



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

Biología



Respiración microbiana en una secuencia bioclimática en
suelos de origen volcánico en el Parque Nacional
Iztaccíhuatl-Popocatepetl

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGO PRESENTA:

TORRES DOMÍNGUEZ MITZI EVELYN

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Gerardo Cruz Flores

ASESORES INTERNOS:

M. en C. Alma Bella López López

M. en C. Juan Manuel Valderrábano Gómez



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
UNIDAD DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
CARRERA DE BIOLOGÍA
FORMATO F-5



OFICIO DE FECHA DE EXAMEN

MTRA GRACIELA ROJAS VÁZQUEZ
JEFA DE LA UNIDAD DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
 Presente

Le comunico que al alumno: TORRES DOMINGUEZ MITZI EVELYN con número de cuenta 312033394 de la carrera **BIOLOGÍA** se le ha fijado el día 27 de Noviembre de 2019 a las 11:00 hrs., para presentar la réplica oral de su examen profesional, que tendrá lugar en esta facultad, ante el siguiente jurado:

CARGO	NOMBRE
PRESIDENTE	MTRO. LOPEZ BARRERA FAUSTINO
VOCAL	DR. CRUZ FLORES GERARDO
SECRETARIO	DR. VALDIVIA ANISTRO JORGE ANTONIO
SUPLENTE	MTRO. VALDERRABANO GOMEZ JUAN MANUEL
SUPLENTE	MTRA. LOPEZ LOPEZ ALMA BELLA

FIRMA

El título del trabajo escrito que se presenta es:

RESPIRACIÓN MICROBIANA EN SUELOS DE ORIGEN VOLCÁNICO EN UNA SECUENCIA BIOCLIMÁTICA EN EL PARQUE NACIONAL IZTACCÍHUATL-POPOCATÉPETL.

En la modalidad de: **TESIS**

DE ESTUDIOS
ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
 CDMX, a 22 de Octubre de 2019

DR. VICENTE JESÚS HERNÁNDEZ ABAD
 DIRECTOR DE LA FACULTAD DE ESTUDIOS
 DE BIOLOGÍA

[Firma manuscrita]

En el interior de la Tierra hay energías de alegría, paz y amor que se expresan por ejemplo, a través de una flor que crece en el suelo, los alimentos que salen de él y todo lo que la hace hogar del hombre. La vida tiene un número infinito de formas y el deber de los científicos es encontrar todas ellas, puesto que, la belleza y el aroma de las rosas pueden ser utilizados como una medicina y los rayos del sol como alimento.

N. Tesla.

Todo lo que ocurra a la tierra, le ocurrirá también a los hijos de la tierra. Cuando los hombres escupen en el suelo, se están escupiendo a sí mismos. Esto es lo que sabemos: la tierra no pertenece al hombre, es el hombre el que pertenece a la tierra. Esto es lo que sabemos: todas las cosas están ligadas como la sangre que une a una familia. El sufrimiento de la tierra se convertirá en sufrimiento para los hijos de la tierra. El hombre no ha tejido la red que es la vida, solo es un hilo más de la trama. Lo que hace con la trama se lo está haciendo a sí mismo.

Gran Jefe Seattle

El alumno se hace con maestro, sin maestro y a pesar del maestro.

José Bulmaro Torres Jiménez (papá)

Dedicatoria

A quienes me han apoyado y me han hecho crecer.

A mi papá, mamá y a mi hermana.

Agradecimientos

A la institución que formó gran parte de mi educación y enseñanza, la Universidad Nacional Autónoma de México.

A todos los maestros que han aportado a mi formación profesional y constante transformación personal.

Gracias a todos mis asesores de tesis por la infinita paciencia que me mostraron.

Gracias especialmente al doctor Gerardo Cruz Flores y a Alma Bella López López por iniciarme en el apasionante mundo del suelo, por la constante atención a mi trabajo. Al maestro Juan Manuel Valderrábano y Carlos Cornejo por enseñarme a expresar ideas y a Inyasid por ser mi mentor en la técnica de CBM. Gracias por la pasión que me compartieron en mi transcurso por este complejo, en el laboratorio 8 de la UMIEZ, en la FES Zaragoza.

A los acompañantes de mi camino y catalizadores de mis aventuras, amistades de momentos y amortiguadores de tragedias: Melanie Fair Torres Domínguez, Ricardo Rodríguez Colocía, Cristian Ramirez Guillen, Mariel Flores Villalobos, Giovanni Sánchez, Xóchitl Torres, Sandra Medina, entre otros.

CONTENIDO	VI
ÍNDICE DE CUADROS	VIII
ÍNDICE DE FIGURAS	VIII
ABREVIATURAS	IX
RESUMEN	X
ABSTRACT	XI
I. Introducción	1
II. Marco teórico	3
2.1. Descripción de la microbiota del suelo	3
2.2. Factores de control sobre la eficiencia microbiana en el uso de Carbono	5
2.2.1. Factores microclimáticos	6
2.2.2. Factores edáficos	9
2.2.3. Calidad de la materia orgánica	11
2.2.4. Coeficientes metabólicos microbianos	15
2.3. Tipos de mantillo	15
2.4. Relación C:N	17
2.5. Almacén de carbono en Andosoles	18
III. Zona de estudio	20
3.1. Clima	22
3.2. Hidrología	22
3.3. Paisaje	22
IV. Pregunta de investigación	24
V. Hipótesis	24
VI. Objetivos	24
VII. Justificación	25

VIII. Materiales y métodos	26
8.1. Trabajo de gabinete	26
8.2. Trabajo de campo	26
8.3. Trabajo de laboratorio	28
IX. Resultados y análisis	32
9.1.1. Actividad microbiana en suelos de régimen climático de suelo A: ústico isomésico	33
9.1.2. Actividad microbiana en suelos de régimen climático de suelo B: údico I- mésico/frígido	34
9.1.3. Actividad microbiana en suelos de régimen climático de suelo C: ústico isofrígido	36
9.2. Variación respiratoria microbiana en función de la calidad del mantillo y variables edáficas	38
9.2.1. Calidad de mantillo (y biomasa radical)	38
9.2.2. Variables edáficas (físicas: densidad aparente, humedad edáfica; químicas: pH, C:N, %N, %C)	41
9.3. Relación de los coeficientes de actividad y eficiencia microbiana con la formación de complejos órgano-minerales	46
X. Conclusiones	48
XI. Referencias	49

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.	Contenido de C en los suelos del mundo. Tomado de (Gamboa Cáceres, 2011)	18
Cuadro 2.	Clasificación de los regímenes de humedad y temperatura de los suelos del PNIP	23
Cuadro 3.	Comunidades vegetales registradas en el PNIP	
Cuadro 4.	Tipo de vegetación, régimen de humedad, temperatura, exposición, COS porcentual y actividad microbiana por gradiente altitudinal.	31
Cuadro 5.	Variables ordenadas por tipos de mantillo	39
Cuadro 6.	Contenido de raíces finas en porcentaje, extraídas manualmente en hexametafosfatos de sodio 0.5 N.	40

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Dinámica del ciclo de la MOS	1
Figura 2.	Diversidad de los microorganismos y su comparación con la porción mineral	3
Figura 3.	Intensidad de la actividad microbiana relacionada a la profundidad del suelo (cm)	5
Figura 4.	Comportamiento térmico del suelo por la utilización solar con relación al tipo de cobertura. FitzPatrick, 1980	7
Figura 5.	Sucesión vegetal típica en bosques templados respecto a la altitud	9
Figura 6.	Efecto de la textura en la infiltración del agua.	10
Figura 7.	Dinámica de la MOS, dos vías: humificación y mineralización	12
Figura 8.	Modelo de la dinámica del carbono en el suelo (Balesdent <i>et al.</i> , 2000)	13
Figura 9.	Composición de la lignina	14
Figura 10.	Clasificación y descripción de los tipos de mantillo	16
Figura 11.	Mapa del PNIP	20
Figura 12.	Modelo de Ruhe, tomado del manual para la descripción en campo de Siebe <i>et al.</i> , 2006. Imagen tomada de López-López, 2014.	26
Figura 13.	Mapa realizado con Google Earth (2018) mostrando los 10 puntos de muestreo, en laderas opuestas (solana y umbría), en un gradiente altitudinal	27

Figura 14.	Hoja de descripción edafo-ecológica para campo del manual de Siebe (2006)	27
Figura 15.	Recolección de muestras de mantillo (a), colecta de suelo del horizonte Ah ₁ (b) y registro de variables de campo (c y d)	28
Figura 16.	Caja Petri con raíces extraídas con agua y hexametáfosfato de sodio	29
Figura 17.	Titulación de KOH 0.5N con HCl 0.34 N y fenoftaleína como indicador, a las 48h de incubación	30
Figura 18.	Zona baja del estudio 3000 m snm, ladera solana	33
Figura 19.	Sitios de muestreo en ladera solana y umbría a 3300 m snm	34
Figura 20.	Carbono de Biomasa Microbiana (CBM) en laderas contrastantes, umbría y solana sobre un gradiente altitudinal en el PNIP	35
Figura 21.	Sitios de muestreo en ladera solana y umbría a 3800 m snm	36
Figura 22.	Sitios de muestreo en ladera solana y umbría a 4000 m snm.	37
Figura 23.	Sitios de muestreo en ladera solana y umbría a 4300 m snm	37
Figura 24.	Coefficiente metabólico en laderas umbría y solana sobre un gradiente altitudinal	38
Figura 25.	Tipos de mantillos encontrados en los sitios de muestreo	39
Figura 26.	CBM en función de la densidad aparente	41
Figura 27.	Eficiencia microbiana en función de la densidad aparente	42
Figura 28.	CBM respecto a la relación C:N	43
Figura 29.	Coefficiente metabólico en función a la relación C:N en exposición umbría y solana	44
Figura 30.	Comportamiento de la actividad microbiana, contenido porcentual del carbono y nitrógeno edáfico (%COS, %N), relación C:N, pH activo, porcentaje de humedad edáfica y densidad aparente respecto a pisos altitudinales y exposición solana y umbría	45
Figura 31.	Coefficiente metabólico microbiana respecto al contenido de Al _p y Fe _p	46
Figura 32.	Porcentaje de COS en función de la relación Al/C	47

ABREVIATURAS

PNIP	Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl
N	Nitrógeno
MOS	Materia orgánica del suelo
DA	Densidad aparente
COS	Carbono orgánico del suelo
CBM	Carbono de biomasa microbiana
Al _p	Aluminio extraído en pirofosfato de sodio
Fe _p	Fierro extraído en pirofosfato de sodio
T° m.a.	Temperatura media anual
pp m.a.	Precipitación media anual

Resumen

La actividad microbiana edáfica medida a través de los flujos de CO₂, desempeña un papel fundamental en la dinámica del ciclo del carbono al representar una fuente de CO₂ y de otros gases invernadero a la atmósfera. Su eficiencia depende de múltiples factores bióticos y abióticos; entre ellos, el clima, la altitud, tipos de suelo y vegetación, factores bien definidos en el Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl (PNIP), zona volcánica que contiene suelos con variables mineralógicas únicas que le permiten almacenar carbono en mayor cantidad. Es por ello que el presente trabajo tiene como finalidad conocer el comportamiento de la microbiota con respecto a sus relaciones con factores climáticos y edáficos, para lo cual se realizaron descripciones edafocológicas de cinco pares de sitios en diferentes altitudes con exposiciones opuestas. De cada sitio se tomaron muestras del horizonte Ah₁. Se determinaron algunas propiedades como pH, densidad aparente (DA), carbono orgánico del suelo (COS), nitrógeno total (N), carbono de biomasa microbiana (CBM), coeficiente metabólico microbiano ($q\text{CO}_2$), respiración basal (RB) y las concentraciones de Fe y Al en complejo con la materia orgánica (MO). La actividad microbiana se mostró sensible a factores climáticos por encima de los 3800 m snm y a factores edáficos por debajo de ésta. Los mayores valores de RB se registraron ante condiciones de temperaturas y humedades intermedias (5.5-14°C y 800-1400 mm) donde la vegetación aporta mayor cantidad y tipo de materia orgánica en la asociación bosque de *Pinus hartwegii* con zacatonal montano y bosques mixtos. Sobre los 3800-4000 m, los valores de RB (1.2-2.0 Mg CO₂ ha⁻¹ día⁻¹) fueron cuatro veces mayores que a 4300 m (0.44-0.46 Mg CO₂ ha⁻¹ día⁻¹) y dos veces mayores que en los 3000 y 3300 m (0.41-0.99 Mg CO₂ ha⁻¹ día⁻¹). Sin embargo, el contenido de COS y el CBM fueron mayores debido a un bajo coeficiente metabólico, lo que coincide con las altas concentraciones de Al y Fe que forman complejos órgano-minerales que limitan la descomposición de la MOS, por lo que estos sitios representan los mayores reservorios de COS. También se encontró que el pH no fue determinante en el CBM, pero sí con el $q\text{CO}_2$, porque los suelos más ácidos fueron menos eficientes en la mineralización de COS debido a la formación de complejos órgano-minerales, que se rige principalmente por esta variable.

Palabras clave: *Carbono orgánico de suelo, carbono de biomasa microbiana, suelo volcánico, altitud, orientación*

Abstract

Edaphic microbial activity measured through CO₂ flows, plays a fundamental role in the dynamics of carbon cycle by representing a source of CO₂ and other greenhouse gases into atmosphere. Its efficiency depends on multiple biotic and abiotic factors; among them, the climate, altitude and soil and vegetation types, well-determined factors in the Iztaccihuatl-Popocatepetl National Park (IPNP), a volcanic zone that contains soils with unique mineralogical variables that allow it to sequester carbon in greater quantity. That is why the present work has how to apply to know the behavior of the microbiota and its relationships with climatic and edaphic factors, for which edaphoecological descriptions of five pairs of sites at different altitudes with opposite exposures are required. Samples of Ah₁ horizon were taken from each site. Some soil properties were determined: pH, bulk density (BD), soil organic carbon (SOC), total nitrogen (N), microbial biomass carbon (MBC), microbial metabolic coefficient ($q\text{CO}_2$), basal respiration (BR) and concentrations of Fe and Al complexed with organic matter (OM). Microbial activity establishes sensitive factors above 3800 m asl and edaphic factors below it. The highest values of BR were recorded under conditions of intermediate temperatures and humidity (5.5-14 ° C and 800-1400 mm) where vegetation type contributes more quantity and type of organic matter in the association of *Pinus hartwegii* forest with montane zacatonal and mixed forests. Over 3800-4000 m, the RB values (1.2-2.0 Mg CO₂ ha⁻¹ day⁻¹) were four times greater than at 4300 m (0.44-0.46) and twice as high as at 3000 and 3300 m (0.41 -0.99). However, the content of SOC and MBC were higher due to a low metabolic coefficient, which coincided with the high risk factors of Al and Fe that form organo-mineral complexes that limit the decomposition of SOM, so these sites represent the largest reservoirs of SOC. They also found that soil pH was not determinant in the MBC, but with the $q\text{CO}_2$, because the more acidic soils were less efficient in the mineralization of SOC due to the formation of organic-mineral complexes, which is governed mainly by this variable.

Key Words: *Soil organic carbon, Microbial biomass carbon, volcanic soil, altitude, exposition*



I. INTRODUCCIÓN

La respiración microbiana edáfica se refiere al desprendimiento del CO₂ por unidad de tiempo como consecuencia del metabolismo de los microorganismos del suelo (García & Rivero, 2008). Recientemente, la estimación de la actividad metabólica microbiana ha adquirido gran relevancia porque desempeña un papel fundamental en la dinámica del ciclo del carbono (C), tanto en el almacenamiento del C como en la descomposición de la materia orgánica del suelo (MOS), por lo que puede representar una fuente importante de CO₂ y de otros gases de efecto invernadero para la atmósfera, y ser también fuente de energía para los ecosistemas (Figura 1).

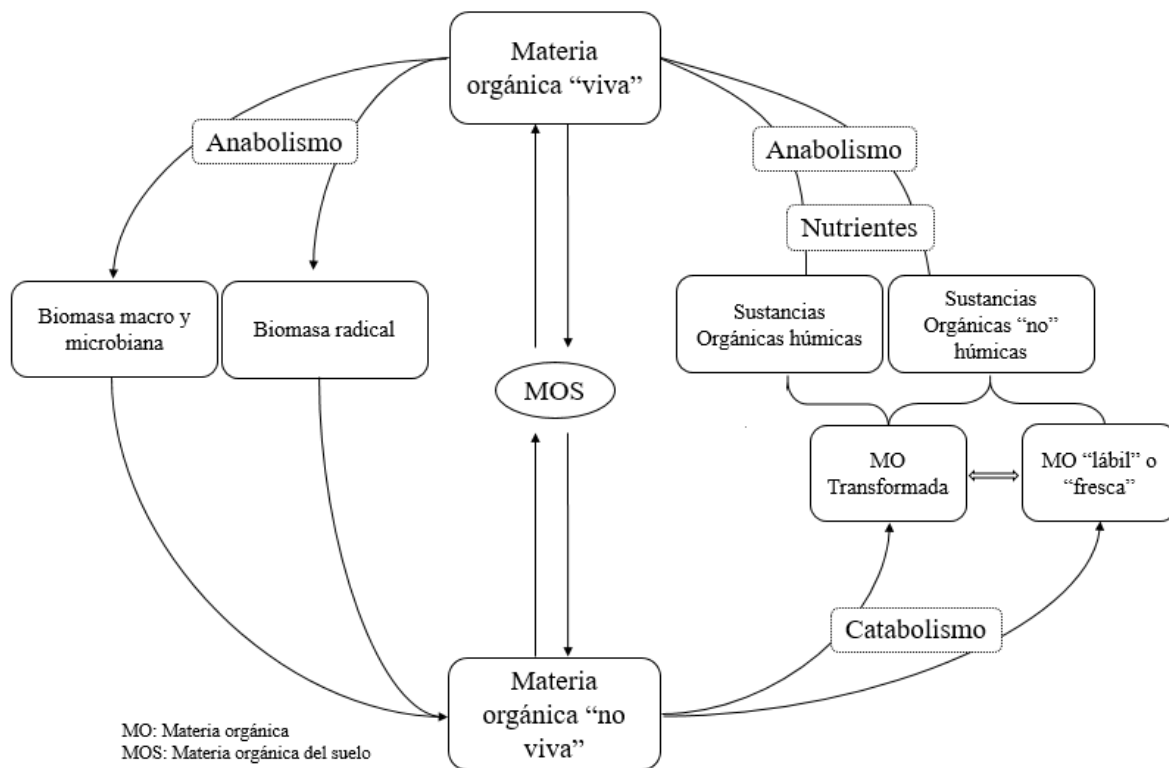


Figura 1. Dinámica del ciclo de la MOS (Tomado de Sánchez, 2012).

Durante la descomposición de la materia orgánica (MO), una parte del C es devuelto a la atmósfera en forma de CO₂, mientras que otra, relacionada al anabolismo, da origen al ensamblaje de las moléculas sencillas en otras más complejas, propias de los sistemas vivos: proteínas, polisacáridos, lípidos y ácidos nucleicos que se concentran en los organismos (Guerrero-Ortiz, 2012). Sin embargo, cuando ésta masa viva se desprende, es rizodepositada (por ejemplo, en la rizosfera), cumple su ciclo vital, muere y/o sufre rupturas por circunstancias de diferente índole, y finalmente llega al suelo como necromasa.



Esta MO nuevamente se metaboliza y así ocurre un ciclaje permanente de los nutrientes llamado *mineralización*. Los microorganismos actúan sobre los minerales primarios y secundarios, para dejar minerales disponibles en el suelo a través de un proceso llamado *solubilización*. En este ciclaje permanente, las moléculas, productos finales del metabolismo de un organismo, son el sustrato inicial para varios organismos más (Sánchez, 2012).

La relación promedio entre el C acumulado en los suelos y el almacenado en la vegetación varía según el tipo de ecosistema, como ejemplo, mundialmente en los bosques, el C ha sido estimado en 861 Pg (1 Pg = 1×10^{15} g), de los cuales, 44% se encuentra en el suelo, 42% en la biomasa aérea, 8% en la madera muerta y 5% se encuentran en el mantillo (Pan *et al.*, 2011), esto sugiere que aproximadamente la mitad del C de los ecosistemas forestales se encuentra en el piso forestal y en el suelo (Galicía, 2016). La eficiencia para atrapar C en el suelo es afectada por variaciones en las propiedades que lo limitan como son: la altitud, composición vegetal, tasa de crecimiento y mortalidad, composición química del material biológico vegetal, así como el tipo de suelo, topografía y clima. En particular, el C orgánico del suelo (COS) es un componente esencial del ciclo global del C representando hasta 69,8 % del C orgánico de la biósfera que se puede encontrar tanto en forma de residuos orgánicos poco alterados como en formas de humus o en estructuras muy condensadas de composición próxima al C elemental (Martínez-Martínez, 2009).

Los suelos volcánicos son de especial interés porque contienen una cantidad desproporcionada de C en la MOS y aunque comprenden menos del 1% de la superficie terrestre (Dahlgren *et al.*, 2004); almacenan hasta 5% del C global del suelo según Eswaran *et al.*, (1993). El C en los Andosols es estabilizado mediante la formación de complejos Al-humus; y por esta razón, es altamente resistente a la descomposición, de tal forma que el tiempo medio de residencia de C en suelos de origen volcánico es muy alto y la tasa de circulación muy baja (Galicía, 2016).

Por lo citado anteriormente, en esta investigación se evaluó la actividad de la microbiota a través de su respiración y de los coeficientes metabólicos (qCO_2) en función del régimen climático del suelo, variables edáficas, además de la concentración y las relaciones Fe_p y Al_p acomplejados con el humus en suelos de origen volcánico del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl.

II. MARCO TEÓRICO

2. 1 Descripción de la microbiota del suelo

El suelo es en sí mismo un ecosistema, del cual 93% es material mineral y el resto es orgánico; de este último 85% corresponde a MO muerta o *necromasa*; el 10% a las raíces de la vegetación y 5% a la microbiota edáfica o *edafón*. El edafón es MO con actividad biológica, en él se encuentran las bacterias, los actinomicetos, los hongos y las algas que representan hasta el 80% del total de su composición y el resto de la parte orgánica de suelo lo componen lombrices de tierra, la mesofauna y macrofauna (Figura 2) (Tan., 2014).

La microbiota se encuentra generalmente en la rizosfera y en los primeros diez centímetros del suelo por lo que mientras mayor es la profundidad, las poblaciones de la microbiota disminuyen. A la microflora pertenecen las bacterias (eubacterias y arqueobacterias), los hongos y las algas; en la microfauna se relaciona al grupo de los protozoos (Jaramillo, 2002). Todos ellos actúan en forma conjunta para descomponer la MOS.

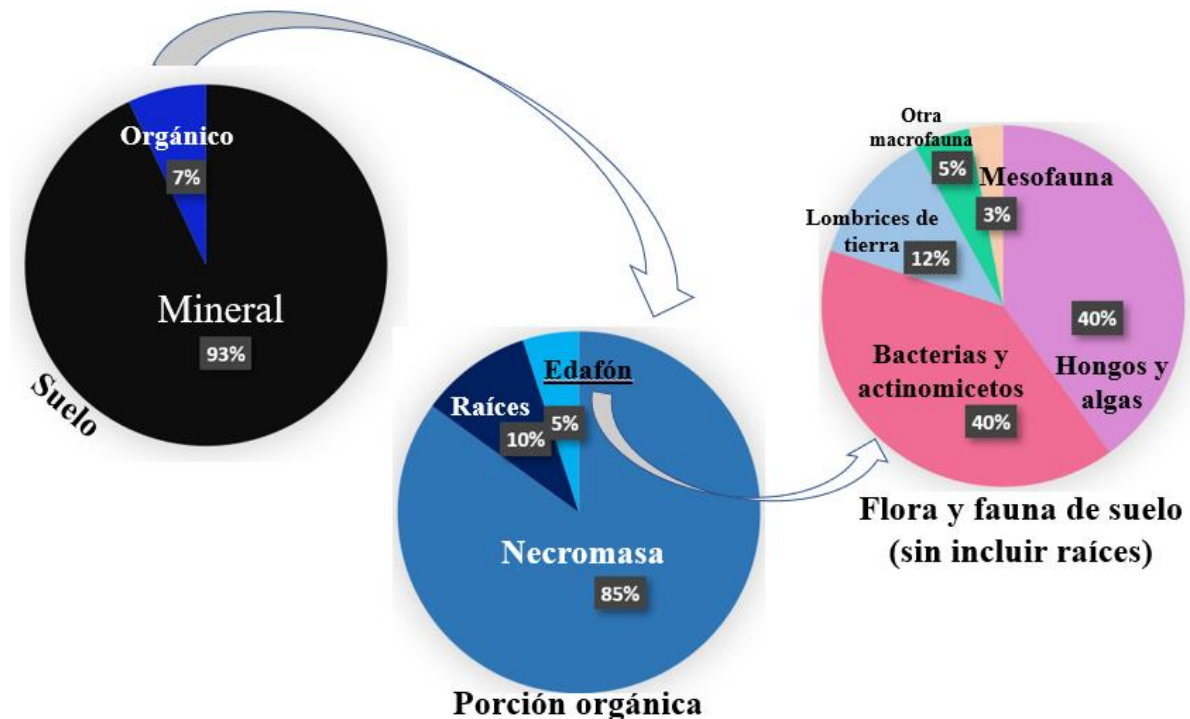


Figura 2. Diversidad de los microorganismos y su comparación con la porción mineral (Adaptado de Tan, 2014).

Las bacterias son el grupo con mayor número de individuos en sus poblaciones, sin embargo, se ve superada en biomasa por las poblaciones fúngicas del suelo. Son importantes para la mineralización



de la MO y en el reciclaje de nutrientes como el nitrógeno (N), fósforo (P), azufre (S), hierro (Fe) y manganeso (Mn). Aunque las bacterias no tienen un hábitat específico, algunas se pueden encontrar adheridas a la superficie de las partículas de suelo como agregados o interactuando específicamente con las raíces de las plantas (Rendón, 2014).

La concentración de bacterias por gramo de suelo que se halla alrededor de las raíces de las plantas (*rizósfera*) es mucho mayor que en el resto del suelo debido a los altos niveles de nutrientes que se localizan en la zona que rodea a las raíces y que permiten el desarrollo de poblaciones microbianas (Calvo, 2008).

Los actinomicetos pertenecen al grupo de las Eubacterias, son organismos aerobios muy activos en la descomposición de celulosa y de otros compuestos orgánicos más resistentes y complejos del suelo, por lo cual son importantes en la humificación de la MO (Rendón, 2014).

Las bacterias Gram negativas y los actinomicetos son incapaces de utilizar los compuestos húmicos, pero muestran una actividad intensa y un crecimiento rápido sobre sustratos fácilmente utilizables, excrementos de animales y restos de animales muertos (Alonso, 2015).

La microbiota fúngica y bacteriana prolifera en las primeras fases de descomposición de la MOS, en particular si el N es abundante, mientras que la actividad de los actinomicetos se observa cuando ya los compuestos son más fácilmente degradables y la presión competitiva es menor. Los hongos se establecen cerca de la superficie del suelo, debido a su naturaleza aeróbica. Sus funciones constan en descomponer tejidos vegetales tales como la celulosa y lignina; además de formar redes con el micelio alrededor de las partículas del suelo, lo que favorece la formación de los agregados y estructura del suelo (Gómez, 2013).

Las algas son organismos fotoautótrofos importantes en el proceso de colonización del material parental. Ellas contribuyen al inicio del proceso de formación de suelo. Además, en suelos ya formados son una fuente importante de MO (Rendón, 2014).

Los protozoos miden menos de 100 μm , son móviles y actúan como predadores de ciertas poblaciones bacterianas. Son más abundantes entre los primeros 15 y 20 cm de profundidad, en la fase gaseosa del suelo. El tamaño y la actividad de la microfauna están estrechamente relacionados con la densidad bacteriana. A pesar de la ubicuidad y abundancia de los protozoarios, una de las funciones más evidentes en el suelo es la regulación del tamaño de las comunidades bacterianas (Gómez, 2013).

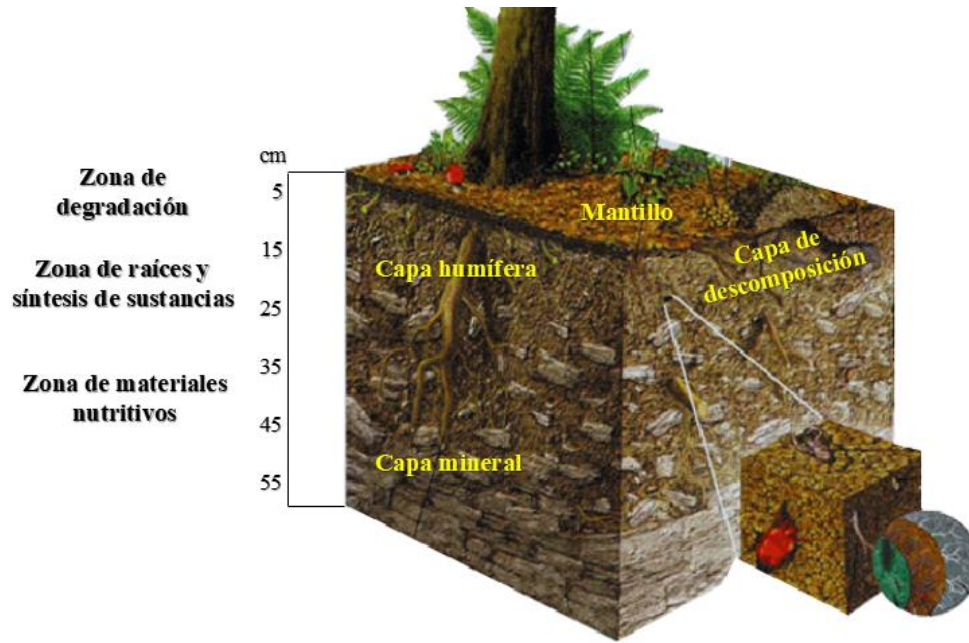


Figura 3. Actividad microbiana relacionada a la profundidad del suelo (cm) (Modificado de madridmas.org, 2010).

2.2 Factores de control sobre la eficiencia microbiana en el uso de Carbono

Una de las funciones más importantes de los microorganismos del suelo consiste en descomponer las diversas clases de MO. Los microorganismos actúan por medio de enzimas extracelulares hidrolíticas que desdoblan las grandes moléculas en compuestos más pequeños, generando así los nutrientes para ellos y para los individuos que les rodeen. El protoplasma microbiano está constituido por un conjunto de sustancias, que enriquecen al suelo y favorecen su fertilidad cuando éstos mueren (Gómez, 2013).

En la rizósfera se estimula el crecimiento de las bacterias, influenciado éste, por el suministro de compuestos orgánicos que aportan los exudados radicales y otros materiales. La mayor concentración de CO₂ y ácidos orgánicos que producen los microorganismos, origina mayor solubilidad de los materiales del suelo, como lo son carbonatos y fosfatos, lo que a su vez afecta la solubilización de minerales del suelo (Gómez, 2013).

Se estima que los exudados rizosféricos pueden llegar a contener entre 10 y 44% del C asimilado y otra serie de compuestos, lo que contribuye generalmente a un incremento de las densidades poblacionales de los microorganismos (Calvo, 2008).

Por otro lado, el tipo y composición de la materia mineral está dado por las características de las rocas desde las cuales se origina, así como de sus procesos edáficos. La porción inorgánica influye en la disponibilidad de nutrientes, aireación, retención de agua y por lo tanto en la eficiencia en el reciclaje



de nutrientes, en funciones importantes del crecimiento y metabolismo de todos los organismos. Por lo tanto, los microorganismos inmovilizan los elementos minerales y los liberan como consecuencia de la descomposición de la MO (Jaramillo, 2002).

En estas transformaciones biogeoquímicas, los microorganismos convierten el material orgánico del suelo a una forma inorgánica, mejorando la fertilidad del suelo. La tasa y alcance de la mineralización depende de la disponibilidad de oxígeno. El metabolismo aeróbico es más versátil y más completo que el anaeróbico, se produce CO_2 y agua. Muchos materiales orgánicos sólo son mineralizados si hay oxígeno disponible, el oxígeno penetra en el suelo fácilmente si tiene la porosidad adecuada que le permite un buen drenaje (Ingraham, 1998.).

2.2.1 Factores microclimáticos

Temperatura

El suelo es un aislante del flujo de calor entre la atmósfera y el ecosistema que existe debajo de la superficie de éste. El flujo de calor tiene lugar de un compartimento del suelo a otro, o por intercambios con la atmósfera por distintos mecanismos como conducción, convección, radiación de manera simultánea y además suele ir asociado al flujo de agua por condensación o evaporación (Figura 4) (Ibáñez, 2008).

La temperatura del suelo está directamente relacionada con la temperatura del aire atmosférico de las capas próximas al suelo. Las oscilaciones de temperatura se van amortiguando hacia los horizontes profundos. La distribución de la temperatura con la profundidad, constituye el perfil térmico. La amplitud no es constante, sino que existe un efecto de amortiguamiento en función de la profundidad. Por lo general, se considera que la parte del suelo situada a 50 cm de profundidad o más, solo se ve afectada por las oscilaciones estacionales de temperatura, pero no por los cambios a lo largo del día, por lo que se establece el régimen de temperatura del suelo a esta profundidad es equivalente a la del aire atmosférico más un grado centígrado (Ibáñez, 2008).

El estudio del comportamiento térmico de un suelo requiere introducir las propiedades térmicas que intervienen en él, que son las de sus componentes, variando además con el contenido de agua, la granulometría de los materiales y la forma en la que se agreguen.

Los componentes sólidos del suelo tienen calores específicos muy semejantes entre ellos, y difieren considerablemente de la MO y del agua, siendo despreciable el del aire. La radiación solar calienta la superficie del suelo durante el día y ésta se enfría a lo largo de la noche (Fitzpatrick, 1980).

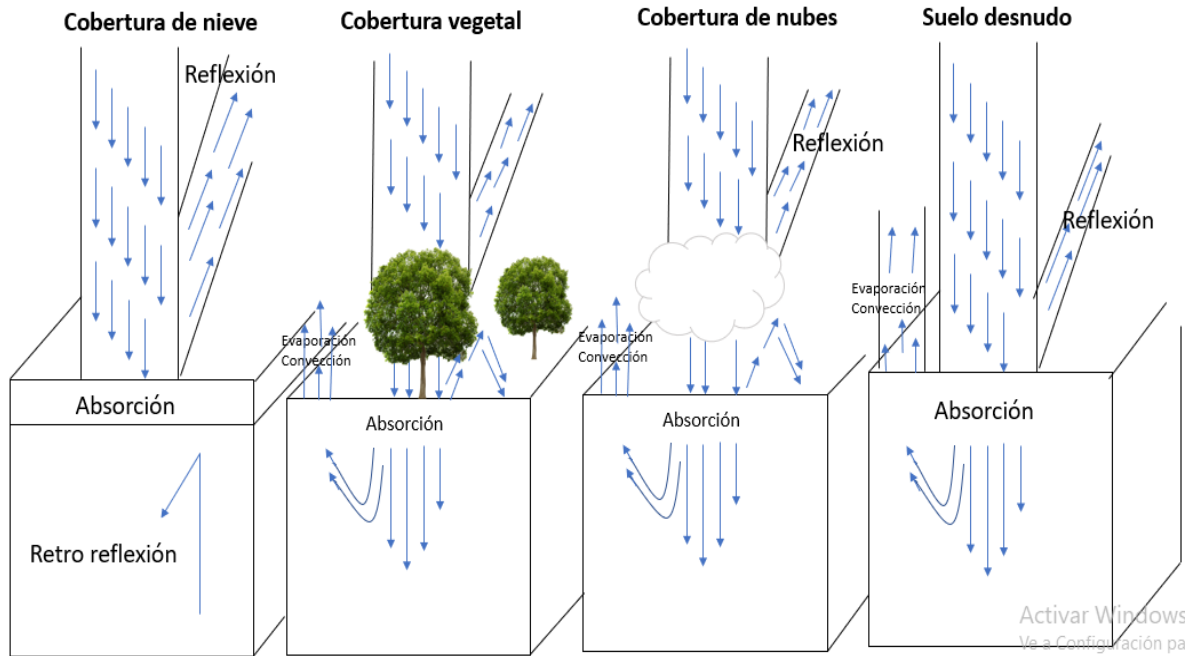


Figura 4. Comportamiento térmico del suelo por la utilización de energía solar con relación al tipo de cobertura (FitzPatrick, 1980).

El que el suelo sea un amortiguador a los cambios de temperatura del ambiente exterior es fundamental para definir los ciclos de vida específicos de los microorganismos que habitan en el suelo (GLOBE, 2005).

En el suelo la liberación de CO_2 es indicador de la actividad biológica y se duplica cuando la temperatura aumenta 10°C . La temperatura óptima para el desarrollo de organismos descomponedores se halla entre 30 y 40°C (Arias, 1991).

Los contenidos de MO y de N disminuyen drásticamente al incrementarse la temperatura, situación que explica, en parte, los bajos contenidos de MO presentes en los suelos de clima cálido y los altos de aquellos ubicados en climas fríos (Jaramillo, 2002).

La mineralización de la MO se inicia a los 10°C y aumenta hasta alcanzar su máximo entre 30 y 40°C . De esto resulta que a temperaturas relativamente bajas se producen más residuos de los que se mineralizan y a temperaturas mayores de 25 - 28°C la MO disminuye, lo que implica que la temperatura crítica de aproximadamente 25°C es decisiva en la producción y degradación de los restos vegetales (Arias, 1991).



Por lo tanto, el nivel de almacenamiento de compuestos orgánicos será bajo en los ecosistemas tropicales, mientras que, en los ecosistemas de la zona templada fría, existirá un alto nivel de MO y energía acumulada, es decir, bajas tasas de descomposición.

Humedad

Las variaciones de humedad, así como de temperatura en los microclimas, son esenciales para modificar la dinámica y estructura del suelo y con ello las formas de vida que ahí se sostengan. De la humedad depende el desarrollo de la vegetación, con una baja absorción de agua se reduce también la absorción de nutrientes y esto se traduce en una menor tasa de crecimiento y por ende menor cantidad de MO (Jaramillo, 2002).

El porcentaje de humedad trae consigo tantos problemas si está en exceso como si es escaso, en suelos inundados o con mal drenaje las plantas no tienen el suficiente oxígeno para desarrollarse y la microbiota sólo sobrevive si es anaerobia, por lo que la diversidad y la actividad decrecen. Por otro lado se ha encontrado un incremento curvilíneo en la producción de CO₂ relacionado con el aumento de humedad en condiciones de laboratorio (Arias, 1991).

El nivel óptimo de humedad para los organismos descomponedores que se hallan en el suelo es de 60-70% (Arias, 1991). Por ejemplo, las algas no son tan numerosas como las bacterias, los actinomicetos y los hongos, sin embargo, son abundantes en hábitats en los que la humedad es adecuada y la luz es accesible.

Altitud

La altitud es un factor clave en las variaciones microclimáticas como la humedad, la temperatura, la vegetación, la presión y gracias a todos ellos, la variedad biológica que se extiende por diferentes nichos ecológicos con distintas condiciones ambientales, lo que resulta en dinámicas tan diversas como los mismos gradientes altitudinales (Figura 5).

Se puede esperar que exista un aumento del contenido de MO con la altitud lo que se puede explicar por el decremento en la actividad biológica por las bajas temperaturas (Arias, 1991).

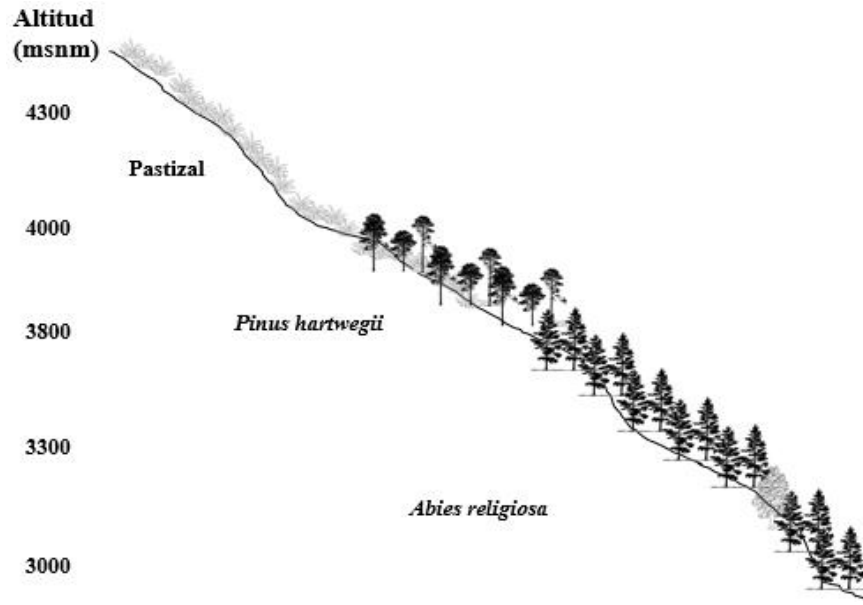


Figura 5. Distribución de la vegetación con respecto a la altitud en el Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl (Tomado y modificado de López-López, 2014).

Existe un paralelismo definido entre el potencial de la descomposición microbiana, derivado de conteos de los microorganismos con la tasa de descomposición de su sustrato. Tanto la descomposición del sustrato como las poblaciones microbianas decrecen al aumentar la altitud. Por el contrario, al disminuir la altitud en ambas crecen las poblaciones de microorganismos y las tasas de descomposición. Lo anterior indicaba dominancia de la influencia de la temperatura sobre el efecto de la humedad, en climas húmedos o perhúmedos. También se observó un incremento del contenido del humus en el suelo con el aumento en altitud en las montañas (Arias, 1991).

2.2.2 Factores edáficos

Es importante mencionar que existen factores edáficos que influyen en la vida de los microorganismos en el suelo; por ejemplo, el tipo de suelo define el desarrollo de las poblaciones con un metabolismo particular, de éste depende también el tamaño de la comunidad, específicamente de algunas características físicas como el contenido de MO, el pH, el oxígeno y porcentaje de humedad.

Así mismo, de acuerdo con el tipo de suelo, en la rizósfera variará la interacción entre las bacterias y las raíces de las plantas cuya relación puede ser beneficiosa. En este caso se puede considerar la rizósfera como una zona de amortiguación microbiológica donde la microbiota sirve de protección a la planta frente al ataque de patógenos (Calvo Vélez, 2008).



Textura

La textura es aquella propiedad que establece las cantidades relativas en que se encuentran las partículas de diámetro menor a 2 mm, es decir, la tierra fina del suelo; estas partículas según su tamaño se agrupan en tres clases: Arena (A), Limo (L) y Arcilla (R) (Figura 6) (Jaramillo, 2002).

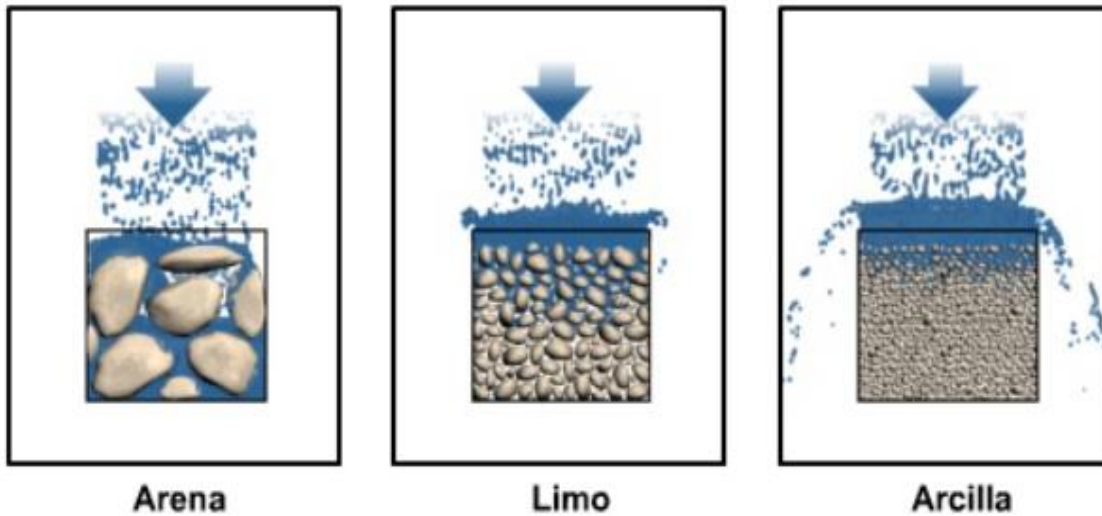


Figura 6. Efecto de la textura en la infiltración del agua (The COMET Program, 2010).

La textura que presentan los materiales originales, provee muchas cualidades físicas a los suelos. La textura influye en el comportamiento hídrico del suelo, resistencia a la erosión, fertilidad y en la aireación, lo que a su vez incide en el comportamiento de la microbiota.

La textura del suelo puede afectar la capacidad de este para estabilizar la MO. Típicamente, las adiciones orgánicas se descomponen más rápidamente en suelos arenosos que en suelos arcillosos (Figura 6).

Humedad del suelo

Al aumentar el contenido de humus se incrementa la cantidad de agua que puede almacenar el suelo, sobre todo si es un suelo arenoso; además, mejora notablemente las relaciones hídricas del suelo, al mejorar la infiltración y reducir las pérdidas de agua por evaporación; todo lo anterior contribuye a aumentar la actividad química y biológica del suelo y por tanto su evolución (Jaramillo, 2002).



Nutrientes y pH

El pH es uno de los factores más importantes entre las propiedades de los suelos, puede variar de 2 a 9 y determina el tipo de microorganismos presentes en el suelo, así pues, una modificación de éste puede activar o casi inactivar las enzimas de los microorganismos; actúa sobre la disponibilidad o fijación de minerales nutritivos. Las bacterias necesitan de nutrientes como los que hay en los exudados de las plantas, porque ante la ausencia de éstos no son capaces de utilizar la MO como fuente de energía, siendo ésta utilizada solo por hongos (Calvo, 2008).

Así pues, la relación de los nutrientes con el pH está dada por la capacidad de las plantas para absorber los minerales disueltos en el agua, mientras que la variación del pH modifica el grado de solubilidad de los minerales.

El valor de pH se modifica de acuerdo con el contenido de humus, éste está compuesto por ácidos orgánicos principalmente; así mismo, la disociación de grupos funcionales de la MO libera H^+ ; al reducirse el pH, a ciertos valores, también se produce solubilización de Al^{3+} , el cual contribuye a aumentar la acidez y toxicidad del suelo. La mayoría de las bacterias tienen un pH óptimo entre 6 y 8 para su desarrollo. (Jaramillo, 2002).

2.2.3 Calidad de la materia orgánica

Se conoce como materia orgánica del suelo (MOS) al conjunto de residuos orgánicos, que están en diferentes etapas de descomposición, y que se acumulan tanto en la superficie como dentro del perfil edáfico. En ella se incluye una fracción viva, o biota, que participa en la descomposición y transformación de los residuos. Es un componente determinante de la calidad del suelo debido a que cumple funciones críticas como almacén y fuente de nutrimentos, además de participar en la estabilización de la estructura del suelo y el almacenamiento de agua (Galicía, 2016).

La descomposición de los residuos orgánicos ocurre en tres fases: 1) fragmentación y mezcla con el suelo mineral efectuada por la macro y mega fauna (2-20 mm), 2) ruptura de grandes moléculas mediante la acción de enzimas liberadas por algunos hongos y bacterias y, 3) asimilación y transformación de los productos solubles generados en la etapa anterior a través de los microorganismos del suelo (microflora y microfauna $< 100\mu m$) (Martínez H, 2008). La disponibilidad de los nutrientes depende sobre todo de los organismos presentes en el suelo (Cadena, 2008).

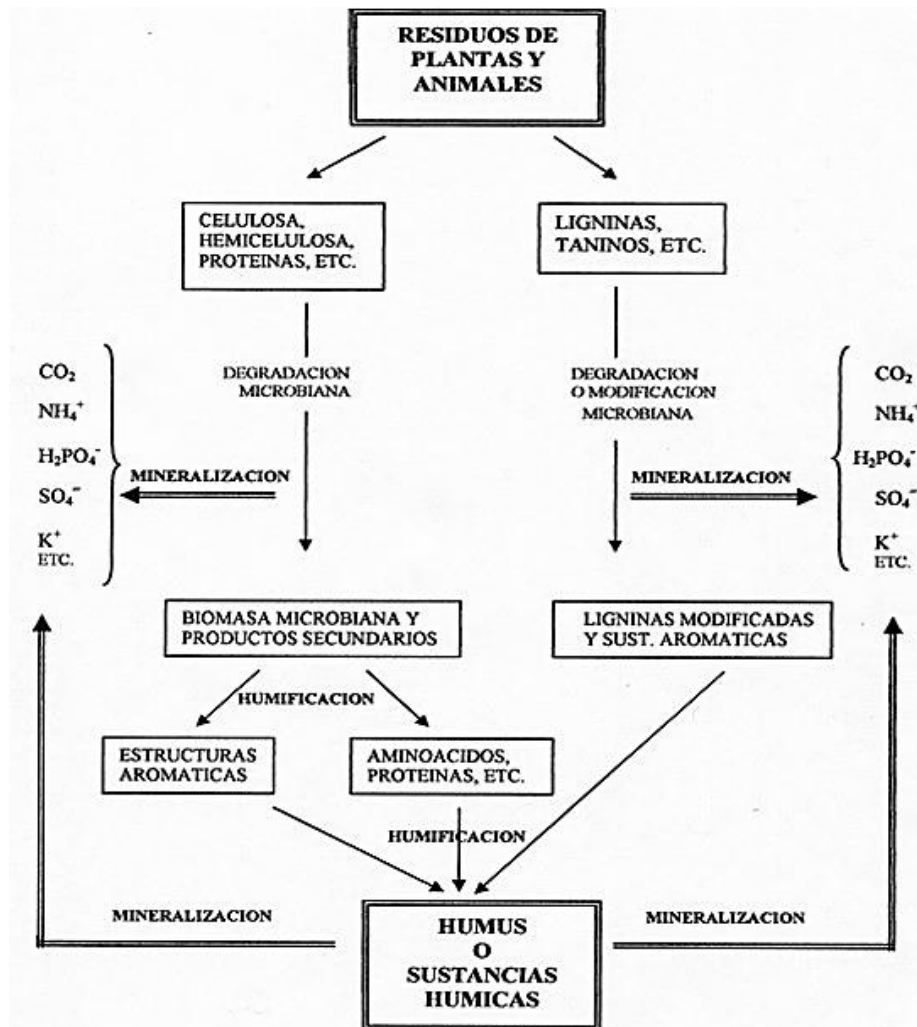


Figura 7. Dinámica de la MOS, dos vías: humificación y mineralización (Tomado de Rodríguez Neave, 2015).

Los productos secundarios del metabolismo de los organismos, originados de la ruptura de grandes moléculas, se acumulan como una sustancia coloidal compleja (humus). Los productos finales de la descomposición de los residuos orgánicos y el humus son energía, agua y elementos en formas minerales (Figura 7). Si el oxígeno no es un factor limitante en el suelo, la descomposición se produce por respiración, en caso contrario se produce fermentación. Dependiendo del estado oxidativo del suelo, el C mineralizado adopta formas oxidadas (CO_2) o reducidas (CH_4) (Martínez H, 2008). La descomposición de la MO nativa (humus) refleja la calidad biológica del C presente en el sedimento.

En la superficie terrestre, los suelos son el principal reservorio de C; los cuales contienen entre 1500 y 2000 Pg, siendo el elemento más abundante en la MOS (45-55%). El C orgánico del suelo puede ser dividido dentro de fracciones activas (lábil) y resistentes.



La fracción lábil es la que está disponible como fuente energética de C soluble en agua, azúcares simples, ácidos orgánicos y proteínas, que mantiene las características químicas de su material de origen (hidratos de carbono, ligninas, proteínas, taninos, ácidos grasos), y una fracción húmica, más estable, constituida por ácidos fúlvicos, ácidos húmicos y huminas. La fracción más activa, representando la masa microbiana y MO soluble, constituye 3 a 5% de la MO total (Espinoza, 2004).

El insumo orgánico aumenta la actividad biológica del suelo; actúa como soporte y alimento de los microorganismos que viven en el suelo y contribuyen a la mineralización (COAGRICAL, 2015). La descomposición de la MO funciona como suministro de energía para el crecimiento de los microorganismos y como fuente de C para la formación de nuevo material celular. A medida que la planta envejece, el contenido de los constituyentes solubles en agua, proteínas y minerales decrece y la abundancia de celulosa, hemicelulosa y lignina aumenta (Figura 8), característica determinante en la tasa de descomposición de MOS que sustenta la vegetación.

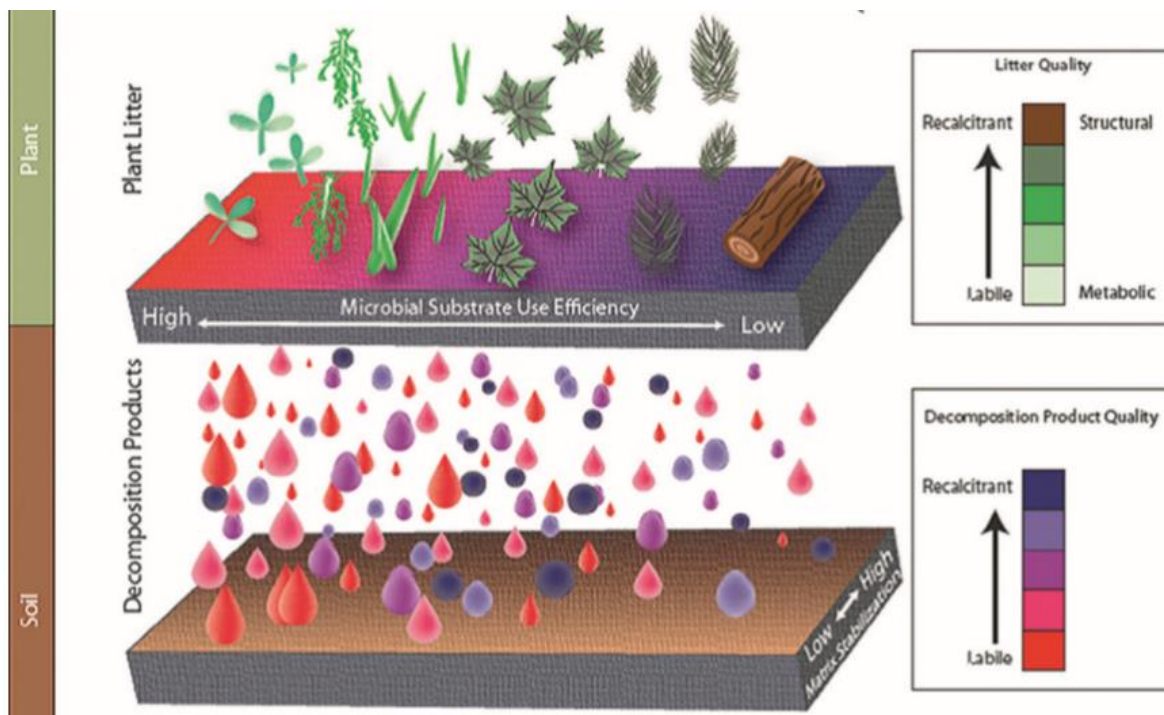


Figura 8. En la figura se muestra la calidad del material orgánico en relación a la calidad química de la planta (marcada en verde) y su velocidad de descomposición (marcada en café). La eficiencia de la descomposición de la MOS es mayor a la izquierda, donde se observan partes vegetales lábiles, de función metabólica; contrario a la derecha, con vegetación recalcitrante y de función estructural (marcadas de verde a café en la escala de Calidad del litter). Con gotas rojas se muestran los productos de la descomposición del suelo, el tejido vegetal de naturaleza lábil, mientras que de morado los de naturaleza recalcitrante, y la cantidad se marca con el tamaño de las gotas (Tomado de Paul, 2015).



La estabilización de la MOS puede incrementar con el grado de humificación, por la asociación con la fase mineral y por la protección de la MOS dentro de los agregados. Esta última estabilización es debida a que la MOS queda atrapada en los pequeños poros de los agregados, de manera que los microorganismos no pueden tener acceso al sustrato (Espinoza, 2004).

En los Andosols la presencia de altos contenidos de MOS y minerales de bajo orden estructural, da lugar a una fuerte agregación del suelo. Cuando estos agregados se rompen, se potencializan las tasas de mineralización y se observa una correlación negativa entre la tasa de mineralización constante (tasa de mineralización: C total) y la estabilidad de agregados (Huygens *et al.*, 2005).

Contenido de lignina

El decaimiento en la concentración de lignina (material recalcitrante) es un predictor potencial de las tasas de descomposición en diferentes residuos vegetales (Figura 8). La pared celular vegetal está compuesta de polisacáridos como celulosa, hemicelulosa y pectina, que están unidos a proteínas y lignina, formando una estructura rígida y compleja (Figura 9).

La degradación de lignina es un prerequisite para la hidrólisis de los demás componentes de la biomasa vegetal, los cuáles son la principal fuente de C y energía para los microorganismos. Sin embargo, la hidrofobicidad, la estructura aleatoria, compleja y carente de enlaces hidrolizables comunes, hacen a la lignina resistente a la degradación, por parte de la mayoría de los microorganismos degradadores de celulosa. La degradación de la lignina sólo ocurre bajo condiciones aeróbicas y es realizada por un número restringido de microorganismos, entre ellos están los hongos, los más destacables son los basidiomicetos por su capacidad para mineralizar la lignina. Estos microorganismos tienen una función clave en el reciclaje del C en los ecosistemas (Ortiz, 2009).

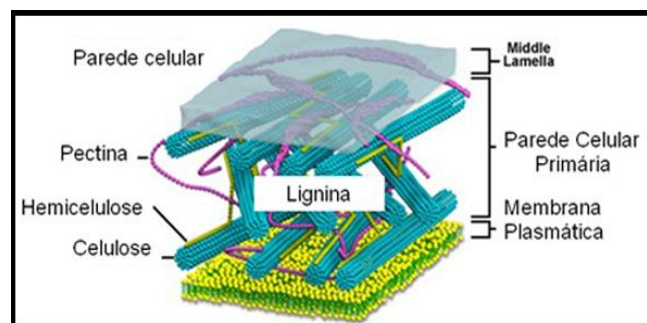


Figura 9. Composición de la lignina (Tomado de Celulose Online, 2015).



2.2.4 Coeficientes metabólicos microbianos

El coeficiente metabólico ($q\text{CO}_2$) o respiración específica, se define como la tasa de respiración (medida como CO_2 desprendido) por unidad de biomasa microbiana, es un indicador apropiado de la adversidad de las condiciones ambientales y por lo tanto podría evaluar qué tan eficazmente la biomasa microbiana, está empleando el C disponible para la biosíntesis (Palma, 2011).

Por otra parte, el cociente de mineralización ($qm\text{C}$) indica la parte del carbono orgánico total que se ha mineralizado durante la incubación (Pinzari *et al.*, 1999), y por tanto queda como reserva (C. Wic-Baena, 2013).

No solo a través del estudio de la biomasa microbiana y de los cocientes metabólicos y de la mineralización se puede tener una idea aproximada de la comunidad de los microorganismos presentes en el suelo, sino también de la dinámica de éstos ante factores externos. En general, se encuentra que el $q\text{CO}_2$ es elevado mientras más alto es el estrés del ecosistema. Aunque los datos de $q\text{CO}_2$ deben interpretarse con cierta cautela ya que un coeficiente más elevado que otro, también puede indicar un ecosistema inmaduro o un sustrato fácilmente mineralizable (Palma, 2011).

2.3 Tipos de mantillo

Los criterios empleados para clasificar el humus son grado de descomposición, actividad biológica, propensión a unirse a la fracción mineral formando agregados arcillo-húmicos y la relación C:N, ésta última es la base de la tipificación, por lo que se ha asumido que está relacionada con el grado de evolución de la MOS. Los factores que intervienen en la formación de los distintos tipos de humus serían; la naturaleza del material vegetal a descomponer, la composición mineralógica del suelo y, en especial, la abundancia de arcillas (textura franca a franco arcillosa), la riqueza y/o deficiencia de calcio y magnesio, ya que son extremadamente importantes para enlazar y estabilizar los agregados órgano-minerales y el edafoclima: temperatura, humedad y aireación (Ibáñez, 2006). Entre los distintos tipos de humus se reconocen los siguientes:

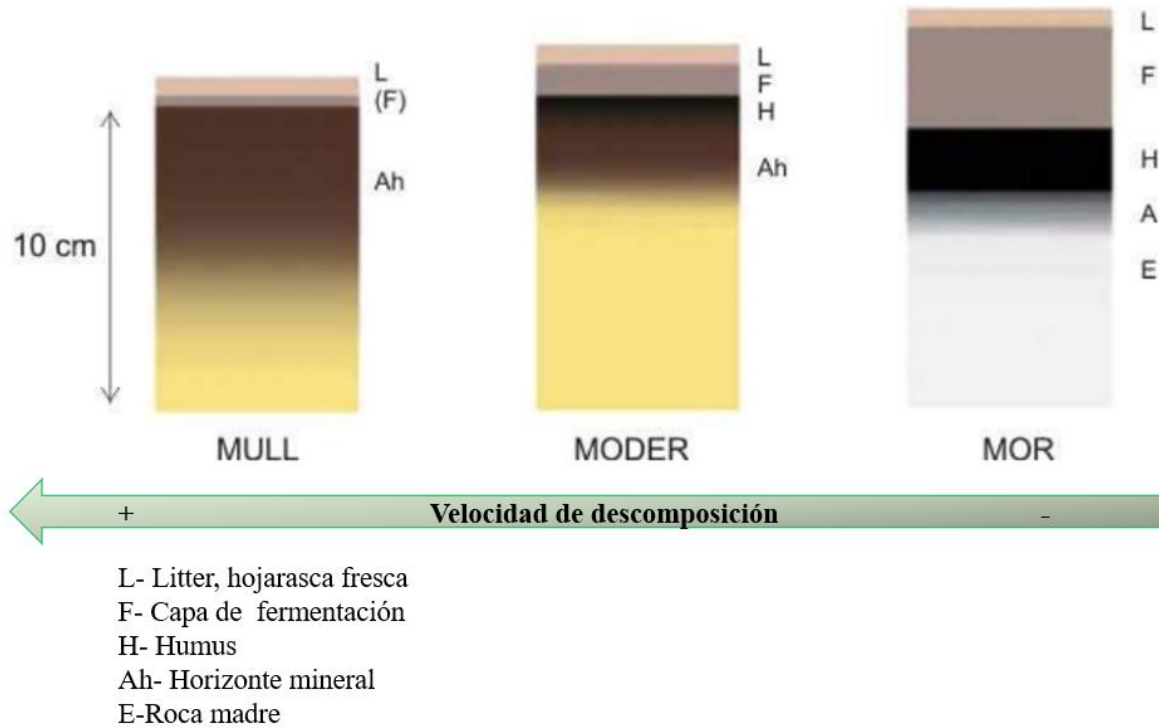


Figura 10. Clasificación y descripción de los tipos de mantillo (Desie, 2016).

Humus bruto o Mor: Se trata de MO muy pobremente humificada, abundante en restos de tejidos vegetales irreconocibles (humina heredada) y ácidos fúlvicos (poco polimerizados) fácilmente lixiviables y poco aptos para formar agregados estables (Figura 10).

Suele abundar en los medios ácidos (oligótrofos: pobres en nutrientes –bases–), bajo ambientes húmedos y fríos y cuya vegetación, debido a su composición, resulta difícil de descomponer (coníferas, ericáceas, etc.). La relación C:N es elevada, superando frecuentemente a veces el valor de 25 (Ibáñez, 2006).

Respecto a la actividad biológica abundan los micelios blanquecinos de hongos, en cambio la actividad bacteriana, fundamental para conseguir una buena humificación, es escasa (Ibáñez, 2006). En el mantillo tipo *mor*, los organismos responsables de la descomposición habitan la capa superficial, y cuando los residuos vegetales se secan su actividad cesa (Arias, 1991).

Humus Moder: Se trata de un humus con una evolución intermedia entre el humus *mull* y el *mor*. La MOS es completamente irreconocible. Su incorporación a la formación de los agregados del suelo es más fácil que en el caso de los humus *Mor*, pero peor que en el *Mull*. Tales complejos arcillo-húmicos son de escaso tamaño y no muy estables. Sus ácidos fúlvicos poseen una menor tendencia a ser lixiviados. Suelen presentarse en suelos ácidos, con un pH que oscila entre 4.5 y 5, con pobres o



medios contenidos en bases (medio mesotrófico), bajo climas variados, pero con predominancia los fríos y secos. La relación C:N fluctúa entre 16 y 25 (Figura 10) (Ibáñez, 2006).

Humus Mull: La MO se encuentra muy humificada, dando lugar a agregados estables que mejoran las condiciones físicas, químicas y biológicas de los suelos. Los restos vegetales son infrecuentes. La actividad biológica es intensa. La vegetación sobre la que aparecen posee propiedades favorables para ser descompuesta rápidamente abundando las bacterias y, en medios eútricos o eutrofos (ricos en bases), abundan las lombrices: cuyos coprolitos forman agregados de formidables propiedades con vistas a retener nutrientes. La relación C:N es siempre baja, generalmente menor de 12 (Figura 10) (Ibáñez, 2006).

2.4 Relación C:N

La relación C:N se conoce como la capacidad de mineralización de materiales orgánicos, es decir, las transformaciones que el nitrógeno orgánico sufre hasta que es liberado en la forma de NH_3 , dadas por la asimilación microbiana (inmovilización). Estos procesos de mineralización son determinantes para la disponibilidad de los elementos en los ecosistemas terrestres y responden a la cantidad y tipo de MO (Rincón & Aristizábal, 2012).

Esta relación controla la actividad de los microorganismos y la facilidad con que se puede descomponer la MO que se le aporte al suelo. Por ejemplo, las materias carbonadas (azúcares, almidón y celulosa) son la fuente principal de energía de los microorganismos. Para su desarrollo precisan también de nitrógeno, pues para la descomposición de 30 g de celulosa se precisa 1 g de nitrógeno (Jaramillo, 2002).

Cuando la relación C:N es menor de 20 se presentará mayor velocidad y magnitud de descomposición, por el contrario, si la relación C:N es mayor de 25 el proceso de descomposición es lento lo que genera inmovilización de N por parte de los microorganismos (Figueroa-Barrera *et al.*, 2012).

Las condiciones de alta aireación, así como las altas temperaturas (dentro del rango mesotérmico), el buen contenido de humedad, la adecuada fertilidad del suelo y los residuos orgánicos poco lignificados (relación C:N baja), favorecen los procesos de mineralización y reducen drásticamente la acumulación de MO en el suelo. Situaciones en las que se presenta déficit de oxígeno, baja temperatura, materiales leñosos (relación C:N alta) y exceso de humedad (deficiente aireación), favorecen los procesos de humificación y de acumulación de la MO en el suelo (Jaramillo, 2002).



2.5 Almacén de carbono en Andosols

Los suelos volcánicos típicos (Andosols/andisols) adquieren relevancia en la dinámica del C ya que a pesar de que solo cubren alrededor de 0.84% de la superficie del planeta (Tsai *et al.*, 2010), contienen el 1.8% del COS, aproximadamente. Después del histosol, el andosol es el suelo con mayor capacidad para capturar C y estabilizarlo (Cuadro 1).

Cuadro 1. Contenido de C en los suelos del mundo (Tomado de Gamboa-Cáceres, 2011).

Orden	C (kg m ⁻²)	Área (km ²)	Almacén de C (Pg)
Histosoles	205	1.745	357
Andisols	31	2.552	78
Spodosoles	14	4.878	71
Mollisoles	13	5.48	72
Vertisoles	6	3.287	19
Ultisoles	9	11.33	105
Alfisoles	7	18.283	127
Oxisoles	10	11.772	119
Aridisoles	3	31.743	110
Inceptisoles	16	21.58	352
Entisoles	10	14.921	148
Otros	2	7.644	18

La ceniza volcánica que da origen a los Andosols es de fácil intemperismo, tras su depósito y dependiendo de las características climáticas, se forman complejos Al-humus y minerales secundarios de bajo orden estructural. (Shoji *et al.*, 1993) mencionan que la ceniza volcánica confiere al suelo materiales distintivos como el alófano, la imogolita, la ferrihidrita y complejos de Al/Fe-humus que a su vez definen las propiedades de estos suelos, como son: la carga variable, la alta retención de agua, la alta retención de fosfatos, la baja densidad aparente (DA), la alta friabilidad y la formación de agregados de suelo altamente estables (Takahashi & Dahlgren, 2016). Lo anterior favorece la acumulación de C en los Andosols por la estabilización de la MOS con los metales Al y Fe, causando que el C adquiera un tiempo medio de residencia muy alto y una tasa de circulación baja (Shoji *et al.*, 1993; Takahashi & Dahlgren, 2016).



La estabilización de la MOS en Andosols se debe a la formación de complejos órgano-minerales/órgano-metálicos (Al/Fe-humus) dados por: i) los sitios de unión con diferentes energías de enlace, (ii) por el aumento de la repulsión electrostática y de la saturación de metales y, (iii) el incremento de la agregación de sustancias húmicas con el aumento de la saturación de metales reduciendo así la accesibilidad del metal, es decir, depende de la relación metal / ligando (grado de saturación de metal en grupos funcionales de sustancia húmica) y la concentración de cationes competitivos, especialmente protones (Takahashi & Dahlgren , 2016).

Lo anterior provoca un incremento en la acidez del suelo y toxicidad por aluminio ($pK_a=4$), bajo contenido de cationes básicos y deficiencia de P. Por lo tanto, la actividad de los microorganismos del suelo disminuye. Además, los microagregados proporcionan protección física a la MOS, existe sorción y desactivación de las exoenzimas implicadas en la despolimerización extracelular y con ello se reduce la disponibilidad de la MO para la biota. Aunado a lo anterior, la protección de la MOS se incrementa en sitios con adiciones repetidas de ceniza volcánica mediante horizontes sepultados ricos en C formando epipedones melánicos (Takahashi & Dahlgren , 2016).



III. ZONA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Iztaccíhuatl Popocatepetl (Figura 11) se encuentra en la parte centro-oriental del Eje Volcánico Transversal, ocupando una parte sustancial de la Sierra Nevada. Se localiza entre las siguientes coordenadas extremas 18°59'00.43" y 19°28'09.44" de Latitud Norte y 98°34'55.88" y 98°46'40.95" de Longitud Oeste (Giménez *et al.*, 2009).

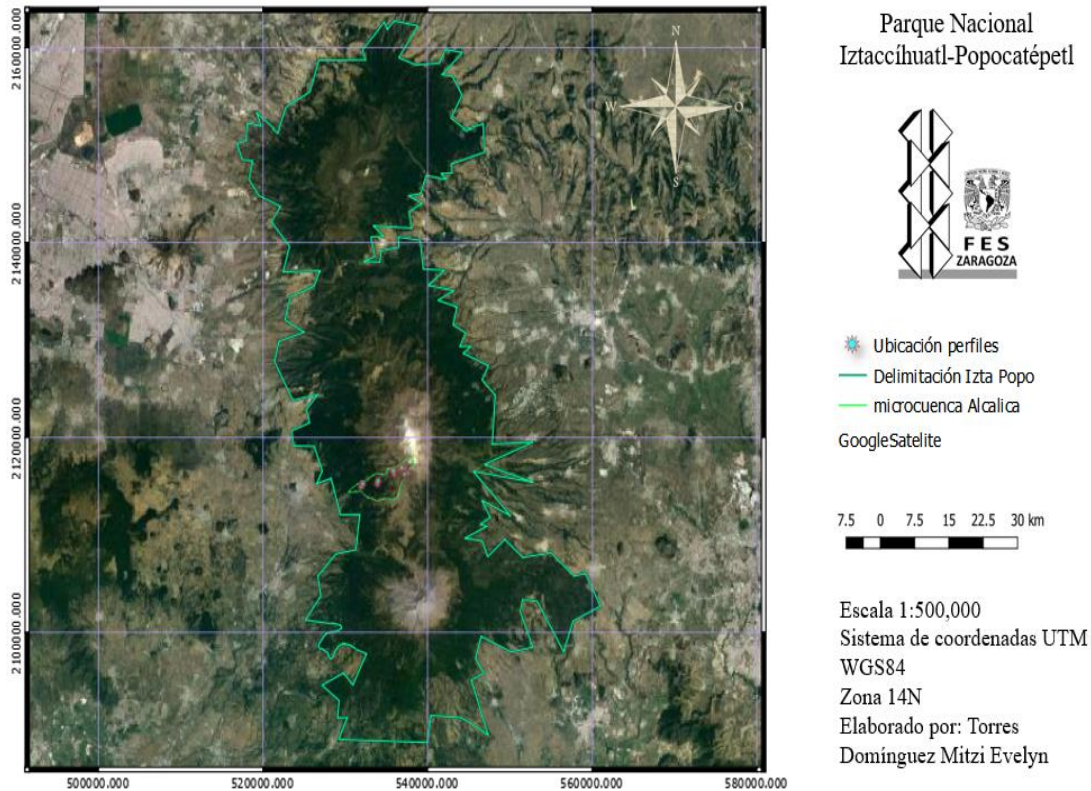


Figura 11. Mapa del PNIP.

Dominan el paisaje cuatro volcanes: Iztaccíhuatl, Popocatepetl, Telapón y Tláloc con geformas (sierra, conos volcánicos y laderas) de origen volcánico, predominando rocas basálticas y andesítitas. (UNESCO, 2004).

La superposición de capas de ceniza volcánica de diferente edad y suelo, además de los efectos del intemperismo hídrico y eólico, ejercen efectos diferenciales sobre los procesos de formación de los suelos característicos de esta región que son los Andosols, los cuales debido a su composición y a la acción combinada de estos factores pueden ser vítricos, húmicos, mólicos y ócricos (Jahn & Stahr, 1996).



En el PNIP se presentan perfiles bien desarrollados donde se delimitan perfectamente los horizontes A, B, o C (AC, ABC, BC) con profundidades de entre 0.5 a un metro y con texturas finas, aunque con buena aireación y drenaje, así como alto contenido de humedad; la coloración de la capa orgánica es oscura, de café oscuro a negro. El suelo representativo de la región es *Andosol mólico* es de baja cohesión, por lo que es muy susceptible de erosión y es al mismo tiempo un suelo muy favorable para la recarga de los mantos freáticos (CONANP, 2013).

La composición química del material parental que origina el suelo define, en buena medida, los nutrientes y otros elementos que pueden pasar a él. En relación con el suministro de nutrientes por los minerales primarios (Jaramillo, 2002).

3. 1. *Clima*

Por la latitud esta región se ve afectada en la época fría del año por sistemas de tiempo propios de las latitudes medias, como los frentes fríos y la invasión de masas de aire polar continental; en el verano influyen los sistemas meteorológicos propios de la zona tropical como los huracanes y las ondas tropicales. Debido a su topografía y ubicación, el Parque Nacional tiene una variedad de climas que van del templado húmedo a los climas frío y muy frío; la temperatura disminuye con la altura a razón de 0.68 °C por cada 100 metros (CONANP, 2013).

El clima es un factor determinante en el desarrollo de los suelos y la actividad microbiana, por lo que esta investigación utilizó un trabajo previo realizado por Mielich (1991), quien clasificó el régimen climático del suelo de acuerdo a la altitud, precipitación y temperatura (Cuadro 2):

Ústico/isomésico: se denomina con la letra A. Presenta de 1000 a 1200 mm de precipitación media anual (pp. m. a.), con lluvias durante menos de 8 meses. Es el sitio menos frío de Sierra Nevada con temperaturas de entre 11-14 °C. Es característico en las altitudes de 2500-3000 m snm.

Údico/isomésico + isofrígido: Se representa con la letra B. El régimen abarca de los 3000 a los 4000 m snm. Este intervalo de altitudes es el más húmedo con 800-1400 mm de pp. m. a. y 8 meses húmedos. Su temperatura es menor que en el régimen A con un intervalo de 5.5 a 14 °C de temperatura media anual (T° m. a.)

Ústico isofrígido: Este régimen se simboliza con letra C y se presenta a partir de los 4000 m snm. Es el área más seca con menos de 800 mm de pp. m. a., pero también es la más fría puesto que no alcanza los 5.5 °C en promedio al año.



Cuadro 2. Clasificación de los regímenes de humedad y temperatura de los suelos del PNIP.

Altitud (m snm)	Régimen de humedad y temperatura (HT)	pp m. a. (mm)	T° m. a. (C°)	Meses húmedos
2500-3000	(A) Ústico isomésico	1200-1000	11-14	<8
3000-4000	(B) Údico I-mésico/frígido	1400-800	5.5-14	8
>4000	(C) Ústico isofrígido	<800	<5.5	<8

pp m.a. (mm): precipitación media anual

T° m. a. (C°): Temperatura media anual

3.2. Hidrología

La cuenca es una unidad especial relevante para analizar los procesos ambientales generados como consecuencia de las decisiones en materia de uso y manejo de los recursos agua, suelo y vegetación, es también un marco apropiado para la planificación de las medidas destinadas a corregir los impactos ambientales producto del uso y manejo de los recursos. Dentro del Parque Nacional, no existen localidades, por lo que el agua corre libremente sin obstrucciones y sin riesgo de contaminación ya que no se le da ningún uso (CONANP, 2013). La zona exacta del estudio se ubica a lo largo del río Alcalica.

3.3. Paisaje

La Sierra Nevada destaca como centro de origen y diversificación natural sobre todo para vertebrados. Tiene un alto valor por la presencia de endemismos para vertebrados y hongos, y medio para plantas vasculares. También, un alto valor como corredor biológico, tal vez el más importante desde el punto de vista transicional, según la CONABIO (Arriaga, 2000).

En el Parque Nacional, la distribución de la vegetación atiende a la altitud, de modo que pueden distinguirse tres pisos fundamentales de vegetación que incluyen zonas de transición o ecotonos donde se llevan a cabo complejas relaciones ecológicas entre las comunidades, dificultando su interpretación y límite altitudinal preciso. Los bosques de coníferas constituyen la vegetación dominante, continuando con las praderas de alta montaña o pastizal alpino, vegetación herbácea de no más de 50 centímetros de altura, que colinda con las nieves o los arenales (Cruz-Etchevers, 2011).



Cuadro 3. Comunidades vegetales registradas en el PNIP (CONANP, 2013)

Comunidades vegetales		
Bosque de coníferas		Pastizal
Pino-Abeto 3 mil a 3 mil 700 metros sobre el nivel del mar	Pino 3 mil 400 a 4 mil metros sobre el nivel del mar	Zacatonal y pastizal alpino y subalpino 3 mil 500 a 4 mil 350 metros sobre el nivel del mar
<i>Pinus ayacahuite</i>	<i>Pinus hartwegii</i>	<i>Festuca</i> spp.
<i>Pinus montezumae</i>	<i>Ribes ciliatum</i>	<i>Calamagrostis tolucensis</i>
<i>Pinus hartwegii</i>	<i>Lupinus montanus</i>	<i>Muhlenbergia quadridentata</i>
<i>Abies religiosa</i>	<i>Festuca</i> spp.	<i>Agrostis tolucensis</i>
<i>Eupatorium pazcuarensis</i>	<i>Calamagrostis</i> spp.	<i>Juniperus monticola</i>
<i>Senecio platanifolius</i>	<i>Acaena elongata</i>	

Su diversidad ecosistémica consiste en bosques de pino, pino-encino, oyamel y pradera de alta montaña. Tal vez es la región más importante desde el punto de vista transicional. Destaca como centro de origen y diversificación natural para vertebrados. Su importancia también radica en los servicios ambientales que proporciona, como el aporte de agua a la macrorregión más densamente poblada del país: los valles de México, Puebla y Cuernavaca. Además de su importante valor paisajístico y turístico (UNESCO, 2004).



IV. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cómo se verá afectada la actividad microbiana en diferentes exposiciones sobre un gradiente altitudinal en suelos de origen volcánico en el PNIP?

V. HIPÓTESIS

La actividad microbiana es afectada por variaciones del microclima (humedad y temperatura) y por las características vegetales y edáficas. En el PNIP, a mayor altitud habrá menor temperatura, humedad y valores de pH y se espera un incremento de la formación de complejos órgano-minerales y un aumento en el carbono presente en la biomasa microbiana (CBM) y un decremento del $q\text{CO}_2$ en comparación con altitudes menores. En tanto que en laderas de exposición norte habrá mayor formación de complejos Al/Fe-humus y CBM y menor eficiencia microbiana, contrario a laderas de exposición sur.

VI. OBJETIVOS

General

Evaluar la actividad microbiana en suelos de origen volcánico a través de su respiración y sus coeficientes metabólicos para conocer qué variables ejercen una mayor influencia en una secuencia bioclimática sobre un gradiente altitudinal (3000-4300 m) en el suroeste del volcán Iztaccíhuatl

Particulares

- Determinar la actividad microbiana bajo diferentes regímenes de humedad del suelo: templado subhúmedo-ústico, templado subhúmedo-údico, templado subhúmedo-ústico isofrío para conocer el comportamiento de actividad microbiana.
- Comparar la respiración microbiana en pares homólogos de suelos sobre laderas de exposición opuesta en diferentes pisos altitudinales para estudiar el efecto de exposición.
- Evaluar la relación de las propiedades edáficas (pH, C_{org} , y C:N) con la respiración de la microbiota en suelos de origen volcánico.
- Evaluar la relación del CBM y $q\text{CO}_2$ con la formación de complejos órgano-minerales a partir de extracciones de Fe y Al en pirofosfato de sodio.



VII. JUSTIFICACIÓN

La estimación de la actividad microbiana edáfica ha adquirido relevancia porque desempeña un papel fundamental en la dinámica del ciclo del carbono (C), ya que interviene en procesos como la descomposición de la MO, almacenamiento del C y representa una fuente importante de CO₂ y de otros gases de efecto invernadero (GEI) a la atmósfera, además de ser fuente de energía para los ecosistemas, pues participan en casi todas las reacciones metabólicas conocidas y constituyen las fuerzas motrices del suministro de energía y nutrientes. Y pese a que los microorganismos representan una pequeña fracción del suelo, son más sensibles y responden más rápidamente a los cambios del clima, la vegetación y características edáficas. En el caso particular de los Andosols, el 5 % del C edáfico se encuentra en estos suelos (Eswaran *et al.*, 1993), a pesar de que comprenden menos del 1% de la superficie terrestre (Dahlgren *et al.*, 2004). Los Andosols presentan uno de los mecanismos más eficientes por el cual se estabiliza la MO, cerca del 60-80% de la acumulación de C en estos suelos se debe a la formación de complejos órgano-metálicos, lo que ocasiona una disminución en la eficiencia metabólica microbiana por la desactivación de exoenzimas microbianas, aunado a la microporosidad que impiden el acceso a la MO, así como su mineralización, de tal forma que el tiempo medio de residencia de C es muy alto y la tasa de circulación muy baja (Galicía, 2016). Por lo anterior, en esta investigación se evaluó la actividad de la microbiota a través de su respiración y sus coeficientes metabólicos en función de las variables edáficas, climáticas y las concentraciones de Fe_p y Al_p asociados a la MO, con el fin de entender y explicar la interacción entre las variables mineralógicas y la climosecuencia con la actividad microbiana.

VIII. MATERIALES Y MÉTODOS

8.1. Trabajo de gabinete

Se consultó información bibliográfica y cartográfica relacionada con el PNIP. Se utilizaron mapas de topografía, vegetación y de suelos con escala 1: 50, 000 con clave E14B41 y se delimitó la cuenca respectiva al río Alcalica.

Con ayuda de Google Earth y QGIS, se ubicó la zona de estudio en la parte sur-occidente del volcán Iztaccíhuatl. Se localizaron los puntos de muestreo en dos laderas opuestas, basados en los cambios de tipos de vegetación que se presentarán a diferentes altitudes, desde los 2900 hasta los 4300 msnm (Figura 13).

A través de imágenes satelitales de Google Earth, se examinaron caminos accesibles y formas del terreno análogas al modelo de Ruhe (Figura 12); es decir, en laderas homólogas en forma, altitud y pendiente pero opuestas en su orientación respecto a la radiación solar, con el fin de comparar solo los efectos de la temperatura y humedad que son dependientes de la exposición (López-López, 2014).

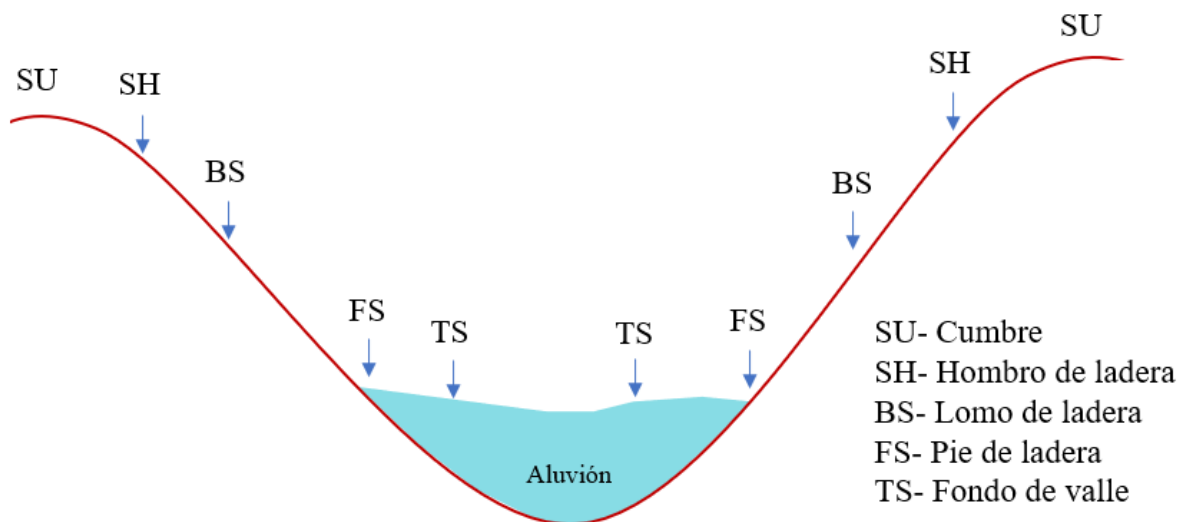


Figura 12. Modelo de Ruhe (Modificado de Schaeztl & Anderson, 2005).

8.2. Trabajo de campo

El trabajo de campo consistió en ubicar físicamente los sitios seleccionados en la etapa de gabinete y registrar las coordenadas geográficas en sistema UTM WGS84 (Figura 13).

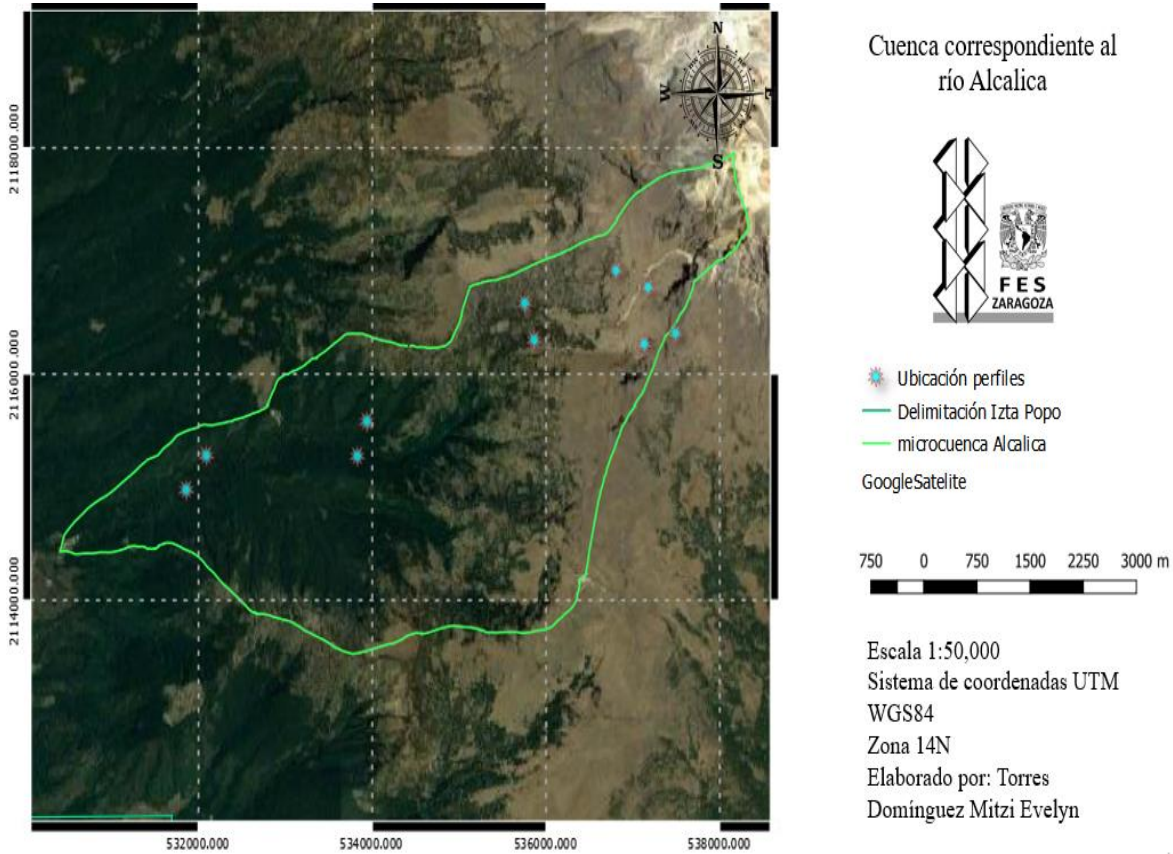


Figura 13. Mapa realizado con Google Earth (2018) mostrando los 10 puntos de muestreo, en laderas opuestas (solana y umbría), en un gradiente altitudinal.

Hoja de descripción del perfil															
Localidad, municipio, estado:															
Fecha:	UTM x:	Karten-Nr.	clima:		uso del suelo/vegetación (tipo y especies dominante):										
Autor:	UTM y:	m. s. n. m.	época seca	°C: delta °C	pH										
estado del tiempo	precipitación (mm):	frecuencia y duración de periodos húmedo		F:	D:	DAC:	TDS								
posición en el relieve:				paisaje y elementos relevantes exóticos, contam											
inclinación:		complejidad ladera:		Transparencia											
Oxígeno disuelto															
Exposición:	Umbria Noreste		forma de la ladera:		material parental:					Alcalinidad					
Actividades antropicas															
Dureza															
Evidencias de erosión:	Estab														
Prof (cm)	Textura:	Pedregosidad (Vol %)	Color (húmed)	pH (CaCl)	Sales C.E. Gew.-%	m.o.	CaC (%)	humedad	pF	estructura tipo	tamaño	grado	agreg	glom3	Alofanos
subangular que rompe en granular															
Granular que rompe en subangular															
subangular ue rompe en angular															
granular y subangular															
prof. De desarrollo cm: 69				Hauptwurzelaum: 0 bis 25 cm				Bodentyp (WRB):							
max. Prof. Raíces: 69				nivel piezométric actual: desc.				mittlere Grundwasserstand:							
tipo de humus:															

Figura 14. Hoja de descripción edafo-ecológica para campo del manual de Siebe et al., (2006).

Así mismo, según el *Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo* de Siebe et al., (2006), se realizó un reconocimiento de factores ambientales (tipo de vegetación y uso de suelo), de relieve (forma, exposición y posición de la ladera) y edáficos, mismos que se obtuvieron mediante la descripción de un perfil en cada sitio (Figura 14).



De cada perfil se tomaron muestras del primer horizonte, registrando profundidad del horizonte Ah₁, así como los siguientes parámetros: color, textura, estructura, humedad, carbonatos, pH, alófono, MO, estimación de pedregosidad y densidad de raíces (Figura 15).



Figura 15. Recolección de muestras de mantillo (a), colecta de suelo del horizonte Ah₁ (b) y registro de variables de campo (c y d).

Recolección de muestras

Posteriormente del horizonte Ah₁ se tomó muestra de suelo del primer horizonte (Ah) y se describió el mantillo y propiedades edáficas *in situ*; como: pH, color y; textura al tacto. Después las muestras fueron colocadas en bolsas de plástico previamente etiquetadas con los datos del sitio y clave de muestra para ser transportadas a laboratorio. Finalmente, se procedió a tapar la zona excavada. Para el análisis de densidad aparente (DA) las muestras se colectaron, utilizando tubos de PVC o de metal de volumen conocido.

8.3. Trabajo de laboratorio

Aproximadamente, la mitad de cada muestra fue puesta a secar (tiempo promedio 4 días) y homogeneizar con un tamiz de 2 mm para determinar propiedades que requerían del suelo seco (MO, pH, N, concentración de Al y Fe) y la otra porción se guardó en refrigeración para análisis de carbono de biomasa microbiana (CBM), junto con las muestras de mantillo.

Las muestras de suelo fueron colectadas en tubos de cobre para evaluar densidad aparente (DA), se pesaron inmediatamente al llegar al laboratorio, considerando éste como el peso inicial con contenido de agua, se dejaron 24 horas en la estufa a 105°C. Terminando ese tiempo se volvieron a pesar nuevamente las muestras, así hasta que el peso se mantuvo constante. Terminado el registro, se procedió a desechar el suelo. Se realizaron los cálculos correspondientes para densidad aparente (van Reeuvijk, 1992).



Se realizó el análisis de cada muestra por triplicado de $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ (1:2.5) (NOM-021), se cuantificó el nitrógeno total (N) por el método de microkjeldahl (1883), MO por el método de Walkley y Black (1934), se hicieron los cálculos correspondientes para estimar el COS y posteriormente el coeficiente metabólico con los datos del CBM.

Extracción de Al y Fe

Se realizó una extracción selectiva con pirofosfato de sodio/sulfato ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7/\text{Na}_2\text{SO}_4$) a pH 10 para estimar las concentraciones de hierro y aluminio acomplejados con la MO (Blakemore *et al.* 1987), con la finalidad de inferir cuánto de la MOS es protegida químicamente por la formación de complejos Al/Fe-humus. Posteriormente el contenido de Al y Fe fue determinado por absorción atómica en el Laboratorio Nacional de Geoquímica y Mineralogía del Instituto de Geología de la UNAM (Cornejo-Cruz, 2018).

Se obtuvo la relación $\text{Al}_p:\text{C}$ como un indicador de la interacción entre la MO y el aluminio, puesto que según en una relación $\text{Al}_p:\text{C}$ mayor a 0.15 se inhibe la mineralización hasta en 80% del COS (Merino, 2017).

Cuantificación de la Biomasa de las raíces.

Se pesaron 50 g de suelo a los cuales se le extrajeron manualmente las raíces, mediante filtrado y lavado con agua corriente y utilizando hexametáfosfato de sodio $(\text{NaPO}_3)_n$ 0.5 N. Las raíces se colocaron en una caja Petri para luego ser secada y pesada (Figura 16) y de esta forma obtener el porcentaje de raíces.



Figura 16. Caja Petri con raíces extraídas con agua y hexametáfosfato de sodio.



Determinación del carbono de biomasa microbiana (CBM; método fumigación-incubación con cloroformo).

Para la determinación de CBM, se tamizó suelo fresco (malla 2 mm). Se contemplaron dos frascos para cada muestra, uno para el tratamiento de fumigación y el otro para el tratamiento de control, en ambos frascos se pusieron 20 g de suelo a capacidad de campo, al frasco para tratamiento de fumigación se le vertieron 5 mL de cloroformo y al frasco de control se le vertieron 5 mL de agua destilada libre de CO₂, considerando cinco réplicas de cada condición a estudiar, dejando reposar durante 24 horas. Al cabo de este tiempo se eliminó el cloroformo por volatilización utilizando un baño María a 40°C.



Figura 17. Titulación de KOH 0.5 N con HCl de normalidad conocida con fenofaleína como indicador, a las 48h de incubación.

Terminando la eliminación de cloroformo, se realizó la inoculación con un gramo de suelo de la muestra de suelo original y se colocó, dentro del frasco un tubo de ensayo con 7 mL de KOH 0,5 N, para capturar en una trampa de álcali el CO₂ desprendido (Anderson, 1982). Para facilitar la retención del CO₂ y llevarlo al seno del álcali citado se introdujo en el tubo una tira delgada de papel filtro ligeramente más alta que el tubo. Se utilizaron cuatro blancos absolutos a los que se les colocaron tubos de vidrio con 7 mL de KOH 0,5 N para eliminar el ruido del CO₂ atmosférico atrapado durante la manipulación de las muestras y se dejaron incubar 48 horas en una estufa a una temperatura de 35-37°C.



Posteriormente, se tituló con HCl 0.5 N usando fenoftaleína como indicador (Figura 17) (García & Rivero, 2008). Se hicieron los cálculos estequiométricos correspondientes para determinar los mg de CO₂ producidos por unidad de tiempo en relación con la masa de suelo utilizada.

Cálculos

Calcular los miliequivalentes de KOH en el blanco y en las muestras problema.

1. (Normalidad del HCl) (mL gastados en la titulación) = meq KOH
2. Obtener los miliequivalentes de KOH transformados a K₂CO₃.
3. meq blanco – meq muestra = meq K₂CO₃
4. Igualar unidades a equivalentes químicos.
5. meq K₂CO₃ / 1000 = eq K₂CO₃
6. A partir de esto, obtener gramos de K₂CO₃ formados.
7. (eq K₂CO₃) (PM K₂CO₃ / # H sustituibles) = g de K₂CO₃
Por estequiometría se obtienen los miligramos de CO₂.
8. [(g de K₂CO₃) (PM CO₂) / PM K₂CO₃] 1000 = mg CO₂
9. Por último, obtener el peso del carbono en la biomasa microbiana (CBM).
10. (mg CO₂ suelo fumigado - mg CO₂ suelo natural) / 0.45 = CBM mg g⁻¹

Posteriormente se obtuvo el coeficiente metabólico microbiano a partir de la siguiente ecuación:

$$q\text{CO}_2 = \text{CBM} / \text{COS}$$

Análisis estadístico

Para conocer la relación estadística entre variables se realizó un análisis estadístico con apoyo en el Modelo Lineal General, el cual consiste la comparación entre las múltiples medias para hallar diferencias significativas a través de un enfoque de regresión de mínimos cuadrados.



IX. RESULTADOS Y ANÁLISIS

9.1. Actividad microbiana sobre una secuencia bioclimática en laderas de exposición opuesta

La vegetación se describió en cinco pisos altitudinales que comprenden tres tipos de vegetación predominante: en las altitudes más bajas (3000 y 3300 m snm) de los sitios estudiados, se encontró bosque mixto dominado por *Abies religiosa*. En el piso superior ubicado sobre los 3800 m snm, se distribuye bosque de *Pinus hartwegii* asociado con zacatonal y en los sitios más altos (4000 y 4300 m snm) correspondientes a los límites de la vegetación, se registró presencia dominante de pastizal montano (Cuadro 4). Esta distribución vegetal coincide con las descripciones realizadas por otros autores (Acosta, 2014; Giménez *et al.*, 2009; Miehllich, 1991).

Cuadro 4. Tipo de vegetación y atributos fisiográficos y ecológicos de los sitios de estudio por gradiente altitudinal.

EXPOSICIÓN	VEGETACIÓN	RÉGIMEN HT [‡]	ALTITUD (m snm)	COS (%)	CBM (Mg ha ⁻¹)	qCO ₂
UMBRÍA	Bosque mixto	A	3000	3.2 ± 0.1	0.65 ± 0.44	0.008 ± 0.005
SOLANA				1.3 ± 0.1	0.17 ± 0.05	0.01 ± 0.004
UMBRÍA		B	3300	5.7 ± 0.09	0.70 ± 0.64	0.005 ± 0.004
SOLANA				5 ± 0.38	0.94 ± 0.16	0.01 ± 0.001
UMBRÍA	<i>Pinus hartwegii</i> y zacatonal		3800	4 ± 0.08	1 ± 0.85	0.0065 ± 0.005
SOLANA				5.4 ± 0.2	1.01 ± 0.82	0.004 ± 0.003
UMBRÍA	Zacatonal	C	4000	2.7 ± 0.43	0.95 ± 0.29	0.005 ± 0.001
SOLANA				3.1 ± 0.14	0.63 ± 0.52	0.0079 ± 0.006
UMBRÍA			4300	3.75 ± 0.11	0.52 ± 0.36	0.015 ± 0.0105
SOLANA				1 ± 0.02	0.37 ± 0.2	0.02 ± 0.016
MEDIA				3.5	0.69	0.01
DESV. ST.				1.51	0.27	0.007

Régimen HT: régimen de humedad y temperatura

A: Ústico isomésico (1000-1200 pp m. a., T° m.a. 11-14°C, <8 meses húmedos)

B: Údico I-mésico/frígido (800-1400 pp m.a., T° m.a. 5.5-14, 8 meses húmedos)

C: Ústico isofrígido (<800 pp m.a., T° m.a. <5.5°C, <8 meses húmedos)

[‡] Según Miehllich (1991)

Otro de los factores que interviene en la actividad microbiana edáfica es el clima. A lo largo del gradiente altitudinal del PNIP se presentan tres regímenes de humedad y temperatura del suelo, cuya clasificación se muestra en el Cuadro 4 (Miehllich, 1991).

La microbiota tuvo mayor actividad en la altitud que ronda los 3800 m snm con valores de CBM similares en ambas laderas norte y sur (1 Mg día⁻¹ ha⁻¹). El piso altitudinal por debajo de éste, presentó



menor actividad microbiológica en la exposición umbría que en la solana, mientras que, en las altitudes superiores, ya cercanas al límite de la vegetación, el comportamiento fue inverso (Cuadro 4, Figura 20). En contraste al contenido de CBM, los valores más altos del coeficiente metabólico, se observan a los 4300 m snm y los valores más bajos en los 3800 m snm (Cuadro 4, Figura 24). La respiración de la biomasa microbiana puede verse afectada por varios factores, uno de ellos es la vegetación, puesto que de ello depende la calidad de MO que entre al suelo. Por ejemplo, la incorporación de materia orgánica fresca (MOF) enriquece el suelo con compuestos químicos lábiles de C, lo cual sostiene y estimula la mineralización de la MO recalcitrante (Montaño, 2014).

9.1.1. Actividad microbiana en suelos con régimen climático de suelo tipo A: ústico isomésico

La zona más baja del estudio (3000 m snm, Figura 18) presenta un régimen de humedad y temperatura A, ústico isomésico, caracterizado por tener el intervalo de temperatura más alto (11 a 14 °C) comparado con los regímenes restantes y una precipitación media anual entre 1000 y 1200 mm durante menos de 8 meses (Cuadro 4) (Miehlich, 1991).

La microbiota presentó el valor más bajo de CBM en esta altitud en ladera umbría (0.17 Mg ha^{-1}) con valores casi cuatro veces menores que en ladera solana de 0.64 Mg ha^{-1} (Figura 20) por lo que se encontró que, el porcentaje de COS fue 2.5 veces más alto en solana respecto a umbría (Cuadro 4) y la eficiencia metabólica fue mayor en umbría que en solana (Figura 24). Aunque las condiciones de humedad y de temperatura, son diferentes entre laderas (López-López, 2014), se observó que el factor de mayor impacto sobre el CBM fue la relación C:N ya que en la exposición norte es cinco veces menor que la relación C:N que se presenta en exposición sur.



Figura 18. Zona baja del estudio 3000 m snm, ladera solana.



Al respecto Cruz-Etchevers (2011) mencionan que una alta relación C:N y valores bajos de coeficientes metabólicos permiten inferir una presencia de estrés microbiano que incide en una lenta mineralización de restos orgánicos y, consecuentemente, mayor acumulación de COS.

Esos resultados coinciden con lo registrado en este estudio, ya que, en las laderas con exposición norte, con la relación C:N en valores de 25 son los sitios donde se tiene menor eficiencia microbiana comparada con la exposición sur (5), por lo tanto, mayor porcentaje de COS y mayor contenido de CBM.

9.1.2. Actividad microbiana en suelos con régimen climático de suelo tipo B: údico I-mésico/frígido

Los regímenes de humedad y temperatura údico, I-mésico/frígido (B) presenta un rango de temperatura media anual de 5.5 a 14 °C y el régimen pluviométrico va de los 800 a 1400 mm con 8 meses húmedos están presentes en los sitios correspondientes a las altitudes intermedias del estudio (3300 y 3800 m snm) (Cuadro 4).

Hacia la zona de los 3300 m snm (Figura 19) se registró la presencia de bosque mixto con dominancia de *Abies religiosa*. En sus suelos, el CBM y el coeficiente metabólico mostraron los mayores valores en ladera solana (0.94 Mg ha⁻¹ y 0.01) con respecto a la ladera umbría (0.70 Mg ha⁻¹ y 0.005); contrario al contenido de COS que fue mayor en la umbría que en la solana (Cuadro 4).

Montaño y Sánchez-Yañez (2014) mencionan que la actividad bacteriana además de estar regulada por la energía del C orgánico disponible, también lo está por la humedad del suelo. En su caso, encontraron que es la variación estacional lo que repercute en la disponibilidad de C, ya que el C lábil disminuye hasta 60% con respecto al C total durante lluvias en relación con la concentración registrada en la estación seca.

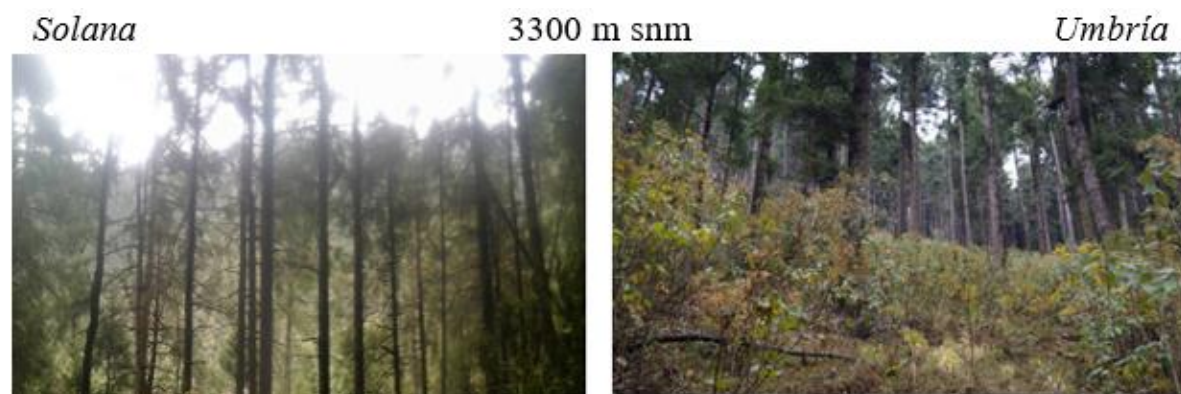


Figura 19. Sitios de muestreo en ladera solana y umbría a 3300 m snm.



En otro estudio realizado por Montaña *et al.*, (2007), mencionan que la biomasa y la actividad microbiana disminuyen con la reducción del C disponible. Los resultados de esta investigación concuerdan con los reportados dado que, el C disponible disminuye durante la estación lluviosa, y el C microbiano disminuye también, lo que revela que la humedad del suelo se correlaciona negativamente con el CBM. Este sustento puede explicar el comportamiento de la biomasa microbiana ante las diferencias de humedad entre las laderas umbría y solana.

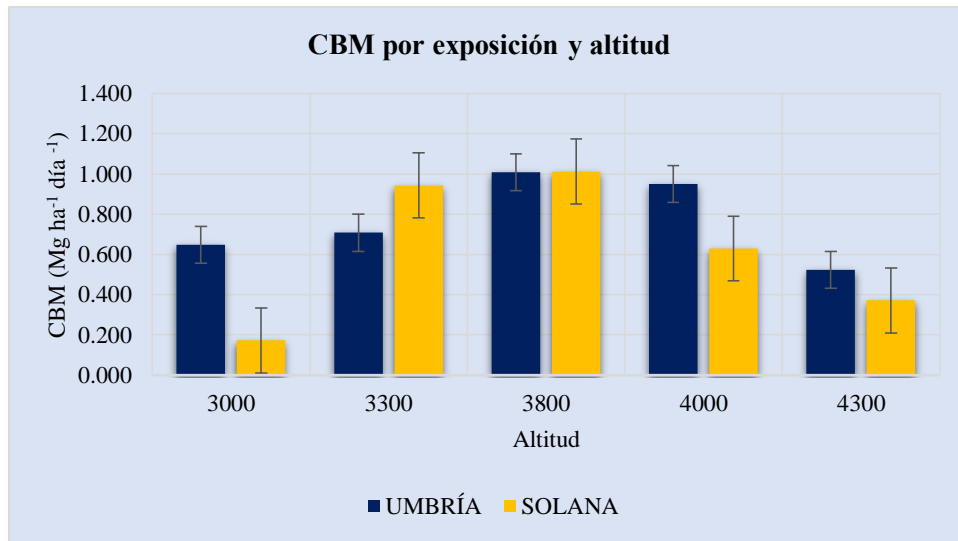


Figura 20. Carbono de Biomasa Microbiana (CBM) en laderas contrastantes, umbría y solana sobre un gradiente altitudinal en el PNIP.

A 3800 m de altitud, los suelos de ambas laderas tuvieron el mismo contenido de CBM (Figura 20), en exposición solana hubo mayor porcentaje de COS y en umbría una mayor eficiencia microbiana (Cuadro 1). Contrario a lo que se esperaba en la exposición umbría, es decir, mayor contenido de CBM, ya que la temperatura es menor y la humedad es mayor, estas condiciones propician que la microbiota se active por el alto consumo de energía necesario para la transformación de la MOS. Sin embargo, no ocurrió así, lo que indica que la microbiota presenta una similar tasa de respiración en ambas laderas.

Respecto al tipo de vegetación y su relación con el CBM y el COS en este piso altitudinal de los 3800 m snm, se observó una transición del bosque de *P. hartwegii* a pastizales amacollados, lo que representa el inicio del límite de la vegetación arbórea. Así, como se observa en la Figura 20, a partir de este intervalo hacia 4300 m snm, el CBM invierte su comportamiento comparado con los pisos altitudinales inferiores, ya que aumenta su contenido en laderas umbría.

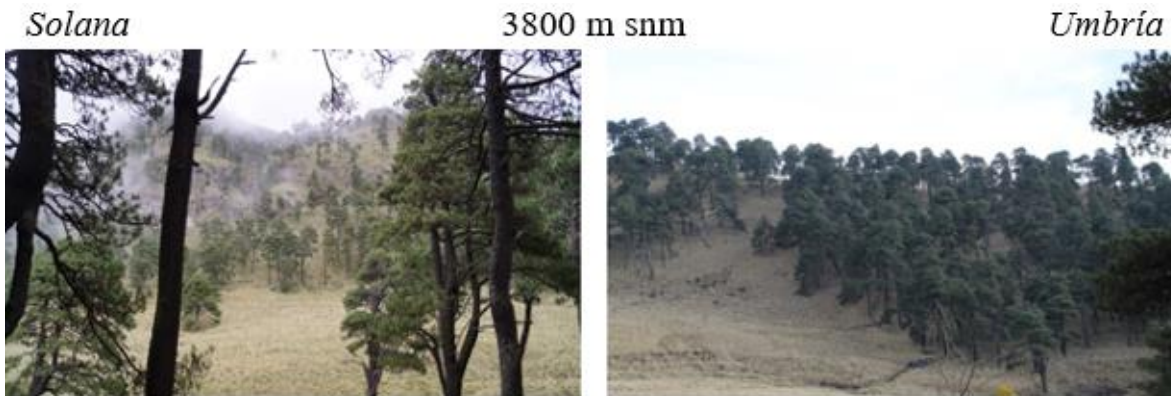


Figura 21. Sitios de muestreo en ladera solana y umbría a 3800 m snm.

Los resultados de Wang *et al.*, (2016) indicaron que la transición de las especies de árboles de *Mytilaria laosensis* a *Cunninghamia lanceolata* podría haber mejorado los depósitos de C y N lábiles en el suelo y su disponibilidad, lo que llevó a un aumento en la biomasa microbiana del suelo.

Además, en el estudio de Cruz-Etchevers *et al* (2011), se demuestra que en las especies observadas de *Pinus* y *Abies*, los suelos con mayor contenido de COS también tienen mayores valores de CBM. Sin embargo, en este estudio, específicamente en los sitios con *Pinus hartwegii* en contraste con los que tenían vegetación de *Abies*, son mayores los valores de la actividad microbiana.

9.1.3. Actividad microbiana en suelos de régimen climático de suelo tipo C: ústico isofrígido

El régimen termoclimático clasificado como C, es el menos húmedo con 800 mm de precipitación media anual durante menos de 8 meses (ústico), sin embargo, conserva su humedad por ser isofrígido, al tener la temperatura más fría debido a que no rebasa los 5.5°C en promedio al año (Cuadro 4) (Miehlich, 1991). Dicho régimen climático C se corresponde con sitios donde la vegetación predominante es de zacatonal montano (Cuadro 4).

A los 4000 m snm (Figura 22) se encontró el contenido de COS y el coeficiente metabólico más bajos que la media total, 2.7 Mg ha⁻¹ y 0.005 en ladera umbría, mientras que en ladera solana fueron de 3.1 Mg ha⁻¹ y 0.008 respectivamente. La respiración microbiana normalmente tiende a disminuir por el régimen de temperatura porque en umbría ésta es menor, por lo tanto, la actividad microbiana se reduce. Sin embargo, en este régimen climático (ústico-isofrígido) el CBM contenido en suelos de umbría fue mayor (0.95 Mg ha⁻¹) que en ladera solana (0.63 Mg ha⁻¹). Como ya se mencionó, este comportamiento del contenido de CBM es contrario a lo que se observó en los pisos altitudinales inferiores a los 3800 metros, donde las laderas umbrías mostraron que el CBM se ve reducido en comparación a laderas solana (Figura 20). Los efectos ladera umbría y solana en las cabeceras de la



cuenca se ven atenuados por el techo de nubosidad que se ubica en estas altitudes, lo que reduce las horas de radiación solar. Por lo tanto, en ladera umbría los sitios tienen menor temperatura y una mayor humedad, lo que ralentiza la mineralización de la MO y se requiere mayor gasto de energía, por lo tanto, mayor respiración.

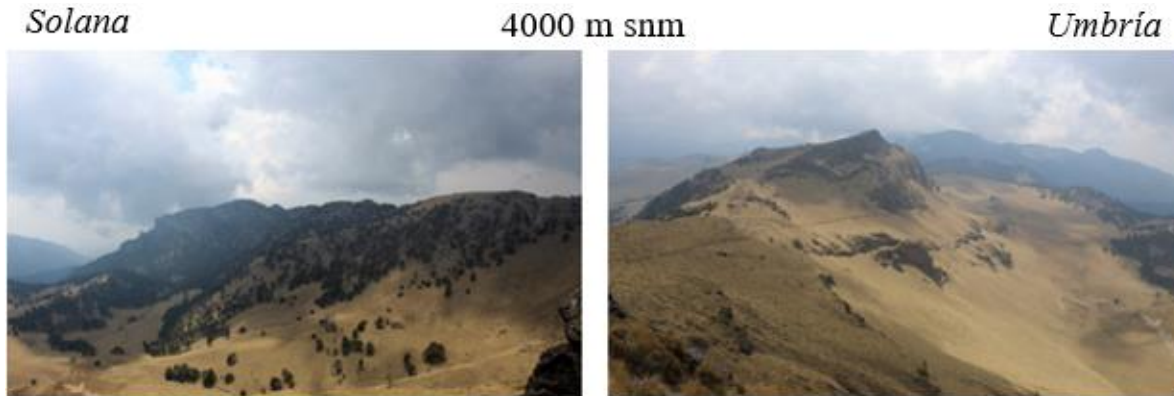


Figura 22. Sitios de muestreo en ladera solana y umbría a 4000 m snm.

A 4300 m snm (Figura 23) se encontró el coeficiente metabólico más alto (0.02) y el porcentaje de COS más bajo (1%) en ladera solana (Cuadro 4). Mientras que en ladera umbría el CBM fue mayor (0.52 Mg ha⁻¹). Estos resultados coinciden con lo señalado por Cruz-Etchevers *et al.* (2011), quienes mencionan que las bajas temperaturas limitan la productividad forestal y; por lo tanto, habrá menores contenidos de COS. Al tener menos COS en el suelo, el CBM disminuye pero, en el caso de la ladera umbría, el CBM es mayor porque hay mayor contenido de COS, pero menor eficiencia microbiana reflejada en el qCO_2 .



Figura 23. Sitios de muestreo en ladera solana y umbría a 4300 m snm.

Zhao *et al.* (2017), reportaron que la actividad microbiana en los pastizales alpinos y templados es más sensible a los factores climáticos y que su variación se explica en 26% por éstos. Los resultados



de estos estudios coinciden con lo mencionado para los pisos altitudinales ubicados por arriba de los 3800 m snm porque la actividad microbiana se ve limitada por el techo de nubosidad que modifica el clima.

Haciendo referencia al $q\text{CO}_2$, Anderson (2003) explicó que valores altos de este parámetro se relaciona con alto estrés microbiano. En esta investigación se encontró que, a esta altitud la temperatura baja y la humedad aumenta, sin embargo, al ser solana los periodos de humedad y secado son cortos, lo que puede ser la razón un estrés microbiano, que también limita la actividad microbiana por el bajo contenido de COS, a diferencia de la ladera umbría, donde el COS fue de 3.75%, aproximadamente 3 veces mayor que en solana.

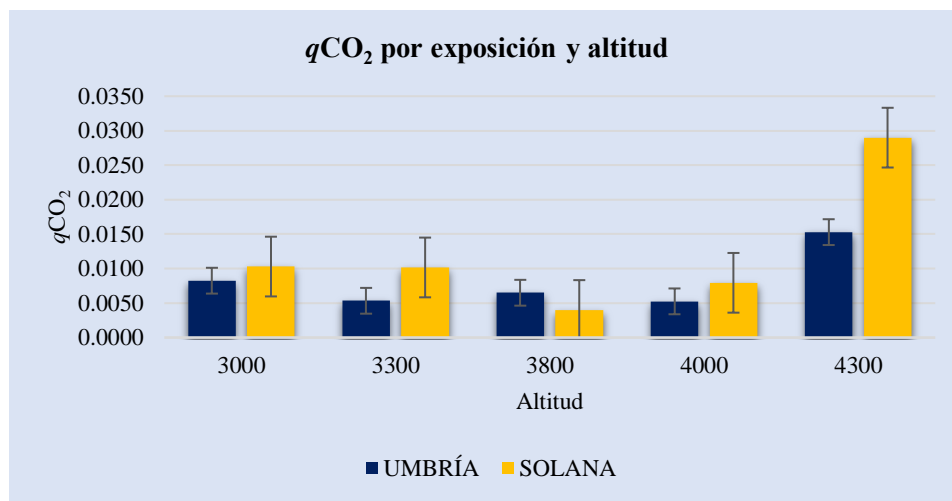


Figura 24. Coeficiente metabólico en laderas umbría y solana sobre un gradiente altitudinal.

9.2. Variación de la respiración microbiana en función de calidad del mantillo y variables edáficas

9.2.1. Calidad de mantillo

Según el manual para la descripción en campo de Siebe *et al* (2006), en las altitudes de 3000 y 3300 m se presentó el mantillo tipo *moder*, mientras que a partir de 3800 se encontró mantillo de tipo *mor* (Figura 25).

En altitudes con tipo de mantillo *moder* (3000 y 3300 m snm), los horizontes superficiales de suelo fueron menos negros: 7.5YR 4/2 en solana a 3000 m y 10YR en umbría, menos húmedos y ácidos ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ 5.5) que en sitios con tipo de mantillo *mor*, donde la mayoría de los horizontes Ah tuvieron colores de 7.5 YR y pH de 5. La microbiota se encontró más activa en suelos de ladera umbría 0.65 Mg ha^{-1} en los 3000 m y 0.94 Mg ha^{-1} en ladera solana en los 3300 m (Cuadro 4). El intervalo de

porcentaje de raíces osciló de 0.25 a 1.35% con presencia de raíces más gruesas a causa de la vegetación arbórea del bosque mixto (Cuadro 5).

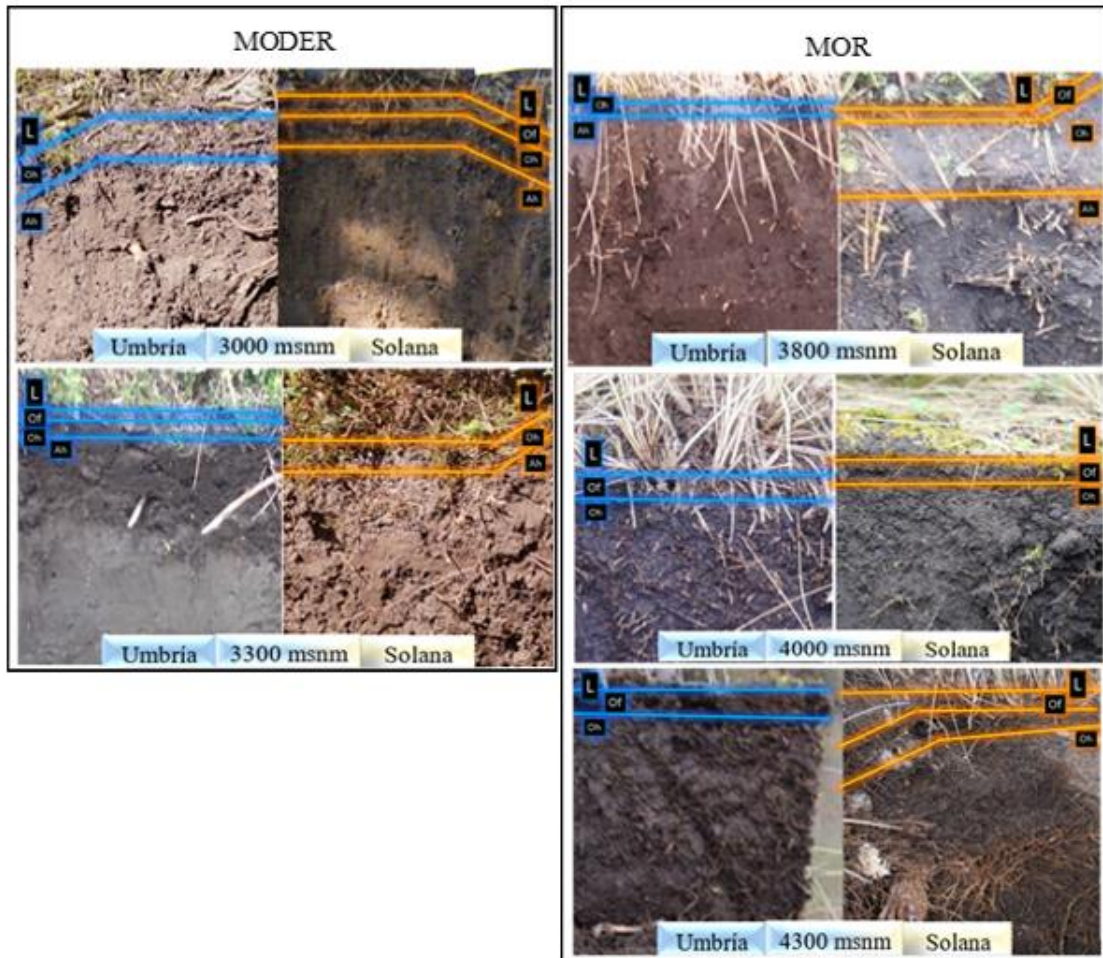


Figura 25. Tipos de mantillos encontrados en los sitios de muestreo. L= Litter, Of= Capa de fermentación, Oh= Horizonte orgánico, Ah= Horizonte mineral.

Al respecto Ponge (2011) menciona que en bosques de coníferas y bosques deciduos las características del humus se definen más por la geología y el clima que por los insumos MO. Por otro lado, De Nicola (2014), menciona que los tipos de humus están bien relacionados con las principales unidades de vegetación y contenido de humedad: el humus *moder* domina en sitios cuyos suelos están periódicamente inundados, suelos que poseen delgados horizontes órgano-minerales y capas orgánicas relativamente gruesas (frescas y biodegradables). La MO de difícil descomposición de especies esclerófilas, además de la asfixia periódica en la capa superficial del suelo, retarda el proceso de biodegradación del sustrato. La zona de estudio de De Nicola fue en bosques de robles en el Mediterráneo, en zonas llamadas “piscinas” donde el agua se estanca temporal o permanentemente.



En esta investigación, los sitios con mantillo de tipo *mor* se observaron suelos más ácidos ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ 5.5) y más negros (10YR) dada la presencia de mayores porcentajes de humedad édafica porcentual y baja temperatura, factores correlacionados negativamente con la descomposición del sustrato y la actividad biológica del suelo, características definidas para un horizonte orgánico (Siebe *et al.*, 2006). En las altitudes de 4000 y 4300 msnm se encontró mayor CBM en laderas umbría con 0.95 y 0.52 Mg ha^{-1} (Figura 20).

Cuadro 5. Variables ordenadas por tipos de mantillo.

Variable/Tipo de mantillo	<i>MODER</i>	<i>MOR</i>
Intervalo altitudinal (m snm)	3000-3300	3800-4300
CBM (Mg ha^{-1})	0.62	0.75
$q\text{CO}_2$	0.0085	0.0113
Respiración basal ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ día}$)	0.77	1.33
%COS	3.8	3.3
%N	0.26	0.25
C:N	16	14
pH	5.5	5
% Humedad édafica	17	40

El mantillo con mayor porcentaje de raíces finas fue el recolectado a 3800 m snm en ladera umbría (1.9%), el cual, mostró características de mantillo tipo *mor*, posiblemente por la asociación entre pastizal con *Pinus hartwegii*. Así mismo fue el sitio con mayor contenido de CBM en ambas laderas (1 Mg ha^{-1}). Ponge (2014), demostró que el suelo y la vegetación ejercen una influencia prominente en la distribución de las formas de humus, especialmente cuando se considera la estructura micro, meso o macroagregada del horizonte A. Según Blume (1990), las coníferas tienen mayor aporte de moléculas complejas como la lignina, lo que provoca una lenta descomposición de MOS, lo que a su vez explica la acumulación de CBM en este piso altitudinal con el mantillo de tipo *mor*, que, a diferencia del *moder*, tiene un enriquecimiento en la estructura de carbohidratos que lo hace más activo (Andreeta *et al.*, 2013).



En los sitios con mantillo tipo *moder* se presentaron en promedio mayores porcentajes de COS y mayor tasa de respiración basal en ladera solana respecto a la ladera umbría. En los sitios con mantillo de tipo *mor* no se observó algún comportamiento dependiente de las exposiciones de laderas (Cuadro 4).

Cuadro 6. Porcentaje de raíces finas, extraídas manualmente en hexametfosfatos de sodio 0.5 N.

Tipo de mantillo	Raíces finas (%)		Altitud (m)
	Umbría	Solana	
MOR	0.353	0.387	4300
	0.113	0.353	4000
	1.9	0.367	3800
MODER	0.487	0.793	3300
	1.347	0.253	3000

9.2.2. Descripción de las variables edáficas

Los valores de DA menores a 1 g cm^{-3} son comunes en suelos derivados de cenizas volcánicas. Respecto a esta variable, se observaron diferencias significativas entre las altitudes de los 3300 a los 4000 m snm (con $p > 0.05$), con mayor DA en comparación con los suelos de 3000 y 4300. En sitios con densidades aparentes bajas ($0.56\text{-}0.61 \text{ g cm}^{-3}$) se obtuvieron valores bajos de CBM ($0.37\text{-}0.52 \text{ Mg ha}^{-1}$), de respiración basal ($0.41\text{-}0.47 \text{ Mg día}^{-1} \text{ ha}^{-1}$) y del porcentaje de COS (1-3.8%) (Figura 26).

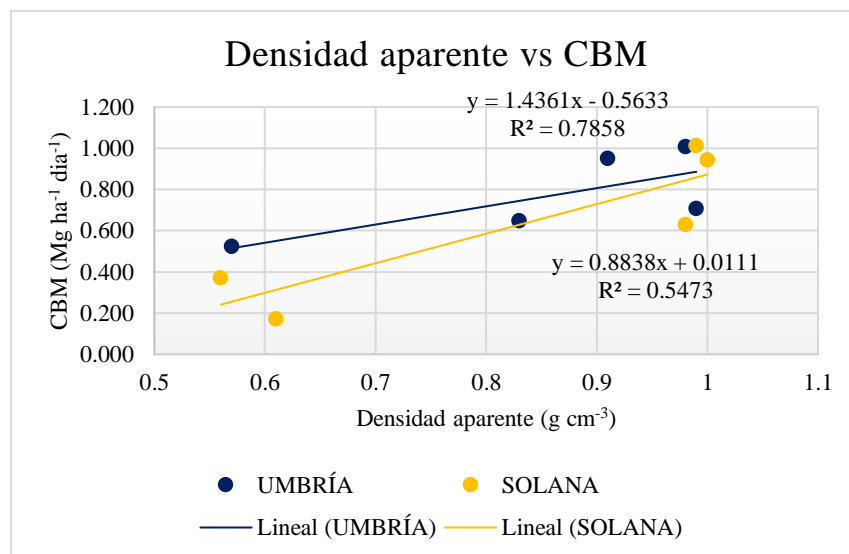


Figura 26. CBM en función de la densidad aparente



Los suelos con valores de mayor DA y %COS se registraron en ambas exposiciones de los 3300 a los 4000 en contraste con la exposición norte y sur (umbría y solana respectivamente) a los 4300 m snm.

La densidad aparente que osciló de 0.61 a 1 g cm⁻³, mostró una relación estadística alta (55 a 80%) y positiva con la actividad microbiana en ambas laderas, dado que en los suelos con los valores menos bajos de DA (0.83-1 g cm⁻³) también son los valores más altos de CBM (0.63-1 Mg ha⁻¹) en este estudio (Figura 26). Así también, fueron los sitios con menor temperatura y, consecuentemente, menor mineralización de la MO. Sin embargo, respecto al $q\text{CO}_2$ (0.0040-0.0102), los valores mostraron una disminución en relación a una mayor densidad aparente (Figura 27).

La explicación que se da a esta situación se sustenta por la baja temperatura y a la MO recalcitrante (asociada al Al⁺³ y Fe⁺²), ya que ambas influyen en la disminución de la actividad (Ponge, 2003, Ponge, 2013). Además la DA del suelo es una variable que está fuertemente correlacionada con el COS, ya que, ésta aumenta en tanto el COS disminuye, influye en una menor agregación de las partículas del suelo y dificulta la penetración de raíces (Bangroo *et al.*, 2017), por lo tanto, menor eficiencia microbiana.

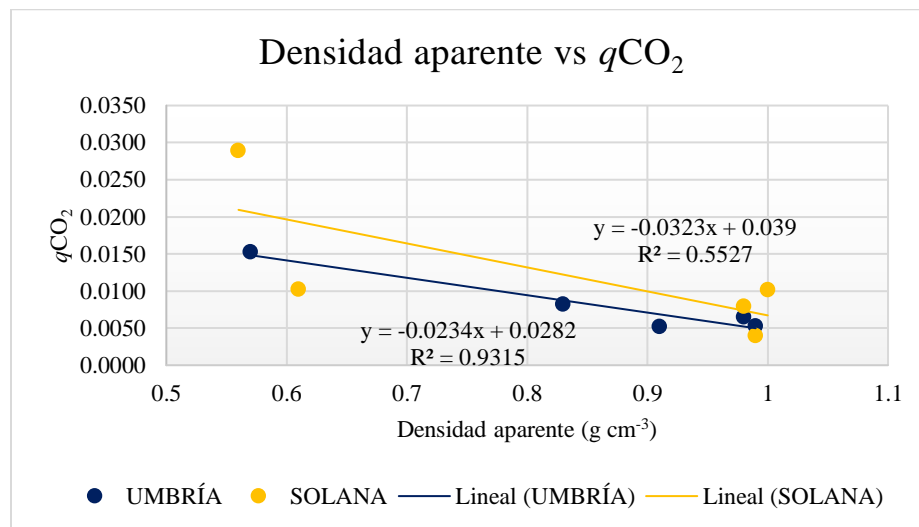


Figura 27. Eficiencia microbiana en función de la densidad aparente del suelo.

La humedad edáfica varió de 18 a 58% en exposición norte y de 13 a 60% en exposición sur. Los mayores contenidos de humedad se encontraron en los suelos de sitios ubicados a 3800 m snm en ladera solana con 60% y en ladera umbría con 58%, lo que coincide con los contenidos más altos de CBM en ladera en solana y umbría aunque se tiene una menor eficiencia microbiana quizá ante un contenido de COS menor (Cuadro 4) que en el piso de los 3300 m snm pero mayor a los suelos de la altitud de 4000 m snm (Figura 30). El contenido de COS muestra que la humedad del suelo estimula



el crecimiento vegetal por lo que el COS aumenta y la actividad microbiana se ve favorecida para consumirlo y por lo tanto disminuirlo del sistema (Montaño *et al.*, 2007).

El pH activo cuantificado tuvo valores de 4.6 a 5.7 en ladera solana y de 4.7 a 5.9 en ladera umbría, por lo que se consideran de naturaleza ácida. Los valores de pH más altos se registraron en los 3000 m snm, tanto en exposición norte como en la sur. Se ha reportado que en bosques mixtos los pH del suelo tienden a ser básicos y valores más ácidos de pH se registran en sitios con presencia del género *Quercus* y suelos pastados (Figura 30). Sin embargo, se menciona que la variación de temperatura de fría a cálida marca una tendencia de ácido a básico respectivamente (Sushil *et al.*, 2018).

La relación C:N fue mayor en casi todos los pisos altitudinales en ladera solana que en umbría, excepto en los 4000 m snm, donde la ladera umbría tuvo una relación de 11 y en ladera solana de 9, ambas sin diferencias significativas. Por otro lado, Zhang *et al.* (2012) encontraron que las tasas de mineralización y nitrificación en el suelo disminuyen con la altitud y fueron más altas en ladera solana que en ladera umbría en bosques y pastizales, lo mismo que ocurrió en esta investigación, lo que sugiere que la actividad microbiana en este gradiente es multifactorial, y está en respuesta de las variables climáticas que cambian con la altitud, microclimáticas que cambian con la exposición, con las características edáficas, la cobertura vegetal y la calidad de mantillo.

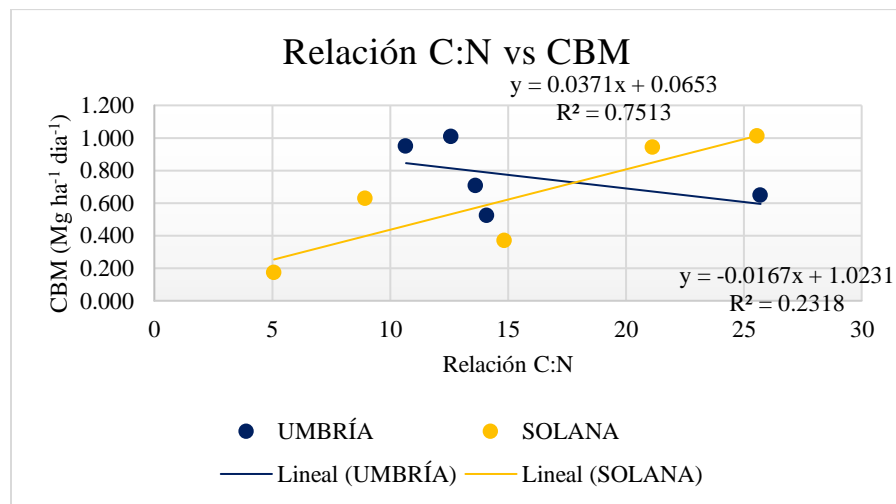


Figura 28. CBM respecto a la relación C:N.

En la figura 28 se observa una tendencia directa positiva entre el CBM y la relación C:N en ladera solana, cuyo rango de variación fue desde 5 a 25, el coeficiente metabólico (qCO_2) disminuye con relaciones de 20 a 25 (Figura 29). En el caso de la ladera umbría no hubo una relación fuerte entre



estas dos variables, sin embargo, incrementó el contenido de CBM entre relaciones C:N de 10 a 15. Bangroo *et al.*, (2017) mencionan en la cordillera del Himalaya, en laderas norte y sur entre los 1800-2500 m snm, la relación del contenido de N y de COS se relacionan con la altitud positivamente, condicionado a la variación de la insolación con respecto a la altitud y los aspectos que afectan a la vegetación, la humedad del suelo y los regímenes de temperatura.

El porcentaje de nitrógeno (%N) en casi todas las altitudes excepto la de 4000 m snm, fue más alto en ladera umbría que en solana. El mayor %N se registró en los 3300 m snm. Al contrario que en el porcentaje de C que fue mayor en casi todas las altitudes en ladera solana, excepto a los 4300 m snm. Las altitudes con más contenido de COS fueron en los 3000 y 3300 m snm (Figura 30).

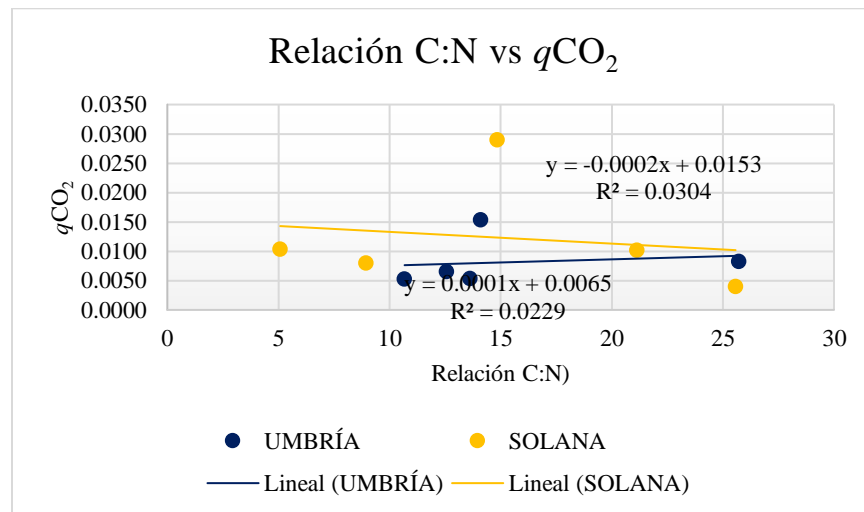


Figura 29. Coeficiente metabólico en función a la relación C:N en exposición umbría y solana.

Esto no coincide con lo mencionado por Bangroo *et al.* (2017): “La variación del stock de N con la altitud está influenciada por el tipo de vegetación y por la altitud. Debido a la disminución de la temperatura del suelo y del aire con la elevación (Vieira *et al.*, 2011), por lo que se observa una fuerte correlación positiva de C orgánico y nitrógeno con la elevación (García *et al.*, 2016)”. Sin embargo en otros estudios realizados por Griffiths (2009), se menciona que la mayor disponibilidad de N en los suelos forestales a mayores altitudes se relaciona con la disminución de la proporción de C:N y la menor absorción de N por los árboles debido a su crecimiento relativamente lento, por lo que se infiere que es la vegetación la que controla la asimilación de N y en consecuencia de COS en altitudes por debajo de los 3800 m snm, donde se encuentra vegetación arbórea.

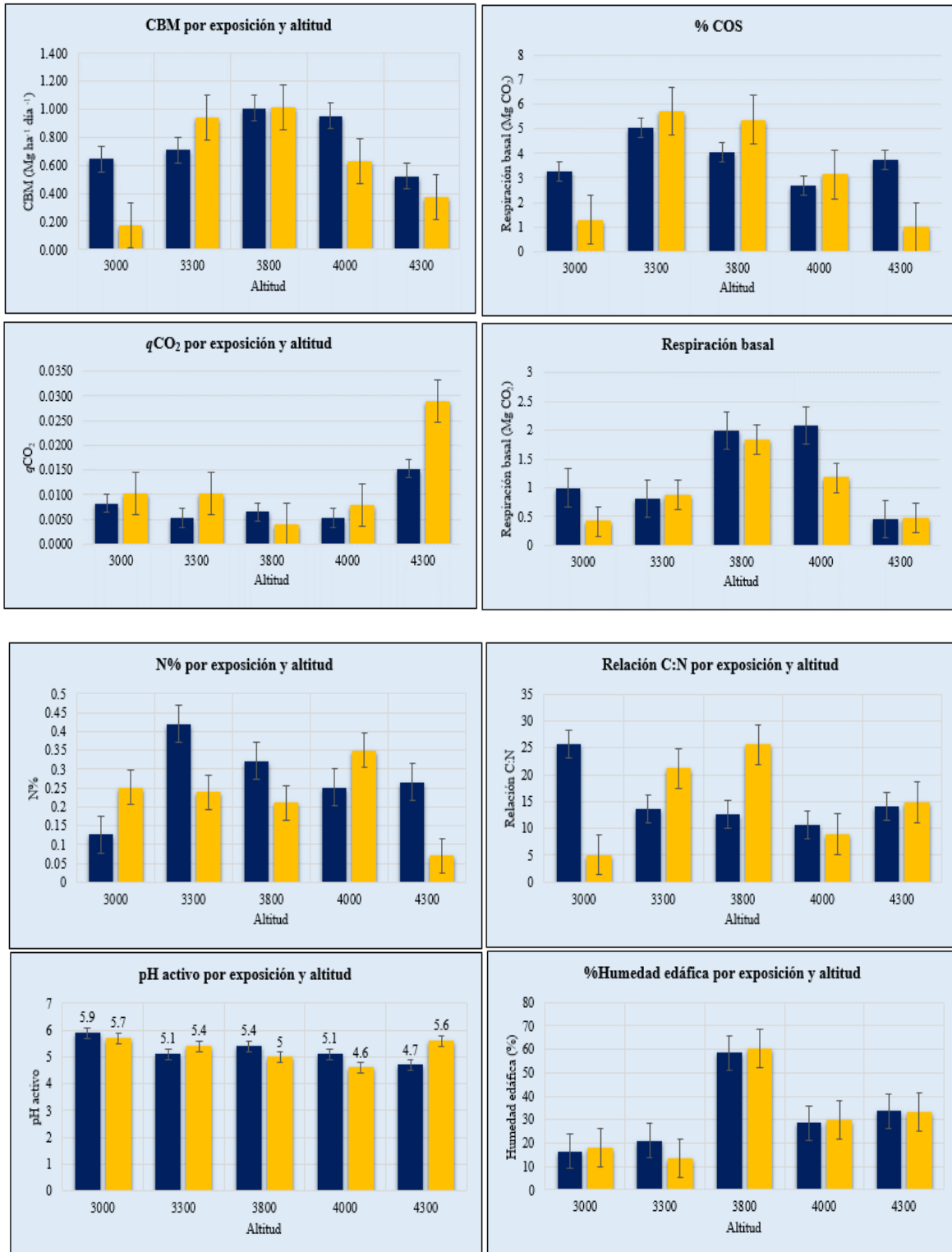


Figura 30. Comportamiento de la actividad microbiana, contenido porcentual del C y N edáfico (%COS, %N), relación C:N, pH activo, porcentaje de humedad edáfica y densidad aparente respecto a pisos altitudinales y exposición solana (amarillo) y umbría (azul).

9.3. Relación de los coeficientes de actividad y eficiencia microbiana con la formación de complejos órgano-minerales

Los datos obtenidos de Fe y Al extraídos con pirofosfato aportan información sobre la cantidad de estos metales acomplejados con la MO. Para el caso de la presente investigación, los contenidos de Al_p y Fe_p se correlacionaron negativamente con la actividad microbiana, puesto que la respiración microbiana y el CBM se ven disminuidas cuando los contenidos de Fe y Al se encuentran en mayor concentración. La eficiencia metabólica fue menor cuando las concentraciones de Al_p fue más alta que 4.3 g kg^{-1} y las de Fe_p mayores a 1.16 g kg^{-1} en ladera umbría, mientras que en solana fueron 6.2 de Al_p y 2.5 g kg^{-1} de Fe_p a 3800 m snm (Figura 31). En suelos volcánicos, la descomposición microbiana de la MO puede estar limitada por la toxicidad de Al y valores de pH bajos (Matus *et al.*, 2014).

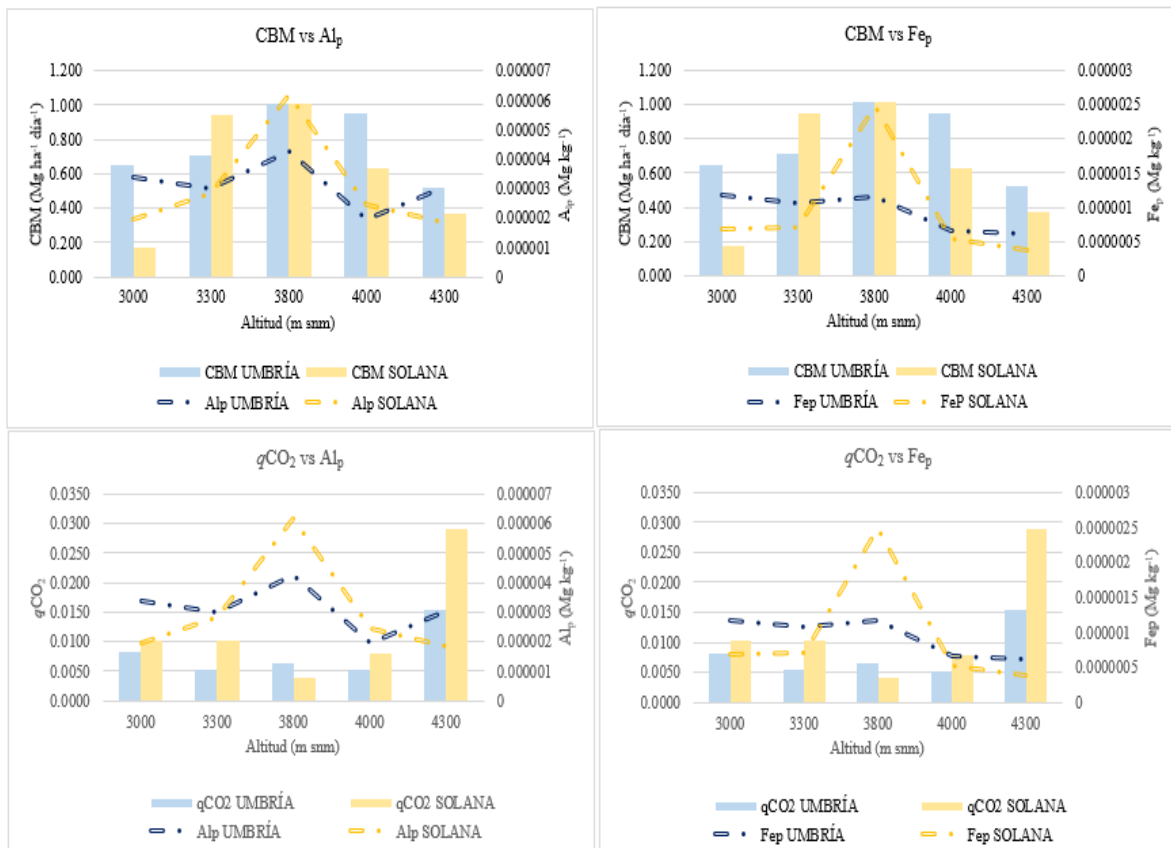


Figura 31. CBM y coeficiente metabólico microbiano respecto al contenido de Al_p y Fe_p .



Al calcular la relación de $Al_p:C$, se obtuvo que a los 3000 m snm y 4300 m snm en exposición norte los valores fueron mayores a 0.15, lo que indica que la mineralización del COS está inhibida hasta en un 80%. Simon (2018) en su estudio relaciona las densidades bajas con el contenido de COS alto y lo atribuye a los complejos de Al-humus lo que coincide con el presente estudio (Figura 32). Los complejos de Al y Fe-humus se forman principalmente en ambientes que son ricos en C orgánico y pH bajo, pero el alófono está restringido a un $pH > 5$ (Matus *et al.*, 2014). Lo que coincide en este estudio ya que en los sitios con pH más ácidos dominaron las relaciones más altas de $Al_p:C$ y, por lo tanto, también los complejos órgano-metálicos (Merino, 2017).

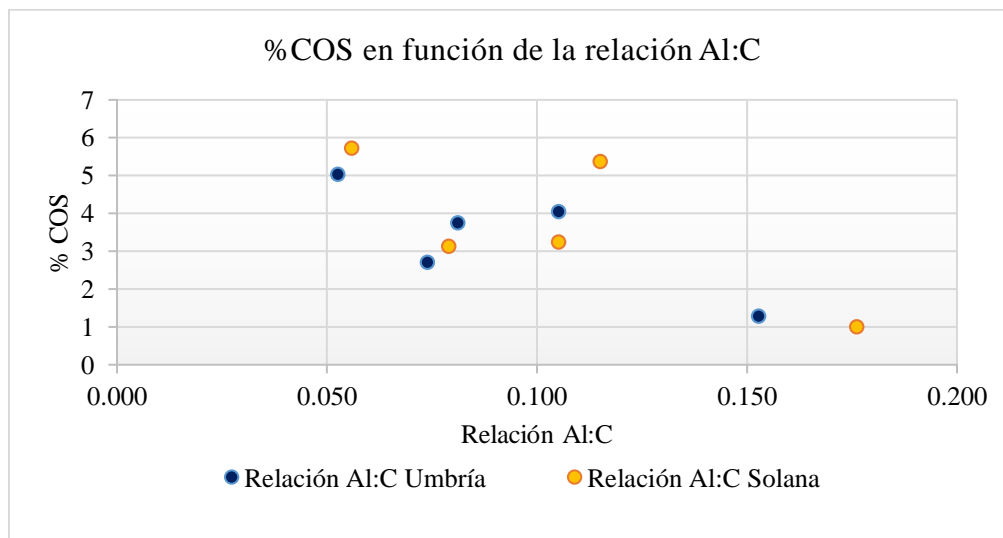


Figura 32. Porcentaje de COS en función de la relación $Al_p:C$



X. CONCLUSIONES

Esta investigación mostró que el clima (condiciones de menor humedad y temperatura), en altitudes superiores a 4000 m snm, fue el factor limitante para la actividad microbiana. Mientras que en altitudes inferiores a los 3400 m la relación C:N se manifestó como el factor limitante, por lo que se concluye que la actividad microbiana *in situ*, se modifica, temporal y espacialmente.

Se observó que el régimen de humedad y temperatura edáficos údico I-mésico/frígido, es el régimen climático del suelo donde se manifiestan los valores más altos de actividad microbiana (1 Mg ha^{-1}) en ambas exposiciones de ladera (solana y umbría), lo cual aporta elementos para aceptar de la hipótesis, el planteamiento de que la actividad microbiana es afectada por variaciones del microclima (humedad y temperatura) y por las características vegetales y edáficas.

La relación de $\text{Al}_p:\text{C}$ encontrada por los 3000 m snm y 4300 m snm en exposición norte (valores mayores a 0.15) indican una inhibición de la mineralización del COS, lo cual se confirma con la correlación negativa de los contenidos de Al_p y Fe_p con la actividad microbiana. Lo anterior confirma que la eficiencia metabólica disminuye cuando las concentraciones de Al_p y las de Fe_p aumentan de 4.3 g kg^{-1} y 1.16 g kg^{-1} en ladera umbría y de 6.2 de Al_p y 2.5 g kg^{-1} de Fe_p , en ladera solana. Lo cual confirma que en suelos volcánicos, la descomposición microbiana de la MO puede estar disminuida por la formación de complejos órgano-minerales en suelos con pH ácidos.



XI. REFERENCIAS

(2006). “Efecto del cambio de uso del suelo sobre las poblaciones microbianas en suelos de los Tuxtlas, Veracruz”. Obtenido de http://sappi.ipn.mx/cgpi/archivos_anexo/20060774_3577.pdf

Acosta Mireles, M., Carrillo Anzures, F., Delgado, D., & Velasco Bautista, E. (2014). *Establecimiento de parcelas permanentes para evaluar impactos del cambio climático en el Parque Nacional Izta-Popo*. Revista mexicana de ciencias forestales, 5(26), 6-29. Obtenido de <http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-11322014000600002&lng=es&nrm=iso>. ISSN 2007-1132.

Alonso N. B. (2015) Biodiversidad, materia orgánica y estructura del suelo: ciencia, técnica e ingeniería. Burgos. Universidad de Burgos.

Anderson, T.-H. (2003). Microbial eco-physiological indicators to asses soil quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 98(1-3), 285-293. doi:[https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00088-4](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00088-4)

Andreetta, A., Macci, C., Giansoldati, V., Masciandaro, G., & Carnicelli, S. (2013). *Microbial activity and organic matter composition in Mediterranean humus forms*. Geoderma, 180-280. doi:<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.06.010>

Arias, H. A. (1991). *La descomposicion de la materia organica y su relacion con algunos factores climaticos y microclimaticos*. Agronomía Colombiana, 8(2), 384-388. Obtenido el 3 de enero de 2018, de <https://revistas.unal.edu.co/index.php/agrocol/article/viewFile/21129/22095>

Bangroo, S. A., Najar, G. R., & Rasool, A. (2017). *Effect of altitude and aspect on soil organic carbon and nitrogen stocks in the Himalayan Mawer Forest Range*. CADENA, 63-68. doi:<https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.06.017>

Barrales-Brito, E. (2014). *Determinación in vitro de la emisión de CO₂ en muestras de mantillo*. *Agrociencia*, 48(7). Obtenido de http://www.scielo.org.mx/scielo.php?Script=sci_arttext&pid=S1405-31952014000700002

Blakemore, L. C., Searle, P. L., Daly, B. K. (1987). *Soil Bureau Laboratory Methods: A. Methods for chemical analysis of soils*. N. Z. Soil Bureau Scientific Report, pp. 223-230.



C. Wic-Baena, e. a. (2013). *Efecto del fuego en la biomasa microbiana de un ecosistema forestal mediterráneo*. Sociedad Española de Ciencias Forestales, 9. Obtenido de <https://www.congresoforestal.es/actas/doc/6CFE/6CFE01-347.pdf>

Cadena, G. (2008). *Importancia y perspectivas de los insumos orgánicos de México*. Revista Vinculando, 4. Obtenido de file:///C:/Users/mitzi/Downloads/importancia_y_perspectivas_de_insumos_organicos_en_mexico.pdf

Calvo Vélez, P. &. (2008). *Estudio de las poblaciones microbianas de la rizósfera del cultivo de papa (*Solanum tuberosum*) en zonas altoandinas*. Ecología Aplicada, 7(1-2), 141-148. Obtenido de <http://www.redalyc.org/comocitar.oa?id=34111584017>

Camacho-Díaz, E., Ruiz-Careaga, J., Deyta-Sánchez, M., Deyta-Sánchez, Y., & García-Gamboa, M. (2005). *Contenido y distribución de las formas de hierro en algunos suelos de la Sierra Norte de Puebla, México*. Terra Latinoamericana, 23(2), 175-181.

Cerón Rincón, L. E., & Aristizábal Gutiérrez, F. A. (julio de 2012). *Dinámica del ciclo del nitrógeno y fósforo en suelos*. Revista Colombiana de Biotecnología, XIV(1), 285-295. Obtenido de <https://www.redalyc.org/pdf/776/77624081026.pdf>

coagricasal. (2015). *Insumos orgánicos*. Obtenido de <http://www.coagricasal.hn/servicios/insumos-organicos/>

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2013). *Programa de Manejo Parque Nacional Iztaccíhuatl Popocatepetl*. México, D. F. . Obtenido de http://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/2014/IZTA_POPO_2014.pdf

Cornejo Cruz, C. A., López-López , A. B., Valderrábano Gómez , J. M., García Santos, E., & Cruz-Flores, G. (2018). *Cuantificación de aluminio y hierro en suelos de origen volcánico en un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Izta-Popo*. CDMX. UNAM.

Cruz-Flores, G., & Etchevers-Barra, J. (2011). *Contenidos de carbono orgánico de suelos someros en pinares y abetales de áreas protegidas de México*. Agrociencia, 45(8), 849-862. Obtenido de <http://www.scielo.org.mx/pdf/agro/v45n8/v45n8a1.pdf>

David, L., González , A. M., & Valencia, C. M. (2014). *Biología del suelo*. Recuperado el 2018, de <http://biologiadelossuelos.blogspot.mx/2014/08/>



Dahlgren, R. A., Saigusa, M., Ugolini, F.C. (2004). The Nature, Properties and Management of Volcanic Soils. *Advances in Agronomy*, 82, 113-182.

De Nicola, C., Zanella, A., Testi, A., Fanelli, G., & Pignatti, S. (2014). *Humus forms in a Mediterranean area (Casteloporziano Reserve, Rome, Italy): classification, functioning and organic carbon storage*. *Geoderma*, 90-99. doi:<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.06.033>

Desie E. (2016). *As above, so below? Influence of overstory-induced acidification on the soil carbon sequestration dynamics in the Gaume forest*. KU LEUVEN. 1-117. Obtenido de: <https://www.scripriprijs.be/scriptie/2016/above-so-below-influence-overstory-induced-acidification-soil-carbon-sequestration-0>.

Espinoza, Y. (2004). *Calidad de la materia orgánica bajo diferentes practicas de manejo en un suelo ácido tropical*. *Rev. Fac. Agron.*, 21, 126-140. Obtenido de <file:///C:/Users/mitzi/Documents/7o/LIF%20VII/Biblios/CBM%20mineralizacion%20de%20C.pdf>

Ferreiro, J. P. (2006). *Propiedades bioquímicas de suelos de prado de Galicia*. Santiago de Compostela: CISC. Obtenido de: https://books.google.com.mx/books?id=nul5vDjLjloC&pg=PA32&lpg=PA32&dq=evolucion+de+CO2+en+biomasa+microbiana&source=bl&ots=ZZ0z9-a7fV&sig=Mdq6oFqBOre0NdHZkM1DGrn8kBI&hl=es-419&sa=X&ved=0ahUKEwiGmpHU7jWAhVM_IMKHYd3BqUQ6AEIcDAL#v=onepage&q=evolucion%20de%2

Figuroa-Barrera, A., Álvarez-Herrera, J. G., Forero, A. F., Salamanca, C., & Pinzón, L. P. (2012). *Determination of potentially mineralizable nitrogen and the rate of nitrogen mineralization in organic materials*. Colombia: Facultad de Ciencias Agropecuarias. Obtenido de: <file:///C:/Users/mitzi/Downloads/Dialnet-DeterminacionDelNitrogenoPotencialmenteMineralizab-4230882.pdf>

Frugoni, D. Z. (2004). *Relación entre el ph en fluoruro de sodio y la ubicación en longitud para andisols bajo régimen údico en la norpatagonia Argentina*. Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Obtenido de https://www.researchgate.net/publication/279516489_RELACION_ENTRE_EL_pH_EN_FLUORURO_DE_SODIO_Y_LA_UBICACION_EN_LONGITUD_PARA_ANDISOLS_BAJO_REGIMEN_UDICO_EN_LA_NORPATAGONIA_ARGENTINA



Galicia, E. A. (2016). *Almacén y dinámica del carbono orgánico del suelo en bosques templados de México*. Terra Latinoamericana, 34 (1). Obtenido de <http://www.scielo.org.mx/pdf/tl/v34n1/2395-8030-tl-34-01-00001.pdf>

Gamboa Cáceres, A. M. (2011). *Dinámica del Carbono edáfico en ecosistemas templados y bajo diferentes sistemas de uso del suelo, Cofre de Perote (Veracruz)*. México D.F. UNAM.

García, A., & Rivero, C. (2008). *Evaluación del carbono microbiano y a respiración basal en respuesta a la aplicación de lodo paplero en dos suelos de la Cuenca del Lago de Valencia, Venezuela*. Facultad de Agronomía (Macaray), 119-133.

Giménez de Azcárate, J., & González Costilla, O. (2009). *Datos sobre la vegetación higrófila altimontana del Volcán Iztaccíhuatl (México)*. LAZAROA, 30, 109-118. Obtenido de file:///E:/TS%2003%2019/Biblios/CBM/Azcarate2009_Vegetacion_altimontana_Izta.pdf

Gómez A., M. T. (2013). *Microbiología del suelo*. AGA. Obtenido de <file:///C:/Users/mitzi/Downloads/AGAMicrob.pdf>

Griffiths, R. P., Madritch, M. D., & Swanson, A. K. (2009). *The effects of topography on forest soil characteristics in the Oregon Cascade Mountains (USA): Implications for the effects of climate change on soil properties*. Forest Ecology and Management, 1-7. Obtenido de <https://pdf.sciencedirectassets.com/271259/1-s2.0-S0378112708X00234/1-s2.0-S0378112708006282/main.pdf?x-amz-security-token=AgoJb3JpZ2luX2VjECIaCXVzLWVhc3QtMSJHMEUCIBWSdChVpHnRKL85dz6GVRTSdvSI%2BcdOLXVDhGORRgdkAiEA3CkR6sRZUqeQSjZtO4cWx8266vYsEuw8JSh3k1nzVI>

Guerrero-Ortiz, P. L., Quintero-Lizaola, R., Espinoza-Hernández, V., Benedicto-Valdés, G. S., & Sánchez-Colín, M. (2012). *Respiración de CO₂ como indicador de la actividad microbiana en abonos orgánicos de Lupinus*. TERRA, 30 (4), 355-362. Obtenido de <http://www.redalyc.org/pdf/573/57325814007.pdf>

Huygens, D., Boeckx, P., Van Cleemput, O., Oyarzún, C., & Godoy, R. (2005). *Aggregate and soil organic carbon dynamics in*. Biogeosciences, 2, 159-174. Obtenido de <https://biblio.ugent.be/publication/337312/file/455798.pdf>

Ibáñez, J. J. (2006). *Humus y la Clasificación del Humus de los Suelos*. Un universo invisible bajo nuestros pies. Obtenido de <http://www.madrimasd.org/blogs/universo/2006/08/18/37767>



- Ingraham J. L., Ingraham C. A. (1998) *Introducción a la microbiología*. Reverté, Science.
- Ingrid R. Zamboni C., M. B. (2006). *Caracterización de ácidos húmicos y fúlvicos de un mollisol bajo dos coberturas diferentes*. *Revista Colombiana de Química*, 35 (2), 191-203.
- Izquierdo, R. P. S., & Yuste, S. V. (s.f.). *La materia orgánica del suelo. papel de los microorganismos*. Obtenido en <https://www.ugr.es/~cjl/MO%20en%20suelos.pdf>, 23 de agosto de 2019.
- Jahn, R. and Stahr, K., 1996. *Development of soil and site qualities on basic volcanoclastics with special reference to semiarid environment of Lanzarote, Canary Islands, Spain*. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 13 (1): 104-112.
- Jaramillo, D. F. (2002). *Introducción a la ciencia del suelo*. Universidad Nacional de Colombia. Obtenido de <http://www.bdigital.unal.edu.co/2242/1/70060838.2002.pdf>
- Labrador MJ. (2001). *La materia orgánica en los agroecosistemas*. Madrid: Ediciones Mundi-Prensa.
- López L. A. B. (2014). *Influencia del relieve sobre las propiedades del suelo en una catena en laderas de montaña del Parque Nacional Izta-Popo*. México, D. F. pp. 9 04/08/2017
- madridmasd.org. (2010). *Ciencias para el mundo contemporáneo*. Obtenido de <http://cmcsjerrano.blogspot.com/2010/04/el-suelo-un-recurso-natural.html>
- Maren, I. E., Karki, S., Prajapati, C., Yadav, R. K., & Shrestha, B. B. (2015). *Facing north or south: Does slope aspect impact forest stand characteristics and soil properties in a semiarid trans-Himalayan valley?*. *Journal of Arid Environments*, 112-123. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.06.004>
- Martínez H, E. E. (2008). *Carbono orgánico y propiedades del suelo*. R. C. Suelo Nutr. Veg. (online). doi:ISSN 0718-2791.
- Martínez-Martínez, S., Faz Cano, A., & Acosta Avilés, J. A. (2009). *Contenido en carbono orgánico como indicador del proceso de desertificación en suelos desarrollados de material parental volcánico en la Región de Murcia*. Cartagena, Murcia (España). Obtenido de <http://congresos.um.es/icod/icod2009/paper/viewFile/4881/4541>



Matus, F., Rumpel, C., Neculman, R., Panichini, M., & Mora, M. L. (2014). *Soil carbon storage and stabilisation in andic soils: A review*. *CATENA*, 120, 102-110. doi:<https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.04.008>

Merino, C., Fontaine, S., Palma, G., & Matus, F. (2017). *Effect of aluminium on mineralization of water extractable organic matter and microbial respiration in southern temperate rainforest soils*. *European Journal of Soil Biology*, 82, 56-65. doi:<https://doi.org/10.1016/j.Lotka2017.08.003>

Miehlich, G., (1980). *Los suelos de la Sierra Nevada de México*. Suplemento Comunicaciones VII, Proyecto Puebla-Tlaxcala, Fundación Alemana para la Investigación Científica, p. 206.

Miehlich, G (1991). *Cronosequences of volcanic ash soils*. En Comunicaciones No. 15. Fundación Almena para la investigación científica.

Miquelajauregui, Y. (2013). *Modelos de simulación de la dinámica del carbono*. Barcelona: J. A. Blanco.

Montaño, N. M., García-Oliva, F., & Jaramillo, V. J. (2007). *Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest*. *Plant Soil*, 265-277. doi:10.1007/s11104-007-9281-x

Montaño, N. M., Sánchez-Yáñez J. M. (2014). *Nitrificación en suelos tropicales, asunto de competencia microbiana: un modelo basado en la teoría de Lotka-Volterra*. *Ecosistemas*. 23(3), 98-104. Obtenido de file:///C:/Users/mitzi/Downloads/789-3037-1-PB%20(1).pdf

Ortiz, M. L. (2009). *Aproximaciones a la comprensión de la degradación de la lignina*. *Orinoquia*, 13(2), 137-144. Obtenido de <http://www.redalyc.org/pdf/896/89613728007.pdf>

Palma, D. (2011). *Evaluación de la actividad biológica (respiración y biomasa microbiana) como indicadores de la salud desuelos ubicados en San Joaquín, estado Carabobo*. Obtenido de <http://mriuc.bc.uc.edu.ve/bitstream/handle/123456789/2777/TEG%20Derlys%20Palma.pdf?sequence=1>

Paolini, Y. A. (2006). *Dinámica de la biomasa microbiana (C y N) en un suelo de la península de Paraguaná tratado con residuos orgánicos*. *Multiciencias*, 6(2), 180-187. Obtenido de <http://www.redalyc.org/html/904/90460212/>



Paul, E. A. (2015). *Soil Microbiology, Ecology, and Biochemistry: An Exciting Present and Great Future Built on Basic Knowledge and Unifying Concepts*. Colorado: Elsevier. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-415955-6.00001-3>

Pérez Batallón, P., G., O., A. M., & F. M. (Diciembre de 1998). *Descomposición de materia orgánica, biomasa microbiana y emisión de CO₂ en un suelo forestal bajo diferentes manejos selvícolas*. *Edafología*, 5, 83-93. Obtenido el 22 de 09 de 2017, de <http://www.secs.com.es/data/Revista%20edafo/Volumen%205.%20Diciembre%201998.%20pagina%2083-93.pdf>

Ponge, J.-F., Sartori, G., Garlato, A., Ungaro, F., Zanella, A., Jabiol, B., & Obber, S. (2014). *The impact of parent material, climate, soil type and vegetation on Venetian forest humus forms: A direct gradient approach*. *Geoderma*, 290-299. doi:<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.02.022>

Ravindran, A., & Shang-Shyng, Y. (2015). *Efectos del tipo de vegetación en la biomasa microbiana carbono y nitrógeno en suelos de bosques subalpinos de montaña*. *Revista de Microbiología, Inmunología e Infección*, 48(4), 362-369. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jmii.2014.02.003>

Rendón, L. (2014). *Microbiota del suelo*. Obtenido de <http://mymbiologiadesuelos.blogspot.mx/2014/08/la-microbiota-del-suelo.html>

Rodríguez Neave, F. (2015). *intagri*. Obtenido de <https://www.intagri.com/articulos/nutricion-vegetal/acidos-humicos-fulvicos-nutricion-vegetal>

Romero López, C. A., Cruz, F. G., & Guerra Hernández, E. (s.f.). *Carbono de biomasa microbiana en sistemas ribereños de montaña en distintos usos de suelo*.

Sánchez de P, M., Prager M, M., E. Naranjo, R., & E. Sanclemente, O. (2012). *El suelo, su metabolismo, ciclaje de nutrientes y prácticas agroecológicas*. *Agroecología*, 19-34. Obtenido de <file:///C:/Users/mitzi/Downloads/170971-Texto%20del%20art%C3%ADculo-626901-1-10-20130314.pdf>

Siebe, C., Jahn, R. & Stahr, K. (2006) *Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos*. 70 pp.



Simon, A., Dhendup, K., Rai, P. B., & Gratzner, G. (2018). *Soil carbon stocks along elevational gradients in Eastern Himalayan mountain forests*. *Geoderma Regional*, 28-38. doi:<https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2017.11.004>

Sushil, S., Rajwar, G. S., & Kumar, M. (2018). *Soil properties along altitudinal gradient in Himalaya temperate forest of Garhwal region*. *Acta Ecologica Sinica*, 38 (1), 1-8. doi:<https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2017.02.003>.

Takahashi, T., & Dahlgren, R. A. (2016). *Nature, properties and function of aluminum–humus complexes in volcanic soils*. *Geoderma*, 110-121. doi:10.1016/j.geoderma.2015.08.032

Tan, K. H. (2014). *Humic matter in soil and the environment. Principles and controversies*. 2nd ed. Taylor & Francis Group. USA.

UNESCO. (2004). *Programa el Hombre y la Biósfera (MAB)*. México. México. 8 pp. Obtenido el 05 de agosto de 2017 de: http://iztapopo.conanp.gob.mx/documentos/MaB/RB_LOSVOLCANES.pdf

van Reeuvijk, L. P. (1992). *Procedures for Soil analysis*. International Soil Reference and Information Centre, Wageningen, pp. 7-12.

Vieira, S.A., Alves, L.F., Duarte-Neto, P.J., Martins, S.C., Veiga, L.G., Scaranello, M.A., Picollo, M.C., Camargo, P.B., Carmo, J.B., Neto, E.S., Santos, F.A.M., Joly, C.A., Martinelli, L.A.. (2011). *Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above and belowground pools in the Brazilian Coastal Atlantic Forest elevation range*. *Ecol. Evol.* 1 (3), 421–434

Walkley, A. & Black, I. A. (1934). *An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method*. *Soil Sci.* 37: 29-37.

Wang, M., Wan, X., Yu, Z., Hu, Z., He, Z., & Huang, Z. (2016). *Efectos de la transición de las especies de árboles sobre la biomasa microbiana del suelo y la estructura de la comunidad en China subtropical*. *ELSEVIER*, 36 (6), 417-423. doi:<https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2016.10.003>

Zhang, S., Chen, D., Sun, D., Wang, X., Smith, J. L., & Du, G. (2012). *Impacts of altitude and position on the rates of soil nitrogen mineralization and nitrification in alpine meadows on the*



eastern Qinghai–Tibetan Plateau, China. Biol Fertil Soils, 48, 393-400. doi: 10.1007/s00374-011-0634-5

Zhao, H., Sun, J., Xu, X., & Qin, X. (2017). *Estequiometría de la biomasa microbiana del suelo Carbono y nitrógeno de la biomasa microbiana en los pastizales templados y alpinos de China. ELSEVIER, 83, 1-8. doi:https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.09.007*

Zurita Flores, D. J. (2017). *Determinación de los factores que influyen en los mecanismos de fijación de carbono en suelos de alta montaña (Papallacta Ecuador). Ecuador: Facultad de Ingeniería y Ciencias Agroecuarías.*