



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**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.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A:

SALLY SUSANA PAREDES GARCÍA



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. MARÍA GUADALUPE BARAJAS GUZMÁN
2016**

Datos del alumno
Paredes
García
Sally Susana
(55) 22100386
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
308136142

1. Datos del tutor
Dra.
María Guadalupe
Barajas
Guzmán

2. Datos del sinodal 1
Dra.
Amada Laura
Reyes
Ortigoza

3. Datos del sinodal 2
M. en C.
María del Socorro
García
Palacios

4. Datos del sinodal 3
M. en C.
Manuel
Hernández
Quiroz

5. Datos del sinodal 4
Dr.
Gustavo
Álvarez
Arteaga

6. Datos del trabajo escrito
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.
63 p.
2016

Cuando uno se acostumbra a no conseguir nunca lo que desea, ¿sabes qué pasa? Que acaba por no saber incluso lo que quiere.

Haruki Murakami

Cada esfuerzo por clarificar lo que es ciencia y generar entusiasmo popular sobre ella es un beneficio para nuestra civilización global. Del mismo modo, demostrar la superficialidad de la superstición, la pseudociencia, el pensamiento new age y el fundamentalismo religioso, es un servicio a la civilización

Carl Sagan

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

A la Facultad de Ciencias.

A la Dra. M. Guadalupe Barajas Guzmán por su paciente ayuda y su maratónica asesoría no sólo en la dirección de esta tesis, también en parte de mi formación profesional.

A los sinodales del jurado, integrado por la Dra. Amada L. Reyes Ortigoza, la M. en C. María del Socorro Galicia Palacios, al M. en C. Manuel Hernández Quiroz y al Dr. Gustavo Álvarez Arteaga por las aportaciones a este trabajo.

Al Dr. Javier Álvarez Sánchez, la Dra. Irene Sánchez Gallén y al M. en C. Juan C. Peña Becerril por sus comentarios y apoyo a lo largo de mi estancia en el laboratorio de Ecología del Suelo.

A mis compañeros de laboratorio Daniela Guzmán, Felipe Martínez, Diego Morales y Dulce Hernández por el apoyo en la toma de muestras en campo.

Al macro Proyecto “La cuenca del Río Magdalena, D.F., como sitio de referencia para el monitoreo de los efectos del cambio climático”. Programa de Investigación en Cambio Climático 2012 (PINCC), por los recursos aportados para desarrollar mi tesis.

Agradecimientos personales

A mis papás Silvia García y Manuel Paredes por darme la vida, y brindarme su apoyo en todos estos años. A mi hermanito Carlo por ser la alegría de la familia y por estar tan loquito, carnalito eres lo máximo, te pareces a tu hermana.

A las familias Paredes García y García Muñiz por el apoyo y cariño todos estos años. Por creer en mí.

A Mina por estar a mi lado en los mejores y peores momentos siempre, por ser más que una amiga y sobre todo por ser mi compañera de viaje en la excursión que hacemos para regresar a nuestras casas. A mis amigos de la carrera, Itzel, Nancy Burgos, Nancy Mondragón, Jair, Javier, Dany, Andrea, Irma, etc.

A mis amigos eternos Pita, Carlos y Omar, son los mejores.

A mis queridas amigas y hermanas Esba, Mariana, Anita, Dianita, Sandy y Fany fueron parte de una etapa muy bonita en mi vida niñas chinas.

A Luis Meza por ser el mejor jefe, por apoyarme, por sus consejos y por el delicioso café que siempre nos ofrece. Eres un excelente amigo.

A Juan Carlos, por ser mi compañero de trabajo en el laboratorio, por compartir ese gusto por la comida, por las charlas y las risas, también eres un excelente amigo JC. A Karla Elvira por las risas, las charlas y los consejos.

A Eduardo Hernández por fomentar el gusto por la música, a mis amigos del coro de Ciencias, Alberto, Gaby, Alitzel, Claudia, Carlos, Tecpa, Marce, Richi, Yare, Edgar y los demás coralistas que hacen del coro un espacio agradable, divertido y sobre todo enriquecedor.

A Juan por ser el elemento caótico que impulsó un importante crecimiento personal, por su buen gusto musical y por compartir de nuevo nuestro amor por los taquitos.

A Sinuhé por ser un excelente profesor, por confiar en mí, por apoyarme y enseñarme tanto.

A todos los profesores que han formado parte de mi educación académica y todas las personas que se han cruzado en mi camino, porque soy el producto de todas esas experiencias.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN	2
1.1 Respiración en el suelo	2
1.2 Factores bióticos que controlan la respiración	5
1.2.1 Respiración de raíces (autótrofa).....	5
1.2.2 Biomasa microbiana del suelo	6
1.2.3 Organismos del suelo	7
1.2.4 Micorrizas	8
1.3 Factores abióticos que controlan la respiración	9
1.3.1 Temperatura	9
1.3.2 Humedad	11
1.4 La respiración del suelo y los procesos del ecosistema.....	12
1.4.1 Descomposición.....	14
1.5 Respiración en bosques templados.....	15
1.6 Estudios de respiración en suelos en México	16
II. OBJETIVOS	19
2.1 Objetivo general	19
2.2 Objetivos particulares.....	19
III. Hipótesis.....	19
VI. ZONA DE ESTUDIO	19
4.1 Ubicación de la cuenca del río Magdalena	20
4.2 Clima.....	20
4.3 Hidrología.....	21
4.4 Suelos	21
4.5 Vegetación	21
4.6 Bosque de <i>Abies religiosa</i> de la Cuenca del Río Magdalena.....	21
V. MÉTODO	24
5.1 Muestreo en campo	24
5.2 Humedad y determinación de CO ₂	26
5.3 Análisis químicos	28
5.4 Análisis estadístico.....	28

VI. RESULTADOS.....	29
VII. DISCUSIÓN.....	39
VIII. CONCLUSIONES	45
IX. LITERATURA CITADA.....	46

RESUMEN

Durante los últimos años el tema sobre cambio climático ha tomado más fuerza en la comunidad científica. En este marco el dióxido de carbono (CO₂) es uno de los principales gases de efecto invernadero, el cual es producido por emisiones antropogénicas y de forma natural como resultado de procesos bioquímicos como la respiración de microorganismos, animales y plantas.

En este trabajo se midió la cantidad de CO₂ producido por la actividad microbiana en el suelo de un bosque de *Abies religiosa* con diferente cobertura arbórea durante dos temporadas diferentes. El muestreo de campo se llevó a cabo durante los meses de septiembre y octubre del 2013 y mayo del 2014, en seis sitios con cobertura arbórea distinta. En cada uno de ellos se tomaron cuatro muestras de suelo.

En laboratorio se hicieron muestras compuestas por sitio y se obtuvieron cuatro réplicas, las cuales se incubaron en una cámara de germinación durante tres días a una temperatura constante de 25°C para la determinación de CO₂. También se registró la cantidad de humedad, materia orgánica, carbono, nitrógeno y el cociente C/N de cada réplica.

Se encontró que la humedad, materia orgánica y cociente C/N tuvieron algún efecto sobre la respiración en una de las dos temporadas. Por su parte ni la cobertura arbórea, nitrógeno, ni carbono tuvieron un efecto significativo. Los resultados permiten concluir que la estacionalidad tiene un efecto en la respiración, así como la humedad y la calidad de sustrato en ambas temporadas en cada sitio.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Respiración en el suelo

El carbono (C) es un elemento de gran importancia ya que es el principal componente de los tejidos de los seres vivos (Lavelle y Spain, 2001). Existen grandes depósitos de C en la biósfera, la edafósfera, la atmósfera y la hidrosfera en donde el C se encuentra en equilibrio dinámico entre ellas (Lavelle y Spain, 2001). Específicamente la edafósfera, junto con los organismos que la habitan, forma el segundo reservorio de carbono más grande en la Tierra (Tate, 1987; Schlesinger, 1999; Lavelle y Spain, 2001) en donde se almacenan 2500 Gt de C (Lal, 2004). En ecosistemas terrestres el C se mantiene en perpetuo movimiento a través del ciclo del carbono desde la atmósfera, al suelo y de nuevo a la atmósfera (Tan, 2000).

El ciclo comienza cuando el dióxido de carbono (CO_2) atmosférico es captado por las plantas a través de los estomas de las hojas y convertido en carbohidratos a través de la fotosíntesis. Estos carbohidratos sirven para la formación de otros compuestos en las plantas, como proteínas y lignina. Cuando las plantas mueren o sus hojas caen se someten a procesos de descomposición y mineralización, de tal forma que el C regresa a la atmósfera desde el suelo en forma de CO_2 (Khoo y Tan, 2006) liberado a partir de la respiración de plantas y microorganismos (Figura 1).

La respiración implica una serie de procesos metabólicos para transformar moléculas orgánicas que liberan energía, agua y CO_2 dentro de las células. De esta forma casi todos los organismos usan vías similares para la obtención de energía.

El CO₂ es un producto del metabolismo, por el cual los seres vivos obtienen energía para su crecimiento, reproducción y supervivencia.

A nivel bioquímico, la ruta metabólica en común de todos los organismos en la que se genera CO₂ es el ciclo de los ácidos tricarboxílicos o ciclo de Krebs bajo condiciones aerobias y la fermentación bajo condiciones anaerobias. Sin embargo, existen otros procesos en el suelo que también generan o consumen CO₂ como la metanogénesis o las reacciones carbónicas aunque el CO₂ producido por estas últimas es menor en comparación con la respiración aerobia (Lou y Zhoy, 2006).

Bajo condiciones aerobias la respiración genera energía a partir de la oxidación de azúcares, principalmente glucosa u otros carbohidratos. La reacción química completa se describe como:



En la cual a partir de la oxidación de una molécula de glucosa se producen seis moléculas de dióxido de carbono y seis de agua. El conjunto de procesos de la respiración aerobia se lleva a cabo desde la glucólisis (la cual es otra fuente de CO₂), el ciclo de las pentosas fosfato, ciclo de Krebs y la cadena transportadora de electrones (Lou y Zhoy, 2006). En este sentido la respiración del suelo se refiere a los procesos metabólicos que los organismos vivos del suelo llevan a cabo y por tanto se consume O₂ y se genera CO₂.

Además, la respiración del suelo consiste en la suma de la producción de CO₂ liberado por respiración de raíces (respiración autotrófica), la respiración

microbiana en la rizosfera por el consumo de exudados de carbohidratos lábiles (Han *et al.*, 2006), la descomposición de hojarasca, la oxidación de materia orgánica y la respiración de la fauna del suelo (respiración heterotrófica) (Lou y Zhoy, 2006) como se encuentra representado en la figura 1.

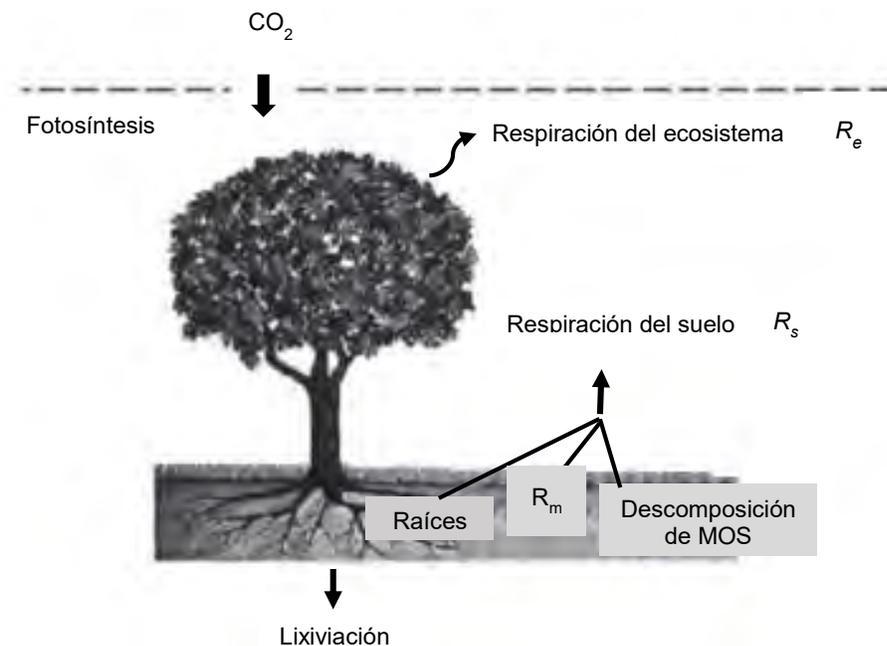


Figura 1. Respiración en el ecosistema (modificado de Lou y Zhoy, 2006). El CO_2 atmosférico es fijado por las plantas a través de la fotosíntesis para la formación de carbohidratos. Con ellos las plantas pueden crear tejidos como raíces, tallos y hojas y a su vez obtener energía. Durante este proceso se libera CO_2 a la atmósfera a través de la respiración autótropa (raíces) y la respiración heterótropa o microbiana (R_m) ambos son componentes de la respiración del suelo (R_s) y junto con la respiración de la biomasa aérea (R_a) conforman la respiración del ecosistema (R_e).

Dado que el suelo es la principal fuente de CO_2 a través de la respiración y se producen alrededor de 68-75 Pg de CO_2 año⁻¹ (Reich y Potter, 1995) el estudio de dicho proceso mejora la comprensión sobre el ciclo del carbono, ya que se trata de una vía importante por la cual el C fluye desde los ecosistemas terrestres a la atmósfera (Moriyama *et al.*, 2013). Además varios estudios han reportado que el

aumento de CO₂ en la atmósfera ha sido el principal responsable del calentamiento climático observado en las últimas décadas (Raich y Potter, 1995; Schlesinger, 1999; IPCC, 2007).

1.2 Factores bióticos que controlan la respiración

La producción de CO₂ es mayormente influenciado por factores bióticos como la respiración de organismos autotrófos y heterotrófos (Edwards et al., 1970; Bond-Lamberty *et al.*, 2004).

1.2.1 Respiración de raíces (autótrofa)

La respiración de las raíces (respiración autótrofa) está regulada por diversos factores bióticos y abióticos relacionados con la historia de vida y ambiente de las plantas (Widén y Majdi, 2001). La cantidad de CO₂ producido por la respiración de la raíz se determina por la biomasa de la raíz y las tasas de respiración radicular específicas, es decir, la tasa de respiración por unidad de biomasa de raíz. Por lo general la respiración de las raíces representa aproximadamente la mitad de la respiración total del suelo aunque en diferentes estudios varía entre 10-90% (Atkin *et al.*, 2000; Hanson *et al.*, 2000).

Las raíces continuamente producen una amplia variedad de compuestos como azúcares, aminoácidos, proteínas, vitaminas y enzimas que son liberados a la rizosfera (Metting, 1992; Coleman y Crossley, 2004). La diversidad de estos compuestos presentes en la rizósfera afecta la composición y actividad microbiana porque ofrece un hábitat altamente favorable (Metting, 1992; Lou y Zhoy, 2006).

Específicamente los carbohidratos derivados de las raíces es una de las principales fuentes de C y energía para el crecimiento y metabolismo microbiano (Metting, 1992). Especialmente las bacterias descomponen estas sustancias. Su tamaño pequeño y su gran superficie de contacto les permiten absorber los sustratos solubles rápidamente. De esta forma las bacterias pueden crecer y dividirse en zonas de la rizósfera y juegan un papel importante en la desintegración de células vivas o muertas de bacterias y hongos (Lou y Zhoy, 2006; Chapin *et al.*, 2011).

La concentración de microorganismos es en gran medida estimulada por la abundancia de materiales de carbono (mucílago, exudados) en la rizósfera, lo que provoca un hábitat favorable para los microorganismos, por lo que la comunidad microbiana se distribuye en parches y su distribución es distinta en esta zona al resto del suelo. (Coleman y Crossley, 2004).

1.2.2 Biomasa microbiana del suelo

Los promedios de C en todo el mundo se estiman en 700 kg ha⁻¹ en cultivos, 950 kg ha⁻¹ en bosques y 1090 kg ha⁻¹ en pastizales (Smith y Paul, 1990). Aproximadamente entre 70 y 80% del carbono lábil y nitrógeno están contenidos en la biomasa microbiana. Por lo que la tasa de depredación de microbios altera la disponibilidad de C y N en los suelos. La biomasa microbiana tiene altas tasas de respiración y metabolizan gran parte del C de su alimento a CO₂ para mantener sus altos costos energéticos al permanecer en movimiento (Chapin *et al.*, 2011). La temperatura y la humedad son factores que controlan la actividad de la biomasa

microbiana (Metting, 1992).

Microorganismos como los hongos permanecen activos cuando la disponibilidad de agua disminuye aunque las tasas de mineralización también disminuyen y la mayoría de la biomasa microbiana permanece inactiva hasta que la humedad aumenta (Metting, 1992). Por lo tanto, la disponibilidad de agua afecta de forma importante la biomasa y actividad de los organismos. Los ciclos de lluvias y secas influyen en el tamaño de la biomasa microbiana, así como su contenido en nutrientes como nitrógeno (N) y fósforo (P) (Metting, 1992).

Los parámetros microbianos usados para la estimación de la actividad microbiana asociada a la transformación de la materia del suelo van desde una variedad general de análisis como densidad de población, respiración y biomasa. Una técnica simple para evaluar la actividad global de las comunidades del suelo es al medir las tasas de CO₂ ya que es un producto de la respiración aerobia, al medir las tasas del flujo de CO₂, ofrece un indicio de la mineralización aerobia del carbono (Tate, 1987).

1.2.3 Organismos del suelo

La fauna del suelo es de suma importancia en la descomposición ya que contribuye a la trituración de hojarasca, digestión de sustratos y estimula las actividades microbianas (Coleman y Crossley, 2004; Ekschmitt *et al.*, 2006). La fauna del suelo cumple múltiples funciones y se dividen de acuerdo a sus funciones en el suelo o al tamaño de su cuerpo (Coleman y Crossley, 2004; Lavelle y Spain, 2001).

Los organismos del suelo pueden subdividirse en cuatro grupos con respecto a su tamaño: (1) microorganismos del suelo en el cual se incluyen algas, bacterias y hongos. (2) microfauna estos organismos tienen un tamaño menor a 0.2 mm como protozoarios y nemátodos. (3) mesofauna con tamaños de 0.2 a 2 mm como colémbolos, ácaros y enquitreidos (4) macrofauna, organismos de 2 a 20 mm como arañas, caracoles, cochinillas y oligoquetos (Lavelle, 1997; Lavelle y Spain, 2001). Estos organismos tienen un efecto importante en la descomposición ya que se encargan de fragmentar e ingerir la hojarasca. Por lo tanto se producen grandes cantidades de materia fecal lo que provoca un aumento en la retención de humedad y aumenta el área de superficie con respecto a la materia orgánica original (Lavelle y Spain, 2001; Lou y Zhoy, 2006).

En este sentido la alteración química de la hojarasca es una consecuencia de la actividad de la biota del suelo. Ya que al obtener carbono y energía de la degradación de compuestos orgánicos, secretan exoenzimas en su ambiente para iniciar la ruptura de compuestos largos e insolubles, incapaces de ser absorbidos a través de las membranas microbianas. El papel de las exoenzimas es el de convertir macromoléculas en productos solubles que puedan ser absorbidos y metabolizados por microorganismos (Lou y Zhoy, 2006).

1.2.4 Micorrizas

Otro factor que influye de manera indirecta son las micorrizas. Las asociaciones entre hongos y plantas más generalizadas de casi todas las familias de angiospermas. Tienen vidas cortas y altos niveles de concentración de nitrógeno

que favorecen la desintegración de tejidos fúngicos. Sin embargo, generan compuestos difíciles de desintegrar como quitina y glomalina que a su vez dan paso a la formación de materia orgánica recalcitrante. Además la emisión de materiales orgánicos a partir de raíces, aunque representa una proporción pequeña de la rizodeposición, juega un papel crítico en la formación y desintegración de materia orgánica (Lou y Zhoy, 2006).

En resumen, los principales reguladores bióticos de la respiración son las raíces presentes (respiración autotrófica), la biomasa microbiana del suelo y la fauna (respiración heterotrófica) que participan en los procesos de descomposición de la materia orgánica del suelo. Estos elementos en conjunto son responsables de las emisiones de CO₂ desde el suelo hacia la atmósfera, es decir, de la respiración del suelo.

1.3 Factores abióticos que controlan la respiración

La respiración del suelo también se ve afectada por otros factores como la entrada de hojarasca y calidad de la materia orgánica (Luan *et al.*, 2012) que a su vez se encuentran íntimamente relacionadas con la temperatura y humedad. Estas últimas se consideran los factores ambientales más influyentes sobre la respiración del suelo ya que afectan la productividad de los ecosistemas terrestres y la tasa de descomposición de la materia orgánica (Davidson *et al.*, 1998; Han *et al.*, 2006; Lou y Zhoy, 2006

1.3.1 Temperatura

La temperatura afecta casi todos los aspectos de los procesos bioquímicos que se llevan a cabo en la respiración debido al gran impacto en las enzimas utilizadas, ya que se puede alterar sus propiedades nativas dependiendo del rango de temperatura. Se ha demostrado que la respiración incrementa exponencialmente con la temperatura alcanzando su máxima actividad de los 45° a 50°, después la actividad disminuye (Atkin y Tjoelker, 2003).

A bajas temperaturas, por ejemplo 5°C, la respiración disminuye porque se limita la actividad de las enzimas que actúan en procesos como la glucólisis, ciclo de Krebs y transporte de electrones y de enzimas incorporadas en membranas celulares. A temperaturas moderadas (25°C) la respiración se ve menos limitada por la actividad enzimática debido al incremento en la V_{max} de las enzimas (Wiskich y Dry, 1985).

A nivel de suelo la temperatura influye de manera indirecta al afectar el transporte de O_2 . La difusión de gases y solutos a través del suelo está determinada tanto por la capacidad de difusión del suelo como por el contenido volumétrico de agua (Nobel, 2005). Por una parte, la capacidad de difusión aumenta con la temperatura a una cantidad determinada de agua en el suelo. Sin embargo, dicho incremento en la temperatura a lo largo de un periodo de tiempo disminuye la cantidad de agua y el grosor de las películas de agua en el suelo (Lou y Zhoy, 2006).

Las variaciones en la respiración a causa de la temperatura se encuentran descritas como una función exponencial simple con una constante Q_{10} cercana a

2.0. La respuesta de la respiración a la temperatura también se ve afectada por las condiciones de humedad (Davidson *et al.*, 1998).

1.3.2 Humedad

Ya que la humedad es el factor principal de la velocidad a la que el carbono es mineralizado por las comunidades microbianas y el principal impulsor de la actividad microbiana en muchos ecosistemas (Davidson *et al.*, 1998; Jassal *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2014), y dado que también se espera un cambio en la precipitación anual a escala mundial como resultado del cambio climático en las próximas décadas (IPCC, 2004; Gornall *et al.*, 2010), esto podría dar lugar a cambios a gran escala en las reservas de carbono del suelo en diferentes regiones (Falloon *et al.*, 2011).

La relación convencional entre humedad y flujo de CO₂ establece que este último es bajo en condiciones secas, sin embargo alcanza su máxima tasa en niveles intermedios de humedad y decrece en contenidos altos de humedad en donde prevalecen las condiciones anaerobias e inhiben la actividad microbiana aerobia. El contenido de agua óptimo se encuentra cercano a la capacidad de campo, en donde los macroporos se encuentran en su mayoría llenos de aire, facilitando la difusión de O₂ y los microporos llenos en su mayoría de agua facilitando la difusión de sustratos solubles (Lou y Zhoy, 2006).

Cuando el contenido de agua excede las concentraciones óptimas, la respiración del suelo se ve deprimida debido a la limitación de O₂, el cual se vuelve un factor limitante de la respiración en humedales, manglares y selvas. La concentración de O₂ afecta en gran medida la respiración microbiana y de raíces.

Por ejemplo, la tasa de respiración de raíces es cero en ausencia de O₂ y alcanza su valor máximo con alrededor del 5% de O₂ para el crecimiento de nuevas raíces en respuesta a la lluvia y 16% para el establecimiento de raíces en el caso de *Ferocactus acanthodes* y *Opuntia ficusindica* (Nobel y Palta, 1989).

Por su parte, la microflora puede estar dividida de acuerdo a sus requerimientos de O₂ en aerobios obligados, anaerobios facultativos y anaerobios obligados. En el caso de los aerobios obligados una disminución brusca de emisiones de CO₂ ocurre a concentraciones de O₂ por debajo de 0.01 y 0.02 m³. Los facultativos anaerobios pueden utilizar oxígeno o ácidos orgánicos como aceptores de electrones y así llevar a cabo la respiración bajo pequeñas o casi nulas concentraciones de O₂, y por último, la respiración de los anaerobios obligados tiene lugar sólo cuando las concentraciones de O₂ son muy bajas (Lou y Zhoy, 2006).

1.4 La respiración del suelo y los procesos del ecosistema

El carbono juega un papel crítico en las interacciones ecológicas porque se encuentra estrechamente ligado a los ciclos biogeoquímicos del ecosistema. La descomposición microbiana de la MOS forma parte de los principales componentes de la respiración del suelo (Lou y Zhoy, 2006) y tiene gran relevancia en los ecosistemas ya que la mayor parte de la productividad primaria neta genera un ingreso de hojarasca que eventualmente se someterá a procesos de descomposición (Wardle y Lavelle, 1997).

Aunque las tasas de descomposición cambian en función de la temperatura, humedad, composición química de la hojarasca (Finzi *et al.*, 2001) y de los

nutrientes disponibles en el suelo, la biota del suelo es parte fundamental de los procesos de descomposición. Durante las diferentes etapas de la descomposición de material orgánico participan diferentes organismos como bacterias, hongos (Petersen y Luxton, 1982) y artrópodos que se encargan de triturar la hojarasca facilitando la disponibilidad de trozos más pequeños a los microbios del suelo, cuya actividad enzimática permite liberar nutrientes al medio. A su vez las plantas toman dichos nutrientes necesarios para su crecimiento a partir de su reciclaje en el suelo (Finzi *et al.*, 2001)

El almacenamiento de C en los suelos es el balance entre la incorporación de materia orgánica muerta (MOM) y la pérdida de C en forma de CO₂ a partir de la descomposición y los procesos de mineralización. Bajo condiciones aerobias, la mayor parte del C en el suelo es lábil, y eventualmente es devuelto a la atmósfera a través de la respiración autotrófica y heterotrófica. Generalmente, solo el 1% de lo que ingresa al suelo (55 Pg año⁻¹) se acumula en fracciones más estables (0,4 Pg año⁻¹) con largo tiempo de residencia (Schlesinger, 1990; Lal, 2005; FAO, 2007).

El proceso de secuestro o flujo de C en el suelo forma parte del balance global de carbono. Muchos de los factores que afectan el flujo de C dentro y fuera de los suelos son afectados por las prácticas de manejo que se implementan en ellos. Por lo tanto, las prácticas de manejo deben enfocarse en incrementar los ingresos y reducir las salidas de C en los suelos (FAO, 2007). El potencial a largo plazo del secuestro de carbono se determina no solamente mediante el incremento de los ingresos de C en el suelo, sino también mediante el tiempo medio de residencia en el depósito de carbono donde se encuentra almacenado.

La evidencia científica actual sugiere que los bosques más antiguos actúan como sumideros de carbono activo, secuestrando el C a tasas de hasta 6 toneladas $\text{ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ (para bosques boreales o templados) (Valentini *et al.*, 2000).

1.4.1 Descomposición

La descomposición es la ruptura física y química de la materia orgánica muerta (MOM) la cual está compuesta por plantas muertas, material animal y microbiano. La descomposición provoca una disminución de la materia orgánica MOM ya que es transformada en nutrientes inorgánicos y CO_2 (Chapin *et al.*, 2011).

Cabe mencionar que la producción de hojarasca es la biomasa que se transfiere de las partes vivas de plantas y árboles a almacenes de detritus por unidad de tiempo y está positivamente correlacionada con la productividad primaria neta (PPN) de un ecosistema, excepto aquella fracción de PPN que se pierde por herbivoría e incendios. En general, los patrones globales de deposición de hojarasca son similares a los de la PPN (Raich y Schlesinger, 1992) y el equilibrio entre ellas influye fuertemente en el ciclo del carbono a escalas ecosistémicas y mundiales (Lou y Zhoy, 2006).

La descomposición se mide como la masa restante de la hojarasca original después de un periodo de incubación ya sea en campo o en laboratorio. Dicha masa restante usualmente decrece rápidamente al principio de la incubación y posteriormente se hace cada vez más lenta conforme pasa el tiempo. El proceso de descomposición involucra tres etapas: lixiviación, fragmentación y la alteración química de la MOM, la cual produce CO_2 , nutrientes minerales que son incorporados

a la materia orgánica viva y residuos de complejos orgánicos cuyos enlaces químicos impiden ser desintegrados por los microorganismos del suelo (Lou y Zhoy, 2006; Chapin *et al.*, 2011).

Por lo tanto, la descomposición es el resultado de la acción de la biota del suelo sobre el sustrato, de tal forma que la calidad de este varía de acuerdo a las variaciones de las condiciones climáticas, las propiedades del suelo y la entrada y composición de los residuos orgánicos depositados en el suelo. Por ejemplo, los carbohidratos (carbono lábil) son compuestos de fácil digestión por parte de los microorganismos y fauna del suelo, sin embargo, los compuestos como taninos y ligninas ricos en polifenoles (carbono recalcitrante) son difíciles de disponer de ellos por lo que sólo organismos especializados tienen acceso a ellos. De esta forma las tasas de descomposición se ven influenciadas por las proporciones relativas de estos compuestos (Coleman y Crossley, 2004).

1.5 Respiración en bosques templados

La respiración del suelo varía de acuerdo a cada ecosistema y a sus características ambientales y actividades biológicas. A nivel global la respiración del suelo es menor en la tundra y pantanos del norte y aumenta en bosques tropicales húmedos en donde la temperatura y la humedad son altas durante todo el año (Raich y Potter, 1995). En el caso de los bosques templados, se encuentran generalmente en una latitud de 20° y 50° de los hemisferios norte y sur con la precipitación y temperatura adecuada para el crecimiento de vegetación (Lou y Zhoy, 2006).

Las especies de árboles caducifolios son predominantes en climas

templados y por su parte las especies de coníferas dominan los bosques boreales en regiones frías. En el caso de los bosques con árboles caducifolios el aporte de hojarasca influye directamente en las fluctuaciones temporales de la respiración del suelo en comparación con los bosques siempre verdes. El rango de respiración del suelo anual en bosques templados recopilados por Raich y Schlessinger (1992) es de 400 a 1000 g C m⁻² al año⁻¹ con promedios de 681 g C m⁻² al año⁻¹ para bosques de coníferas y 647 g C m⁻² al año⁻¹ para bosques caducifolios.

Por ejemplo, anualmente el flujo de C a partir del suelo en un bosque de roble sin sotobosque es de 840 g C m⁻², en bosques de roble con sotobosque con las especies *Fagus sylvatica*, *Prunus serotina*, *Rhododendron ponticum*, y *Sorbus aucuparia* las cifras fueron de 840 g C m⁻², 970 g C m⁻², 910 g C m⁻² y 750 g C m⁻² respectivamente (Curiel *et al.*, 2005). Por otra parte la respiración en un bosque de arce al norte de Pensilvania alcanza los 509 g C m⁻² (Bowden *et al.*, 2000). Sin embargo el CO₂ liberado anualmente en bosques de *Pinus taeda* en California del Norte es mucho mayor que los ejemplos mencionados anteriormente ya que se producen 1263 g C m⁻² en una parcela control, 1489 g C m⁻² en una parcela de regadío, 1293 g C m⁻² en una parcela fertilizada y 1576 g C m⁻² en una parcela fertilizada y de regadío (Maier y Kress, 2000).

1.6 Estudios de respiración en suelos en México

La respiración del suelo ha sido poco estudiada en México. Los pocos estudios arrojan datos muy interesantes. Por ejemplo Covaleda y colaboradores (2009) determinaron en pastizales de la microcuenca de Atécuaro, Michoacán que el flujo

de CO₂ edáfico presenta variaciones estacionales asociadas principalmente al contenido de humedad edáfica de tal forma que las mayores emisiones se dieron en la temporada de lluvias y las menores durante la época seca. Asimismo al transformar un bosque de pino-encino conservado en terreno de cultivo y posteriormente al ser abandonado provocó una disminución del 70% la concentración del carbono orgánico edáfico (COS) en el horizonte superficial de 0 a 10 cm y valores mayores de densidad aparente. Ambas variables se asocian a una disminución en la producción de CO₂ (Covaleda *et al.*, 2009).

En las zonas de bosque la degradación forestal a consecuencia de la actividad extractiva clandestina supuso una disminución de la concentración de COS en el horizonte superficial (0-10 cm) de entre un 37 y un 61 % en relación a la zona de bosque mejor conservada. Por último utilizaron el flujo de CO₂ edáfico como variable dinámica en la elaboración de un modelo que predice mayor pérdida de COS y menores emisiones de CO₂ al aumentar la degradación (Covaleda *et al.*, 2009).

Asimismo, se ha estudiado el efecto de disturbios en la respiración del suelo. Ejemplo de ello fue el estudio realizado en 2007 en la península de Yucatán después del paso del huracán Wilma en el que las tasas de respiración anual fueron de 3821 g m⁻² año⁻¹ de CO₂. En donde, contrario a estudios previos, la respiración aumentó en un 18% después del huracán en comparación a los datos previos al evento (Vargas y Fallen, 2008).

Por otra parte Schroeder y colaboradores (2002) llevaron a cabo un estudio

en la zona petrolera del sureste de México en donde se midió la respiración microbiana en ocho tipos de suelo y cuatro recortes de perforación petrolera representativos de la región. Se observaron tasas relativamente altas (2.84 a 6.23 mg C kg⁻¹ h⁻¹) en casi todos los suelos con horizontes superficiales (epipedones) hísticos (orgánicos) o mólicos (ricos en materia orgánica); tasas moderadas (2.12 a 3.38 mg C kg⁻¹ h⁻¹) en suelos arenosos (Regosoles eútricos) (enriquecidos), en suelos aluviales con pastura, y en la mayoría de recortes de perforación; y se observaron tasas bajas (0.23 a 1.04 mg C kg⁻¹ h⁻¹) en Regosoles dístricos (pobres), en suelo de sabana, y en suelos aluviales con actividad agrícola intensa.

Se observaron tasas de respiración ligeramente más altas (de 1 a 28% mayor) en muestras con una contaminación por hidrocarburos moderada al compararlas contra muestras de suelo del mismo tipo; pero en muestras muy contaminadas se observaron tasas más bajas (38% más baja) de respiración. Se presentó una tendencia que donde hay más altas concentraciones de materia orgánica (> 0.8% carbono orgánico), se encuentran tasas de respiración más altas (> 2.3 mg C kg⁻¹ h⁻¹) (Schroeder *et al.*, 2002).

A pesar de que en las últimas décadas se ha incrementado el número de estudios sobre la respiración del suelo alrededor del mundo (Lou y Zhoy, 2006; Wang y Curtis, 2002) poco se sabe de este proceso en México, especialmente en la cuenca del Río Magdalena. Este trabajo se realizó con el objetivo de conocer y describir el papel de la biomasa microbiana y su producción de CO₂ específicamente en sitios con diferente cobertura arbórea en el bosque de *A. religiosa* en la cuenca del río Magdalena, cuyo conocimiento generado pueda ser aprovechado para el

estudio, manejo y conservación exitosos de esta zona.

II. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

- Estimar la producción microbiana de CO₂ en suelos de sitios con diferente cobertura arbórea en el bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca del Río Magdalena y relacionar la producción de CO₂ con algunas variables edáficas.

2.2 Objetivos particulares

- Estimar la producción de CO₂ microbiano en suelos del bosque de *Abies religiosa* en la Cuenca del Río Magdalena en dos épocas del año en sitios con diferente cobertura arbórea.
- Relacionar la producción de CO₂ microbiano con la cobertura arbórea, la humedad, la materia orgánica del suelo, el carbono, nitrógeno y la relación C/N del suelo.

III. HIPÓTESIS

- Si el agua es un factor limitante para la actividad microbiana entonces se espera una mayor actividad de ésta, medida con la producción de CO₂ en las parcelas con mayor humedad en el suelo y en la temporada de lluvias.
- Si la disminución de la cobertura arbórea implica la disminución de materia orgánica en el suelo entonces se espera que la producción de CO₂ sea baja en los lotes con menor cantidad de árboles y con menor cantidad de materia orgánica en el suelo.

- El cociente C/N es un indicador de la calidad de la materia orgánica del suelo por lo que si la calidad de ésta aumenta entonces aumentará la actividad microbiana y la producción de CO₂.

VI. ZONA DE ESTUDIO

4.1 Ubicación de la cuenca del río Magdalena

La Cuenca del Río Magdalena (CRM) del Distrito Federal (19° 13' 53" y 19° 18' 12" N y 99° 14' 50" y 99° 20' 30" W) abarca parte de las delegaciones políticas Magdalena Contreras, Álvaro Obregón y Cuajimalpa (Ávila-Akerberg, 2002). En total cuenta con una superficie territorial de 3,100 ha. Se localiza al límite sur-occidental del Distrito Federal dentro de la cuenca de México y forma parte de la vertiente occidental de la sierra de las Cruces dentro del Eje Volcánico Transmexicano (Álvarez, 2000) en un intervalo altitudinal de 2570 m snm en el noreste y a 3850 m snm al suroeste (Ávila-Akerberg, 2002).

4.2 Clima

La precipitación aumenta conforme hay ascenso de altitud, registra una mínima de 1000 mm en la parte baja y hasta los 1500 mm en la cumbres más altas (Álvarez, 2000). Según la clasificación climática de Köeppen modificado por García (1973) existen dos tipos de climas en la CRM (Álvarez, 2000). En la parte urbana y hasta los 3050 m snm se presenta el clima templado subhúmedo (C (w2)(w)b(i'')) y en la parte más alta entre los 3100 a los 3800 m snm, se presenta el clima semifrío (C (b') (w) b i).

4.3 Hidrología

El río nace en las estribaciones de los cerros Palma, San Miguel y La Coconetla a 3650 msnm aproximadamente. El afluente más importante en cuanto a aporte de agua es el de Acopilco (Cuevas-Ávila, 1962). Su longitud es de aproximadamente 21.6 km y los primeros 11 km se encuentran en los bosques de la cuenca hasta unirse con el río Eslava (Jujnovski, 2006).

4.4 Suelos

Los suelos de la cuenca del río Magdalena son jóvenes, resultado de manifestaciones volcánicas del Cuaternario (Ávila-Akerberg, 2002). Se encuentran suelos principalmente Andosoles, derivados de cenizas y otros materiales volcánicos recientes, ricos en vidrios volcánicos. Tienen una fuerte tendencia a la acidez (Aguilera, 1989).

4.5 Vegetación

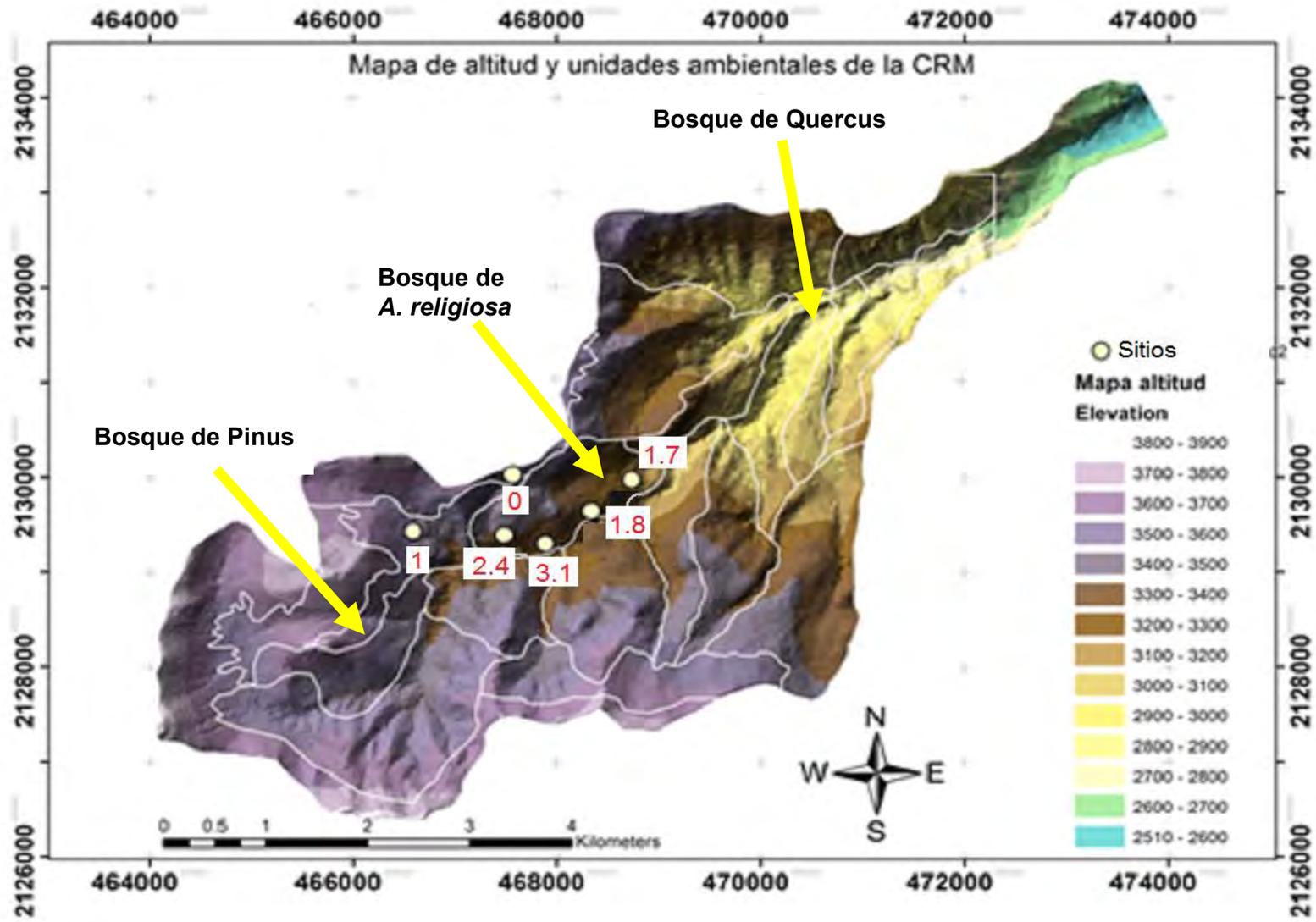
Como consecuencia del gradiente altitudinal de la cuenca del río Magdalena se distinguen principalmete cuatro comunidades vegetales: *Pinus hartwegii*, *Abies religiosa*, bosque mixto y bosque de *Quercus* (Nava, 2003). La vegetación se dispone en bandas definidas entre los distintos tipos de bosque debido a las condiciones climatológicas y de humedad (Ávila y Akerberg, 2002).

4.6 Bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca del Río Magdalena

El bosque de *A. religiosa* es un bosque alto, perennifolio con zonas densas que

alcanza el 100% de cobertura vegetal dominado por estrato arbóreo, arbustivo y zonas abiertas. El dosel alcanza alturas de 20 a 30 m y el estrato arbustivo alcanza a medir de 2 a 3 m con coberturas del 30% mientras que el estrato herbáceo no sobrepasa el 10%. El estrato arbustivo puede ser muy denso probablemente por perturbación. (Ávila-Akerberg, 2002). Se localiza sobre pendientes pronunciadas de 65% de inclinación a una altura de 2750 a 3500 msnm. Presenta asociaciones con *Acaena elongata*, *Roldana angulifolia* y *Senecio cinerarioides* (Leñero *et al.*, 2007). Este bosque se encuentra peligrosamente amenazado por distintas prácticas antropogénicas que provocan deterioro como presencia de asentamientos irregulares, tala clandestina, prácticas agro-pastoriles, incendios forestales.

Figura 2. Ubicación de los sitios con diferente área basal en el bosque de *A. religiosa* en la Cuenca del río Magdalena. Los números indican el área basal de cada sitio registrado en m². Modificado de Santibáñez-Andrade, 2009.



Cuadro 1. Principales características vegetales de cada sitio seleccionado en el bosque de *A. religiosa*, Cuenca del río Magdalena (León, sin publicar).

Sitio	4	5	1	2	3	Conservado
Área basal m ²	0	1.01	1.7	1.8	2.4	3.1
Riqueza Especies vegetales abundantes	18	9	24	26	14	2
	<i>Bromus sp</i>	<i>Acaena elongata</i>	<i>Salvia gesneriflora</i>	<i>Senecio angulifolius</i>	<i>Senecio angulifolius</i>	<i>Abies religiosa</i>

V. MÉTODO

5.1 Muestreo en campo

El muestreo en campo se llevó a cabo durante la temporada de lluvias del año 2013 en los meses de septiembre y octubre y la temporada seca del año 2014 en los meses de abril y mayo. Se eligieron 6 sitios a lo largo del bosque de *Abies religiosa* de acuerdo a su cobertura arbórea. Se trazaron cuadros de 25 x 25 m en cada sitio en los que se extrajeron cuatro muestras de suelo de cada esquina del cuadro con ayuda de tubos de PVC de 13 cm de alto y 7 cm de diámetro. Se guardó cada muestra recolectada en bolsas de plástico previamente etiquetadas con el número de sitio para su análisis de laboratorio. Una vez en laboratorio, se realizó una muestra compuesta de las cuatro muestras de cada sitio, y de cada una se obtuvieron cuatro réplicas. Cada réplica fue tamizada (1 mm de apertura) para determinar el CO₂, humedad, C total, N total, materia orgánica, cociente C/N y sólo durante la temporada seca se obtuvieron las raíces de cada sitio

Cobertura arbórea

En la figura 3 aparecen las fotos de los sitios con su correspondiente área basal. En el sitio 1 con cero área basal frecuentemente se encontraba ganado vacuno pastando. Los sitios 2 y 3 con menor área basal presentan una mayor área de sotobosque mientras que al aumentar el área basal prácticamente el sotobosque desaparece como se muestra en el sitio control.

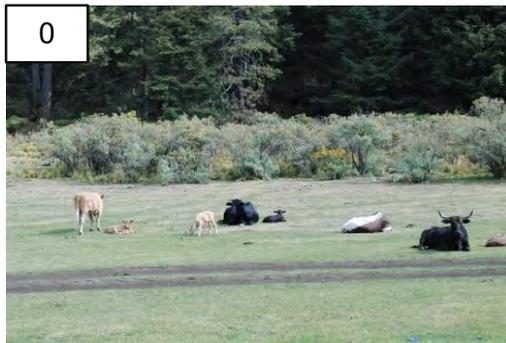


Figura 3. Sitios con diferente área basal determinada al medir el perímetro a la altura del pecho (DAP). Los sitios de izquierda a derecha presentan los valores más bajos de área basal en m^2 .

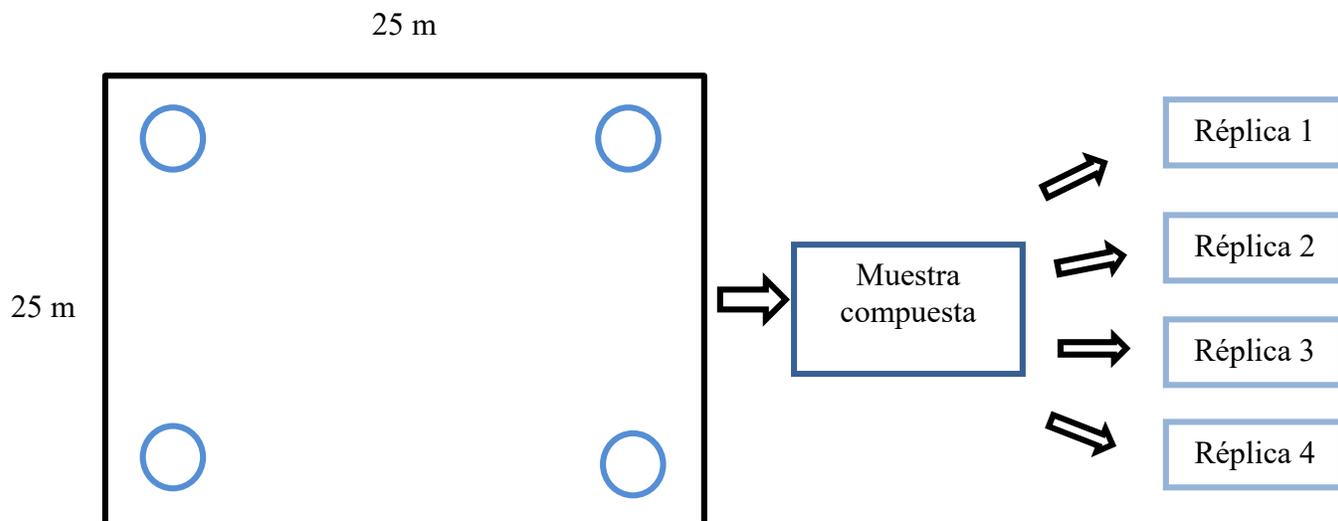


Figura 4. Esquema de muestreo en campo. Se realizó una parcela de 25 x 25 m en cada sitio y de las esquinas se tomaron muestras de suelo con tubos de PVC. De estas muestras se formó una muestra compuesta de las que se tomaron cuatro réplicas.

5.2 Humedad y determinación de CO₂

Se determinó la humedad con el método gravimétrico. Se pesaron 50 g de suelo de cada réplica de todos los sitios y se colocaron en vasos de precipitado de 50 ml para registrar su peso húmedo y se colocaron en un horno a 105 °C durante 3 días. Al terminar ese periodo se sacaron los vasos de precipitado y se registró su peso seco para determinar la cantidad de humedad de cada réplica. La humedad se determinó a partir de la siguiente fórmula:

$$\text{Gramos de } H_2O = \frac{\text{peso húmedo} - \text{peso seco}}{\text{peso seco}}$$

Con el método de Isermeyer (1952) se estimó el CO₂ de cada réplica en donde se pesaron 50 g de suelo y se colocaron en vasos de precipitado de 100 ml. Los vasos se colocaron dentro de frascos de vidrio con tapa hermética que contenían dentro 25 ml de una solución de NaOH al 0.05 M para la captura del CO₂

producido por las muestras de suelo. Todos los frascos se introdujeron en la incubadora a 25 °C durante 3 días. Al finalizar dicho periodo se sacaron los frascos de la incubadora. Una vez afuera se sacaron los vasos de precipitado y se escurrió dentro de los frascos el NaOH adherido a la superficie de cada vaso para evitar la menor pérdida posible de NaOH. Después se agregaron 5 ml de solución de cloruro de Bario (BaCl_2) a una concentración de 0.05 M y 4 gotas de indicador (solución de fenolftaleína 0.05 M) a la solución de NaOH (0.05 M) para tornar la solución color rosado. Como control se usaron frascos con NaOH, BaCl_2 y gotas de indicador pero sin suelo dentro. Al finalizar se titularon todas las soluciones de los frascos con ácido clorhídrico (HCl) a una concentración de 0.05 M hasta que la solución se tornó incolora. La cantidad de CO_2 se determinó a partir de la siguiente fórmula:

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

En donde:

SW= Cantidad de suelo en gramos

t= Tiempo de incubación en días

V_o = HCl usado en la titulación de muestras control

V= HCl para la muestra de suelo

dwt= Peso seco de 1 g de suelo húmedo

1.1= Factor de conversión (1 ml 0.05 M de NaOH es igual a 1.1 mg de CO_2).

5.3 Análisis químicos

Los análisis químicos se realizaron en el Colegio de Postgraduados (COLPOS) en Chapingo, Edo de Méx. Para cada muestra compuesta de suelo se determinó:

- Nitrógeno total, a través de una digestión ácida con ácido sulfúrico (H_2SO_4) y análisis colorimétrico (Technicon Industrial Systems, 1997).
- C total por el método de Walkley-Black modificado (Technicon Industrial Systems, 1997).
- Materia orgánica por el método de Walkley-Black con dicromato de potasio y ácido sulfúrico (Technicon Industrial Systems, 1997).

5.4 Análisis estadístico

Se aplicó un análisis de varianza de dos vías para determinar si existían diferencias significativas en la respiración entre las temporadas de muestreo y entre los sitios con diferente área basal. En el caso de haber encontrado diferencias significativas se realizó una prueba post hoc (Tukey) con el programa Statistica versión 6.1. Se graficaron los promedios de CO_2 de cada sitio con respecto a la cantidad de humedad contenida en el suelo, la relación C/N de la materia orgánica, el carbono, nitrógeno y se realizó una regresión simple para saber si existía una relación entre las variables mencionadas y la producción de CO_2 mediante el programa Table Curve versión 2.0. Todos los análisis se realizaron con un 95% de confianza.

VI. RESULTADOS

Los valores obtenidos de cada variable se muestran en los cuadros 2 y 3 durante la temporada de lluvias y secas de acuerdo a la cobertura arbórea de cada parcela. En el cuadro 2 se observa que durante la temporada de lluvias los valores más altos de respiración, humedad, materia orgánica del suelo, Nt y Ct se presentaron en el sitio con 1 m² de área basal.

Cuadro 2. Promedio de las variables contempladas en cada sitio (\pm desviación estándar) durante la temporada de lluvias en el bosque de *A. religiosa*, Cuenca del Río Magdalena.

Área basal m ²	Respiración microbiana gCO ₂ g ⁻¹ día ⁻¹	Humedad del suelo gH ₂ O g ⁻¹	Nt	Ct	Materia orgánica del suelo (MOS)	Relación C/N
0	0.26 (0.04)	0.51 (0.1)	0.5 (0.13)	10.12 (1.03)	12.89 (1.75)	21.17 (4.7)
1	0.4 (0.07)	0.73 (0.07)	0.77 (0.06)	14.1 (0.8)	23.21 (1.43)	18.43 (0.57)
1.7	0.19 (0.07)	0.67 (0.18)	0.51 (0.03)	11.3 (1.05)	19.14 (1.76)	22.1 (1.01)
1.8	0.23 (0.02)	0.23 (0.1)	0.43 (0.04)	10.19 (1.15)	16.5 (2.02)	23.6 (0.52)
2.4	0.25 (0.1)	0.87 (0.12)	0.45 (0.08)	11.39 (2.66)	17.02 (4.67)	18.44 (0.57)
3.1	0.33 (0.03)	0.61 (0.09)	0.67 (0.04)	13.45 (0.64)	22.93 (1.23)	20.2 (0.64)

Durante la temporada seca los valores de respiración y humedad disminuyeron a la mitad o menos con respecto a los valores obtenidos durante la temporada de lluvias.

Sin embargo las demás variables permanecieron en casi el mismo rango durante ambas temporadas. El sitio con los mayores valores de respiración y humedad los presenta el sitio con 1.8 m de área basal y los sitios con coberturas de 0 y 1.7 m² contienen los valores más altos de Ct y materia orgánica.

Cuadro 3. Promedio de las variables contempladas en cada sitio (\pm desviación estándar) durante la temporada de secas en el bosque de *A. religiosa*, Cuenca del Río Magdalena.

Área basal m ²	Respiración microbiana gCO ₂ g ⁻¹ día ⁻¹	Humedad del suelo gH ₂ O g ⁻¹	Nt	Ct	Materia orgánica del suelo (MOS)	Relación C/N
0	0.04 (0.02)	0.24 (0.05)	0.79 (0.05)	11.53 (0.72)	20.2 (1.46)	14.69 (0.25)
1	0.05 (0.03)	0.29 (0.05)	0.73 (0.07)	10.76 (1.07)	17.95 (1.65)	14.73 (0.74)
1.7	0.13 (0.01)	0.37 (0.05)	0.64 (0.04)	12.11 (1.29)	21.46 (1.96)	18.86 (0.76)
1.8	0.14 (0.01)	0.45 (0.03)	0.55 (0.17)	10.85 (3.6)	18.97 (6.24)	19.37 (0.76)
2.4	0.05 (0.02)	0.3 (0.09)	0.59 (0.07)	11.28 (1.93)	19.02 (2.51)	19.1 (0.96)
3.1	0.12 (0.03)	0.38 (0.08)	0.5 (0.01)	8.62 (0.72)	15.89 (1.27)	17.25 (1.40)

Producción de CO₂

La producción de CO₂ se vio afectada por la temporalidad del bosque de *A. religiosa*. Al determinar los mg g⁻¹ día⁻¹ de CO₂ para cada una de las temporadas se encontraron diferencias significativas entre ellas ($F_{(1,46)} = 84.72$ $p < 0.0001$). En donde los valores más bajos se presentaron durante la temporada de secas y los

valores casi se triplicaron durante la temporada de lluvias.

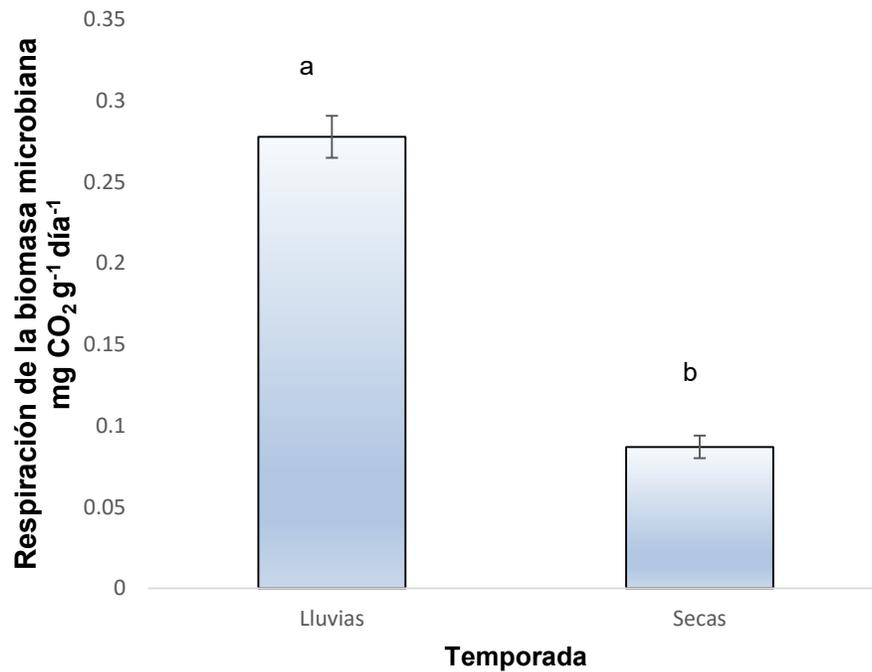


Figura 4. Producción de CO₂ en temporada de lluvias y secas en el bosque de *A. religiosa*. Las letras diferentes indican diferencias significativas.

Sitios

Con respecto a la respiración entre los diferentes sitios que tienen áreas basales distintas también se encontraron diferencias significativas ($F_{(5,42)}=7.89$, $P<0.05$) representado en la figura 5. Los sitios con 10.2 y 31.4 m² presentaron los valores más altos de respiración de manera que aunque se registraron diferencias significativas, no parece ser el área basal la responsable de estas diferencias, ya que se esperaban los valores más altos de respiración en coberturas mayores y efectivamente al hacer una correlación entre el área basal y la respiración esta no fue significativa ($p>0.05$) (figura 6).

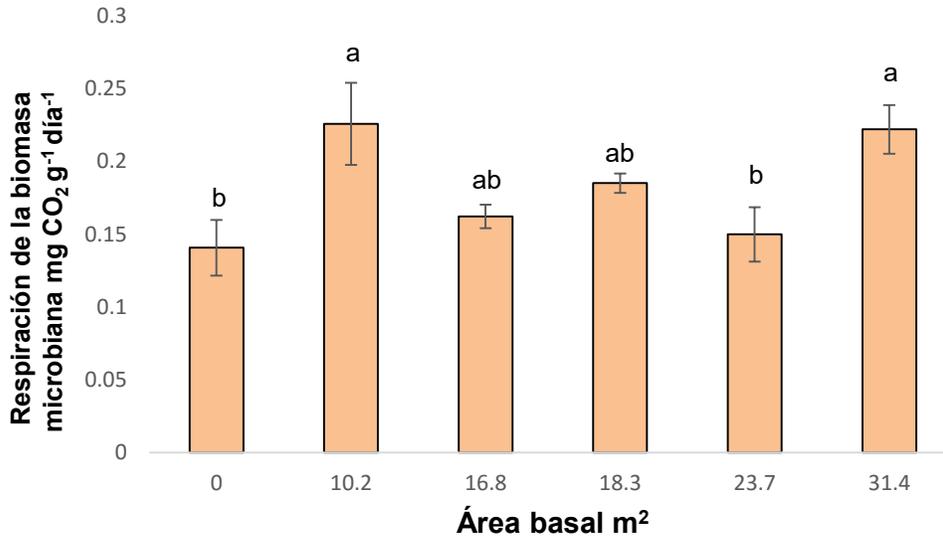


Figura 5. Producción de CO₂ por sitio de acuerdo al área basal.

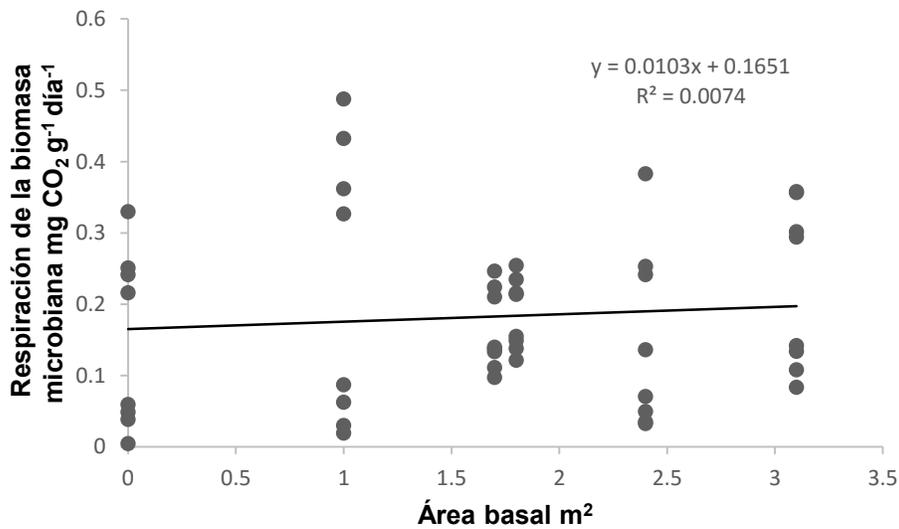


Figura 6. Regresión lineal entre respiración y área basal en temporadas de lluvias y secas.

Con respecto a la interacción de la temporalidad y el área basal, esta fue significativa ($F_{(5,36)}=9.74$, $p>0.05$). Los valores más altos se presentaron en la temporada de lluvias en los sitios con área basal de 10.2 y 31.4 cm², en tanto que los más bajos fueron en la época de secas en el sitio sin árboles.

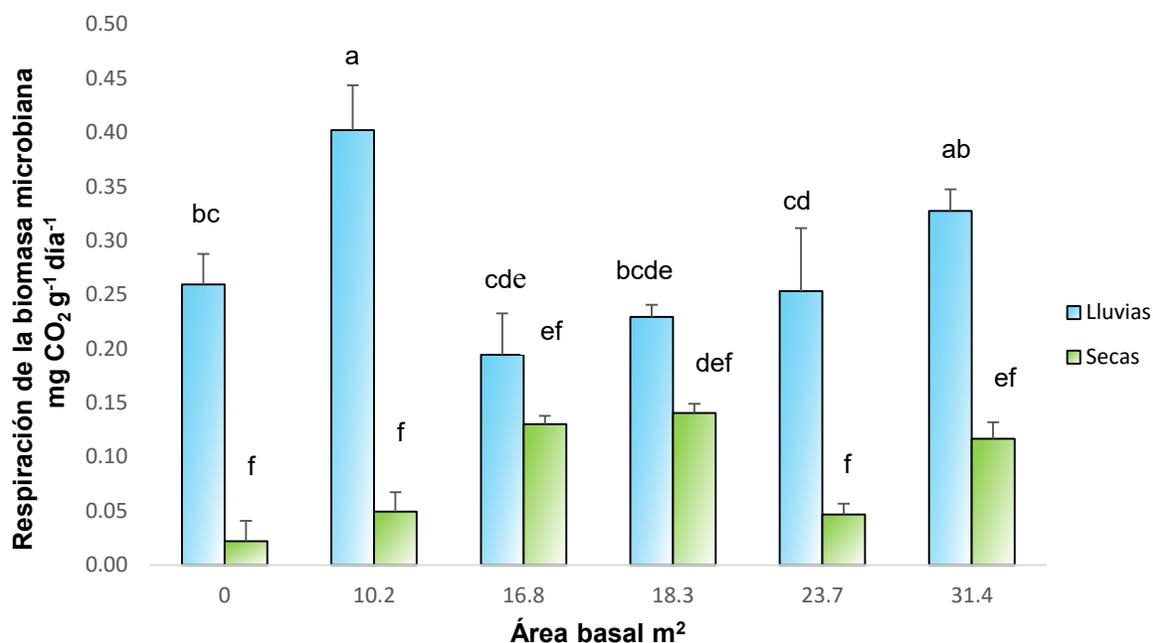


Figura 7. Respiración del suelo de la biomasa microbiana de acuerdo al área basal del bosque de *A. religiosa* en cada parcela durante la temporada de lluvias y secas. Las letras diferentes indican diferencias significativas.

Se hizo un análisis de regresión simple entre las diferentes variables evaluadas y la respiración. Dado que se obtuvieron diferencias significativas entre temporadas, se procedió a realizar regresiones simples en cada una de las temporadas. Los valores de r^2 , F y P de cada regresión se presentan en el cuadro 2.

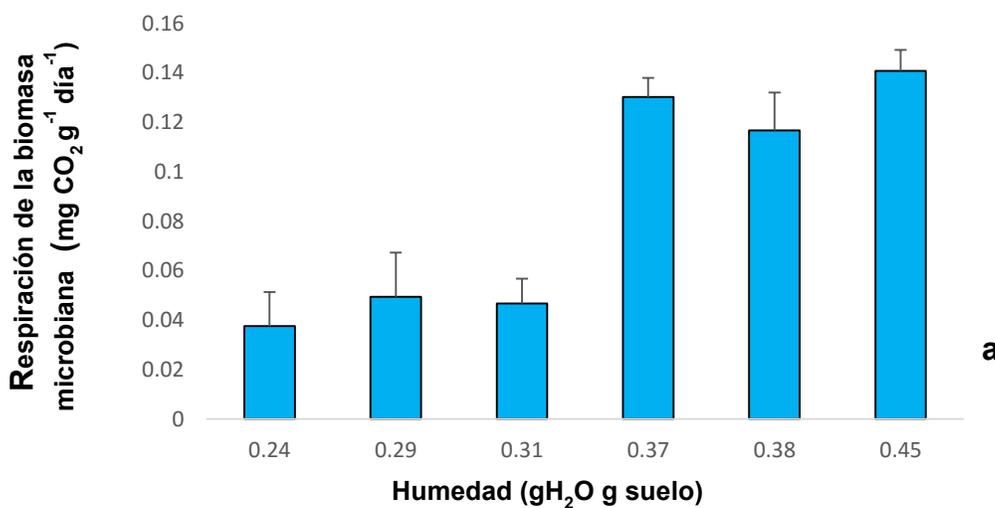
Cuadro 2. Relación lineal de las variables edáficas con la respiración de la biomasa microbiana en temporada de lluvias y secas.

	Lluvias			Secas		
	r^2	F	P	r^2	F	P
HUMEDAD DEL SUELO	0.02	0.66	>0.05	0.78	38.5	<0.05
MOS	0.27	8.51	<0.05	0.09	0.42	>0.05
CT	0.04	0.93	>0.05	0.04	0.2	>0.05
NT	0.008	0.03	>0.05	0.01	0.05	>0.05
RELACIÓN C/N	0.13	7.49	>0.05	0.32	10.8	<0.05
pH	0.21	1.07	>0.05	0.19	0.93	>0.05

Humedad

Durante la temporada de lluvias se encontró que el valor máximo de CO₂ se presentó en uno de los sitios con mayor humedad, también se observan valores altos de CO₂ en sitios con humedades bajas. Al hacer una regresión entre CO₂ y humedad no se encontró alguna tendencia entre ambas variables ($r^2=0.02$, $p>0.05$), por lo que durante esta temporada parece no tener efecto la humedad en cuanto a la producción de CO₂ microbiano.

Durante la época seca el incremento de la producción de CO₂ con respecto al aumento de humedad es muy evidente ya que los valores de CO₂ más bajos se encuentran en los sitios con menor humedad y van en aumento al igual que la humedad (figura 7a). Por lo que al parecer la humedad es un factor que afecta de manera positiva la respiración durante esta temporada. Esto se ve reforzado mediante una regresión lineal positiva (figura 7b).



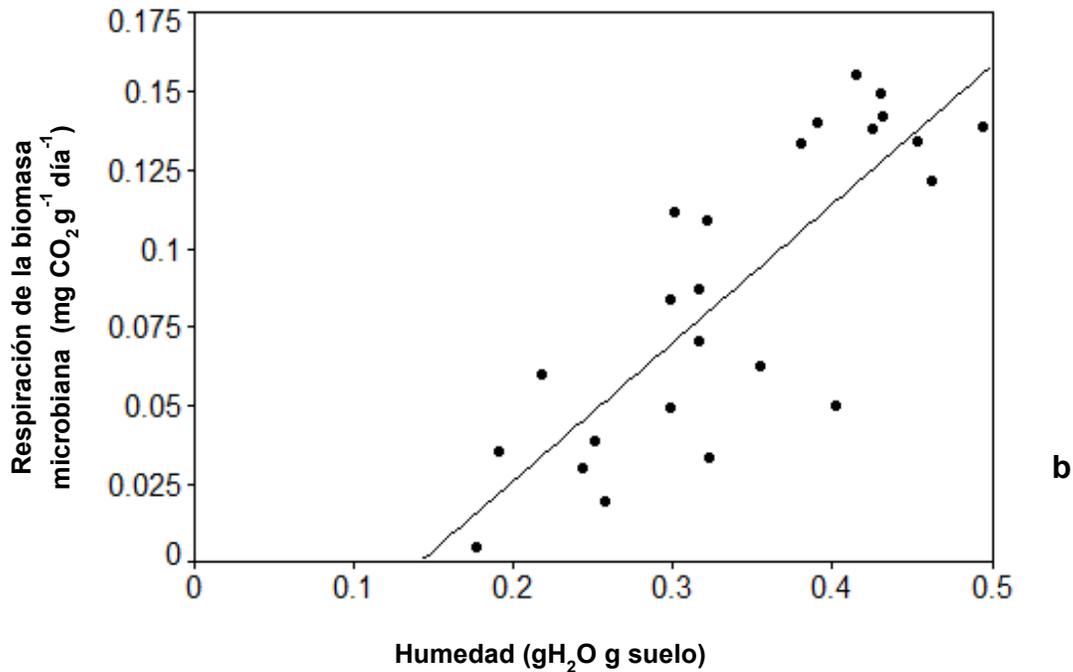
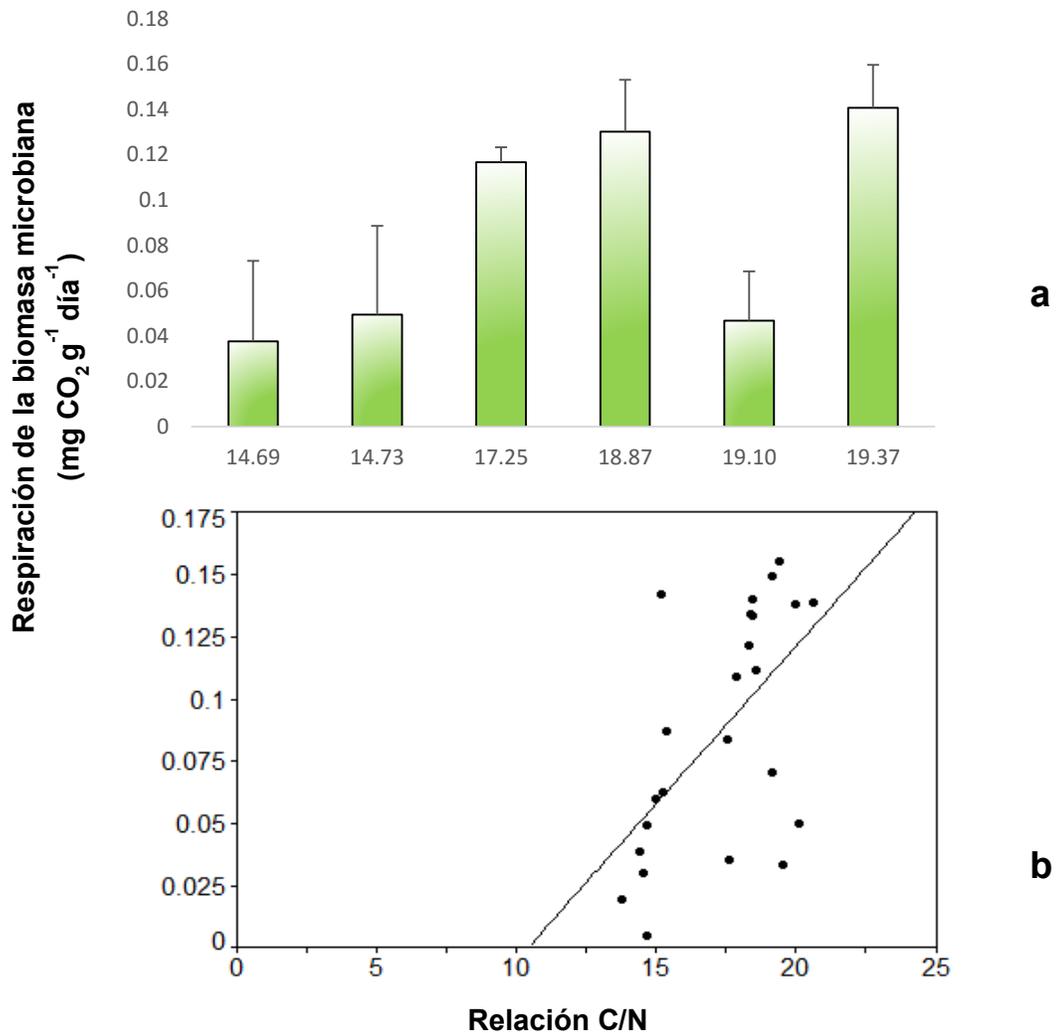


Figura 7. Promedio de la respiración del suelo de la biomasa microbiana en cada sitio (a) y regresión lineal positiva (b) de acuerdo a la humedad del bosque de *A. religiosa* durante la temporada de secas.

Cociente C/N

Con respecto al cociente C/N al realizar regresiones simples entre el cociente C/N de la materia orgánica del suelo sólo fue significativa durante la temporada seca ($p < 0.05$) y se ajustó a un modelo lineal positivo ($r^2 = 0.35$) como se observa en la figura 10b. Cabe resaltar que en la temporada seca los valores máximos de respiración se registraron en valores cercanos a 18, a excepción del sitio con un valor de 19.1, el cual también presenta valores altos de CO_2 (figura 10a).



Materia orgánica del suelo (MOS)

En cuanto a la materia orgánica, durante la temporada de lluvias al hacer una regresión entre respiración y la MOS esta fue significativa ($r^2=0.4$, $p<0.05$) y se ajustó a un modelo lineal positivo (figura 11b). Sin embargo durante la temporada de secas no se observó ningún efecto de la MOS sobre la respiración y de igual forma la regresión no fue significativa ($r^2=0.09$, $p>0.05$).

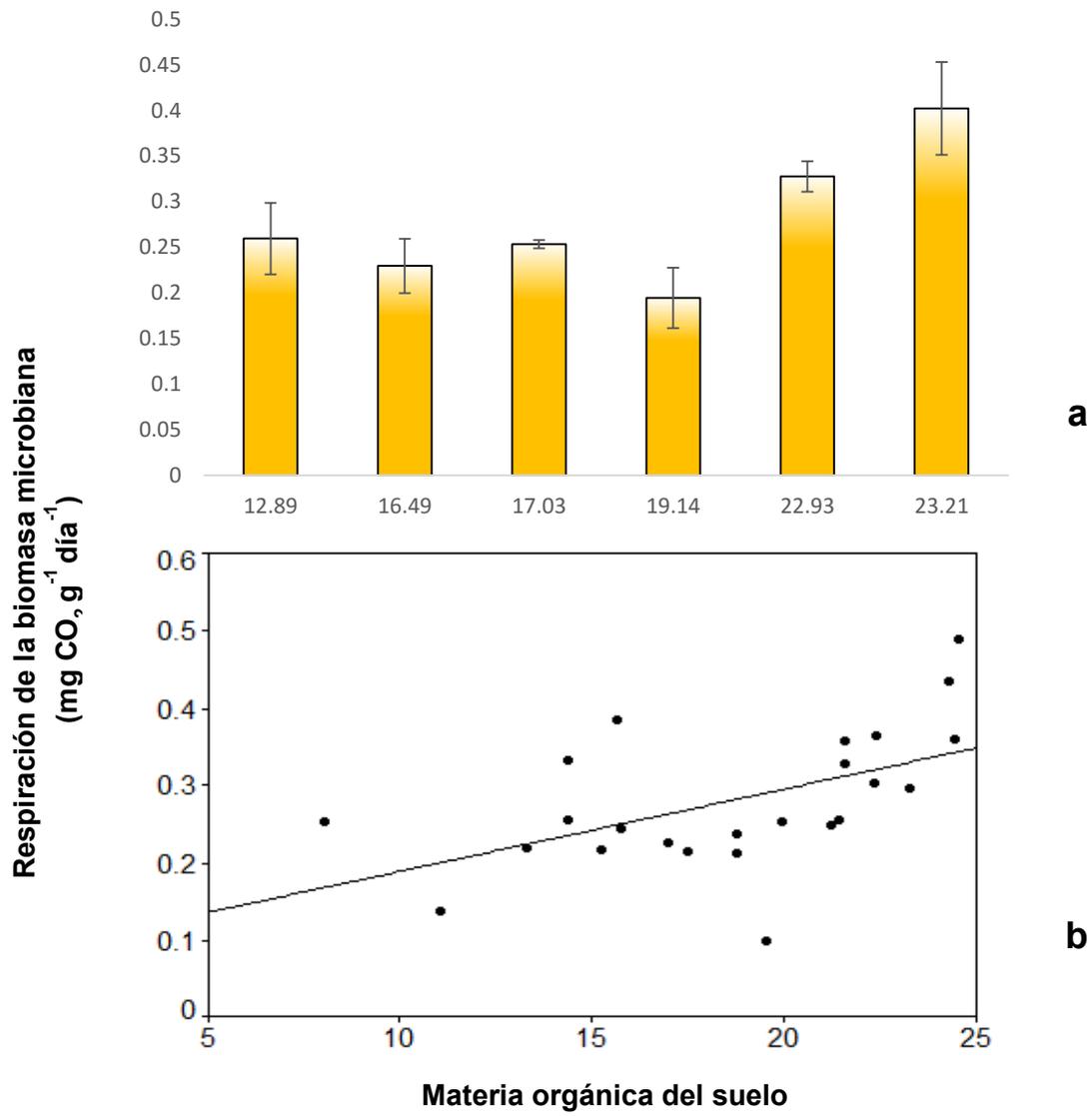


Figura 11. Respiración del suelo de la biomasa microbiana de acuerdo a la MOS en cada sitio (a) y correlación lineal positiva (b) durante la temporada de lluvias.

VII. DISCUSIÓN

Producción de CO₂

Los valores de CO₂ obtenidos en el bosque de *A. religiosa* van desde 0.2 a 0.4 mg CO₂ g⁻¹ día⁻¹ en la temporada de lluvias y 0.04 a 0.14 mg CO₂ g⁻¹ día⁻¹ en la temporada de secas. Estos resultados concuerdan con el rango de CO₂ reportado por Galicia y Gamboa (2011) en bosques templados en regeneración o reforestación los cuales son bajos en comparación con bosques usados como referencia en dicho estudio. Y por otro lado, las emisiones de CO₂ reportadas este estudio son altas comparados con las emisiones de CO₂ reportados por Ikkonen *et al.*, (2004) en sitios en regeneración por incendios de diferentes grados.

Humedad

En este estudio se encontraron diferencias significativas en la respiración durante la temporada de lluvias y secas, ya que se obtuvieron valores de CO₂ aproximadamente tres veces mayores en temporada de lluvias que en secas, y se observó la misma tendencia en la humedad presente en ambas temporadas. Por lo que la estacionalidad parece tener un efecto importante en la cantidad de humedad presente en el suelo durante ambas temporadas y esto se vio reflejado en mayores emisiones de CO₂. Diferentes estudios han demostrado que la respiración es afectada por el incremento de la humedad en el suelo (Raich y Schlesinger, 1992; Sponseller 2007; Munson *et al.* 2010; Shi *et al.* 2011; Thomey *et al.* 2011). Sus efectos en la respiración varían de acuerdo a las condiciones climáticas y

especialmente en regiones con ciclos de lluvias y secas marcados (Liu *et al.*, 2014). Asimismo Wu y Brookes (2005) reportan una rápida evolución en las emisiones de CO₂ en el suelo a partir de ciclos naturales de sequía y humedad. Tal como se describe anteriormente en la CRM sólo se encontró una fuerte relación entre humedad y respiración durante la temporada seca. Con este resultado se apoya el efecto que ejerce el agua en periodos de escasez al presentarse valores mayores de respiración durante un aumento en la humedad debido a la estacionalidad.

Esto puede deberse a que durante esta temporada el agua disponible representa un factor limitante para la actividad microbiana por lo que esta responde con pulsos de actividad propiciada por eventos de precipitación impredecibles e infrecuentes como se ha observado en estudios realizados en ecosistemas áridos y semiáridos (Frank y Dugas, 2001; Emmerich, 2008; Huxman *et al.*, 2004). También se ha visto que las tasas de respiración altas ocurren después eventos de precipitación provocando la liberación de CO₂ a la atmósfera (Kessavalou *et al.*, 1998; Tang *et al.*, 2003; Huxman *et al.*, 2004b).

La presencia de agua no sólo repercute en la capacidad de adquisición y uso de C como fuente de energía (Huxman *et al.*, 2004) sino que también influye en la actividad microbiana. La obtención de energía y la actividad son eventos que implica la liberación de CO₂ por parte de la biomasa microbiana y la biota del suelo.

Por otra parte, altas concentraciones de agua propician condiciones anaerobias y la actividad microbiana disminuye (Lou y Zhou, 2006). Debido a que la respiración se ve limitada por la poca difusión de oxígeno a través de los poros

del suelo (Linn y Doran 1984). Aunque en la CRM no se observaron encharcamientos, durante la temporada de lluvias no se encontraron diferencias significativas en humedad ni relación con la respiración microbiana por lo que la humedad no representó un factor limitante para la actividad microbiana.

Cobertura Arbórea

A pesar de las diferencias significativas en la producción de CO₂ de cada sitio no se encontró alguna relación entre el área basal y la respiración. Sin embargo, es muy probable que el área basal propicie efectos indirectos ya que durante la temporada de lluvias se encontraron los valores más altos de materia orgánica, Nt y Ct en los sitios con coberturas de 10.2 y 31.4 los cuales presentaron a su vez los valores más altos de respiración por lo que estas variables en conjunto pueden ser causa de mayor respiración (Raich y Schlesinger, 1992; Liu *et al.*, 2014).

Otro ejemplo de variaciones dadas por la cobertura vegetal es descrito por Liu y colaboradores (2014) en donde encontraron diferentes tasas de respiración bajo doseles de diferentes tamaños y especies, dadas principalmente por la variabilidad de las condiciones del suelo y del medio ambiente moduladas por la estructura de la cubierta sobre el suelo y la distribución de las plantas.

También Raich y Schlesinger (1992) mencionan la variación de la respiración con respecto a las diferentes coberturas vegetales de cada bioma, así como una correlación positiva entre la respiración y la productividad primaria neta y la producción de hojarasca ya que proporcionan el combustible que impulsa las actividades metabólicas de las comunidades microbianas del suelo. La entrada de

hojarasca tiene implicaciones en otros aspectos como la descomposición. Swift (1979) menciona que las tasas de descomposición difieren de acuerdo a las especies vegetales que contribuyen a la acumulación de mantillo. De tal forma que las tasas de respiración varían de acuerdo al tipo de hojarasca presente.

También la cobertura arbórea puede modificar de manera indirecta otros factores como la humedad y temperatura, tal como lo describen McCarthy y colaboradores (2006) al encontrar un aumento de estas dos variables en parcelas con una cobertura natural del 60%. Sin embargo en este estudio la temperatura se mantuvo constante, y la humedad sólo fue mayor en sitios con mayor área basal durante la temporada de lluvias.

Materia orgánica del suelo

Durante la temporada de lluvias se encontró relación entre la materia orgánica y la producción de CO₂. Sin embargo, durante la temporada seca no se encontró alguna influencia en la deposición de materia orgánica sobre la respiración microbiana. La entrada de materia orgánica se ha visto relacionada con la respiración de acuerdo a la cantidad de C que los microorganismos pueden tomar (Campos, 2014; Brady y Weil, 2010).

De acuerdo a Delgadillo (2011) el bosque de *A. religiosa* tiene registrado los mayores valores de deposición de hojarasca durante los meses de julio a septiembre por lo que en periodos de mayor humedad la hojarasca se humedece y se propicia la actividad biológica de las comunidades microbianas dando como resultado un aumento en la tasa de descomposición (Singh y Gupta, 1977; Lavelle,

1997) en donde de acuerdo a Martínez (2015) en este bosque hay una mayor abundancia en la macrofauna cuyo papel reside en la fragmentación de la materia orgánica del suelo dando como resultado mayores emisiones de CO₂.

La materia orgánica del suelo afecta la composición de las comunidades microbianas del suelo, la actividad microbiana y la disponibilidad de nutrientes (Campos, 2014). También influye en los agregados del suelo (estructura) ya que al tener una mayor entrada de materia orgánica del suelo se propicia la formación de macroagregados y reducen la posibilidad de compactación (Oades, 1984). En este sentido los datos reportados por Hernández (2016) en los sitios con mayor compactación tienen menor entrada de materia orgánica. Esto puede deberse a las prácticas agro-pastoriles en los sitios elegidos de la del bosque de *A. religiosa* de la CRM. Esta disminución repercute en la formación de agregados y limita los nutrientes disponibles para plantas y microorganismos.

Cociente C/N

Las regresiones entre el cociente C/N y la respiración mostraron una relación lineal positiva en la temporada seca. En la temporada seca los valores máximos de respiración se registraron con relaciones C/N alrededor de 18, y la respiración disminuye al igual que los valores de C/N. Esta tendencia nos indica que la calidad del mantillo de la materia orgánica es la adecuada para que los microorganismos del suelo puedan aprovecharla (Brady y Weil, 2010). De esta forma hay mayor actividad microbiana y por lo tanto mayor producción de CO₂.

La calidad de la materia orgánica es un factor que regula la acción de los

organismos encargados en el proceso de descomposición (Lavelle y Spain, 2001; Brady y Weil, 2010). A valores bajos o menores a 20 la mineralización es mayor, el sustrato es más fácil de descomponer y los organismos son capaces de tomar el carbono y nitrógeno para la síntesis de aminoácidos y proteínas, así como para mantener su biomasa y obtener energía (Brady y Weil, 2010).

Galicia y Gamboa (2011) encontraron que la calidad de la materia orgánica aumenta en bosques sin cambios de uso de suelo al tener valores bajos o alrededor de 18 en la relación C/N a aquellos que han sido modificados. Pero también depende del tipo de vegetación de la cual se aporta materia orgánica al suelo (Batjes, 1996). Por lo tanto hay una disminución en la actividad metabólica de la biomasa microbiana después de cambiar la conversión de un bosque a una zona dedicada a la agricultura (Galicia y Gamboa, 2011).

Carbono y nitrógeno

Aunque no se encontró influencia del C y N del suelo en la respiración Eswaran y colaboradores (1993) mencionan que los suelos de tipo Andosoles son los segundos suelos con mayor cantidad de C. De acuerdo a Murty y colaboradores (2002) la conversión de bosques a tierras de cultivo disminuye en un 22% el C del suelo. En México más de la mitad de los Andosoles se encuentra ocupada por bosques templados que a su vez representan el 17% de la superficie del país. Sin embargo, hasta 1998 se reportó la transformación de aproximadamente 40% de estas áreas a cultivos y pastos de ganado (Challenger 1998).). Aunque en este trabajo sólo se observó esa tendencia en la temporada de lluvias en dónde se

registró un valor alto de C en el sitio con mayor área basal, ya que en la temporada seca el sitio con menor área basal registró los valores más bajos de C. Por lo que son necesarios estudios más profundos sobre cambio de uso de suelo y sus consecuencias sobre la biota la cual puede mejorar la concentración de N en el mantillo al estimular la mineralización de este (Irmiler, 2000)

VIII. CONCLUSIONES

No se encontró relación entre la cobertura arbórea de cada sitio y la respiración. Sin embargo si hay influencia en cuanto a la calidad de la materia orgánica depositada y la respiración. Por su parte la estacionalidad de la CRM tuvo un efecto marcado en la cantidad de CO₂ medido en temporada de lluvias y secas en donde la mayor cantidad de CO₂ se registró en la temporada de lluvias. Por lo que la humedad es un factor relevante tanto en la función metabólica de los microorganismos del suelo cuyo resultado es la liberación de CO₂. En cuanto al contenido de C y N presente en el suelo no se encontró relación con la producción de CO₂. Sin embargo, los valores obtenidos en la calidad del sustrato dada por la relación C/N nos indican un sustrato capaz de ser utilizado por los microorganismos del suelo cuya actividad de nuevo se ve reflejada en la producción de CO₂.

IX. LITERATURA CITADA

Aguilera, H. N. 1989. Tratado de edafología de México. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Álvarez-Román, K. E. 2000. Geografía de la educación ambiental: algunas propuestas de trabajo en el Bosque de los Dinamos, área de conservación ecológica de la delegación Magdalena Contreras. Tesis de Licenciatura en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM, México.

Atkin, O. K., Edwards, E. J. y Loveys, B. R. 2000. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist*, **147**: 141-154.

Atkin, O. K. y Tjoelker, M. G. 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in plant science*, **8**: 343-351.

Ávila-Akerberg V. D. 2002. La vegetación de la Cuenca Alta del Río Magdalena: Un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Batjes, N. H. 1996. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European journal of soil science*, **47**: 151-163.

- Bond-Lamberty, B., Wang, C. y Gower, S. T. 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology*, **10**: 1756-1766.
- Bowden, R. D., Rullo, G., Stevens, G. R. y Steudler, P. A. 2000. Soil fluxes of carbon dioxide, nitrous oxide, and methane at a productive temperate deciduous forest. *Journal of Environmental Quality*, **29**: 268–276.
- Campos, C. 2014. Trends in soil respiration on the eastern slope of the Cofre de Perote Volcano (Mexico): Environmental contributions. *Catena*, **114**: 59-66.
- Castillo, M. 2003. Procesos exógenos en la delegación Magdalena Contreras, Ciudad de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM. México.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. CONABIO-Instituto de Biología, UNAM-Agrupación Sierra Madre, México.
- Chapin III, F. S., Matson, P. A. y Vitousek, P. 2011. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer Science & Business Media.
- Coleman, D. C. y Crossley Jr, D. A. 2004. Fundamentals of soil ecology. Academic press.
- Covalada, S., Prat, C., García-Oliva, F., Etchevers, J., Gallardo, J. y Paz, F. 2009. Flujos de CO₂ edáfico en un transecto de bosques de pino-encino afectados

por actividad antrópica en la microcuenca de Atécuaro (Michoacán, México).
Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Cuevas-Ávila, A. 1962. Estudio geográfico de la delegación Magdalena Contreras.
Tesis de maestría en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México.

Curiel Yuste, J., Janssens, I. A. y Ceulemans, R. 2005. Calibration and validation of
an empirical approach to model soil CO₂ efflux in a deciduous forest.
Biogeochemistry, **73**: 209–230.

Davidson, E., Belk, E. y Boone, R. D. 1998. Soil water content and temperature as
independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate
mixed hardwood forest. *Global change biology*, **4**: 217-227.

Delgadillo, E. 2011. Productividad primaria neta de los bosques templados de la
cuenca del río Magdalena. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas. Facultad
de Ciencias, UNAM, México.

Edwards, C. A., Reichle, D. E. y Crossley Jr, D. A. 1970. The role of soil invertebrates
in turnover of organic matter and nutrients. In *Analysis of temperate forest
ecosystems* (pp. 147-172). Springer Berlin Heidelberg.

Emmerich, W. E. y Verdugo, C. L. 2008. Precipitation thresholds for CO₂ uptake in
grass and shrub plant communities on Walnut Gulch Experimental
Watershed. *Water Resources Research*, **44**.

- Ekschmitt, K., Liu, M., Vetter, S., Fox, O. y Wolters, V. 2005. Strategies used by soil biota to overcome soil organic matter stability—why is dead organic matter left over in the soil? *Geoderma*, **128**: 167-176.
- Eswaran, H., Van Den Berg, E., y Reich, P. 1993. Organic carbon in soils of the world. *Soil science society of America journal*, **57**: 192-194.
- Falloon, P., Jones, C. D., Ades, M. y Paul, K. 2011. Direct soil moisture controls of future global soil carbon changes: An important source of uncertainty. *Global Biogeochemical Cycles*, **25**.
- Frank, A. B. y Dugas, W. A. 2001. Carbon dioxide fluxes over a northern, semiarid, mixed-grass prairie. *Agricultural and Forest Meteorology*, **108**: 317-326.
- Finzi, A. C., Allen, A. S., DeLucia, E. H., Ellsworth, D. S. y Schlesinger, W. H. 2001. Forest litter production, chemistry, and decomposition following two years of free-air CO₂ enrichment. *Ecology*, **82**: 470-484.
- Gamboa, A.M. y Galicia, L., 2011. Differential influence of land use/cover change on topsoil carbon and microbial activity in low-latitude temperate forests. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **142**: 280–290.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adoptarlo a las condiciones de la República Mexicana) (No. QC980. 4 G3).

- Gornall, J., Betts, R., Burke, E., Clark, R., Camp, J., Willett, K., y Wiltshire, A. 2010. Implications of climate change for agricultural productivity in the early twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, **365**: 2973-2989.
- Han, G., Zhou, G., Xu, Z., Yang, Y., Liu, J. y Shi, K. 2006. Biotic and abiotic factors controlling the espacial and temporal variation in an agricultural ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, **39**: 418-425.
- Hanson, P. J., Edwards, N. T., Garten, C. T. y Andrews, J. A. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry* **48**: 115–146.
- Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A. F. S., Ekblad, A., Högberg, M. N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius, M. y Read, D. J. 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* **411**: 789–792.
- Huxman, T. E., Snyder, K. A., Tissue, D., Leffler, A. J., Ogle, K., Pockman, W. T. y Schwinning, S. 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, **141**: 254-268.
- Huxman, T. E., Cable, J. M., Ignace, D. D., Eilts, J. A., English, N. B., Weltzin, J. y Williams, D. G. 2004. Response of net ecosystem gas exchange to a simulated precipitation pulse in a semi-arid grassland: the role of native versus non-native grasses and soil texture. *Oecologia* **141**: 295-305.

- Ikkonen, E., Ángeles, C. E. y García, C. N. E. 2004. Producción de CO₂ en Andosoles afectados por incendios forestales en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo. *Terra: Organo Cientifico de la Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, AC*.
- Irmler, U. 2000. Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests. *Pedobiologia* **44**: 105-118.
- Isermeyer, H. 1952. Estimation of soil respiration in closed jars. *Method in applied soil microbiology and biochemistry. Academy, London*, 214-216.
- Jassal, R. S., Black, T. A., Novak, M. D., Gaumont-Guay, D. y Nesic, Z. 2008. Effect of soil water stress on soil respiration and its temperature sensitivity in an 18-year-old temperate Douglas-fir stand. *Global Change Biology*, **14**: 1305-1318.
- Jujnovski, J. 2006. Servicios ecosistémicos relacionados con el recurso agua en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Kessavalou, A., Doran, J. W., Mosier, A. R. y Drijber, R. A. 1998. Greenhouse gas fluxes following tillage and wetting in a wheat-fallow cropping system. *Journal of Environmental Quality*, **27**: 1105-1116.
- Khoo, H. H. y Tan, R. B. 2006. Life cycle investigation of CO₂ recovery and sequestration. *Environmental science and technology*, **40**: 4016-4024.

- Kuzyakov, Y. y Cheng, W. 2001. Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, **33**: 1915–1925.
- Lal, R. 2004. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, **304**:1623-1627.
- Lal, R. 2005. Forest soils and carbon sequestration. *Forest ecology and management*, **220**: 242-258.
- Lavelle, P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Advances in ecological research*, **27**.
- Lavelle, P., Spain, A. V. 2001. Soil ecology. Springer Science and Business Media.
- Leñero, L. A., Nava, M., Ramos, A., Espinosa, M., de Jesús Ordoñez, M. y Jujnovsky, J. 2007. Servicios ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta ecológica*, **84** 53-64.
- Linn, D. M. y Doran J. W. 1984. Effects of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils. *Soil Science Society of America Journal*, **48**: 1267–1272.
- Liu, Y., Liu, S., Wang, J., Zhu, X., Zhang, Y. y Liu, X. 2014. Variation in soil respiration under the tree canopy in a temperate mixed forest, central China, under different soil water conditions. *Ecological research*, **29**: 133-142.
- Lou, Y., Zhou, X. 2006. Soil Respiration and the Environment. Elsevier

- Luan, J., Liu, S., Zhu, X., Wang, J. y Liu, K. 2012. Roles of biotic and abiotic variables in determining spatial variation of soil respiration in secondary oak and planted pine forests. *Soil Biology and Biochemistry*, **44**: 143-150.
- Maier, C. A., y Kress, L. W. 2000. Soil CO₂ evolution and root respiration in 11 year-old loblolly pine (*Pinus taeda*) plantations as affected by moisture and nutrient availability. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**: 347–359.
- Martínez, R. F. 2015. Variación espacio-temporal de la macrofauna edáfica en el bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena, D.F., México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- McCarthy, D. R. y Brown, K. J. 2006. Soil respiration responses to topography, canopy cover, and prescribed burning in an oak-hickory forest in southeastern Ohio. *Forest Ecology and Management*, **237**: 94-102. .
- Metting Jr. F. B. 1992. Soil microbial ecology: applications in agricultural and environmental management. Marcel Dekker, Inc.
- Moriyama, A., Yonemura, S., Kawashima, S., Du, M. y Tang, Y. 2013. Environmental indicators for estimating the potential soil respiration rate in alpine zone. *Ecological Indicators* **32**: 245-252.
- Munson, S. M., Benton, T. J., Lauenroth, W. K., y Burke, I. C. 2010. Soil carbon flux following pulse precipitation events in the shortgrass steppe. *Ecological research*, **25**: 205-211.

- Murty, D., Kirschbaum, M. U., Mcmurtrie, R. E. y Mcgilvray, H. 2002. Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? A review of the literature. *Global Change Biology*, **8**: 105-123.
- Nava, M. 2003. Los bosques de la cuenca alta del río Magdalena, DF, México. Un estudio de vegetación y fitodiversidad. Tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Nobel, P. S. y Palta, J. A. 1989 Soil O₂ and CO₂ effects on root respiration of cacti. *Plant and Soil* **120**: 263–271.
- Nobel, P. S. 2005. Physiochemical and environmental plant physiology. Elsevier Academic Press.
- Nyle C. B y Ray R. W. 2010. The nature and properties of soils. EUA: Prentice Hall
- Oades, J. M. 1984. Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant and soil* **76**: 319-337.
- Petersen, H., y Luxton, M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, 288-388.
- Raich, J. W. y Potter, C. S. 1995. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, **9**: 23-36.
- Raich, J. W. y Schlesinger, W. H. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, **44**: 81-99.
- Rome, F. A. O. (2006). FAO; 2007. The State of World Fisheries and Aquaculture,

- Schlesinger, W. H. 1999. Carbon sequestration in soils. *Science*, **284**: 2095.
- Schroeder, R. H. A., Rodríguez, V. I. D. y Carrillo, L. V. 2002. Evaluation of microbial respiration and ecotoxicity in contaminated soils representative of the petroleum producing region of southeastern México. *Terra*, **20**: 253-265.
- Singh, J. S. y Gupta, S. R. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The botanical review*, **43**: 449-528.
- Shi, W. Y., Tateno, R., Zhang, J. G., Wang, Y. L., Yamanaka, N. y Du, S. 2011. Response of soil respiration to precipitation during the dry season in two typical forest stands in the forest–grassland transition zone of the Loess Plateau. *Agricultural and forest meteorology*, **151**: 854-863.
- Smith, J. L. y Paul, E. A. 1990. The significance of soil microbial biomass estimations. *Soil biochemistry* **6**: 357-396.
- Solomon, S. 2007, December. IPCC (2007): Climate Change The Physical Science Basis. En *AGU Fall Meeting Abstracts* (Vol. 1, p. 01).
- Sponseller, R. A. 2007. Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Global Change Biology*, **13**: 426-436.
- Swift, M., Heal, O. W. y Anderson, J. M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press, Berkeley, CA.
- Tan, K. H. 2012. Environmental soil science. CRC Press.

- Tang, J., Baldocchi, D. D., Qi, Y. y Xu, L. 2003. Assessing soil CO₂ efflux using continuous measurements of CO₂ profiles in soils with small solid-state sensors. *Agricultural and Forest Meteorology*, **118**: 207-220.
- Tate, R.L. 1987. Soil organic matter: biological and ecological effects. New York, USA, John Wiley & Sons. 291 pp.
- Technicon Industrial Systems.1977a. Determination of nitrogen in BS digest. Technicon Industrial Method 334-74/B.
- Technicon Industrial Systems. 1977b. Nitrate and nitrite in soil extracts. Technicon Industrial Method, 487-77A.
- Thomey, M. L., Collins, S. L., Vargas, R., Johnson, J. E., Brown, R. F., Natvig, D. O. y Friggens, M. T. 2011. Effect of precipitation variability on net primary production and soil respiration in a Chihuahuan Desert grassland. *Global Change Biology*, **17**: 1505-1515.
- Valentini, R., Matteucchi, G., Dolman, H., Schulze, E.-D., Rebmann, C., Moors, E. J., Granier, A., Gross, P., Jensen, N. O., Pilgaard, K., Lindroth, A., Grelle, A., Bernhofer, C., Grünwald, T., Aubinet, M., Ceulemans, R., Kowalski, A. S., Vesala, T., Rannik, Ü., Berbigier, P., Lousteau, D., Gudmundsson, J., Thorgairsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncrieff, J., Montagnani, L., Minerbi, S. y Jarvis, P. G. 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, **404**: 861–865.

- Vargas, R. y Allen, M. F. 2008. Diel patterns of soil respiration in a tropical forest after Hurricane Wilma. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **113**.
- Wang, X. y Curtis, P. 2002. A meta-analytical test of elevated CO₂ effects on plant respiration. *Plant Ecology* **161**: 251-261.
- Wardle, D. A. y Lavelle, P. 1997. Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. Driven by nature: *Plant litter quality and decomposition*.
- Widén B. y Majdi H. 2001. Soil CO₂ efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: seasonal and diurnal variation. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 786–796.
- Wiskich, J. T. y Dry, I. B. 1985. The tricarboxylic acid cycle in plant mitochondria: its operation and regulation. En *Higher Plant Cell Respiration*, Springer Berlin Heidelberg, pp. 281-313.
- Wu, J. y Brookes, P. C. 2005. The proportional mineralisation of microbial biomass and organic matter caused by air-drying and rewetting of a grassland soil. *Soil Biology and Biochemistry*, **37**: 507-515.