



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA
Instituto de Geología

**Cambios en las propiedades de mantillo y suelo
ante un evento de quema prescrita en un
sistema de aprovechamiento forestal de la
Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán.**

TESIS

para optar por el grado de:
Maestría en Ciencias de la Tierra

P R E S E N T A

Biól. María del Mar Ruiz Rojas

TUTOR PRINCIPAL

Dr. Bruno M. Chávez Vergara
Instituto de Geología, UNAM

COMITÉ TUTORAL

Dra. Elizabeth Solleiro Rebolledo
Instituto de Geología, UNAM

Dr. Felipe García Oliva
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM

Ciudad Universitaria, CDMX, abril 2019



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.

"Tener una idea es lo más fácil del mundo. Todo el mundo tiene ideas. Pero tienes que tomar esa idea y convertirla en algo a lo que la gente responderá, eso es difícil".

Stan Lee

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, al Posgrado de Ciencias de la Tierra, especialmente al Instituto de Geología por acogerme, llenarme de valiosos conocimientos y haberme brindado los recursos y apoyo necesario para llevar a cabo este proyecto.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para el desarrollo de los estudios de Maestría en Ciencias de la Tierra (CVU 568616).

Al Dr. Bruno M. Chávez Vergara, por haberme brindado la oportunidad de realizar mis estudios de maestría bajo su tutela, por sus conocimientos, tiempo y consejos compartidos que me permitieron crecer junto a él en este largo camino científico.

Al Dr. Felipe García Oliva y a la Dra. Elizabeth Solleiro Rebolledo, quienes aportaron conocimiento, orientación y criterio a lo largo de este proyecto.

A la Dra. Norma Eugenia García Calderón y al Dr. Gerardo Cruz Flores, quienes me brindaron parte de su valioso tiempo en revisar, comentar y corregir para culminar este proyecto.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), UNAM por el financiamiento para el desarrollo de la presente investigación a través del proyecto “Cambios en la materia orgánica, la dinámica de nutrientes y la comunidad microbiana del suelo posteriores a la roza, tumba y quema en un bosque tropical húmedo (IA209716)”

Al Ejido de Ahuacapán en colaboración con la Dirección de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán por abrirnos sus puertas para realizar esta investigación.

Al proyecto “Caracterización y clasificación de combustibles para generar y validar modelos de combustibles forestales para México-CONAFOR-CONACYT (204-2251694) quien financió la quema prescrita y brindo los datos de comportamiento del fuego.

A CONAFOR y al Centro Universitario de la Costa Sur de UdG, especialmente al Dr. Enrique Jardel Peláez y a la Dra. Shatya D. Quintero Gradilla por la confianza depositada para realizar este proyecto.

Al Laboratorio de Biogeoquímica y Materia Orgánica, así como a su técnico, Mtra. Ofelia Ivette Beltrán Paz, por compartir sus aprendizajes para realizar la parte experimental de este proyecto.

Al Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM, por permitirme realizar los análisis biogeoquímicos de este proyecto, así como al Mtro. Rodrigo Velázquez Duran por su apoyo técnico y orientación en los análisis antes mencionados.

Al Laboratorio de Física de Suelos, particularmente, al Biol. René Alcalá Martínez y al Mtro. Arturo H. Atilano Alvarado por su apoyo en el desarrollo de los análisis de suelos.

A la Mtra. Iris Suarez Quijada del Laboratorio de Microcosmos Bioedáfico por las facilidades prestadas para el establecimiento de experimentos en condiciones de temperatura controlada.

Al Mtro. Jaime Diaz Ortega del Laboratorio de Paleosuelos por el apoyo para cuantificación colorimétrica de las muestras estudiadas.

Al Laboratorio Nacional de Geoquímica y Mineralogía (LANGEM) por el uso de sus instalaciones y laboratorios.

A mis compañeros de Laboratorio, por haberme escuchado, corregido y apoyado durante los seminarios.

A mis profesores del Posgrado, a quienes les tengo un enorme respeto, gratitud e inspiración.

AGRADECIMIENTOS ESPECIALES

A mis motores e inspiraciones de cada día...

 Mi mamá Marina,

quien con su amor, trabajo y dedicación me ha procurado, alentado y apoyado, y al mismo tiempo, me ha enseñado a ser fuerte y tener carácter para alcanzar mis metas.

 A mi familia,

Especialmente a mi abuelito Eustaquio, tía Lucia y David, quienes han estado al pendiente de cada logro de mi vida y de muchas formas me han apoyado.

 A Antonio,

Mi amor y compañero inseparable, quien con su gran corazón me motivó y ayudó hasta donde sus alcances se lo permitieron en cada momento de esta meta.

 Mis hermanos, Xhevo y Pepe:

 mis cómplices y aguantadores desde la Universidad, con quienes he pasado momentos inolvidables y no dudaron en echarme la mano, me alentaron e hicieron más ameno aquellos momentos turbulentos de esta etapa.

 A todos mis amigos:

 Ya saben quiénes me han acompañado en esta etapa y me han alegrado el tiempo en que estudié y en algún momento me apoyaron, aconsejaron y no me dejaron rendirme.

 ♥ ¡Los quiero! ♥

RESUMEN

Aproximadamente, 64% del territorio nacional cuenta con sistemas de aprovechamiento forestal, los cuales en su mayoría se encuentran en áreas naturales protegidas (ANP) y Reservas de la Biosfera (RB). En la mayoría de los casos, el manejo de estos sistemas forestales se hace mediante la aplicación de quemas prescritas (QP) periódicas y de baja severidad, aunque en México, aún se desconoce el efecto de esta práctica en el piso forestal.

El presente trabajo tiene como objetivo principal: Evaluar los cambios en las propiedades del mantillo y suelo ante un evento de quema prescrita en un sistema de aprovechamiento forestal de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Para cumplir con dicho objetivo se colectaron muestras de mantillo y suelo antes y después del evento de QP. En estas muestras se analizaron los cambios generados con base en la heterogeneidad y resistencia de las propiedades químicas, físicas y biológicas del mantillo y suelo.

La QP generó una mayor transformación en el mantillo y un menor impacto sobre el suelo. Sin embargo, en este último se promovió el incremento en la heterogeneidad de las propiedades químicas relacionadas con la concentración de nutrientes disponible, donde las formas inorgánicas disueltas como NO_4^+ , NO_3^- y $-\text{PO}_4^{2-}$ fueron las más sensibles. Este incremento en la heterogeneidad del suelo no decrementó su resistencia al evento de QP. En contraste, el mantillo mostró menos variables resistentes al evento térmico, en las cuales resaltan la actividad microbiana relacionada con la utilización de compuestos recalcitrantes.

Con estos resultados se puede concluir que el suelo es resistente a la quema prescrita; sin embargo, al reducir los compuestos orgánicos del suelo pueden reducir la eficiencia metabólica de la comunidad microbiana del suelo a mediano y largo plazo.

ÍNDICE

	Pág.
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Antecedentes culturales del manejo del fuego	2
1.2. El suelo como regulador de procesos ecológicos	4
1.3. Resistencia del suelo al fuego	5
1.4. El impacto del fuego en las propiedades del suelo	6
1.4.1. Propiedades físicas	6
1.4.2. Propiedades químicas	7
1.4.3. Propiedades biológicas	9
2. OBJETIVOS	12
2.1. Objetivo General	
2.2. Objetivos Particulares	
3. HIPOTESIS	13
4. JUSTIFICACIÓN	13
5. MATERIALES Y MÉTODOS	14
5.1. Área de Estudio	
5.2. Sitio de estudio y evento de quema prescrita	
5.3. Análisis de laboratorio	16
5.3.1. Propiedades físicas	
a) Densidad Aparente	
b) Color	17
c) Humedad	
5.3.2. Propiedades químicas	18
a) Capacidad de amortiguamiento	
b) Análisis de nutrientes	19
5.3.3. Propiedades biológicas	20
a) Inmovilización de C, N y P en biomasa microbiana	
b) Actividad enzimática	21
c) Mineralización potencial de C	23
d) Coeficiente metabólico	
e) Actividad enzimática específica	24
5.4. Índice de Resistencia	
5.5. Análisis estadístico	
6. RESULTADOS	26

6.1. Mantillo	
6.1.1. Propiedades físicas	
6.1.2. Propiedades químicas	27
6.1.3. Propiedades biológicas	29
6.1.4. Relación entre las variables en el mantillo previo y posterior al evento de quema prescrita	32
6.2. Suelo	34
6.2.1. Propiedades físicas	
6.2.2. Propiedades químicas	35
6.2.3. Propiedades biológicas	39
6.2.4. Relación entre variables en el suelo previa y posterior al evento de quema prescrita	41
6.3. Resistencia de las variables de mantillo y suelo al evento de quema prescrita	42
7. DISCUSIÓN	44
7.1. Mantillo	
7.1.1. Cambios de las propiedades de mantillo por efecto de la quema prescrita	45
7.2. Suelo	51
7.2.1. Cambio de las propiedades del suelo por efecto de la quema prescrita	52
7.3. Resistencia y heterogeneidad del terreno	58
8. CONCLUSIONES	61
9. LITERATURA CITADA	63

1. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas forestales están expuestos a eventos que modifican su estructura y funciones, de acuerdo con la frecuencia en que ocurren, y estos pueden ser considerados perturbaciones o parte de su dinámica natural (Rodríguez-Trejo, 2015). El fuego es uno de estos eventos, cuya alteración depende principalmente de los atributos que le provean de resistencia al ecosistema y de las características del evento de fuego (incendio).

Existen diferentes grados de afectación (severidad) provocados por los incendios en los ecosistemas forestales, algunos son positivos como la estimulación de la germinación y renovación de tejidos foliares en especies adaptadas al fuego (Rodríguez & Myers, 2010), hasta el deceso de los individuos adultos y la destrucción del banco de semillas en el suelo. No sólo la vegetación es afectada por los incendios, sino también estos cambios ocurren en el suelo con diferente nivel de afectación que va desde la mineralización térmica de la capa de residuos sobre el suelo (mantillo), hasta la pérdida de estructura del suelo mineral por las elevadas temperaturas (Santín & Doerr, 2016)

A través de la observación de los fenómenos naturales, el hombre ha incorporado algunos factores de disturbio al manejo de los ecosistemas. En el caso del fuego lo ha acompañado desde los primeros tiempos cuando era empleado como herramienta para cocinar, proveer calor, cazar, cultivar y producir energía (Jardel-Peláez *et al.*, 2014; Rodríguez-Trejo, 2015). Actualmente, los incendios son eventos que se tratan de evitar en las áreas naturales protegidas, sin embargo, esto mismo ha propiciado que se acumule combustible, lo cual tiene como consecuencia que se incremente su vulnerabilidad a los incendios forestales de elevada severidad. Por esta razón, es importante considerar el manejo del fuego para incorporar regímenes de incendios fundamentales en la sustentabilidad de los ecosistemas y la minimización de eventos muy intensos (Da Silva-Pereira *et al.*, 2012).

Ante la creciente preocupación para desarrollar estrategias que permitan la protección de los espacios naturales y manejados ante los incendios forestales de elevada severidad, se desarrolló el método de quema prescrita como técnica para

minimizar el riesgo de este tipo de incendios mediante la reducción de combustibles forestales (Hatten *et al.*, 2008). Aunque se busca que la quema prescrita tenga una mínima afectación del suelo, para evitar su pérdida de fertilidad, esta puede variar en la severidad que provoca efectos positivos, como un efecto de fertilización, o negativas como un incremento en la susceptibilidad a la erosión por pérdida de estructura del suelo mineral (Santín y Doerr, 2016; Yildiz *et al.*, 2010). La capacidad de amortiguar el impacto de una perturbación o resistencia es importante para prevenir un daño mayor en las funciones de los suelos. Por esta razón, el conocimiento del impacto del fuego en eventos de quemas prescritas puede ayudar a generar y/o mejorar prácticas de manejo del fuego adecuadas para cada tipo de ecosistema.

En México, la información del efecto de fuego en el suelo, y su resistencia, aún es incipiente, por lo que, este trabajo tiene la finalidad de dar a conocer los efectos inmediatos de una quema prescrita sobre las propiedades del mantillo y de suelo, así como el impacto en su resistencia y en la dinámica de nutrientes en el piso forestal.

1.1. Antecedentes culturales del manejo del fuego

Durante miles de años, las comunidades humanas se han beneficiado del uso del fuego para cocinar, proveer calor, cazar, cultivar y producir energía (Jardel-Peláez *et al.*, 2014). La evidencia fósil indica que el primer antepasado en emplear el fuego como herramienta fue el "*Homo erectus*", ya que había descubierto la aplicación de contrafuego a partir del uso de barreras naturales como: pedregales, ríos, cuerpos de agua, claros sin vegetación y áreas ya quemadas. En esa época, diferenciaban las estaciones del año en las que podían utilizar el fuego, mediante la influencia del viento, la pendiente y la dirección de la llama del fuego. Esto permitió que de generación tras generación refinara su metodología percatándose en las variaciones de la intensidad del fuego (Rodríguez-Trejo, 2015). En Mesoamérica se ha demostrado que el sistema de roza, tumba y quema fue de gran importancia para el mantenimiento de las civilizaciones asentadas en el territorio mexicano, lo cual, permitió el aprovechamiento agrícola de maíz, frijol, calabaza y frutales en regiones boscosas cálidas y templadas mediante el desmonte, la quema y el

aprovechamiento del incremento de la fertilidad del suelo por medio de las cenizas (Lara-Ponce, *et al.*, 2012).

La relación del hombre con el manejo del fuego no sólo ha estado definida por las prácticas agrícolas, sino también en el manejo de los recursos forestales. La extracción y aprovechamiento de recursos forestales es considerada una de las principales actividades primarias. Sin embargo, al sufrir el agotamiento de los recursos, el cuidado de los bosques se ha vuelto un quehacer oficial y comunal que en muchas ocasiones se emplean herramientas técnicas basadas en el manejo del fuego, las cuales consisten en intervenciones técnicas, institucionales y comunicativas, dirigidas a lograr objetivos de conservación o producción en los ecosistemas forestales a través del mantenimiento de los regímenes de incendios (Jardel-Peláez, *et al.*, 2014).

La formalización de las prácticas de manejo basadas en el empleo de fuego parte del desarrollo de herramientas desarrolladas en Estados Unidos durante la década de los 40, cuando se dieron los principios de las quemas prescritas. Estas quemas consisten en una conducción del fuego bajo condiciones ambientales predeterminadas (combustibles, tiempo atmosférico, topografía) en un área confinada, donde hay un control en la velocidad, dirección e intensidad del fuego sobre el terreno, con el objetivo de generar un fuego de baja severidad con mínimo impacto sobre el suelo (Catalanotti, 2009; Zhao *et al.*, 2015). En la década de los 60, el gobierno mexicano empezó a implementar dicha técnica, sin que a la fecha se tenga información completa sobre el impacto de esta herramienta en las propiedades de los suelos forestales (Rodríguez-Trejo, 2015).

Sin embargo, esta práctica es comúnmente empleada en los planes de aprovechamiento forestal y en casos excepcionales, tal como el derivado en el año de 1998 cuando México sufrió una de las peores sequías debido a un inusual fenómeno de El Niño, tuvo como consecuencia un gran número de incendios forestales generados por acumulaciones de combustible, retraso de lluvias y quemas agropecuarias fuera de control, después de lo cual, las quemas prescritas fueron empleadas para reducir el riesgo en áreas vulnerables (Rodríguez-Trejo, 2015).

Para avanzar en la formalización de esta herramienta, en el año 2007 se estipuló la Norma Oficial NOM-015-SEMARNAT/SAGARPA-2007 con el fin de definir las especificaciones técnicas del uso del fuego en terrenos forestales y en terrenos para actividades agropecuarias. En dicha norma, se establecieron los distintos tipos de respuesta generados por los ecosistemas forestales ante un incendio, a partir del tipo de vegetación que se le caracteriza en: “adaptados o mantenidos por el fuego”, “sensibles” e “independientes” (Jardel-Peláez *et al.*, 2014) y la formalización y discriminación del término de quema prescrita a cualquier otra práctica de manejo de fuego.

1.2. El suelo como regulador de procesos ecológicos

En el suelo ocurren procesos fundamentales que regulan diferentes procesos a nivel del ecosistema. Por ejemplo, el mantenimiento de la fertilidad de los suelos es resultado de la interacción entre el clima, la composición y funcionalidad de las especies y el balance de entrada y salida de materia y energía, lo cual incide en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas forestales (Vitousek & Sanford, 1986).

La cantidad de nutrientes que pueden ser transferidos de la matriz del suelo a los organismos define la disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, la comunidad microbiana del suelo es la más beneficiada, la cual, realiza funciones muy importantes que afectan la disponibilidad de nutrientes, por ejemplo, se encargan en descomponer la biomasa muerta de las plantas, de fijar el N atmosférico y facilitar la adquisición de agua y nutrientes por interacciones con las raíces. La comunidad microbiana del suelo es muy sensible a las perturbaciones, ya que debido a sus cortos tiempos generacionales responde fácilmente ante los cambios en el ambiente debido a las variaciones por efecto natural y/o antrópico (Lládo *et al.*, 2017).

Aparte de la actividad biológica de los microorganismos existen otras propiedades de los suelos que pueden amortiguar el impacto de las perturbaciones, es decir incidir positivamente en la resistencia de los suelos. Un factor formador de suelo, es la materia orgánica, ya que participa activamente en el intercambio de iones, la

interacción con los minerales de arcilla, la formación de agregados, la retención del agua y la absorción y liberación de nutrientes para las plantas (Caon *et al.*, 2014).

1.3. Resistencia del suelo al fuego

Los eventos de fuego afectan las propiedades del suelo, cuyo efecto puede ir desde el incremento de nutrientes en forma mineral (efecto de fertilización) derivado de la mineralización térmica de las moléculas orgánicas hasta el incremento en la susceptibilidad a la erosión por pérdida de estructura del suelo mineral (Santín & Doerr, 2016). Para que los suelos puedan mantener sus funciones, y los servicios que proveen, deben presentar atributos que les permitan resistir a las perturbaciones, es decir que se mantengan estables en sus funciones ecológicas. La estabilidad ecológica puede describirse a través de dos principales componentes: la resistencia y la resiliencia (Cuevas-Reyes, 2010). La resistencia es la oposición al cambio que presenta un sistema ante una perturbación, mientras que la resiliencia es la capacidad de retorno al estado estable previo a la perturbación que tiene el sistema (López-Poma & Bautista, 2014). Se sugiere que la resistencia en los sistemas edáficos se rige principalmente por el acoplamiento e interacción de la estructura fisicoquímica del suelo y la comunidad microbiana, por lo tanto, no puede haber respuestas generales a la perturbación en todos los suelos, porque la estabilidad es particular al disturbio y a la historia natural del suelo (Almendros & González-Vila, 2012)

Se considera que la memoria ecológica, definida como la capacidad de reestructurar las relaciones ecológicas después de un disturbio, es la clave de la resiliencia ante un disturbio, la cual depende principalmente de dos legados: información y material. El primero consiste en los rasgos de adaptación de las especies; y el legado material esta dado a partir de las estructuras abióticas y bióticas (como semillas o nutrientes) producidos por eventos únicos de perturbación. Las características del disturbio apoyan o mantienen estos legados que puede mejorar la resiliencia o resistencia ecológica dentro de un sistema (Johnstone *et al.*, 2016).

En general, la evaluación de la resistencia de los suelos es compleja, ya que no solo depende de la distancia de una variable ante una perturbación, sino que se debe

tener una visión general de los procesos que se modifican ante el disturbio. Esto es novedoso y la información existente es incipiente. Sin embargo, se considera necesario convertirlo en un tema relevante para la investigación sobre la ecología del fuego (Jardel-Peláez *et al.*, 2014)

1.4. El impacto del fuego en las propiedades del suelo

1.4.1. Propiedades físicas.

El fuego puede alterar las propiedades físicas del suelo, ya sea directamente por el efecto térmico en la destrucción de agregados y/o la transformación de minerales, o bien de forma indirecta, mediante la acumulación y deposición de ceniza, la cual puede afectar algunas variables que modifican, por ejemplo, el movimiento de agua en y través de la superficie del suelo (Vega *et al.*, 2015). Algunos autores han sugerido al color como un indicador de evaluación de severidad del fuego, ya que este se modifica en dependencia de la cantidad de materia orgánica carbonizada o mineralizada y de la formación de minerales secundarios derivados del impacto térmico como son los óxidos de hierro y los (hidro)óxidos de calcio (Merino *et al.*, 2018). Por ejemplo, Ketterings y Bigham (2000) en una quema de baja severidad observaron la combustión incompleta de la materia orgánica (carbonización), lo cual, generó el oscurecimiento del suelo. Por otro lado, en quemas moderadas, reportaron una combustión completa donde el color del material varió de oscuro a grisáceo debido a los residuos de ceniza blanca, en cambio, en quemas muy severas se encontró ceniza blanca y suelos enrojecidos originados por la combustión completa de materia orgánica y la formación de óxidos de hierro en la matriz mineral (Santín & Doerr, 2016).

Otra de las propiedades físicas del suelo afectada por el fuego es la densidad aparente, la cual se incrementa por el colapso de los agregados órgano-minerales, y como consecuencia limita la movilidad del agua (Mataix-Solera *et al.*, 2011). A la par de los cambios mineralógicos, la pérdida de compuestos hidrófilos y la acumulación de compuestos hidrófobos generados durante la combustión incompleta de la MOS que, favorece la repelencia al agua, lo cual, incrementándose

la erodabilidad del suelo con las primeras lluvias posteriores al evento de fuego (Vieira *et al.*, 2015).

1.4.2. Propiedades químicas

La materia orgánica del suelo (MOS) deriva principalmente de los productos de la fijación del CO₂ atmosférico mediante la fotosíntesis, realizada principalmente por las plantas. Cuando los residuos orgánicos llegan al suelo, inicia el proceso de descomposición y los microorganismos los aprovechan como fuentes de energía y para la construcción de su biomasa. Como consecuencia del metabolismo, una parte del C es devuelto a la atmosfera a través de la respiración (mineralización de C (Lládo *et al.*, 2017) mientras que el C no mineralizado forma parte de la materia orgánica del suelo (MOS). Durante la mineralización biológica del C los compuestos orgánicos en estado reducido son oxidados hasta CO₂. Sin embargo, no solo la actividad biológica puede oxidar las moléculas orgánicas, sino que también esto ocurre durante el proceso de combustión o mineralización térmica (Merino *et al.*, 2018)

Al haber interacción con el fuego, la cantidad y composición química de la materia orgánica se modifica, ya que ésta fue oxidada por procesos térmicos y no biológicos. Dichos cambios dependen de la intensidad del evento de fuego que puede ser variable, en duración y temperatura (figura 1). Al respecto, se ha demostrado que en incendios con baja intensidad disminuye la concentración de las moléculas de tipo O-alquilo (componentes polisacáridos como celulosa) y de ácidos carboxílicos, además de que se incrementa relativamente la concentración de hidrocarburos alifáticos y compuestos aromáticos (Bodi *et al.*, 2014). En estos suelos, aunque disminuye la concentración de MOS se observa que las moléculas remanentes tienen una mayor concentración de C, bajas relaciones C:O y C:H, debido a la formación de compuestos pirogénicos constituidos principalmente por enlaces C-C, cuya resistencia a la degradación química y biológica es alta, y comúnmente es denominado “Humus piromórfico”, el cual, puede aumentar el almacén pasivo de MOS (Zhao *et al.*, 2015; Caon *et al.*, 2014), además de que también puede desestabilizarse la MOS lábil por el colapso de los macroagregados (García-Oliva *et al.*, 1999).

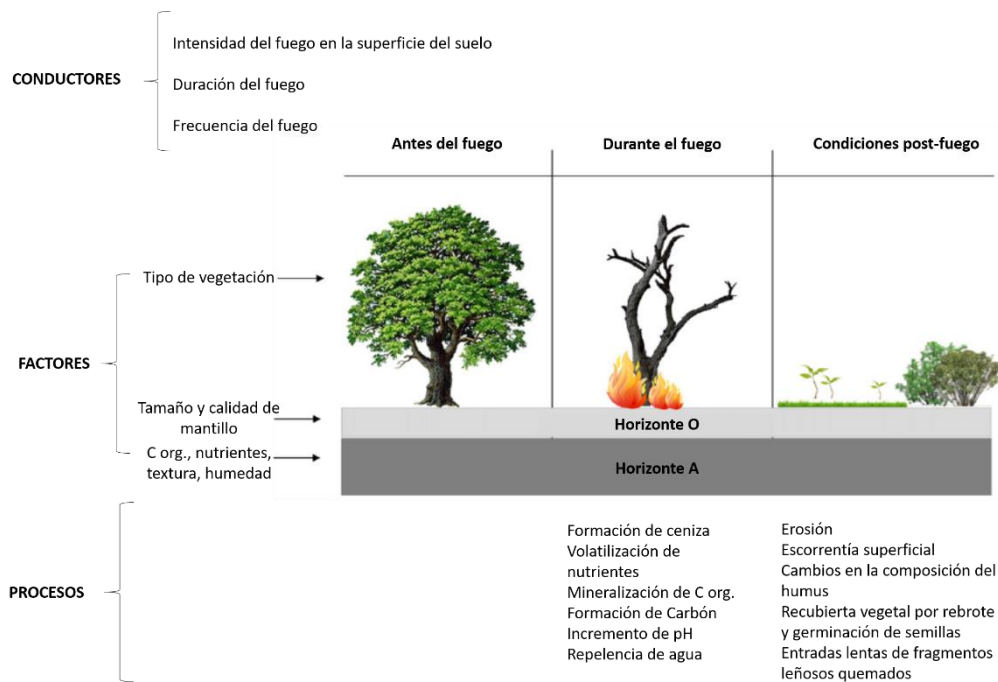


Figura 1. Modelo modificado de Caon et al., 2014 de los principales conductores, factores y procesos involucrados en la alteración de la dinámica de nutrientes después del fuego.

Entonces de esta manera, el fuego impacta no solo la cantidad de MOS del suelo, sino también sus fracciones, de tal forma que disminuye el almacén activo e intermedio e incrementa la resistencia del almacén pasivo y esta condición puede establecer una menor eficiencia en el uso de C y por lo tanto, incrementar la tasa de emisión de CO₂ (Zhao *et al.*, 2015) La ceniza derivada de la oxidación completa de los residuos vegetales y de la materia orgánica del suelo (MOS) es rica en nutrientes inorgánicos (p.e. P, Ca, Mg, Na, K), que al incorporarse a la solución del suelo incrementan su pH debido a la formación de (oxi)hidróxidos y carbonatos. Así mismo, el evento térmico está involucrado en la destrucción de grupos funcionales de carácter ácido relacionados con la MOS. De esta forma se modifica la reactividad de los grupos orgánicos paralelamente con la liberación de iones inorgánicos que, aparte de modificar el pH, incrementan considerablemente la conductividad eléctrica de la solución del suelo, incrementa la saturación de bases y disminuye la capacidad de intercambio iónico, incluso en eventos de fuego muy severos, no solo por el impacto sobre la MOS, sino también por la destrucción de minerales de arcilla (Knicker, 2007; Santín y Doerr, 2016)

Particularmente, la dinámica del P es modificada por efecto del fuego, mediante la transformación de P no disponible al estar contenido en moléculas orgánicas a inorgánico disponible, incluso durante los incendios menos intensos se incrementa la disponibilidad de P. Sin embargo, su movilidad depende del contenido de calcita en la ceniza, ya que se pueden generar formas de P de baja solubilidad ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$). Al respecto, Schaller y otros autores (2015) sugieren que la disponibilidad de P después de una quema depende de las especies químicas, debido al contenido de iones que regulan las formas de P estables (como fosfatos de calcio) en el suelo.

La forma y la concentración de N en los suelos inmediatamente después de un incendio son modificadas. Por principio, el contenido de N orgánico en los horizontes superficiales del suelo disminuye debido a la mineralización de la MOS, lo cual incrementa la concentración de N inorgánico en forma de NH_4^+ . Cuando la materia orgánica no es completamente oxidada por el evento térmico, esta es condensada, aunque en forma orgánica es más recalcitrante (Caon *et al.*, 2014; Armas-Herrera *et al.*, 2016). En condiciones de alta severidad, este N puede perderse fácilmente mediante su volatilización o lixiviación (Caon *et al.*, 2014). Incluso en quemas de baja intensidad se han reportado elevados contenidos de amonio y nitrato en los horizontes O y A, los cuales se liberan de los depósitos de ceniza. Las nuevas condiciones de los suelos después del fuego (incremento de pH y disminución del C lábil) permiten el aumento de microorganismos nitrificadores que influyen en la oxidación de amonio a nitrato, lo cual incrementa la concentración de NO_3^- . Posterior a eventos de fuego de alto impacto y al no haber plantas que absorban este ion, el nitrato se pierde del ecosistema por desnitrificación, lixiviación o erosión con lo que se favorece la pérdida de este nutriente del ecosistema (Knicker, 2007; Knicker, 2011)

1.4.3. Propiedades biológicas.

Los microorganismos del suelo cumplen un papel muy importante en la regulación de los ciclos de C, N y P, a través de un amplio rango de procesos como la descomposición, la fijación de N atmosférico y la solubilización de P. Así mismo, la comunidad microbiana es muy sensible a las perturbaciones, pero también

responde muy rápido a las nuevas condiciones del suelo, por lo cual su actividad es empleada como indicadora de los efectos de una perturbación (Lládo *et al.*, 2017)

El fuego afecta a la biomasa y actividad microbiana de forma directa e inmediata, ya que a temperaturas entre 50 °C y 150 °C los microorganismos mueren y, a temperaturas ~90 °C, las enzimas, presentes en los suelos se desnaturalizan y su actividad catalítica se inhibe (Santín & Doerr, 2016). Las modificaciones químicas y físicas que el fuego provoca sobre el suelo afectan a corto, mediano y largo plazo la biomasa microbiana y su actividad enzimática a partir de la reducción del contenido de la MOS; pérdida de fracción lábil de C orgánico; alta conductividad eléctrica debido al alto contenido de ceniza y iones inorgánicos solubles en agua (Palese *et al.*, 2004).

Además de una reducción de la biomasa microbiana, los eventos de fuego pueden modificar la composición de la comunidad microbiana en términos de abundancia y diversidad. Por ejemplo, se ha determinado que después de eventos de fuego se incrementa la abundancia de bacterias de los filos: actinobacterias, proteobacterias y firmicutes, ya que se pueden formar estructuras de resistencia que interactúan con las arcillas (Neary *et al.*, 1999; Knicker, 2007; Armas-Herrera *et al.*, 2016). De esta forma, los efectos en la comunidad microbiana pueden estar mediados a partir de los cambios en la calidad de la MOS, el pH, la capacidad buffer, la retención de humedad del suelo y la disponibilidad de nutrientes (Predergast-Miller *et al.*, 2017) y del filtrado funcional de la comunidad microbiana por el efecto térmico.

El papel de la comunidad microbiana en los suelos puede ser medido a través de la actividad por un conjunto de exoenzimas que permite evaluar el metabolismo microbiano y la disponibilidad de recursos (Sinsabaugh & Follstad-Shah, 2011). Por ejemplo, la actividad de la enzima fosfomonoesterasa está fuertemente relacionada con la mineralización del P; la actividad de la β -glucosidasa participa en la despolimerización la celulosa y otros polímeros de carbohidratos a di- o monómeros, lo cual incrementa la disponibilidad del carbono lábil; la actividad de la quitinasa cataliza la despolimerización de la quitina, polímero insoluble de aminoglúcidos que forma parte de la pared celular de los hongos, a aminoazúcares de bajo peso molecular. Mientras que la actividad de la polifenol oxidasa, producida

principalmente por los actinomicetos y hongos basidiomicetos, actúa sobre biopolímeros considerados recalcitrantes como la lignina, taninos, otros polifenoles y material carbonizado (Miesel *et al.*, 2011).

La modificación de la actividad de las enzimas no sólo es causa del incremento de temperatura, ya que se ha determinado una disminución de actividad de la fosfatasa ácida debido al incremento del pH y la disminución de la biomasa microbiana, además de la mineralización térmica de N. En cuanto a la β -glucosidasa, Boerner y otros autores (2000) evaluaron la actividad enzimática durante la etapa de descanso de una quema prescrita donde observaron un pequeño impacto del fuego en la actividad de la β -glucosidasa, en contraste con lo obtenido por Eivazi y Bayan, (1996), quienes reportaron reducciones de 50-65 % después de más de 30 años de quemas prescritas anuales o periódicas en un bosque de encino. La quitinasa después de un incendio presenta una disminución en su actividad, lo cual sugiere que hay una reducción de abundancia bacteriana especializada en la degradación de quitina; dado que la quitina es intermedia en su resistencia, la síntesis de la quitinasa solo se induce cuando otras fuentes de C y N más lábiles están ausentes (Boerner *et al.*, 2000). Por otro lado, la actividad de polifenol oxidasa aumenta, debido a la presencia de compuestos recalcitrantes, como es el carbón (Knicker, 2007).

Wüthrich y otros autores (2002) observaron que en un evento de fuego de baja intensidad no hubo efectos significativos sobre la respiración del suelo, en cambio, en un evento de mayor intensidad, la respiración del suelo aumentó y se mantuvo así durante varios meses. Esto sugiere un cambio en la eficiencia metabólica del C de las comunidades del suelo con base en los efectos derivados de la intensidad del fuego, la cual puede afectar múltiples parámetros de forma simultánea.

En la siguiente figura (Figura 2), se resumen las principales alteraciones que el fuego ejerce sobre las propiedades del suelo, en diferentes temperaturas que puede alcanzar la llama de acuerdo a la carga de combustible.

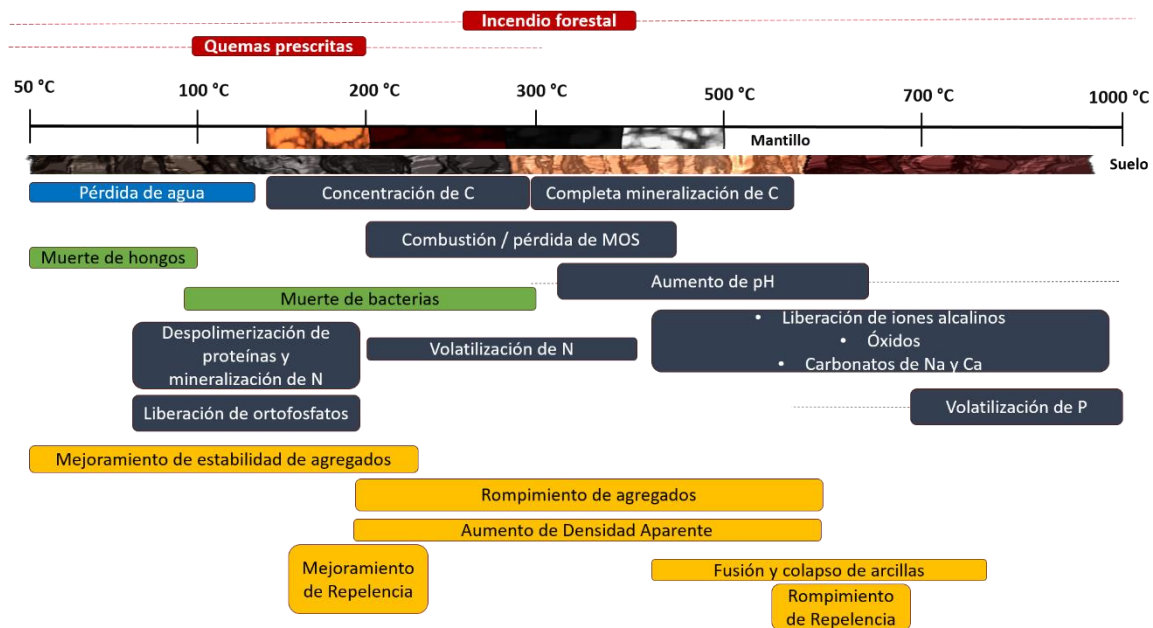


Figura 2. Modelo conceptual modificado de Santin y Doerr (2016) donde se resumen los principales efectos del fuego con base a su temperatura en el suelo y en el mantillo.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo General

Evaluar los cambios en las propiedades de mantillo y suelo ante un evento de quema prescrita en un sistema de aprovechamiento forestal de la Reserva de la Biosfera de Sierra de Manantlán.

2.2. Objetivos particulares

- Caracterizar las propiedades químicas, físicas y biológicas de mantillo y suelo antes y después de un evento de quema prescrita.
- Determinar la severidad de la quema a partir de los cambios en las propiedades físicas, químicas y biológicas de mantillo y suelo
- Medir la resistencia del suelo bajo quemas prescritas en un sistema de aprovechamiento forestal de la Reserva de la Biosfera de Sierra de Manantlán.

3. HIPÓTESIS

Posterior al evento de quema prescrita, se generará un mayor cambio en el mantillo que en el suelo, lo cual depende de la severidad de la quema y de la resistencia de las propiedades de ambos compartimentos.

4. JUSTIFICACIÓN

El 86% del territorio nacional presenta una alta incidencia de incendios forestales, con mayor grado de afectación en los estados de México, Ciudad de México, Puebla, Michoacán, Tlaxcala, Chiapas, Jalisco, Guerrero, Morelos y Oaxaca (CONAFOR, 2018). Casi el 17% de la superficie nacional corresponden a áreas naturales protegidas y Reservas de la Biosfera, empleadas como sistemas de aprovechamiento forestal, cuyo manejo puede incluir el uso de quemas prescritas periódicas con el objetivo de controlar plagas y eliminar combustible.

El interés de esta investigación es evaluar el efecto inmediato de una quema prescrita aplicada a un bosque de pino en la Reserva de la Biosfera de Sierra de Manantlán (RBSM), para disminuir la incidencia de incendios forestales, ya que es la reserva más importante del occidente de México donde los incendios son uno de los principales elementos en la dinámica del bosque (Cerrano-Paredes *et al.*, 2015) y en el 2017 fue una de las áreas más afectadas por fuego a consecuencia de las condiciones meteorológicas secas y acumulación de residuos vegetales dejados por el huracán *Patricia* desde el 2015.

Sin embargo, la información sobre los efectos de esta práctica en los ecosistemas forestales mexicanos, específicamente en el suelo es incipiente. Por lo que se pretende ampliar el conocimiento de las quemas prescritas como manejo eficiente a partir de la evaluación de los cambios en la materia orgánica del suelo, la dinámica de nutrientes en mantillo y suelo; y la respectiva identificación de las variables más resistentes ante una quema prescrita.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Área de estudio

La Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM) se encuentra ubicada dentro de los estados de Jalisco y Colima entre las coordenadas geográficas 103° 45'-104° 30' oeste y 19° 25'-19° 45' norte, presenta un gradiente altitudinal desde los 400 a 2860 m.s.n.m. El régimen de precipitación es estacional, con una marcada temporada de lluvias que va de junio a septiembre con lluvias ocasionales en invierno, su precipitación media anual es de 1826 mm y el clima está definido como cálido subhúmedo (Aw). Particularmente en el ejido de Ahuacapán en el municipio de Autlán de Navarro, la vegetación corresponde a bosques de pino de especie *Pinus douglasiana* desarrollada sobre suelos clasificados como Cambisol. El ejido de Ahuacapán se caracteriza por tener un régimen de incendios frecuentes superficiales de baja severidad, con un intervalo de retorno entre 4 y 7 años, por lo que se considera un ecosistema propenso al fuego (Rubio, 2006).

5.2. Sitio de estudio y evento de quema prescrita.

El sitio de estudio es un área de aprovechamiento forestal perteneciente al ejido de Ahuacapán en el municipio de Autlán de Navarro, Jalisco. Como parte del manejo forestal del sitio se emplean las quemas prescritas para reducir la cantidad de combustible y así evitar un evento de elevada severidad. A partir de la colaboración entre la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR), el Centro Universitario de la Costa Sur de la Universidad de Guadalajara (CUCSUR, UDG), la Dirección de la RBSM y el Ejido de Ahucapán se monitoreó uno de estos eventos de quema prescrita en el marco del proyecto CONAFOR-CONACYT 2014-251694. La quema prescrita fue generada el día 21 de marzo de 2017 (Figura 3) en un área de 13 ha por una brigada de protección contra incendios de la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). La duración de la quema fue de aproximadamente 10 horas, cuya altura de llama fue de 1.01 a 3.27 m, velocidad de propagación de 1.42-2.5 m/min con una temperatura de flama de 439-593 °C y un consumo vertical total de combustible de 9 cm, lo cual representa el 81 % de material previo a la quema.



Figura 3. Zona de estudio (1), donde se muestra la quema prescrita realizada (2) y efecto inmediato de esta (3). Foto 2 y 3 por: Faviola Castillo

Las muestras de mantillo se colectaron con la ayuda de un cuadro de metal de 30×30 cm, mientras que las muestras de suelo fueron tomadas a una profundidad de 5 cm con una pala de jardinería (Figura 4). El total de muestras tomadas fue 32 (16 de mantillo y 16 de suelo, pre y postquema), las cuales fueron guardadas en bolsas herméticas y bolsas negras que se refrigeraron a 4 °C hasta el momento de su análisis.

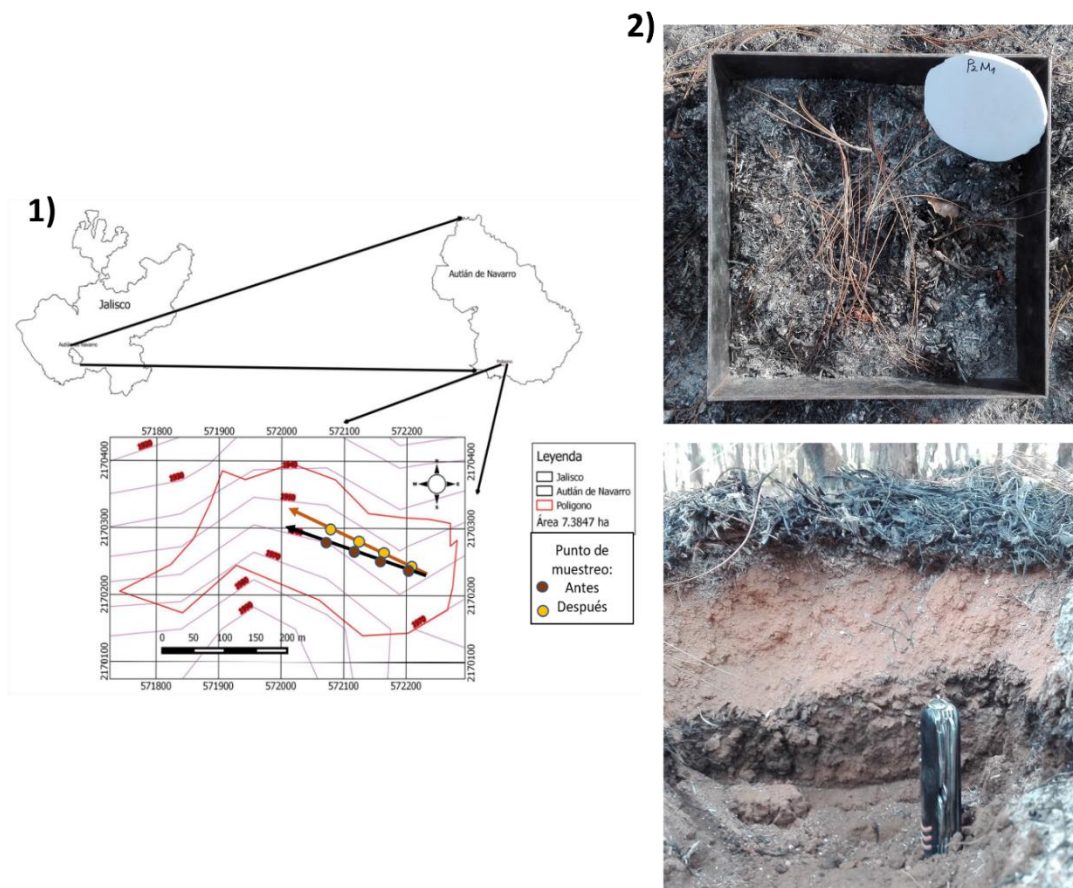


Figura 4.: Zona de estudio donde se observa: 1) Localización de puntos de muestreo antes y después de la quema prescrita y 2) Toma de muestra de mantillo y suelo. Paraje “La Cumbre”, ejido de Ahuacapan, municipio Autlán de Navarro.

5.3. Análisis de laboratorio

5.3.1. Propiedades físicas

A) Densidad aparente

La densidad aparente representa la relación entre el peso seco del suelo y un volumen conocido (118.79 cm^3), ocupado por un sólido y sus espacios vacíos (Catalanotti, 2009). La determinación de la densidad aparente se hizo a partir de muestras inalteradas de suelo recolectadas con cilindros de 5 cm de altura de volumen conocido, cuyo contenido se dejó secar a una temperatura de $105 \text{ }^\circ\text{C}$ por 48 h hasta alcanzar peso constante.

B) Color

Esta propiedad física se relaciona con la longitud de onda del espectro visible que el suelo o mantillo refleja al recibir los rayos de luz, para su determinación se consideraron los valores con mayor energía emitida (intensidad relativa) dentro de una distribución espectral elaborada a partir de los datos obtenidos en un colorímetro COLORITE Sph 870 en muestras por triplicado de suelo y mantillo (quemados y no quemados) de 5 g de muestras molidas y tamizadas con malla de 2 mm secas y húmedas. La descripción del color se hace con base en las coordenadas colorimétricas L^* , a^* , b^* donde:

L^* : recibe el nombre de claridad y puede tomar valores entre 0 y 100

a^* : define la desviación del punto acromático correspondiente a la claridad, hacia el rojo si $a^* > 0$, hacia el verde si $a^* < 0$.

b^* : define la desviación hacia el amarillo si $b^* > 0$, hacia el azul si $b^* < 0$

El conjunto a^* , b^* recibe el nombre de cromaticidad y junto la claridad definen el color de un estímulo (Figura 5).

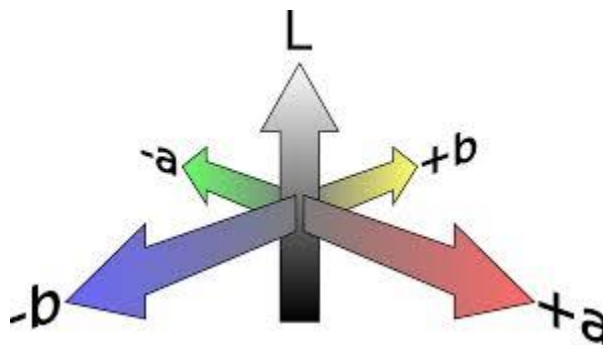


Figura 5. Espacio de color CIELAB (1976 $L^*a^*b^*$)

C) Humedad

La humedad del suelo está definida como la masa de agua contenida por unidad de masa de sólidos. En este caso se calculó como porcentaje de humedad volumétrica, cuyo procedimiento consistió en dejar secar muestras de mantillo y de suelo en una

mufla a una temperatura de 105 °C hasta alcanzar un peso constante. Para calcular dicha variable se consideró la siguiente fórmula:

$$PHV = (PS - PH) * 100$$

Donde:

PHV: Porcentaje de Humedad volumétrica

PS-PH: diferencia de pesos seco (PS) y peso húmedo (PH)

5.3.2. Propiedades químicas

A) pH y capacidad de amortiguamiento

Para evaluar la capacidad de amortiguamiento o buffer del suelo, se realizó una diferencia entre el pH activo y potencial. El primero representa el pH que tiene la solución del suelo, el cual, se determinó utilizando soluciones 1: 10 P/V, para el caso del mantillo se pesó 2 g de la muestra fresca y se le agregó 20 mL de agua Milli-Q, mientras que para el suelo se pesó 5 g de suelo fresco y se le agregó 50 mL de agua Milli-Q dejando agitar la muestra durante 30 minutos a 140 rpm, para posteriormente realizar la lectura de pH con un potenciómetro marca Corning equipado con un electrodo de vidrio manteniendo la muestra en movimiento con un agitador magnético (Figura 6).

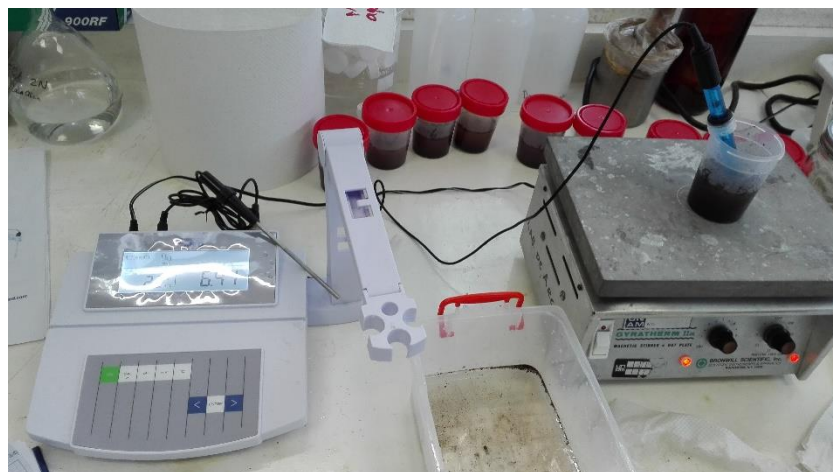


Figura 6. Material utilizado para la obtención de pH de las muestras.

De la misma forma se realizó el análisis de pH potencial, el cual, considera los H^+ que se encuentra en superficies de intercambio catiónico, por lo que su medición de H^+ activos en suelo se hizo con la ayuda de cloruro de calcio ($CaCl_2$) 0.01M la cual promovió la liberación de H^+ por intercambio catiónico, a partir de soluciones 1:5 P/V, es decir, 1 g de suelo en 5 mL de $CaCl_2$ 0.001M, agitando por 30 min a 140 rpm.

B) Análisis de nutrientes

Todas las formas de C analizadas fueron determinadas en un analizador de Carbono Total (UIC modelo CM5012, Chicago, USA), mientras que las formas de N y P se determinaron colorimétricamente en un analizador Bran-Luebbe (Autoanalyzer 3, Norderstedt, Alemania) en el laboratorio de Biogeoquímica de Suelos en el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM.

Formas Totales de C, N y P ($mg\ g^{-1}$)

A partir de alícuotas de cada muestra de mantillo y suelo seco, tamizada a malla #200 y pulverizado, se determinó la concentración total de C, N y P. El C total por combustión y detección coulométrica (Huffman, 1977) y en el caso de N y P fueron determinadas después de la digestión ácida (H_2SO_4 y H_2O_2) y una mezcla de K_2SO_4 + $CuSO_4$ (10:1) como catalizador a $360^\circ C$. La cuantificación de la concentración de N se realizó mediante el método semi-Kjeldahl (Bremer, 1996) y para el P mediante el método colorimétrico de molibdato después de la reducción con ácido ascórbico.

Formas Orgánicas disueltas C, N y P ($\mu g\ g^{-1}$)

Las formas orgánicas solubles de C, N y P fueron extraídas de 2 g de mantillo y 20 g de suelo frescos en agua desionizada, para posteriormente ser agitadas por 30 min y después filtradas a través de papel Whatman #42, estas muestras se volvieron a filtrar en un sistema de vacío mediante una membrana de $0.45\ \mu m$ de nitrocelulosa. El Carbono Orgánico Disuelto (COD) fue determinado por combustión y detección coulométrica (Huffman, 1977). El Nitrógeno Orgánico Disuelto (NOD) y el Fósforo Orgánico Disuelto (POD) fueron determinadas después de una digestión

ácida con H_2SO_4 y H_2O_2 a 360°C . Las formas orgánicas disueltas (NOD y POD) se calcularon a partir de la diferencia entre las formas totales y las inorgánicas.

Formas disponibles de N y P ($\mu\text{g g}^{-1}$)

Se determinó la concentración de NH_4^+ y NO_3^- en suelo fresco mediante la extracción con $\text{KCl } 2\text{M}$. Las muestras fueron agitadas durante 30 min a 180 rpm y filtradas con papel Whatman #42, de los extractos obtenidos se determinaron las concentraciones de N por colorimetría con el método de fenol-hipoclorito.

El método de extracción de P inorgánico el suelo se hace a partir de la utilización de bicarbonato de sodio (NaHCO_3) 0.5M pH 8.5 agregado al 1 g de suelo fresco, posteriormente las muestras se agitaron por 16 h a 150 rpm y después de cumplido este tiempo se centrifugaron a 3500 rpm por 30 min, el cual se filtró para posteriormente neutralizar con $\text{NaOH } 5\text{M}$ y $\text{HCl } 5\text{M}$ y cuantificar la concentración de P como ortofosfatos en el autoanalizador (Murphy y Riley, 1962).

5.3.3. Propiedades biológicas

A) Inmovilización de C, N y P en biomasa microbiana ($\mu\text{g g}^{-1}$)

La concentración de C (C_{mic}) y N (N_{mic}) se determinaron a partir del método de fumigación-extracción. De cada muestra, una submuestra fue fumigada por 40 min con cloroformo en una cámara de vacío y posteriormente las submuestras fumigadas y no fumigadas fueron incubadas por 24 h a 25°C . Posteriormente, a ambas submuestras se les adicionó 30 mL de K_2SO_4 0.5N y se agitaron durante 30 min, al término del tiempo fueron filtradas con papel Whatman #42 y en el filtrado se analizó cómo previamente se describió la cuantificación de COD N extraíble para cada submuestra.

El P en biomasa microbiana (P_{mic}) fue determinado por el método de fumigación-extracción descrito con anterioridad, solo que se ocupó 1 g de suelo y 0.5 g de mantillo fresco y la extracción de cada muestra fumigada y no fumigada se realizó con NaHCO_3 0.5N pH 8.5 agitadas durante 30 min para mantillo y 16 h para suelo, posteriormente se centrifugaron las muestras a 6000 rpm en 25 min, el

sobrenadante se filtró con papel Whatman #42 y los extractos se digirieron en una solución de H₂SO₄ 11N y persulfato de amonio al 50%.

El Cmic, N mic y P mic fueron calculados a partir de la diferencia de la concentración de las muestras fumigadas menos las no fumigadas y divididas entre el coeficiente de extracción 0.45 para Cmic, 0.54 para Nmic y 0.40 para Pmic (Joergensen & Mueller, 1996).

B) Actividad enzimática

Se determinó la actividad enzimática de: a) β -1,4-glucosidasa (BG); b) β -N –acetil-glucosaminidasa (NAG); c) polifenol oxidasa (POX); d) lipasa (LIP); e) fosfomonoesterasa (AP) y f) deshidrogenasa (DHG) en muestras frescas de mantillo y suelo, antes y después del evento de quema (Cuadro 1). Cabe mencionar que el MUB (Modifier Universal Buffer) de éste análisis fue ajustado al pH de las muestras.

Cuadro 1. Síntesis de las Enzimas aplicadas en este estudio, así como el tipo de molécula que degradan y la reacción que ejercen (Paul, 2017)

ENZIMA	TIPO DE BIOMOLÉCULA	REACCIÓN
B-glucosidasa (BG)	Celobiosa	Hidrolisis de residuos β -D-glucosa terminales no reductores con liberación de β -glucosa, alcohol, CO ₂ y agua.
Polifenol Oxidasa (POX)	Lignina	Oxidan O-difenoles para dar origen a O-quinonas.
Lipasa (LIP)	Grasas y aceites	Hidrolisis de triacilgliceridos para dar origen a glicerol y ácidos libres
Fosfomonoesterasa (AP)	Monoesteres ortofosfóricos	Hidrolisis de monoéster ortofosfórico con liberación de un alcohol(fenol) + ortofosfato
Quitinasa (NAG)	Quitina	Hidrolisis de quitina a glucosamina (monómero)

La determinación de las hidrolasas se realizó de acuerdo con el método modificado por (Chavez-Vergara *et al.*, 2014) a través de la medición colorimétrica del p-nitrofenol liberado de los sustratos específicos, los cuales fueron incubados a 25 °C y agitados oscilatoriamente durante 4 h en incubadora LSI 3016 R, marca LABTECH. De la sustancia obtenida se cuantifico su colorimetría mediante un espectrofotómetro (SPV 1000, marca DLAB) a 410 nm, la cual, por último, fue reportada en $\mu\text{mol pNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$ para mantillo y suelo.

La actividad de la POX se determinó a través de la oxidación de ABTS (2,2'-azino-bis 3-ethylbenzothiazoline-6-sulphonic acid) como sustrato, en una alícuota y tiempo similar para las hidrolasas (Chavez-Vergara *et al.*, 2014). Sin embargo, el resultado de la centrifugación fue medido de forma directa (sin adicionar NaOH y agua desionizada) en el mismo equipo descrito anteriormente por colorimetría a 460 nm, cuyo resultado fue registrado como $\mu\text{mol Tyr g}^{-1} \text{h}^{-1}$ para mantillo y suelo.

Para determinar la actividad de la deshidrogenasa (DHG) se utilizó el método de (Alef & Nannipieri, 1995) modificado por (Chávez-Vergara *et al.*, 2018) el cual, se basa en la reducción de cloruro de trifetil tetrazolio (TTC) para la formación de rojo de trifetil tetrazolio formazan (TTF) en una incubación a 25 °C durante 24 h. Para llevar a cabo el ensayo se pesaron 0.5 g de mantillo fresco triturado o 1 g de suelo fresco, los cuales, se colocaron en un tubo cónico con capacidad de 15 mL (el tubo fue forrado con papel aluminio para evitar su contacto con la luz) a los que se les agrego 1 mL de solución al 1% de TTC en buffer Tris pH 7.6 con sus respectivas muestras blanco únicamente con solución de TTC. Todas las muestras fueron colocadas en una incubadora con movimiento oscilatorio y se fijaron horizontalmente a 250 rpm a 25°C durante 24 h. Una vez concluida la incubación se adicionaron 8 mL de acetona, las muestras se agitaron horizontalmente durante 2 h en oscuridad a temperatura ambiente, posteriormente se centrifugaron los tubos a 3000 rpm por 2 min y se realizó la lectura colorimétrica del sobrenadante a 546 nm. Al final de la lectura de cada muestra se sustrajo el valor promedio de los tres blancos, el cual se ajustó mediante la ecuación descrita en Alef y Nannipieri (1995) y los resultados fueron expresados en $\mu\text{mol TTF g}^{-1} \text{d}^{-1}$ para mantillo y suelo.

c) Mineralización potencial de carbono

Para cuantificar la mineralización potencial de C se utilizaron 50 g de suelo fresco que se colocó en tubos de cloruro de polivinilo (PVC) acondicionado con una malla de 0.17 mm en uno de los extremos. El suelo y el mantillo se humedecieron con dos disparos de agua Milli-Q con ayuda de un aspersor (aprox. 2 mL), posteriormente, se introdujo un frasco de vidrio junto con una trampa para CO₂, la cual consiste en un frasco con 10mL de NaOH 1N. Las muestras fueron incubadas a 25 °C en condiciones aerobias y en oscuridad durante 14 días (Figura 7). La cuantificación de CO₂ capturado en los viales con NaOH se hizo a través de la titulación del NaOH residual con HCl 1N en los días 2, 6, 10 y 14. Para realizar la titulación, una vez sacadas las trampas con NaOH se adicionaron 5mL de BaCl₂ 1.5N para estabilizar el CO₂ ahora precipitado como Na₂CO₃ a BaCO₃ (Robertson, *et al.*, 1999). La tasa de respiración fue expresada como CO₂-Cµg g⁻¹ d⁻¹, mientras el CO₂ acumulado fue expresado en CO₂-Cµg g⁻¹ d⁻¹.



Figura 7. Incubación de muestras durante 14 días para estimar la mineralización potencial de C

D) Coeficiente metabólico (qCO₂)

También denominado respiración específica, la cual se obtiene a partir de la cantidad de CO₂ producido por respiración (en µgC-CO₂ g⁻¹) entre el C de la biomasa microbiana (en µgC-CO₂ g⁻¹). El qCO₂ fue expresado en µgC-CO₂ µCmic g⁻¹.

E) Actividad enzimática específica

La actividad enzimática específica (SEA) se calculó a partir de la siguiente formula:

$$SEA: A/(C_{mic} \times 0.001)$$

Donde "A" es actividad enzimática y C_{mic} es la concentración de Carbono en la biomasa microbiana en $\mu\text{g g}^{-1}$ (Chávez-Vergara *et al.*, 2014).

5.4. Índice de resistencia (Rs)

También se determinó la resistencia de mantillo y suelo a partir de la evaluación de sus respectivas propiedades (físicas, químicas y biológicas) de acuerdo al índice propuesto por (Orwin & Wardle, 2004), sobre dos condiciones: Control (C_0) prefuego y Perturbación (P_0) post-fuego, a partir de la siguiente ecuación:

$$RS(t_0) = 1 - \frac{2|D_0|}{(C_0 + |D_0|)}$$

Donde, C_0 es el punto control (pre-fuego); D_0 es la diferencia entre C_0 y P_0

En este índice los valores generados se encuentran en un rango entre -1 y 1, donde el valor -1 refiere menor resistencia y 1 máxima resistencia. Con base en el índice de resistencia, se acotó como línea de corte el valor de $R_s \geq 0.5$. para determinar cómo resistente a la variable.

5.5. Análisis estadísticos

Para todas las variables se calculó el coeficiente de variación (CV) para medir el cambio en la homogeneidad de los datos por efecto de la quema. Para considerarlas diferentes se utilizó un criterio del 10% de variación de los valores obtenidos entre la condición previa y posterior al evento de quema. La relación entre las variables se determinó con el coeficiente de correlación de Pearson (r^2), dado el tamaño de la población de datos solo se consideraron como intervalo de confianza los valores ≤ -0.7 y ≥ 0.7 .

Para obtener las diferencias entre las condiciones previas y posteriores al evento de quema, a cada variable analizada se les aplicó una prueba de normalidad considerando los valores del test de Brown y Forsythe, en las que las variables con $p < 0.05$ se les aplicó logaritmo natural (para aquellas que tenían una variación mayor a 1) y recíproco (para las menores a 1) para que cumplieran con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Una vez cumplidos los supuestos se les realizó la respectiva prueba T de Student. En el caso de las variables que a pesar de haber sido transformadas no entraron en la distribución de normalidad, y no tuvieron datos completos, se les aplicó la prueba U de Mann-Whitney. Los análisis anteriormente mencionados se realizaron con ayuda del programa Statistic 13.

6. RESULTADOS

6.1. Mantillo

6.1.1. Propiedades físicas

Posterior al evento de quema, el mantillo quemado no mostró diferencias significativas en el contenido de humedad con el mantillo previo a la quema. Sin embargo, el coeficiente de variación (CV) aumentó de 37% al 51% que muestra una mayor heterogeneidad en la humedad de los residuos vegetales posteriores a la quema (Cuadro 2).

Cuadro 2. Humedad y color de las muestras de mantillo en las dos condiciones estudiadas: No quemadas (NQ) y quemadas (Q); *CV (Coeficiente de variación)

Determinación	MANTILLO		CV (%)		T-test (p)
	NQ	Q	NQ	Q	
Humedad (%)	6.10 (± 0.81)	9.06 (± 1.65)	37.5	51.4	1.61 (0.13)
Color L	43.8 (± 1.14)	39.7 (± 0.65)	5.39	11.7	0.50 (0.62)
Color a	6.82 (± 0.33)	5.01 (± 0.35)	11.1	38.5	12.9 (<0.01)
Color b	10.7 (± 0.95)	6.11 (± 0.64)	20.3	118	7.06 (<0.01)

El color, descrito a través de la energía reflejada en cada longitud de onda, del mantillo previo y posterior a la quema mostró mayor intensidad en las muestras secas respecto a las muestras húmedas (figura 8a). Debido a lo anterior se emplearon los datos de las muestras en seco para el análisis de variables que describen el color. Los datos muestran que los parámetros a^* (enrojecimiento: de verde a rojo) y b^* (amarillamiento: de azul a amarillo) disminuyeron significativamente, mientras que el valor de L^* (luminosidad) no mostró diferencias significativas entre las dos condiciones (figura 8b, cuadro 1), lo anterior se visualiza como la disminución de tonos rojos y amarillos en el mantillo quemado, lo cual provoca un cambio de color marrón grisáceo oscuro (10YR 4/2) a gris olivo (5Y 4/2) con base a la clasificación Munsell (figura 8c).

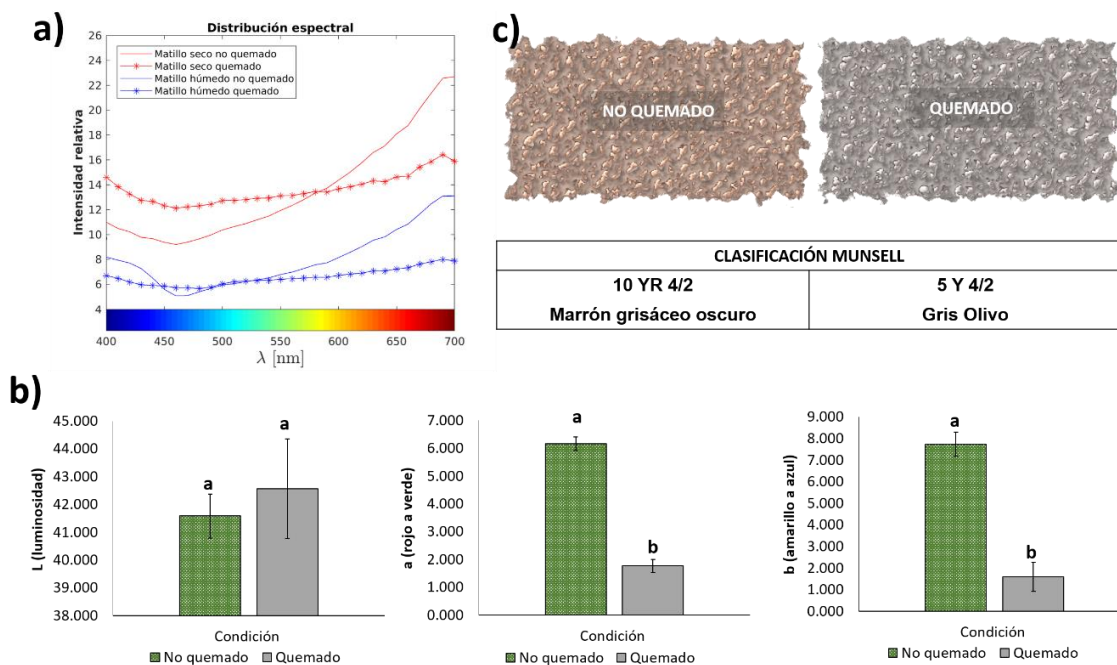


Figura 8. Efecto del fuego sobre el color de mantillo en muestras secas y húmedas representado en a) distribución espectral; b) Valores promedio (errores estándar) de color. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$). C) Identificación de color con su respectiva clave Munsell en condiciones quemada y no quemada.

6.1.2. Propiedades químicas

Posterior al fuego, el pH del mantillo se incrementó de 4.9 a 8.4, con lo cual pasó de ácido a alcalino (figura 9). Así también, el CV del pH posterior al evento de quema fue casi el triple respecto a antes del evento térmico (Cuadro 3).

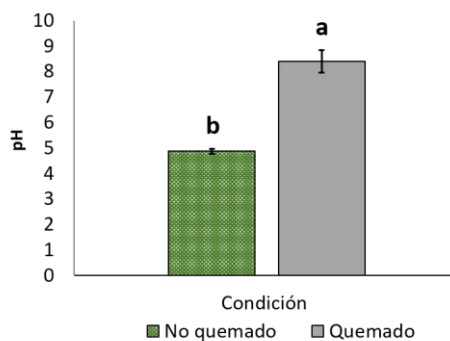


Figura 9. Valores promedio (errores estándar) de pH entre las dos condiciones estudiadas (No quemado y Quemado). Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

La concentración de carbono total (C) del mantillo se redujo aproximadamente 45% posterior a la quema (figura 10a), mientras que la concentración de nitrógeno total (figura 10b) y fósforo total (figura 10c) se incrementaron en aproximadamente entre 0.3 y 6 veces, respectivamente (Cuadro 3). Por lo anterior, las relaciones estequiométricas C:N, C:P y N:P disminuyeron significativamente en las muestras quemadas (Figura 10d-f; cuadro 3). Los CV aumentaron todos los casos posteriores a la quema (Cuadro 3).

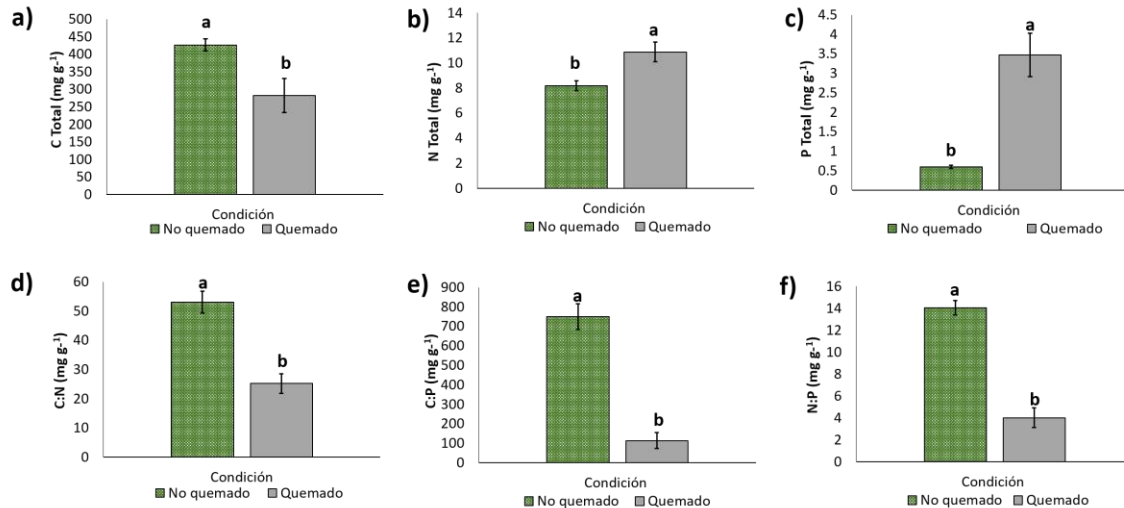


Figura 10. Valores promedio y errores estándar de: a) C total, b) N total, c) P total, d) C:N total, e) C:P y f) N:P total con cambios significativos en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

La concentración del C orgánico disuelto (COD) no mostró diferencias significativas, pero sí una tendencia a su disminución (figura 11a). Contrariamente, la concentración de N orgánico disuelto (NOD; figura 11b) y P orgánico disuelto (POD; figura 11c) mostraron un aumento significativo en la condición post-quema respecto a la condición previa a la quema (Cuadro 3). Del mismo modo, las formas inorgánicas disueltas de N en forma de NH_4^+ (figura 11d) y NO_3^- (figura 11e), así como los $-\text{PO}_4^{2-}$ (figura 11f) aumentaron de forma significativa en las muestras quemadas (Cuadro 3). Los CV se incrementaron después del evento de quema, excepto en COD que no se modificó y en NOD, NO_3^- , $-\text{PO}_4^{2-}$ donde se redujo (Cuadro 3) y, por lo tanto, se puede considerar que la concentración de estas formas se vuelve más homogénea entre las muestras en la condición posterior a la quema.

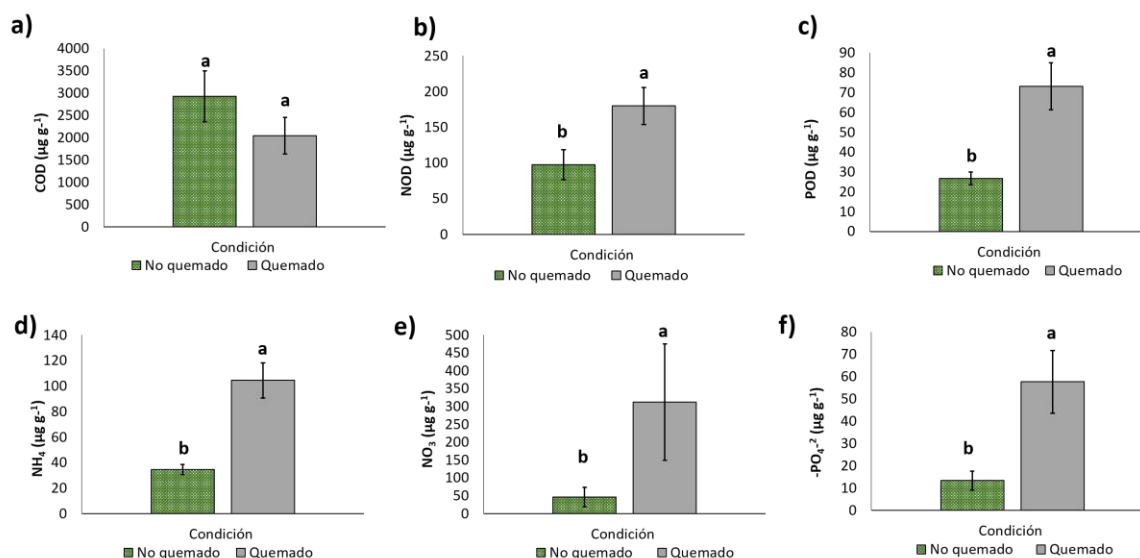


Figura 11. Valores promedio y errores estándar de nutrientes orgánicos e inorgánicos solubles de mantillo: a) COD, b) NOD, c) POD, d) NH_4^+ , e) NO_3^- y f) $-\text{PO}_4^{2-}$ con cambios significativos en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Cuadro 3. Valores promedio, errores estándar, coeficiente de variación y valores de prueba T con su valor de probabilidad de las propiedades químicas de mantillo en dos condiciones: No quemadas y quemadas. *CV (Coeficiente de Variación)

Determinación	MANTILLO		CV (%)		T-test (p)
	NQ	Q	NQ	Q	
pH (H_2O)	4.87 (± 0.10)	8.40 (± 0.44)	5.8	14.7	7.90 (<0.01)
Totales (mg g^{-1})					
C total	426 (± 17.2)	282 (± 48.4)	11.4	48.5	2.80 (0.01)
N total	8.19 (± 0.39)	10.9 (± 0.79)	13.5	20.5	3.04 (<0.01)
P total	0.59 (± 0.04)	3.47 (± 0.56)	1.98	45.5	2.62 (0.02)
C:N total	53.0 (± 3.79)	25.2 (± 3.33)	20.2	37.4	5.53 (<0.01)
C:P total	749 (± 65.8)	113 (± 40.4)	24.9	100	7.01 (<0.01)
N:P total	14.0 (± 0.66)	4.00 (± 0.90)	13.3	63.5	6.58 (<0.01)
Disueltos Orgánicos ($\mu\text{g g}^{-1}$)					
COD	2928 (± 572)	2050 (± 409)	55.2	56.4	1.24 (0.23)
NOD	97.8 (± 20.9)	180 (± 26.1)	60.4	41.0	2.46 (0.03)
POD	26.7 (± 3.32)	73.1 (± 11.8)	35.2	45.8	3.97 (<0.01)
Disueltos Inorgánicos ($\mu\text{g g}^{-1}$)					
NH_4^+	34.7 (± 3.84)	104 (± 13.9)	31.3	37.7	6.38 (<0.01)
NO_3^-	46.2 (± 27.7)	312 (± 163)	170	148	2.32 (0.04)
$-\text{PO}_4^{2-}$	13.3 (± 4.18)	57.6 (± 13.9)	88.7	68.7	3.36 (<0.01)

6.1.3. Propiedades biológicas

Posterior al fuego, sólo la concentración de C microbiano disminuyó de forma significativa (figura 12a). Aunque no se presentaron diferencias significativas en las

relaciones estequiométricas, la relación C:N microbiano (C:N mic; figura 12d) y C:P microbiano (C:P mic; figura 12e) mostró una tendencia a disminuir (Cuadro 4).

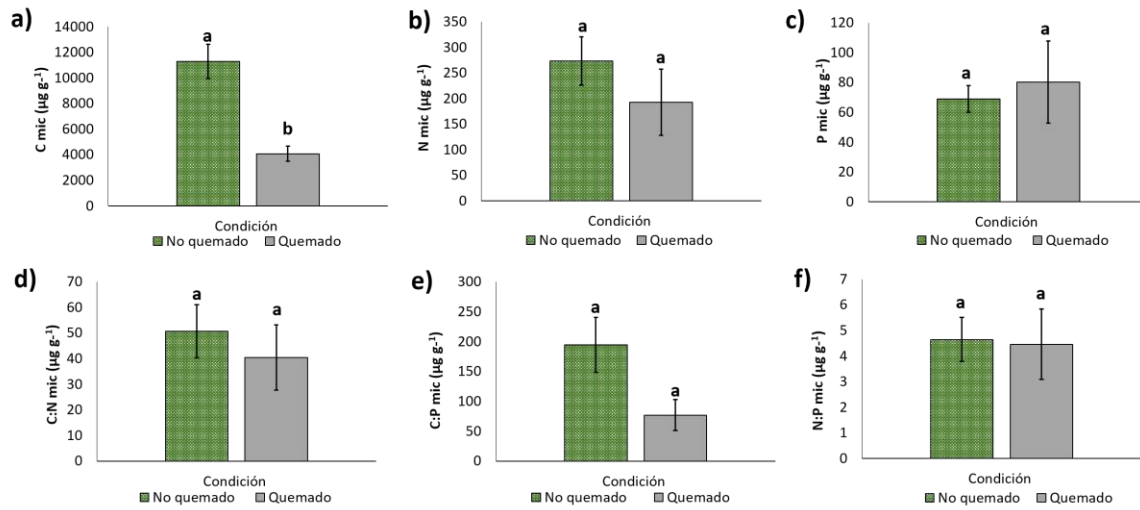


Figura 12. Valores promedio y errores estándar de: a) C microbiano, b) N microbiano, c) P microbiano, d) C:N microbianos, e) C:P microbiano y f) N:P microbiano con cambios significativos en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

El efecto de la quema prescrita modificó la actividad metabólica de la comunidad microbiana, ya que posterior a ésta se incrementó la actividad enzimática de la lipasa (LIP) y de la deshidrogenasa (DHG) (Cuadro 4). En sentido opuesto, la actividad enzimática de la β -glucosidasa (BG), la fosfomonoesterasa (AP) y la polifenol oxidasa (POX) disminuyó posterior al evento de la quema (Cuadro 4).

Cuando la actividad enzimática se pondera con relación a la concentración de carbono microbiano (Cmic), se observa que la actividad enzimática específica (SEA, por sus siglas en inglés) de BG (figura 13a) y AP (figura 13b), disminuyen después del evento de quema prescrita mientras que la SEA LIP (figura 13c), la SEA POX (figura 13d) y la SEA DHG (figura 13f) se incrementan significativamente, lo cual sugiere una mayor inversión en recursos para promover la actividad de LIP, POX y DHG (Cuadro 4).

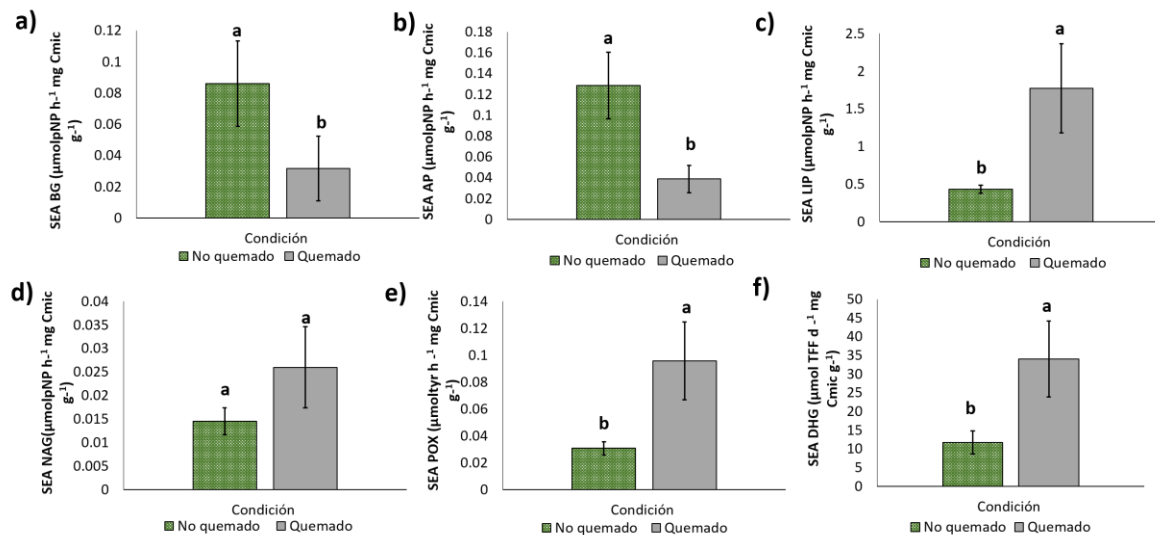


Figura 13. Valores promedio y errores estándar de actividad enzimática específica (SEA) de: a) BG, b) AP y c) LIP, d) NAG, e) POX y f) DHG en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

La mineralización potencial de C (CO_2 ; figura 14a) disminuyó de forma significativa en la condición quemada, sin embargo, el coeficiente metabólico ($q\text{CO}_2$; figura 14b) mostró un aumento significativo posterior al evento de quema (Cuadro 4).

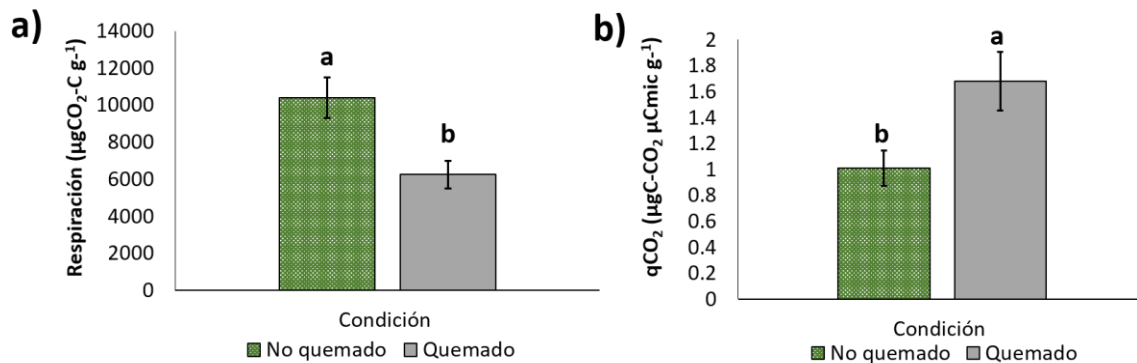


Figura 14. Valores promedio y errores estándar de: a) Respiración y b) $q\text{CO}_2$ con cambios significativos en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

De manera general, el efecto la quema prescrita incrementó el coeficiente de variación de los nutrientes en biomasa microbiana (Cmic, Nmic y Pmic), de la actividad enzimática específica y no específica (a excepción de AP y POX); y de la

mineralización potencial de C, lo cual sugiere una condición de mayor heterogeneidad promovida por la quema prescrita (Cuadro 4).

Cuadro 4. Valores promedio, errores estándar, coeficiente de variación y valores de prueba T y U con su valor de probabilidad de las propiedades biológicas de mantillo en dos condiciones: No quemadas (NQ) y quemadas (Q). * Coeficiente de variación (CV).						
Determinación	MANTILLO		CV (%)		T-test (p)	U-test (p)
	NQ	Q	NQ	Q		
Microbianos($\mu\text{g g}^{-1}$)						
Cmic	11271 (± 1333)	4077 (± 598)	33.4	41.5	5.41 (<0.01)	-
Nmic	273 (± 46.9)	192 (± 64.8)	48.5	95.3	-	9.00 (0.89)
Pmic	68.8 (± 8.91)	80.1 (± 27.5)	36.6	96.9	-	20.0 (0.65)
C:Nmic	50.7 (± 10.4)	40.4 (± 12.7)	57.9	89.1	-	10.0 (0.41)
C:Pmic	195 (± 46)	76.8 (± 26.0)	66.9	95.9	-	17.0 (0.40)
N:Pmic	4.64 (± 0.86)	4.46 (± 1.38)	52.3	87.2	0.09(0.93)	-
Actividad enzimática ($\mu\text{mol pNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)						
BG	0.80 (± 0.17)	0.10 (± 0.07)	6.18	19.3	3.60 (<0.01)	-
AP	1.19 (± 0.17)	0.13 (± 0.04)	41.2	8.69	2.95 (<0.01)	-
LIP	4.43 (± 0.18)	5.64 (± 1.16)	11.3	58.3	3.78 (<0.01)	-
NAG	0.16 (± 0.03)	0.09 (± 0.03)	4.64	8.74	1.31 (0.21)	-
Actividad enzimática ($\mu\text{mol Tyr g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)						
POX	0.32 (± 0.05)	0.30 (± 0.05)	4.43	4.54	2.79 (<0.01)	-
Actividad enzimática ($\mu\text{mol TPF g}^{-1} \text{ d}^{-1}$)						
DHG	128 (± 35.4)	136 (± 39.9)	78.2	82.9	2.10(0.05)	-
Respiración a 14 días ($\mu\text{g CO}_2\text{-C g}^{-1}$)						
Mineralización de C	10395 (± 1102)	6246 (± 737)	29.9	33.3	3.13 (<0.01)	-
Coeficiente metabólico($\mu\text{g C-CO}_2 \mu\text{Cmic g}^{-1}$)						
qCO₂	1.01 (± 0.13)	1.68 (± 0.23)	37.6	37.9	2.55 (0.02)	-
SEA($\mu\text{mol IpNP h}^{-1} \text{ mg Cmic g}^{-1}$)						
BG	0.09 (± 0.03)	0.03 (± 0.00)	8.98	18.5	-	11.00 (<0.01)
AP	0.13 (± 0.03)	0.04 (± 0.01)	7.01	9.54	2.95 (<0.01)	-
LIP	0.43(± 0.05)	1.77 (± 0.06)	3.54	94.8	3.78 (<0.01)	-
NAG	0.01(± 0.00)	0.03 (± 0.00)	5.61	9.41	1.31(0.21)	-
SEA ($\mu\text{mol Tyr h}^{-1} \text{ mg Cmic g}^{-1}$)						
POX	0.03 (± 0.00)	0.10 (± 0.03)	4.57	8.57	2.79 (0.01)	-
SEA ($\mu\text{mol TPF d}^{-1} \text{ mg Cmic g}^{-1}$)						
DHG	11.69 (± 3.10)	34.03 (± 10.2)	74.9	84.5	2.10(0.05)	-

6.1.4. Relación entre variables en el mantillo previa y posterior al evento de quema prescrita.

En el mantillo previo a la quema (figura 16a) se pueden observar en su mayoría correlaciones positivas significativas (en rojo), mientras que las correlaciones significativamente negativas se encuentran en azul, en las que resalta las correlaciones entre: a* y PT, pH y COD y, CT y PT. Posterior al evento de quema las correlaciones entre las variables se modifican y sólo algunas conservan su significancia estadística como es el caso del parámetro a* y PT (figura 16b).

a)

MANTILLO NO QUEMADO

	L	a	b	Humedad	pH	CT	NT	PT	COD	NO3	PO4	SEA AP	SEA POX
L	1												
a	0.8	1											
b	0.8	0.9	1										
Humedad				1									
pH					1								
CT						1							
NT							1						
PT		-0.7						1					
COD					-0.8				1				
NO3										1			
PO4										0.9	1		
SEA AP												1	
SEA POX		0.71	0.8										1

b)

MANTILLO QUEMADO

	L	a	b	Humedad	pH	CT	NT	PT	COD	NO3	PO4	SEA AP	SEA POX
L	1												
a		1											
b			1										
Humedad				1									
pH					1								
CT						1							
NT							1						
PT		-0.9			0.77			1					
COD									1				
NO3							0.9			1			
PO4											1		
SEA AP		0.77										1	
SEA POX													1

Figura 16. Matrices cuadradas de correlación de Pearson donde: a) Mantillo no quemado y b) Mantillo quemado. En la diagonal se encuentra la relación de la variable por sí misma, donde en rojo se representan los valores positivos y en azul se encuentran representadas las correlaciones negativas, para esto se consideraron los valores estadísticos significativos ($p < 0.05$).

6.2. SUELO

6.2.1. Propiedades físicas

El evento de fuego provocó que la densidad aparente en los primeros 5 cm de profundidad aumentara de forma significativa (Figura 17) de 0.5 a 0.7 g cm³ (Cuadro 5), lo cual representa un 40% de incremento. El contenido de humedad no presentó diferencias significativas entre la condición previa con la posterior al evento de quema (Cuadro 5).

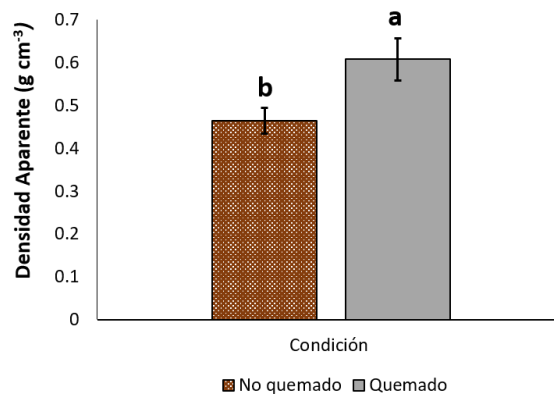


Figura 17. Valores promedio y errores estándar de Densidad Aparente con cambios significativos en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

El color del suelo se modificó después del evento de quema, se determinó que los parámetros de a^* (enrojecimiento; de verde a rojo), b^* (amarillamiento; de azul a amarillo) y L^* (luminosidad) disminuyeron significativamente (figura 18b, cuadro 5). Lo anterior se expresó en un cambio de color de gris rojizo oscuro (5YR 4/2) a pardo grisáceo oscuro (2.5Y 4/2) (figura 18c).

De manera general se puede observar un incremento del CV en las variables físicas del suelo analizadas (a excepción de la luminosidad), lo cual indica un incremento en la heterogeneidad de estas propiedades (Cuadro 5).

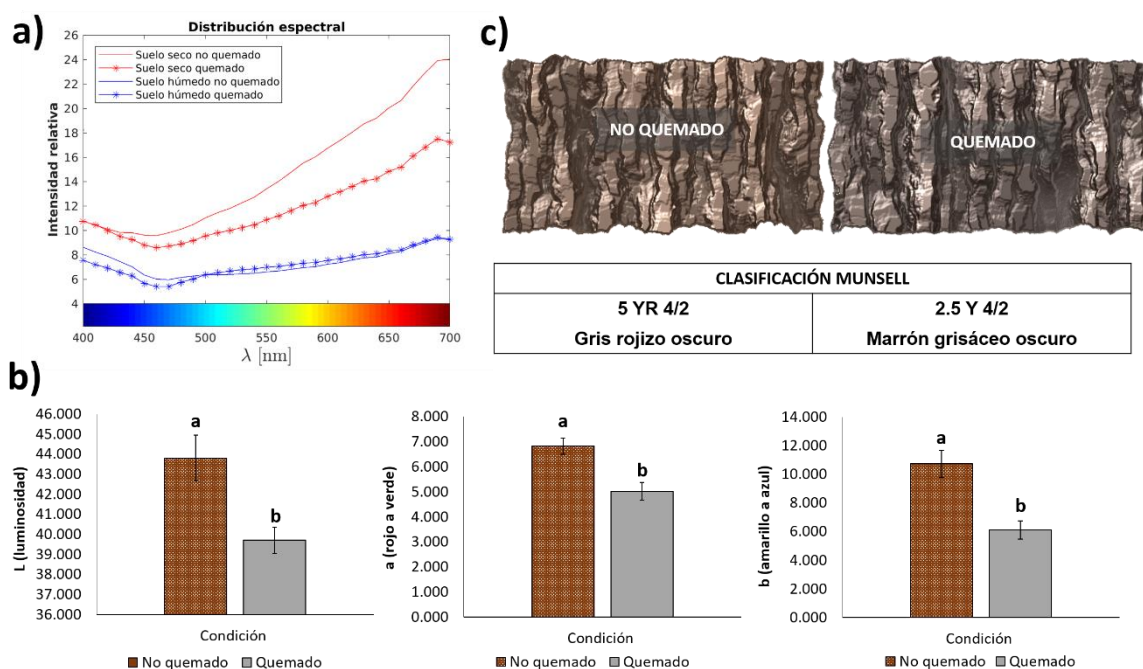


Figura 18. Efecto del fuego sobre el color de mantillo en muestras secas y húmedas representado en a) distribución espectral; b) Valores promedio (errores estándar) de color. Letras distintas representa diferencias significativas ($p < 0.05$). C) Identificación de color con su respectiva clave Munsell en condiciones quemada y no quemada.

Cuadro 5. Valores promedio, errores estándar, coeficiente de variación y valores de prueba T con su valor de probabilidad de las propiedades físicas de suelo en dos condiciones: No quemadas (NQ) y quemadas (Q). *Coeficiente de Variación (CV)

Determinación	SUELO		CV (%)		T-test (p)
	NQ	Q	NQ	Q	
Densidad aparente (gcm^{-3})	0.46 (± 0.03)	0.61 (± 0.05)	1.29	1.62	0.49 (0.05)
Humedad (%)	27.9 (± 2.37)	26.4 (± 3.11)	23.9	33.3	0.41 (0.68)
Color *L	43.8 (± 1.14)	39.7 (± 0.65)	7.37	4.62	3.12 (< 0.01)
Color *a	6.82 (± 0.33)	5.01 (± 0.35)	13.8	19.8	3.74 (< 0.01)
Color *b	10.7 (± 0.94)	6.11 (± 0.64)	24.9	29.5	4.04 (< 0.01)

6.2.2. Propiedades químicas

La quema prescrita no generó diferencias significativas en el pH determinado en agua y en CaCl_2 (cuadro 6). Aunque en ambos parámetros hubo una tendencia a

incrementarse posterior al evento de quema y, tampoco se observaron diferencias en la capacidad de amortiguamiento (buffer) del suelo (cuadro 6).

La concentración de C, N y P totales en el suelo a 5 cm de profundidad no tuvieron diferencias significativas promovidas por el efecto del fuego. Sin embargo, el C mostró una tendencia a disminuir (figuras 19 a), mientras que el N y el P mostraron una tendencia a aumentar (figura 19 b y c) y, debido a lo anterior la relación C:P (figura 19e) y la relación N:P (figura 19f) disminuyeron de forma significativa respecto a la condición previa al fuego (cuadro 6), lo cual sugiere un enriquecimiento de P en los suelos.

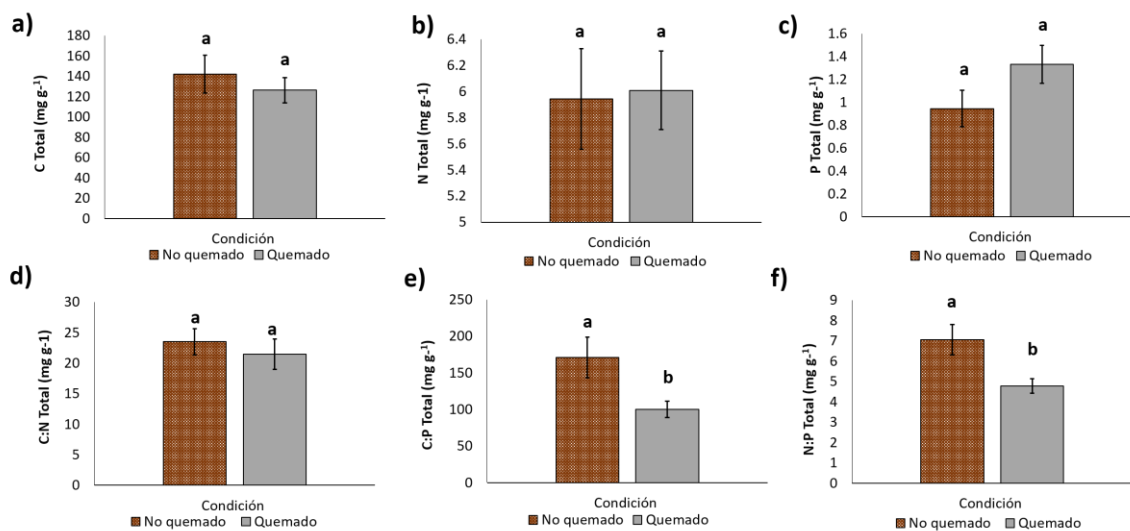


Figura 19. Valores promedio y errores estándar de: a) C total, b) N total, c) P total, d) C:N total, e) C:P total y f) N:P total con cambios significativos en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Los iones inorgánicos disponibles de NH_4^+ (figura 20a), NO_3^- (figura 20b) y el $-\text{PO}_4^{2-}$ (figura 20c) aumentaron de forma significativa en el suelo después del evento de quema. El efecto de la quema prescribió incremento el coeficiente de variación de NH_4^+ , NO_3^- y $-\text{PO}_4^{2-}$, lo cual, sugiere una condición de mayor heterogeneidad en las formas disponibles de N y P.

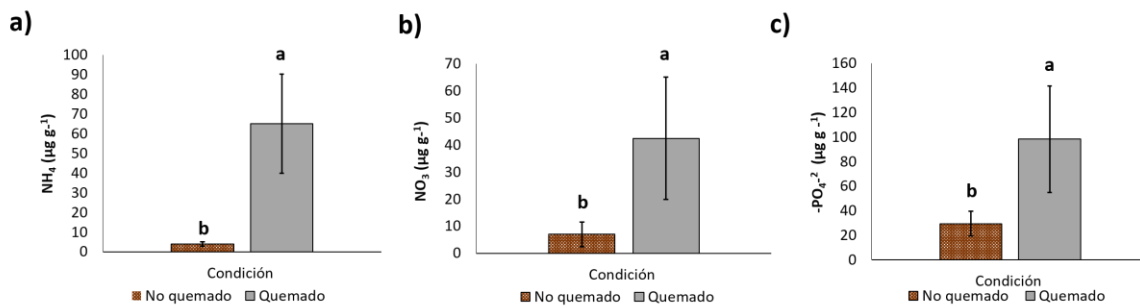


Figura 20. Valores promedio y errores estándar de nutrientes inorgánicos disponibles: a) NH_4^+ , b) NO_3^- y c) PO_4^{2-} con cambios significativos en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas.

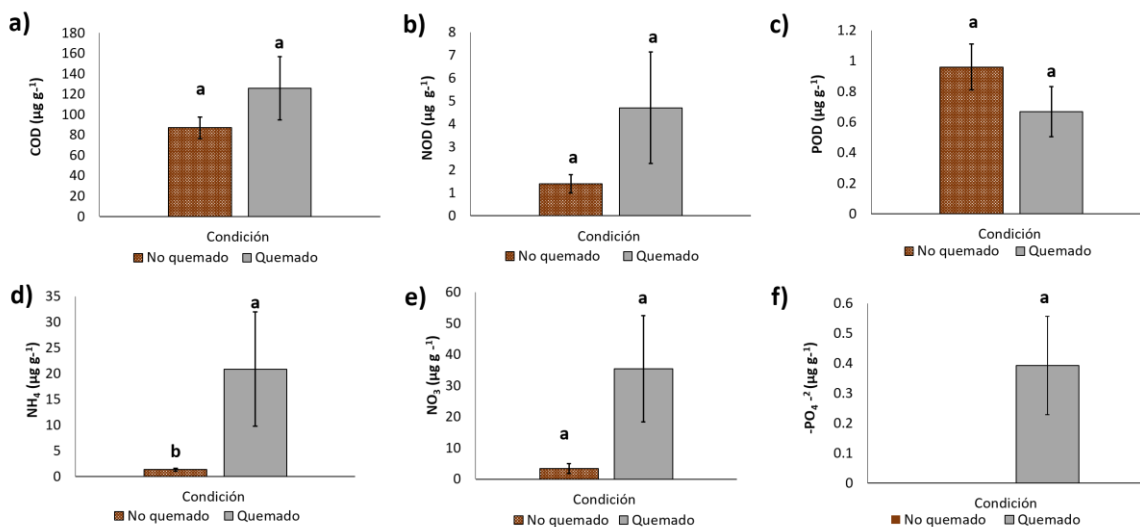


Figura 21. Valores promedio y errores estándar de nutrientes orgánicos e inorgánicos disueltos: a) COD, b) NOD, c) POD, d) NH_4^+ , e) NO_3^- y f) PO_4^{2-} con cambios significativos en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas.

La concentración de nutrientes en formas orgánicas disueltas no presentó diferencias significativas en las condiciones previas y posteriores al fuego (figura 21 a-c). Sin embargo, las formas inorgánicas disueltas de N y P aumentaron significativamente, cabe señalar que en el caso del NO_3^- y el HPO_4^- la concentración previa al evento de fuego se encontró por debajo del límite de detección del equipo en más del 50% de las muestras, por lo cual no fue posible realizar el análisis estadístico para estas variables. (figura 21; cuadro 6). Mientras tanto, el efecto de la quema prescrita en el CV de los nutrientes orgánicos disueltos y en NH_4^+ disuuelto

incrementó aproximadamente el doble y el triple respectivamente, lo cual sugiere una heterogeneidad generada en esta condición.

Cuadro 6. Valores promedio, errores estándar, coeficiente de variación y valores de prueba T con su valor de probabilidad de las propiedades químicas de suelo en dos condiciones: No quemadas (NQ) y quemadas(Q). *CV (Coeficiente de Varianza. Las variables señaladas con *, fueron aquellas con un mayor número de muestras no detectados durante la realización de su análisis.

Determinación	SUELO		CV (%)		T-test (p)
	NQ	Q	NQ	Q	
pH (H ₂ O)	6.33 (±0.16)	6.70 (±0.15)	7.08	6.44	1.71 (0.11)
pH (CaCl ₂)	5.69 (±0.22)	6.32 (±0.24)	10.9	10.9	1.92 (0.08)
Capacidad Buffer	0.64 (±0.13)	0.59 (±0.09)	5.62	4.47	1.11 (0.29)
Totales (mg g⁻¹)					
C total	142 (±18.8)	126 (±12.4)	37.4	27.7	0.70 (0.50)
N total	5.94 (±0.38)	6.00 (±0.30)	18.3	14.2	0.14 (0.89)
P total	0.95 (±0.16)	1.33 (±0.16)	4.79	34.9	1.68 (0.11)
C:N total	23.5 (±2.14)	21.5 (±2.47)	25.8	32.5	0.63 (0.54)
C:P total	171 (±27.7)	100 (±10.9)	45.8	30.9	2.38 (0.03)
N:P total	7.06 (±0.75)	4.78 (±0.35)	29.9	20.6	2.76 (0.02)
Disponibles Inorgánicos (µg g⁻¹)					
NH ₄ ⁺	3.87 (±1.17)	65.0 (±25.1)	85.3	109	2.43 (0.03)
NO ₃ ⁻	6.93 (±4.47)	42.4 (±22.6)	183	151	2.21 (0.04)
-PO ₄ ⁻	29.5 (±9.93)	98.1 (±43.1)	95.2	124	2.28 (0.04)
Disueltos Orgánicos (µg g⁻¹)					
COD	86.9 (±10.7)	126 (±31.0)	34.9	69.5	1.19 (0.25)
NOD	1.39 (±0.4010)	4.71 (±2.43)	81.1	146	1.25 (0.23)
POD	0.96 (±0.15)	0.67 (±0.16)	4.41	6.92	1.27 (0.22)
Disueltos Inorgánicos (µg g⁻¹)					
NH ₄ ⁺	1.31 (±0.25)	20.9 (±11.1)	54.1	150	3.27 (<0.01)
NO ₃ ⁻	3.42 (±1.54)	35.4 (±17.0)	127	135	*
-PO ₄ ⁻	-	0.39 (±0.16)	-	11.8	*

6.2.3. Propiedades biológicas

La inmovilización de Cmic (figura 22a) disminuyó por efecto de la quema, mientras que el Nmic (figura 22b) y el Pmic (figura 22c) no mostraron diferencias significativas (cuadro 7). Sin embargo, el valor de CV de Nmic aumentó aproximadamente 6 veces. Las relación estequiométrica de C:Nmic (figura 22d) no muestra algún efecto producido por el fuego, sin embargo, el valor de su CV aumentó al doble, lo cual sugiere una condición heterogénea, mientras que las relaciones C:P mic (figura 22e) y N:P mic (figura 22f) muestran disminuciones marginalmente significativas ($p=0.06$) en la condición posterior a la quema (cuadro 7).

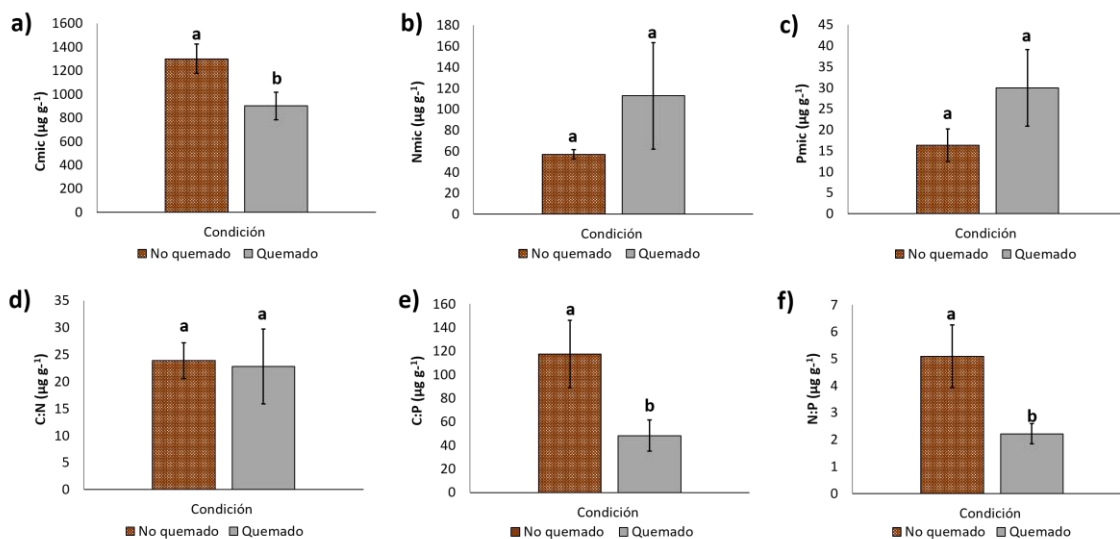


Figura 22. Valores promedio y errores estándar de: a) C microbiano, b) N microbiano, c) P microbiano, d) C:N microbiano, e) C:P microbiano y f) N:P microbiano con cambios significativos en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas.

Posterior a la quema, solamente se identificaron cambios en la actividad de la BG, debido a que su actividad de ésta aumentó (cuadro 7), lo cual se reflejó en el incremento de la SEA BG (figura 23a).

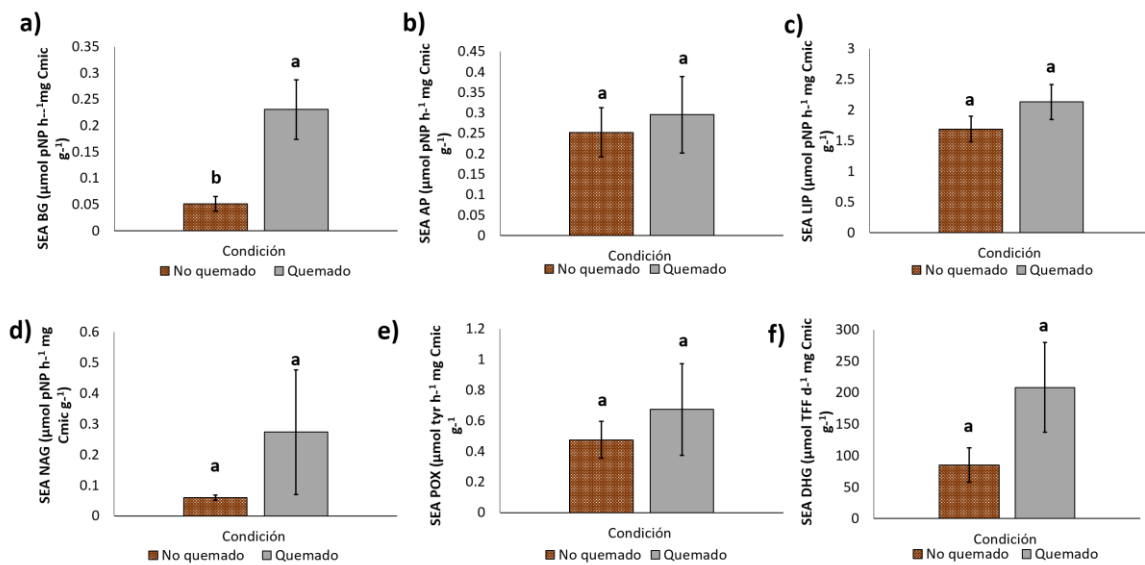


Figura 23. Valores promedio y errores estándar de la actividad enzimática específica de: a) BG, b) AP, c) LIP, d) NAG, e) POX y f) DHG con cambios significativos en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas.

La mineralización potencial de C y el qCO₂ no mostró cambios significativos posteriores a la quema (Figura 24; cuadro 7). De manera general, los coeficientes de variación de los parámetros relacionados con la actividad metabólica del suelo incrementaron su valor después del evento de fuego (cuadro 7)

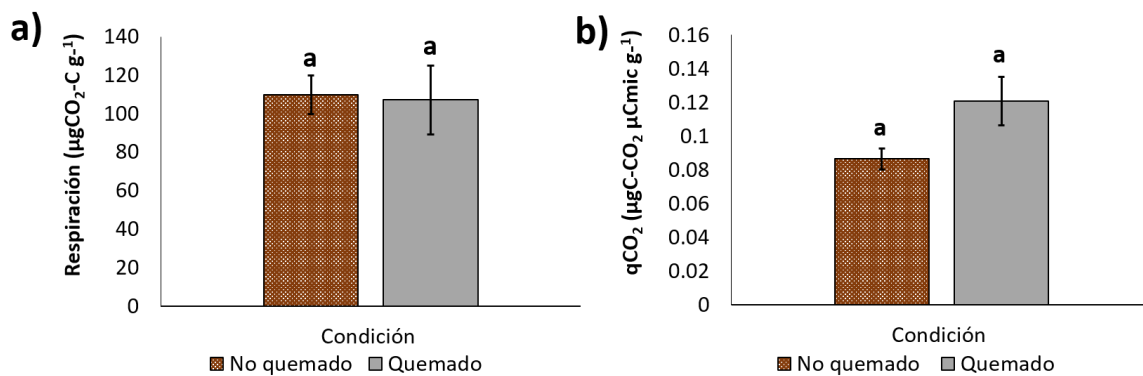


Figura 24. Valores promedio y errores estándar de: a) Respiración y b) qCO₂ en dos condiciones (quemadas y no quemadas). Letras distintas representan diferencias significativas.

De manera general, el efecto la quema prescrita incrementó el coeficiente de variación de los nutrientes en biomasa microbiana (Cmic, Nmic y Pmic), de la

actividad enzimática específica y no específica (a excepción de AP, LIP, DHG y SEA BG); y de la mineralización potencial de C, lo cual sugiere una condición de mayor heterogeneidad promovida por la quema prescrita (cuadro 7).

Cuadro 7. Valores promedio, errores estándar, coeficiente de variación (CV) y valores de prueba T con su valor de probabilidad de las propiedades biológicas de suelo en dos condiciones: No quemadas (NQ) y quemadas (Q).

Determinación	SUELO		CV (%)		T-test (p)
	NQ	Q	NQ	Q	
Microbianos ($\mu\text{g g}^{-1}$)					
Cmic	1300 (± 123)	901 (± 117)	26.9	36.6	2.35 (0.03)
Nmic	57.1 (± 4.42)	113 (± 50.7)	21.9	127	1.09 (0.29)
Pmic	16.3 (± 3.88)	29.9 (± 9.15)	67.3	86.3	1.28 (0.22)
C:Nmic	23.9 (± 3.32)	22.8 (± 6.90)	39.3	85.6	0.14 (0.89)
C:Pmic	118 (± 28.5)	48.2 (± 13.2)	68.6	77.7	2.06 (0.06)
N:Pmic	5.09 (± 1.17)	2.21 (± 0.37)	64.9	47.4	2.11 (0.06)
Actividad enzimática ($\mu\text{mol pNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$)					
BG	0.06 (± 0.02)	0.24 (± 0.09)	7.55	10.6	2.35 (0.03)
AP	0.34 (± 0.10)	0.23 (± 0.05)	8.31	6.29	1.34 (0.20)
LIP	2.05 (± 0.17)	1.76 (± 0.15)	23.2	23.4	1.30 (0.21)
NAG	0.08 (± 0.01)	0.19 (± 0.13)	4.43	18.6	0.89 (0.38)
Actividad enzimática ($\mu\text{mol Tyr g}^{-1} \text{h}^{-1}$)					
POX	0.63 (± 0.16)	0.48 (± 0.18)	7.45	10.1	0.61 (0.55)
Actividad enzimática ($\mu\text{mol TPF g}^{-1} \text{d}^{-1}$)					
DHG	121 (± 43.1)	151 (± 44.5)	101	83.1	0.49 (0.62)
Respiración a 14 días ($\mu\text{gCO}_2\text{-C g}^{-1}$)					
Mineralización de C	110 (± 9.98)	107 (± 17.9)	25.7	47.1	0.13 (0.90)
Coefficiente metabólico ($\mu\text{gC-CO}_2 \mu\text{Cmic g}^{-1}$)					
qCO₂	0.09 (± 0.01)	0.12 (± 0.01)	2.06	3.34	1.78 (0.10)
SEA ($\mu\text{mol pNP h}^{-1} \text{mg Cmic g}^{-1}$)					
BG	0.05 (± 0.01)	0.23 (± 0.06)	7.78	6.92	3.09 (0.01)
AP	0.25 (± 0.06)	0.30 (± 0.09)	6.73	8.96	0.28 (0.78)
LIP	1.69 (± 0.21)	2.13 (± 0.29)	34.8	37.8	1.26 (0.23)
NAG	0.06 (± 0.01)	0.27 (± 0.20)	3.99	21.0	29.0 (0.79)
SEA ($\mu\text{mol tyr h}^{-1} \text{mg Cmic g}^{-1}$)					
POX	0.47 (± 0.12)	0.67 (± 0.30)	7.10	12.6	0.18 (0.86)
SEA ($\mu\text{mol TFF d}^{-1} \text{mg Cmic g}^{-1}$)					
DHG	84.8 (± 27.3)	208 (± 71.2)	90.9	96.8	1.62 (0.13)

6.2.4. Relación entre variables en el suelo previa y posterior al evento de quema prescrita.

En el suelo previo al evento de quema prescrita (figura 25b) se observan en su mayoría correlaciones positivas entre las variable, sin embargo, la concentración de nitrógeno total (NT) mantiene una correlación negativa con las tres variables de color, así mismo, se comportan las correlaciones entre NH_4^+ disponible:NAG, y

BG:LIP. En el suelo quemado (figura 25b), se establecieron nuevas relaciones entre variables, en su mayoría positivas. Excepto las correlaciones entre humedad: NH₄⁺ disponible, que mostró una correlación negativa.

a)

SUELO NO QUEMADO

	L	a	b	Humedad	pH	NT	PT	COD	NOD	NH ₄ disp	PO ₄ disp	NH ₄	NO ₃	Cmic	BG	LIP	NAG
L	1																
a	0.8	1															
b	0.92	0.85	1														
Humedad				1													
pH					1												
NT	-0.96	-0.9	-0.9			1											
PT							1										
COD								1									
NOD									1								
NH ₄ disp										1							
PO ₄ disp							0.92				1						
NH ₄												1					
NO ₃									0.86				1				
Cmic														1			
BG															1		
LIP																-0.88	1
NAG											-0.8						1

b)

SUELO QUEMADO

	L	a	b	Humedad	pH	NT	PT	COD	NOD	NH ₄ disp	PO ₄ disp	NH ₄	NO ₃	Cmic	BG	LIP	NAG
L	1																
a		1															
b			1														
Humedad				1													
pH					1												
NT						1											
PT							1										
COD								1									
NOD									1								
NH ₄ disp					-0.9					1							
PO ₄ disp					0.96						1						
NH ₄					0.95							1					
NO ₃													1				
Cmic										0.86				1			
BG					0.95			0.96							1		
LIP																1	
NAG																	1

Figura 25. Matrices cuadradas de correlación de Pearson donde: a) Suelo no quemado y b) Suelo quemado. En la diagonal se encuentra la relación de la variable por sí misma, donde en rojo se representan los valores positivos y en azul se encuentran representadas las correlaciones negativas, para esto se consideraron los valores estadísticos significativos ($p < 0.05$).

6.3. Resistencia de las variables de mantillo y suelo al evento de quema prescrita.

Se observa que en el mantillo las concentraciones de C y N total, así como el carbono orgánico disuelto, y la actividad enzimática de LIP, POX y DHG mostraron resistencia al efecto de fuego, mientras que las variables que mostraron muy baja resistencia al evento de quema, fue la concentración de P total y NO₃⁻ (cuadro 8).

Las características físicas de los suelos mostraron una elevada resistencia al evento de fuego, así también el pH, la capacidad buffer, la concentración de C y N total, las relaciones de C:N y N:P, el fósforo orgánico disuelto, el Cmic, la actividad enzimática de AP, LIP, POX y DHG, así como la actividad enzimática específica de AP y LIP

(cuadro 8). En cambio, los compuestos inorgánicos disponibles y la actividad enzimática específica de BG y NAG del suelo fueron los menos resistentes.

Cuadro 8. Valores de resistencia de mantillo y suelo obtenidos a partir de la ecuación de Orwin y Wardle (2004).
Valores cercanos a entre 1 y 0.5 son considerados como resistentes y son resaltados en negritas.

Parámetro	Resistencia (Rs)	
	Mantillo	Suelo
<i>Propiedades Físicas</i>		
Densidad aparente	-	0.51
Humedad	0.35	0.89
<i>Propiedades Químicas</i>		
pH (H ₂ O)	0.16	0.89
Capacidad Buffer	-	0.85
C total	0.50	0.80
N total	0.50	0.98
P total	-0.65	0.42
C:N total	0.31	0.84
C:P total	0.08	0.41
N:P total	0.17	0.51
COD	0.54	0.38
NOD	0.09	-0.41
POD	-0.27	0.53
NH ₄	-0.34	-0.87
NO ₃	-0.70	-0.67
PO ₄	-0.27	-1.00
<i>Propiedades Biológicas</i>		
C mic	0.23	0.53
q CO ₂	0.20	0.43
BG	0.07	-0.50
AP	0.06	0.52
LIP	0.57	0.75
NAG	0.42	-0.19
POX	0.88	0.61
DHG	0.89	0.59
SEA BG	0.23	-0.57
SEA AP	0.18	0.71
SEA LIP	-0.49	0.58
SEA NAG	0.12	-0.56
SEA POX	-0.35	0.41
SEA DHG	-0.31	-0.18

7. DISCUSIÓN

7.1. Mantillo

Las características físicas y químicas del mantillo bajo *Pinus douglasiana* en el ejido de Ahuacapán son resumidas en la figura 26, donde se integran los principales procesos en la dinámica de nutrientes de C (anaranjado), N (azul) y P (verde) tanto en la condición no quemada (fig. 26a) y la condición quemada (fig. 26b). De la misma forma, se representa la resistencia (en contorno rojo) y no resistencia (en contorno morado) de las variables.

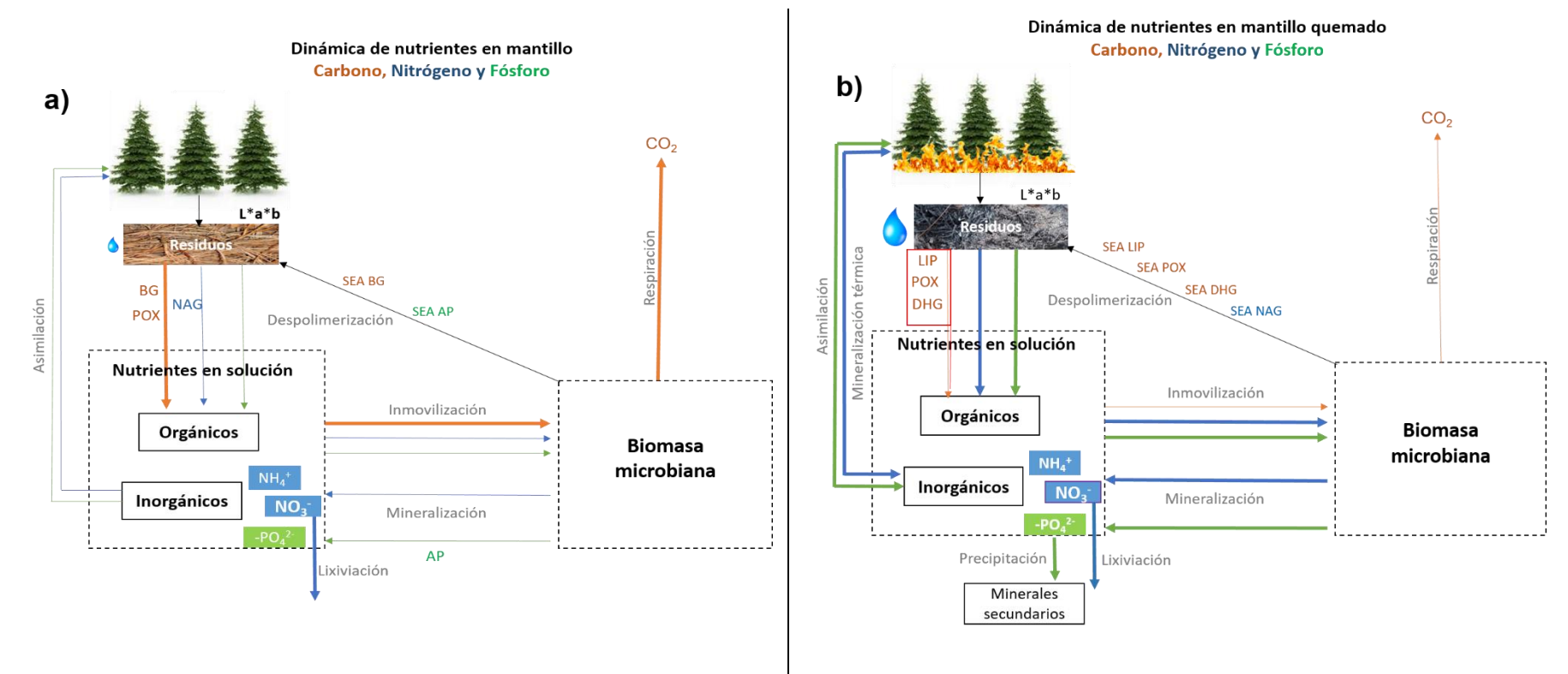


Figura 26. Modelo que representa la relación entre el color (L*a*b), humedad (💧) y dinámica de nutrientes en el mantillo del área de estudio.

7.1.1. Cambio de las propiedades de mantillo por efecto de la quema prescrita

Los resultados obtenidos muestran en conjunto que el mantillo fue el compartimento con mayor cambio por el evento térmico, lo cual es uno de los objetivos de la práctica de la quema prescrita: reducir la cantidad de materiales combustibles sobre el suelo (Catalanotti, 2009; Zhao *et al.*, 2015).

Previo al evento de fuego el material vegetal senescente que yace sobre el suelo forestal tiende a tener una tonalidad parda (mayor intensidad en rojos y amarillos) y posterior a la quema prescrita los colores determinados oscilaron de pardos muy oscuros a grisáceos, esto sugiere la presencia de residuos con diferente grado de combustión desde la carbonización parcial hasta la presencia de ceniza derivada de la mineralización completa. La variación de colores en el material residual al evento de quema sugiere una heterogeneidad en las condiciones de quema derivadas de las variaciones en el terreno con relación a la cantidad inicial de combustible, su flamabilidad y el comportamiento del fuego (Merino *et al.*, 2015). El cambio de color derivado del diferente estado de combustión del material vegetal se puede relacionar con cambios en su composición química y actividad microbiana (Merino *et al.*, 2018; Úbeda *et al.*, 2009).

Aunque no se presentó lluvia después del evento de quema, la humedad del material quemado se incrementó en 3%, esto puede estar relacionado con que el material carbonizado puede aumentar su área superficial y la porosidad de las partículas y con ella la capacidad de retener agua mediante la adhesión del vapor de agua al material fino hidrofílico de sus poros (Jórdan *et al.*, 2015) y permite retener agua condensada posterior al evento térmico. Esto es relevante ya que, con el incremento de humedad posterior a la quema, se reduce la probabilidad de ignición del material recién quemado.

La composición química de los residuos vegetales se modificó de acuerdo con lo reportado por otros autores, el cambio más claro estuvo relacionado con el pH, ya que este interviene en la disponibilidad de nutrientes y en la actividad microbiana, el cual se sugiere un factor importante para la modificación de procesos biogeoquímicos. En este estudio, el pH tuvo un incremento significativo de 4.9 a 8.4,

probablemente por la liberación de iones alcalinos y la formación de óxidos, hidróxidos y carbonatos de Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ , productos de una mineralización de estructuras termosensibles. Aunque también pueden influir una mayor disponibilidad de nutrientes y micronutrientes como: Fe, P, Mn o Zn, con lo que puede formar carbonatos de amonio o fosfatos de calcio que limitan la disponibilidad de estos nutrientes (Alcañiz *et al.*, 2018; Merino *et al.*, 2018; Xue *et al.*, 2014).

El impacto de la liberación de estos iones es relevante en la dinámica del sitio. Por ejemplo, Ulery y colaboradores (2017) determinaron, que algunas semanas después, los óxidos liberados durante la quema se carbonataron debido a su exposición con la humedad y el CO_2 atmosférico, lo cual, aumentó la concentración de los compuestos que se formaron en el evento térmico y que incrementaron el pH del suelo.

Uno de los principales productos de la combustión de la materia orgánica es el CO_2 , esto significa pérdida de carbono hacia la atmósfera que ha sido oxidado como consecuencia del evento térmico. En diferentes estudios se ha demostrado que conforme aumenta la temperatura a la cual es expuesto el material orgánico, se acelera la pérdida de compuestos termosensibles, como el caso de compuestos tipo O-alquilo (p.e. carbohidratos) y tipo alquilo (ceras y otros lípidos), y se conservan principalmente compuestos aromáticos (p.e. lignina y carbón) (Merino *et al.*, 2015; 2018). Aunque los cambios químicos también se ven reflejados en los cocientes C:N, C:P y N:P ya que son indicadores de la dinámica de nutrientes, que responden la cantidad de C que puede secuestrar o bien, que tanto N y P puede retenerse para la nutrición del ecosistema (Vesterdal *et al.*, 2007).

En las condiciones no quemadas, el mantillo mostró un cociente mayor de C:N, C:P y N:P que en el quemado, ya que los bosques suministran fracciones pequeñas de formas moleculares simples, y una gran cantidad de biopolímeros recalcitrantes, lo que incrementa el almacén de C en estos ecosistemas (Lládo *et al.*, 2017). A su vez, se observa que la concentración de C total del mantillo se correlaciona negativamente con la concentración del P total, lo que significa que no hay suficiente P disponible para asimilar C, por lo que los microorganismos priorizan la inmovilización de C, N y P ante su pérdida por mineralización (Paul, 2017). No

obstante, en la condición quemada los cocientes de C:N y C:P provocaron un decremento de su valor a casi el doble, así como una disminución al quíntuple del cociente N:P, debido a que uno de los principales productos de la combustión de la materia orgánica es el CO₂, lo cual, significa una pérdida de carbono hacia la atmósfera, además de que existe un incremento de las formas inorgánicas de N y P oxidadas sin llegar a temperaturas elevadas que produzca su volatilización (>500°C) (Santín y Doerr, 2016).

Por lo tanto, las quemadas a baja temperatura favorecieron la presencia de una mayor proporción de compuestos N-heteroaromáticos derivados de la carbonización de las proteínas (Murphy *et al.*, 2006; Merino *et al.*, 2015), lo cual enriqueció la concentración de N. Así mismo, los cambios producidos por el fuego involucraron el que el material sometido al efecto térmico disminuyera de tamaño, lo suficiente para estar en la fracción disuelta, aunque estos probablemente derivados de la lisis celular y la resíntesis de compuestos orgánicos ya que el NOD y POD aumentaron, pero el COD disminuyó (Boerner y Brinkman, 2003; Knicker, 2007; Karhu *et al.*, 2014).

En cambio, en la condición no quemada, el suministro de COD es mayor debido a la deposición constante de material vegetal, lo cual se relaciona de forma negativa con el pH. A su vez, los microorganismos heterótrofos (principalmente hongos) cuentan con energía para transformar polímeros a monómeros que puedan asimilar en su biomasa, a través de la liberación de enzimas, lo cual libera iones H⁺ que acidifican el mantillo (Montaño *et al.*, 2017; Paul, 2007; Eivazi y Bayan, 2011; Cerdá y Robichaud, 2009).

Por lo que el proceso anterior tiene impacto en la nutrición microbiana, como lo indican los datos de correlación de Pearson, donde la disminución de tonos rojos, se relacionó de forma negativa con la concentración de fósforo total, dada por la alta inmovilización y mineralización térmica de este nutriente, lo cual produjo la disminución de enzimas para degradar ésteres de fosfato (Paul, 2017). Con respecto a las formas inorgánicas de N y P, estas incrementaron en la condición quemada por efecto de la mineralización de los compuestos más termosensibles, lo

cual se observa en el aumento significativo de NH_4^+ (67%), NO_3^- (85%) y HPO_4^{2-} (77%).

Con base a lo anterior, el NO_3^- de mantillo quemado se relacionó de manera positiva con la concentración de Nitrógeno total. Esto sugiere que la mayor parte de N total del material pirolizado se encuentra en forma de nitrato, ya que la dominancia de los compuestos inorgánicos y el decremento de la concentración de COD, pudo provocar: a) una limitación de carbono lábil para los microorganismos heterótrofos, b) un aumento del suministro de NH_4^+ para los nitrificadores y 2) efecto secundario de protección contra toxinas a partir de la absorción de compuestos fenólicos como terpenos en la ceniza. Así también, la carbonización generada por una combustión lenta puede producir sustancias tóxicas que a su vez reducen la actividad y la biomasa microbiana lo cual afecta en el incremento del pH. Como respuesta ante la mortandad de las bacterias heterótrofas, se incrementó la asimilación del NH_4^+ por parte de las autótrofas debido a la falta de competencia y estímulo de la nitrificación, la cual puede durar por varios meses e incluso años y afectar la dinámica de este elemento en el suelo (Hanan *et al.*, 2016; Ball *et al.*, 2010; Hart *et al.*, 2014).

El C inmovilizado en la biomasa microbiana disminuyó, lo cual es coincidente con lo reportado por Owiti y colaboradores (2017), esto a consecuencia de la alta mortandad de microorganismos conducida por el calor y por los compuestos liberados durante la combustión. Sin embargo, posterior al evento térmico las concentraciones de N y P en la biomasa microbiana fueron estimulados como respuesta de estrés a la nueva condición que les demandará alto consumo de energía para sobrevivir o modificar su metabolismo, ya que estos procesos suponen un elevado costo (Mooshamer *et al.*, 2017).

Se ha reportado que no solo se modifica la cantidad de C en la biomasa microbiana, sino también la eficiencia en el uso del C. Al respecto, los microorganismos sobrevivientes al fuego fueron menos eficaces para conservar C en su biomasa, mediante la liberación de C a partir del incremento de la respiración, lo cual redujo a una mínima fracción la energía para su metabolismo (Catalanotti, 2009), este patrón fue observado en las muestras analizadas ya que el coeficiente metabólico ($q\text{CO}_2$) aumentó de forma significativa (40%) después del evento de quema, lo cual

implica que se destina más carbono al mantenimiento metabólico que al incremento de biomasa, posiblemente asociado al estrés microbiano generado por la ausencia de COD (Badía & Martí, 2003).

Los resultados muestran que el mecanismo de acción por parte de los microorganismos en el mantillo no quemado está regulado por la actividad de β -glu, polifenol oxidasa y quitinasa, lo que sugiere un material compuesto en gran parte de lignocelulosa con un cociente C:N alto ($\geq 300:1$). En estas condiciones, los hongos (ectomicorrizas) son más eficientes que las bacterias en degradar celulosa, además de que producen enzimas oxidativas ligniolíticas para producirse en condiciones limitantes de N o bien en respuesta a niveles altos de N inorgánico en la solución del suelo (Waldrop *et al.*, 2004; Paul, 2017; Lládo *et al.*, 2017). Sin embargo, al comparar la inmovilización de C con respecto a la liberación de enzimas, se puede observar una mayor inversión de energía para degradar celulosa y mineralizar P, ya que es un nutrimento limitante en el ecosistema.

Situación que modificó la actividad enzimática en la que β -glu y AP se vieron principalmente afectadas. La primera coincide con los resultados obtenidos por Boerner y Brinkman (2003) quienes proponen que los organismos asociados a β -glu son los más susceptibles a perderse durante el fuego, debido a la baja disponibilidad de compuestos lábiles, por otro lado, el efecto en la actividad específica de AP se puede deber a varias causas: la desnaturalización térmica de los compuestos, la disminución de la biomasa microbiana y el incremento de P inorgánico (Vega *et al.*, 2015)

Por su parte, la actividad de LIP y POX, así como su actividad específica incrementaron en la condición quemada como probable respuesta a dos posibles factores: 1) cambios generados en la calidad del sustrato, ya que los organismos sobrevivientes necesitan satisfacer demandas de C que existen en materiales recalcitrantes (hidrocarburos aromáticos, ácidos grasos) que necesitan de altos costos de energía para ser degradados y 2) cambios en la composición microbiana, que presentan una cierta tolerancia a este tipo de perturbación, por lo que las bacterias son más resistentes al calor que los hongos (Jiménez-Morrillo *et al.*, 2018; Luo *et al.*, 2017; Mooshamer *et al.*, 2017; Xiang *et al.*, 2014). Aunado a esto, la

inversión de energía en la actividad de DHG, se vio favorecida como parte de la adaptación y crecimiento exponencial de los microorganismos (Margesin *et al.*, 2003). Así mismo, la actividad específica de la quitinasa se incrementó, como parte de la mortandad de hongos, ya que estos son más sensibles al fuego y su pared celular está compuesta de quitina (Paul, 2017).



Figura 27. Condiciones pre quema y post quema del ejido de Ahuacapan

7.2. Suelo

Las características físicas y químicas del suelo del ejido de Ahuacapán son resumidas en la figura 28, donde se integran los principales procesos en la dinámica de nutrientes de C (anaranjado), N (azul) y P (verde) tanto en la condición quemada (figura 28a) como la no quemada (figura 28b). De la misma forma, se representa la resistencia (en contorno rojo) y no resistencia (en contorno morado) de las variables.

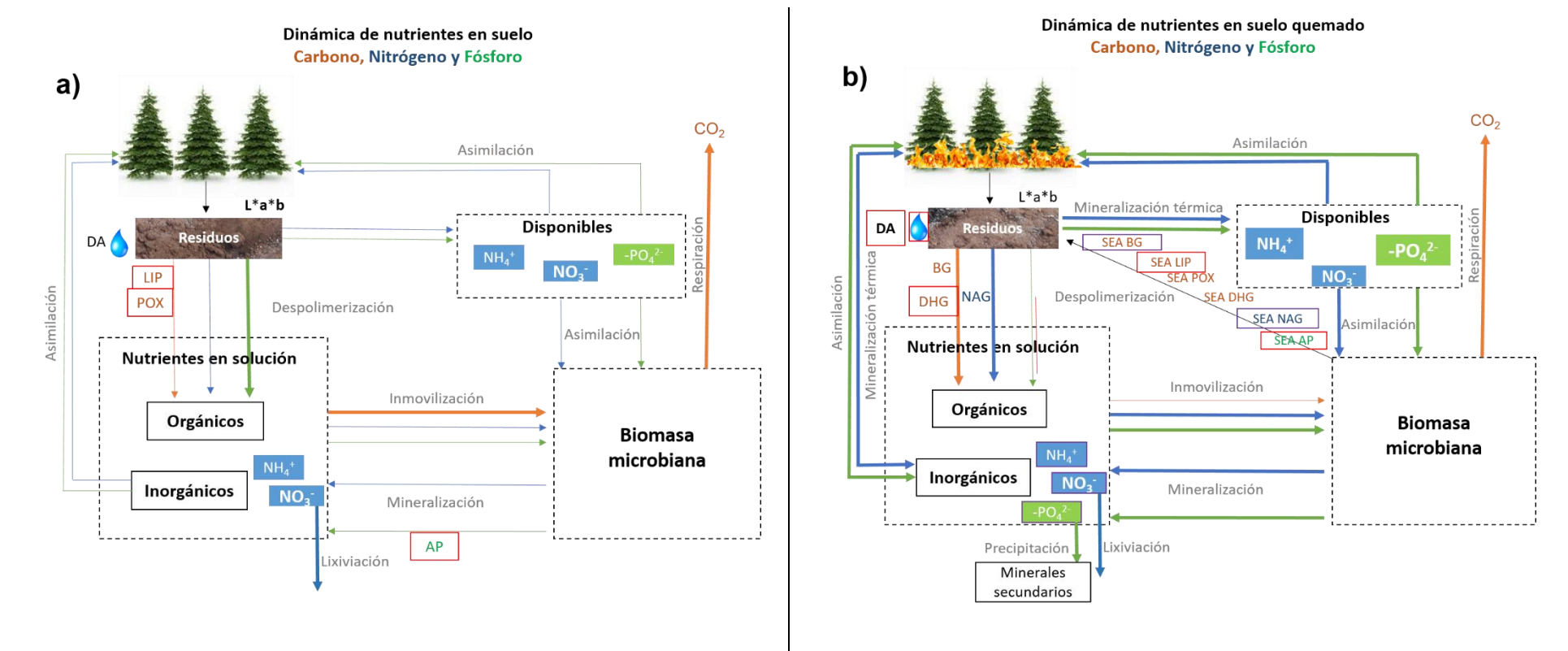


Figura 2. Modelo que representa la relación entre el color (L*a*b), humedad (DA), densidad aparente (DA) y dinámica de nutrientes en suelo del ejido de Ahuacapán.

7.2.1. Cambio de las propiedades del suelo por efecto de la quema prescrita

El suelo es un mal conductor de calor y en condiciones de combustión rápida y corta duración no alcanza temperaturas que afecten sus propiedades (Santín & Doerr, 2016). De manera general, los datos reflejan cambios menos intensos, aunque tal vez igual de importantes en el suelo que los ocurridos en el mantillo.

Se sabe que el color del suelo es un atributo influido por el tipo y la cantidad de materia orgánica; la composición mineral (principalmente por la presencia de óxidos de hierro); y la humedad, los cuales son componentes sensibles al fuego (Armson, 1977; Ketterings y Bigham, 2000). En la condición no quemada del suelo el color, corresponde a un tono gris rojizo oscuro (5YR 4/2), cuyos valores L^* , a^* y b^* se correlacionan negativamente con la concentración de N total. Esto coincide con lo propuesto por Moritsuka y colaboradores (2014), quienes sugieren que el valor de Munsell o el valor de L^* disminuye a medida que aumenta el contenido de materia orgánica, ya que la fracción húmica por la cual está compuesta es responsable de darle un color oscuro.

Posterior al evento de quema prescrita, el color del suelo se modificó hacia tonos más oscuros (pardo grisáceo oscuro 2.5Y 4/2), patrón similar reportado por Ulery y colaboradores (2017) quienes encontraron muy pocas diferencias en el color relacionado al tono, valor y croma en incendios de baja severidad, ya que el oscurecimiento de los primeros centímetros de suelo por lo regular está relacionado a la materia orgánica quemada donde la exposición al fuego es menor, como en este trabajo. Sin embargo, en el recorrido de campo observamos algunas zonas donde el suelo se había enrojecido como lo observado también por Ulery *et al.* (2017) donde el suelo expuesto bajo pilas de corte quemadas o troncos caídos generan zonas enrojecidas y amarillentas a causa de un incremento de óxidos de hierro, y pérdidas del 80% de carbono orgánico del suelo, por lo cual esta zona fue catalogada de mayor severidad.

La transformación de la materia orgánica que generó el cambio de coloración coincide con el aumento de la densidad aparente del suelo en un 25%. Por lo regular, los cambios de la densidad aparente pueden causar alteraciones en el

cálculo de los almacenes de C del suelo (Wilson & Warren, 2015), ya que frecuentemente las pérdidas que ocurren por incineración de la materia orgánica del suelo se ven compensados por el aporte de material incinerado del mantillo que se acumula en el suelo, dando el balance final positivo inmediatamente después de la quema (Khoury y Oliveira, 2006; Montoya *et al.*, 2014; Ulery *et al.*, 2017), lo cual dificulta la causa real de la disminución de la densidad aparente, y está probablemente relacionado con el colapso de los agregados (Santín & Doerr, 2016).

La humedad del suelo no mostró diferencias, lo cual coincide con lo reportado por Kurek (2010), quien observó que las quemas prescritas no provocan diferencias significativas en esta variable. Sin embargo, las correlaciones de Pearson muestran que la humedad se relaciona positivamente con la disponibilidad de $-\text{PO}_4^{2-}$ y NH_4^+ disueltos, esto quiere decir que estos compuestos se encuentran en la solución del suelo, los cuales pueden ser mejor aprovechados por los heterótrofos, sin embargo, el NH_4^+ disponible puede disminuir a través de la escorrentía superficial (Paul, 2017).

Por otro lado, el efecto del fuego en el pH, estudios previos no observan diferencias significativas entre el pH quemado y el pH control, a pesar de la extrema basicidad de las cenizas que cubren el suelo. Por lo regular el pH del suelo puede aumentar por la hidrólisis de grupos OH de minerales de arcilla y la formación de óxidos, lo que en su mayoría las quemas prescritas no inducen (Montoya *et al.*, 2014; Alcañiz *et al.*, 2016), lo cual se puede modificar con las primeras lluvias ya que se incorporarían los productos de la combustión del mantillo al suelo (Vega *et al.*, 2015).

A pesar de que el pH no tuvo diferencias significativas, con base a los datos obtenidos de las correlaciones de Pearson, podemos notar una correlación positiva con la actividad enzimática de β -glu, lo que significa que este tipo de enzima decrece cuando el pH del suelo incrementa, por lo que la sensibilidad de esta enzima ha servido como indicador de evaluación ambiental en la acidificación del suelo. Sin embargo, en este estudio coincide la actividad de esta enzima con el suministro de sustrato producto de la pirolisis, por lo que los microorganismos se encuentran más activos en la parte superior del suelo (Adetunji *et al.*, 2017)

Sin embargo, la capacidad de amortiguamiento de pH del sistema de estudio disminuyó un 40%, probablemente por la pérdida de grupos funcionales en moléculas termosensibles y/o la presencia de productos de la combustión del mantillo en la colecta de muestras. Esto es importante porque permite prever un cambio en la capacidad de amortiguamiento del pH en suelos bajo quemas prescritas en el corto plazo y que puede tener consecuencias en la estabilidad de los compuestos químicos y la dinámica de nutrientes.

El efecto de la quemas prescritas en el suelo, involucró cambios en la materia orgánica, visto en los valores del cociente C:N, el cual, mostró una disminución en la concentración de C total probablemente por la pérdida de grupos funcionales más sensibles a la temperatura e incremento relativo de compuestos aromáticos (Knicker, 2011; Merino *et al.*, 2018). Sin embargo, el cambio no fue significativo, lo cual ha sido observado no sólo en sistemas de quemas de baja intensidad, sino en ecosistemas proclives al fuego, donde la contribución de carbón al COS es de casi 30% por eventos de quemas recurrentes y que tiene carácter termorresistente (Nocentini *et al.*, 2010).

Los datos de N inorgánico disponible y disuelto obtenido en ambas condiciones, sugieren que en la condición no quemada la nitrificación es el proceso más predominante, donde los microorganismos autótrofos presentan una mayor actividad debido a que pueden acceder al NH_4^+ como fuente de energía. Esto también se ve reflejado en los datos de correlación de Pearson, el cual, indica que el NOD se correlaciona positivamente con el nitrato disuelto, es decir, entre más NOD ingrese al suelo se incrementará la formación de NO_3^- en el sistema. Sin embargo, los heterótrofos al tener mayores entradas de NH_4^+ disponible disminuirá la actividad enzimática de la quitinasa.

Por otro lado, en la condición quemada las formas inorgánicas de N aumentaron de forma significativa, debido a la mineralización térmica de los compuestos orgánicos. En el caso del amonio disponible, su suministro aumentó a comparación al nitrato disponible, lo cual, puede exceder la demanda de plantas y heterótrofos y se esperaría que los microorganismos autótrofos tuvieran una mayor actividad debido a que pueden acceder al amonio como fuente de energía, lo cual se ve reflejado en

el incremento de la concentración de NO_3^- disuelto en la solución del suelo (Paul, 2017). Los resultados indican que durante la quema se intensificó la nitrificación, lo cual se puede traducir a una mayor pérdida potencial de N del suelo, ya sea por lixiviación de los nitratos o que estos continúen por la ruta de desnitrificación hasta la pérdida de N en forma gaseosa (Muqadas *et al.*, 2015; Alcañiz *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2018). Con base a las correlaciones de Pearson de la condición quemada, el NOD se correlacionó de forma positiva con el NH_4^+ disuelto y la inmovilización de C, esto sugiere que las bacterias heterótrofas que quedan utilizan el NOD para sus funciones metabólicas y producen amonio como producto de desecho (Montaño *et al.* 2007).

El incremento de la concentración de P total en el suelo quemado fue mayor que el N total, lo cual condujo a un aumento significativo de la relación de C:P y una disminución significativa de N:P inmediatamente después de la quema prescrita, resultado de la deposición seca de las cenizas originadas de la combustión del mantillo. Por lo que se ha demostrado que las quemas prescritas favorecen la mineralización de P orgánico (a 150°C , lo cual coincide con la degradación de compuestos orgánicos lábiles de MOS), y con ello, la liberación de P inorgánico soluble que es disponible para la vegetación y los microorganismos del suelo. Sin embargo, parte de P inorgánico puede perderse por esorrentía o erosión o mediante el desarrollo de formas P ocluidas con actividad biológica limitada (Merino *et al.*, 2019; Vega *et al.*, 2015). Tal y como lo demuestran los resultados de este trabajo, donde se observa un incremento en la concentración de ortofosfatos disponibles, los cuales son mayormente inmovilizados por los microorganismos y liberados posteriormente en la solución del suelo.

En los suelos forestales las formas de P orgánico (monoésteres y diésteres de fósforo) dominan el grupo de P total (Merino *et al.*, 2019), sin embargo, en este estudio se encontró una correlación positiva entre la concentración de P total del suelo no quemado y ortofosfatos disponibles, cuya disponibilidad es optima en pH de 6.5 aproximadamente, sin embargo, tienen la posibilidad de precipitarse con aluminio o calcio. En este estudio, muchas de las variables no presentaron diferencias estadísticas significativas, aunque hay tendencias de disminución o

incremento, lo cual puede ser explicado por el incremento del coeficiente de variación, que refleja condiciones de mayor heterogeneidad. Este es el caso de la disponibilidad de C, N y P en formas disueltas las cuales muestran una tendencia hacia la mayor disponibilidad.

El fuego produjo la desnaturalización de moléculas biológicas a 40°-70° C, e incrementó la liberación de carbohidratos y al mismo tiempo aumentó la cantidad de mineralización de C en un periodo prolongado posterior a la combustión (Almendros & González-Vila, 2012). Esto favoreció a las bacterias heterótrofas que utilizan las formas lábiles de C de los restos biológicos como fuente de energía para su sobrevivencia y posterior crecimiento, lo cual se demuestra en la correlación positiva con la actividad enzimática de β -glu. Así mismo, se puede observar un incremento del coeficiente metabólico, el cual, Mataix-Solera y colaboradores (2009) sugieren que está relacionado con el desvío de energía para el mantenimiento de los microorganismos y no para su crecimiento, lo cual, es común en los primeros estadios de recolonización inmediatamente después del fuego.

Estudios previos han observado que el fuego incrementa la respiración de los microorganismos por estrés (Zhao *et al.*, 2012; Almendros y González-Vila, 2012), sin embargo, en este estudio la respiración se redujo levemente como probable respuesta a la fertilización mineral de N, o probablemente el amonio tiene un efecto negativo directo en las tasas de respiración microbiana (Allison & Vitousek, 2005). El estrés térmico disminuyó la concentración de C microbiano, muy probablemente por la muerte celular principalmente de la biomasa fúngica. Sin embargo, los microorganismos resistentes intensificaron la inmovilización de N y P como una estrategia que les permitió aprovechar los nutrientes que están abundantes y disponibles en la solución del suelo después de un evento de quema, aun a costa de una disminución en la eficiencia del uso de C, observado como el incremento del qCO_2 (Xiang *et al.*, 2014; Mooshamer *et al.*, 2017; Luo *et al.*, 2017).

En cuanto a la actividad enzimática, en la condición no quemada del suelo se encontró una mayor actividad de la lipasa y polifenol oxidasa, enzimas relacionadas a la humificación o biodegradación de compuestos (Margesin *et al.*, 1999; Sollins *et al.*, 1996). Por lo que, al analizar la correlación de Pearson, la actividad enzimática

de la lipasa se relaciona negativamente con β -glu, lo que sugiere que durante la biodegradación los azúcares son los primeros en asimilarse hasta llegar al producto final que está compuesto de aceites pesados que inducen un incremento en la actividad de la lipasa.

Por otro lado, se puede observar un incremento de la mineralización de POD (al ser este mayor que en la condición quemada) a partir de la producción de fosfatasa sintetizadas por bacterias, hongos y plantas, quienes son demandantes de P, cuya presencia también depende de la disponibilidad de nutrientes (principalmente N), energía y agua (Allison & Vitousek, 2005). Sin embargo, en la condición quemada el efecto del fuego, a partir de la mineralización térmica del P, fertilizó y suprimió la actividad de la fosfatasa, lo cual, aumenta su resistencia en el evento de quema. Los cambios efectuados por el fuego en la materia orgánica provocaron un incremento significativo de la actividad de β -glu, como respuesta al aumento de moléculas lábiles como son los carbohidratos solubles en el suelo (Goberna *et al.*, 2012), sin embargo, esto puede inhibir la descomposición de compuestos más recalcitrantes del suelo. Boerner y Brinkman (2003) sugieren que la actividad de esta enzima es susceptible al fuego, lo cual, coincide con los resultados obtenidos en este trabajo relacionado con su resistencia.

Así mismo, en la condición quemada incrementó la actividad de la quitinasa y la deshidrogenasa; la primera relacionada con la disponibilidad de sustratos quitinosos disponibles, que son producto de la alta mortalidad de hongos o artrópodos, o bien, por la presencia de bacterias colonizadoras y dominantes en ambientes empobrecidos en N que sintetizan esta enzima (Boerner *et al.*, 2000; Owitti *et al.*, 2017; Mataix-Solera *et al.*, 2009). Y la actividad de la deshidrogenasa, por lo regular es utilizada como un indicador de la actividad microbiana, sin embargo, la quema prescrita incrementó al 20% su presencia. En cambio, Hernández y colaboradores (1997) sugieren que inmediatamente después de un incendio forestal se redujó significativamente la actividad de la deshidrogenasa entre 42-70%.

Con respecto a la actividad enzimática específica, se observa un aumento significativo en la actividad de β -glu y una tendencia a aumentar en cada caso de

actividad enzimática específica de la condición quemada, por lo que a esto Allison y Vitousek (2005) sugieren que la adición de recursos simples y complejos revela que la producción de enzimas depende fuertemente de la demanda microbiana y de la disponibilidad de C y N para la síntesis de enzimas, ya que aparentemente en la condición quemada, el C puede verse limitante en relación con el N y P disponible, lo que brinda un fuerte incentivo para que los microorganismos inviertan en la adquisición de C, al mismo tiempo, N aunque sea abundante, es un medio para acceder a los sustratos de C en el suelo.

Con base en lo observado se sugiere que las quemas prescritas no tuvieron efectos significativos en el suelo, sin embargo, se pudo observar un cambio en la disponibilidad de C, N y P que puede generar que haya condiciones que favorezcan la baja eficiencia en el uso del C, la pérdida de N y la precipitación de las formas disponibles de P.

7.3. Resistencia y heterogeneidad del terreno.

Los eventos de fuego en ecosistemas forestales por lo general dan lugar a un mosaico de áreas afectadas con distintos grados de severidad, las cuales dependen de las características en las que se generó la quema (humedad, uniformidad de la temperatura y duración de fuego, pendiente de terreno y acumulación de combustible) (Alcañiz *et al.*, 2018). Ante un evento de quema prescrita se busca la homogeneidad de las condiciones por lo cual se esperaba que se presentaran estos mosaicos en una muy baja probabilidad. Sin embargo, a partir de los coeficientes de variación obtenidos calculados para las variables determinadas en mantillo y suelo, pudimos observar en general mayor heterogeneidad posterior al evento de quema prescrita. Estas observaciones indican que las condiciones después del evento de fuego requerirán de nueva cuenta que se establezca el acoplamiento entre la estructura, funcionamiento y dinámica de los ecosistemas (Maestre *et al.*, 2003).

Sin embargo, funcionalmente no se conoce cuáles son los valores umbrales para que un sistema cambie de estado por efecto de una perturbación. En sistemas forestales con fuego recurrente, el grado de resistencia de las variables a la

perturbación debería tener un umbral mayor, ya que dependen de factores como el legado histórico del ecosistema, la velocidad de la dinámica sucesiones del paisaje y los procesos ecológicos (Mooshamer *et al.*, 2017; Maestre *et al.*, 2003).

En un trabajo realizado previamente en nuestra zona de estudio, se ha demostrado una rápida recuperación de C, N y P en una cronosecuencia de incendios (de 8, 28 y 60 años), lo cual, muestra la capacidad de regeneración del ecosistema, a partir de la acumulación de materia orgánica que se relaciona con la productividad forestal (Quintero-Gradilla *et al.*, 2015), y el grado de resistencia de las propiedades del sistema mantillo-suelo.

A partir de sus variables, podemos determinar si el mantillo-suelo pudo mantener su funcionamiento, o bien, puede ser más vulnerable ante procesos de degradación después del evento de quema. De acuerdo a la determinación de resistencia del mantillo, se sugiere que este es un sistema frágil, a pesar de que tuvo cambios drásticos. la concentración de nutrientes como C y N total fueron estables, probablemente por estas dos razones: a) acumulación de compuestos recalcitrantes que facilitan su almacén en el suelo (Allison & Vitousek, 2005), lo cual, al mismo tiempo se refleja y relaciona con la resistencia de la actividad enzimática de la lipasa, polifenol oxidasa y deshidrogenasa. O bien, b) a la inmovilización de estos nutrientes como forma de adaptación de los microorganismos. Así mismo, la concentración de COD se vio resistente por el suministro de restos de microorganismos y plantas durante la quema (Almendros & González-Vila, 2012).

En cambio, el P total y el nitrato fueron las variables menos aptas para tolerar el fuego, ya que se pueden perder fácilmente a partir de la lixiviación o gasificación para el nitrato, y el P puede quedar ocluido dependiendo del pH en el que se encuentre el suelo (Muqadas *et al.*, 2015; Paul, 2017)

No obstante, el suelo mostró mayor resistencia que el mantillo, cuya humedad, pH (variables importantes en la dinámica de nutrientes) y densidad aparente, no tuvieron grandes cambios durante el evento de quema, por lo regular, inmediatamente después de las quemas prescritas de baja a moderada severidad estas variables son las menos afectadas (Vega *et al.*, 2015; Kurek , 2010). Así

mismo, la relación C:N y N:P fueron tolerantes al evento de quema prescrita al disminuir ligeramente la concentración de C e incrementar la inmovilización de N y P por la presencia de sustratos complejos (Allison & Vitousek, 2005) y compuestos inorgánicos productos de la mineralización térmica.

La respuesta de la actividad enzimática de la fosfatasa, lipasa, polifenol oxidasa y deshidrogenasa fue tolerable al evento de quema, sin embargo, la β -glu es menos resistente al fuego. Con respecto a esto, los microorganismos adaptados a vivir en condiciones estresantes como aquellos que liberan de forma específica fosfatasa y lipasa, mostraron resistencia. De este modo, el conocimiento de la actividad enzimática del suelo es de gran interés porque indica el potencial del suelo para respaldar los procesos biogeoquímicos básicos necesarios, para mantener la fertilidad del suelo (Hernández *et al.*, 1997). Sin embargo, la no resistencia de los compuestos inorgánicos del suelo, favorecen la salida de estos a partir de la nitrificación, lixiviación (en el caso de N) o precipitación de acuerdo a la capacidad de amortiguamiento del suelo.

La heterogeneidad y la resistencia después de una quema prescrita juegan un papel ecológico importante, ya que permiten que las zonas menos afectadas y las variables más resistentes influyan en la productividad y suministro de nutrientes para la rápida recuperación del ecosistema terrestre.

8. CONCLUSIONES

El propósito de este trabajo fue evaluar los cambios en las propiedades físicas, químicas y biológicas, de mantillo y de suelo ante un evento de quema prescrita, en el que a través de los resultados obtenidos observamos que:

1. La quema prescrita proporcionó recursos simples y complejos que pueden retener o liberar nutrientes disponibles, no obstante, existen señales que indican que a corto y mediano plazo se puede favorecer la limitación de estos nutrientes, ya sea por pérdida del sistema o por la inaccesibilidad para los microorganismos y la vegetación, por lo que esto puede alterar el proceso biogeoquímico y la nutrición de los microorganismos.
2. Con base a nuestros resultados, el almacén con menos cambios significativos fue el suelo, lo que indica que la quema prescrita fue de menor severidad con impacto directo en las propiedades del mantillo. Esto sugiere, que la quema cumple con su objetivo establecido, el cual, es no dañar la entidad del suelo.
3. El suelo mostró mayor resistencia que el mantillo, sin embargo, los compuestos disueltos son los más propensos en ser inaccesibles para los organismos, ya sea por su pérdida a través de la lixiviación o por la precipitación, lo cual, repercute en la productividad y suministro de nutrientes para la rápida recuperación del ecosistema terrestre.

9. LITERATURA CITADA

- Adetunji, A., F. Lewu, R. Mulidzi, y B. Ncube (2017) The biological activities of β -glucosidase, phosphatase and urease as soil quality indicators: a review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 17(3):59-65.
- Alcañiz, M., L. Outeiro, M. Francos, J. Farguell, y X. Úbeda (2016) Long-term dynamics of soil chemical properties after a prescribed fire in a Mediterranean forest (Montgrí Massif, Catalonia, Spain). *Science of the Total Environment*, 572(1):1329-1335.
- Alcañiz, M., L. Outeiro, M. Francos, y X. Úbeda (2018) Effects of prescribed fire on soil properties: a review. *Science of the Total Environment*, 613-614:944-957.
- Alef, K. y P. Nannipieri (1995) *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. London UK: Academic Press.
- Allison, S. y P. Vitousek (2005) Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology and Biochemistry*, 37:937-944. DOI:10.1016/j.soilbio.2004.09.014
- Almendros, G., y FJ González-Vila (2012) Wildfires, soil carbon balance and resilient organic matter in Mediterranean Ecosystem. A review. *Spanish Journal of Soil Science*, 2(2): 8-33.
- Armas-Herrera, C., D. Martí, O. Badía, A. Ortiz-Perpiñá, A. Girona-García y J. Porta (2016) Immediate effects of prescribed burning in the Central Pyrenees on the amount and stability of topsoil organic matter. *Catena*, 147: 238-244.
- Armson, K. (1977) *Forest Soils: Properties and Processes*. Toronto, Canadá: University of Toronto Press.
- Badía, D., y C. Martí (2003) Effect of Simulated Fire on Organic Matter and Selected Microbiological Properties of Two Contrasting Soils. *Arid Land Research and Management*, 17(1):55-69.
- Ball, P., M. Mackenzie, T. DeLuca y W. Holben (2010) Wildfire and Charcoal Enhance Nitrification and Ammonium-Oxidizing Bacterial Abundance in Dry Montane Forest Soils. *Journal of Environmental Quality*, 39(4):1244-1253.
- Bodi, M., D. Martin, V. Balfour, C. Santín, S. Doerr, P. Perreira, J. Mataix-Solera (2014) Wildland fire ash: production, composition and eco-hydro-geomorphic effects. *Earth-Science Reviews*, 130:103-127.

- Boerner, R. y J. Brinkman (2003) Fire frequency and soil enzyme activity in southern Ohio oak-hickory forests. *Applied Soil Ecology*, 23(2):137-146.
- Boerner, R., K. Decker y E. Kennedy-Surtherland (2000) Prescribed burning effects on soil enzyme activity in a southern Ohio hardwood forest: a landscape-scale analysis. *Soil Biology y Biochemistry*, 23:899-908.
- Bremer, J. (1996). Nitrogen-Total En: Sparks, DL (ed). Methods of soil analysis Part. 3 Chemical Methods, SSSA Book Series 5. Madison, Wisconsin: *American Society Agronomy*, 1085-1121.
- Caon, L., R. Vallejo, CJ Ritsema, y V. Geissen (2014) Effects of wildfire on soil nutrients in Mediterranean ecosystems. *Earth-Science Reviews*, 139:47-58.
- Catalanotti, A. (2009). Effects of prescribed burning on soil and vegetation (Tesis de Doctorado) Universidad de Naples Federico II, Campania, Italia.
- Cerdá, A. y P. Robichaud, (2009). *Fire Effects on Soils and Restoration Strategies*. Oxford, UK: Science Publishers.
- Cerrano-Paredes, J., J. Villanueva-Díaz, R. Cervantes-Martínez, P. Fulé, L. Yocom, G. Esquivel-Arriaga y E. Jardel-Peláez (2015) Historia de incendios en un bosque de pino de la sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Bosque*, 36(1):41-52.
- Chávez-Vergara, B., A. Merino, A. González-Rodríguez, K. Oyama, y F. García-Oliva (2018) Direct and legacy effects of plant-traits control litter decomposition in a deciduous oak forest in Mexico. *PeerJ* 6:e5095; DOI 10.7717/peerj.5095
- Chávez-Vergara, B., Merino, A., Vázquez-Marufo, G., y García-Oliva, F. (2014). Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico. *Geoderma*, 235-236:113-145.
- CONAFOR. (Julio de 2018). Obtenido de <http://www.gob.mx/conafor>
- Cuevas-Reyes, P. (2010). Importancia de la resiliencia biológica como posible indicador del estado de conservación de los ecosistemas: implicaciones en los planes de manejo y conservación de la biodiversidad. *Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias*, 12(1):1-7

- Da Silva Pereira, PA., P. Mierauskas, X. Ubeda, J. Mataix-Solera, y A. Cerda (2012) Fire in protected areas: the effect of protection and importance of fire management. *Aplinkos tyrimai, inžinerija ir vadyba*, 1(59):53-62.
- Eivazi, F. y M. Bayan (2011) Effects of long-term prescribed burning on the activity of select soil enzymes in an oak-hickory forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(10) 1799-1804.
- García-Oliva, F., R. Sanford y E. Kelly (1999) Effects of slash-and-burn management on soil aggregate organic C and N in a tropical deciduous forest. *Geoderma*, 88(1):1-12.
- Goberna, M., C. García, H. Insam, M. Hernández y M. Verdú (2012) Burning Fire-Prone Mediterranean Shrublands: Immediate Changes in Soil Microbial Community Structure and Ecosystem Functions. *Microbial Ecology*, 64(1):242-255.
- Hanan, E., J. Schimel, K. Dowdy y C. D'Antonio (2016) Effects of substrate supply, pH, and char on net nitrogen mineralization and nitrification along a wildfire-structured age gradient in chaparral. *Soil Biology and Biochemistry*, 95:87-99.
- Hatten, L., D. Zabowki, A. Ogden y W. Thies (2008) Soil organic matter in a ponderosa pine forest with varying seasons and intervals of prescribed burn. *Forest Ecology and Management*, 255:2555-2565.
- Hernández, T., C. García y I. Reinhardt (1997) Short-term effect of wildfire on the chemical, biochemical and microbiological properties of Mediterranean pine forest soils. *Biology and Fertility Soils*, 25(2):109-116.
- Huffman, E. (1977) Performance of a new automatic carbon dioxide coloumeter. *Microchemical Journal*, 22(4):567-573.
- Jardel-Peláez, E., D. Pérez-Salicrup, E. Alvarado y J. Morfín-Ríos (2014) *Principios y criterios para el manejo del fuego en ecosistemas forestales*. Méxio : Comisión Nacional Forestal. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo.
- Jiménez-Morrillo, N., J. González-Pérez, G. Almendros, M. De la Rosa, D. Waggoner, A. Jordán y P. Hatcher (2018) Ultra-high resolution mass spectrometry of physical speciation patterns of organic matter in fire-affected soils. *Journal of Environmental Management*, 255(1):139-147.

- Joergensen, R. y T. Mueller (1996). The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: Calibration of the kEN value. *Soil Biology and Biochemistry*, 28(1) 33-37.
- Johnstone, J., C. Allen, J. Franklin, L. Frelich, B. Harvey, P. Higuera, M. Turner (2016) Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7):369-378.
- Jórdan, A., L. Zavala, A. Granged, A. Gordillo-Rivero, J. García-Moreno, P. Pereira y N. Alanís (2015) Wettability of ash conditions splash erosion and runoff rates in the post-fire. *Science of the Total Environment*, 572:1261-1268
- Karhu, K., M. Auffret, J. Dungait, D. Hopkins y J. Prosser (2014) Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature*, 513(7516):81-84.
- Ketterings, Q. y J. Bigham (2000) Soil color as an indicator of slash-and-burn fire severity and soil fertility in Sumatra, Indonesia. *Soil Science Society of American Journal*, 64:1826-1833.
- Khoury, E., y J. Oliveira (2006) Efectos del fuego prescrito sobre matorral en las propiedades del suelo. *Investigación agraria: Sistemas y recursos forestales*, 15(3):262-270.
- Knicker, H. (2007). How does fire affect the nature and stability of soil organic nitrogen and carbon? A review. *Biogeochemistry*, 85(1):91-118.
- Knicker, H. (2011) Soil organic N - An under-rated player for C sequestration in soils? *Soil Biology and Biochemistry*, 43:118-129.
- Kurek, D. (2010). Effects of prescribed burning on soil physical, biological and chemical properties of the Oak Openings region of Northwest Ohio (Tesis de maestría) Universidad de Toledo, Toledo, España
- Kurth, V., S. Hart, C. Ross, J. Kaye y P. Fule (2014) Stand-replacing wildfires increase nitrification for decades in southwestern ponderosa pine forests. *Oecologia*, 175:395-407.
- Lara-Ponce, E., L. Caso-Barrera y M. Aliphath-Fernández (2012) El Sistema Milpa Roza, tumba y quema de los mayas Itzá de San Andrés y San José, Petén Guatemala. *Ra Ximhaj*, 8(2):71-92.

- Lládo, S., R. López-Mondéjar y P. Baldrian (2017) Forest Soil Bacteria: Diversity, Involvement in Ecosystem Processes, and Response to Global Change. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 81(2):1-27
- López-Poma, R. y S. Bautista (2014) Plant regeneration functional groups modulate the response to fire of soil enzyme activities in a Mediterranean shrubland. *Soil Biology and Biochemistry*, 79(5):5-13.
- Luo, L., H. Meng y J. Gu (2017) Microbial extracellular enzymes in biogeochemical cycling of ecosystems. *Journal of Environmental Management*, 197:539-549.
- Maestre, F., J. Cortina, S. Bautista, J. Bellot, y R. Vallejo (2003) El papel de la heterogeneidad ambiental en la restauración de ecosistemas degradados. *Ecología*, 17:25-45.
- Margalef, O., J. Sardans, M. Fernández-Martínez, R. Molowny-Horas, I. Janssens, P. Ciais, y J. Peñuelas (2017) Global patterns of phosphatase activity in natural soils. *Scientific Reports*, 7(1337):1-13.
- Margesin, R., S. Gander, G. Zacke, A. Gounout y F. Schinner (2003) Hydrocarbon degradation and enzyme activities of cold-adapted bacteria and yeasts. *Extremophiles*, 7(6):451-458
- Margesin, R., A. Zimmerbauer y F. Schinner (1999) Soil lipase activity a useful indicator of oil biodegradation. *Biotechnology Techniques*, 13(12):859-863.
- Mataix-Solera, J., A. Cérda, V. Arcenegui y L. Zavala (2011) Fire effects on soil aggregation: A review. *Earth-Science Reviews*, 109(1-2):44-60.
- Mataix-Solera, J., F. García-Orenes y G. Bárcenas-Morena (2009) Forest Fire effects on Soil Microbiology. En A. Cerdá, y P. Robichaud, *Fire Effects on Soils and Restoration Strategies* (pág. 605). España: Science Publishers.
- Merino, A., B. Chávez-Vergara, J. Salgado, M. Fonturbel, F. Darcía-Oliva y J. Vega (2015) Variability in the decomposition of charred litter generated by wildfire in the different ecosystem. *Catena*, 133:52-63.
- Merino, A., M. Fonturbel, C. Fernández, B. Chávez-Vergara, F. García-Oliva y J. Vega (2018) Inferring changes in soil organic matter in post-wildfire soil burn severity levels in a temperate climate. *Science of Total Environment*, 627:622-632.
- Merino, A., E. Jiménez, C. Fernández, M. Fonturbel, J. Campo y J. Vega (2019) Soil organic matter and phosphorus dynamics after low intensity prescribed

- burning in forests and shrubland. *Journal of Environmental Management*, 15(234):214-225.
- Miesel, J., E. Boerner y C. Skinner (2011) Soil nitrogen mineralization and enzymatic activities in fire and fire surrogate treatments in California. *Canadian Journal Of Soil Science*, 91(6):935-946.
- Montaño, N., F. García-Oliva y V. Jaramillo (2007) Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant and Soil*, 295(1):265-277.
- Montoya, S., G. Marín y E. Ortega (2014) Impact of prescribed burning on soil properties in a Mediterranean area (Granada, SW Spain). *Spanish Journal of Soil Science*, 4(1):88-98.
- Moore, T., J. Trofymow, C. Prescott, J. Fyles y B. Titus (2006) Patterns of Carbon, Nitrogen and Phosphorus dynamics in decomposing foliar litter in Canadian Forests. *Ecosystems*, 9(1):46-62.
- Mooshammer, M., F. Hofhansl, A. Frank, W. Wanek, I. Hämmerle y S. Leitner (2017) Decoupling of microbial carbon, nitrogen, and phosphorus cycling in response to extreme temperature events. *Science Advances*, 3(5):13-19.
- Moritsuka, N., K. Matsuoka, K. Katsura, S. Sano y J. Yanai (2014) Soil color analysis for statistically estimating total carbon, total nitrogen and active iron contents in Japanese agricultural soils. *Soil Science and Plant Nutrition*, 60(4):475-485.
- Muqadas, B., X. Zhou, T. Lewis, C. Wild, y C. Chen (2015) Long-term frequent prescribed fire decreases surface soil carbon and nitrogen pools in a wet sclerophyll forest of Southeast Queensland, Australia. *Science of The Total Environment*, 536:39-47.
- Murphy, J., D. Johnson, W Miller y R. Blank (2006) Wildfire effects on soil nutrients and leaching in a Tahoe. *Journal of Environmental Quality*, 35(2):479-489.
- Neary, D., C. Klopatek, L. DeBano y P. Ffolliott (1999) Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecology and Management*, 122:51-71.
- Nocentini, C., G. Certini, H. Knicker y O. Francioso (2010) Nature and reactivity of charcoal produced and added to soil during wildfire are particle-size dependent. *Organic Geochemistry*, 41(7):682-689.

- Orwin, K., y D. Wardle (2004) New indices for quantifying the resistance and resilience of soil biota to exogenous disturbances. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(11):1907-1912.
- Owitti, D., I. Tazisong y Z. Senwo (2017) Microbial and organic matter patterns in a prescribed burned and thinning managed forest ecosystem. *Ecosphere*, 8(12):112.
- Palese, A., G. Giovannini, S. Lucchesi, S. Dumontet y P. Perucci (2004) Effect of fire on soil C, N and microbial biomass. *Agronomie, EDP Sciences*, 24(1):47-53.
- Paul, E. (2017). *Soil microbiology, ecology and biochemistry*. USA: Academic Press
- Prendergast-Miller, M., A. De Menezes y L. Macdonald (2017) Wildfire impact: natural experiment reveals differential short-term changes in soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(17):1-13
- Quintero-Gradilla, S., F. García-Oliva, R. Cuevas-Guzmán, E. Jardel-Peláez y A. Martínez-Yrizar (2015) Soil Carbon and nutrient recovery after high-severity wildfire in México. *Fire Ecology*, 11(3):45-61.
- Robertson, P., C. Coleman, C. Bledson y P. Sollins (1999) *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford, New York: University Press.
- Rodríguez-Trejo, D. (2015). *Incendios de Vegetación: Su ecología, manejo e historia*. México: Biblioteca Básica de Agricultura.
- Rodríguez, D. y R. Myers (2010) Using oak characteristics to guide fire regime restoration in Mexican pine-oak and oak forest. *Ecological Restoration*, 28(3):304-319.
- Rubio, E. (2006). *Frecuencia de incendios forestales en bosques de Pinus douglasiana del ejido Ahuacapán, Jalisco*. Autlán, México (Tesis de Licenciatura). Universidad de Guadalajara. Jalisco, México.
- Santín, C y S. Doerr (2016). Fire effects on soils: the human dimension. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371(1696): 20150171
- Schaller, J., A. Tischer, E. Struyf, M. Bremer, D. Unzué-Belmonte y K. Potthast (2015) Fire enhances phosphorus availability in topsoils depending on binding properties. *Ecology*, 96(6):1598-1606.
- Sinsabaugh, R., y J. Follstad-Shah (2011) Ecoenzymatic stoichiometry of recalcitrant organic matter decomposition: the growth rate hypothesis in reverse. *Biogeochemistry*, 102(1):31-43.

- Sollins, P., P. Homman y B. Caldwell (1996). Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanism and controls. *Geoderma*, 74:65-105.
- Úbeda, X., P. Pereira, L. Outerio y D. Martín (2009) Effects of fire temperature on the physical and chemical characteristics of the ash from two plots of cork oak (*Quercus suber*). *Land Degradation and Development*, 20(6):589-608.
- Ulery, A. y R. Graham (1993) Forest Fire Effects on Soil Color and Texture. *Soil Science Society of American Journal*, 18(2):135-140.
- Ulery, A., R. Graham, B. Goforth y K. Hubbert (2017). Fire effects on cation exchange capacity of California forest and woodland soils. *Geoderma*, 128:125-130.
- Vega, J., C. Fernández y T. Fonturbel (2015) Comparing the effectiveness of seeding and mulching+seeding in reducing soil erosion after a high severity fire in Galicia (NW Spain). *Ecological Engineering*, 74:206-212.
- Vesterdal, L., I. Schmidt, I. Callesen, L. Nilsson y P. Gundersen (2007) Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 255:35-48.
- Vieira, D., C. Fernández, J. Vega y J. Keizer (2015) Does soil burn severity affect the post-fire runoff and interrill erosion response? A review based on meta-analysis of field rainfall simulation data. *Journal of Hydrology*, 523:452-463.
- Vitousek, P. y R. Sanford (1986) Nutrient Cycling in Moist Tropical Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:137-167.
- Waldrop, M., D. Zak, R. Sinsabaugh, M. Gallo y C. Lauber (2004) Nitrogen deposition modifies soil carbon storage through changes in microbial enzymatic activity. *Ecological Applications*, 14(4):1172-1177.
- Wilson, T. y J. Warren (2015) Bulk Density and Carbon Concentration Variance Influence on Soil Carbon Stock Measurements. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 46(18): 2342-4356.
- Wüthrich, C., Schaub, D., Weber, M., Maxer, P., y Conedera, M. (2002). Soil respiration and soil microbial biomass after fire in a sweet chestnut forest in southern Switzerland. *Catena*, 48:201-215.
- Xiang, X., Y. Shi, J. Yang, J. Kong, L. Xiangui, H. Zhang, H. Chu (2014) Rapid recovery of soil bacterial communities after wildfire in a Chinese boreal forest. *Scientific Reports*, 4(3829):50-62.

- Xue, L., Q. Li, y H. Chen (2014) Effects of a Wildfire on Selected Physical, Chemical and Biochemical Soil Properties in a *Pinus massoniana* Forest in South China. *Forests*, 5(12):2947-2966.
- Yan, Y. y Y.Luo (2011) Carbon:nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2):354-361.
- Yildiz, O., D.Esen, M. Sarginci y B: Tropak (2010) Effects of forest fire on soil nutrients in Turkish pine (*Pinus brutia*) Ecosystems. *Journal of Environmental Biology*, 31(1-2):11-13.
- Zhang, M., W. Wang, D. Wang, H. Marijke y Z. Xu (2018) Short-term responses of soil nitrogen mineralization, nitrification and denitrification to prescribed burning in a suburban forest ecosystem of subtropical Australia. *Science of the Total Environment*, 15(642):879-886.
- Zhao, H., D. Tong, Q. Li, X. Lu y G. Wang (2012) Effect of fires on soil organic carbon pool and mineralization in a Northeastern China westland. *Geoderma*, 189-190:532-539
- Zhao, Y., Y. Wang, Z. Xu y L. Fu (2015) Impacts of prescribed burning on soil greenhouse gas fluxes in a suburban native forest of south-eastern Queensland, Australia. *Biogeosciences*, 12:6279-6290