



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Modificación de la composición química y la actividad
microbiana del matillo por el incremento en la
heterogeneidad del estrato arbóreo en un bosque de
Abies religiosa

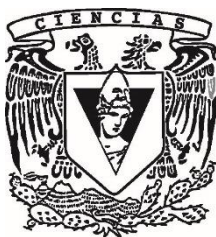
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

EDUARDO MISAEL CHOREÑO PARRA



DIRECTOR DE TESIS:

BRUNO MANUEL CHÁVEZ VERGARA

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Choreño
Parra
Eduardo Misael
55 62 57 53 38
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
311156065

2. Datos del tutor

Dr.
Bruno Manuel
Chávez
Vergara

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Hermelinda Margarita
Villegas
Ríos

4. Datos del sinodal 2

Dra.
María Guadalupe
Barajas
Guzmán

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Roberto
Garibay
Orijel

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Gregorio
Angeles
Pérez

7. Datos del trabajo escrito

Modificación de la composición química y la actividad microbiana del mantillo por el incremento en la heterogeneidad del estrato arbóreo en un bosque de *Abies religiosa*.

78 p.
2018

Agradecimientos académicos

A la Universidad Nacional Autónoma de México, porque desde mi ingreso a mi amada ENP No. 9 y durante mi estancia en la Facultad de Ciencias, me ha enseñado a valorar y defender las bondades del pensamiento libre, el arte, la cultura y el conocimiento científico. Agradezco porque, en un contexto de pluralidad, me ha brindado las herramientas para ser una persona íntegra, con responsabilidad social y con respeto a mi país. Siempre estaré orgulloso de pertenecer a esta magnífica comunidad.

A la Facultad de Ciencias y la Licenciatura en Biología, porque satisfizo mi deseo de pertenecer a una comunidad científica y, sobre todo, por brindarme las herramientas y el conocimiento para ser una persona capaz de contribuir a resolver los problemas del país.

A la Dra. Guadalupe Barajas Guzmán, al Dr. Roberto Garibay Orijel y al Dr. Gregorio Angeles Pérez, por aceptar amablemente ser parte del jurado de este trabajo y por los comentarios tan constructivos vertidos sobre el mismo.

A la comunidad de San Pedro Atlapulco, por permitir que este estudio se realizara dentro de sus bosques. Espero que este trabajo pueda ser útil para los objetivos de su comunidad y para que continúen conservando y dando un uso adecuado a sus áreas forestales.

A las autoridades del Parque Nacional Desierto de los Leones, por otorgar la autorización de acceso al Centro de Administración, Vigilancia y Monitoreo “El Pantano”, lugar en donde se obtuvieron las muestras para elaborar este trabajo. Agradezco especialmente a los guardabosques de este sitio porque su labor contribuye a conservar lo más preciado en este planeta. El futuro se los reconocerá.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación (PAPIIT UNAM IN 223114) a cargo de la Dra. Margarita Villegas Ríos, por el financiamiento otorgado para este trabajo.

Al Instituto de Geología de la UNAM (IGI, UNAM), por las facilidades brindadas para el uso de las instalaciones y laboratorios en los que se llevaron a cabo los análisis.

Al Laboratorio Nacional de Geoquímica y Mineralogía, por las facilidades para el uso de las instalaciones y laboratorios en los que fueron realizados los análisis para este trabajo.

Al Laboratorio de Biogeoquímica (IGI, UNAM), por el apoyo y capacitación durante la determinación de los análisis químicos y de actividad biológica en el desarrollo de la tesis.

A la M. en C. Iris Suárez Quijada del Laboratorio de Microcosmos Bioedáfico (IGI, UNAM), por el préstamo de equipo y las facilidades de acceso al cuarto de temperatura controlada para el experimento en microcosmos.

Al M. en C. Rodrigo Velázquez Durán del Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos (IIES, UNAM), por los análisis de C, N y P total de mantillo de la presente tesis.

Al Dr. Juan Carlos Durán Álvarez del Laboratorio Universitario de Nanotecnología Ambiental (LUNA) del CCADET, UNAM, por los análisis de carbono en fase líquida.

A la M. en C. Rosa María Fonseca Juárez, por su ayuda en la identificación de dos especies de árboles presentes en uno de los sitios de estudio.

A la Unidad de Enseñanza de Biología de la Facultad de Ciencias, por la gestión de los trámites escolares necesarios para poder realizar este trabajo.

Agradecimientos personales

A la Dra. Margarita Villegas Ríos, por impulsar mi interés en el mundo de los hongos e involucrarme en actividades académicas relacionadas con estos bellos organismos. Le agradezco por apoyarme en la elaboración de este trabajo con sus comentarios y sugerencias y porque, además, tuvo la disposición para escucharme y aconsejarme en mis momentos de conflicto personal. Principalmente, reconozco que me haya brindado la libertad de explorar otras áreas del conocimiento para así satisfacer mis inquietudes y favorecer mi desarrollo académico. La admiro mucho.

Al Dr. Bruno Chávez Vergara, por guiarme en el proceso de elaboración de esta tesis en un ambiente muy ameno y accesible. Porque al brindarme las herramientas teóricas y analíticas necesarias, sus observaciones, sus críticas constructivas y, sobre todo, al concederme su confianza y mi propio espacio de trabajo, me permitió explotar mi capacidad para realizar esta tesis. Le agradezco, además, por inculcarme los valores necesarios para ejercer este tipo de actividades y, principalmente, por enseñarme que el aprendizaje es un proceso largo, complejo y que requiere paciencia, sin embargo, es un camino lleno de satisfacciones.

Al Biól. Eduardo Pérez Pazos, por el gran interés que mostró por esta tesis y porque con sus comentarios y su apoyo teórico, analítico y moral, contribuyó de manera importante en el desarrollo de la misma. Por todas esas pláticas tan enriquecedoras donde compartimos inquietudes e ideas biológicas y no biológicas. Porque sus virtudes, su entusiasmo y su amor por la biología y la micología, han permeado en mi propia formación académica y personal. Sobre todo, agradezco por la amistad que me ha brindado en estos años, la cual valoro bastante.

A la M. en C. Ofelia Beltrán Paz del Laboratorio de Biogeoquímica (IGI, UNAM), por su apoyo en las actividades para realizar todos los análisis de laboratorio de esta tesis. Su dedicación, consejos y paciencia, han sido una parte importante para la elaboración de este trabajo y para mi desarrollo personal y académico.

A mis compañeros (Angélica Lorant Flores, Mariana López Quirasco, Gala Viurcos, Gustavo Epitacio Joaquín y Óscar Zárate Martínez) y profesores (Margarita

Villegas Ríos, Julieta Álvarez Manjarrez, María Herrera Campos, Eduardo Pérez Pazos, Roberto Garibay Orijel y Joshua Bautista González) del taller “Diversidad y aspectos ecológicos de macromicetos saprobios, ectomicorrízicos y líquenes”, porque con sus enseñanzas, comentarios y apoyo han enriquecido este trabajo y mi vida personal y académica.

A mis compañeros del Laboratorio de Micología (Mariana López Quirasco, Noemí Matías Ferrer y Rodolfo Salas Lizana), por sus comentarios a lo largo del desarrollo de esta tesis y por hacer tan amenos mis días en el laboratorio.

A mis compañeros del Laboratorio de Biogeoquímica (Edith Nava Arsola, Laura Rodríguez Bustos, Marimar Ruíz y Edwin López Ortiz), por los comentarios vertidos en cada avance de este trabajo y por los momentos divertidos que pasamos dentro y fuera del laboratorio.

A Maru Bernal Gómez, Elena Morales Ramírez e Ivonne Alonso Durán, por su apoyo en la obtención de las muestras para la realización de esta tesis y, obviamente, por su amistad a lo largo de estos años universitarios.

Dedicatorias

Estas dedicatorias están dirigidas a las personas que han influido en mi persona a lo largo de distintas etapas de mi vida.

A mis padres Socorro Parra y Alberto Choreño, porque desde temprana edad me inculcaron los valores del respeto, la responsabilidad, la disciplina, la constancia, la perseverancia, el escepticismo y, sobre todo, el amor al estudio. Porque me han dado la libertad de pensamiento, de tomar mis propias decisiones y de explorar nuevos entornos. Porque, a costa de sus desvelos, de momentos difíciles y de una vida de constante esfuerzo, han propiciado las condiciones y herramientas adecuadas para mi desarrollo personal y mi educación. No me queda más que reconocer que mi persona es reflejo y consecuencia de sus mayores virtudes y de la visión que han formado a lo largo de sus vidas, lo cual agradezco.

A mi hermano Alberto Choreño, por ser mi mayor ejemplo de voluntad y de perseverancia y porque siempre me has motivado a dar lo mejor de mí. Te agradezco que en muchos momentos me mostraste un panorama que yo no podía visualizar y sobre todo porque, con tus propios pasos, has trazado parte del camino que he recorrido.

A mi profesora Lupita, porque con su labor impulsó mis primeros pasos en el camino del conocimiento. Con el tiempo uno se percata de que esos primeros años pueden ser decisivos y que muchas veces definen la vida de las personas. Su labor es ejemplar.

A mi profesora Martha Meléndez, por sembrar en mí el pensamiento crítico y la importancia de tener una conciencia político-social. Gracias por enseñarme que con educación y con nuestras acciones podemos cambiar la realidad en que vivimos.

A mis profesores de preparatoria Felipe Martínez, Mónica Ornelas, Judith Chaparro, Óscar Ocampo, Norma Ramírez y Rosario Campos. Sus enseñanzas desarrollaron en mí la admiración y el amor a la ciencia.

A Juan Briones, por ser una de las personas que me motivaron a estudiar biología.

A mis profesores Margarita Villegas, Eduardo Pérez, Patricia García, Libia León, Armando Luis, Arturo Becerra, Amadeo Estrada, Carlos Ochoa, Carlos Martorell, Jaime Zúñiga, Zenón Cano, Marisol Montellano, Sandra Cabrera, Enrique Moreno, Josué Ramírez, Jorge Rojas, Itzi Fragoso, Martha Martínez, Teresa Valverde, Olivia Tabares, Vianey Gómez, Arturo Olvera, Alfonso Vilchis, Víctor Valdés y Viviana Escobar, por inculcarme el amor por distintas áreas de la biología.

A Marisol Díaz, Adilene Martínez, Elizabeth Mora, Zacnité Palmero, Carlos Hernández, Ronaldo Torres, Hernán Hernández, Esau Godínez y Mauricio Carvajal, porque en mis recuerdos secundarios más preciados siempre estarán ustedes.

A Lidia Roldán, Gabriela Quintanilla, Kaleb Ramírez y Luis Celis. Esas salidas y esos 21 de diciembre, con y sin sustos, construyeron historias que solo se pueden vivir con verdaderos amigos.

A todos mis roomies (Floriana, Nayeli, Ana Gabriela, Maleny, Adriana, John, Sebastián y Campa), por escucharme en mis momentos de estrés, porque en su momento fueron una segunda familia para mí y por hacerme sentir siempre como en casa.

A mis compañeros de Fungorum. Ha sido un placer poder lograr en conjunto con ustedes, una de mis metas personales más deseadas: transmitir el amor que tenemos por los hongos a otras personas. Continúen con ese entusiasmo que les admiro.

A Yesenia Flores, Mayra Luis, Mariana Ruíz y Said Quiroz. En su compañía, la Universidad fue unas de las etapas más enriquecedoras y de mayor aprendizaje de mi vida.

A Annamaria Savarino, porque desde que te conozco fuiste para mí un ejemplo de persona íntegra. Cada plática que tuve contigo fue un momento de aprendizaje, inspiración y reflexión. Agradezco porque tu actitud hacia la vida modificó mi propia percepción sobre la misma. Por cierto, aún me hace reír el "no te sobran amigos".

A Mercedes Cervantes. No me imagino cómo habría sido haber pasado estos años universitarios sin ti. Siempre apreciaré el tiempo que hemos compartido haciendo cualquier actividad: pseudo-corriendo, platicando y riendo en el parque, escuchando

música viejita, comiendo y otras tantas cosas. Te agradezco porque en diferentes momentos me impulsaste a salir de mi zona de confort y me enseñaste que hay que “disfrutar el momento”. Por todo esto y más, te aprecio bastante.

A todos mis compañeros biólogos o cuasi biólogos que conocí a lo largo de la Universidad, a quienes quiero recordar que hoy más que nunca vivimos en una lucha por defender lo que tan afanadamente estudiamos. Deseo que cada quien, desde su labor en las aulas, en el campo o en el laboratorio, tome el compromiso que exige el habernos formado en esta bella disciplina y, sobre todo, que disfruten mientras lo hacen.

*“La libertad consiste en poder decir que dos y dos son cuatro.
Admitido esto, se deduce todo lo demás”.*

George Orwell

Índice

Índice de figuras	xii
Índice de tablas	xii
Abreviaturas	xiii
Resumen	xiv
1. Introducción	1
1.1. La descomposición y su importancia.....	1
1.2. Los residuos vegetales y su influencia en la actividad microbiana.....	4
1.3. Exoenzimas involucradas en la descomposición de los residuos vegetales.....	7
2. Objetivos	9
2.1. Objetivo general	9
2.2. Objetivos particulares.....	9
3. Justificación	9
4. Hipótesis	11
5. Métodos	11
5.1. Sitios de estudio	11
5.1.1. <i>Centro de Administración, Vigilancia y Monitoreo Ecológico “El Pantano”</i>	11
5.1.2. <i>Bosque “El Zarco”</i>	13
5.2. Muestreo de mantillo	13
5.3. Atributos del estrato arbóreo	15
5.4. Análisis de Laboratorio	17
5.4.1. <i>Caracterización del mantillo</i>	17
5.4.2. <i>Carbono en la biomasa microbiana</i>	18
5.4.3. <i>Actividad enzimática</i>	18
5.4.4. <i>Mineralización potencial de carbono</i>	21
5.4.5. <i>Análisis de resultados</i>	22
6. Resultados	22
6.1. Atributos del estrato arbóreo	22
6.2. Caracterización del mantillo	26

6.3. Carbono en la biomasa microbiana.....	27
6.4. Actividad enzimática.....	30
6.5. Mineralización potencial de carbono	31
6.6. Relación entre las características químicas del mantillo y la actividad microbiana	32
7. Discusión.....	33
7.1. Atributos del estrato arbóreo	33
7.2. Modificación de la composición química del mantillo	37
7.3. Modificación de la actividad enzimática y la mineralización potencial de carbono	40
7.4. Metabolismo microbiano asociado a la actividad y el tamaño de las comunidades microbianas (AEE y qCO ₂)	42
7.5. Hipótesis ecosistémica.....	49
8. Conclusiones	54
9. Perspectivas.....	55
Literatura citada.....	57
Apéndice 1	76
Apéndice 2	76
Apéndice 3	77
Apéndice 4	78
Apéndice 5	78

Índice de figuras

Figura 1. Localización de las parcelas de muestreo correspondientes a cada sitio de estudio.....	14
Figura 2. Método de obtención de las muestras de mantillo en cada parcela de los dos sitios de estudio.....	15
Figura 3. Talla de los árboles presentes en los sitios de estudio.....	26
Figura 4. Características químicas del mantillo asociadas al P en cada sitio de estudio.....	27
Figura 5. Actividad enzimática y actividad enzimática específica en el mantillo...	30
Figura 6. Mineralización potencial de carbono en el mantillo.....	31
Figura 7. Relación entre las características químicas del mantillo y la actividad microbiana.....	32
Figura 8. Modelo de almacenes y flujos de carbono en los sitios de estudio.....	52

Índice de tablas

Tabla 1. Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies arbóreas en cada sitio.....	23
Tabla 2. Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies arbóreas en cada parcela de los sitios de estudio.....	24
Tabla 3. Resultados de la prueba de U de Mann-Whitney.....	25
Tabla 4. Resultados del ANOVA anidado.....	28
Tabla 5. Promedio y error estándar de cada variable evaluada en el mantillo.....	29

Abreviaturas

AEE: actividad enzimática específica

BG: β -Glucosidasa

Cmic: C en la biomasa microbiana

DAP: diámetro a la altura del pecho

DH: deshidrogenasa

IVI: Índice de Valor de Importancia

LP: lipasa

PFO: polifenol oxidasa

PNDL: Parque Nacional Desierto de los Leones

PNIMHC: Parque Nacional Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla

qCO₂: coeficiente metabólico

Resumen

La composición química del mantillo está influenciada por distintos rasgos del estrato vegetal arbóreo, lo cual modifica la actividad de los microorganismos y su papel en la dinámica del C del piso forestal. En este trabajo se evaluó la modificación de la composición química y la actividad microbiana del mantillo por el incremento en la heterogeneidad del estrato arbóreo en un bosque de *Abies religiosa*. Lo anterior se realizó en dos sitios colindantes de bosque de *A. religiosa* (Pantano y Zarco) con diferencias aparentes en el estrato arbóreo, ubicados en la Sierra de las Cruces, al poniente de la ciudad de México. En tres parcelas de 625 m² en cada sitio, se obtuvo el diámetro a la altura del pecho (DAP), la altura, la composición vegetal arbórea y el Índice de Valor de Importancia (IVI) de cada especie. En cada parcela se estableció un transecto de 50 m a favor de la pendiente en donde, de forma aleatoria, se recolectaron cinco muestras de mantillo. Se determinó la masa seca de mantillo en un área conocida y a cada muestra se le cuantificó la concentración de C, N, y P totales, las relaciones estequiométricas entre nutrientes (C:N, C:P y N:P), el C en la biomasa microbiana (C_{mic}), y la actividad de las enzimas lipasa (LP), β-Glucosidasa (BG), polifenol oxidasa (PFO) y deshidrogenasa (DH). Además, se midió la tasa de mineralización de C *in vitro* (CO₂ acumulado), la actividad enzimática específica (AEE) y el cociente metabólico (qCO₂). Se calculó el contenido de C, C_{mic} y la mineralización potencial de C por metro cuadrado del mantillo presente en cada sitio. Las diferencias en el DAP y la altura del estrato arbóreo se evaluaron mediante pruebas de U de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis. De igual manera, el contenido de C, C_{mic} y la mineralización de C en el mantillo de los sitios fueron evaluados mediante pruebas de U de Mann-Whitney. Las diferencias en el resto de las variables se analizaron mediante modelos de ANOVA anidado y sus relaciones mediante análisis de correlación de Pearson. Los resultados mostraron que el Pantano presenta una mayor heterogeneidad en la composición de especies y sus respectivos valores de IVI, respecto al Zarco. Sin embargo, en ambos sitios la especie más importante es *A. religiosa*. Además, los DAPs y las alturas fueron menores en el Pantano. Las

características químicas del mantillo evidenciaron una mayor relación C:P, determinada por una menor concentración de P en el mantillo del Pantano. Por otro lado, la tasa de mineralización de C, el qCO_2 , la actividad enzimática de la PFO y BG y la AEE de la BG, PFO y LP, fueron mayores en el mantillo de este sitio respecto al Zarco. Adicionalmente, la actividad de la BG y la AEE BG en el mantillo del Pantano, se relacionaron positivamente con el C y P, respectivamente. Por su parte, el qCO_2 mostró una relación negativa con el N y el P, y positiva con las relaciones C:N y C:P, solo en el Zarco. Por otro lado, se observó un menor contenido de C y C_{mic} en el mantillo del Pantano. Aunque en el experimento de mineralización potencial de C *in vitro* se observó una mayor liberación de CO_2 en este sitio, al ponderar la masa de mantillo por metro cuadrado, los datos mostraron que ambos sitios emiten cantidades similares de CO_2 a la atmósfera a partir de la menor masa de mantillo en el Pantano. Los resultados sugieren que existe una modificación en el metabolismo del C de la comunidad microbiana, asociada a las características químicas del mantillo y en respuesta al aumento en la heterogeneidad del estrato arbóreo en el Pantano. Esto sugiere que en este sitio se promueve una menor acumulación de C y un mayor flujo de CO_2 hacia la atmósfera, en comparación con el Zarco. Los resultados obtenidos pueden ser considerados en la aplicación de medidas de conservación y manejo de los Parques Nacionales dentro de los cuales se encuentran los sitios estudiados, y de bosques de *A. religiosa* similares.

Palabras clave. Descomposición, residuos vegetales, exoenzimas, despolimerización, calidad del sustrato, respiración, microorganismos, almacenes y flujos de C.

1. Introducción

En los ecosistemas terrestres, las especies vegetales regulan la cantidad de C, nutrientes (e.g. N y P) y la composición química de las moléculas orgánicas que ingresan al suelo a través de la incorporación de residuos vegetales. Esta regulación ocurre mediante procesos ecofisiológicos individuales de cada planta, o a través de procesos regulados por la comunidad vegetal en su conjunto (Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015).

Una vez que los residuos vegetales se depositan en el suelo, las comunidades microbianas heterótrofas pueden adquirir una fracción de dichos nutrientes contenidos en las moléculas orgánicas. Esto ocurre mediante la producción de distintas exoenzimas que despolimerizan las moléculas que conforman a los residuos vegetales (Alfaro *et al.*, 2014). Una vez que son ingeridos por los microorganismos, los nutrientes son metabolizados, de manera que una parte de ellos puede ser destinada al aumento de la biomasa microbiana, y otra fracción puede ser utilizada en procesos celulares como la respiración, lo cual deriva en la producción de energía y CO₂ (Manzoni *et al.*, 2010).

Esta actividad heterótrofa contribuye de manera significativa en la descomposición de la materia orgánica, es decir, en la transformación de los residuos orgánicos a nutrientes minerales y CO₂. Además, repercute en la regulación de distintos procesos que influyen en la dinámica del carbono y nutrientes en los ecosistemas, lo cual, a su vez, depende en gran medida de la huella química que las especies vegetales dejaron en sus residuos (Chapin *et al.*, 2011).

1.1. La descomposición y su importancia

La descomposición de la materia orgánica es un proceso físico y químico mediado principalmente por la biota del suelo, a través de la cual ocurre la desintegración de residuos orgánicos de plantas, animales y material microbiano muerto. Este proceso causa un decremento en la necromasa de la materia orgánica, debido a la

fragmentación, la conversión a compuestos orgánicos estructuralmente diferentes a sus precursores y finalmente a la mineralización de dichos compuestos, es decir, la liberación de C y nutrientes en su forma mineral (McNeill y Unkovich, 2007). De manera general, la descomposición está conformada por tres procesos: 1) la lixiviación, un proceso físico que involucra la disolución y liberación de iones minerales y compuestos orgánicos solubles (e.g. carbohidratos y aminoácidos) almacenados en los tejidos de organismos vivos o senescentes; 2) la fragmentación, la cual implica la ruptura de tejidos orgánicos, entre ellos las barreras protectoras como la cutícula y la corteza de las plantas. Este último proceso aumenta la superficie disponible para la colonización microbiana y está regulado principalmente por la actividad de la micro y mesofauna (Chapin *et al.*, 2011), así como por factores físicos como el viento y los ciclos de humedad-sequía, contracción-expansión y calor-frío (Berg y McClaugherty, 2014); y 3) la alteración química de los compuestos presentes en los detritos (*i.e.* material vegetal, animal o microbiano, muerto), el cual es un proceso que ocurre en mayor medida por la acción de exoenzimas provenientes de hongos y bacterias. Estas exoenzimas despolimerizan las macromoléculas presentes en los restos detríticos y las convierte en productos solubles que pueden ser absorbidos y metabolizados por los microorganismos heterótrofos (Chapin *et al.*, 2011).

Por otro lado, existen tres factores que afectan directamente al proceso de descomposición: el clima, la calidad del sustrato y las comunidades microbianas heterótrofas. Entre los principales factores climáticos se encuentra la temperatura y la humedad que, conforme aumentan, favorecen la actividad metabólica de los microorganismos y de las enzimas que producen, lo cual promueve la descomposición (Coûteaux *et al.*, 1995). Por otro lado, la calidad del sustrato incluye características químicas como la concentración de nutrientes (e.g. C, N y P), sus relaciones estequiométricas (e.g. C:N), el contenido de moléculas como la lignina y la celulosa (Strickland *et al.*, 2009; Perakis *et al.*, 2012) y la presencia de compuestos de C con distinta labilidad (Veres *et al.*, 2015), las cuales determinan la susceptibilidad de dichos sustratos a ser descompuestos (Zhang *et al.*, 2008a). En particular, los sustratos con una baja relación C:nutriente (e.g. C:N) presentan

una alta calidad y una mayor susceptibilidad a ser descompuestos (Sterner y Elser, 2002). Aunque estos factores tienen un efecto relevante en el proceso de descomposición, son finalmente las comunidades microbianas heterótrofas quienes determinan la diversidad y cantidad de exoenzimas que despolimerizan la materia orgánica presente y, por lo tanto, la magnitud y velocidad de su descomposición (Xu *et al.*, 2015). La importancia de cada factor es variable de acuerdo con la escala. Por una parte, las condiciones climáticas tienen mayor efecto sobre la descomposición a escalas regionales y globales (Aerts, 1997). Sin embargo, la influencia de la calidad del mantillo y de las comunidades microbianas son de marcada importancia a escala local, en donde las condiciones climáticas son constantes (Cornwell *et al.*, 2008).

Los compuestos orgánicos resultantes de la descomposición incompleta de la materia orgánica, cuando se incorporan a la matriz mineral, conforman a la materia orgánica del suelo (MOS) (Chapin *et al.*, 2011). La MOS promueve procesos en la matriz edáfica como la estabilización de los agregados del suelo, la retención, la reducción de la evaporación y el incremento de la infiltración de agua (Nieder y Benbi, 2008). Simultáneamente, su formación deriva en consecuencias ecosistémicas que permiten el crecimiento vegetal y microbiano. Esto se debe a que constituye una fuente de energía metabólica y de sustratos para la asimilación de C en los tejidos de estos organismos, y de N (e.g. aminoácidos y nucleótidos) para la síntesis de proteínas y enzimas.

La descomposición, además, influye sobre la diversidad y la estabilidad de las comunidades de distintos organismos, ya que todas las redes tróficas basadas en detritos dependen de este proceso (Berg y McLaugherty, 2014). En estos sistemas, los residuos no consumidos, heces y organismos muertos, se convierten iterativamente en sustrato para los organismos descomponedores. De esta manera, todos estos sustratos son consumidos paulatinamente y metabolizados hasta ser transformados a CO₂ y iones inorgánicos (Heal y MacLean, 1975). Como consecuencia, estas redes tróficas basadas en detritos permiten un mayor procesamiento y flujo de materia y energía, en comparación con aquellas redes basadas en las plantas (Berg y McLaugherty, 2014).

Finalmente, la descomposición completa promueve el flujo de C a partir de distintos componentes del ecosistema que almacenan este nutriente (e.g. el suelo, los residuos vegetales depositados en este que conforman el mantillo y las comunidades microbianas) hacia la atmósfera. En particular, este proceso representa una de las principales rutas por la cual el CO₂ fijado por las plantas durante la fotosíntesis, regresa a la atmósfera (Schlesinger y Andrews, 2000). Por ello, el balance entre este flujo de C como producto de la descomposición de los residuos orgánicos presentes en el suelo, y la entrada de C a este derivado de la productividad primaria neta (*i.e.* la cantidad de C fijado en los tejidos de las plantas) y mediante la deposición de hojarasca y absición de raíces (residuos vegetales) en el suelo, influye en la cantidad de C acumulado en el mismo y la cantidad de CO₂ atmosférico (von Lützow y Kögel-Knabner, 2009).

1.2. Los residuos vegetales y su influencia en la actividad microbiana

Los tejidos presentes en los residuos vegetales constituyen los principales recursos sujetos al proceso de descomposición y pueden ser clasificados en parenquimatosos y leñosos (Kögel-Knabner, 2002). Las células parenquimatosas se encuentran en el tejido vivo de hojas y en la corteza de ramas jóvenes y raíces. Dichas células generalmente presentan paredes de celulosa. Por su parte, los tejidos leñosos están conformados por el xilema y el esclerénquima de los tallos, epidermis y nervaduras de hojas, así como cortezas, cuyas paredes celulares están constituidas por moléculas como la pectina, celulosa, hemicelulosa y lignina (Fengel y Wegener, 1984). Adicionalmente, las membranas de las células vegetales y la superficie de las hojas y raíces presentan fosfolípidos y ceras (Murphy, 2017).

Distintos atributos de la comunidad vegetal arbórea como la cobertura del dosel, la composición de especies y la ecofisiología de las plantas, son capaces de regular la cantidad y las características químicas de los residuos vegetales que se depositan en el mantillo de los bosques. Entre estas características se encuentran la concentración de N y P (Enriquez et al., 1993; Gessner *et al.*, 2010) y la proporción de compuestos de C como la celulosa y la lignina (Gessner *et al.*,

2010). Estas, a su vez, repercuten en la disponibilidad de nutrientes que pueden ser aprovechados por las comunidades microbianas (Prescott, 2002) y, por lo tanto, en la actividad de los microorganismos.

En este sentido, la composición de la comunidad vegetal, representa la fuente que determina la cantidad y la composición química de los residuos vegetales presentes en el mantillo (Prescott, 2002). De esta manera, la pérdida de la cobertura vegetal tiene consecuencias sobre la disminución en la cantidad de residuos vegetales depositados en el suelo (Lin *et al.*, 2015), mientras que el cambio de las especies vegetales puede modificar la proporción de fuentes de C lábiles, es decir, fáciles de despolimerizar (Prescott, 2002), y la concentración de nutrientes (Ritter, 2005). Como consecuencia de estos eventos, los microorganismos son capaces de modificar su actividad, con lo cual pueden promover una mayor mineralización de C y liberación de CO₂ a la atmósfera (Lin *et al.*, 2015).

Por otro lado, en relación con el grupo taxonómico al cual pertenecen los residuos vegetales en el mantillo, las Angiospermas se caracterizan por depositar hojas con una mayor concentración de N en comparación con las Gimnospermas (Han *et al.*, 2005). Además, generan residuos vegetales con moléculas lábiles o de fácil despolimerización y con altos contenidos de celulosa. Lo anterior se ha relacionado con una descomposición acelerada de los residuos vegetales producidos por las Angiospermas respecto a las Gimnospermas (Cornwell *et al.*, 2008), promovida por la actividad de las comunidades microbianas.

Por su parte, los residuos foliares de plantas como las coníferas, presentan una elevada concentración de N y P (Sardans y Peñuelas, 2013; Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015). En contraste, las plantas como algunas especies perennifolias, se caracterizan por presentar baja concentración de N y P en sus hojas (Sardans y Peñuelas, 2013). A su vez, la concentración de estos elementos en las hojas está en función del grado de reabsorción de los mismos antes de que éstas se escindan, lo cual minimiza la pérdida de nutrientes en las plantas durante la senescencia foliar (Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015). Además, los nutrientes reabsorbidos permiten la formación de nuevos tejidos con una menor demanda de energía y tiempo, comparado con la absorción de estos a partir del suelo (Wright y

Westoby, 2003). En este sentido, las angiospermas (perennifolias y deciduas) tienen una menor capacidad de reabsorción respecto a las coníferas (Vergutz *et al.*, 2012; Han *et al.*, 2013), por lo cual, depositan residuos foliares con una alta concentración de nutrientes (Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015). Estos rasgos de las plantas, al modificar las características de los residuos vegetales depositados en el suelo (Wardle *et al.* 2006; Gessner, *et al.* 2010), influyen en la composición y la actividad de las comunidades microbianas (Frossard *et al.*, 2013), lo cual repercute en el proceso de la descomposición (Zak *et al.*, 2003)

Potencialmente, todos los residuos vegetales son resistentes a la descomposición, debido a una combinación de la acción protectora de la lignina, la acción cementante de la hemicelulosa y la estructura cristalina de la celulosa (Alfaro *et al.*, 2014). Sin embargo, microorganismos como los hongos y bacterias despolimerizan materiales de distinta composición química mediante la liberación de exoenzimas, lo cual favorece la degradación de los mismos y les permite obtener recursos que promueven su crecimiento y la producción de energía (Romaní *et al.*, 2006). Por una parte, los hongos son capaces de degradar sustratos difíciles de despolimerizar, mientras que las bacterias descomponen sustratos simples (Boer *et al.*, 2005). En particular, las bacterias anaerobias facultativas, además, pueden degradar dichos sustratos mediante procesos de fermentación (Jones, 1998; Lynd *et al.*, 2002; Boer *et al.*, 2005).

Debido a la dependencia de los microorganismos descomponedores de la vegetación, cualquier cambio en la composición y los atributos de las comunidades de plantas afecta a dichos microorganismos (Frossard *et al.*, 2013; Prescott y Grayston, 2013) y a sus actividades (Van Der Heijden *et al.*, 2008). Consecuentemente, puede existir una alteración al balance entre el proceso de descomposición y la deposición de hojarasca en el mantillo, lo cual repercute en el almacenamiento del C y nutrientes en el suelo y en la atmósfera (Bradford *et al.*, 2008). Esto puede ser particularmente evidente en bosques de coníferas monodominantes de climas templados (Prescott *et al.*, 2000) como los bosques de *Abies*, quienes presentan una alta homogeneidad en sus atributos vegetales (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011). Por lo anterior, las comunidades microbianas

representan la conexión entre los cambios en la vegetación y las modificaciones en el funcionamiento de los ecosistemas, debido a su influencia en el proceso de descomposición (Prescott y Grayston, 2013).

1.3. Exoenzimas involucradas en la descomposición de los residuos vegetales

Como se ha mencionado, la descomposición de los residuos vegetales depende tanto de los atributos de las plantas como de los microorganismos, particularmente, de las enzimas que estos producen y que les permite degradar macromoléculas y adquirir nutrientes a partir de ellas (Osono, 2007). En el caso de los hongos, algunos miembros del filo Basidiomycota son conocidos por su alta capacidad para degradar lignocelulosa mediante la secreción de enzimas lignocelulolíticas (Alfaro *et al.*, 2014). A su vez, algunos miembros del filo Ascomycota (Xylariaceae) también presentan este tipo de enzimas (Whalley, 1996), sin embargo, se conoce relativamente poco acerca de su sistema enzimático (Koide *et al.*, 2005).

Los basidiomicetos lignocelulolíticos degradan los compuestos de lignocelulosa mediante dos tipos de reacciones enzimáticas: la hidrólisis y la oxidación. Por un lado, los hongos tradicionalmente denominados de pudrición café, degradan principalmente celulosa y provocan alteraciones muy limitadas en la porción de lignina, mediante reacciones de hidrólisis. Por su parte, los hongos de pudrición blanca degradan la porción de lignina en mayor proporción que la celulosa, a través de reacciones de oxidación. Ambos grupos se caracterizan por secretar diferentes enzimas en función de los sustratos disponibles (Alfaro *et al.*, 2014). Así, la porción de celulosa es hidrolizada en condiciones aerobias (Lynd *et al.*, 2002) por enzimas como la celobiohidrolasa, la endo- β -1,4-glucanasa y la β -glucosidasa. Por otro lado, la degradación de lignina es llevada a cabo por enzimas oxidativas como la manganeso peroxidasa, lignin peroxidasa y las fenol oxidasas (e.g. lacasa y polifenol oxidasa) (Alfaro *et al.*, 2014). Estas enzimas utilizan moléculas como el H_2O_2 y O_2 como aceptores de electrones, lo cual les permite oxidar compuestos fenólicos presentes en la lignina (Sinsabaugh, 2010).

Las bacterias también son capaces de producir enzimas que despolimerizan celulosa, como la β -glucosidasa, y compuestos fenólicos (e.g. lignina) como en el caso de las fenoloxidasas (López-Mondéjar *et al.*, 2016). A pesar de que estos microorganismos presentan una menor capacidad de producir este tipo de enzimas en comparación con los hongos, algunos grupos como las Actinobacterias y las Proteobacterias, tiene un rol importante en la descomposición de lignocelulosa (Freedman y Zak, 2014).

Complementariamente, los hongos y las bacterias son capaces de secretar exoenzimas como las lipasas, las cuales catalizan la hidrólisis de los enlaces éster de distintos tipos de lípidos que son despolimerizados a glicerol y ácidos grasos (Barberis *et al.*, 2008). Además, existen otro grupo de enzimas intracelulares como la deshidrogenasa, asociada a la actividad respiratoria de estos microorganismos, que permiten determinar la actividad microbiana oxidativa general en un sustrato (Nannipieri *et al.*, 2002).

Debido a que las enzimas fúngicas y bacterianas actúan como los agentes inmediatos de la descomposición de los restos vegetales (Burns *et al.*, 2013), la evaluación de su actividad es de principal interés para entender el proceso de descomposición bajo distintas condiciones (Salazar *et al.*, 2011). En este sentido, la transformación química de distintas moléculas catalizada por dichas enzimas puede ser evidenciada a través de ensayos de actividad enzimática, los cuales consisten en identificar y cuantificar los productos derivados de dicha reacción (Goddard y Reymond, 2004; Bisswanger, 2014). Estos ensayos y aquellos que evalúan la liberación de CO₂ como producto de la respiración de los microorganismos descomponedores de la materia orgánica, han permitido relacionar la actividad microbiana con las características químicas de los residuos producidos por las plantas (Veres *et al.*, 2015), con los atributos de la vegetación (Sinsabaugh *et al.*, 2002) y con fenómenos de disturbio y de manejo forestal (Salazar *et al.*, 2011; Rietl y Jackson 2012). Estos aspectos han permitido explorar los procesos que vinculan a las comunidades microbianas y la dinámica de los nutrientes en los ecosistemas (Sinsabaugh *et al.*, 2005).

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Identificar el efecto del incremento en la heterogeneidad del estrato arbóreo sobre la composición química y la actividad microbiana del mantillo en un bosque de *A. religiosa*.

2.2. Objetivos particulares

- Caracterizar distintos rasgos del estrato arbóreo en dos sitios con diferencias aparentes en la composición arbórea, dentro de un bosque de *A. religiosa*.
- Determinar la composición química del mantillo en dos sitios, con diferencias aparentes en la composición arbórea, dentro de un bosque de *A. religiosa*.
- Cuantificar la actividad microbiana en dos sitios, con diferencias aparentes en la composición arbórea, dentro de un bosque de *A. religiosa*.

3. Justificación

Abies religiosa es una especie de árbol endémica de México, cuyos bosques se distribuyen dentro del Eje Neovolcánico Transversal, en la Sierra Madre del Sur y en algunas porciones de las Sierras Madres Oriental y Occidental (Giménez y Ramírez, 2004). Algunos de estos bosques están contemplados dentro de Áreas Nacionales Protegidas como los son los Parques Nacionales Desierto de los Leones (PNDL) (CONANP-SEMARNAT, 2006) e Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla (PNIMHC). Aunque la distribución de estos bosques es amplia, tienen relativamente pocas poblaciones, las cuales se encuentran aisladas geográficamente (Andrade et al., 2009). Además, muestran una tendencia decreciente en cuanto al número de individuos (Farjon, 2013) y están sujetas a distintos disturbios debido a las amenazas impuestas por diferentes factores,

principalmente antrópicos (Sánchez-González *et al.*, 2005; Santibañez-Andrade *et al.*, 2015). En particular, la población del PNDL se ha visto afectada por distintos disturbios como los incendios forestales (Esqueda, 2004) y un manejo forestal inadecuado que involucra la construcción y mantenimiento de caminos, así como la reforestación del sitio mediante la introducción de especies no nativas (e.g. *Pinus ayacahuite*, *Cupressus lusitanica* y *Pinus patula*). Aunque esto ha generado mosaicos caracterizados por cambios en la estructura vegetal dentro del sitio (CONANP-SEMARNAT, 2006), aún se desconoce cuál es la relación entre la modificación del estrato vegetal arbóreo, sus atributos, las características del mantillo y la actividad microbiana dentro del mismo.

Identificar las interacciones entre estos componentes del ecosistema, permitirá entender cómo el incremento en la heterogeneidad del estrato arbóreo en bosques de *A. religiosa*, afecta a la actividad de los microorganismos descomponedores del mantillo. Esto es relevante si se consideran las consecuencias que pueden existir sobre el ecosistema. Los resultados, además, permitirán establecer una referencia de los efectos que podría tener el cambio en los rasgos de la comunidad vegetal arbórea de este tipo de bosques, en sitios que aún no presentan una modificación considerable de la misma, pero que están sujetos a amenazas latentes como ocurre en algunas zonas dentro del PNIMHC (Chico *et al.*, 2015). Lo anterior podría repercutir en la toma de decisiones relacionadas con las prácticas de conservación y manejo forestal en bosques de *A. religiosa*.

4. Hipótesis

Como consecuencia de su manejo, el sitio el “Pantano” presentará una mayor heterogeneidad del estrato vegetal arbóreo respecto al “Zarco”, lo cual se reflejará en un mantillo químicamente más heterogéneo, que mostrará una mayor actividad microbiana y descomposición.

5. Métodos

5.1. Sitios de estudio

5.1.1. Centro de Administración, Vigilancia y Monitoreo Ecológico “El Pantano”

El Centro de Administración, Vigilancia y Monitoreo Ecológico “El Pantano” se localiza al interior del Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL). El PNDL forma parte del Eje Neovolcánico Transversal, en la vertiente oriental de la Sierra de las Cruces. Se ubica en la región central de la República Mexicana, al suroeste de la Cuenca de México, dentro de las delegaciones Cuajimalpa de Morelos y Álvaro Obregón en la zona poniente de la Ciudad de México. Cuenta con una superficie de 1529 ha, una altitud media de 3500 msnm y se presenta en las coordenadas 19°18'18" N y 99°18'54" W (CONANP-SEMARNAT, 2006).

Los suelos del sitio son de origen volcánico de tipo andosol, lo los cuales permanecen húmedos la mayor parte del año y muestran valores de pH ligeramente ácidos. De acuerdo con la clasificación de Köpen, modificada por García (1988), el clima del PNDL es Cb'(w2)(w)ig, el cual corresponde a un clima templado con lluvias en verano y forma parte del grupo más húmedo de los subhúmedos. Presenta una temperatura media anual de 11 °C, con una diferencia entre el mes más cálido y el mes más frío menor a 5 °C. La precipitación es de 1340 mm, con lluvias concentradas entre junio y septiembre (CONANP-SEMARNAT, 2006; Tovar y Valenzuela, 2006).

El bosque presenta una cobertura vegetal arbórea del 32% (Román, 2012) y una dominancia de *Abies religiosa* por arriba de los 3000 msnm. En el mismo rango de altitud, el estrato arbóreo bajo está representado por *Garrya laurifolia*, *Salix paradoxa* y *Buddleja cordata*, mientras que en el estrato arbustivo se encuentran *Baccharis conferta*, *Senecio angulifolius*, *S. platanifolius*, entre otras especies (CONANP-SEMARNAT, 2006). La mayor parte de la vegetación del PNDL ha sufrido cambios en su estructura ocasionados por agentes como la contaminación proveniente de la zona urbana (CONANP-SEMARNAT, 2006). En este caso, se han asociado altas concentraciones de ozono con la reducción de la salud y vitalidad de *A. religiosa*, particularmente en sitios como “El Pantano” (González-Medina *et al.*, 2010). Además, han existido incendios forestales como el ocurrido en 1998, el cual afectó a más de 400 ha dentro del Parque e impactó principalmente al dosel dominado por *A. religiosa*.

Lo anterior resultó en un proceso de sucesión natural que modificó a la comunidad vegetal del PNDL. Por otro lado, este sitio ha sido impactado por la presencia de plagas de insectos descortezadores y un manejo forestal que incluye la construcción y mantenimiento de caminos, la apertura de brechas cortafuego y la reforestación de las zonas afectadas por el incendio de 1998 con especies no nativas. Entre estas especies se encuentran *Pinus ayacahuite*, *Cupressus lusitanica* y *Pinus spp.*, las cuales han afectado la distribución de la vegetación nativa (CONANP-SEMARNAT, 2006). Como consecuencia de estos cambios en los atributos de la vegetación, se ha observado que la población de *A. religiosa* en el estrato arbóreo del sitio, almacena menor cantidad de C en comparación con otras poblaciones de la misma especie en bosques que no han sufrido disturbios (Román, 2012). Además, se ha registrado una reducción de la riqueza y la cobertura de los líquenes presentes en este sitio (Zambrano *et al.*, 2000).

5.1.2. Bosque “El Zarco”

El bosque “El Zarco” forma parte de las propiedades comunales de San Pedro Atlapulco, Estado de México y se localiza en la Sierra de las Cruces dentro del Eje Neovolcánico Transversal (Argüelles, 2013) (figura 2). Forma parte del Parque Nacional Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla (PNIMHC) ubicado en la zona centro de México dentro de la Delegación Cuajimalpa, al suroeste de la Ciudad de México y parte de los municipios de Ocoyoacac, Lerma y Huixquilucan en el Estado de México. El parque cuenta con 1760 ha, presenta un rango de altitud entre los 2400 y 3800 msnm, y se encuentra entre las coordenadas 19°20′12″ N, 99°24′16″ W y 19°15′00″ N, 99°19′30″ W (Rodríguez-Palacios, 2009; Chico *et al.*, 2015).

El PNIMHC presenta suelos de origen volcánico de tipo andosol. De acuerdo con la clasificación de Köpen, modificada por García (1988), el clima es Cb'(w2)(w)ig , y corresponde a un clima semifrío subhúmedo con lluvias en verano, siendo el más húmedo dentro de los subhúmedos. Presenta una temperatura media anual de 9.7 °C y una precipitación anual de 1406.9 mm con lluvias entre mayo y octubre (Rodríguez-Palacios, 2009). La vegetación natural del sitio entre los 2600 y los 3660 msnm (incluyendo el bosque “El Zarco”) corresponde a un bosque monodominante de *Abies religiosa* de medianamente denso a denso, donde el estrato arbóreo tiene una cobertura del 90% (Rodríguez-Palacios, 2009; Argüelles, 2013; Chico *et al.*, 2015).

5.2. Muestreo de mantillo

Durante julio y agosto de 2016, se establecieron tres parcelas de muestreo por cada sitio de estudio (1, 2 y 3) basadas en los trabajos de Argüelles-Moyao (2013) y Pérez-Pazos (2018) (figura 1). Dichas parcelas presentan un rango altitudinal entre los 3040 y 3215 msnm, y sus coordenadas se presentan en el apéndice 1.

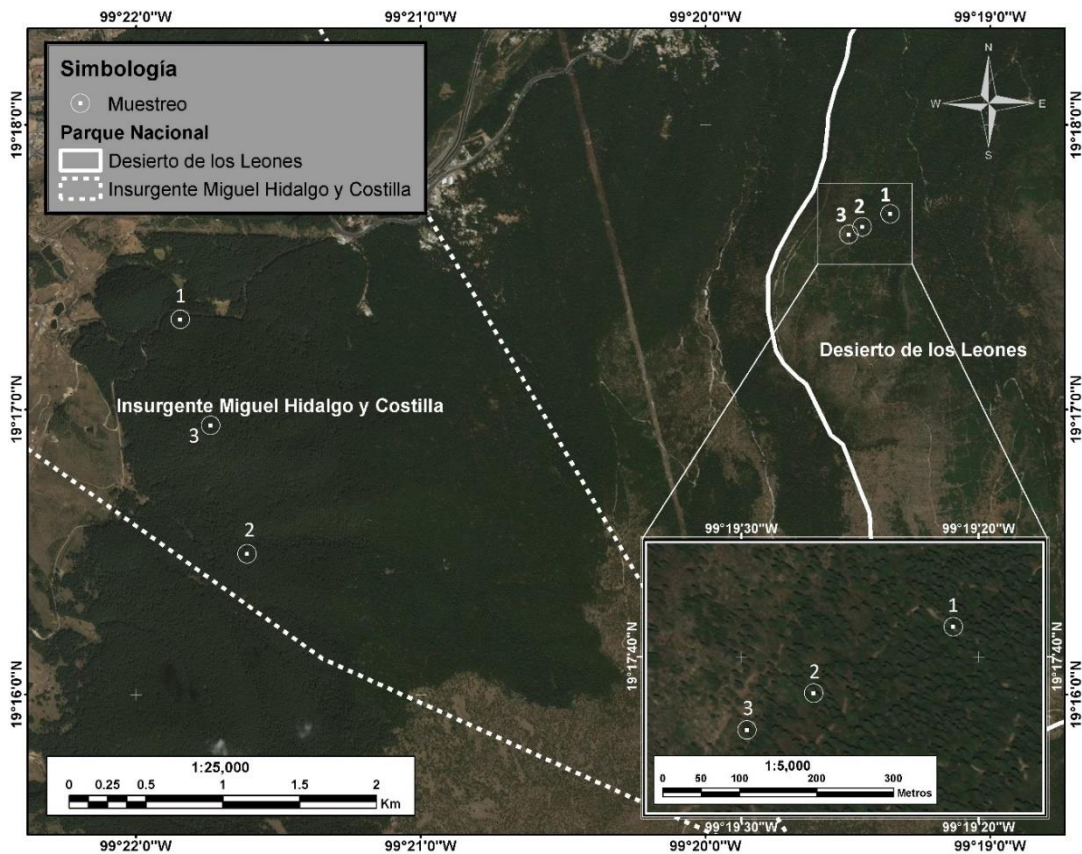


Figura 1. Localización de las parcelas de muestreo correspondientes a cada sitio de estudio. Las parcelas de “Zarco” se sitúan del lado izquierdo del mapa y las correspondientes al “Pantano” del lado derecho. Modificado de Pérez-Pazos (2018).

La figura 2 indica la forma en que se obtuvieron las muestras de mantillo. En cada parcela se estableció un transecto de 50 m de longitud en el sentido de la dirección de la pendiente en cada zona (siguiendo la orientación indicada con una brújula). Cada 10 m, a partir del inicio del transecto, se proyectó un transecto perpendicular de 50 m, con lo cual se obtuvieron cinco líneas perpendiculares por parcela. A lo largo de cada línea se eligió un punto de muestreo de manera aleatoria. En cada punto de muestreo se delimitó un cuadrado de 1×1 m de cuyos vértices y centro se obtuvo una submuestra de mantillo (sin discriminar entre capas) con ayuda de un anillo de PVC de 160 mm de diámetro (Chávez-Vergara *et al.*, 2014). Las submuestras fueron mezcladas para constituir una muestra compuesta por punto de muestreo dentro de una bolsa hermética y a su vez depositadas en una bolsa oscura. De esta manera se obtuvieron 5 muestras compuestas de cada

parcela, por lo que cada sitio está representado por 15 muestras (5 por cada una de las parcelas de muestreo). Las 30 muestras totales de mantillo fueron transportadas al Laboratorio de Biogeoquímica del Instituto de Geología, UNAM, donde fueron almacenadas en oscuridad a 4 °C hasta el momento de su análisis.

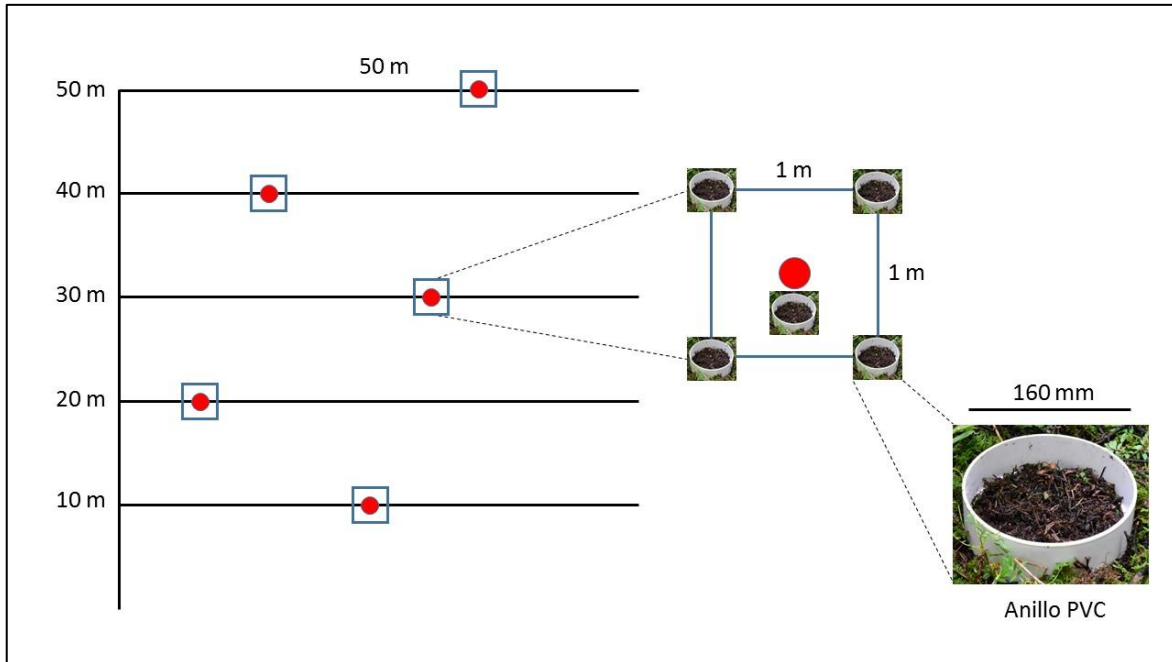


Figura 2. Método de obtención de las muestras de mantillo en cada parcela de los dos sitios de estudio. Los círculos rojos sobre las líneas representan puntos elegidos aleatoriamente a lo largo de los transectos perpendiculares de 50 m. El círculo rojo dentro del cuadrado corresponde con un punto aleatorio situado en un transecto. Los anillos de PVC colocados en los vértices y centro del cuadrado representan los puntos de obtención de las submuestras de mantillo.

5.3. Atributos del estrato arbóreo

Se trazó un cuadrado de 25 m x 25 m (650 m²) localizado sobre cada una de las parcelas establecidas en ambos sitios. Dentro del área delimitada se identificaron a los individuos de especies arbóreas con un diámetro a la altura del pecho (DAP) \geq 3 cm. Se registró la identidad taxonómica de los árboles presentes y el número de individuos por cada especie. Además, a cada individuo le fue medido el DAP (cm) y la altura (m). Con estos datos se estimó el Índice de Valor de Importancia

(IVI) de las especies dentro de cada parcela y de cada sitio, como se muestra a continuación (Zarco-Espinosa *et al.*, 2010):

$$IVI = \text{Dominancia relativa} + \text{Densidad relativa} + \text{Frecuencia relativa}$$

La dominancia relativa se obtuvo de la siguiente manera:

$$\text{Dominancia relativa} = \frac{\text{Dominancia absoluta por cada especie}}{\text{Dominancia absoluta de todas las especies}} \times 100$$

Donde:

$$\text{Dominancia absoluta} = \frac{\text{Área basal de una especie}}{\text{Área muestreada}}$$

El área basal (AB) de los individuos arbóreos se obtuvo con la siguiente ecuación:

$$AB = \frac{\pi}{4} DAP^2$$

Por su parte la densidad relativa se calculó de la manera siguiente:

$$\text{Densidad relativa} = \frac{\text{Densidad absoluta por cada especie}}{\text{Densidad absoluta de todas las especies}} \times 100$$

Donde:

$$\text{Densidad absoluta} = \frac{\text{Número de individuos de una especie}}{\text{Área muestreada}}$$

La frecuencia relativa se obtuvo de la siguiente manera:

$$\text{Frecuencia relativa} = \frac{\text{Frecuencia absoluta por cada especie}}{\text{Frecuencia absoluta de todas las especies}} \times 100$$

Donde:

$$\text{Frecuencia absoluta} = \frac{\text{Número de parcelas en los que se presenta cada especie}}{\text{Número total de parcelas muestreadas}}$$

Los valores relativos de dominancia, densidad y frecuencia se expresan en porcentaje (%). Por su parte, la dominancia absoluta se expresa en metros cuadrados por hectárea ($\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$) y la densidad absoluta en número de individuos por hectárea ($\text{individuos ha}^{-1}$).

5.4. Análisis de Laboratorio

5.4.1. Caracterización del mantillo

Se tomó una alícuota de 2 a 10 g de cada una de las muestras almacenadas, las cuales fueron secadas en una estufa a 60 °C durante 72 h para obtener material seco y determinar el porcentaje de humedad. Dicho valor permitió determinar la masa seca total de mantillo presente por m^2 (masa total de mantillo; g m^{-2}) en cada muestra. Además, permitió realizar los cálculos del C en la biomasa microbiana (ver sección 5.4.2) actividad enzimática (ver sección 5.4.3), y mineralización potencial de C en la masa seca de las muestras de mantillo (ver sección 5.4.4). El material seco obtenido fue triturado en un molino de esferas modelo MM 400 marca Restch por 30 segundos a 30 golpes s^{-1} . Al material seco y molido le fue cuantificada la concentración de C en un analizador coulométrico de carbono total (UIC modelo CM5012, Chicago, USA), mientras que la concentración total de N y P se determinaron colorimétricamente en un autoanalizador Bran-Luebbe (Autoanalyzer 3, Norderstedt, Alemania). La concentración del C total (mg g^{-1}) (Ct) en cada muestra se determinó por combustión seca y detección coulométrica (Huffman, 1977) del CO_2 liberado, mientras que las concentraciones de N y P (mg g^{-1}) totales (Nt y Pt) se obtuvieron mediante una digestión ácida en una mezcla de H_2SO_4 y K_2SO_4 con CuSO_4 como catalizador, y posterior cuantificación colorimétrica. La concentración de N fue medida mediante el método semi-Kjeldahl (Bremmer, 1996)

y para el P a través del método colorimétrico de molibdato después de la reducción con ácido ascórbico (Murphy y Riley, 1962). Con los datos obtenidos se calcularon las relaciones estequiométricas entre los elementos analizados, es decir, las relaciones C:N, C:P y N:P (mg mg^{-1}). Los análisis de C, N y P total se realizaron en el Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos del IIES, UNAM Campus Morelia. Adicionalmente, se obtuvo el Ct almacenado en la masa total de mantillo de cada muestra (Ct en el mantillo; g m^{-2}), como producto de la concentración de Ct por gramo de mantillo (mg g^{-1}) y la masa del mismo por muestra (g m^{-2}).

5.4.2. Carbono en la biomasa microbiana

El carbono en la biomasa microbiana (Cmic) presente en las muestras de mantillo se determinó por un método de extracción directa por fumigación con cloroformo (Joergensen, 1996; Joergensen y Mueller, 1996; Vance, *et al.*, 1987). Se tomó una alícuota de 2 g de cada muestra fresca, la cual fue fumigada e incubada en ausencia de cloroformo durante 24 h a 25 °C, y extraída en K_2SO_4 0.5 M. Una segunda alícuota de 2 g fue fumigada con cloroformo e incubada durante 24 h a 25 °C, seguida de una extracción en K_2SO_4 0.5 M. Los extractos fueron agitados a 150 rpm por 30 min, filtrados a través de filtros Whatman #42 y analizados para determinar el C orgánico total (mg Cmic g^{-1}) en un analizador de carbono marca Shimadzu modelo TOC-L CSH/CSN, mediante combustión oxidación catalítica, perteneciente al Laboratorio Universitario de Nanotecnología Ambiental (LUNA) del CCADET, UNAM. Además, se obtuvo el Cmic almacenado en la masa total de mantillo de cada muestra (Cmic en el mantillo; g Cmic m^{-2}), mediante el producto del Cmic en cada gramo de mantillo (mg Cmic g^{-1}) y la masa del mismo (g m^{-2}).

5.4.3. Actividad enzimática

Se determinó la actividad de la deshidrogenasa (DH) y tres enzimas extracelulares: β -1,4-glucosidasa (BG), lipasa de butirato (LP) y polifenol oxidasa (PFO) en cada una de las muestras. Estas enzimas están asociadas con la actividad metabólica

de los microorganismos presentes en el mantillo. Además, se relacionan con despolimerización de moléculas de distinto grado de labilidad y se involucran en los dos procesos básicos de la despolimerización: hidrólisis y oxidación.

La actividad de la DH se realizó de acuerdo con una modificación al método descrito por Alef (1995), el cual está basado en la reducción de cloruro de 2, 3, 5-trifeniltetrazolio (TTC) para la formación del rojo de trifeniltetrazolio formazan (TPF). Para llevar a cabo el ensayo se pesaron 0.5 g de mantillo fresco triturado por muestra, los cuales fueron colocados en tubos cónicos de 15 mL. A cada tubo se adicionó 1 mL de una solución al 1% de TTC en buffer Tris a pH 7.6, y se elaboraron tres muestras blanco únicamente con la solución de TTC. Todas las muestras se colocaron en una incubadora refrigerada con agitación LSI 3016R marca LABTECH con movimiento oscilatorio donde se fijaron horizontalmente a 250 rpm y 25 °C durante 24 h. Concluida la incubación, se adicionaron 8 mL de acetona grado analítico a cada tubo y se agitaron a 120 rpm durante 2 h en oscuridad y a temperatura ambiente. Finalizado dicho tiempo, los tubos se centrifugaron y se procedió a realizar la lectura colorimétrica del color rojo de cada muestra a 546 nm mediante un espectrofotómetro SP-V-1000, marca DLAB. A la lectura final de cada muestra se le sustrajo el valor promedio de los tres blancos y se ajustó mediante la ecuación descrita en Alef (1995). Los resultados se expresan en mg TPF g⁻¹ d⁻¹.

La determinación de la actividad de las hidrolasas (BG y LP) en las muestras de mantillo se realizó de acuerdo a Chávez-Vergara *et al.* (2014) a través de la medición colorimétrica del p-nitrofenol (pNP) liberado a partir de los sustratos 4-pNP- β-glucopyranósido (actividad de la BG) y 4-pNP-butirato (actividad de la LP) durante 2 h de incubación a 25 °C. Se tomaron 0.5 g de mantillo fresco de cada muestra y fueron colocados en tubos de centrífuga de 50 mL. A cada uno de los tubos se le agregaron 30 mL de MUB (Modified Universal Buffer) ajustado al pH de las muestras (6.7). Estos tubos se agitaron horizontalmente a 120 rpm y temperatura ambiente durante 15 min. Se analizaron tres réplicas de cada muestra, para lo cual se depositaron 670 μL del homogeneizado previamente preparado (mantillo y MUB) dentro de tubos de microcentrífuga de 1.5 mL. Inmediatamente se adicionaron 670 μL del sustrato específico para cada enzima al interior de los tubos.

Los sustratos fueron preparados en una concentración de 5 mM agregando un buffer de acetatos 0.2 M (ácido acético 0.2 M más acetato de sodio tri-hidratado 0.2 M) a pH de 5. Adicionalmente se prepararon controles de muestra y de sustrato agregando 670 μL de MUB y 670 μL del homogeneizado o el sustrato correspondiente, respectivamente, en los tubos de microcentrífuga. Posteriormente, todos los tubos (réplicas de las muestras, controles de muestra y sustrato) fueron colocados en una incubadora y agitados a 250 rpm y 25 °C durante 2 h. Finalizada la incubación, se centrifugaron a 10000 rpm durante 2 min y se tomaron alícuotas de 750 μL a partir del centrifugado, las cuales fueron transferidas a tubos cónicos de 15 mL con 3 mL de agua desionizada. A cada tubo se agregaron 750 μL de NaOH 1 N para detener la reacción entre las enzimas y el sustrato y promover un cambio en la coloración de las muestras. Los tubos fueron agitados y su contenido leído colorimétricamente mediante un espectrofotómetro SP-V-1000, DLAB ajustado a 410 nm. La concentración de pNP detectado fue corregida restando los valores de absorbancia de los controles de muestra y de sustrato combinados. Los resultados se reportan en $\mu\text{mol pNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, para la BG y la LP respectivamente. Por su parte, a partir de una alícuota de cada muestra de la misma extracción utilizada para las hidrolasas, se determinó la actividad de la PFO mediante la cuantificación colorimétrica de ATBS sujeto a oxidación bioquímica (Chávez-Vergara *et al.*, 2014). El volumen y los tiempos de preparación fueron los mismos que para las hidrolasas, pero en este caso el tiempo de incubación de las muestras fue de 2.5 h y el resultado de la centrifugación fue medido directamente (sin adición de NaOH y agua desionizada) en el mismo equipo descrito anteriormente por colorimetría a 460 nm. El resultado se reporta como $\mu\text{mol tir g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, ya que en este caso la curva de calibración fue elaborada con tirosina. Con la finalidad de estandarizar las actividades enzimáticas por medio de las diferencias en la biomasa microbiana (Waldrop *et al.*, 2000), la actividad enzimática fue transformada a actividad enzimática específica a través de la siguiente ecuación (modificado de Chávez-Vergara *et al.*, 2016):

$$AEE = \frac{A}{C_{mic}}$$

Donde AEE es la actividad enzimática específica expresada como μmol de pNP o tirosina producida por miligramo de Cmic por hora ($\mu\text{mol mg}^{-1} \text{Cmic h}^{-1}$) para la actividad de la BG, LP y PFO, y mg de TPF producido por miligramo de Cmic por día ($\text{mg TPF mg}^{-1} \text{Cmic d}^{-1}$) para la actividad de la DH; A es la actividad de alguna de las enzimas (DH, BG, LP o PFO) y Cmic representa la concentración de C en la biomasa microbiana.

5.4.4. Mineralización potencial de carbono

La mineralización potencial de C en las muestras de mantillo fue cuantificada mediante incubaciones aerobias *in vitro* de acuerdo con el método descrito en Chávez-Vergara *et al.* (2014). Se colocaron 2 g de mantillo fresco y triturado en tubos de PVC de 5 cm de diámetro y con el fondo cubierto por una malla de poliéster (luz de malla de 0.15 mm). Los tubos fueron colocados en frascos individuales de vidrio de manera contigua y fueron incubados en oscuridad a 25 °C durante 60 días. En siete fechas diferentes durante este lapso, el CO₂ liberado en cada frasco fue colectado en un vial con 10 mL de NaOH 0.5 N y posteriormente cuantificado mediante la precipitación con 5 mL de BaCl 1 N y titulación con HCl 0.5 N y fenolftaleína como indicador (Coleman *et al.*, 1978). La mineralización potencial de C en cada fecha está expresada como $\mu\text{g CO}_2\text{-C g}^{-1} \text{d}^{-1}$, mientras que la mineralización potencial de C acumulada (CO₂ acumulado) a lo largo de 60 días se denota como $\mu\text{g CO}_2\text{-C g}^{-1} 60 \text{d}^{-1}$. De acuerdo con Anderson y Domsch (1993), se calculó el cociente metabólico ($q\text{CO}_2$) como la mineralización potencial de carbono acumulado (CO₂ acumulado) por unidad de C en la biomasa microbiana (Cmic) ($\mu\text{g CO}_2\text{-C } \mu\text{g}^{-1} \text{Cmic } 60 \text{d}^{-1}$). Por otro lado, se obtuvo la mineralización de C en la masa total de mantillo de las muestras (CO₂ liberado del mantillo; $\text{g CO}_2\text{-C d}^{-1} \text{m}^{-2}$), a través del producto entre la mineralización en cada gramo de mantillo ($\mu\text{g CO}_2\text{-C g}^{-1} \text{d}^{-1}$) y la masa del mismo (g m^{-2}).

5.4.5. Análisis de resultados

Se usó una prueba de U de Mann-Whitney para comparar los valores del DAP y la altura de los árboles entre los dos sitios estudiados. Además, mediante una prueba de Kruskal-Wallis de muestras independientes, se compararon dichas variables entre las parcelas de estudio. Las diferencias de la calidad química del mantillo (Ct, Nt, Pt, C:N, C:P y N:P), Cmic, actividad enzimática, AEE, CO₂ acumulado y qCO₂, se evaluaron mediante modelos de ANOVA anidado con dos factores, seguidos de una prueba de Tukey HSD. En cada análisis, el factor “parcela”, el cual contuvo tres niveles (1, 2 y 3), fue anidado dentro del factor “sitio”, con dos niveles (“El Pantano” y “El Zarco”). Para cumplir con los supuestos del ANOVA, los datos fueron transformados con el logaritmo base 10 en los casos requeridos. De manera alterna, se estimó el coeficiente de variación de los parámetros de calidad química del mantillo en cada sitio. Adicionalmente, se utilizaron pruebas de U de Mann-Whitney para contrastar la masa de mantillo y la cantidad de Ct, el contenido de Cmic y la mineralización de C en la masa total de mantillo entre los sitios de estudio. Finalmente, se realizaron análisis de correlación de Pearson para evaluar las relaciones entre las variables medidas, usando los datos correspondientes a cada sitio (N=15). El valor de significancia para las pruebas fue considerado como ≤ 0.05 . Los análisis fueron efectuados usando Statistica 7.0.

6. Resultados

6.1. Atributos del estrato arbóreo

La caracterización del estrato arbóreo mostró que el Pantano presenta una alta heterogeneidad en la composición de especies, entre las cuales se encuentran las angiospermas *Garrya laurifolia*, *Buddleja cordata* y *Ribes ciliatum*, y las gimnospermas *Abies religiosa* y *Pinus* spp. Particularmente, *Pinus* spp. corresponde a un taxón introducido al sitio, en cuyo caso no fue posible determinar si existía más de una especie. Adicionalmente, el sitio presentó una alta densidad

de árboles, con 506.7 individuos por hectárea. Por su parte, *A. religiosa* mostró el mayor Índice de Valor de Importancia (IVI) (118.8), seguida de *Pinus* spp. (80.6), la cual presentó una alta densidad relativa (51.6%) (Tabla 1). De acuerdo con la tabla 2, la parcela 1 de este sitio presentó al menos tres especies (*A. religiosa*, *Pinus* spp. Y *G. laurifolia*), de las cuales *Pinus* spp. mostró el mayor IVI (124.5), dado principalmente por su alta densidad relativa (70.3%). La parcela 2 presentó al menos cinco especies (*A. religiosa*, *Pinus* spp., *G.laurifolia*, *B. cordata* y *R. ciliatum*), donde *A. religiosa* mostró el mayor IVI (135.2), seguido de *B. cordata* (65.8). Ambas especies presentaron una densidad relativa del 31.6% y acumularon la mayor porción de la densidad relativa (63.2%). De manera similar, en la parcela 3, *A. religiosa* y *B. cordata* mostraron los mayores valores del IVI (149.5 y 87.4, respectivamente), donde *B. cordata* obtuvo una alta densidad relativa (50%). Contrariamente, en el Zarco se registró una menor densidad arbórea, con 240 individuos por hectárea, y las parcelas estuvieron representadas únicamente por *A. religiosa*. Lo anterior se vio reflejado en un IVI de 300 en el sitio (tabla 1) y en cada parcela (tabla 2).

Tabla 1. Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies arbóreas en cada sitio. Se presentan los datos absolutos (Abs) y relativos (Rel) de cada parámetro utilizado en la estimación del IVI.

Zarco							
Especie	Dominancia		Densidad		Frecuencia		IVI
	Abs (m ² ha ⁻¹)	Rel (%)	Abs (individuos ha ⁻¹)	Rel (%)	Abs	Rel (%)	
<i>Abies religiosa</i>	59.80	100	240	100	3	100	300
Total	59.80	100	240	100	3	100	300
Pantano							
<i>Abies religiosa</i>	34.88	75.75	80.00	15.79	3	27.27	118.81
<i>Pinus</i> spp.	4.98	10.81	261.33	51.58	2	18.18	80.57
<i>Garrya laurifolia</i>	3.43	7.45	90.67	17.89	3	27.27	52.62
<i>Buddleja cordata</i>	2.66	5.79	64.00	12.63	2	18.18	36.60
<i>Ribes ciliatum</i>	0.10	0.21	10.67	2.11	1	9.09	11.41
Total	46.04	100	506.67	100	11	100	300

Tabla 2. Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies arbóreas en cada parcela de los sitios de estudio. Se presentan los datos absolutos (Abs) y relativos (Rel) de cada parámetro utilizado en la estimación del IVI.

Zarco								
Parcela	Especie	Dominancia		Densidad		Frecuencia		IVI
		Abs (m ² ha ⁻¹)	Rel (%)	Abs (individuos ha ⁻¹)	Rel (%)	Abs	Rel (%)	
1	<i>Abies religiosa</i>	23.21	100	90.67	100	1	100	300
	Total	23.21	100	90.67	100	1	100	300
2	<i>Abies religiosa</i>	24.04	100	101.33	100	1	100	300
	Total	24.04	100	101.33	100	1	100	300
3	<i>Abies religiosa</i>	12.55	100	48	100	1	100	300
	Total	12.55	100	48	100	1	100	300
Pantano								
1	<i>Abies religiosa</i>	14.99	65.63	32.00	9.38	1	33.33	108.33
	<i>Pinus spp.</i>	4.77	20.88	240.00	70.31	1	33.33	124.53
	<i>Garrya laurifolia</i>	3.08	13.49	69.33	20.31	1	33.33	67.14
	Total	22.84	100	341.33	100	3	100	300
2	<i>Abies religiosa</i>	14.11	83.66	32.00	31.58	1	20	135.24
	<i>Pinus spp.</i>	0.21	1.23	21.33	21.05	1	20	42.28
	<i>Garrya laurifolia</i>	0.05	0.27	5.33	5.26	1	20	25.54
	<i>Buddleja cordata</i>	2.40	14.26	32.00	31.58	1	20	65.84
	<i>Ribes ciliatum</i>	0.10	0.58	10.67	10.53	1	20	31.10
Total	16.86	100	101.33	100	5	100	300	
3	<i>Abies religiosa</i>	5.78	91.15	16	25	1	33.33	149.48
	<i>Garrya laurifolia</i>	0.30	4.76	16	25	1	33.33	63.09
	<i>Buddleja cordata</i>	0.26	4.09	32	50	1	33.33	87.43
	Total	6.35	100	64	100	3	100	300

Las pruebas de U de Mann-Whitney evidenciaron diferencias significativas en el DAP y la altura de los árboles entre los dos sitios. De esta manera, los árboles presentes en el Pantano mostraron valores menores de DAP y de altura respecto al Zarco (tabla 3, figura 3a-b).

Tabla 3. Resultados de la prueba de U de Mann-Whitney. Se indican los valores de U, p, mediana (Mdn), media (\bar{X}) y error estándar (EE) de las variables correspondientes a los atributos del estrato arbóreo y las ponderadas con la masa total del mantillo en los dos sitios de estudio. Cada sitio presenta una N=15. Los valores remarcados en negro denotan diferencias significativas entre los dos sitios. DAP: diámetro a la altura del pecho; Ct: C total; Cmic; C en la biomasa microbiana.

Variable	U (p)	Zarco			Pantano		
		Mdn	\bar{X}	EE	Mdn	\bar{X}	EE
Atributos del estrato arbóreo							
DAP (cm)	646 (<0.001)	52.7	54.7	2.05	14.4	23.9	2.49
Altura (m)	512 (<0.001)	19.0	20.0	0.53	6.00	8.96	0.74
Almacenes y flujos de C ponderados en la masa total de mantillo							
Masa total de mantillo (g m ⁻²)	34 (0.001)	289	464	81.4	150	191	49.3
Ct en el mantillo (g m ⁻²)	36 (0.002)	120	197	34.5	64.1	81.0	14.4
Cmic en el mantillo (g Cmic m ⁻²)	20 (<0.001)	4.40	6.10	0.91	1.80	1.90	0.28
CO2 liberado del mantillo (g CO2-C d ⁻¹ m ⁻²)	67 (>0.05)	0.12	0.18	0.03	0.11	0.10	0.01

Por su parte, la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas del DAP (H(5)=49.02, p<0.001) y la altura (H(5)=57.07, p>0.001) de los árboles entre las parcelas estudiadas, donde, en general, los individuos presentes en el Pantano mostraron valores menores que en el Zarco. Además, este sitio presentó una mayor variabilidad en la talla de los árboles (figura 3c-d). Los valores más bajos de DAP y altura de los árboles en la parcela 1 del Pantano correspondieron a los árboles de *Pinus* spp. introducidos, mientras que los valores más altos se relacionaron con los árboles de *Abies religiosa* en las tres parcelas de este sitio.

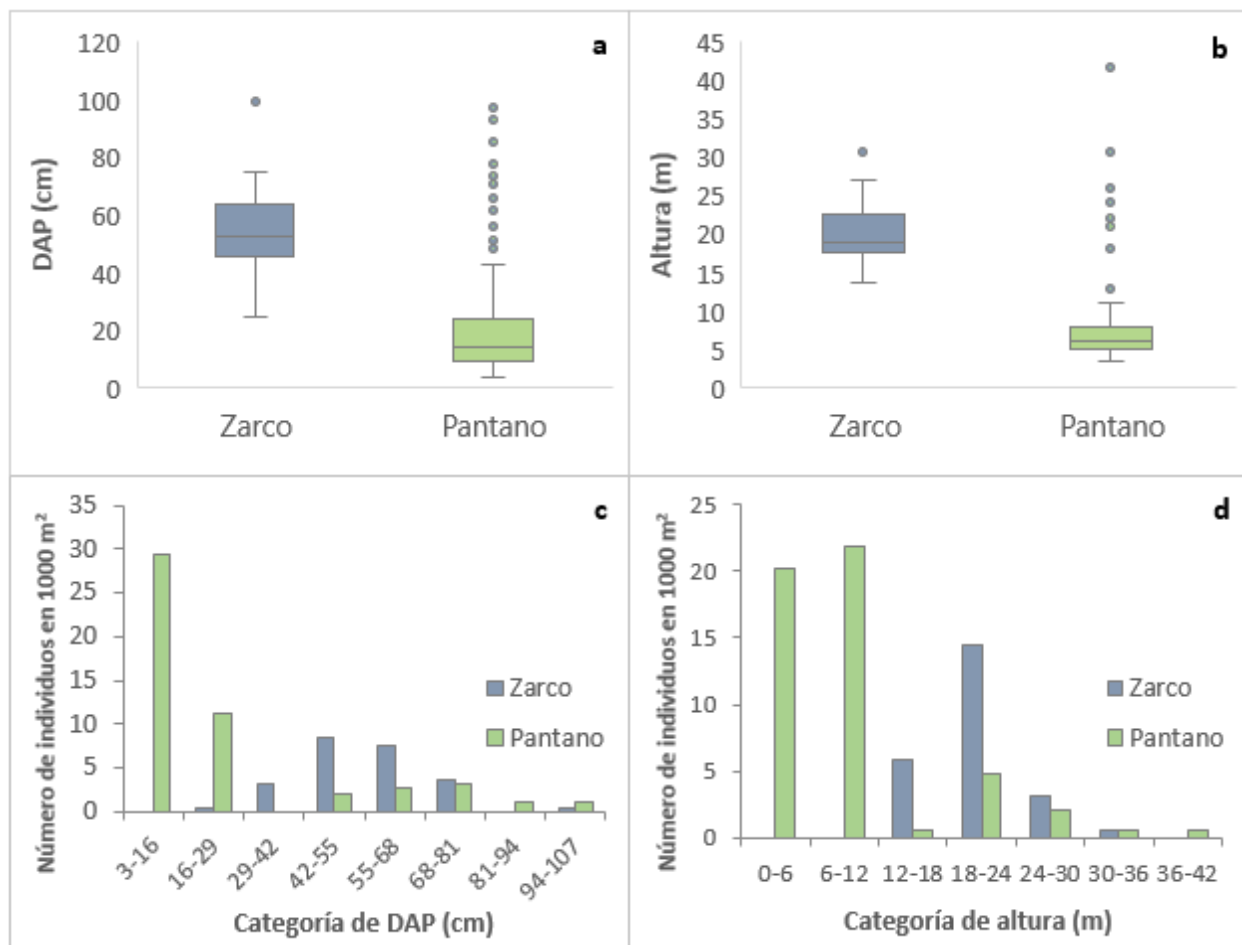


Figura 3. Talla de los árboles presentes en los sitios de estudio. **a:** diferencias en el DAP entre sitios; **b:** diferencias en la altura entre ambos sitios; **c:** distribución de los árboles en categorías de DAP; **d:** distribución de los árboles en categorías de altura. El Zarco tiene una N=55 y el Pantano una N=95. Los gráficos a-b están representados con cuartiles, donde la mediana se indica con una línea horizontal y los valores extremos mediante puntos azules.

6.2. Caracterización del mantillo

La evaluación de la biomasa seca del mantillo mostró que esta es menor en el Pantano respecto a lo encontrado en el Zarco (tabla 3). Por otro lado, el ANOVA anidado realizado con los datos de las características químicas del mantillo con base en los nutrientes totales, no mostró diferencias significativas en las concentraciones de Ct y Nt entre los sitios y entre las parcelas de estudio (tablas 4-

5). Sin embargo, ambas variables registraron mayores coeficientes de variación en el Pantano respecto al Zarco (apéndice 2). Además, el mantillo presente en el Pantano mostró una concentración de Pt marginalmente significativa menor que el Zarco (tablas 4-5; figura 4a). De manera similar, aunque las relaciones C:N y N:P no difirieron entre los dos sitios, el Pantano presentó mayores coeficientes de variación respecto al Zarco (apéndice 2) y la relación C:P fue significativamente mayor en el Pantano (tablas 4-5, figura 4b). Por su parte, la prueba de U de Mann-Whitney mostró diferencias significativas en el contenido de Ct almacenado en la masa total de mantillo entre los sitios. De esta manera, el Pantano presentó una menor cantidad de C por m² comparado con el Zarco (tabla 3).

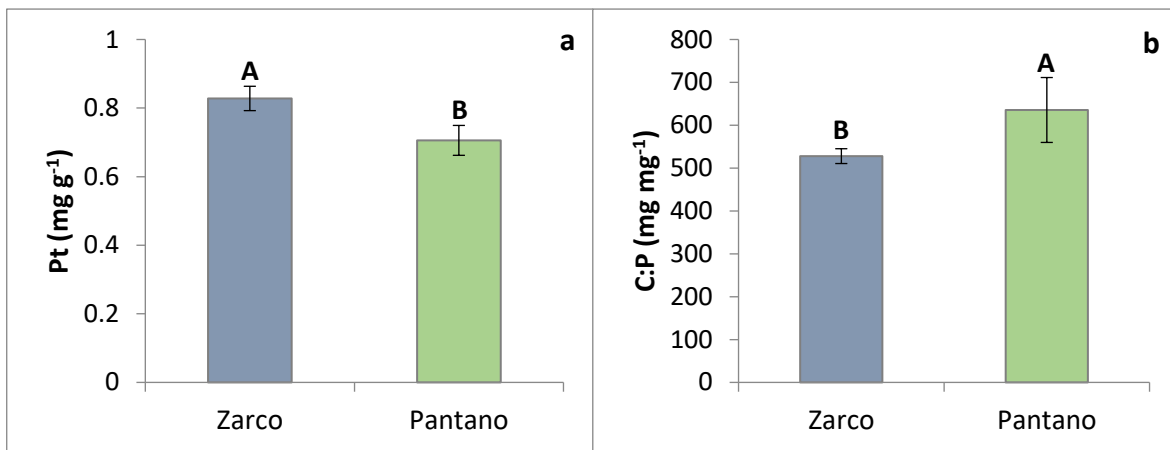


Figura 4. Características químicas del mantillo asociadas al P en cada sitio de estudio. **a:** P total en el mantillo; **b:** relación estequiométrica C:P del mantillo. Cada sitio presenta una N=15. Las letras mayúsculas diferentes indican que las medias son significativamente diferentes ($p \leq 0.05$) o que esta diferencia es marginal. Los intervalos señalan el error estándar de la media.

6.3. Carbono en la biomasa microbiana

El ANOVA realizado con los datos del C contenido en la biomasa microbiana no mostró diferencias significativas entre los sitios estudiados (tablas 4-5). Por otro lado, se encontraron diferencias significativas en el contenido de Cmic almacenado en la masa total de mantillo entre los dos sitios ($U=20$, $p < 0.001$). Así, el Pantano presentó una menor cantidad de Cmic en el mantillo por m² comparado con el Zarco (tabla 3).

Tabla 4. Resultados del ANOVA anidado. Se muestran los valores F y p obtenidos para cada variable del mantillo. Los valores remarcados en negro denotan resultados estadísticamente significativos. Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; Cmic: C en la biomasa microbiana; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; PFO: polifenol oxidasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima; qCO_2 : coeficiente metabólico.

Variable	Sito	Parcela(Sitio)
	<i>F(p)</i>	<i>F(p)</i>
Nutrientes totales		
Ct ($mg\ g^{-1}$)	0.06 (>0.05)	1.04 (>0.05)
Nt ($mg\ g^{-1}$)	2.43 (>0.05)	2.12 (>0.05)
Pt ($mg\ g^{-1}$)	4.22 (0.051)	0.25 (>0.05)
Relación entre nutrientes		
C:N ($mg\ mg^{-1}$)	2.13 (>0.05)	1.32 (>0.05)
C:P ($mg\ mg^{-1}$)	4.65 (0.041)	0.22 (>0.05)
N:P ($mg\ mg^{-1}$)	2.15 (>0.05)	1.68 (>0.05)
Inmovilización de C		
Cmic ($mg\ Cmic\ g^{-1}$)	1.82 (>0.05)	2.14 (>0.05)
Actividad enzimática		
BG ($\mu mol\ pNP\ g^{-1}\ h^{-1}$)	5.90 (0.023)	1.61 (>0.05)
LP ($\mu mol\ pNP\ g^{-1}\ h^{-1}$)	2.43 (>0.05)	2.22 (>0.05)
PFO ($\mu mol\ tir\ g^{-1}\ h^{-1}$)	12.7 (0.002)	1.91 (>0.05)
DH ($mg\ TPF\ g^{-1}\ d^{-1}$)	<0.001 (>0.05)	2.62 (>0.05)
Actividad enzimática específica		
AEE BG ($\mu mol\ pNP\ mg^{-1}\ Cmic\ h^{-1}$)	11.0 (0.003)	1.79 (>0.05)
AEE LP ($\mu mol\ pNP\ mg^{-1}\ Cmic\ h^{-1}$)	6.77 (0.016)	4.33 (0.009)
AEE PFO ($\mu mol\ tir\ mg^{-1}\ Cmic\ h^{-1}$)	14.7 (0.001)	1.27 (>0.05)
AEE DH ($mg\ TPF\ mg^{-1}\ Cmic\ d^{-1}$)	0.10 (>0.05)	2.74 (>0.05)
Mineralización de C		
CO_2 acumulado ($\mu g\ CO_2-C\ g^{-1}\ 60\ d^{-1}$)	20.7 (<0.001)	2.39 (>0.05)
qCO_2 ($\mu g\ CO_2-C\ \mu g^{-1}\ Cmic\ 60\ d^{-1}$)	44.0 (<0.001)	2.53 (>0.05)

Tabla 5. Promedio y error estándar de cada variable evaluada en el mantillo. Se presentan los valores correspondientes a cada parcela (N=5) en los sitios de estudio. Las letras mayúsculas diferentes y los valores remarcados en negro indican que las medias son significativamente diferentes ($p \leq 0.05$). Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; Cmic: C en la biomasa microbiana; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; PFO: polifenol oxidasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima; qCO_2 : coeficiente metabólico.

Variable	Sitio / Parcela					
	Zarco			Pantano		
	1	2	3	1	2	3
Nutrientes totales						
Ct (mg g ⁻¹)	434 (7.53) ^A	420 (8.21) ^A	420 (9.48) ^A	441 (4.57) ^A	416 (19.4) ^A	424 (7.72) ^A
Nt (mg g ⁻¹)	11.7 (0.38) ^A	12.2 (0.43) ^A	11.2 (1.13) ^A	12.4 (0.43) ^A	9.78 (1.00) ^A	10.2 (0.61) ^A
Pt (mg g ⁻¹)	0.84 (0.02) ^A	0.8 (0.03) ^A	0.84 (0.11) ^A	0.72 (0.11)^B	0.65 (0.06)^B	0.74 (0.06)^B
Relación entre nutrientes						
C:N (mg mg ⁻¹)	37.1 (1.15) ^A	34.6 (1.60) ^A	39.4 (4.78) ^A	35.7 (1.08) ^A	44.0 (4.26) ^A	42.3 (3.19) ^A
C:P (mg mg ⁻¹)	517 (17.3) ^A	529 (29.3) ^A	538 (75.7) ^A	658 (76.2)^B	658 (76.9)^B	591 (61.7)^B
N:P (mg mg ⁻¹)	13.9 (0.39) ^A	15.3 (0.22) ^A	39.4 (1.29) ^A	18.3 (1.82) ^A	15.3 (2.02) ^A	14.0 (0.85) ^A
Inmovilización de C						
Cmic (mg Cmic g ⁻¹)	18.3 (2.75) ^A	11.1 (1.29) ^A	12.7 (1.68) ^A	9.17 (1.17) ^A	13.7 (3.23) ^A	12.2 (1.86) ^A
Actividad enzimática						
BG (μ mol pNP g ⁻¹ h ⁻¹)	1.68 (0.91) ^A	0.73 (0.07) ^A	0.57 (0.14) ^A	1.69 (0.25)^B	1.11 (0.39)^B	1.54 (0.39)^B
LP (μ mol pNP g ⁻¹ h ⁻¹)	6.86 (1.27) ^A	6.69 (0.25) ^A	6.61 (0.37) ^A	9.42 (1.10) ^A	8.81 (1.50) ^A	5.63 (0.58) ^A
PFO (μ mol tir g ⁻¹ h ⁻¹)	2.65 (0.16) ^A	2.09 (0.36) ^A	1.7 (0.72) ^A	4.05 (0.91)^B	4.91 (0.79)^B	2.76 (0.27)^B
DH (mg TPF g ⁻¹ d ⁻¹)	1.76 (0.20) ^A	1.48 (0.49) ^A	1.55 (0.33) ^A	1.09 (0.25) ^A	1.03 (0.29) ^A	2.69 (0.70) ^A
Actividad enzimática específica						
AEE BG (μ mol pNP mg ⁻¹ Cmic h ⁻¹)	0.1 (0.06) ^A	0.07 (0.01) ^A	0.04 (0.01) ^A	0.2 (0.04)^B	0.09 (0.03)^B	0.13 (0.02)^B
AEE LP (μ mol pNP mg ⁻¹ Cmic h ⁻¹)	0.39 (0.09) ^A	0.64 (0.08) ^{AB}	0.55 (0.06) ^{AB}	1.05 (0.09)^B	0.79 (0.21) ^{AB}	0.49 (0.05) ^A
AEE PFO (μ mol tir mg ⁻¹ Cmic h ⁻¹)	0.15 (0.02) ^A	0.19 (0.03) ^A	0.13 (0.05) ^A	0.46 (0.11)^B	0.49 (0.18)^B	0.26 (0.05)^B
AEE DH (mg TPF mg ⁻¹ Cmic d ⁻¹)	0.1 (0.01) ^A	0.12 (0.03) ^A	0.13 (0.02) ^A	0.12 (0.03) ^A	0.07 (0.01) ^A	0.24 (0.07) ^A
Mineralización de C						
CO ₂ acumulado (μ g CO ₂ -C g ⁻¹ 60 d ⁻¹)	31537 (5748) ^A	19539 (666) ^A	22359 (2186) ^A	35099 (2831)^B	33108 (3630)^B	38111 (4386)^B
qCO_2 (μ g CO ₂ -C μ g ⁻¹ Cmic 60 d ⁻¹)	1.72 (0.14) ^A	1.87 (0.24) ^A	1.87 (0.29) ^A	3.95 (0.29)^B	2.72 (0.34)^B	3.28 0.31)^B

6.4. Actividad enzimática

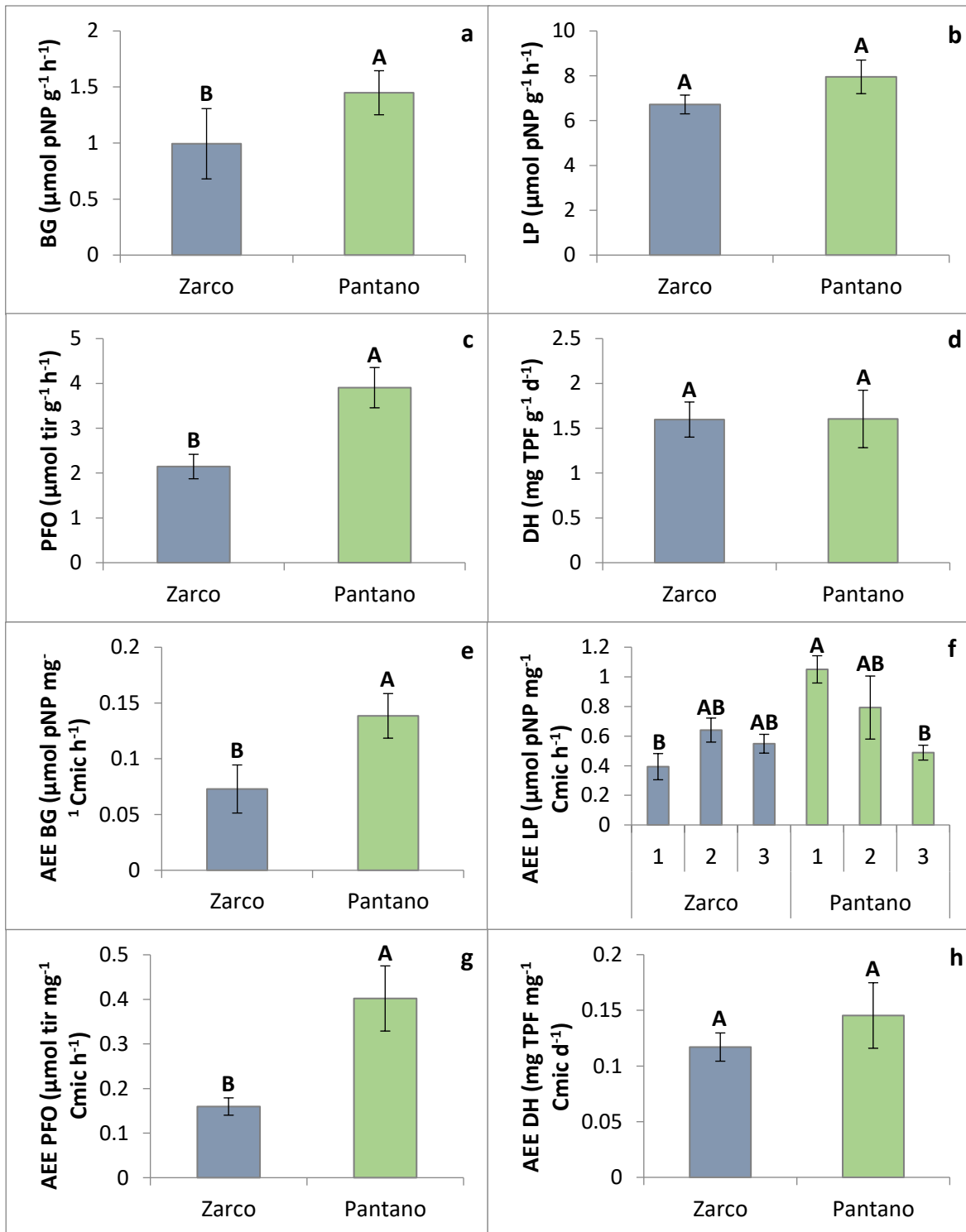


Figura 5. Actividad enzimática y actividad enzimática específica en el mantillo. Se presentan los resultados correspondientes a las muestras de cada sitio (N=15) o de cada parcela (N=5). Las letras mayúsculas diferentes indican que las medias son significativamente distintas ($p \leq 0.05$). Los

intervalos señalan el error estándar de la media. AEE: actividad enzimática específica de cada enzima; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; PFO: polifenol oxidasa; DH: deshidrogenasa.

El Pantano mostró una actividad significativamente mayor de las enzimas BG y PFO respecto al Zarco (tablas 4-5, figura 5a,c). Sin embargo, las actividades de la LP y la DH no difirieron entre los sitios (tablas 4-5, figura 5b,d). De manera similar, la AEE de las enzimas BG, LP y PFO en el mantillo, fue significativamente mayor en el Pantano (tablas 4-5, figura 5e-g). Además, la AEE de la LP en la parcela 1 del Pantano fue mayor que la parcela 3 del mismo sitio ($p < 0.05$) y la parcela 1 ($p < 0.01$) del Zarco (tablas 4-5, figura 5f). Por su parte, la AEE de la DH no mostró diferencias significativas entre los sitios ni las parcelas (tablas 4-5, figura 5h).

6.5. Mineralización potencial de carbono

El CO_2 liberado del mantillo en 60 días (CO_2 acumulado) y la mineralización de C por unidad de biomasa microbiana ($q\text{CO}_2$), fueron mayores en las muestras del Pantano respecto al Zarco (tablas 4-5, figura 6a-b). Sin embargo, la mineralización de C a partir de la masa total de mantillo en cada m^2 del Pantano no difirió significativamente de la cantidad de CO_2 liberado en el Zarco (tabla 3).

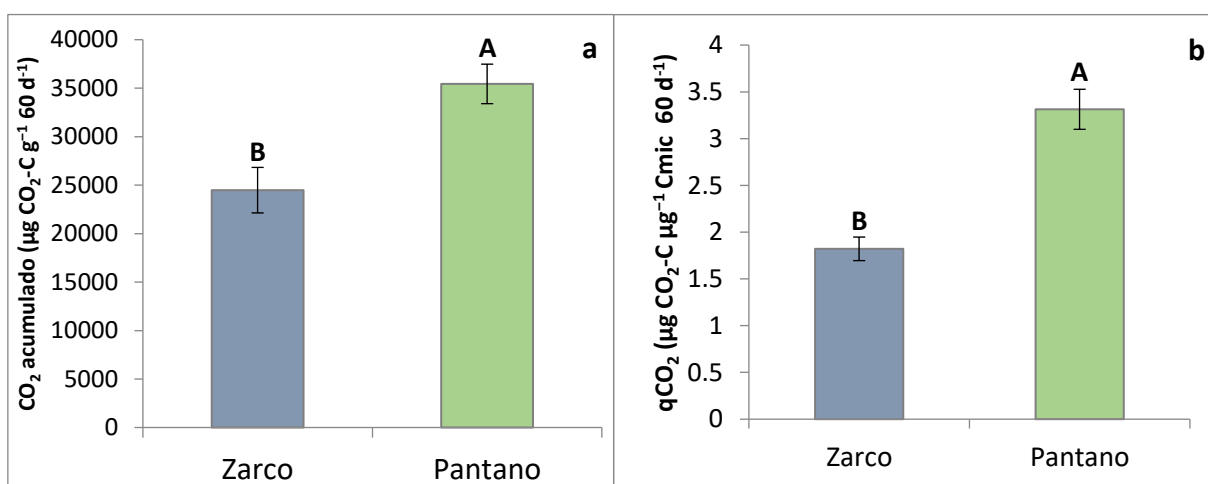


Figura 6. Mineralización potencial de carbono en el mantillo. Se presentan los datos correspondientes a las muestras de cada sitio ($N=15$). **a.** CO_2 liberado a lo largo de 60 días. **b.** $q\text{CO}_2$ (coeficiente metabólico). Las letras mayúsculas diferentes indican que las medias son significativamente diferentes ($p \leq 0.05$). Los intervalos señalan el error estándar de la media.

6.6. Relación entre las características químicas del mantillo y la actividad microbiana

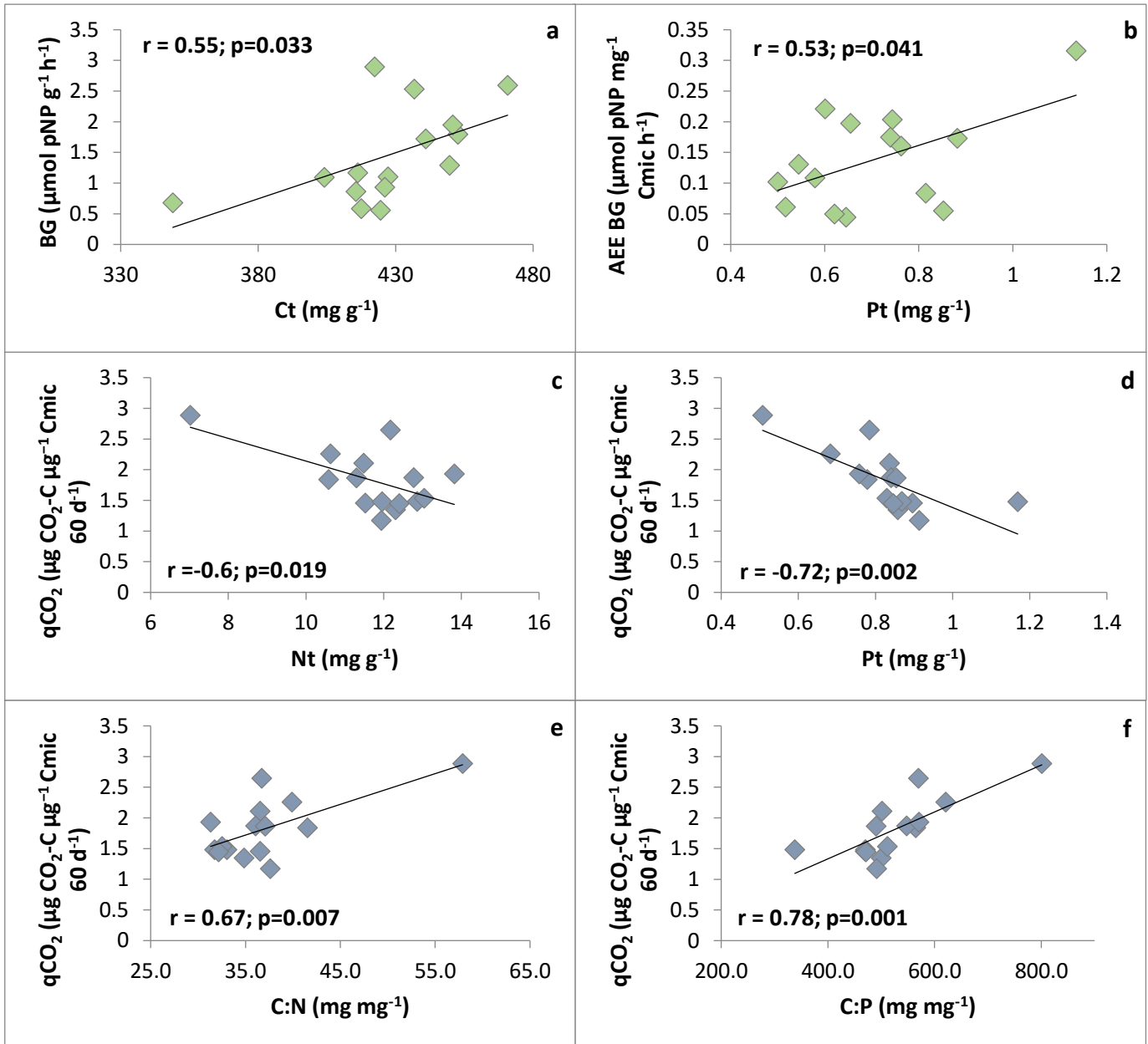


Figura 7. Relación entre las características químicas del mantillo y la actividad microbiana. Se muestran los valores de r y p obtenidos en los análisis de correlación de Pearson. Los rombos verdes corresponden a los datos del Pantano (N=15) y los de color azul a los datos del Zarco (N=15). AEE: actividad enzimática específica; $q\text{CO}_2$: coeficiente metabólico; Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; BG: β -glucosidasa.

Los análisis de correlación de Pearson mostraron una relación significativa y positiva entre el Ct y la actividad enzimática de la BG en las muestras del Pantano, lo cual ocurrió de la misma manera entre el Pt y la AEE BG en dicho sitio (figura 7a-b). La actividad y AEE del resto de las enzimas no se relacionaron con la concentración de nutrientes en las muestras del Pantano y del Zarco (apéndice 3). Por otro lado, no se encontraron relaciones significativas entre los nutrientes en el mantillo y el qCO_2 al evaluar los datos correspondientes al Pantano (apéndice 4). Sin embargo, el qCO_2 se relacionó de manera negativa y significativa con el Nt y el Pt, y positivamente con las proporciones C:N y C:P en el Zarco (figura 7c-f). Además, existió una relación significativa y positiva entre el CO_2 acumulado liberado y la actividad de la DH en el Pantano ($r=0.61$, $p=0.017$), aunque no existió relación con el resto de las enzimas (apéndice 5).

7. Discusión

7.1. Atributos del estrato arbóreo

Los sitios estudiados en este trabajo se localizan adyacentemente dentro de un mismo bosque ubicado en la Sierra de las Cruces, el cual históricamente ha presentado una alta abundancia de *Abies religiosa*. Sin embargo, el estrato arbóreo de ambos sitios presenta diferencias en distintos atributos y, posiblemente, difieren en la forma en que se han desarrollado respecto a su condición previa. Por una parte, la comunidad vegetal del Zarco mantiene una homogeneidad en sus características (Argüelles, 2013). Esto se respalda por el hecho de que el estrato arbóreo del sitio está representado únicamente por *A. religiosa*, lo cual se refleja en la importancia (IVI) total observada de esta especie. Además, los altos valores de DAP y de las alturas de los árboles son similares dentro del sitio. Dichos valores se asocian con una alta biomasa o productividad arbórea de *A. religiosa*, incluyendo la biomasa foliar (Wang, 2006; Avedaño *et al.*, 2009; Razo-Zárate *et al.*, 2013), y con una elevada longevidad (Sánchez-Velásquez *et al.*, 1991), atributos que pueden ser asignados a los árboles presentes en el Zarco. Los resultados anteriores son

característicos de un estrato arbóreo maduro (Guariguata y Ostertag, 2001; Van Breugel *et al.*, 2006) y podrían indicar que este no presenta una modificación notable respecto a su condición en el pasado, ya que ha mantenido una homogeneidad que es característica de los bosques de *Abies* (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011).

Contrariamente, los resultados obtenidos de la comunidad vegetal arbórea del Pantano, muestran un aumento en la heterogeneidad respecto a su condición previa, la cual debería ser similar al estrato arbóreo del Zarco. Lo anterior está dado por un cambio en la composición de especies arbóreas del sitio (Guariguata y Ostertag, 2001), indicado por la presencia de gimnospermas y angiospermas. Entre ellas se encuentran *Buddleja cordata*, una especie de etapas tempranas de la sucesión ecológica, y *Garrya laurifolia*, característica de sitios en un proceso de sucesión intermedio (Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1993). Este cambio en la composición se ve reflejado en los diferentes valores del IVI de las especies presentes y la consecuente disminución del IVI de *A. religiosa* en el Pantano respecto al Zarco, pese a que esta especie continúa siendo la más importante en el sitio. Adicionalmente, la heterogeneidad del estrato arbóreo del Pantano se aprecia en el cambio de la talla de los árboles presentes, representada por valores de DAP y de altura distintos. Dichos valores fueron bajos en su mayoría, lo cual se asocia con árboles jóvenes (Van Breugel *et al.*, 2006; Cuevas-Guzmán *et al.*, 2011) que en su conjunto podrían almacenar una baja biomasa (Flores, 2010).

Estas diferencias en los atributos del estrato arbóreo entre ambas zonas de estudio, así como la heterogeneidad observada dentro del Pantano, pueden atribuirse al impacto de diferentes disturbios dentro del PNDL, donde se encuentra este sitio. Dichos eventos incluyen principalmente los incendios ocurridos en la zona (Esqueda, 2004) y las posteriores actividades de manejo y restauración mediante la reforestación con especies no nativas del género *Pinus* (CONANP-SEMARNAT, 2006; Arriola *et al.*, 2014). En particular, esto se aprecia en la parcela 1 del Pantano, ya que actualmente *Pinus* spp. presenta la mayor densidad relativa y el mayor IVI, como resultado de las acciones de reforestación. Como

consecuencia, dicha parcela presenta el menor IVI de *Abies religiosa* respecto a cualquiera de las parcelas del Zarco y del Pantano. Adicionalmente, el efecto de las actividades de reforestación se observa en menor magnitud en la parcela 2 del Pantano, ya que en esta parcela *Pinus* spp. presenta una baja densidad relativa y *A. religiosa* aún permanece como la especie con mayor IVI. Lo anterior refleja que las características de la comunidad vegetal arbórea de una fracción del sitio han sido resultado de procesos dirigidos (Galeana-Pizaña *et al.*, 2013). De esta manera, los disturbios y las acciones de manejo serían los factores que han determinado el aumento en la heterogeneidad de una porción de la comunidad vegetal arbórea del Pantano. Por su parte, las actividades de reforestación habrían determinado el cambio en la especie más importante en otra fracción de dicha comunidad.

Por lo anterior, se sugiere que el estrato arbóreo del Pantano mantiene las propiedades de un bosque de *Abies religiosa*, ya que esta especie aún es la más importante en el sitio, sin embargo, ha modificado sus atributos respecto a su condición previa. Esto ha derivado en que los atributos de los estratos arbóreos de los sitios difieran, pese a que forman parte de un bosque continuo, y que se presenten principalmente en tres condiciones: 1) con *A. religiosa* como la única especie en el estrato arbóreo, lo cual se asemeja a su condición histórica (condición presente en el Zarco), 2) con un cambio en la composición y el IVI de las especies arbóreas debido al aumento en la heterogeneidad del estrato arbóreo tras los eventos de disturbio y de reforestación (estado presente en las parcelas 2 y 3 del Pantano) y 3) con *Pinus* spp. como el taxón más importante en el estrato arbóreo debido a los eventos de disturbio y las posteriores acciones de reforestación (situación predominante en la parcela 1 del Pantano).

En otros estudios, este tipo de condiciones contrastantes en el estrato arbóreo han permitido evaluar la actividad de los microorganismos en función de las diferencias en las características químicas del mantillo producido bajo dichos escenarios (Prescott *et al.*, 2000; Kourtev, 2002; Waldrop *et al.*, 2003; Purahong *et al.*, 2014). De manera similar a lo encontrado en dichos estudios, y conforme a lo planteado en la hipótesis de este trabajo, se esperaba que las diferencias en los atributos del estrato arbóreo se vieran reflejadas en la composición química del

mantillo y, consecuentemente, en la actividad de los microorganismos de los sitios aquí evaluados. En bosques de *Abies religiosa* del centro de México existen trabajos que evalúan uno de los componentes del ecosistema bajo condiciones contrastantes o en ausencia de ellas, ya sea la comunidad vegetal arbórea, el mantillo o la comunidad microbiana y su actividad. Sin embargo, sus relaciones han sido escasamente evaluadas. Por ejemplo, se ha estimado la biomasa vegetal y el C almacenado en esta dentro de bosques de *A. religiosa*, en sitios como el PNDL (Román, 2012) y otras zonas del centro del país (Avedaño *et al.*, 2009; Rovelo, 2010; Galeana-Pizaña *et al.*, 2013; Razo-Zárata *et al.*, 2013; Rodríguez, 2013; Carrillo, 2017). En otros casos, se ha evaluado la composición y estructura de dichos bosques (Sánchez-Velásquez *et al.*, 1991; Santibañez, 2009), el contenido de nutrientes foliares, en el mantillo y/o en suelo (García, 2004; Facio, 2015), así como el CO₂ producido por los microorganismos en el suelo después de incendios (Ikkonen *et al.*, 2004). Otros trabajos también han estudiado la estructura de la comunidad de macromicetos en el paraje “El Pantano” dentro del PNDL (Pérez-Pazos 2014) y el efecto de las características fisicoquímicas del suelo en la estructura de la comunidad de hongos ectomicorrízicos en el “Zarco” dentro del PNIMHC (Argüelles-Moyao, 2013). Hasta la fecha, entre las aproximaciones a analizar las relaciones entre los componentes del ecosistema mencionados, se presentan los trabajos de Paredes (2016) y Hernández (2016), realizados en la Cuenca del Río Magdalena en la Ciudad de México. En dichos estudios se observó que la cantidad de CO₂ derivada de la actividad microbiana en el suelo de un bosque de *A. religiosa*, fue mayor en sitios con una mayor cobertura arbórea durante la temporada de lluvias, respecto a sitios con baja cobertura y en temporada de secas. Por lo anterior, los resultados de este trabajo representan una de las primeras aproximaciones al estudio de las relaciones entre la comunidad vegetal y la actividad de los microorganismos en el mantillo en bosques de *A. religiosa*.

7.2. Modificación de la composición química del mantillo

La acumulación de residuos foliares sobre el suelo, que conforman al mantillo, es consecuencia del balance entre la productividad de tejidos foliares y la descomposición de los mismos por la comunidad microbiana (Olson, 1963; von Lützow y Kögel-Knabner, 2009). Röderstein *et al.* (2005) y Wang (2006) sugieren que la alta productividad de residuos foliares determina una alta acumulación de mantillo y viceversa. Sin embargo, existen casos donde una elevada productividad confluye con una alta tasa de descomposición, lo cual determina un balance orientado hacia una baja acumulación de mantillo (Martius *et al.*, 2004). En este trabajo se observó que, entre los sitios estudiados, el Pantano contiene una menor masa de mantillo. Además, como fue indicado, esta comunidad podría tener una baja productividad foliar debido a que sus árboles son jóvenes y acumulan poca biomasa. Por lo anterior, se sugiere que la reducida biomasa de mantillo en el Pantano está relacionada con los factores mencionados: 1) una baja productividad de residuos foliares, pese a que se ha reportado que en este sitio el 40% de los árboles deposita hasta el 50% de su follaje (Román, 2012), y 2) una acelerada tasa de descomposición influida por la alta heterogeneidad de los residuos que componen el mantillo, condición que fue observada en este trabajo.

Como se ha mencionado, existieron diferencias en la composición de especies entre los sitios de estudio. Este factor regula las características químicas de los residuos vegetales que se depositan en el suelo (Prescott, 2002), lo cual puede ser evaluado mediante indicadores como la concentración de nutrientes y sus relaciones estequiométricas (Perakis *et al.*, 2012). En relación con ello, en este trabajo se observaron dos condiciones: 1) una similitud en las características del C_t, N_t, C:N y N:P entre el mantillo de ambos sitios, y 2) una mayor relación C:P y marginalmente un menor contenido de Pt en el mantillo del Pantano comparado con el Zarco. Ambas condiciones podrían ser consecuencia de las características de las plantas que componen a cada sitio.

En el primer caso, se sugiere que la heterogeneidad en la composición de especies arbóreas del Pantano, contribuyó a la alta variación (coeficiente de

variación) de las características químicas del mantillo (Ct, Nt, C:N y N:P) depositado por dichas especies. Consecuentemente, esta alta variación no habría permitido distinguir diferencias entre las características químicas del mantillo de ambos sitios. De manera alternativa y en congruencia con el mayor IVI de *Abies religiosa* respecto al resto de las especies arbóreas en el Pantano, es posible que esta especie continúe influyendo en gran medida en las características químicas del mantillo del Pantano, de manera similar a lo ocurrido en el Zarco, lo cual derivaría en la similitud observada entre ambos sitios. Esto es posible al considerar que el mantillo del Pantano presenta contenidos de Nt (1.07%) y relaciones C:N (40.7) similares a lo registrado por Alvarado (1989) (Nt de 0.091-1.29%) y Peña-Mendoza *et al.* (2016) (Nt de 0.09-1.2%) en hojas de *A. religiosa* y por Galicia *et al.* (2016) (C:N de 25.1-36.3) en el mantillo de sitios dominados por dicha especie.

En el segundo caso, se ha observado que las coníferas típicamente tienen altas concentraciones de P en sus hojas (Sardans y Peñuelas, 2013; Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015), por lo que las acículas que depositan en el suelo presentan altas concentraciones de P. En particular, en el Parque Nacional Izta-Popo se han registrado concentraciones de Pt foliar del 0.045-0.20% en individuos maduros de *Abies religiosa* (Domínguez, 2011). Además, Peña-Mendoza *et al.* (2016) reportó fluctuaciones de 0.07-0.08% durante el otoño al este y noreste de la Ciudad de México, mientras que Alvarado (1989) observó rangos de 0.08-0.15% durante verano y otoño dentro del PNDL. En congruencia con estos trabajos, la concentración promedio de Pt encontrada en el mantillo del Zarco corresponde a 0.083% (0.83 mg g⁻¹) y se encuentra dentro de los rangos reportados para las acículas de *A. religiosa*. Por el contrario, algunas especies de angiospermas perennifolias, se caracterizan por contener una baja concentración de P en sus hojas (Sardans y Peñuelas, 2013), de manera que el mantillo que producen presenta bajas concentraciones de este nutriente. Este tipo de plantas, como el género *Buddleja* y especies como *Garrya laurifolia* (Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005), se desarrollan dentro del Pantano. Particularmente, se ha observado que la especie *B. cordata* muestra un contenido de 0.56 mg g⁻¹ de Pt foliar (0.056%) (Maiti *et al.*, 2016). De manera complementaria, Salaya-Domínguez

et al. (2012) registraron contenidos de Pt de 0.068% en las acículas de *Pinus patula* en plantaciones situadas dentro de un bosque de *A. religiosa*. Por lo anterior, la presencia de este tipo de plantas en el Pantano pudo haber influido en la baja concentración de este nutriente (0.070%, 0.7058 mg g⁻¹) en el sitio respecto al Zarco. De esta manera, la deposición de residuos foliares en el mantillo del Zarco, provenientes únicamente de *A. religiosa*, habría contribuido a la baja relación C:P y la alta concentración de P en el mantillo. Por su parte, el aumento en la heterogeneidad en la composición de especies en el Pantano, habría determinado la alta relación C:P y la baja concentración de P en el mantillo.

Además de la concentración de los nutrientes, existen otros parámetros que permiten caracterizar químicamente el mantillo. Entre ellos se encuentra el contenido de compuestos de C lábiles y de moléculas estructurales presentes en la pared de las células, como la celulosa y la lignina (Hättenschwiler y Jørgensen, 2010). En particular, la proporción de estos compuestos en los residuos foliares determina su susceptibilidad a ser descompuestos. De esta manera, los tejidos foliares con una alta porción de celulosa y una baja fracción de lignina se descomponen en mayor magnitud, y viceversa (Talbot y Treseder, 2012). Además, estas moléculas presentan una baja concentración de nutrientes, por lo cual, contribuyen de manera diferencial al aumento de las relaciones estequiométricas entre los nutrientes presentes en los residuos vegetales (Sturner y Elser, 2002). Por lo tanto, debido al contraste en la relación C:P entre el mantillo de ambos sitios y la alta variación (coeficiente de variación) en las relaciones C:N y N:P en el Pantano, es posible que estos sitios difieran en el contenido de las moléculas mencionadas y, por ello, en la susceptibilidad del mantillo a ser descompuesto.

Por otra parte, se sabe que las características químicas de los residuos foliares depositados sobre el suelo pueden ser modificadas por la actividad de los microorganismos durante su descomposición (Šnajdr *et al.* 2011a; Wickings *et al.*, 2012). En este sentido, se ha registrado una disminución en la concentración de P conforme avanza la descomposición del mantillo de angiospermas y gimnospermas, lo cual ha sido atribuido a una alta demanda de P por parte de los microorganismos al inicio de este proceso (Pourhassan *et al.*, 2016). Es posible

que este tipo de fenómenos microbianos hayan ocurrido en los sitios estudiados, si se considera que el mantillo recolectado estaba constituido por hojas y acículas que ya habían estado expuestas al proceso de descomposición. De esta manera, se sugiere que tanto el cambio en la composición de especies de plantas en el Pantano respecto al Zarco, así como la actividad microbiana previa al muestreo de los microorganismos presentes en cada sitio, podrían ser los factores que han determinado las diferencias químicas del mantillo entre ambos sitios, y las bajas concentraciones de P en el Pantano.

7.3. Modificación de la actividad enzimática y la mineralización potencial de carbono

En distintos trabajos, se han evidenciado que la cantidad de nutrientes (e.g. N y P) se asocia positivamente (Keeler *et al.*, 2009), negativamente (Carreiro *et al.*, 2000) o no presentan relación con la actividad de las enzimas producidas por los microorganismos (Waldrop, 2004). En este trabajo, la baja concentración de P y la alta relación C:P en el mantillo del Pantano respecto al Zarco, se encontraron en conjunto con una alta actividad enzimática en el primer sitio. Sin embargo, solo existió una relación positiva entre el C y la BG en el mantillo del Pantano.

La actividad del resto de las enzimas no se asoció con algún nutriente o sus relaciones estequiométricas en ninguno de los dos sitios evaluados, al igual que lo observado con la mineralización de C en el mantillo, lo cual podría deberse a la alta heterogeneidad de los datos. Lo anterior indica que, en las condiciones evaluadas, la concentración de C, N y P, y sus relaciones estequiométricas, no necesariamente son factores determinantes en la producción de enzimas y en cómo los microorganismos metabolizan y usan las fuentes de C en ambos sitios. Sin embargo, quizá sea posible que la producción de enzimas puede acoplarse al contenido de C del mantillo ante un aumento en la heterogeneidad del estrato arbóreo.

Debido a lo anterior, es factible que la actividad microbiana se relacione con el contenido de compuestos de C con diferente labilidad y de celulosa y lignina,

que conforman el mantillo, y no directamente con la concentración de los nutrientes. En este sentido, se ha reportado que la cantidad de nutrientes tiene mayor efecto sobre la actividad microbiana cuando el mantillo tiene una baja concentración de dichas moléculas, como ocurre con los tejidos derivados de plantas herbáceas (Hobbie, 2000). Contrariamente, en sustratos con una alta concentración de estas moléculas, como los producidos por las especies arbóreas, las mismas ejercen una mayor influencia sobre la actividad microbiana respecto al contenido de nutrientes (Taylor *et al.*, 1989). Ejemplo de ello es lo observado por Foudyl-Bey *et al.* (2016), en donde las hojas producidas por *Populus tremuloides* favorecieron una alta actividad de enzimas celulolíticas como la BG. Esto se atribuye a que los residuos de las angiospermas presentan moléculas de C lábil, altos contenidos de celulosa y una baja concentración de compuestos como la lignina, lo cual estimula la producción y la actividad de dicha enzima (Prescott *et al.* 2000; Pérez-Suárez *et al.*, 2012; Wallenstein *et al.*, 2013, Veres *et al.*, 2015).

En relación con lo anterior, en el Pantano se registraron angiospermas (*i.e.* *Garrya laurifolia*, *Buddleja cordata* y *Ribes ciliatum*) en el estrato arbóreo, debido a un aumento en su heterogeneidad. Por ello, es posible que la presencia de estas plantas haya permitido a la comunidad microbiana del Pantano, tener acceso a una mayor cantidad de compuestos lábiles y celulosa en comparación con el Zarco. Consecuentemente, esto habría estimulado la alta actividad de la BG y las diferencias entre los sitios. Por otro lado, se sabe que estas formas de C lábil y la celulosa, promueven la descomposición de compuestos recalcitrantes como la lignina, presentes en los residuos vegetales, en un fenómeno conocido como “efecto de fertilización” o “priming effect” (Talbot y Treseder, 2012). Esto se debe a que se favorece el crecimiento de la comunidad microbiana que degrada dichos compuestos, lo cual está ligado con una mayor producción de enzimas por dichos microorganismos (Fontaine *et al.*, 2004). De aquí que una hipótesis que surge de los datos obtenidos es que la alta actividad de la PFO en el mantillo del Pantano, enzima asociada a la despolimerización de la lignina, puede estar relacionada con dicho fenómeno.

De manera similar, la alta mineralización de C en el mantillo del Pantano como producto de la actividad de los microorganismos, podría deberse a la presencia de las moléculas mencionadas. En un experimento cruzado con bolsas de mantillo realizado por Zhang *et al.* (2008b), se mostró que la mezcla de residuos foliares de angiospermas y gimnospermas en el mantillo, pierde una mayor cantidad de masa respecto al mantillo dominado solo por la gimnosperma. Por su parte, Miyamoto y Hiura (2008) demostraron que las hojas de la angiosperma *Quercus crispula* se descomponen a mayor tasa respecto a las hojas de *Abies sachalinensis*, en un bosque dominado por esta última especie. Entre los mecanismos propuestos para explicar este fenómeno se encuentra la disponibilidad de compuestos de C lábiles en los residuos foliares de las angiospermas, su alta concentración de celulosa y su baja porción de lignina (Zhang *et al.*, 2008a; Pérez-Suárez *et al.*, 2012). Por ello, la presencia de este tipo de plantas en el Pantano, podría ser el agente causal de la elevada tasa de mineralización de C en el sitio mencionado, al promover una mezcla de hojas y acículas de angiospermas (*Buddleja cordata*, *Ribes ciliatum* y *Garrya laurifolia*) y gimnospermas (*A. religiosa* y *Pinus* spp.) en el suelo. Por lo anterior, el aumento en la heterogeneidad en la composición de especies en el Pantano, promueve una alta actividad enzimática y emisión de CO₂ en el mantillo. Esto podría deberse a la presencia de moléculas lábiles y una alta proporción de celulosa en los residuos de las plantas presentes en el Pantano.

7.4. Metabolismo microbiano asociado a la actividad y el tamaño de las comunidades microbianas (AEE y qCO₂)

La producción de enzimas y la mineralización de C, son procesos dependientes del tamaño de las comunidades microbianas (Kuperman y Carreiro, 1997; Wang *et al.*, 2003). Existen variables como la AEE y el qCO₂, que permiten ponderar esta actividad en términos del tamaño de las mismas (Anderson y Domsch, 1993; Waldrop *et al.*, 2000). En particular, la AEE permite evaluar si los recursos adquiridos por las comunidades microbianas son destinados a la producción de enzimas o si se almacenan en la biomasa microbiana (Steinweg *et al.*, 2013 y Wang

et al., 2013), como consecuencia de las restricciones ecológicas a las cuales están sujetos los microorganismos (Burns y Dick, 2002). Esto, a su vez, refleja la eficiencia de su metabolismo en la capacidad para almacenar C en su biomasa mediante la producción de enzimas (Romaní *et al.*, 2006). Por lo anterior, la alta AEE de la BG, LP y PFO en el Pantano, indica que la comunidad microbiana destina más recursos a una alta producción de enzimas y que acumula menos C en su biomasa, aspecto que podría indicar que el C obtenido por los microorganismos permite continuar la despolimerización de la materia orgánica y la obtención de energía a partir de ella. Lo anterior es congruente con la relación positiva entre la actividad de la BG y la concentración de C, ya que esta sugiere que una fracción del C presente en el mantillo podría ser adquirida por los microorganismos y destinada a la producción de dicha enzima. Los resultados señalados, además, indican que el metabolismo de los microorganismos en este sitio tiene una baja eficiencia al acumular C en su biomasa. Lo anterior sucede particularmente al considerar la elevada AEE de la LP en la parcela 1 de este sitio. En relación con ello, Sudachkova *et al.* (2004) encontraron una elevada actividad de la lipasa en acículas de *Pinus sylvestris* con altas concentraciones de compuestos alifáticos. Así, la introducción de *Pinus* spp. en dicha parcela podría ser el agente causal de los resultados observados en la misma, al promover una alta AEE de la LP mediante la deposición de acículas con dichos compuestos. Estos resultados podrían representar una respuesta de la comunidad microbiana ante las restricciones ecológicas impuestas por el aumento en la heterogeneidad en la composición del estrato arbóreo en el sitio referido. En el caso contrario, los resultados del Zarco señalan que la comunidad microbiana ocupa una menor cantidad de recursos en producir una baja cantidad de enzimas, y a pesar de ello acumulan más C en su biomasa. Esto indica que hay una alta eficiencia en la acumulación del C por los microorganismos de este sitio, lo cual se presenta en un contexto donde el estrato arbóreo no presenta un aumento en su heterogeneidad.

De manera similar a la actividad enzimática y la mineralización de C, la AEE de la mayoría de las enzimas no se relacionó con las características químicas del mantillo en cada sitio. Lo mismo sucedió al evaluar la relación entre el qCO_2 y

dichas características en el Pantano. De acuerdo con los coeficientes de variación obtenidos, lo anterior podría deberse a la alta heterogeneidad en los datos obtenidos a partir del contenido de nutrientes. Pese a ello, se observó una sola relación entre la AEE y el contenido de Pt en el Pantano y entre el qCO_2 y las características químicas del mantillo en el Zarco. Lo anterior sugiere que la actividad de las enzimas por unidad de biomasa microbiana puede acoplarse ligeramente al contenido de nutrientes del mantillo, ante un aumento en la heterogeneidad del estrato arbóreo. Sin embargo, en estas condiciones existe un desacoplamiento entre el metabolismo del C de los microorganismos y dichos nutrientes. Por lo anterior, es posible que la alta AEE de la BG, PFO y LP, y el qCO_2 en el mantillo del Pantano respecto al Zarco, haya sido promovida por la deposición de residuos foliares con moléculas lábiles y un alto contenido de celulosa, provenientes de las angiospermas presentes en el primer sitio (Veres *et al.*, 2015; Foudyl-Bey *et al.*, 2016). Esto, a su vez, pudo haber provocado las diferencias observadas en el metabolismo del C entre las comunidades microbianas de los sitios evaluados.

Como fue mencionado, existió una relación positiva entre la AEE de la BG y el contenido de Pt en el mantillo del Pantano. Este resultado indica que la actividad de la BG es promovida por el P del mantillo en el Pantano, a pesar de que la concentración de este nutriente es baja en el mantillo del sitio. De acuerdo con Berg (2014), esto ocurre en sustratos conformados predominantemente por sustancias solubles y celulosa, donde la presencia de P favorece la despolimerización de estas moléculas. En el sitio estudiado la presencia de angiospermas que depositan mantillo con altas concentraciones de celulosa y la alta AEE BG, son congruentes con lo mencionado. Otro mecanismo sugerido para explicar lo anterior, se relaciona con el hecho de que la despolimerización de moléculas lábiles y celulosa es llevada a cabo por microorganismos de rápido crecimiento (estrategas r) (Fontaine *et al.*, 2003; Fontaine *et al.*, 2004; de Graaff *et al.*, 2010). De acuerdo con la “hipótesis de la tasa de crecimiento”, estos microorganismos tienen una alta demanda de P, debido a que este nutriente les permite mantener altas tasas de división celular (Elser *et al.* 2003) en condiciones

donde el P limita su crecimiento. En este contexto, una mayor concentración de P favorecería a las comunidades microbianas de crecimiento rápido (Schneider *et al.*, 2012) y, por ello, la producción de enzimas como la BG. Lo encontrado en este trabajo es congruente con este mecanismo, el cual explicaría la relación positiva observada. Sin embargo, es necesario evaluar directamente a las comunidades microbianas para corroborar dicha hipótesis.

Por otro lado, el qCO_2 señala la proporción en la cual el C que es adquirido por las comunidades microbianas es respirado en forma de CO_2 o acumulado en su biomasa (Insam, 1990). Esto, a su vez, refleja la eficiencia con la que el metabolismo de estas comunidades les permite acumular C en su biomasa. Así, una alta eficiencia (bajo qCO_2) indica que existe una menor producción de CO_2 por la respiración de los microorganismos, y una mayor incorporación de C en la biomasa microbiana, a partir de la fracción de C consumida por los microorganismos (Pinzari *et al.*, 2017; Manzoni *et al.*, 2012). Además, debido a que esta variable es sensible a las propiedades químicas de la materia orgánica, ha sido utilizada como un indicador de estrés en las comunidades microbianas ante condiciones limitantes de nutrientes (Wardle, 1993; Spohn y Chodak, 2015).

En este trabajo, los resultados del qCO_2 indican que la comunidad de microorganismos del Pantano promueve una mayor mineralización de C por unidad de biomasa respecto al Zarco. De esta manera los microorganismos presentes en el Pantano acumulan una menor cantidad de C en su biomasa, mientras que la mayor parte del C la respiran en forma de CO_2 . Es decir, la microbiota presente en el mantillo de este sitio es menos eficiente en el uso del C que la situada en el Zarco, lo cual es congruente con los resultados de la AEE. En este sentido, se ha observado que los microorganismos incrementan su respiración por unidad de biomasa cuando existen condiciones de limitación de nutrientes (Spohn y Chodak, 2015). Lo anterior se ha atribuido a que, en este contexto, el metabolismo de los microorganismos favorece principalmente la conservación de los nutrientes limitantes y en menor medida la conservación de C (Wardle, 1993). Además, la obtención de energía mediante la respiración del C obtenido permite la sobrevivencia de los microorganismos en condiciones estresantes, en detrimento

de su crecimiento en biomasa (Anderson y Domsch, 2010). Aunque no existió una relación significativa entre el P y el qCO_2 en el mantillo del Pantano, es posible que la baja concentración de P esté involucrada en la alta respiración por unidad de biomasa de los microorganismos. Lo anterior podría ser un indicador de estrés de la comunidad microbiana y una respuesta de la misma ante condiciones de limitación de P (Spohn y Chodak, 2015), derivadas de un aumento en la heterogeneidad en los atributos del estrato arbóreo.

Como fue mencionado previamente, contrario a lo ocurrido con el mantillo del Pantano, el contenido de nutrientes en los residuos foliares que componen el mantillo del Zarco presentó relaciones significativas con el qCO_2 . Aunque estas relaciones deben interpretarse con precaución debido a la presencia de datos extremos, podrían indicar que la mineralización de C por los microorganismos es determinada por la cantidad de nutrientes cuando no existe una alteración en el estrato arbóreo. En este caso, las relaciones positivas entre el qCO_2 y las relaciones C:N y C:P, y negativas con el N y P, indican que los microorganismos presentes en este sitio acumulan más C en su biomasa y respiran menos por unidad de biomasa microbiana cuando el mantillo es rico en N y en P (bajas relaciones C:N y C:P), y viceversa. En el caso particular del N, existen distintas hipótesis para lo encontrado en este trabajo. De acuerdo con Berg (2014), lo anterior ocurre en estados donde predominantemente ocurre la despolimerización de compuestos lignificados. Como se ha observado en el mantillo de distintas especies, en estas condiciones el N es capaz de afectar negativamente la actividad de las enzimas oxidativas como la polifenol oxidasa, lo cual deriva en una menor mineralización de C (Carreiro *et al.*, 2000; Gallo *et al.*, 2004; Waldrop *et al.*, 2004; Knorr *et al.*, 2005; Perakis *et al.*, 2012; Van Diepen *et al.*, 2015). Esto puede ser atribuido al efecto inhibitorio del N sobre las enzimas oxidativas producidas por los hongos basidiomicetes o de pudrición blanca, involucradas en la despolimerización de la lignina (Keyser *et al.*, 1978, Carreiro *et al.*, 2000; Sinsabaugh, 2005). Los resultados encontrados en el Zarco en cuanto a la presencia únicamente de gimnospermas en el estrato arbóreo, cuyos residuos foliares se caracterizan por ser ricos en lignina (Pérez-Suárez *et al.*, 2012;

Wallenstein *et al.*, 2013), una baja actividad enzimática y AEE de la PFO, así como una baja mineralización absoluta y por unidad de C en la biomasa microbiana, se ajustan a las observaciones aquí presentadas. Otro mecanismo que podría explicar la relación entre el C:N y el qCO_2 , el cual se asocia con la inhibición de la mineralización de C, es la hipótesis de “minería microbiana” (Spohn, 2015). Esta hipótesis plantea que, en condiciones de baja disponibilidad de N, los microorganismos usan sustratos de C lábiles como fuente de energía que les permite despolimerizar compuestos recalcitrantes, lo cual favorece la descomposición. De esta manera pueden acceder al N contenido en estos compuestos (Moorhead y Sinsabaugh, 2006). En particular, se ha sugerido que *Clavulina*, el género de hongo ectomicorrízico más importante del Zarco, podría tener una actividad descomponedora de la materia orgánica del suelo asociada a la búsqueda de dicho nutriente (Pérez-Pazos, 2018). Sin embargo, esta “minería microbiana” es reprimida por altas concentraciones de N en el sustrato, lo cual se ve reflejado en una reducida actividad microbiana (Craine *et al.*, 2007). La baja actividad de la BG y la PFO, asociadas a la descomposición de sustratos lábiles y recalcitrantes, respectivamente, y la menor mineralización de C en el mantillo del Zarco respecto al Pantano, igualmente se ajustan a esta hipótesis. Aunque ambos mecanismos se han descrito para el caso del N (Chen *et al.*, 2014), es posible que el P tenga efectos similares sobre la tasa de mineralización de C en el mantillo (Meyer *et al.*, 2017). Por otro lado, se sabe que, en condiciones limitantes de nutrientes, el metabolismo de los microorganismos favorece la conservación de dichos nutrientes y no la conservación de C en su biomasa (Wardle, 1993). Por ello, es factible que, ante una alta concentración de N y P en el mantillo del Zarco, el metabolismo de los microorganismos haya favorecido mayormente la conservación de C en su biomasa.

Posiblemente, tanto la inhibición de la actividad enzimática, la represión de la “minería microbiana”, y el cambio en el metabolismo del C en los microorganismos en condiciones de alta concentración de nutrientes, estén ocurriendo simultáneamente en el mantillo del Zarco. Esto contribuiría a la baja mineralización de C en el mantillo de dicho sitio y se reflejaría en las relaciones

mencionadas. Por lo anterior, las relaciones sugieren que el N y el P modifican la mineralización de C cuando existe una alta proporción de N y P en el mantillo. Además, indican que los microorganismos hacen más eficiente la acumulación del C (cuando el qCO_2 es bajo) en su biomasa a mayores concentraciones de N y P (menores relaciones C:N y C:P) en el mantillo de este sitio.

Por otro lado, la relación positiva entre la actividad de la DH y el CO_2 liberado en el mantillo del Pantano a lo largo de 60 días, podría asociarse con la manera en que los microorganismos metabolizan el C que consumen. De acuerdo con el alto qCO_2 de este sitio, la mayor parte del C obtenido no es acumulado en la biomasa microbiana, sino que es mineralizado como CO_2 . Este proceso implica procesos metabólicos oxidativos, como la respiración celular, en los cuales se involucra la DH (Alef, 1995; Makoi y Ndakidemi, 2008). De esta manera, una alta mineralización de C implica una mayor actividad de la DH en dichos procesos oxidativos de los microorganismos, lo cual deriva en una relación positiva (Faber y Berg, 1992) como la observada. Contrariamente, la ausencia de esta relación en el mantillo del Zarco podría deberse a que no todo el C que consumen los microorganismos lo respiran como CO_2 , pues la mayor parte es almacenada en la biomasa microbiana. Lo anterior es congruente con los datos del qCO_2 en el mantillo de este sitio.

Adicionalmente, la ausencia de relación entre la liberación de CO_2 y la actividad de las enzimas evaluadas en el mantillo de ambos sitios, indica que el proceso de despolimerización no deriva en la mineralización del C como suele ser asumido (Allison y Vitousek, 2004). Lo anterior podría deberse a que este proceso depende de la actividad de un mayor número de enzimas de las que fueron evaluadas o a que no fue posible detectar esta relación en el momento en que se obtuvieron las muestras (Keeler *et al.*, 2009). Adicionalmente, lo observado podría deberse a los procesos metabólicos microbianos intermedios que ocurren entre ambos fenómenos, relacionados con la eficiencia de los microorganismos en la acumulación de C. De esta manera, una fracción del C obtenido a partir de la despolimerización realizada por las enzimas puede ser mineralizada, y otra fracción puede ser destinada al crecimiento de la comunidad microbiana (Manzoni *et al.*,

2010). Es decir, no todo el C que se despolimeriza por una cantidad proporcional de enzimas, es mineralizado, según lo indican los resultados de AEE y qCO_2 . Así, no es posible encontrar una relación lineal entre la actividad de las enzimas y la liberación de CO_2 . Esto destaca la necesidad de considerar la biomasa microbiana en el análisis de la actividad de los microorganismos, debido a su importancia en el procesamiento del C a través de su metabolismo.

En resumen, los resultados de la actividad microbiana indican que la comunidad de microorganismos en el Pantano es sensible al cambio en las características químicas del mantillo y que es capaz de ajustar su metabolismo a estas nuevas condiciones generadas por el aumento en la heterogeneidad en los atributos del estrato arbóreo. Esto ocurre a través del aumento en la actividad de enzimas asociadas a la despolimerización de distintas moléculas, lo cual les permite obtener recursos a partir de diferentes fuentes de C de distinta calidad. El C obtenido es destinado por los microorganismos a la producción de enzimas en mayor medida que a la formación de biomasa. Esto implica que, aunque los microorganismos son metabólicamente más activos en el mantillo del Pantano en comparación con el Zarco, son menos eficientes acumulando C en su biomasa, lo cual deriva en una mayor emisión de CO_2 a la atmósfera. De esta manera, los ajustes metabólicos de los microorganismos relacionados con su actividad heterótrofa y en respuesta al cambio en los atributos del estrato vegetal arbóreo, son capaces de regular procesos que tienen un impacto a nivel ecosistémico.

7.5. Hipótesis ecosistémica

La concentración de CO_2 atmosférico está influida por el balance entre la cantidad de C que entra y se almacena en un sistema forestal y la cantidad de C que sale del mismo. Por ello, en años recientes, los procesos que ocurren en los sistemas forestales y que regulan su funcionamiento como un almacén de C o una fuente del mismo, han tomado relevancia (Johnson y Curtis, 2001).

Por un lado, la fotosíntesis es la principal ruta por la cual el CO_2 acumulado en la atmósfera es transferido a las comunidades vegetales, lo cual

representa la entrada más importante de C a los sistemas forestales (Heimann y Reichstein, 2008). Este proceso se puede reflejar en la cantidad de C que almacena la comunidad vegetal en su estrato arbóreo y, por lo tanto, influye en el contenido de C de los residuos depositados en el suelo (Baishya y Barik, 2011). En relación con ello, dentro de un bosque maduro de *Abies religiosa* ubicado en Hidalgo, México, se estimó que los individuos de *A. religiosa* acumulan 106.98 tC ha⁻¹ (Rodríguez, 2013). Este bosque, al igual que el Zarco, no ha presentado disturbios significativos y mantiene una densidad similar al mismo (239 individuos ha⁻¹). Además, los individuos de esta especie presentan valores de DAP (\bar{X} =43.22 cm) y altura (\bar{X} =21.17 m) similares a lo reportado para el Zarco. Por ello, se puede sugerir que el estrato arbóreo de este sitio presenta valores semejantes de C almacenado en su biomasa. Contrariamente, Román (2012) encontró que los individuos de *A. religiosa* presentes en dos sitios dentro del PNDL solo almacenan 16 tC ha⁻¹, lo cual se atribuye a la baja densidad de árboles de la especie mencionada. Además, la comunidad vegetal arbórea de este sitio tiene una menor productividad primaria neta que otros bosques de coníferas en zonas templadas de México (Flores, 2010). Como fue sugerido, los resultados de este trabajo podrían indicar que existe una menor biomasa en la comunidad vegetal arbórea del Pantano en comparación con el estrato arbóreo del Zarco. Con base en esto y en los trabajos citados, se sugiere que la comunidad vegetal arbórea del Pantano almacena menos C en su biomasa respecto a lo que ocurre en el Zarco, y que estas diferencias podrían estar asociadas a los eventos de disturbio ocurridos en el Pantano. Adicionalmente, se reportó una baja biomasa de mantillo en el Pantano respecto al Zarco la cual, como fue discutido, podría derivar de una baja producción de hojarasca en el primer sitio y la actividad microbiana. Esta masa total de mantillo en el Pantano, además, almacenó un menor contenido de Ct y de C en la biomasa microbiana, en comparación con el sitio colindante. Por lo anterior, la baja cantidad de C en la biomasa vegetal y en el mantillo, podrían indicar que el Pantano tiene una menor entrada y acumulación de C que el Zarco.

Por su parte, la respiración de los microorganismos durante el proceso de descomposición de la materia orgánica es la principal ruta por la cual sale C del

sistema y se transfiere a la atmósfera (Heimann y Reichstein, 2008). En este sentido, en este trabajo se observó que los eventos de manejo y de disturbio incrementaron el flujo de C hacia la atmósfera de mantillo en el Pantano. Sin embargo, el balance de la cantidad de CO₂ emitido a la atmósfera en ambos sitios al ponderar esta emisión a partir de la masa total de mantillo por metro cuadrado, indicó que el elevado flujo de CO₂ a partir de una baja biomasa de mantillo en el Pantano, fue igualada por una baja producción de CO₂ a partir de una alta masa de mantillo del Zarco. Esto implica que existe una salida de C de los dos sitios de igual magnitud, aunque orientada a una mayor emisión de CO₂ a la atmósfera por la comunidad microbiana del Pantano.

Con base en lo anterior, se sugiere que el balance entre la entrada de C al sistema, la acumulación de C en la biomasa forestal, y la liberación de CO₂ como producto de la descomposición del mantillo, está orientada a una menor acumulación de C en la biomasa forestal del Pantano y a una mayor emisión de CO₂ a la atmósfera en este sitio. En particular, los resultados indican que los eventos de disturbio y de manejo forestal inadecuado, pueden alterar al proceso de descomposición del mantillo como componente de dicho balance. Esto radica en que, a pesar de que se emite una cantidad neta similar de CO₂ a la atmósfera, a partir del mantillo de ambos sitios como producto de la actividad microbiana, los microorganismos respiran más CO₂ por cada gramo de mantillo en un contexto de disturbio y manejo. Lo anterior se presenta en condiciones donde un aumento en la heterogeneidad en los atributos del estrato arbóreo respecto a su condición histórica, debido a dichos eventos, deriva en una producción de hojarasca y de mantillo representados por angiospermas y gimnospermas. Además, confluye con una alteración de las características químicas del mantillo y una alta actividad de las enzimas que producen las comunidades microbianas (figura 8). Por otra parte, los resultados observados denotan la importancia del metabolismo de las comunidades microbianas que habitan el mantillo de bosques de *Abies religiosa*, en la regulación de los flujos de CO₂ hacia la atmósfera.

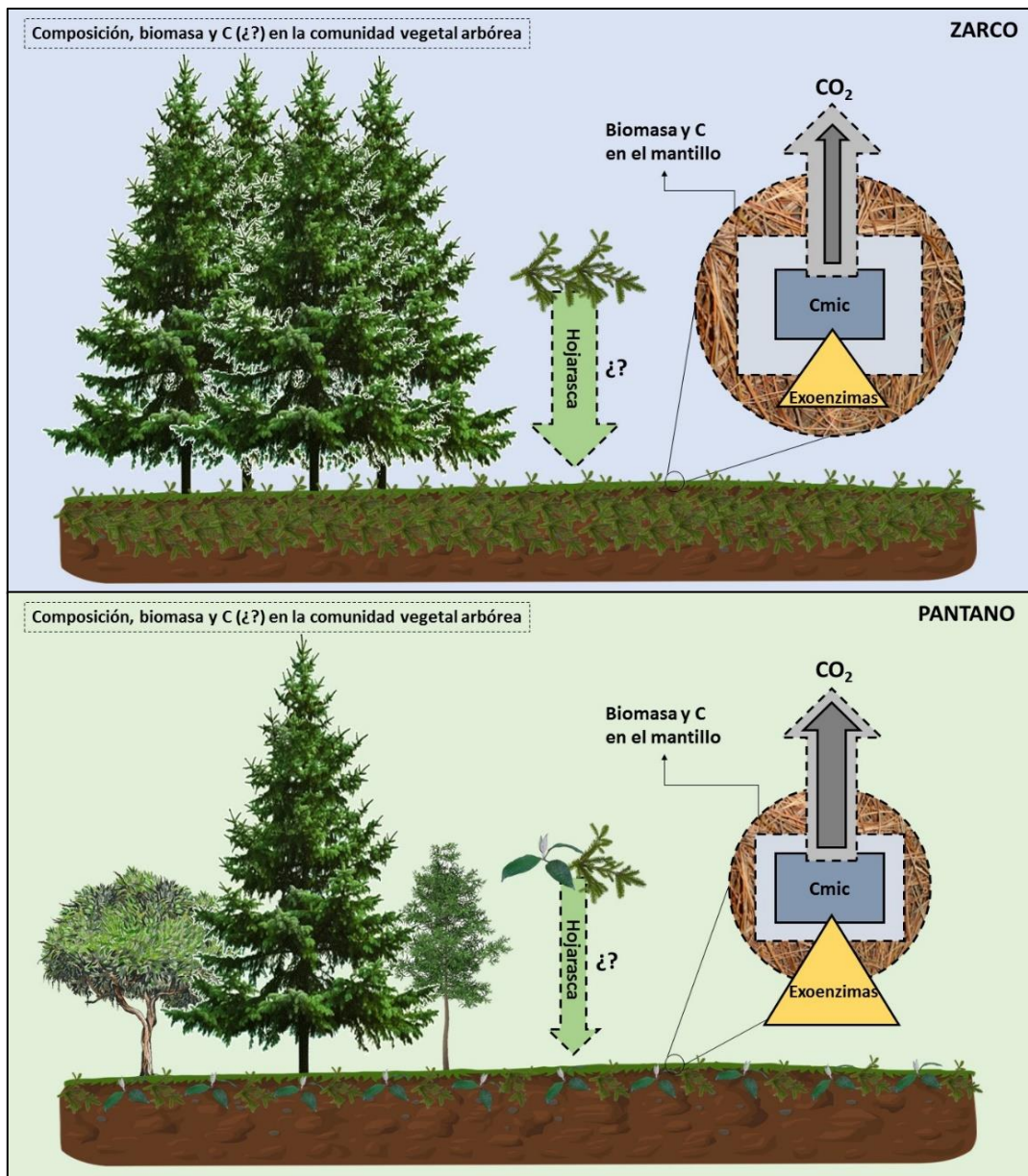


Figura 8. Modelo de almacenes y flujos de carbono en los sitios de estudio. Los almacenes se representan mediante los componentes de la figura y los flujos con flechas. El triángulo representa la actividad de las enzimas evaluadas (BG, PFO, LP). La magnitud de cada elemento del modelo está dada por su tamaño. Los elementos se presentan a nivel de mantillo (contornos continuos) y en un contexto ecosistémico (contornos discontinuos). Los signos ¿? Indican componentes hipotéticos o no evaluados directamente en este trabajo.

Este trabajo representa una aproximación a dilucidar la interacción entre las características químicas del mantillo y la actividad de los microorganismos, ante un aumento en la heterogeneidad en los atributos del estrato arbóreo debido a eventos de disturbio y manejo en un bosque de *Abies religiosa*. Esto es relevante al considerar las posibles consecuencias sobre el ecosistema que han sido mencionadas. Por ello, los resultados encontrados podrían ser considerados en la toma de decisiones relacionadas con las prácticas de conservación y manejo forestal de los Parques Nacionales dentro de los cuales se encuentran los sitios estudiados. De igual manera, lo anterior podría ser extendido a bosques de *A. religiosa* similares al evaluado aquí, que están sujetos a distintas amenazas latentes o que en algunos casos presentan heterogeneidad en sus atributos debido a distintos disturbios (e.g. Roveló, 2010, Razo-Zárate *et al.*, 2013 y Santibañez-Andrade *et al.*, 2015)

8. Conclusiones

- ❖ Se encontraron diferencias en los atributos del estrato arbóreo de los dos sitios estudiados dentro de un mismo bosque. El estrato arbóreo del Zarco es homogéneo y está representado únicamente por *Abies religiosa*, condición característica del desarrollo histórico del bosque. Por su parte, el Pantano presenta una mayor heterogeneidad respecto a su estado previo, como consecuencia de distintos eventos de disturbio y manejo forestal.
- ❖ El mantillo del Pantano presentó una mayor relación C:P y una menor concentración de Pt respecto al mantillo del Zarco.
- ❖ En términos generales, la actividad enzimática fue mayor en el mantillo del Pantano. Sin embargo, salvo en algunos casos, esta actividad no está relacionada con la concentración de nutrientes en el mantillo. Es posible que estas diferencias se asocien con otras características químicas del mantillo ligadas a la composición de especies arbóreas en cada sitio.
- ❖ La comunidad microbiana en el mantillo del Pantano mineraliza más C y es menos eficiente en la acumulación de C en su biomasa respecto al Zarco, lo cual deriva en una mayor emisión de CO₂. Además, el metabolismo del C de los microorganismos está desacoplado del contenido de nutrientes en el mantillo en dicho sitio.
- ❖ El balance entre los flujos y almacenes de C, sugiere que existe una menor entrada y acumulación de C en el Pantano respecto al Zarco y una salida de C de la misma magnitud a partir del mantillo, aunque orientada a una mayor emisión de CO₂ hacia la atmósfera por la comunidad microbiana del Pantano.
- ❖ Las diferencias observadas entre ambos sitios se asocian con el aumento en la heterogeneidad de la comunidad vegetal arbórea en el Pantano, derivado de los eventos de disturbio y de manejo forestal inadecuados.
- ❖ Los resultados obtenidos pueden ser considerados en la aplicación de medidas de conservación y manejo de los Parques Nacionales dentro de los cuales se encuentran los sitios estudiados, y de bosques de *A. religiosa* similares.

9. Perspectivas

Este trabajo representa una de las pocas aproximaciones para explorar las consecuencias de la interacción entre los rasgos del mantillo y la actividad de los microorganismos, en bosques de *Abies religiosa* de México que han sufrido eventos de disturbio y manejo forestal. Por ello, los resultados presentados pueden ser una referencia para la elaboración de estudios similares que permitan continuar la caracterización de este tipo de bosques.

Tomando en cuenta lo realizado en este trabajo, los estudios posteriores deberían de considerar la recolecta de un mayor número de muestras. En particular, esto permitiría corroborar las relaciones entre las características químicas del mantillo y la actividad microbiana. Además, sería necesario el muestreo de residuos foliares frescos, lo cual ha permitido establecer relaciones causa-efecto entre ambas variables (Perakis *et al.*, 2012). Por otro lado, se requiere la evaluación de otros parámetros de la calidad química del mantillo, como el contenido moléculas de C lábiles, de celulosa y lignina, los cuales han permitido explicar las diferencias en la actividad de los microorganismos bajo distintas condiciones (Carreiro *et al.*, 2000; Talbot y Treseder, 2012).

Adicionalmente, debido a que la descomposición del mantillo depende, entre otros factores, de las comunidades microbianas, es necesario profundizar en distintos aspectos de las mismas de manera adicional a su actividad. En relación con ello, recientemente son pocos los estudios que han buscado relacionar a estas comunidades con su papel en la descomposición. Por ejemplo, se ha observado que los microorganismos de rápido crecimiento como las bacterias, son de los principales organismos en promover el fenómeno de efecto de fertilización o primming effect (Nottingham *et al.*, 2009; Pascault *et al.*, 2013). En el caso de los hongos, se ha evaluado la cantidad y diversidad de exoenzimas producidas por diferentes grupos funcionales y taxonómicos (Eichlerová *et al.*, 2015). De manera similar, se ha relacionado el número de genes asociados a dichas enzimas (Talbot *et al.*, 2015) y la manera en que estos son expresados por distintas comunidades fúngicas en función de la calidad química del mantillo (Barbi *et al.*, 2016). Otros

trabajos muestran la correspondencia entre la distribución espacial de estos organismos con la distribución y actividad de distintas exoenzimas (Baldrian *et al.*, 2010; Navrátilová *et al.*, 2016). Además, se ha evaluado el efecto de la translocación miceliar de nutrientes entre sustratos de distinta calidad (Boberg *et al.*, 2014; Foudyl-Bey *et al.*, 2016), así como de la interacción hongo-hongo (Šnajdr *et al.*, 2011b) y hongo-bacteria (Romaní *et al.*, 2006; Schneider *et al.*, 2010), sobre la descomposición. Los resultados de estos trabajos podrían ser útiles para predecir la actividad de las enzimas que conducen la descomposición a partir de la comunidad microbiana presente en distintos sistemas (Talbot *et al.*, 2015) como los aquí evaluados.

Por otro lado, es necesario evaluar factores como la productividad primaria neta en los sitios, la cantidad de biomasa y de C presente en la hojarasca producida por los árboles, el contenido de C almacenado en los mismos, el almacenamiento de C, de C en la biomasa microbiana y la actividad microbiana en el suelo, así como el C derivado de la escisión de raíces. Esto permitiría contextualizar con mayor precisión las consecuencias ecosistémicas relacionadas con el C derivadas de la modificación en el proceso de descomposición.

Finalmente, debido a que los resultados estuvieron influidos por los eventos de disturbio ocurridos dentro del PNDL, y por la introducción de *Pinus* con la cual fue reforestado el mismo, se sugiere que las acciones de manejo forestal dentro de esta y otras Áreas Naturales Protegidas como el PNINHC, deben de ser consideradas en el marco de sus posibles efectos sobre los procesos que regulan el flujo de C hacia la atmósfera.

Literatura citada

- Aerts, R. (1997). Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos*, 79(3), 439.
- Aguilar-Rodríguez, S. y Barajas-Morales, J. (2005). Anatomía de la madera de especies arbóreas de un bosque mesófilo de montaña: un enfoque ecológico-evolutivo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 77, 51–58.
- Alef, K. 1995. Dehydrogenase activity. En: Alef, K., Nannipieri, P. (eds.). (1995). *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press, San Diego, California. 1995 p.
- Alfaro, M., Oguiza, J. A., Ramírez, L. y Pisabarro, A. G. (2014). Comparative analysis of secretomes in basidiomycete fungi. *Journal of Proteomics*, 102, 28–43.
- Allison, S. D. y Vitousek, P. M. (2004). Extracellular enzyme activities and carbon chemistry as drivers of tropical plant litter decomposition. *Biotropica*, 36(3), 285–296.
- Alvarado, R. D. 1989. Declinación y muerte del bosque de oyamel (*Abies religiosa*) en el sur del Valle de México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas. México. 50 p.
- Anderson, T. H. y Domsch, K. H. (1993). The metabolic quotient for CO₂ (qCO₂) as a specific activity parameter to assess the effects of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 25, 393–395.
- Anderson, T. H. y Domsch, K. H. (2010). Soil microbial biomass: The eco-physiological approach. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(12), 2039–2043.
- Andrade, A., Oros, I., Guzmán, R. F., Rodríguez Morelos, V. H., Sánchez, L. R. y Solís, L. Y. (2009). La interacción entre abetos y hongos. *Revista de Divulgación Científica y Tecnológica de la Universidad Veracruzana*, 22(2), 20–24.
- Argüelles, A. (2013). Efecto del suelo de *Abies religiosa* en la comunidad de hongos ectomicorrízicos en el Zarco, San Pedro Atlapulco, Estado de México. Tesis

- de maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 101 p.
- Arriola, V. J., Estrada, E., Ortega-Rubio, A., Pérez, R. y Guijón, A. R. (2014). Deterioro en áreas naturales protegidas del centro de México y del Eje Neovolcánico Transversal. *Investigación y Ciencia*, 60, 37–49.
- Avedaño, D. M., Acosta, M., Carrillo, F. y Etchevers, J. D. (2009). Estimación de biomasa y carbono en un bosque de *Abies religiosa*. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 32(3), 233–238.
- Baishya, R. y Barik, S. K. (2011). Estimation of tree biomass, carbon pool and net primary production of an old-growth *Pinus kesiya* Royle ex. Gordon forest in north-eastern India. *Annals of Forest Science*, 68(4), 727–736.
- Baldrian, P., Merhautová, V., Cajthaml, T., Petránková, M. y Šnajdr, J. (2010). Small-scale distribution of extracellular enzymes, fungal, and bacterial biomass in *Quercus petraea* forest topsoil. *Biology and Fertility of Soils*, 46(7), 717–726.
- Barberis, S., Guzmán, F., Illanes, A. y López-Santín, J. (2008). Study cases of enzymatic processes. En Illanes, A. (Ed). (2008). *Enzyme biocatalysis: principles and applications*. Springer Science and Business Media B.V.: Países Bajos. 392 p.
- Barbi, F., Prudent, E., Vallon, L., Buée, M., Dubost, A., Legout, A., ... Luis, P. (2016). Tree species select diverse soil fungal communities expressing different sets of lignocellulolytic enzyme-encoding genes. *Soil Biology and Biochemistry*, 100, 149–159.
- Becher, H. H. (1996). Einfluss organischer düngungen auf bodenphysikalische parameter. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 159, 121–127.
- Berg, B. (2014). Decomposition patterns for foliar litter - A theory for influencing factors. *Soil Biology and Biochemistry*, 78, 222–232.
- Berg, B. y McClaugherty, C. (2014). *Plant litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 315 p.
- Bisswanger, H. (2014). Enzyme assays. *Perspectives in Science*, 1(1–6), 41–55.

- Boberg, J. B., Finlay, R. D., Stenlid, J., Ekblad, A. y Lindahl, B. D. (2014). Nitrogen and carbon reallocation in fungal mycelia during decomposition of boreal forest litter. *PLoS ONE*, 9(3), e92897.
- Boer, W., Folman, L. B., Summerbell, R. C. y Boddy, L. (2005). Living in a fungal world: Impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiological Reviews*, 29, 795–811.
- Bradford, J. B., Birdsey, R. A., Joyce, L. A. y Ryan, M. G. (2008). Tree age, disturbance history, and carbon stocks and fluxes in subalpine Rocky Mountain forests. *Global Change Biology*, 14(12), 2882–2897.
- Bremner, J. M. (1996). Nitrogen-total. En: Spark, D.L., Page, A.L., Summer, M.E., Tabatabai, M.A. y Helmke, P.A. (eds.). (1996). *Methods of soil analyses part 3: Chemical analyses*. Soil Science Society of America: EUA. 1390 p.
- Bruns, R. G. y Dick, R. P (eds.). (2002). *Enzymes in the environment: activity, ecology, and applications*. Marcel Decker, Inc.: EUA. 640 p.
- Burns, R. G., DeForest, J. L., Marxsen, J., Sinsabaugh, R. L., Stromberger, M. E., Wallenstein, M. D., ... Zoppini, A. (2013). Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, 58, 216–234.
- Carreiro, M. M., Sinsabaugh, R. L., Repert, D. A. y Parkhurst, D. F. (2000). Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. *Ecology*, 81(9), 2359–2365
- Carrillo, Y. (2017). Estimación del almacenamiento de carbono de *Abies religiosa* en Suelo de Conservación de la Ciudad de México utilizando ecuaciones alométricas y dendrocronología. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 88 p.
- Chapin, F. S., Matson, P. A. y Vitousek, P. M. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer Science and Business Media B.V.: EUA. 529 p.
- Chávez-Vergara, B., Merino, A., Vázquez-Marrufo, G. y García-Oliva, F. (2014). Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of

- forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico. *Geoderma*, 235–236, 133–145.
- Chávez-Vergara, B., Rosales-Castillo, A., Merino, A., Vázquez-Marrufo, G., Oyama, K. y García-Oliva, F. (2016). *Quercus* species control nutrients dynamics by determining the composition and activity of the forest floor fungal community. *Soil Biology and Biochemistry*, 98, 186–195.
- Chen, R., Senbayram, M., Blagodatsky, S., Myachina, O., Dittert, K., Lin, X., ... Kuzyakov, Y. (2014). Soil C and N availability determine the priming effect: Microbial N mining and stoichiometric decomposition theories. *Global Change Biology*, 20(7), 2356–2367.
- Chico, M., Trinidad, M. Á. y Montoya, R. (2015). Evaluación del cambio de uso de suelo en el parque nacional “La Marquesa” (1994-2007), aplicando tecnología SIG. *Ciencias Espaciales*, 8(2), 243–258.
- Coleman, D. C., Anderson, R. V., Cole, C. V., Elliott, E. T., Woods, L. y Campion, M. K. (1978). Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. IV. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microbial Ecology*, 4, 373–380.
- CONANP-SEMARNAT y Comisión Nacional de Áreas Naturales protegidas de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2006). Programa de conservación y manejo Parque Nacional Desierto de los Leones. México. 172 p.
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., ... Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11(10), 1065–1071.
- Coûteaux, M. M., Bottner, P. y Berg, B. (1995). Litter decomposition climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(2), 63–66.
- Craine, J. M., Morrow, C. y Fierer, N. (2007). Microbial nitrogen limitation increases decomposition. *Ecology*, 88(8), 2105–2113.
- Cuevas-Guzmán, R., Cisneros-Lepe, E. A., Jardel-Peláez, E. J., Sánchez-Rodríguez, E. V, Guzmán-Hernández, L., Núñez-López, N. M. y Rodríguez-

- Guerrero, C. (2011). Análisis estructural y de diversidad en los bosques de Abies de Jalisco. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 1219–1233.
- de Graaff, M. A., Classen, A. T., Castro, H. F. y Schadt, C. W. (2010). Labile Soil Carbon Inputs Mediate the Soil Microbial Community Composition and Plant Residue Decomposition Rates community composition and plant residue. *New Phytologist*, 188, 1055–1064.
- Domínguez, B. (2011). Levantamiento nutricional en *Abies religiosa* a lo largo de un ciclo anual en el Parque Nacional Izta-Popo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 105 p.
- Eichlerová, I., Homolka, L., Zifkánová, L., Lisá, L. Dobiášová, P. y Baldrian, P. (2015). Enzymatic systems involved in decomposition reflects the ecology and taxonomy of saprotrophic fungi. *Fungal Ecology*, 13, 10–22.
- Elser, J. J., Acharya, K., Kyle, M., Cotner, J., Makino, W., Markow, T., ... Sterner, R. W. (2003). Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6(10), 936–943.
- Enriquez, S., Duarte, C. M. y Sand-Jensen K. (1993). Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia*, 94, 457–471.
- Esqueda, J. C. (2004). Diagnóstico ambiental de las inmediaciones del exmonasterio de los carmelitas descalzos en el Parque Nacional Desierto de los Leones D.F. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 62 p.
- Faber, J. H., Teuben, A., Berg, M. P. y Doelman, P. (1992). Microbial biomass and activity in pine litter in the presence of *Tomocerus minor* (Insecta, Collembola). *Biology and Fertility of Soils*, 12(4), 233–240.
- Facio, D. J. (2015). La relación Carbono-Nitrógeno en el mantillo y suelo del bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del Río Magdalena, D.F., México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 66 p.

- Farjon, A. (2013). *Abies religiosa*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T39592A2929657. En: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T39592A2929657>
- Fengel, D. y Wegener, G. (1984). *Wood: Chemistry, ultrastructure, reactions*. Walter de Gruyter: Germany. 626 p.
- Filipelli, G. M. (2008). The global phosphorus cycle: past, present, and future. *Elements*, 4, 89–95.
- Flores, P. (2010). Impacto del proceso de declinación sobre la productividad primaria neta en bosques de *Abies religiosa*. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. México. 74 p.
- Fontaine, S., Bardoux, G., Benest, D., Verdier, B., Mariotti, A. y Abbadie, L. (2004). Mechanisms of the Priming Effect in a Savannah Soil Amended with Cellulose. *Soil Science Society of America Journal*, 68(1), 125–131.
- Fontaine, S., Mariotti, A. y Abbadie, L. (2003). The priming effect of organic matter: A question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry*, 35(6), 837–843.
- Foudyl-Bey, S., Brais, S. y Drouin, P. (2016). Litter heterogeneity modulates fungal activity, C mineralization and N retention in the boreal forest floor. *Soil Biology and Biochemistry*, 100, 264–275.
- Freedman, Z. y Zak, D. R. (2014). Atmospheric N deposition increases bacterial laccase-like multicopper oxidases: Implications for organic matter decay. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(14), 4460–4468.
- Frossard, A., Gerull, L., Mutz, M. y Gessner, M. O. (2013). Litter supply as a driver of microbial activity and community structure on decomposing leaves: a test in experimental streams. *Applied and Environmental Microbiology*, 79(16), 4965–4973.
- Galeana-Pizaña, J., Ordóñez-Díaz, J. A. y Corona-Romero, N. (2013). Estimación de contenido de carbono en la cuenca del río Magdalena, México. *Madera y Bosques*, 19(1), 53–69.

- Galicia, L., Gamboa, A. M., Cram, S., Chávez, B., Peña, V., Saynes, V. y Siebe, C. (2016). Almacén y dinámica del carbono orgánico del suelo en bosques templados de México. *Terra Latinoamericana*, 34(1), 1–29.
- Gallo, M., Amonette, R., Lauber, C., Sinsabaugh, R. L. y Zak, D. R. (2004). Microbial community structure and oxidative enzyme activity in nitrogen-amended north temperate forest soils. *Microbial Ecology*, 48(2), 218–229.
- García, E. (1988). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM: México. 90 p.
- García, M. del S. (2004). Indicadores de calidad del suelo y estado nutrimental de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schlt. et Cham., en la exposición occidente de los volcanes Iztaccíhuatl y Popocatepetl. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 91 p.
- Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H. y Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(6), 372–380.
- Giménez, A. J. y Ramírez, M. I. (2004). Análisis fitosociológico de los bosques de oyamel [*Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. & Schlecht.] de la Sierra de Angangueo, Región Central de México. *Fitosociología*, 41(1), 91–100.
- Goddard, J. P. y Reymond, J. L. (2004). Recent advances in enzyme assays. *Trends in Biotechnology*, 22(7), 363–370.
- González-Medina, R. E., Mendoza-Briseño, M. y Alvarado-Rosales, D. (2010). Exposición a ozono en relación a la vitalidad en un bosque de oyamel (*Abies religiosa* (Kunth) Schlt. & Cham). *Madera y Bosques*, 16(4), 7–19.
- Guariguata, M. R. y Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1–3), 185–206.
- Han, W., Fang, J., Guo, D. y Zhang, Y. (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.

- Han, W., Tang, L., Chen, Y. y Fang, J. (2013). Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants. *PLoS ONE*, 8(12), e94515.
- Hättenschwiler, S. y Jørgensen, H. B. (2010). Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 98(4), 754–763.
- Heal, O. W. y MacLean, S. F. (1975). Comparative productivity in ecosystems-secondary productivity. En: van Dobben, W. H. y Lowe-McConnell, R. H. (eds.). (1975). *Unifying Concepts in Ecology*. W. Junk: Países Bajos. 302 p.
- Heimann, M. y Reichstein, M. (2008). Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 451(7176), 289–292.
- Hernández, D. C. (2016). Producción de CO₂ de la biomasa fúngica en suelos del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del Río Magdalena, D.F., México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 56 p.
- Hobbie, S. E. (2000). Interactions between litter lignin and soil nitrogen availability during leaf litter decomposition in a Hawaiian montane forest. *Ecosystems*, 3(5), 484–494.
- Huffman, E. W. D. (1977). Performance of a new carbon dioxide coulometer. *Microchemical Journal*, 22, 567–573.
- Ikkonen, E., Ángeles, E. y García, N. (2004). Producción De Co₂ En Andosoles Afectados Por Incendios Forestales En El Parque Nacional E Chico, Hidalgo. *Terra Latinoamericana*, 22, 425–431.
- Insam, H. (1990). Are the soil microbial biomass and basal respiration governed by the climatic regime? *Soil Biology and Biochemistry*, 22(4), 525–532.
- Joergensen, R. G. (1996). The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the KEC value. *Soil Biology and Biochemistry*, 28, 25–31.
- Johnson, D. W. y Curtis, P. S. (2001). Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology and Management*, 140, 227–238.

- Jones, D. L. (1998). Organic acids in the rhizosphere: a critical review. *Plant Soil*, 205, 25–44.
- Keeler, B. L., Hobbie, S. E. y Kellogg, L. E. (2009). Effects of long-term nitrogen addition on microbial enzyme activity in eight forested and grassland sites: implications for litter and soil organic matter decomposition. *Ecosystems*, 12(1), 1–15.
- Keyser, P., Kirk, T. K. y Zeikus, J. G. (1978). Ligninolytic Enzyme-System of *Phanerochaete-Chrysosporium* - Synthesized in Absence of Lignin in Response to Nitrogen Starvation. *Journal of Bacteriology*, 135(3), 790–797.
- Knorr, M., Frey, S. D. y Curtis, P. S. (2005). Nitrogen Additions and Litter Decomposition : A Meta-Analysis. *Ecology*, 86(12), 3252–3257.
- Kögel-Knabner, I. (2002). The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 139–162.
- Koide, K., Osono, T. y Takeda, H. (2005). Colonization and lignin decomposition of *Camellia japonica* leaf litter by endophytic fungi. *Mycoscience*, 46, 280–286.
- Kourtev, P.S., Ehrenfeld, J.G. y Huang, W.Z. (2002). Enzyme activities during litter decomposition of two exotic and two native plant species in hardwood forests of New Jersey. *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 1207–1218.
- Kuperman, R. G. y Carreiro, M. M. (1997). Soil heavy metal concentrations, microbial biomass and enzyme activities in a contaminated grassland ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(2), 179–190.
- Lin, N., Bartsch, N., Heinrichs, S. y Vor, T. (2015). Long-term effects of canopy opening and liming on leaf litter production, and on leaf litter and fine-root decomposition in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. *Forest Ecology and Management*, 338, 183–190.
- López-Mondéjar, R., Zühlke, D., Becher, D., Riedel, K. y Baldrian, P. (2016). Cellulose and hemicellulose decomposition by forest soil bacteria proceeds by the action of structurally variable enzymatic systems. *Scientific Reports*, 6(1), 25279.

- Lynd, L. R., Weimer, P. J., van Zyl, W. H. y Pretorius, I. S. (2002). Microbial cellulose utilization: fundamentals and biotechnology. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 66, 506–577.
- Maiti, R., Gonzalez, H., Demissie, H., Kumari, Ch. A. y Sarkar, N. C. (2016). Macro and micronutrients of 44 medicinal plant species used traditionally in Nuevo Leon , Mexico. *Journal of Bio-Resource and Stress Management*, 7(5), 1054–1062.
- Makita, N. y Fujii, S. (2015). Tree species effects on microbial respiration from decomposing leaf and fine root litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 88, 39–47.
- Makoi, J. H. J. R. y Ndakidemi, P. A. (2008). Selected soil enzymes: Examples of their potential roles in the ecosystem. *African Journal of Biotechnology*, 7(3), 181–191.
- Manzoni, S., Piñeiro, G., Jackson, R. B., Jobbágy, E. G., Kim, J. H. y Porporato, A. (2012). Analytical models of soil and litter decomposition: Solutions for mass loss and time-dependent decay rates. *Soil Biology and Biochemistry*, 50, 66–76.
- Manzoni, S., Trofymow, J. A., Jackson, R. B. y Porporato, A. (2010). Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs*, 80(1), 89–106.
- Martius, C., Höfer, H., García, M. V. B., Römbke, J. y Hanagarth, W. (2004). Litter fall, litter stocks and decomposition rates in rainforest and agroforestry sites in central Amazonia. *Nutrien Cycling in Agroecosystems*, 68, 137–154.
- McNeill, A. y Unkovich, M. (2007). The nitrogen cycle in terrestrial ecosystems. En: Marschner, P. y Rengel, Z. (eds.). (2007). *Nutrient cycling in terrestrial ecosystems*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: Alemania. 397 p.
- Meyer, N., Welp, G., Rodionov, A., Borchard, N. y Martius, C. (2017). Microbial N and P mining regulates the effect of N deposition on soil organic matter turnover. *Geophysical Research Abstracts*, 19, 12572.
- Miyamoto, T. y Hiura, T. (2008). Decomposition and nitrogen release from the foliage litter of fir (*Abies sachalinensis*) and oak (*Quercus crispula*) under

- different forest canopies in Hokkaido, Japan. *Ecological Research*, 23(4), 673–680.
- Moorhead D. L., Sinsabaugh, R. L. (2006). A theoretical model of litter decay and micro- bial interaction. *Ecological Monographs*, 76, 151–174.
- Murphy, D. J. (2017). Acyl lipids. En: Thomas, B., Myrray, B.G. y Murphy, D.J. 2017. Encyclopedia of applied plant sciences (second edition). Academic press: RU. 2000 p.
- Murphy, J. y Riley, J. P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, 27, 31–36.
- Nannipieri, P., Kandeler, E. y Ruggiero, P. (2002). Enzyme Activities and Microbiological and Biochemical Processes in Soil. En: Burns, R.G. y Dick, R.P. (eds.) (2002). Enzymes in the environment. Marcel Dekker, Inc.: EUA. 613 p.
- Navrátilová, D., Větrovský, T. y Baldrian, P. (2017). Spatial heterogeneity of cellulolytic activity and fungal communities within individual decomposing *Quercus petraea* leaves. *Fungal Ecology*, 27, 125–133.
- Nieder, R. y Benbi, D. K. (2008). Carbon and nitrogen in the terrestrial environment. Springer Science and Business Media B.V.: Alemania. 430 p.
- Nottingham, A. T., Griffiths, H., Chamberlain, P. M., Stott, A. W. y Tanner, E. V. J. (2009). Soil priming by sugar and leaf-litter substrates: A link to microbial groups. *Applied Soil Ecology*, 42(3), 183–190.
- Olson, J. S. (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44(2), 322–331.
- Osono, T. (2007). Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. *Ecological Research*, 22, 955–974.
- Paredes, S. S. (2016). Respiración microbiana del suelo en sitios con diferente cobertura arbórea en el bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del Río Magdalena, D.F., México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 56 p.

- Pascualt, N., Ranjard, L., Kaisermann, A., Bachar, D., Christen, R., Terrat, S., ... Maron, P. A. (2013). Stimulation of Different Functional Groups of Bacteria by Various Plant Residues as a Driver of Soil Priming Effect. *Ecosystems*, 16(5), 810–822.
- Peña-Mendoza, E. R., Gómez-Guerrero, A., Fenn, M. E., Hernández, P. y Alvarado, D. (2016). Nutrientes en follaje y depósito húmedo de nitrato, amonio y sulfato del lavado de copa en bosques de *Abies religiosa*. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, (14), 2793–2805.
- Perakis, S. S., Matkins, J. J. y Hibbs, D. E. (2012). Interactions of tissue and fertilizer nitrogen on decomposition dynamics of lignin-rich conifer litter. *Ecosphere*, 3(6), art54.
- Pérez-Pazos, F.E. (2014). Estructura de la comunidad de macromicetos del paraje “El Pantano” del Parque Nacional Desierto de los Leones, México, D.F. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 96 p.
- Pérez-Pazos, F.E. (2018). Diversidad, ecología y huella isotópica de *Clavulina* en bosques de *Abies* del suroeste de la cuenca de México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 112 p.
- Pérez-Suárez, M., Arredondo-Moreno, J. T. y Huber-Sannwald, E. (2012). Early stage of single and mixed leaf-litter decomposition in semiarid forest pine-oak: The role of rainfall and microsite. *Biogeochemistry*, 108(1–3), 245–258.
- Pinzari, F., Maggi, O., Lunghini, D., Di Lonardo, D. P. y Persiani, A. M. (2017). A simple method for measuring fungal metabolic quotient and comparing carbon use efficiency of different isolates: Application to Mediterranean leaf litter fungi. *Plant Biosystems*, 151(2), 371–376.
- Pourhassan, N., Bruno, S., Jewell, M. D., Shipley, B., Roy, S. y Bellenger, J. P. (2016). Phosphorus and micronutrient dynamics during gymnosperm and angiosperm litters decomposition in temperate cold forest from Eastern Canada. *Geoderma*, 273, 25–31.

- Prescott, C. E. (2002). The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology*, 22(15–16), 1193–1200.
- Prescott, C. E. y Grayston, S. J. (2013) Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 309, 19–27.
- Prescott, C. E., Zabec, L. M., Staley, C. L. y Kabzems, R. (2000). Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 1742–1750.
- Purahong, W., Kapturska, D., Pecyna, M. J., Schulz, E., Schloter, M., Buscot, F., ... Krüger, D. (2014). Influence of different forest system management practices on leaf litter decomposition rates, nutrient dynamics and the activity of ligninolytic enzymes: A case study from Central European forests. *PLoS ONE*, 9(4), 1–11.
- Quintana-Ascencio, P.F. y González-Espinosa, M. (1993). Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*, 21, 43–57.
- Razo-Zárate, R., Gordillo-Martínez, A. J., Rodríguez-Laguna, R., Maycotte-Morales, C. C., y Acevedo-Sandoval, O. A. (2013). Estimación de biomasa y carbono almacenado en árboles de oyamel afectados por el fuego en el Parque Nacional “El Chico”, Hidalgo, México. *Madera y Bosques*, 19(2), 73–86.
- Rietl, A. J. y Jackson, C. R. (2012). Effects of the ecological restoration practices of prescribed burning and mechanical thinning on soil microbial enzyme activities and leaf litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 50, 47–57.
- Ritter, E. (2005). Litter decomposition and nitrogen mineralization in newly formed gaps in a Danish beech (*Fagus sylvatica*) forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 1237–1247.
- Röderstein, M. Hertel, D. y Leuschner, C. (2005). Above- and below-ground litter production in three tropical montane forests in southern Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 483–492.

- Rodríguez, V. M. (2013). Estimación dasométrica de carbono almacenado en un bosque de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. et Cham. del paraje el cedral del Parque Nacional "El Chico", Hidalgo. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 100 p.
- Rodríguez-Palacios, S. (2009). Arquitectura del paisaje en la microcuenca del Parque Nacional Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Arquitectura, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 232 p.
- Román, V. (2012). Determinación del carbono en la biomasa de *Abies religiosa* del Parque Recreativo y Cultural Desierto de los Leones para evaluar su capacidad como sumidero de carbono. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 54 p.
- Romaní, A. M., Fischer, H., Mille-lindblom, C., Tranvik, L. J., Roman, A. M., Fischer, H., ... Tranvik, L. J. (2006). Interactions of Bacteria and Fungi on Decomposing Litter: Differential Extracellular Enzyme Activities. *Ecology*, 87(10), 2559–2569.
- Rovelo, D. M. (2010). Estimación de captura de carbono en bosques de *Abies religiosa* del municipio de Amecameca, Estado de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 39p.
- Salaya-Domínguez, López-López, M. A., Brito-Vega, H. y Gómez-Méndez, E. (2012). Nutritional diagnostic methods in *Pinus patula* plantations. *Journal of Environmental Quality and Management*, 1(1), 5–14.
- Salazar, S., Sánchez, L. E., Alvarez, J., Valverde, A., Galindo, P., Igual, J. M., Peix, A. y Santa-Regina, I. (2011). Correlation among soil enzyme activities under different forest system management practices. *Ecological Engineering*, 37, 1123–1131.
- Sánchez-González, A. López-Mata, L. y Granados-Sánchez, D. (2005). Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. & Schldl. de la Faja Volcánica Transmexicana. *Investigaciones Geográficas*, 56, 62–76.

- Sánchez-Velásquez, L. R., M. R. Pineda-López y A. Hernández- Martínez. (1991). Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schlecht. & Cham., en el Cofre de Perote, estado de Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana*, 16,45–55.
- Santibañez, G. (2009). Composición y estructura del bosque de *Abies religiosa* en función de la heterogeneidad ambiental y determinación de su grado de conservación en la cuenca del Río Magdalena, México, D.F. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 134 p.
- Santibañez-Andrade, G., Castillo-Argüero, S. y Martínez-Orea, Y. (2015). Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *Bosque (Valdivia)*, 36(2), 299–313.
- Sardans, J. y Peñuelas, J. (2013). Tree growth changes with climate and forest type are associated with relative allocation of nutrients, especially phosphorus, to leaves and wood. *Global Ecology and Biogeography*, 22(4), 494–507.
- Schlesinger, W. y Andrews, J. (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48(1), 7–20.
- Schneider, T., Gerrits, B., Gassmann, R., Schmid, E., Gessner, M. O., Richter, A., ... Riedel, K. (2010). Proteome analysis of fungal and bacterial involvement in leaf litter decomposition. *Proteomics*, 10(9), 1819–1830.
- Schneider, T., Keiblinger, K. M., Schmid, E., Sterflinger-Gleixner, K., Ellersdorfer, G., Roschitzki, B., ... Riedel, K. (2012). Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions. *The ISME Journal*, 6(9), 1749–1762.
- Sinsabaugh, R. L. (2010). Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 391–404.
- Sinsabaugh, R. L., Carreiro, M. M. y Repert, D. A. (2002). Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry*, 60(1), 1–24.

- Sinsabaugh, R. L., Gallo, M. E., Lauber, C., Waldrop, M. P. y Zak, D. R. (2005). Extracellular enzyme activities and soil organic matter dynamics for northern hardwood forests receiving simulated nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, 75(2), 201–215.
- Šnajdr, J., Cajthaml, T., Valášková, V., Merhautová, V., Petránková, M., Spetz, P., ... Baldrian, P. (2011a). Transformation of *Quercus petraea* litter: Successive changes in litter chemistry are reflected in differential enzyme activity and changes in the microbial community composition. *FEMS Microbiology Ecology*, 75(2), 291–303.
- Šnajdr, J., Dobiášová, P., Větrovský, T., Valášková, V., Alawi, A., Boddy, L. y Baldrian, P. (2011b). Saprotrophic basidiomycete mycelia and their interspecific interactions affect the spatial distribution of extracellular enzymes in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 78(1), 80–90.
- Spohn, M. (2015). Microbial respiration per unit microbial biomass depends on litter layer carbon-to-nitrogen ratio. *Biogeosciences*, 12(3), 817–823.
- Spohn, M. y Chodak, M. (2015). Microbial respiration per unit biomass increases with carbon-to-nutrient ratios in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 81, 128–133.
- Steinweg, J. M., Dukes, J. S., Paul, E. A. y Wallenstein, M. D. (2013). Microbial responses to multi-factor climate change: Effects on soil enzymes. *Frontiers in Microbiology*, 4, 1–11.
- Sterner, R.W. y Elser, J.J. (2002). Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to biosphere. Princeton University Press: RU. 439 p.
- Strickland, M. S., Osburn, E., Lauber, C., Fierer, N. y Bradford, M. A. (2009). Litter quality is in the eye of the beholder: Initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, 23(3), 627–636.
- Sudachkova, N. E., Milyutina, I. L., Romanova, L. I. y Semenova, G. P. (2004). The Annual Dynamics of Reserve Compounds and Hydrolitic Enzymes Activity in the Tissues of *Pinus sylvestris* L. and *Larix sibirica* Ledeb. - The Metabolism of Reserve Compounds in the Tissues of Siberian Conifers -. *Eurasian Journal of Forest Research*, 7(1), 1–10.

- Talbot, J. M. y Treseder, K. K. (2012). Interactions between lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry - decay relationships. *Ecology*, 93(2), 345–354.
- Talbot, J. M., Martin, F., Kohler, A., Henrissat, B. y Peay, K. G. (2015). Functional guild classification predicts the enzymatic role of fungi in litter and soil biogeochemistry. *Soil Biology and Biochemistry*, 88, 441–456.
- Taylor, B. R., Parkinson, D., Parsons, W. F. J. y Feb, N. (1989). Nitrogen and Lignin Content as Predictors of Litter Decay Rates : A Microcosm Test. *Ecology*, 70(1), 97–104.
- Tovar, J. y Valenzuela, R. (eds.). (2006). Los hongos del Parque Nacional Desierto de los Leones primer espacio de conservación biológica en México. Gobierno del Distrito Federal: México. 131 p.
- Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 663–674.
- Van Der Heijden, M. G., Bardgett, R. D. y Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 296–310.
- Van Diepen, L. T. A., Frey, S. D., Sthultz, C. M., Morrison, E. W., Minocha, R. y Pringle, A. (2015). Changes in litter quality caused by simulated nitrogen deposition reinforce the N-induced suppression of litter decay. *Ecosphere*, 6, 1–16.
- Vance, E. D., Brookes, P. C. y Jenkinson, D. S. (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 19, 703–707.
- Veres, Z., Kotroczó, Z., Fekete, I., Tóth, J. A., Lajtha, K., Townsend, K. y Tóthmérész, B. (2015). Soil extracellular enzyme activities are sensitive indicators of detrital inputs and carbon availability. *Applied Soil Ecology*, 92, 18–23.
- Vergutz, L., Manzoni, S., Porporato, A., Novais, R. F. y Jackson, R. B. (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82(2), 205–220.

- von Lützow, M. y Kögel-Knabner, I. (2009). Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition-what do we know? *Biology and Fertility of Soils*, 46(1), 1–15.
- Waldrop, M. P., Balser, T. C. y Firestone, M. K. (2000). Linking microbial community composition to function in a tropical soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(13), 1837–1846.
- Waldrop, M. P., McColl, J. G. y Powers, R. F. (2003). Effects of Forest Postharvest Management Practices on Enzyme Activities in Decomposing Litter. *Soil Science Society of America Journal*, 67(4), 1250–1256.
- Waldrop, M. P., Zak, D. R. Z., Sinsabaugh, R. L. S., Gallo, M. G. E. y Lauber, C. (2004). Nitrogen Deposition Modifies Soil Carbon Storage Through Changes in Microbial Enzymatic Activity. *Ecological Applications*, 14(4), 1172–1177.
- Wallenstein, M. D., Haddix, M. L., Ayres, E., Steltzer, H., Magrini-Bair, K. A. y Paul, E. A. (2013). Litter chemistry changes more rapidly when decomposed at home but converges during decomposition-transformation. *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 311–319.
- Wang G., Post, W. M. y Mayes, M. A. (2013). Development of microbial-enzyme-mediated decomposition model parameters through steady-state and dynamic analyses. *Ecological Applications*, 23(1), 255–272.
- Wang, C. (2006). Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 222, 9–16.
- Wang, W. J., Dalal, R. C., Moody, P. W. y Smith, C. J. (2003). Relationship of soil respiration and microbial biomass, substrate availability and clay content. *Soil Biol Biochem*, 35, 273–284.
- Wardle, D. A. (1993). Changes in the microbial biomass and metabolic quotient during leaf litter succession in some New Zealand forest and scrubland ecosystems. *Functional Ecology*, 7(3), 346–355.
- Wardle, D. A., Yeates, G. W., Barker, G. M. y Bonner, K. I. (2006). The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(5), 1052–1062.

- Whalley, A. J. S. (1996). The xylariaceous way of life. *Mycological Research*, 100, 897–922.
- Wickings, K., Grandy, A. S., Reed, S. C. y Cleveland, C. C. (2012). The origin of litter chemical complexity during decomposition. *Ecology Letters*, 15(10), 1180–1188.
- Wright, I. J. y Westoby, M. (2003). Nutrient concentration, resorption and lifespan: Leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 17, 10–19.
- Xu, Z., Yu, G., Zhang, X., Ge, J., He, N., Wang, Q. y Wang, D. (2014). The variations in soil microbial communities, enzyme activities and their relationships with soil organic matter decomposition along the northern slope of Changbai Mountain. *Applied Soil Ecology*, 86, 19–29.
- Zak, D. R., Holmes, W. E., White, D. C., Peacock, A. D. y Tilman, D. (2003). Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology*, 84, 2042–2050.
- Zambrano, A., Nash III, T. H. y Herrera-Campos, M. A. (2012). Lichen Decline in Desierto de los Leones (Mexico City), *The Bryologist* 103(3), 428–441.
- Zarco-Espinosa, V. M., Valdez-Hernández, J. L., Ángeles-Pérez, G., y Castillo-Acosta, O. (2010). Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia*, 26(1), 1–17.
- Zechmeister-Boltenstern, Keiblinger, K. M., Mooshammer, M., Peñuelas, J., Richter, A, Sardans, J. y Wanek, W. (2015). The application of ecological stoichiometry to plant–microbial–soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, 85(2), 133–155.
- Zhang, D., Hui, D., Luo, Y. y Zhou, G. (2008a). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1(2), 85–93.
- Zhang, P., Tian, X., He, X., Song, F., Ren, L. y Jiang, P. (2008b). Effect of litter quality on its decomposition in broadleaf and coniferous forest. *European Journal of Soil Biology*, 44(4), 392–399.

Apéndice 1

Localización de las parcelas de muestreo en cada sitio de estudio.

Sitio	Parcela	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)
Zarco	1	19°17'17.1'' N	99°21'49.5'' W	3127
	2	19°16'27.1'' N	99°21'35.5'' W	3197
	3	19°16'54.1'' N	99°21'43.3'' W	3214
Pantano	1	19°17'38.8'' N	99°19'19.6'' W	3040
	2	19°17'36.5'' N	99°19'25.5'' W	3110
	3	19°17'35.1'' N	99°19'29.7'' W	3138

Apéndice 2

Coefficiente de variación de las características químicas del mantillo en los sitios de estudio. Los valores están expresados en porcentaje (%).

Variable	Zarco	Pantano
Ct	4.4	6.5
Nt	13.4	17.7
Pt	16.6	23.9
C:N	17.5	18.3
C:P	18.9	24
N:P	12.4	24.5

Apéndice 3

Resultados de los análisis de correlación de Pearson entre las características químicas del mantillo y la actividad microbiana (actividad enzimática y AEE) en cada sitio de estudio. Se muestran los valores de r y p obtenidos. Cada sitio presenta una $N=15$. Los valores remarcados en negro denotan resultados estadísticamente significativos. Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; Cmic: C en la biomasa microbiana; BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; PFO: polifenol oxidasa; DH: deshidrogenasa; AEE: actividad enzimática específica de cada enzima.

	Zarco				Pantano			
	BG	LP	PFO	DH	BG	LP	PFO	DH
	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$
Ct	-0.01(>0.05)	0.06 (>0.05)	0.45 (>0.05)	-0.18 (>0.05)	0.55 (0.033)	0.22 (>0.05)	0.28 (>0.05)	-0.02 (>0.05)
Nt	0.06 (>0.05)	0.34 (>0.05)	0.16 (>0.05)	0.24 (>0.05)	0.41 (>0.05)	0.15 (>0.05)	0.04 (>0.05)	-0.01 (>0.05)
Pt	0.02 (>0.05)	0.21 (>0.05)	0.08 (>0.05)	0.37 (>0.05)	0.28 (>0.05)	-0.2 (>0.05)	-0.29 (>0.05)	-0.05 (>0.05)
C:N	-0.09 (>0.05)	-0.32 (>0.05)	-0.06 (>0.05)	-0.26 (>0.05)	-0.2 (>0.05)	-0.06 (>0.05)	0.14 (>0.05)	-0.04 (>0.05)
C:P	-0.07 (>0.05)	0.02 (>0.05)	-0.07 (>0.05)	-0.33 (>0.05)	0.04 (>0.05)	0.32 (>0.05)	0.28 (>0.05)	0.13 (>0.05)
N:P	0.02 (>0.05)	0.12 (>0.05)	-0.02 (>0.05)	-0.16 (>0.05)	0.16 (>0.05)	0.37 (>0.05)	0.28 (>0.05)	0.07 (>0.05)
	AEE BG	AEE LP	AEE PFO	AEE DH	AEE BG	AEE LP	AEE PFO	AEE DH
	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$	$r(p)$
Ct	-0.05 (>0.05)	-0.01 (>0.05)	0.31 (>0.05)	-0.42 (>0.05)	0.137(>0.05)	0.13 (>0.05)	0.1 (>0.05)	-0.14 (>0.05)
Nt	-0.01 (>0.05)	-0.12 (>0.05)	-0.08 (>0.05)	-0.06 (>0.05)	0.41 (>0.05)	0.12 (>0.05)	0.11 (>0.05)	0.13 (>0.05)
Pt	-0.09 (>0.05)	-0.33 (>0.05)	-0.23 (>0.05)	0.01 (>0.05)	0.53 (0.041)	0.13 (>0.05)	-0.09(>0.05)	0.18 (>0.05)
C:N	-0.02 (>0.05)	0.1 (>0.05)	0.16 (>0.05)	0.01 (>0.05)	-0.19 (>0.05)	0.04 (>0.05)	0.29 (>0.05)	-0.2 (>0.05)
C:P	0.03 (>0.05)	0.27 (>0.05)	0.23 (>0.05)	-0.04 (>0.05)	-0.32 (>0.05)	-0.09 (>0.05)	0.01 (>0.05)	-0.16 (>0.05)
N:P	0.07 (>0.05)	0.28 (>0.05)	0.13 (>0.05)	-0.06 (>0.05)	-0.15 (>0.05)	-0.4 (>0.05)	-0.06 (>0.05)	-0.08 (>0.05)

Apéndice 4

Resultados de los análisis de correlación de Pearson entre las características químicas del mantillo y la mineralización de C en cada sitio de estudio. Se muestran los valores de r y p obtenidos. Cada sitio de estudio presenta una $N=15$. Los valores remarcados en negro denotan resultados estadísticamente significativos. Ct: C total; Nt: N total; Pt: P total; Cmic: C en la biomasa microbiana; CO_2 acumulado; qCO_2 : coeficiente metabólico.

	Zarco		Pantano	
	CO_2 acumulado	qCO_2	CO_2 acumulado	qCO_2
	r (p)	r (p)	r (p)	r (p)
Ct	0.41 (>0.05)	0.07 (>0.05)	0.25 (>0.05)	0.08 (>0.05)
Nt	0.05 (>0.05)	-0.6 (0.019)	0.14 (>0.05)	0.27 (>0.05)
Pt	<0.001 (>0.05)	-0.72 (0.003)	-0.2 (>0.05)	0.29 (>0.05)
C:N	0.08 (>0.05)	0.67 (0.007)	-0.13 (>0.05)	-0.2 (>0.05)
C:P	0.11 (>0.05)	0.78 (0.001)	0.39 (>0.05)	-0.35 (>0.05)
N:P	0.05 (>0.05)	0.27 (>0.05)	0.39 (>0.05)	-0.17 (>0.05)

Apéndice 5

Resultados de los análisis de correlación de Pearson entre la actividad enzimática y la mineralización de C en cada sitio de estudio. Se muestran los valores de r y p obtenidos. Cada sitio presenta una $N=15$. Los valores remarcados en negro denotan resultados estadísticamente significativos. BG: β -glucosidasa; LP: lipasa; PFO: polifenol oxidasa; DH: deshidrogenasa; CO_2 acumulado.

	Zarco	Pantano
	CO_2 acumulado	CO_2 acumulado
	r (p)	r (p)
BG	0.29 (>0.05)	0.51 (>0.05)
LIP	0.45 (>0.05)	0.12 (>0.05)
PFO	0.11 (>0.05)	-0.27 (>0.05)
DHG	0.44 (>0.05)	0.61 (0.017)