecimiento del suelo es menor en tales sistemas que en los áridos y semiáridos (Deng *et al.*, 2011).

En un bosque tropical, donde se estudió el efecto de pulsos de precipitación, se observó que el aumento en flujo de CO₂ se relaciona con el C orgánico disuelto lixiviado del mantillo, lo que genera un aumento en la respiración del suelo ya que estimula el crecimiento microbiano, el cual a su vez promueve la ruptura del C orgánico. Así, el crecimiento microbiano en los suelos tropicales puede estar sujeto a la disponibilidad de sustrato consumible, y no presentar limitaciones en el contenido de agua. Además, se menciona que al ser consumidos los lixiviados provenientes de la hojarasca se puede promover que material orgánico más viejo que se encuentre almacenado se comience a descomponer. También se puede estimular la respiración de raíces ya que en los lixiviados se pueden aportar nutrientes importantes, necesarios para el crecimiento de plantas, como el potasio, que puede ser un elemento limitante (Deng *et al.*, 2017).

La cantidad de agua en la precipitación puede tener cierto efecto en la liberación de CO₂, el incremento del CO₂ es menor con mayor cantidad de agua, que con menor cantidad, comportamiento que Deng *et al.* (2017) atribuyen a que un exceso de agua puede dificultar la difusión del O₂ además de que el incremento en la cantidad de agua provoca una dilución en las entradas del C orgánico disuelto del mantillo.

La comunidad microbiana se modifica con la cantidad de agua de lluvia. Los hongos pueden ser más sensibles que las bacterias debido a que se correlacionan positivamente con la concentración de lixiviados del carbono orgánico disuelto en las diferentes cantidades de lluvia (Deng *et al.*, 2017). De modo que las diferencias en la sensibilidad a la concentración del carbono orgánico disuelto entre hongos y bacterias genera que presenten diferentes roles en la descomposición (Deng *et al.*, 2017), siendo las bacterias las que dominan en la descomposición de materia de fácil descomposición, mientras que los hongos dominan en la descomposición de materia orgánica más compleja (Wardle *et al.*, 2002 en Deng *et al.*, 2017). De modo que cambios en la comunidad microbiana después de la lluvia generan una

diferente dinámica del C del suelo en bosques tropicales (Deng *et al.*, 2017). En este sentido en tal estudio se explicó el comportamiento de la comunidad microbiana ante los pulsos de precipitación con la disponibilidad del carbono orgánico disuelto, lo cual puede estar relacionado a lo que se observó en la selva de Los Tuxtlas. En la temporada de secas se encontró ligeramente mayor cantidad de MOS, que en la temporada de lluvias, lo cual pudo provocar mayor producción de CO₂ en la temporada de secas. Para relacionar el comportamiento de la Rme con el estudio descrito se debe realizar un experimento específico, sin embargo, considero que es una buena aproximación para explicar el comportamiento de la Rme entre temporadas.

Como se ha visto en el climograma hay una drástica disminución de la precipitación durante el mes de abril, sin embargo, en el caso particular de los días en los cuales se realizó el muestreo hubo lluvias que pudieron provocar un rápido aumento en los valores del CO₂ y por lo tanto haber mayor Rme en la temporada de secas, que en la de lluvias. Es probable que lo que se observó en el estudio puede no reflejar el comportamiento general de la Rme en la selva húmeda de Los Tuxtlas, pero sí el comportamiento de la Rme ante pulsos en la precipitación.

Al hacer un análisis de correlación entre el contenido de agua y la respiración microbiana edáfica por separado en la temporada de secas (fig. 6.4) y de lluvias (fig. 6.5) se encontró que ambas variables se correlacionan positivamente, de modo que, a mayor cantidad de agua en el suelo, mayor producción de CO₂, lo cual se ha visto en varios estudios (Hashimoto *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2006).

Otras de las características evaluadas que variaron entre temporadas fueron el pH, la concentración del nitrato, amonio y el cociente C/N, de los cuales el pH y el C/N presentaron sus valores más altos en la temporada de lluvias, mientras que el nitrato y el amonio presentaron valores más altos durante la temporada de secas (consultar trabajo de Acevedo-Rojas, 2017). Una mayor cantidad de NO₃⁻ y NH₄⁺ en la temporada de secas puede indicar que hubo un aumento en la actividad de nitrificación y amonificación, respectivamente, ya que tales moléculas se generan en dichos procesos (Stevenson & Cole, 1999). Lo anterior puede relacionarse con el aumento de la Rme, ya que se necesita energía para llevar a cabo tales procesos y ella se obtiene de la respiración.

Para explicar con mayor detalle la variación de la Rme con las características edáficas se puede señalar que en ambas temporadas la Rme tuvo correlación con variables distintas, aunque hubo correlación con el contenido de agua en ambas temporadas (fig. 6.4 y 6.5), con lo que se puede señalar que las características edáficas que determinan el comportamiento de los microorganismos difieren entre temporadas y en consecuencia la actividad microbiana, lo cual se ve reflejada en un diferente flujo de CO₂ en la Rme.

En la temporada de lluvias el pH y la Rme se correlacionaron positivamente, mientras que la DA y la Rme negativamente. El pH determina la disponibilidad de nutrientes y el desarrollo de los microorganismos en el suelo. Tomando en consideración el rango de pH presentado en el estudio de 5.2 a 6.5 la disminución del pH pudo haber provocado una disminución en la disponibilidad de fósforo (Siebe *et al.*, 2006). Por ejemplo, se ha señalado que el fósforo (junto con el N) es uno de los elementos esenciales para el desarrollo de microorganismos y plantas, de modo que conforme disminuye su disponibilidad, disminuye la actividad microbiana (Stevenson & Cole, 1999; Elser *et al.*, 2007). También afecta la estructura de la comunidad microbiana, ya que los hongos presentan un mejor crecimiento en pH ácidos, mientras que las bacterias en pH básicos (Foth, 1990), las tasas intrínsecas de respiración de cada tipo de organismo son diferentes y el modificar la estructura de la comunidad microbiana genera un flujo de CO₂ diferente en el suelo. Además, en ambas temporadas se observó una correlación negativa entre la densidad aparente y el contenido de agua (fig 6.6), lo que demuestra que la disminución del espacio poroso, reflejado en una alta DA, dificulta el movimiento de agua en el suelo.

Por otro lado, la respiración de la biomasa fúngica de Los Tuxtlas en los mismos usos de suelo y temporadas difirió significativamente entre temporadas (Hundler-Schimpdf, en preparación), teniendo el mismo comportamiento que la Rme, ya que en la temporada de secas fue en donde se produjo más CO₂ que en la temporada de lluvias. Algunos autores señalan que los hongos son los principales microorganismos que llevan a cabo la mineralización de la materia orgánica ya que presentan las enzimas que pueden romper enlaces de la materia orgánica (Chapin *et al.*, 2002). Ello se ha podido observar en un estudio donde se midió la respiración heterotrófica (equivalente a la respiración microbiana) en una zona tropical en una plantación de pinos y un bosque secundario, donde

la respiración heterotrófica estuvo positivamente correlacionada con la biomasa fúngica en ambos tipos de vegetación, lo que denota la importancia de los hongos en la descomposición de los ecosistemas de bosques tropicales (Li *et al.*, 2006). En este estudio los hongos llevaron a cabo el 49.02% de la Rme en la temporada de secas, mientras que en la temporada de lluvias presentaron un 71.78% del total de la respiración microbiana edáfica. Los porcentajes se calcularon tomando en cuenta el estudio de Hudler-Schimpf (en preparación). Así la variación de la actividad fúngica entre temporadas explica en gran medida la variación de la Rme.

Existen algunos hongos que pueden formar asociaciones micorrízicas con plantas, como los hongos micorrizógenos arbusculares. En un estudio donde se midió la producción de micelio en la selva y vegetación secundaria de Los Tuxtlas se observó que la producción fue significativamente mayor en la temporada de secas que en la de lluvias (Becerril-Pombo, 2017). Estudios que demuestran que la actividad de hongos en el suelo se vio favorecida durante el periodo de la temporada de secas en el sistema de Los Tuxtlas.

La producción de hojarasca en Los Tuxtlas varía entre temporadas. Se ha visto que en la temporada de secas la producción es mayor que la que se presenta en la temporada de lluvias, de modo que la producción de hojarasca tiene una correlación negativa con la precipitación (Sánchez & Álvarez-Sánchez, 1995). Lo que genera una mayor disponibilidad de material orgánico que puede ser consumido por los organismos del suelo en la temporada de secas, el cual al estar recién caído puede presentar compuestos de más fácil descomposición. De modo que los aportes de la hojarasca pueden ser un factor que determine que haya una mayor Rme en la temporada de secas. Como se ha visto anteriormente el flujo de CO₂ del suelo y la hojarasca se relacionan linealmente y positivamente (Yan *et al.*, 2006).

2. Variación de la respiración microbiana edáfica por efecto del uso de suelo

También se observó que la respiración microbiana edáfica disminuye con el cambio de uso de suelo, ya que la vegetación secundaria, pastizal y cultivos presentaron significativamente menor producción de CO₂ que la que se generó en la selva (fig. 6.2), lo que refleja un

decremento en la actividad microbiana. La vegetación secundaria y el cultivo presentaron la menor producción de CO₂ y los pastizales una producción intermedia.

La producción de CO₂ en la Rme refleja la actividad microbiana, en donde valores bajos se pueden relacionar con un decremento de la actividad microbiana en la mineralización de la materia orgánica (Hashimoto, *et al.*, 2004) ello como resultado de las modificaciones en el sistema resultado del cambio de uso de suelo.

En la tabla 6.1 se muestran los promedios que los usos de suelo obtuvieron de cada variable y se puede observar que no hay un patrón claro entre tales variables y la respiración microbiana edáfica.

2.1 Características físicas

Entre los usos de suelo se observó que el mayor contenido de agua se presentó en la selva ($0.53 \pm 0.06 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1}$), después en la vegetación secundaria ($0.48 \pm 0.07 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1}$), en pastizales ($0.43 \pm 0.08 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1}$) y por último en los cultivos ($0.33 \pm 0.03 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1}$; tabla 6.1). En todos los usos de suelo cae el mismo volumen de agua puesto que se encuentran en la misma región climática, sin embargo, las diferencias en el contenido de agua se pueden dar por la vegetación de cada uso y por el manejo del suelo. En el caso de los sitios con selva y vegetación secundaria, la vegetación permitió una menor incidencia de los rayos solares y en consecuencia se presentó menor temperatura, en comparación con los potreros y cultivos donde no hay un estrato arbóreo y arbustivo, lo que conllevó a que la temperatura fuera variable y alta y que la humedad relativa fue muy baja (Acevedo-Rojas. 2017). En consecuencia, el agua caída de la precipitación en los pastizales y cultivos se evaporó en cierta medida. En el caso de los pastizales las gramíneas cubren el suelo y permiten que haya menor pérdida de agua, en comparación con los cultivos, donde el suelo se puede encontrar sin cubrir (cuando no hay cultivo) o poco cubierto (cuando hay cultivo).

Las cantidades bajas de agua en el suelo en los cultivos afectan a los microorganismos de las siguientes maneras: 1) hay menor disponibilidad de nutrientes debido a que se difunden con dificultad a través del suelo por las bajas cantidades de agua, debido a que sólo de forma disuelta los nutrientes pueden ser tomados por los organismos desde la solución del suelo (Lavelle & Spain, 2005; Luo & Zhou, 2006; Yuste *et al.*, 2007; Steinweg *et al.*,

2013); 2) puede modificar la composición de la comunidad microbiana, por cuestiones de la fisiología de cada organismo, ya que unos son más resistentes a la limitación del agua que otros y; 3) se puede modificar la actividad de la comunidad debido a que la mayoría de las bacterias no se pueden mover en el suelo, pues requieren de la solución del suelo para desplazarse, sólo pueden consumir los recursos a su alrededor, los cuales pueden agotarse y provocar que entren en un estado de estasis (Chapin *et al.*, 2002).

De modo que la reducción del contenido de agua en el suelo provocó la disminución de la actividad microbiana, que se refleja en valores bajos en la respiración del suelo (Lavelle & Spain, 2005; Luo & Zhou, 2006; Yuste *et al.*, 2007; Steinweg *et al.*, 2013).

La densidad aparente también varió entre usos de suelo, en los cultivos se presentaron los valores más altos ($1.09 \pm 0.04 \text{ g cm}^{-3}$) y no hubo diferencias entre pastizales, vegetación secundaria y selva (tabla 6.1). Se ha mencionado que valores altos en la DA indican bajo espacio poroso en el suelo (Brady & Weil, 2008). A su vez la reducción del espacio poroso se ha relacionado con la compactación del suelo en sistemas manejados (Blanco-Sepúlveda, 2009). Sin embargo, en el caso de los cultivos ello debe de ser tomado con cuidado, ya que mientras se realizó el muestreo en los cultivos no se observaron signos de compactación, como impedimento a la penetración de raíces, cierta resistencia a la entrada del nucleador, encostramiento, o disminución de la infiltración y favorecimiento escorrentía por lo que puede decirse que se obtuvieron tales valores de DA debido a la preparación de los campos para la siembra, ya que se labra la tierra y se destruyen los agregados del suelo, de modo que cuando se muestreó suelo con el nucleador de DA se pudo capturar mucho suelo (Acevedo-Rojas, 2017). Cuando en la labranza se destruyen los agregados del suelo se modifican los poros en el suelo (Brady & Weil, 2008). De modo que la labranza al modificar los poros del suelo provoca un cambio negativo en la circulación de agua y aire en el suelo (Lavelle & Spain, 2005). En el caso de los cultivos una DA alta fue uno de los factores que determinó que tuviera valores bajos de la Rme.

Por otro lado, se ha visto que los pastizales para alimento de ganado se pueden compactar debido al constante pisoteo de este, lo que provoca la reducción del espacio poroso (Lavelle & Spain, 2005), lo que genera reducción de la actividad microbiana. Dicho comportamiento se pudo dar en cierta medida en los potreros y puede estar afectando la actividad de los

microorganismos del suelo ya que se observó una disminución en la producción de CO₂ con respecto a la selva, pero no hubo diferencias significativas en los valores de DA entre potreros y selvas.

Además, puede decirse que la densidad aparente determinó en cierta medida la cantidad de agua en los usos estudiados, ya que el aumento en la DA provocó la disminución del agua (fig. 6.6). Ello se debe a que, como ya se ha señalado, valores altos en la DA indican baja porosidad (FAO, 2009), lo que a su vez dificulta el paso del agua a través del suelo, ya que por los poros se mueve el agua (Gobat *et al.*, 2004).

2.2 Características químicas

Entre todos los usos de suelo los cultivos presentaron los suelos más ácidos y no hubo diferencias significativas entre selva, acahual y potrero (tabla 6.1), lo que puede determinar que en los cultivos el fósforo, potasio, molibdeno y boro se precipiten y por lo tanto no se encuentren disponibles y que las cantidades de hierro y manganeso incrementen (ver fig 1.2).

En el caso de los cultivos el pH puede generar un cambio en la composición microbiana, donde los hongos se puedan ver favorecidos sobre las bacterias. El manejo de los cultivos propicia el cambio de la comunidad microbiana provocado por la disminución del pH. Los cultivos estudiados tuvieron uso intensivo, es decir sin periodos donde no se hiciera manejo del suelo y se permitiera la regeneración secundaria, de modo que el cambio de cobertura vegetal propició la lixiviación de nutrientes, provocando disminución en el pH. Así el pH puede provocar cambio en las comunidades microbianas genera una disminución del CO₂, como se ha reportado en algunos estudios (Rousk *et al.*, 2009). En un estudio donde se midió la respiración de los hongos de suelo en los mismos usos de suelo y temporadas de muestreo se reporta que la respiración fúngica en los cultivos es la menor entre todos los usos de suelo (Hudler-Schimpf, en preparación), resultados que demuestran que la población fúngica en los cultivos se ve afectada. Además de otros estudios en donde se observó un cambio en la composición microbiana.

El comportamiento general de la Rme con el pH responde a lo que se planteó en las hipótesis, a pH cercanos a la neutralidad se esperan valores altos en la producción de CO₂.

La materia orgánica del suelo es una fuente de alimento para los microorganismos, de modo que una cantidad mayor genera que haya mayor recurso disponible, como fue el caso de las selvas y los acahuales, seguido de potreros y por último cultivos (tabla 6.1). También es importante considerar la calidad de la MOS que determina la susceptibilidad de esa materia de ser consumida y la complejidad de la red trófica. En cuanto a la calidad de la MOS (en este estudio medida con el cociente C/N) el uso que presentó mayor calidad fue la selva (11.80 ± 1.30) y el de menor calidad fue el cultivo (10.68 ± 0.54 ; tabla 6.1). De modo que en las selvas la MOS además de ser más abundante fue de más fácil descomposición, en sentido contrario, en los cultivos se presentó la menor MOS y de menor calidad. En el caso de los acahuales a pesar de tener estadísticamente la misma cantidad de MOS que las selvas, la calidad fue menor.

La calidad de la MOS está relacionada con la composición del material orgánico vegetal que cae al suelo. De manera que las selvas y acahuales presentan una mayor diversidad en el material orgánico, porque presentan una mayor diversidad vegetal, contrario a lo que se presenta en los potreros y cultivos, en donde el material vegetal presenta menor diversidad en su calidad, sólo la del pasto que se usa para alimento, o de la planta en el cultivo. En este sentido se ha reportado que el cambio de bosques a cultivos genera un decremento en la calidad de la MOS (Murty *et al.*, 2002). En cierta manera el error estándar que se presentó en el cociente C/N puede mostrar esa variabilidad en la calidad de la materia orgánica, en las selvas el error estándar fue el más alto y en los cultivos fue el menor. Así una alta cantidad y calidad de la MOS favoreció la Rme.

El comportamiento de una variable influye en más de una y a su vez cada variable es influida por otras, lo cual ha sido descrito por una serie de autores (Chapin *et al.*, 2002; Lavelle & Spain, 2005; Luo & Zhou, 2006; Brady & Weil, 2008). Además, como resultado de la interacción de las características edáficas surgen propiedades emergentes como puede ser la mineralización de la materia orgánica. De modo que el suelo puede entenderse como un sistema complejo, y por ello no se puede estudiar a partir del entendimiento de un solo factor, deben estudiarse varios factores y ver cómo influyen unos en los otros; lo cual se evidenció en el análisis de componentes principales realizado (fig. 6.7 y 6.8), el cual indicó que las variables que más contribuyen a explicar la variación en la distribución de los sitios

fueron el contenido de agua y la densidad aparente, seguidos de la MOS y el pH, que generaron cierta agrupación en los sitios de muestreo por uso de suelo. Con lo cual puede decirse que las variaciones en el comportamiento de las características edáficas son generadas por el cambio de uso de suelo. Aunque es importante señalar que algunos sitios de muestreo no formaron un grupo muy estrecho por uso de suelo, ya que el suelo es muy heterogéneo y puede variar de un lugar a otro.

En el análisis de componentes principales se puede observar que cada uso de suelo presenta comportamiento diferente. El cambio en las variables estudiadas dado por el cambio de uso de suelo provoca diferente respiración microbiana edáfica.

Además, es importante señalar que las variables que presentaron una regresión lineal con la Rme fueron el contenido de agua, DA y pH (fig. 6.4 y 6.5). Variables que, como ya se dijo, en el análisis de componentes principales contribuyeron en gran medida en la explicación de la distribución de los sitios de muestreo. De modo que puede decirse que en el caso de los suelos estudiados las variables que más influyeron en los patrones de Rme por uso de suelo fueron el contenido de agua, DA y pH.

2.3 Características biológicas

La comunidad vegetal y microbiana están fuertemente relacionadas. Los factores en los que puede repercutir la vegetación sobre los microorganismos son en el microclima, en el aporte de la hojarasca y en la actividad de rizosfera (Raich & Tufekcioglu, 2000), lo que a su vez modifica la respiración microbiana edáfica.

En el caso del microclima, en un estudio previo se observó que la temperatura en selvas y acahuales es menor y varía menos a lo largo del día, que en los potreros y los cultivos donde se registra un cambio de temperatura extremoso y valores mucho más altos (Acevedo-Rojas, 2017). A pesar de que en el presente estudio no se midió la temperatura del suelo, la cual ha sido relacionada con la respiración del suelo, se ha reportado que ambas variables tienen una correlación positiva (Wood *et al.*, 2013; Yan *et al.*, 2006; Hashimoto *et al.*, 2004; Chapin *et al.*, 2002). En este sentido lo reportado en este estudio iría en contra con estudios previos, ya que se debería esperar valores altos de la Rme en los potreros y los cultivos. Pero la temperatura a su vez estuvo relacionada con la humedad

relativa del ambiente, ya que se observó en los potreros y cultivos que cuando se presentó mayor temperatura la humedad relativa fue menor y viceversa, de modo que las altas temperaturas provocan que el agua presente en el suelo se evapore (Acevedo-Rojas, 2017).

Además, se ha reportado que las tasas de descomposición del material vegetal en potreros y cultivos pueden ser altas debido a la alta temperatura generada por la falta de dosel y por lo tanto se puede presentar un alto flujo de CO₂ desde el suelo (Murty *et al.*, 2002). Sin embargo, debe considerarse que la tasa de descomposición de la materia orgánica muerta es más rápida al principio, ya que se encuentran disponibles los elementos más solubles, que son los que se degradan primero. Después disminuye ya que van quedando los elementos más resistentes a la degradación (Barajas-Guzmán & Álvarez-Sánchez, 2003) y menor material orgánico potencialmente consumible lo que genera que las reservas de materia orgánica en el suelo de los cultivos pueden agotarse y quedar sólo el material más resistente a la descomposición. Así las modificaciones microclimáticas provocadas por el cambio de uso de suelo generan afectaciones en la Rme.

Estructuras químicas complejas generan comunidades microbianas igualmente complejas, dado que no todos los microorganismos presentan las enzimas necesarias para romper enlaces complejos. Aunque en este estudio no se puede relacionar la estructura de la comunidad microbiana con la calidad del material orgánico, si se ha medido la estructura de la meso y macrofauna. Se reporta que material con mayor complejidad como *Nectandra ambigens* presentan cadenas de desintegradores con mayor abundancia y diversidad, mientras que material como *Ficus yodonensis* presenta cadenas más simples (Barajas-Guzmán & Álvarez-Sánchez, 2003), es probable que se presente el mismo patrón en los microorganismos desintegradores.

Lo anterior aunado a que cuando el agua que cae de la precipitación pasa a través de los tejidos vegetales y acarrea elementos lábiles que pueden ser consumidos por los organismos del suelo (Vitousek & Sanford, 1986). Hecho que puede estimular la Rme (Deng *et al.*, 2017) en este caso de Los Tuxtlas se puede dar en gran medida en las selvas y acahuals y en menor grado en los potreros, pero en el caso de los cultivos se da por escaso tiempo cuando se encuentra la planta cultivada.

Se ha reportado que en la rizósfera la actividad de los microorganismos es mayor que en otras zonas del suelo (Chapin *et al.*, 2002). La interacción de las raíces con los microorganismos sucede sobre todo con los exudados, los cuales pueden ser un recurso alimenticio para los microorganismos aledaños. Los pastos de los potreros presentan gran cantidad de raíces, por el tipo de crecimiento de los pastos, de modo que los organismos edáficos se pueden ver estimulados. En el caso específico de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) se ha reportado una gran cantidad de ácidos grasos en los potreros, tan sólo después de lo que se reportó en las selvas (Baleón-Sepulveda, 2017 y Flores-Gómez, en preparación). También se ha encontrado que la longitud del micelio de los HMA (en temporada de lluvias) en los potreros es alta, de modo que la composición vegetal de los potreros promueve el desarrollo de HMA especialmente productivos (Casariego-Martínez, 2017). Lo anterior puede ser una de las razones por las cuales los potreros obtuvieron dichos valores en la Rme. Pero en sentido contrario en cultivos las raíces son escasas y no están presentes todo el año, sólo durante las temporadas de cultivo, una razón más por la cual se obtuvieron dichos valores en la Rme.

De manera general la vegetación secundaria se comportó de manera similar que las selvas en sus características edáficas físicas y químicas, pero los valores de la respiración microbiana edáfica en ambos usos del suelo tuvieron valores muy contrastantes. En la selva se presentó la mayor Rme, mientras que en los acahuales se presentó la menor (junto con los cultivos). Dicha diferencia puede residir en la edad de la vegetación, se ha señalado que bosques más viejos son más eficientes usando recursos de carbono (Huang *et al.*, 2016), con lo anterior se puede decir que la descomposición de materia orgánica es más eficiente en bosques antiguos, lo cual puede explicar tales valores en la Rme.

Se ha encontrado un cambio en la composición microbiana entre vegetación de mayor antigüedad y vegetación secundaria, donde la biomasa fúngica puede ser mayor en bosques más antiguos que en vegetación secundaria y en sentido contrario se ha encontrado que la biomasa bacteriana es mayor en vegetación secundaria y menor en bosques más antiguos (Li *et al.*, 2006), con lo cual se ha señalado que diferentes grupos de microorganismos pueden regular la descomposición de manera distinta entre diferentes tipos de vegetación. Se ha reportado que las bacterias juegan un papel más importante en la descomposición en

el bosque secundario (o vegetación secundaria). Y ello ha sido relacionado con el hecho de que en la vegetación secundaria puede presentarse una menor respiración heterotrófica, equivalente a la microbiana (Li *et al.*, 2006).

En los campos de cultivo se encontraron plaguicidas como el herbicida Velfosato ® y los fungicidas Fitosick ®, Legasus ® y Previcur Energy ®, los cuales presentan un efecto sobre la comunidad de microorganismos. Los fungicidas son empleados para erradicar hongos patógenos de las plantas cultivadas, pero pueden mermar las comunidades de hongos no patógenos. Las bacterias también pueden verse afectadas con el uso de pesticidas, las cuales tienen una respuesta rápida a la exposición de pesticidas, dependiendo del pesticida en cuestión y de la frecuencia de exposición. En este sentido se ha señalado que se puede evaluar el cambio en las actividades metabólicas de los microorganismos con la producción de CO₂, es decir, con la respiración del suelo. Aunque es importante tener en cuenta que la crónica exposición de los microorganismos a los pesticidas puede generar una selección de las poblaciones más resistentes y también una adaptación progresiva de la comunidad microbiana (Imfeld & Vuilleumier, 2012). De modo que la baja Rme en los cultivos puede indicar una baja actividad metabólica de los microorganismos por el uso de plaguicidas.

La deforestación de la selva de Los Tuxtlas para establecer campos de cultivo y potreros genera disturbio porque se degrada el suelo. También por el manejo del suelo en los potreros y cultivos. Dichas afectaciones pueden ser evaluadas a través de indicadores.

Cuando se elige un indicador debe considerarse que: 1) debe ser un parámetro el cual influya en la función que se quiere evaluar; 2) que lo que se obtenga de la evaluación se pueda comparar con un estándar definible; 3) y que sea lo suficientemente sensible para que se puedan detectar las diferencias a una escala de tiempo y espacio definido. La función del suelo puede evaluarse en términos de sus propiedades físicas, químicas y biológicas. Una de las características biológicas que puede ser evaluada es la respiración del suelo, la cual está relacionada con la función de la mineralización de la materia orgánica. Dicha característica responde a cambios en una escala de tiempo y espacio local y es fácil de evaluar (Karlen *et al.*, 1997).

De manera simple se puede decir que grandes pérdidas de CO₂ del suelo pueden indicar altas tasas de descomposición y por el contrario poca producción de CO₂ indica baja descomposición (De Deyn, 2013). De modo que los valores bajos de la Rme indican que los microorganismos del suelo enfrentan condiciones desfavorables para llevar a cabo la mineralización de la materia orgánica sobre todo en los cultivos y ello no permite el adecuado ciclaje de nutrientes.

Conociendo cómo se afecta la actividad de los microorganismos en el suelo por los cambios que se dan debido al cambio de uso de suelo y la importancia de los microorganismos edáficos este estudio es un referente para llevar a cabo trabajos de restauración y como referencia para hacer un manejo más adecuado del suelo afectando en menor grado a la vida del suelo y evitar la extensión de los campos de cultivo y potreros. Lo que es de gran preocupación en el caso particular de Los Tuxtlas por las altas tasas de cambio de uso de suelo que se han generado en los últimos años.

VIII. Conclusiones

En todos los usos de suelo la respiración microbiana edáfica se vio favorecida en la temporada de secas, debido a un drástico aumento en la precipitación precedido de un periodo de bajas precipitaciones.

La respiración microbiana edáfica aumenta conforme el contenido de agua, el pH y la cantidad de la materia orgánica del suelo aumentan, y disminuye con el aumento de la densidad aparente.

La respiración microbiana edáfica se modifica por el uso del suelo debido a las diferencias en las propiedades físicas y químicas entre cada uno de ellos, que pueden favorecer o perjudicar a los microorganismos.

La respiración microbiana edáfica es mayor en selvas ya que presentó las condiciones más favorables para la microbiota edáfica, se presentó el mayor contenido de agua, pH y alta cantidad y calidad materia orgánica del suelo y valores bajos de densidad aparente.

Las condiciones más desfavorables para la microbiota edáfica se presentan en los suelos de cultivos, se obtuvo el menor contenido de agua, pH, baja cantidad y calidad de la materia orgánica del suelo y la mayor densidad aparente.

La vegetación secundaria presenta valores de las propiedades físicas y químicas similares a los de las selvas, pero presenta la menor respiración microbiana edáfica, junto con los cultivos. Y los potreros presentaron valores intermedios.

Con respecto al manejo de los cultivos la labranza del suelo, la falta de cobertura vegetal y la remoción de la hojarasca, como parte del manejo de los cultivos provoca una baja en la respiración microbiana edáfica.

IX. Literatura citada

- Acevedo-Rojas, I. R. 2017. Cambio de uso de suelo en la selva húmeda de Los Tuxtlas y su efecto en el microclima y propiedades físico-químicas del suelo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 128 p.
- Adachi, M., Sakata B., Y., Rashidah, W., Okuda, T. y Koizumi, H. 2006. Differences in soil respiration between different tropical ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 34:258-265
- Aguilera H., N. 1989. Tratado de Edafología de México. Tomo 1. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp. 64-66, 69-72
- Alcántara Z., A. 2009. Producción de CO₂ microbiano en suelos de bosques templados de Oaxaca: una comparación de sitios húmedos y secos. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. 73 p.
- Alef, K. 1995. Soil respiration. En: Alef, K. y Nannipieri, P. (eds.) *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press. E.U.A. pp. 214-216
- Álvarez-Sánchez, F. J. 1991. Productividad primaria neta en una selva tropical húmeda. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 51:3-12

- Anderson, J. M. e Ingram, J. S. I. 1993. Tropical Soil Biology and Fertility: A Handbook of Methods (2a ed.). CAB International. Wallingford, Oxfordshire. Inglaterra. pp. 221
- Baldrian, P., Merhautová, V., Petránková, M., Cajthaml, T. y Snajdr, J. 2010. Distribution of microbial biomass and activity of extracellular enzymes in a hardwood forest soil reflect soil moisture content. *Applied Soil Ecology*, 46:177–182
- Baleón-Sepúlveda, M. A. 2017. Los ácidos grasos como indicadores de la actividad de la microbiota en suelos derivados de una selva húmeda tropical, Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 77 p.
- Balser, T. C., Wixon, D., Moritz, L. K. y Lipps, L. 2010. Capítulo 2. The microbiology of natural soils. En: Dixon, G. R. y Tilston, E. L. (eds.) Soil microbiology and sustainable crop production. Springer Science+Business. pp. 27-57
- Barajas-Guzmán, G. y Álvarez-Sánchez J. 2003. The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest. *Applied Soil Ecology*, 24:91-100
- Becerril-Pombo, A. A. 2017. Análisis de la producción de micelio extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares durante la sucesión en una selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 63 p.
- Blanco-Sepúlveda, R. 2009. La relación entre la densidad aparente y la resistencia mecánica como indicadores de la compactación del suelo. *Agrociencia*, 43:231-239
- Bolan, N. S. 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil*, 134:189-207
- Brady, N. C. y Weil, R. R. 2002. The Nature and Properties of Soils. Prentice Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey. 960 p.
- Brady, N. C. y Weil, R. R. 2008. The nature and properties of soils (14a ed.). Pearson Prentice Hall. Columbus Ohio. 975 p.

- Bray, R. H. y Krutz, L. T. 1945. Determination of total organic and available forms of phosphorous in the soils. *Soil Science*, 59:39-45
- Cadena L., J. G. 2016. Estudio comparativo de la respiración edáfica en suelos del Alto Mezquital, Ixmiquilpan, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. 155 p.
- Campo, J. y Merino, A. 2016. Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forest ecosystems. *Global Change Biology*, 22:1942-1956
- Campos C., A. El suelo. 2004. En: Guevara S., Laborde J., Sánchez-Ríos G. (eds.) Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. México. pp. 181-192
- Carney, K. M. y Matson, P. A. 2005. Plant communities, soil microorganisms, and soil carbon cycling: does altering the world belowground matter to ecosystem functioning? *Ecosystems*, 8:928-940
- Casariego-Martínez, M. J. 2017. Análisis de la producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical de los hongos micorrizógenos arbusculares en potreros y cultivos derivados de una selva húmeda en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 50 p.
- Castillo-Campos, G. y Laborde D., J. 2004. La vegetación. En: Guevara S., Laborde J., Sánchez-Ríos G. (eds.) Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. México. pp. 231-265
- Cervantes-Salgado, I. 2017. Estimación del potencial de inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares en cuatro diferentes usos de suelo en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 78 p.

- Chambers, J. Q., Tribuzy, E. S., Toledo, L. C., Crispim, B. F., Higuchi, N., Dos-Santos, J., Araújo, A.C., Kruijt, B., Nobre, A. D. y Trumbore, S. E. 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications*, 14(4):S72-S88
- Chapin, F. S., Matson, P. A. y Mooney, H. A. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer. E.U.A. 398 p.
- CONBIODES, 2016. Servicio de consultoría para la realización de tres talleres de capacitación sobre flora y fauna exótica invasora y feral en la Reserva de la Biosfera. [En línea] Disponible en: <http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/Invasoras/gef/pdf/2.2-5-informe-final-talleres-RBLT.pdf>, Consultado el 13 de marzo del 2017
- Cram, S., Sommer, I., Fernández, P., Galicia, L., Ríos, C. y Barois, I. 2015. Soil natural capital modification through landuse and cover change in a tropical forest landscape: implications for mangement. *Journal of Tropical Forest Science*, 27(2):189-201
- De la Peña D., M. 2010. Reclutamiento de plántulas en plantaciones jóvenes de especies arbóreas con diferente síndrome de dispersión. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 91 p.
- De Deyn, G. B., Cornelissen, J. H. C. y Bardgett, R. D. 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11:516–531
- De Deyn, G. B. 2013. Capítulo 7. Ecosystem carbon and soil biodiversity. En: Lal, R., Lorenz, K., Hüttl, R. F., Schneider, B. U. y von Braun, J. (eds.) Ecosystem services and Carbon sequestration in the biosphere. Springer y IASS Potsdam. pp. 131-153
- Deng, Q., Zhou, G., Liu, S., Chu, G. y Zhang, D. 2011. Responses of Soil CO₂ Efflux to Precipitation Pulses in Two Subtropical Forests in Southern China. *Environmental Management*, 48:1182-1188

- Deng, Q., Hui, D., Chu, G., Han, X. y Zhang, Q. 2017. Rain-induced changes in soil CO₂ flux and microbial community composition in a tropical forest of China. *Scientific Report*, 7:5539
- Dirzo, R. y García, M. C. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6(1):84-90
- Don, A., Schumacher, J. y Freibauer, A. 2011. Impact of tropical land-use change on soil organic carbon stocks – a meta-analysis. *Global Change Biology*, 17:1658-1670
- Egrinya, A., Agboola, A., Ambrose, E., Honna, T., Yamamoto, S., Irshad, M. y Endo, T. 2003. Soil physical and micronutrient changes following clearing of a tropical rainforest. *Journal of Forest Research*, 8:215-219
- Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B. y Smith, J. E. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10:1135-1142
- Eswaran, H., Reich F. P., Kimble J. M., Beinroth, F. H., Padamnabhan, E. y Moncharoen, P. 2000. Global carbon stocks. En: Lal, R., Kimble, J. M., Eswaran, H., Stewart, B. A. (eds) *Global climate change and pedogenic carbonates*. CRC/Lewis., Boca Raton, F. L. pp. 15–25
- FAO. 2009. Guía para la descripción de suelos. (4a ed.) Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Italia. pp. 51-53
- Field, C.B. y Raupach, M. R. (eds). 2004. *The global carbon cycle: integrating humans, climate and the natural world*. Island Press. E. U. A.
- Flores-Gómez M. Y. En preparación. Efecto del uso de suelo en la concentración de ácidos grasos de la microbiota edáfica en una selva húmeda, Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- Foth, H. D. 1990. *Fundamentals of soil science* (8a ed.). John Wiley & Sons. E.U.A. 380 p.

- Gijsman, Al. J. 1992. Deforestation and land use: changes in physical and biological soil properties in relation to sustainability Agricultural University Wageningen. Soil Science and Geology. The Netherlands. 39 p.
- Gobat, J-M, Aragno, M. y Matthey, W. 2004. The living soil. Fundamentals of soil science and soil biology. Science Publishers, Inc. India. 603 p.
- Greenland, D. J., A. Wild, D. Adams 1992. Organic Matter Dynamics in Soils of the Tropics—From Myth to Complex Reality. En: Lal, R. y Sanchez, R. (eds.). Myths and Science of Soils of the Tropics. SSSA Spec. Publ. 29. SSSA and ASA, Madison, WI. pp. 17-33
- Guevara, S., Laborde, J., Liesenfeld, D. y Barrera, O. 1997. Potreros y ganadería. En: González S., E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.) Historia natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología. pp. 43-53
- Guevara, S., Laborde D., J. y Sánchez-Ríos, G. 2004. La deforestación. En: Guevara S., Laborde J., Sánchez-Ríos G. (eds.) Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. México. pp. 85-108
- Guevara, S., Laborde D., J. y Sánchez-Ríos, G. 2004. La fragmentación. En: Guevara S., Laborde J., Sánchez-Ríos G. (eds.) Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. México. pp. 111-134
- Gutiérrez-García y Ricker. 2011. Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, México): A statistical analysis. *Atmósfera* 24(4):347-373
- Havlin, J. y Moebius-Clune, B. 2012. Capítulo 4: Chemical properties of soil: soil fertility and nutrient management. En: Lindbo, D. L., Kozlowski, D. A. y Robinson, C. (eds.) Know soil know life. Soil Science Society of America. E. U. A. pp. 69-80
- Hashimoto, S., Tanaka, N., Suzuki, M., Inoue, A., Takizawa, H., Kosaka, I., Tanaka, K., Tantasirin, C. y Tangtham, N. 2004. Soil respiration and soil CO₂ concentration in a tropical forest, Thailand. *Journal Forest Research*, 9:75-79

- Han, T., Huang, W., Liu, J., Zhou, G. y Xiao, Y. 2015. Different soil respiration responses to litter manipulation in three subtropical successional forests. *Scientific Reports*, 5:1-8
- Hason, P. J., Edwards, N. T., Garten, C. T. Y Andrews, J. A. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observation. *Biogeochemistry*, 48:115–146
- Heritage, J., Evans, E. G. V. y Killington, R. A. 1999. The microbiology of soil and nutrient cycling. En: Heritage, J., Evans, E. G. V. y Killington, R. A. (eds.) *Microbiology in action*. Cambridge University Press. United Kingdom. pp. 1-13
- Hernández R., D. C. 2016. Producción de CO₂ de la biomasa fúngica en suelos del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del Río Magdalena, D.F., México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 58 p.
- Huang, W., Han, T., Liu, J., Wang, G. y Zhou, G. 2016. Change in soil respiration components and their specific respiration along three successional forests in the subtropics. *Functional Ecology*, 30:1466-1474
- Hudler-Schimpf, C. En preparación. Producción de CO₂ de la Biomasa Fúngica bajo diferentes usos de suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- Houghton y Hackler. 1999. Emissions of carbon from forestry and land-use change in tropical Asia. *Global Change Biology*, 5:481-492
- Imfeld, G. y Vuilleumier, S. 2012. Measuring the effects of pesticides on bacterial communities in soil: A critical review. *European Journal of Soil Biology*, 49: 22-30
- Jansson, C., Wullschleger, S. D., Kalluri, U.C., Tuskan, G. A. 2010. Phytosequestration: carbon biose-questration by plants and the prospects of genetic engineering. *Bioscience* 60:685–696

- Jobbágy, E. G. y Jackson, R. B. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10:423–436
- Karlen, D. L., Mausbach, M. J., Doran, J. W., Cline, R. G., Harris, R. F. y Schuman G. E. 1997. Soil Quality: A Concept, Definition, and Framework for Evaluation. *Soil Science Society of America*, 61:4-10
- Katayama, A., Kume, T., Komatsu, H., Ohashi, M., Nakagawa, M., Yamashita, M., Otsuki, K., Suzuki, M. y Kumagai, T. 2009. Effect of forest structure on the spatial variation in soil respiration in a Bornean tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149:1666-1673
- Kim, D. G., Mu, S., Kang, S. y Lee, D. 2010. Factors controlling soil CO₂ effluxes and the effects of rewetting on effluxes in adjacent deciduous, coniferous, and mixed forests in Korea. *Soil Biology & Biochemistry*, 42:576-585
- Kim, D. G., Vargas, R., Bond-Lamberty, B. y Turetsky, M. R. 2012. Effects of soil rewetting and thawing on soil gas fluxes: a review of current literature and suggestions for future research. *Biogeosciences*, 9:2459-2483
- Lambin, E. F., Geist, H. J. y Lepers, E. 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environmental and Resources*, 28:205-211
- Lavelle, P. y Spain, A. V. 2005. Soil ecology. Springer. Netherlands. 654 p.
- Leff, J. W., Wieder, W. R., Taylor, P. G., Townsend, A. R., Nemergut, D. R., Grandy, A. S. y Cleveland, C. C. 2012. Experimental litterfall manipulation drives large and rapid changes in soil carbon cycling in a wet tropical forest. *Global Change Biology*, 18:2969-2979
- Li, Y., Xu, M. y Zou, X. 2006. Heterotrophic soil respiration in relation to environmental factors and microbial biomass in two wet tropical forests. *Plant and Soil*, 281:193-201

- Lindbo, D., Adewunmi, W. y Hayes, R. 2012. Capítulo 2. Physical properties of soil and soil formation. En: Lindbo, D. L., Kozlowski, D. A. y Robinson, C. (eds.). Know soil know life. Soil Science Society of America. E. U. A. pp. 14-47
- Lorenz, K. 2013. Capítulo 3. Ecosystem carbon sequestration. En: Lal, R., Lorenz, K., Hüttl, R. F., Schneider, B. U. y von Braun, J. (eds.) Ecosystem services and Carbon sequestration in the biosphere. Springer y IASS Potsdam. pp. 39-62
- Luo, Y. y Zhou, X. 2006. Soil respiration and environment. Elsevier. E. U. A. 333 p.
- Martínez-Sánchez, J. L. y Sánchez-Beltrán, S. 2003. El efecto del tiempo de uso de pastizales tropicales en la fertilidad del suelo y producción de ganado vacuno. *Ecotropicos*, 16(1):17-26
- Maynard, D. G., Kalra, Y. P. y Crumbaugh, J. A. 2008. Capítulo 6. Nitrate and Exchangable Ammonium Nitrogen. En: Carter, M. R. y Gregorich, E. G. (eds.) Soil sampling and methods of analysis. Taylor & Francis Group. pp. 97-106
- Meisner, A. Leizeaga, A., Rousk, J. y Bååth, E. 2017. Partial drying accelerates bacterial growth recovery to rewetting. *Soil Biology & Biochemistry*, 112:269-276
- Mendoza-Hernández, I. A. 2017. Composición, riqueza y diversidad de la macrofauna edáfica en diferentes usos de suelo en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 73 p.
- Murty, D., Kirschbaum, M. U. F., McMurtrie, R. E. y McGilvray, H. 2002. Does conversión of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? A review of the literature. *Global Change Biology*, 8:105-123
- Nazaries, L., Tottey, W., Robinson, L., Khachane, A., Al-Soud, W. A. Sørensen, S. y Singh, B. K. 2015. Shifts in the microbial community structure explain the response of soil respiration to land-use change but not to climate warming. *Soil Biology & Biochemistry*, 89:123-134

- Negrete-Yankelevich, S., Porter-Bolland, L. Blanco-Rosas, J. L. y Barois, I. 2013. Historical roots of the spatial, temporal, and diversity scales of agricultural decision-making in Sierra de Santa Marta, Los Tuxtlas. *Environmental Management*, 52:45-60
- Paredes G., S. S. 2016. Respiración microbiana del suelo en sitios con diferente cobertura arbórea en el bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del Río Magdalena, D.F., México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 62 p.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333:988–993
- Paul, E. A. 2007. Soil microbiology, ecology, and biochemistry. Academic Press. Elsevier. pp. 68
- Pimentel, D. y Kounang, N. 1998. Ecology of soil erosion in ecosystems. *Ecosystems*, 1:416-426
- Purata, S. E. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology*, 2:275-276
- Quinton, J. N., Govers, G., Van Oost, K. y Bardgett, R. D. 2010. The impact of agricultural soil erosion on biogeochemical cycling. *Natura Geoscience*, 3:311-314
- Raich, J. W. y Tufekcioglu, A. Y. 2000. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48:71–90
- Reece, J. B., Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V. y Jackson., R. B. 2011. Campell. Biology (9a ed.). Pearson. E.U.A. pp. 164, 176-179

- Rousk, J., Brookes, F. C. y Bååth, E. 2009. Contrasting Soil pH Effects on Fungal and Bacterial Growth Suggest Functional Redundancy in Carbon Mineralization. *Applied and Environmental Microbiology*, 75:1589-1596
- Ryan, M. G. y Law, B. E. 2005. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, 73:3-27
- Sánchez R., G. y Álvarez-Sánchez, J. 1995. Litterfall in primary and secondary tropical forests of Mexico. *Tropical Ecology*, 36(2):191-201
- Sayer, E. J., Powers, J. S. y Tanner, E. V. J. 2007. Increased litterfall in tropical forests boosts the transfer on soil CO₂ to the atmosphere. *PLoS ONE*, 2(12):e1299
- Seybold, C. A., Herrick, J. E. y Brejda, J. J. 1999. Soil resilience: a fundamental component or soil quality. *Lippincott Williams & Wilkins, Inc*, 164(4):224-234
- Schelesinger, W. H. y Andrews, J. A. 2000. Soil respiration and global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48(1):7-20
- Skjemstad, J. O. y Baldock, J. A. 2008. Total and Organic Carbon. Capítulo 21. En: Carter, M. R. y Gregorich, E. G. (eds.) Soil sampling and methods of analysis. Taylor & Francis Group. pp. 225-238
- Siebe, C., Jahn, R. y Stahr, K. 2006. Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo (2a ed.). UNAM. 54 p.
- Sinsabaugh, R. L., Lauber, C. L., Weintraun, M. N., Ahmed, B., Allison, S. D., Crenshaw, C., Contosta, A. R., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M. E., Gartner, T. B., Hobbie, S. E., Holland, K., Keeler, B. L., Powers, J. S., Stursova, M., Takacs-Vesbach, C., Waldrop, M. P., Wallenstein, M. D., Zak, D. R. y Zeglin, L. H. 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 11:1252-1264
- Smil, V. 2000. Phosphorus in the environment: Natural Flows and Human Interferences. *Annual Reviews of Energy and the Environment*, 25:53-88
- StatSoft, Inc., 2007. Statistica (data analysis software system), version 8. www.statsoft.com

- Steinweg, J. M., Dukes, J. S., Paul, E. A., Wallenstein, M. D. 2013. Microbial responses to multi-factor climate change: effects on soil enzymes. *Frontiers in Microbiology*, 4(146):1-11
- Stevenson, F. J. y Cole, M. A. 1999. *Cycles of Soil: Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, Micronutrients* (2a ed.). John Wiley y Sons. E. U. A. 425 p.
- Sommer-Cervantes, I., Flores-Delgadillo, L y Gutiérrez-Ruiz, M. 2003. Caracterización de los suelos en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. En: Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo-García (eds.) *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología y Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Xalapa, México. pp. 17-53
- Soto, M. 2004. El clima. En: Guevara S., Laborde J., Sánchez-Ríos G. (eds.) *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. México. pp. 195-198
- Soto, M. y Gama, L. 1997. Climas. En: González S., E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología. pp. 7-17
- Suleau, M., Moureaux, C., Dufranne, D., Buysse, P., Bodson, B., Destain, J. P., Heinesch, B., Debacq, A. y Aubinet, M. 2011. Respiration of three Belgian crops: Partitioning of total ecosystem respiration in its heterotrophic, above- and below-ground autotrophic components. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151:633-643
- Tarnocai C, Canadell JG, Schuur EAG, Kuhry P, Mazhitova G, Zimov S. 2009. Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region. *Global Biogeochem Cycles*, 23:1-11
- Tu, L., Hu, T., Zhang, J., Li, X, Hu, H., Liu, L. y Xiao, Y. 2013. Nitrogen additions stimulates different components of soil respiration in a subtropical bamboo ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*, 58:255-264

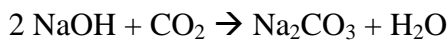
- Valentini, C. M. A., Sanches, L., De Paula, S. R., Vourlitis, G. L., De Souza N., J., Pinto Jr., O. B. y De Almeida L., F. 2008. Soil respiration and aboveground litter dynamics of a tropical transitional forest in northwest Mato Grosso, Brazil, *J Journal of Geophysical Research*, 113: 1-11
- Vitousek, P. M. 1983. The effects of deforestation on air, soil and water. En: Bolin, B. y Cook, R. B. (eds.) *The Major Biogeochemical Cycles and their Interactions*. John Wiley & Sons, Chichester. E. U. A. pp. 223-229
- Vitousek, P. M. y Sanford, R. L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 17:137-167
- Walkley, A. y Black, I. A. 1934. An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37:29-38
- Wardle, D. A., Bonner, K. I. y Barker, G. M. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology*, 16:585-595
- Willard, H. H., Merritt, L. L. y Dean, J. A. 1974. *Instrumental Methods of Soil Analysis*. (5 ed.) Van Nostrand.
- Wood, T. E., Detto, M. y Silver, W. L. 2013. Sensitivity of Soil Respiration to Variability in Soil Moisture and Temperature in a Humid Tropical Forest. *PLoS ONE*, 8(12):1-7
- Yan, J., Wang, Y., Zhou, G. y Zhang, D. 2006. Estimates of soil respiration and net primary production of three forests at different succession stages in South China. *Global Change Biology*, 12:810-821
- Yu, Z. 2011. Holocene carbon flux histories of the world's peatlands: global carbon-cycle implications. *Holocene*, 21:761-774

Yuste, C. J., Baldocchi, D. D., Gershenson, A., Goldstein, A., Misson, L. Y Wong, S. 2007. Microbial soil respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Global Change Biology*, 13:1–18

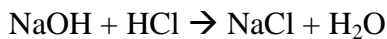
Zheng, D. W., Ågren, G. I. y Bengtsson, J. 1999. How do soil organisms affect total organic nitrogen storage and substrate nitrogen to carbon ratio in soils? A theoretical analysis. *Oikos*, 86:430-442

X. Anexo: Consideraciones sobre el método

El fundamento químico del método para la determinación de la respiración microbiana edáfica consistió en que cuando el CO₂ liberado por los microorganismos del suelo interacciona con el NaOH de la solución se forman los siguientes compuestos:



Para precipitar el carbonato (CO₃²⁻) que se formó de la reacción se usa el BaCl₂, con el cual se forma BaCO₃. Las moléculas de la solución de NaOH que no formaron Na₂CO₃ con el CO₂ se neutralizan al ser tituladas con HCl de la siguiente manera:



De modo que entre menor cantidad de HCl se haya usado para titular cada una de las soluciones de NaOH mayor cantidad de moléculas de CO₂ reaccionaron con el NaOH formando Na₂CO₃ y por lo tanto hubo mayor respiración de microorganismos que liberaron el CO₂ (Paul, 2007).

Sobre el método empleado para medir la producción de CO₂ por la Rme puedo decir que la estimación pudo alejarse en cierta medida de los valores que se observan en el campo por las siguientes razones:

- Al tamizarse el suelo muestreado se rompieron agregados y se puso a disposición material orgánico que estaba protegido físicamente. Por lo tanto los microorganismos tuvieron más recursos consumibles y en ese sentido los valores de CO₂ observados pudieron ser mayores a los que se pueden presentar *in situ*.

- Por otro lado con el tamizado de las muestras se rompe el micelio de hongos, del cual no se sabe si continúa con vida, si su actividad continúa de manera normal o si se ve disminuida.
- La refrigeración de las muestras del suelo puede generar que los microorganismos del suelo mueran ya que al congelarse el agua de su citoplasma puede provocar la lisis de las membranas o bien la actividad enzimática se puede ver afectada, lo que puede provocar su muerte. Pero los microorganismos que logren sobrevivir al tratamiento de congelamiento pueden tener a disposición mayor material consumible, el de las células muertas. El proceso de congelamiento-descongelamiento en los suelos se ha visto que puede provocar un rápido aumento en la producción de CO₂.