

Principios Básicos de Biogeoquímica de los Ecosistemas Terrestres:

La Trasmutación de la Química terrestre por la Vida



Felipe García-Oliva
Yunuen Tapia-Torres
Pamela Chávez-Ortiz
José Alberto Morón-Cruz
Patricia Vélez Aguilar



Principios Básicos de Biogeoquímica de los Ecosistemas Terrestres: La Trasmutación de la Química Terrestre por la Vida

Felipe García-Oliva, Yunuen Tapia-Torres, Pamela Chávez-Ortiz, José Alberto Morón-Cruz y Patricia Vélez Aguilar

Esta publicación se aprobó de conformidad con las normas editoriales del IIES, UNAM.

Este libro fue arbitrado por pares académicos externos al IIES, UNAM.

Primera edición electrónica en formato PDF: 27 de junio de 2025
D.R.© Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria s/n, Alcaldía Coyoacán, C.P. 04510, Ciudad de México, México

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES-UNAM) Antigua carretera a Pátzcuaro 8701, colonia Exhacienda de San José de la Huerta, C. P. 58190, Morelia, Michoacán, México www.iies.unam.mx

Diseño editorial y armado: Kenari García Álvarez

Diseño de Figuras: Eréndira García Álvarez

Diseño de Portada: Eréndira García Álvarez

ISBN 978-607-587-582-8

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales.

Este libro se distribuye gratuitamente en versión PDF.

Disponible en la página de publicaciones del IIES, UNAM:

<https://www.iies.unam.mx/comunicacion-cientifica/materiales-disponibles/libros/>

Hecho en México

Principios Básicos de Biogeoquímica de los Ecosistemas Terrestres: La Trasmutación de la Química Terrestre por la Vida

Felipe García-Oliva, Yunuen Tapia-Torres, Pamela Chávez-Ortiz, José Alberto Morón-Cruz y Patricia Vélez



Universidad Nacional Autónoma de México



Instituto de Investigaciones en Ecosistemas
y Sustentabilidad

Este trabajo fue con el apoyo del proyecto: “Libro de texto: Biogeoquímica: entendiendo el funcionamiento de los ecosistemas terrestres”, financiado por PAPIIME-DGAPA-UNAM (PE207418). A los revisores anónimos por sus comentarios, los cuales mejoraron sustancialmente el presente libro.

Felipe García-Oliva

Licenciatura en Geografía, UNAM (1986), Doctorado en Ecología, UNAM (1992), Estancia Posdoctoral en Colorado State University, USA (1993-1994), Estancia Sabática IRNA-CSIC, España (2003-2004) y Universidad de Santiago de Compostela (2015-2016). Actualmente es Investigador Titular C, TC en el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM, campus Morelia. Nivel 3 del SNI (desde 2012). Líneas de investigación: biogeoquímica terrestre, dinámica de C en ecosistemas terrestres, interacción entre la diversidad de microorganismos de suelo, la diversidad de plantas y la dinámica de nutrientes, análisis de degradación y restauración de suelos, biogeoarqueología. Cargos honorarios: Coordinar General del Programa Mexicano del Carbono (2005-2010). Presidente de la Sociedad Iberoamericana de Química y Física Ambiental (2011-2023), secretario del Consejo directivo de la Sociedad Científica Mexicana de Ecología (2016-2017), miembro de la Academia Mexicana de Ciencias (desde 2007), Lead Author for Climate Change and Land: an IPCC Special Report (2017-2019).

Yunuen Tapia Torres

Es Ingeniera Bioquímica por el Instituto Tecnológico de Morelia, Maestra en Ciencias Biológicas y Doctora en Ciencias por el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM. Realizó una estancia posdoctoral en el laboratorio de Ecología Microbiana en el CINVESTAV Irapuato y otra estancia posdoctoral en el laboratorio Interinstitucional de Magnetismo Natural del Instituto de Geofísica de la UNAM. Actualmente es profesora de carrera asociada C de tiempo completo. Pertenece al Sistema Nacional de Investigadores nivel 1. Líneas de investigación: Biogeoquímica de suelos, Fósforo y seguridad Alimentaria, Estequiometría ecológica, Ecología microbiana y Enzimología de suelos.

Pamela Chávez Ortiz

Pamela Chávez Ortiz se formó como Ingeniera Bioquímica en el Instituto Tecnológico de Morelia, donde surgió su interés por los procesos metabólicos microbianos y por la búsqueda de alternativas para mitigar problemas ambientales, como la contaminación del suelo. Cursó la maestría y doctorado en Ciencias Biológicas en la Universidad Nacional Autónoma de México, donde se enfocó en biogeoquímica de ecosistemas terrestres, buscando aplicar el estudio de la dinámica de los elementos C, N y P en problemas relacionados con los suelos agrícolas, como la contaminación por el herbicida glifosato, y el efecto de los fertilizantes fosfatados, tanto orgánicos como inorgánicos, en la actividad microbiana del suelo, actividad enzimática y su efecto en la dinámica de C, N y P. Actualmente es profesora de asignatura en la materia de Biogeoquímica a nivel licenciatura en la ENES campus Morelia.

José Alberto Morón Cruz

José Alberto Morón Cruz es Ingeniero Bioquímico, con formación de maestría en Ciencias de la Sustentabilidad en la Universidad Nacional Autónoma de México, actualmente candidato a doctor en Ciencias Biológicas en la UNAM y profesor de asignatura de la materia de Biogeoquímica en la Licenciatura en Ciencias Ambientales de la ENES campus Morelia. Está interesado en estudiar los procesos que conducen al uso eficiente del fósforo, un elemento reconocido como un recurso no renovable importante para la producción agrícola, el cual se utiliza de manera ineficiente e irracional en los campos agrícolas de México. Ante esta problemática, el objetivo de Morón-Cruz es evaluar la sustentabilidad del uso del fósforo en los suelos para obtener valores de eficiencia y rendimiento económico.

Patricia Vélez Aguilar

La Dra. Vélez (ORCID 0000-0002-4449-8977) obtuvo su grado de licenciatura como Bióloga (2008), maestría (2010) y doctorado (2014) en el Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por su trabajo en hongos marinos. Posteriormente, realizó dos estancias postdoctorales en la UNAM y el CICESE estudiando ecología molecular de hongos de agua dulce y de aguas profundas respectivamente. Ahora, es Investigadora Titular en el Instituto de Biología de la UNAM, donde su trabajo tiene como objetivo explorar la diversidad, ecología y uso potencial de las comunidades de hongos microscópicos, particularmente en ecosistemas marinos y amenazados. Actualmente, se desempeña como miembro del Grupo de Especialistas en Hongos Acuáticos de la IUCN (La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza); y como editora en la Revista Mexicana de Biodiversidad y MycoIndia Journals.

El silencio era absoluto: Osman enmudeció, ni un insecto, ni una hoja, ni el viento, ni el río lejano, nada, el silencio y esa película oscura que recortaba a Juan, una línea de sombra a su alrededor, todo me hizo saber que algo cambiaba y que el cambio era terrible y maravilloso.

Mariana Enriquez, *Nuestra parte de noche*

Índice Temático

PREFACIO	12
CAPITULO 1. INTRODUCCIÓN A LA BIOGEOQUÍMICA	
1.1. Breve historia de la Biogeoquímica	13
1.2. Conceptos generales en la Biogeoquímica	15
PRIMERA PARTE. NOCIONES QUÍMICAS, BIOQUÍMICAS Y BIOLÓGICAS PARA ENTENDER LA BIOGEOQUÍMICA.	
CAPITULO 2. PRINCIPIOS DE QUÍMICA PARA ENTENDER LA BIOGEOQUÍMICA	
2.1. Características químicas de los elementos y moléculas	18
2.2. Abundancia de los principales elementos en la Tierra.	19
2.3. Clasificación de los ciclos biogeoquímicos.	20
CAPÍTULO 3. PRINCIPIOS DE BIOQUÍMICA PARA ENTENDER LA BIOGEOQUÍMICA	
3.1. Introducción.	21
3.2. Carbohidratos	21
3.2.1 Clasificación de los carbohidratos	22
3.3. Proteínas	23
3.3.1. Clasificación de las proteínas con base en su estructura	24
3.4. Enzimas	25
3.4.1. Mecanismo de acción de las enzimas	25
3.4.2. Clasificación de las enzimas	26
3.4.3. Factores que influyen en la actividad de las enzimas	28
CAPITULO 4. METABOLISMO CELULAR	
4.1. Introducción al metabolismo	30
4.2. Tipos de células: procariotas y eucariotas	30
4.3. Clasificación de organismos por su metabolismo	31
4.4. Catabolismo: de energía luminosa a energía química	32
4.4.1. Fotosíntesis oxigénica	33
<i>Fase luminosa o reacciones dependientes de la luz</i>	34
<i>Fase oscura de la fotosíntesis: Reacciones independientes de la luz</i>	35
4.4.2. Fotosíntesis anoxygenica	36
4.5. Anabolismo: de materia a energía	37
4.5.1. Respiración aerobia	37
4.5.2. Respiración anaerobia y fermentación	40
4.6. La importancia de la fotosíntesis y respiración celular en los ciclos biogeoquímicos	41

SEGUNDA PARTE. PROCESOS DE LA DINÁMICA DE NUTRIENTES EN LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES

CAPÍTULO 5. PROCESOS GEOQUÍMICOS DE LA BIODISPONIBILIDAD EN EL SUELO.

5.1. Introducción	43
5.2. El principal solvente en los ecosistemas terrestres: agua en el suelo.	43
5.3. pH de la solución del suelo.	46
5.4. Almacenes inorgánicos de nutrientes en el suelo.	48
5.4.1. Nutrientes en la solución del suelo.	50
5.4.2. Nutrientes potenciales y su liberación por intemperismo.	51
5.4.3. Nutrientes en superficies de intercambio catiónico.	53
5.4.4. Nutrientes ocluidos.	55

CAPITULO 6. PROCESOS BIOGEOQUÍMICOS DE LA BIODISPONIBILIDAD EN EL SUELO: COMPUESTOS ORGANICOS.

6.1. Introducción.	56
6.2. Materia orgánica particulada.	56
6.3. Materia orgánica disuelta.	61
6.4. Nutrientes en la biomasa microbiana.	61
6.5. Materia orgánica humificada.	62

CAPÍTULO 7. MICROORGANISMOS DEL SUELO

7.1. Introducción.	64
7.2. Diversidad taxonómica	65
7.3. Diversidad funcional	66

CAPÍTULO 8. ADQUISICIÓN Y USO DE NUTRIENTES POR LAS PLANTAS.

8.1. Introducción.	67
8.2. Mecanismos a adquisición de nutrientes de las plantas.	67
8.2.1. Transporte pasivo	70
8.2.2. Transporte activo	70
8.2.3. Transporte metabólico	70
<i>Transportadores de nutrientes en pared celular.</i>	
<i>Exudados radicales</i>	
<i>Simbiosis con microorganismos</i>	
8.3. Uso de nutrientes por la planta	73

TERCERA PARTE CICLOS BIOGEOQUÍMICOS DE LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES.

CAPÍTULO 9. CICLO DEL CARBONO EN LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES.

9.1. Introducción.	76
9.2. Almacenes y flujos de carbono en los ecosistemas terrestres	79

CAPÍTULO 10. EL CICLO DEL NITRÓGENO EN LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES.

10.1. Introducción.	82
10.2. Fijación del Nitrógeno atmosférico.	84
10.2.1. Fijación no biológica del nitrógeno atmosférico.	84
10.2.2. Fijación biológica del nitrógeno atmosférico.	84
10.3. Inmovilización microbiana del N	85
10.4. Amonificación (mineralización del nitrógeno).	86
10.5. Nitrificación.	86
10.6. ANAMMOX	87
10.7. Desnitrificación	87

CAPÍTULO 11. EL CICLO DE FÓSFORO EN LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES.

11.1. Introducción.	89
11.2. Dinámica geoquímica del fósforo.	91
11.3. Dinámica biogeoquímica del fósforo	93

CAPÍTULO 12. ESTEQUIOMETRÍA ECOLÓGICA

12.1. Introducción.	95
12.2. Procesos para mantener la estequiometría ecológica: homeostasis y eficiencia de uso de nutrientes.	96
12.2.1. Homeostasis y eficiencia de uso de nutrientes de las plantas para mantener la estequiometría ecológica.	97
12.2.2. Homeostasis y eficiencia de uso de nutrientes de los microorganismos del suelo para mantener la estequiometría ecológica.	98

BIBLIOGRAFIA.	100
INDICES DE CONCEPTOS	104

INDICE DE TABLAS

Tabla 4.1. Diferentes tipos de metabolismo de acuerdo con la fuente de energía y carbono que utilizan.	32
Tabla 6.1. Ejemplos de polímeros, las enzimas que lo despolimerizan y el monómero producido. En paréntesis está el peso molecular de cada una de las biomoléculas en kilodalton (kDa).	59

INDICE DE FIGURAS

3.1. Ejemplo de estructura de monosacáridos	22
3.2. Ejemplo de enlace peptídico.	24
4.1. Cadena de transporte de electrones durante la respiración aeróbica dentro de la mitocondria (modificado de Salomón et al. 2015).	39
5.1. Proporción relativa de los tres tipos de agua en el suelo, valor del punto de marchitamiento y valor de la capacidad de campo en suelos con diferentes tipos de textura (modificado de Brady, 1990).	45
5.2. Principales almacenes y flujos de nutrientes en el suelo. Las líneas café corresponden a los flujos de nutrientes, las líneas verdes corresponden los flujos de energía y la línea amarilla corresponde a la energía del sol.	49
6.1. Representación gráfica del proceso de despolimerización de moléculas orgánicas con N por medio de la actividad de las coenzimas producidas por los microorganismos del suelo.	60
8.1. Movimiento del agua dentro de la planta por el proceso de tenso-evapotranspiración.	69
9.1. Ciclo del carbono en los ecosistemas terrestres (modificado de Paul 2007).	78
9.2. Porcentaje del contenido de carbono en los principales almacenes en cuatro ecosistemas terrestres. BC: bosque de coníferas (Quintero et al., 2020), BM: bosque mixto (García-Oliva et al., 2014), SBC: selva baja caducifolia (Jaramillo et al., 2003) y PD: pastizal desértico (García-Oliva et al., 2018).	81
10.1. Ciclo del nitrógeno en los ecosistemas terrestres (modificado de Paul and Clark, 1989).	83
11.1. Ciclo del fósforo en ecosistemas terrestres.	90
11.2. Proporción de diferentes formas de fósforo en suelos con diferente edad (modificado de Walker y Syers, 1976).	92

Prefacio

La crisis climática que estamos padeciendo en nuestro planeta nos exige identificar y entender a los principales factores que han desencadenado esta crisis. En gran medida, el clima es producto de la química atmosférica, la cual a su vez depende de los ciclos biogeoquímicos globales de los elementos. Por lo que comprender la dinámica de los ciclos biogeoquímicos es fundamental para poder afrontar esta crisis climática global.

El presente libro es una revisión de los principios básicos de biogeoquímica en los ecosistemas terrestres, desde la revisión de los conceptos fundamentales de otras disciplinas, tales como la química, la bioquímica, fisiología celular, edafología y microbiología, así como la revisión de los principales factores y procesos que determinan la dinámica de los elementos químicos en los ecosistemas terrestres y el estudio de los ciclos de tres de los principales elementos que conforman la vida (carbono, nitrógeno y fósforo).

Este libro busca ofrecer al lector una visión concisa e integrada de la biogeoquímica en los ecosistemas terrestres; por lo cual, para profundizar en cada tema específico, se recomienda consultar publicaciones especializadas. Por lo anterior, este libro no es una revisión del estado del arte de la biogeoquímica terrestre, sino que este es un libro de texto dirigido principalmente a estudiantes que cursan las licenciaturas relacionadas a este tema, pero que también puede ser atractivo para el público en general interesados en conocer estos temas. Este libro ha sido una demanda continua de los estudiantes de diferentes generaciones a lo largo de 20 años de impartir cursos de Biogeoquímica a nivel posgrado y en diferentes licenciaturas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), demanda que ahora se materializa.

Felipe García-Oliva
Febrero de 2025
Morelia, Michoacán, México

Capítulo 1. Introducción a la Biogeoquímica

1.1. Breve historia de la Biogeoquímica

La **Biogeoquímica** es una disciplina científica que estudia los procesos físicos, químicos, geológicos y biológicos que rigen la composición de las moléculas y los cambios que sufren, que contienen a los elementos químicos, en los ecosistemas de nuestro planeta. Particularmente, estudia los ciclos de los elementos fundamentales para la vida como el carbono, el nitrógeno, el fósforo y el azufre. Por lo que el estudio de la Biogeoquímica está enfocado en el entendimiento de los reguladores de los flujos de la materia y la energía en los ecosistemas y, por lo tanto, de su funcionamiento.

La Biogeoquímica como disciplina tiene una larga historia de formación, es decir, se fue creando lentamente durante los últimos 3 siglos basándose en los estudios de biología, geología y química (Gorham, 1991; Bianchi, 2021). En 1838, Schönbein propuso a la **Geoquímica** como la disciplina encargada de estudiar los procesos de transformación de los compuestos químicos en el planeta Tierra, que representa la disciplina que ha contribuido de manera importante con conceptos y métodos a la Biogeoquímica. Posteriormente, Vladímir Vernadsky publica su libro “La Biosfera” en 1926, donde reconoce a la vida como una de las esferas de la Tierra y que esta ha jugado un papel importante en la historia funcional del planeta. La consolidación de la Biogeoquímica ocurre en la segunda parte del siglo XX, siendo clave los trabajos pioneros de dinámica de nutrientes en lagos por Hutchison (1957) y en ecosistemas forestales en Hubbard Brooks por Bormann y Likens (1979). A partir de la última década del siglo XX y hasta la fecha, la Biogeoquímica ha tenido un rápido desarrollo apoyada por diferentes disciplinas convergentes que han aportados conceptos y métodos (Chávez-Vergara et al., 2022). Entre estas disciplinas tenemos a la **Genética de los Ecosistemas** (Whitham et al., 2006, Peñuelas et al., 2013), la **Estequiometría Ecológica** (Stener y Elser, 2002) y la **Ecología Global** (Schlesinger y Bernhardt, 2020).

En 1988, la Biogeoquímica se utilizó por primera vez el término Biogeoquímica, para hacer referencia a una nueva línea de investigación en México, específicamente dentro de la UNAM. A partir de entonces, ha crecido el interés por el estudio de la Biogeoquímica para entender el funcionamiento de los ecosistemas, tanto acuáticos como terrestres. Sin embargo, son pocos los grupos de investigación donde la Biogeoquímica sea el tema central y, por lo tanto, son pocas las instituciones académicas que cuentan con laboratorios de investigación en Biogeoquímica y que puedan promover la generación del conocimiento en

el país. Algunas de las instituciones en donde se pueden identificar laboratorios con líneas de investigación relacionadas a la Biogeoquímica son el CICESE, Tecnológico de Sonora, ECOSUR y la UNAM (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Instituto de Geología, Facultad de Estudios Superiores Iztacala y ENES-Unidad Morelia).

A pesar del lento desarrollo de la Biogeoquímica en el país, existen planes de estudio de licenciaturas relacionadas con las ciencias biológicas que cuentan con Biogeoquímica como asignatura obligatoria y algunas otras la incorporan como asignatura optativa (por ejemplo, las licenciaturas de Ecología y Ciencias Ambientales impartidas en la UNAM). La correcta enseñanza de la disciplina requiere de material didáctico en español que pueda utilizarse por profesores y alumnos, y que promueva y facilite la enseñanza teórica y práctica. Actualmente, los materiales escritos como libros de texto siguen siendo sin duda, la principal fuente de información y apoyo para la enseñanza dentro del aula a nivel licenciatura.

A nivel mundial, existe únicamente un libro de Biogeoquímica traducido al español (Schlesinger, 2020) y que aborda menos del 50% de los temas de los planes de estudio de las licenciaturas antes mencionadas, esto debido al enfoque de Biogeoquímica Global del libro. Por lo que el presente libro se diseñó con el objetivo de apoyar la docencia de la Biogeoquímica en México.

El presente libro está dividido en tres partes. En la primera parte, los capítulos son una revisión sobre los principios químicos, bioquímicos y de los metabolismos celulares, desde elementos químicos hasta células, relevantes para entender la dinámica de los nutrientes en los ecosistemas terrestres (Capítulo 2 al Capítulo 4). En la segunda parte, los capítulos revisan los procesos biogeoquímicos en diferentes compartimentos de los ecosistemas terrestres, centrándose en los procesos de transformación de nutrientes que se realizan principalmente en el suelo y que determinan la biodisponibilidad de los nutrientes (Capítulo 5 al Capítulo 8). En la tercera parte, los capítulos revisan la dinámica de tres nutrientes relevantes a escala de los ecosistemas terrestres (carbono, nitrógeno y fósforo), así como la interacción de estos tres nutrientes bajo un enfoque de la estequiometría ecológica (Capítulo 9 al Capítulo 12).

1.2 Conceptos generales de la Biogeoquímica

La Biogeoquímica es una disciplina de la ecología funcional que tiene como objetivo entender la dinámica de los elementos en la Tierra, así como los procesos que explican la transformación de sus diferentes moléculas desde escalas globales hasta escala de los ecosistemas locales. Sin embargo, para poder entender cada uno de los procesos involucrados en la transformación de una de las moléculas debemos tener siempre presente los siguientes principios generales:

A. La evolución de la química del planeta. Para poder entender los procesos biogeoquímicos actuales es necesario conocer cuál ha sido la historia de cómo ha cambiado la química de los diferentes componentes del planeta y que procesos han sido los responsables de estos cambios. Por ejemplo, si se compara la química atmosférica de los planetas internos del sistema solar (Venus, Tierra y Marte), Venus y Marte tienen mayor concentración de CO_2 que la atmósfera de la Tierra; en contraste, la concentración de nitrógeno (N) y oxígeno (O) atmosféricos son menores en Venus y Marte. Estas diferencias se deben principalmente a la **fotosíntesis** que toma CO_2 de la atmósfera y con la ayuda de la energía lumínica lo transforma en glucosa dentro de las células de los **organismos fototróficos** (i.e., como las cianobacterias o las plantas). Posteriormente, la glucosa es utilizada en la **respiración**, que es uno de los procesos metabólicos básicos que produce energía celular. Sin embargo, un subproducto de la fotosíntesis es la liberación de oxígeno a la atmósfera. Como resultado de la fotosíntesis, se incrementó la concentración del oxígeno reactivo en la atmósfera, permitiendo la producción de energía por medio de reacciones de oxidación. Por lo que la presencia de procesos biológicos, como la fotosíntesis, han modificado la química atmosférica del planeta, cambiando los ciclos globales de los elementos. Estos procesos biológicos han sido producto de la evolución biológica de los organismos.

B. La composición química de las fuentes de donde provienen los elementos químicos es importante para explicar los procesos de transformación de los nutrientes. La composición química de los diferentes tipos de rocas determina qué nutrientes pueden ser abundantes o escasos en los ecosistemas. Por ejemplo, hay tipo de rocas, como las rocas ígneas, que contienen fósforo (P) en sus minerales primarios (como la apatita) y otros tipos de rocas que no contienen P como las calizas. En el primer caso, los suelos derivados de basaltos van a tener P; sin embargo, este elemento va a ser poco abundante en los suelos derivados de granitos o calizas.

C. El balance químico reduce la dinámica de los nutrientes. El equilibrio químico busca reducir las cargas libres (positivas y negativas) y que se formen compuestos químicos estables, sin comportamiento iónico. El problema es que, si se llega al equilibrio químico en la solución del suelo o la columna de agua de los ecosistemas acuáticos, ya no puede haber intercambio de moléculas y elementos y, por tanto, se puede detener el flujo de los nutrientes hasta que se rompa dicho equilibrio químico. Este equilibrio químico puede reducir drásticamente la disponibilidad de los elementos. Los desequilibrios químicos lo pueden generar tanto factores abióticos (solubilización de cationes ácidos o alcalinos), como factores biológicos (producción de exudados), favoreciendo de esta manera los flujos de nutrientes en la solución del suelo o en la columna de agua de los ecosistemas acuáticos.

D. La dinámica de nutrientes requiere disponibilidad de energía y agua. La disponibilidad de agua es necesaria para que se realicen las reacciones químicas, así mismo la disponibilidad de energía es necesaria para que se pueden dar las transformaciones de las principales moléculas. Por lo que la ausencia de agua o energía disponible puede limitar drásticamente la dinámica de los nutrientes.

A lo largo del este libro presentaremos cómo los procesos de los diferentes componentes de los ecosistemas (por ejemplo, suelo, vegetación, atmósfera, etc.) pueden afectar el equilibrio químico en la solución del suelo. Por lo anterior, es importante comprender la interacción que hay entre las plantas, el suelo y la comunidad microbiana para el caso de los ecosistemas terrestres.

PRIMERA PARTE:

PRINCIPIOS QUÍMICOS, BIOQUÍMICOS Y
BIOLÓGICOS PARA ENTENDER
LA BIOGEOQUÍMICA.

CAPITULO 2. PRINCIPIOS DE QUÍMICA PARA ENTENDER LA BIOGEOQUÍMICA

2.1. Características químicas de los elementos y moléculas

En esta primera parte del libro es una revisión sobre los principios químicos, bioquímicos y biológicos relevantes para entender la dinámica de los nutrientes en los ecosistemas terrestres. El presente capítulo es un repaso de las características de los elementos químicos más importantes del planeta Tierra. Un elemento químico está compuesto por un átomo constituido por un núcleo que contiene a los protones con carga positiva y los neutrones sin carga eléctrica, y alrededor del núcleo están los electrones con carga negativa girando en una o más órbitas. El número de electrones en la última órbita de los elementos es de gran importancia para la formación de moléculas con otros elementos. Por ejemplo, el hidrógeno (H) tiene solamente un electrón, el carbono (C) tiene 4, nitrógeno (N) y fósforo (P) tienen 5 electrones y el oxígeno (O) 6 electrones. El número máximo de electrones que pueden estar en la última órbita es de 8 y se considera que los elementos que cumplen con esto son químicamente estable o inerte, como los gases nobles (ejemplo: helio o argón). Si uno revisa la tabla periódica de los elementos, la columna o grupo donde se encuentra los elementos les dice cuántos electrones tiene cada elemento en su última órbita.

Si un elemento no tiene 8 electrones en su última órbita, le permite formar moléculas con otros elementos cediendo o ganando electrones y si la combinación de los elementos completa los 8 electrones en la última órbita producen una molécula estable. Por ejemplo, la molécula del agua (H_2O) está conformado por el oxígeno que tiene 6 electrones en su última orbita y por dos átomos de hidrógeno que tienen un electrón en la última órbita. Así mismo, el amoníaco (NH_3) está formado por un átomo de nitrógeno con 5 electrones en la última órbita y 3 hidrógenos. El número de electrones que un elemento puede recibir o ceder de otros elementos para completar los 8 electrones en la última órbita se llama **valencia**. Por ejemplo, la valencia del H es de 1, ya que sólo puede ceder un electrón; mientras que el C tiene tres valencias (2, 4 y -4), ya que pueden ceder 2 o 4 electrones. Por ejemplo, el O tiene dos valencias (1 y 2), por lo que en el caso del dióxido de carbono (CO_2), el C tiene valencia de 4 y debe recibir dos electrones de dos oxígenos para que esta molécula sea estable.

Sin embargo, también podemos tener elementos y moléculas con cargas positivas y negativas, lo que se conoce como **iones**. Los iones que ceden electrones que se llaman **cationes** y los iones que aceptan electrones se llaman **aniones**. Los cationes acaban con carga positiva, como el calcio (Ca^{2+}) o el amonio (NH_4^+); en el caso del amonio tiene

un hidrógeno más que el amoníaco, por lo que puede ceder un electrón. En contraste, los aniones tienen carga negativa como el cloro (Cl^-) o el ortofosfato (PO_4^{3-}); en el caso ortofosfato que se une a 4 oxígenos, de los cuales 3 dejan una carga negativa, por lo tanto, el ortofosfato tiene 3 cargas negativas activas. Los iones son muy importantes, porque les permite formar otros compuestos estables, ya sea con otras moléculas orgánicas o inorgánicas o con otros iones. Así mismo, les ayuda en su movilidad dentro de la solución del suelo, ya que los iones siguen los gradientes eléctricos dentro de esta solución que depende de su pH (ácido, neutro o alcalino).

Otra característica importante de los elementos químicos es su **estado de oxidación**, es decir cuántos electrones han ganado o perdido en su forma iónica. Los estados positivos de oxidación pueden recibir oxígenos y los estados negativos de oxidación pierden oxígenos (o están en forma reducidas químicamente). Por ejemplo, el C tiene 4 estados de oxidación (-4, -2, 0, +2, +4) que puede formar una molécula oxidada como el CO_2 , pero también puede formar una molécula no oxidada como el metano (CH_4). Otro ejemplo es el nitrógeno que tiene 8 estados de oxidación (-3, -2, -1, +1, +2, +3, +4, +5), ya que pueden formar moléculas oxidadas como el nitrato (NO_3^-) o moléculas no oxidadas como el amoníaco (NH_3^+). El número de estados de oxidación que puede tener un elemento es importante porque nos puede decir la capacidad que tiene cada elemento para formar distintas moléculas y, por tanto, que tan reactivos son químicamente. El P y el azufre (S) son los elementos que tienen diversos estados de oxidación y son los elementos que pueden formar más variedad de moléculas. Así mismo, estos estados de oxidación positivos o negativos se relacionan comúnmente con liberación o demanda de energía química cuando se forma o disocia una molécula: ya que generalmente si se oxida hay liberación de energía y si se reduce generalmente hay demanda energía.

2.2. Abundancia de los principales elementos en la Tierra

Los elementos químicos no tienen la misma abundancia relativa en el Universo, sino que hay elementos más abundantes que otros. La abundancia relativa de los elementos depende de la historia de la formación de estos; el primer átomo que se formó en el Universo fue el hidrógeno (H) que tiene la estructura atómica más sencilla y con el menor peso atómico. El H fue formado en protoestrellas por medio de fusión termonuclear y con el paso del tiempo en estas estrellas, dos hidrógenos formaron un helio y en esas mismas condiciones de fusión nuclear, 3 helios formaron carbono y así sucesivamente se han ido formando elementos más pesados.

Por lo anterior, el hidrógeno y el helio son los elementos más abundantes en el universo (75% y 24%, respectivamente), seguidos por el C, N

y O y así sucesivamente todos los elementos químicos que conocemos en la tabla periódica. Los elementos más importantes en las biomoléculas de las células son H, O, C, N, P y S y los tres siguientes después del H tienen una abundancia relativa parecida en el universo (ocupan tercero, cuarto y sexto lugar en abundancia), pero el P ocupa el decimosexto lugar en abundancia relativa. Esta diferencia en la abundancia relativa nos puede dar una primera idea de por qué el P puede ser un elemento más limitante que los otros tres elementos (C, N y O).

Aunado a lo anterior, la abundancia de los elementos en la Tierra depende de su distribución en la **corteza terrestre** y en la **atmósfera**. Por ejemplo, el 46% de la corteza terrestre está formado por O, seguido por el silicio (27%) y después viene una serie de cationes como el aluminio, el hierro, el calcio etc., pero encontramos al P como un elemento poco abundante en la corteza, ya que tiene una abundancia menor al 0.1%. En el caso de la atmósfera, el P no está presente, sino que el 78% es N y el 21% es O. Derivado de lo anterior, la abundancia relativa de un elemento en la atmósfera o la corteza terrestre depende si su forma elemental o sus moléculas dominantes están en forma de gas o de compuestos sólidos.

2.3. Clasificación de los ciclos biogeoquímicos

Como consecuencia en qué estado de la materia dominan los elementos o sus moléculas que forman (ya sean gaseoso o sólidos), podemos separar los ciclos biogeoquímicos de los elementos en dos grandes grupos:

A. Ciclos gaseosos o atmosféricos, que se caracterizan por tener moléculas estables en estados gaseosos como el C, H, O y N, por lo que se pierdan más fácilmente de los ecosistemas por medio de la **volatilización**, es decir, que vuelvan a estar en un estado gaseoso y salen de los ecosistemas terrestres y marinos. Así mismo, la mineralización de sus moléculas orgánicas se realiza dentro de pared celular de los organismos vivos y se conoce como **mineralización biológica**.

B. Ciclos sedimentarios, los cuáles no tienen moléculas estables en estado gaseoso como el fósforo, hierro, sodio, etc. y pueden ser fácilmente ocluidos en moléculas estables en estado sólido. La **mineralización** de sus moléculas orgánicas se conoce como **bioquímica** y se realiza fuera de pared celular por medio de **coenzimas** en la solución del suelo o en la columna de agua de los ecosistemas acuáticos.

Sin embargo, hay elementos que pueden tener características de ambos ciclos, como el caso del azufre. En capítulos posteriores explicaremos con más detalles de los procesos de transformación y dinámica de los elementos de cada uno de los tipos de ciclos biogeoquímicos.

CAPÍTULO 3. PRINCIPIOS DE BIOQUÍMICA PARA ENTENDER LA BIOGEOQUÍMICA

3.1. Introducción

En el presente capítulo es un repaso sobre las características de las principales moléculas que son formadas dentro de la pared celular de los organismos vivos (las **biomoléculas**) y que juegan un papel muy relevante en los ciclos biogeoquímicos de los ecosistemas terrestres. Los elementos químicos más importantes que forman a las biomoléculas son **C, H, O, N, P y S**. Estos elementos son los bloques de construcción indispensables para la formación de estas biomoléculas, tales como los **carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos**. Por lo que los organismos vivos requieren adquirir estos elementos por diferentes procesos biogeoquímicos para poder formar las biomoléculas que requieren.

Las biomoléculas son vitales para cualquier organismo, ya que están involucradas en el mantenimiento y la regulación de diversos procesos metabólicos, son responsables de la estructura celular, intervienen en la regulación energética de los seres vivos, en la transferencia de información genética, así como en los procesos de catálisis y transformación de nutrientes. En este capítulo nos centraremos en las dos biomoléculas más importantes para la biogeoquímica: los carbohidratos y las proteínas, ya que los primeros son tanto una fuente de energía importante para la mayoría de los organismos, como forman parte de los tejidos más abundantes en los ecosistemas terrestres (i.e., celulosa); mientras que las segundas juegan un papel muy importante en la velocidad de las reacciones bioquímicas (específicamente las enzimas).

3.2. Carbohidratos

Los carbohidratos son todas las biomoléculas que tienen C unido a una molécula de agua y a otro elemento, cómo el P (fórmula general: CH_2O_n), por lo que también son conocidos como **hidratos de carbono**. Ejemplo de carbohidratos son la **glucosa**, la **fructosa** y la **lactosa**.

Las principales funciones de los carbohidratos son: la formación de estructuras celulares y la generación de energía para los **organismos heterótrofos**. Como ejemplo de la primera función es la pared celular de las plantas compuesta principalmente por celulosa. Así mismo, los carbohidratos, en particular la glucosa, al oxidarse genera energía a través de la respiración. Además de ser fuente de energía, los carbohidratos se encuentran unidos en compuestos biológicamente importantes como el **trifosfato de adenosina (ATP)**, que es una molécula clave en el sistema de transporte y almacenamiento

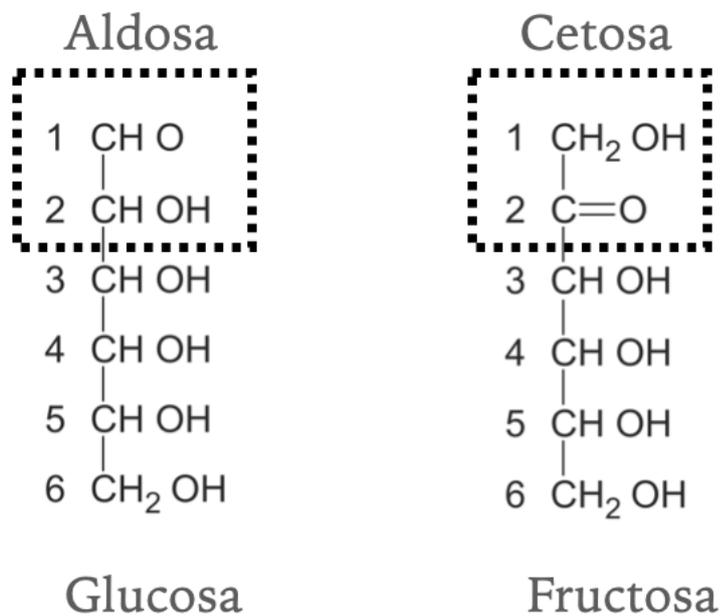
de energía biológica (al ATP se le llama la “moneda energética” de la célula, y contiene el azúcar ribosa). Los carbohidratos también están presentes en los ácidos nucleicos, que controlan la producción de enzimas y la transferencia de información genética. La principal fuente de los carbohidratos es por medio de la fotosíntesis, que utiliza al CO_2 atmosférico para formar la glucosa. En el capítulo 4 revisaremos con más detalles los metabolismos básicos celulares.

3.2.1 Clasificación de los carbohidratos

Los carbohidratos se clasifican con base al número de **grupos aldosa** y/o **cetosa** que contiene.

Los **monosacáridos** son los carbohidratos que no pueden ser **hidrolizados** en subunidades más simples. Además, el número de carbonos que contienen los monosacáridos define su nombre: la triosa con tres carbonos, la tetrosa con 4 carbonos, las pentosas que tienen 5 carbonos y las hexosas con 6 carbonos. Ejemplo de hexosas son la glucosa y fructosa, las cuales se diferencian en que la glucosa es una aldosa y la fructosa es una cetosa (Fig. 3.1).

Figura 3.1. Ejemplo de estructura de monosacáridos



Los **oligosacáridos** son **polímeros** de bajo peso molecular compuestos por monosacáridos, ya que pueden tener de 2 a 9 unidades de monosacáridos. Los oligosacáridos se clasifican por el número de monosacáridos que contiene: disacáridos, trisacáridos, tetrasacáridos, etc. Para formar un oligosacárido es necesario tener por lo menos dos monosacáridos unidos entre sí por un **enlace glucosídico**. El enlace glucosídico es un enlace covalente que une dos monosacáridos. Por ejemplo, la sacarosa es un disacárido compuesto por la unión de una glucosa y una fructosa. Los oligosacáridos desempeñan un papel clave en los procesos que tienen lugar en la superficie de las células, tales como señalización celular.

Los **polisacáridos** son compuestos de alto peso molecular formados por unidades repetidas de monosacáridos, unidos por enlaces glucosídicos. Un polisacárido debe tener diez o más unidades de monosacáridos. Ejemplos de polisacáridos son la **celulosa** (la principal molécula estructural de las plantas) y el **almidón** que constituye la principal reserva alimenticia de las plantas.

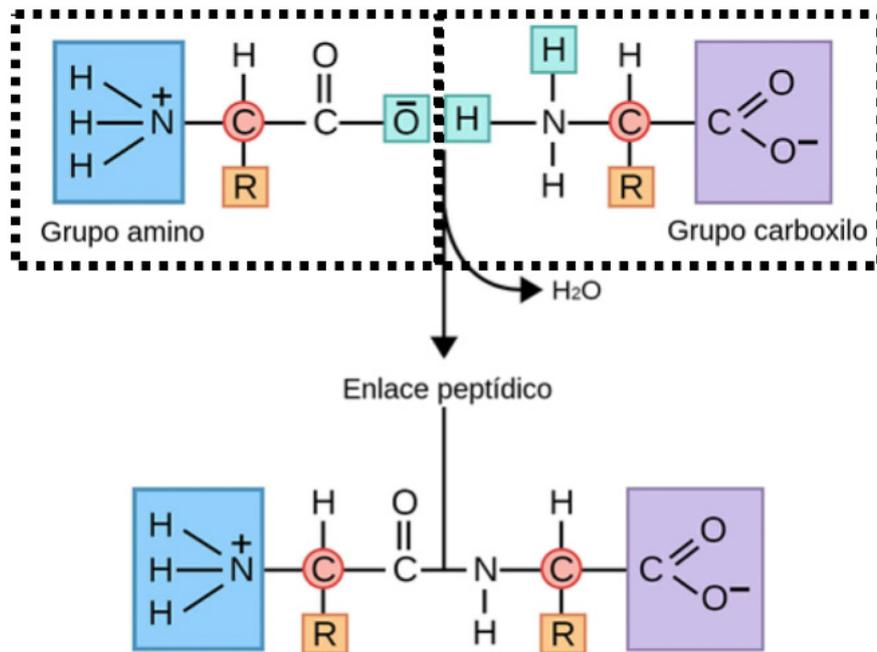
3.3. Proteínas

Las proteínas están formadas por elementos tales como C, H, O y N, y en menor cantidad por S. Las proteínas son polímeros de monómeros llamados **α -aminoácidos**, los cuales se conforman de un **α -carbono** unidos a un **grupo amino**, a un **grupo carboxilo** y **radical**, formando la estructura básica de los aminoácidos. De acuerdo con la estructura del radical, los α -aminoácidos pueden ser clasificados en neutrales (glicina, alanina, valina, leucina, isoleucina, prolina, fenilalanina, triptófano, metionina y cistina), ácidos (ácido aspártico y glutámico), polares (serina, treonina, cisteína, tirosina, asparagina, glutamina e hidroxiprolina) y básicos (lisina, histidina y arginina).

La síntesis de proteínas requiere de la presencia de todos los aminoácidos que los constituyen, si alguno de los aminoácidos no está presente o se encuentra en bajas cantidades, la síntesis de proteínas se puede inhibir. Algunas bacterias pueden sintetizar todos los aminoácidos que ellas necesitan, sin embargo, algunos organismos vivos, como los humanos, requieren obtener los aminoácidos ya formados por otros organismos por medio de la alimentación.

Los aminoácidos se unen entre sí por medio de **enlaces peptídicos** (Fig. 3.2), los cuales son un enlace entre el grupo carboxilo de un aminoácido y un grupo amino del otro aminoácido. La formación de este enlace peptídico entre aminoácidos se lleva a cabo en los **ribosomas** de las células durante el proceso de traducción del **ARN**.

Figura 3.2. Ejemplo de enlace peptídico



El resultado de este enlace es un compuesto denominado **péptido**, cuando el número de aminoácidos unidos es mayor 10 aminoácidos se llaman **polipéptido**, y cuando hay más de 50 aminoácidos son denominados **proteínas**. Las proteínas son biomoléculas indispensables para la función de los organismos vivos, tales como funciones estructurales, catalíticas, regulan el metabolismo, funciones de transporte, protección, etc.

3.3.1 Clasificación de las proteínas con base a su estructura

A. **La estructura primaria** es la secuencia lineal de aminoácidos que se encuentran en la cadena polipeptídica. Esta estructura es útil para identificar los aminoácidos presentes, su número y secuencia. Muchas de las propiedades de las proteínas están determinadas por su composición de aminoácidos, la cual puede ser observada en la estructura primaria.

B. **La estructura secundaria** presenta los puentes de hidrógeno (H) que se enlazan entre el oxígeno (O) de los grupos carboxilo y los átomos de H de las amidas de la cadena peptídica. Estos enlaces generan una estructura en forma de hélices (llamadas hélice alfa) o láminas (conocidas como lámina plegada beta).

C. **La estructura terciaria** es la forma en tres dimensiones de la estructura de la proteína, que surge a partir del plegamiento de las cadenas polipeptídicas. En esta estructura se muestran enlaces covalentes, puentes de hidrógeno, atracciones electrostáticas, interacciones de Van der Waals y puentes disulfuro (S-S) que se presentan entre el aminoácido cisteína que contiene azufre en su cadena lateral.

D. **La estructura cuaternaria** es la asociación de dos o más cadenas peptídicas en la molécula de la proteína. Las proteínas que tienen más de un péptido son llamados oligómeros y las cadenas individuales son llamadas subunidades. En esta representación se muestran las mismas interacciones y enlaces que en la estructura terciaria. La estructura cuaternaria describe la manera en que las subunidades están ubicadas en tres dimensiones.

3.4. Enzimas

De todas las funciones de las proteínas, la **catálisis** es probablemente una de las más importantes. A los catalizadores biológicos de los organismos vivos que favorecen las reacciones metabólicas se les denominan **enzimas**.

3.4.1. Mecanismo de acción de las enzimas

Leonor Michaelis y **Maud Menten** postularon que las enzimas actúan como catalizadores y siguen el principio de la ley de catálisis química de Ostwald. Para llevarse a cabo una reacción enzimática, es necesario en primer punto tener la enzima específica para la reacción y el sustrato (1). Posteriormente, estos dos se ensamblan formando el complejo enzima-sustrato (2). La formación del complejo conduce a la formación de un complejo en estado de transición, el cual posteriormente modifica al sustrato para generar productos y liberar a la enzima (3) como se muestra a continuación:

Enzima + sustrato (1) → Complejo enzima – sustrato (2) → productos + enzima (3)

Un sustrato se une generalmente a una pequeña porción de la enzima llamada sitio activo, mediante interacciones no covalentes. Este **sitio activo** suele estar situado en una hendidura en la proteína que consta de ciertos aminoácidos que son esenciales para la unión de la enzima con el sustrato. Existen dos modelos principales para describir este proceso de unión.

A. **Modelo de llave y cerradura**. En este modelo el sustrato debe encajar en el sitio activo, de forma similar a como una llave debe encajar en una cerradura para poder abrirla. Como las moléculas tanto de la enzima, como del sustrato son estructuras tridimensionales, la formación de un complejo enzima-sustrato requiere que las formas de los sustratos y los centros activos de las enzimas sean complementarias,

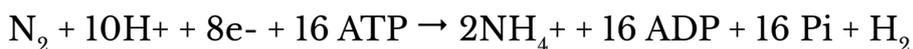
de lo contrario, la enzima y el sustrato no pueden unirse. La especificidad de algunas enzimas respalda el modelo de llave y cerradura.

B. Modelo de ajuste inducido. Este modelo toma en cuenta una propiedad importante de las proteínas: **la flexibilidad conformacional**. La flexibilidad conformacional es la propiedad que pueden tener las proteínas para cambiar su forma tridimensional. Este modelo propone que la forma del centro activo de la enzima cambia cuando una molécula de sustrato se une a dichas enzimas. El sitio activo tiene una forma tridimensional diferente antes de unirse al sustrato, el cual cambia después de que se forma el complejo enzima-sustrato. La unión del sustrato induce un cambio conformacional en la enzima que da como resultado un ajuste complementario después de que se une el sustrato. La enzima vuelve a su forma original una vez liberado el producto de la reacción.

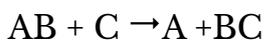
3.4.2. Clasificación de las enzimas

Las enzimas pueden catalizar distintos tipos de reacciones químicas. De acuerdo con el tipo de reacción, podemos clasificar a las enzimas en los siguientes grupos:

A. Oxido-reductasas: Este tipo de enzimas catalizan reacciones de oxidación-reducción, es decir de transferencia de electrones de una molécula a otra. Por ejemplo, en la fijación de nitrógeno, la enzima **nitrogenasa** cataliza la reducción del dinitrógeno (N_2) a amonio (NH_4^+), para lo cual también necesita electrones (e^-), protones (H^+) y energía química en forma de adenosin trifosfato (ATP).



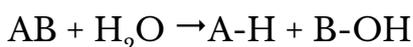
B. Transferasas: Las transferasas catalizan el movimiento o transferencia de grupos funcionales de una molécula a otra.



Por ejemplo, en la **glucólisis**, una transferasa llamada hexoquinasa, mueve un grupo fosfato de la molécula de ATP a la molécula de glucosa, quedando como productos glucosa-6-fosfato (G6P) y adenosin difosfato (ADP).



C. Hidrolasas: Las hidrolasas catalizan reacciones de **hidrólisis** en las cuales se rompen enlaces químicos por acción del agua (H_2O), disociando una molécula de sustrato en moléculas más sencillas. En estas reacciones, los átomos de H del agua formarán parte de una molécula mientras que el grupo hidroxil (OH) del agua formara parte de la segunda.



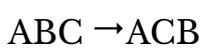
Por ejemplo, La ruptura de la **urea** catalizada por la **ureasa**, da como resultado **dióxido de carbono** (CO₂) y **amoníaco** (NH₃).



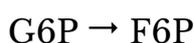
D. Liasas: Son enzimas que producen rupturas en compuestos por un mecanismo distinto a la hidrólisis o la oxidación, generando con esta actividad un doble enlace. Por ejemplo, en la **fermentación alcohólica**, el **piruvato** resultante del proceso de glucólisis es degradado por la **piruvato descarboxilasa**, quedando como productos **acetaldehído** y CO₂.



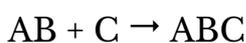
E. Isomerasas: estas enzimas catalizan el reordenamiento de átomos en una molécula de sustrato, llevando a cabo la transformación de un isómero de un compuesto químico en otro.



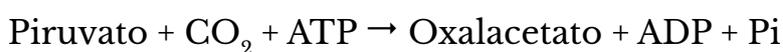
Por ejemplo, en la glucólisis, los átomos de la G6P son reordenados por la enzima glucosa 6-fosfato isomerasa, quedando como producto fructosa-6-fosfato (F6P).



F. Ligasas: este tipo de enzimas son capaces de catalizar la unión entre dos moléculas, dando lugar a un nuevo enlace químico. El ATP en este tipo de reacciones proporciona la energía necesaria para la formación de los nuevos enlaces.



Por ejemplo, en la gluconeogénesis (síntesis de glucosa) un paso es la síntesis de **oxalacetato** (molécula de 4 carbonos) a partir de piruvato (molécula de 3 carbonos) y CO₂ los cuales se unen por una ligasa (piruvato carboxilasa) utilizando energía (ATP)



3.4.3. Factores que influyen en la actividad de las enzimas

Se conocen diversos factores que alteran la actividad enzimática, entre los más importantes tenemos los siguientes.

A. Temperatura: un aumento en la temperatura provocará un incremento en la velocidad de reacción catalizada por las enzimas. El aumento de la temperatura genera un aumento en la **energía cinética** (energía de movimiento) de las moléculas que reaccionan, lo que provoca que se muevan de manera más rápida y, por lo tanto, las posibilidades de que se genere la reacción enzimática aumentan. Sin embargo, esto no se produce de manera lineal, ya que llega un momento que el aumento de temperatura puede generar **desnaturalización** de la proteína, reduciendo su actividad. Las enzimas tienen una temperatura óptima en la cual tendrán el máximo de actividad, por debajo de esta temperatura la actividad disminuirá por tener menor energía cinética en las moléculas a reaccionar, y por encima de esta temperatura habrá una disminución de la actividad debido a la desnaturalización.

B. pH: al igual que la temperatura, cada enzima tiene un pH óptimo en el cual tienen su mayor actividad, por encima o por debajo de este valor óptimo de pH, la actividad disminuye. Cambios de pH significan cambios en la concentración de iones de hidrógeno (H^+), los cuales afectan la estabilidad de los **enlaces electro-valentes** que ayudan a mantener la estructura terciaria de las moléculas de proteínas, por lo que cambios en el pH pueden cambiar la afinidad de la enzima por su sustrato, alterar la ionización de las cadenas laterales de aminoácidos en los centros activos de las enzimas y de las moléculas del sustrato.

C. Concentración de sustrato: en condiciones de baja concentración del sustrato se tiene una relación lineal entre la velocidad de reacción y la concentración del sustrato, es decir, la velocidad de la reacción enzimática aumenta con el aumento de la concentración del sustrato. Sin embargo, al incrementar la concentración de sustrato, se alcanza un punto en el que un aumento adicional en la concentración de sustrato no hace que la reacción sea más rápida, por lo que la velocidad de reacción no se ve afectada, debido a que la concentración de sustrato saturó todos los sitios activos de las enzimas, lo que se conoce como **concentración de saturación**.

D. Concentración de enzima: Si la concentración del sustrato se mantiene constante, la velocidad de reacción aumentará a medida que aumenta la concentración de la enzima. Esto se debe a que las enzimas forman complejos con los sustratos por poco tiempo. Los productos de la reacción se liberan rápidamente y la enzima queda entonces disponible para continuar con su actividad, siempre y cuando las enzimas no tengan un cambio conformacional permanente. Cuanto mayor sea la concentración de moléculas de enzima presentes, mayor será la cantidad de sustrato utilizada en un período de tiempo determinado, es decir, el sustrato se transformará a producto más rápidamente.

CAPITULO 4. METABOLISMOS CELULARES

4.1. Introducción al metabolismo

Como se mencionó en el Capítulo 1, los organismos vivos han modificado radicalmente los ciclos biogeoquímicos en la Tierra, por lo que en este capítulo vamos a hacer un repaso de los principales **metabolismos celulares** que han jugado un papel muy importante en los ciclos biogeoquímicos. El metabolismo se puede definir como todas aquellas reacciones bioquímicas en conjunto que se llevan a cabo dentro de una célula y que le permiten a un organismo realizar sus actividades: crecer, moverse, mantenerse y repararse así mismo, reproducirse y responder a estímulos. El metabolismo puede dividirse en dos tipos: **Catabolismo** y **Anabolismo**.

El catabolismo consiste en la ruptura de moléculas para producir energía química, mientras que el anabolismo es la construcción de biomoléculas que son necesarias para cada organismo. En resumen, moléculas grandes que se rompen por procesos catabólicos generan moléculas pequeñas y energía, los cuales son usadas para la construcción de moléculas más grandes en los procesos anabólicos que les sirven a las células para crecer. En el catabolismo la energía química se almacena en la molécula llamada **trifosfato de adenosina** (ATP), la cual se caracteriza por tener en un extremo tres grupos fosfato con cargas negativas juntas, que al romperse en su extremo liberan una gran cantidad de energía y generan **difosfato de adenosina** (ADP).

4.2. Tipo de células: procariotas y eucariotas

La unidad básica de todos los organismos es la célula. Algunos organismos están conformados por sólo una célula, como las bacterias y se conocen como unicelulares, mientras que otros organismos pueden estar formados de miles de millones de células como los encinos. Sin embargo, podemos clasificar las células en dos grandes tipos considerando la estructura de sus organelos: **procariotas** y **eucariotas**.

Las células procariotas son exclusivas de las **bacterias** y **arqueas** (reinos Eubacteria y Archaeobacteria). En cambio, las células eucariotas las podemos encontrar en las demás especies biológicas, desde hongos microscópicos hasta organismo multicelulares (reinos Protista, Plantae, Animalia y Fungi). Normalmente las células procariotas son más pequeñas que las células eucariotas. Por ejemplo, el diámetro promedio de la célula procariota (entre 0.1 y 5 μm) es de aproximadamente de una décima parte del diámetro promedio de la célula eucariota (entre 10 y 100 μm). Además, el ADN se encuentra en una región limitada de la célula llamada **nucleoide** en las células procariotas, a diferencia del **núcleo** de la célula eucariota que está rodeado de una doble **membrana fosfolipídica**. Por eso, al primer tipo de células se les llamó procariotas, que significa “antes del núcleo”. Ambos tipos de células tienen una **membrana plasmática** que rodea la célula. Sin embargo, en algunas células procariotas, la membrana plasmática puede plegarse hacia el interior para formar un complejo de membranas en el que tienen lugar las reacciones metabólicas de la célula.

4.3. Clasificación de organismos por su metabolismo

Los organismos vivos se pueden clasificar de acuerdo con la fuente que utilizan para obtener **energía** y **carbono**. En la tabla 4.1. se presenta los diferentes tipos de metabolismo y ejemplos de organismos con dichos metabolismos.

Dependiendo de la fuente de la energía, los organismos pueden ser **Fotótrofos** o **Quimiótrofos**. Los organismos Fotótrofos son aquellos organismos capaces de utilizar la energía luminosa y transformarla en energía química (ATP). Mientras que los organismos Quimiótrofos obtienen su energía por medio de oxidaciones químicas.

Dependiendo de su fuente de carbono, los organismos se clasifican en **Autótrofos** y **Heterótrofos**. Los autótrofos son aquellos organismos que pueden utilizar formas inorgánicas de carbono, a partir de las cuales, elaboran todos sus componentes celulares (bacterias, algas y plantas superiores). En contraste, los organismos heterótrofos utilizan fuentes orgánicas de carbono, tales como carbohidratos, lípidos, proteínas, etc.

Tabla 4.1. Diferentes tipos de metabolismo de acuerdo con la fuente de energía y carbono que utilizan

Fuente de energía	Fuente de carbono	Clasificación	Ejemplo
Luz	CO ₂	Foto-autotrofo ó Foto-litotrofo	Plantas, algas, cianobacterias
	Carbono orgánico	Foto-heterotrofo ó foto-organotrofo	Bacterias púrpuras y verdes no sulfúreas como <i>Rhodobacter</i> y <i>Chloroflexus</i> (Prescott, Harley, y Klein 2004).
Química	CO ₂	Quimio-autótrofo ó quimio-litótrofo	Bacterias nitrificantes como <i>Nitrobacter</i> y <i>Nitrosomonas</i> , bacterias oxidantes del hierro como <i>Thiobacillus ferrooxidans</i> (Prescott, Harley, y Klein 2004).
	Carbono orgánico	Quimio-heterótrofo o quimio-organótrofo	Protozoos, hongos, animales, la mayoría de las bacterias no fotosintéticas.

4.4. Metabolismos: de energía luminosa a energía química

Todos los seres vivos estamos compuestos de los mismos elementos químicos, aunque en diferentes proporciones. Los principales elementos químicos que forman las moléculas de los organismos son carbono (C), hidrógeno (H), oxígeno (O), nitrógeno (N), fósforo (P) y azufre (S). El aumento de la complejidad de las moléculas orgánicas dio lugar a las macromoléculas, como proteínas, lípidos, carbohidratos y ácidos nucleicos, indispensables para formar las células y para mantenerlas vivas (Capítulo 3).

Una de las hipótesis más aceptadas es que la formación abiótica de compuestos orgánicos en la tierra primitiva, se dio gracias al ambiente reductor que existía. Cuando se formó la vida, estos compuestos orgá-

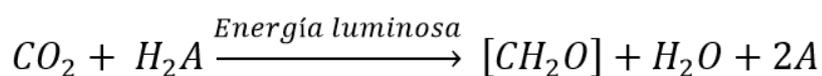
nicos que enriquecían los antiguos océanos fueron alimento para los primeros organismos unicelulares **heterótrofos**. Sin embargo, conforme la vida fue evolucionando y aparecieron los **organismos fotosintéticos**, la atmósfera se fue enriqueciendo de oxígeno y el ambiente reductor pasó a ser un ambiente oxidante, haciendo desfavorable la síntesis química de compuestos orgánicos. Actualmente, el carbono puede seguir formando moléculas orgánicas y ser parte de las células de todos los seres vivos gracias a la **fotosíntesis**.

4.4.1. Fotosíntesis oxigénica

Durante el proceso de la fotosíntesis, el dióxido de carbono (CO_2), un compuesto de C inorgánico es transformado a carbohidratos dentro de las células de los fotótrofos. Este proceso se puede llevar a cabo gracias a la energía que proviene de la luz solar, que es capaz de realizar la **fotólisis** del agua. La fotólisis del agua consiste en dividir esta molécula en los elementos que la componen (H y O), lo que genera una serie de reacciones de óxido-reducción y un enriquecimiento de protones (H^+) que posteriormente activan a la **enzima ATPasa**, que se encarga de transformar la molécula adenosín difosfato (ADP) en adenosin trifosfato (ATP). Por lo cual, la molécula del agua es un insumo muy importante para que se realice la fotosíntesis. El ATP es una molécula muy energética que sirve para proporcionar energía a las reacciones químicas que ocurren dentro de las células. De esta manera, la energía solar se transforma en energía química (ATP) que se utiliza posteriormente para transformar el C inorgánico en el C orgánico que forma las biomoléculas de las células.

La fotosíntesis es llevada a cabo por todos los organismos fotótrofos, ya sean procariotas o eucariotas, tanto aerobios y anaerobios. Los organismos eucariotas realizan la **fotosíntesis oxigénica** (aerobia, en presencia de oxígeno), como son las plantas superiores, las algas verdes, pardas y rojas multicelulares y las algas unicelulares (euglenoides, dinoflagelados, diatomes). En cambio, los organismos procariotas pueden realizar la fotosíntesis, tanto oxigénica, como las Cianobacterias, como de manera **fotosíntesis anoxigénica**, como las bacterias verdes del azufre, las bacterias verdes no sulfúreas, las bacterias púrpuras del azufre y las bacterias púrpuras no sulfúreas.

La reacción general del proceso de fotosíntesis es la siguiente:



Donde H_2A (H_2O) es un reductor general, A es el producto oxidado (O_2) y $[CH_2O]$ indica un hidrato de carbono general. En las plantas, algas y cianobacterias, el reductor general es el H_2O y el producto oxidado es el oxígeno molecular (O_2).

La ecuación general de la fotosíntesis es una manera resumida de explicar este proceso; sin embargo, omite los pasos intermedios que se llevan a cabo durante el proceso de fotosíntesis, ya que la energía luminosa no impulsa directamente la reacción y el H_2A no es un reductor directo del CO_2 . Podemos dividir la fotosíntesis en dos fases: la primera se encarga de la producción de energía utilizando a la luz solar (**fase luminosa**) y la segunda se encarga de la fijación de carbono (**fase oscura**), es decir la síntesis de moléculas orgánicas a partir de CO_2 . Esta segunda fase solo la pueden realizar los organismos **fotoautótrofos**.

Fase luminosa o reacciones dependientes de la luz

Los organismos fotosintéticos tienen la capacidad de absorber la luz solar debido a pigmentos, principalmente la **clorofila** (aunque existen otros como los carotenoides), los cuales tienen la capacidad de absorber distintas longitudes de onda. En el caso de la clorofila, se absorben las longitudes de onda correspondientes a los colores rojo y azul del espectro de luz visible. La clorofila, en las células eucariotas se encuentra en la membrana de estructuras membranosas en forma de sacos planos llamadas tilacoides, los cuales se encuentran dentro de un organelo llamado **cloroplasto**. Las moléculas de clorofila se agrupan con proteínas en la membrana de los tilacoides, y forman unidades definidas llamadas **fotosistemas**, que se encargan de absorber fotones de la luz solar y transformarlos a energía química. La absorción de fotones se lleva a cabo por una parte del fotosistema llamada complejos antena, que contienen pigmentos (clorofilas y pigmentos accesorios) unidos a proteínas. Cada complejo antena tiene la capacidad de absorber energía luminosa a distintas longitudes de onda y transferirla a otra porción del fotosistema denominada centro de reacción, compuesta por clorofila y proteínas, que incluye componentes que se encargan de transferir electrones, un paso clave para convertir la energía luminosa en energía química.

En la fotosíntesis, participan el fotosistema I y II, los cuales se distinguen por sus capacidades para absorber distintas longitudes de onda, 700 nm en el caso del fotosistema I (llamado P700) y 680 nm en el caso del fotosistema II (llamado P680). La clorofila que se encuentra en los complejos antena, captura la energía luminosa (en forma de **fotones**), ocasionando que uno de sus electrones se mueva a un estado de mayor energía, y transfiere su **energía de excitación** a otras moléculas de clorofila en un proceso conocido como resonancia. La energía

se transfiere hasta que llega a las moléculas de clorofila del centro de reacción, donde produce la transferencia electrónica, es decir, el movimiento de un electrón excitado de una molécula de clorofila, hacia una molécula aceptora de electrones.

La clorofila del centro de reacción queda deficiente de electrones. En el caso del Fotosistema I, estos electrones son reemplazados por otros electrones provenientes del Fotosistema II, y en este último, los electrones son reemplazados por los de la molécula de H_2O , la cual se disocia debido a que el fotosistema II oxidado es un agente oxidante muy fuerte, y en presencia de este, se lleva a cabo una reacción catalizada por una enzima que contiene manganeso, por lo que el agua se descompone en dos protones, dos electrones y oxígeno molecular. Los electrones se transfieren a la molécula P680 del Fotosistema II y los protones se liberan en la luz del tilacoide.

El aceptor final de electrones del fotosistema I (p700) es una molécula de nicotinamida adenina dinucleótido fosfato ($NADP^+$), la cual se reduce y produce NADPH. El NADPH se libera fuera de los tilacoides, en el **estroma** de los cloroplastos y proporciona electrones de alta energía, para impulsar reacciones anabólicas, como las reacciones de fijación de carbono. Durante el proceso de transferencia de electrones, estos pierden energía al pasar de un aceptor a otro, la cual se utiliza para bombear protones desde el estroma hacia la luz del tilacoide, a través de la membrana de tilacoide. La enzima ATP sintasa (ATPasa) que se encuentra en la membrana de los tilacoides, utiliza la energía del gradiente de protones para producir ATP, por medio de la fosforilación de moléculas de ADP. Debido a que la síntesis de ATP se acopla al transporte de electrones energizados por la luz solar, este proceso se llama **fotofosforilación**.

Fase oscura de la fotosíntesis: Reacciones independientes de la luz

La fase oscura corresponde a las reacciones de fijación de carbono, donde se utiliza la energía del ATP producida durante la fase luminosa, y los electrones contenidos en el NADPH. Las reacciones de la fase oscura se producen en el **estroma** del cloroplasto. Las reacciones de la fase oscura pueden producirse sin luz, pero se aceleran en presencia de esta. La fijación de carbono consiste en un proceso cíclico conocido como Ciclo de Calvin. El **ciclo de Calvin** se divide en 3 fases:

A. Absorción de CO_2 : El CO_2 atmosférico entra a los cloroplastos y reacciona con un compuesto de cinco carbonos fosforilado: la ribulosa bifosfato (RubP), proceso catalizado por la enzima ribulasa bifosfato carboxilasa oxigenasa, conocida como **RuBisCO**. Como producto queda un compuesto de 6 carbonos muy inestable, que se rompe en dos moléculas de tres carbonos, el **fosfoglicerato**. En este paso el carbono ya se encuentra “fijado” en una molécula orgánica.

B. Reducción de carbono: Se utiliza la energía química del ATP y la molécula reductora NADPH para reducir el fosfoglicerato en gliceraldehído-3-fosfato. Cada seis moléculas de CO_2 que entran al ciclo de Calvin pueden formar 12 moléculas de gliceraldehído 3-fosfato, que es el precursor para la formación de hexosas como la glucosa.

C. Regeneración de RubP: De cada 12 moléculas de gliceraldehído-3-fosfato, 2 se destinan a la producción de azúcares, y los 10 restantes se utilizan para regenerar el RubP. Los átomos de gliceraldehído-3-fosfato (10 moléculas de 3 átomos de carbono, es decir 30 átomos de carbono) se reacomodan nuevamente para formar seis moléculas de cinco carbonos de RubP y volver a iniciar el ciclo.

4.4.2. Fotosíntesis anoxigénica

En la sección anterior se describió la fotosíntesis oxigénica, que utiliza el agua como insumo para el transporte de electrones y produce oxígeno molecular. Sin embargo, algunas bacterias, como las bacterias verdes y púrpuras del azufre y las bacterias verdes y púrpuras no sulfúreas, realizan la fotosíntesis anoxigénica, es decir, no producen oxígeno durante este proceso.

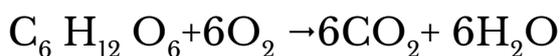
Para los procesos de oxido-reducción que se llevan a cabo con el objetivo final de reducir el NADP^+ a NADPH, las bacterias verdes y púrpuras utilizan donadores de electrones como el hidrógeno (H), el sulfuro de hidrógeno (H_2S), el azufre elemental (S) y algunos compuestos orgánicos que son fáciles de oxidar. Así mismo, las bacterias verdes y púrpuras por lo general solamente contienen un fotosistema, con pigmentos llamados **bacterioclorofilas** que tienen capacidades de absorción de la luz ligeramente diferentes a la clorofila de las plantas y cianobacterias. Debido a la ausencia del fotosistema II en estos organismos, están obligados a realizar la **fotofosforilación cíclica**, proceso que no puede utilizar el transporte de electrones para reducir NADP^+ , pero que sí utiliza la energía del gradiente de protones para generar ATP. Para reducir el NADP^+ estos microorganismos requieren utilizar directamente el gas hidrógeno, o bien utilizar el ATP producido para transferir electrones de dadores inorgánicos u orgánicos hacia el NAD^+ o NADP^+ .

4.5. Anabolismo: de materia a energía

4.5.1. Respiración aerobia

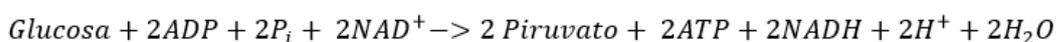
Dentro de las células, ocurren procesos catabólicos que convierten la energía de los enlaces químicos de los compuestos orgánicos (principalmente glucosa) en energía química almacenada en forma de ATP, a través de un proceso conocido como respiración celular. La respiración celular puede ser **aerobia** o **anaerobia**. La respiración aerobia requiere oxígeno, mientras que las rutas anaerobias, que incluyen la respiración anaerobia y la **fermentación**, no lo necesitan.

La mayoría de las células eucariotas y las procariotas realizan la respiración aerobia. Durante la respiración aerobia, los compuestos orgánicos se descomponen hasta formar dióxido de carbono y agua. La mayoría de las células utilizan al carbohidrato glucosa para producir energía. La reacción general para la respiración aerobia de la glucosa se resume de la siguiente manera:

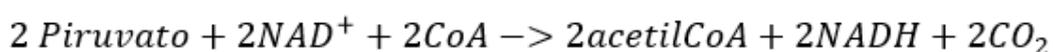


Las rutas químicas involucradas en la respiración aerobia de la glucosa las podemos resumir en cuatro etapas. En las eucariotas, la primera etapa (glucólisis) se presenta en el **citósol**, y las etapas restantes ocurren dentro de las **mitocondrias**. En bacterias y arqueas también se realizan estas rutas catabólicas, pero se producen en el citósol y en asociación con la membrana plasmática.

A. ETAPA 1. Glucólisis. Una molécula de glucosa se rompe para formar dos moléculas de piruvato de tres carbonos. Parte de la energía de la glucosa se captura con la formación de dos tipos de portadores de energía: ATP y NADH. La glucólisis está compuesta por 10 reacciones, las cuales las resumimos en la siguiente reacción general:



B. ETAPA 2: Formación de **acetil coenzima A.** Cada piruvato producido en la glucólisis entra a la mitocondria y se oxida en un compuesto de dos carbonos (el acetato). Luego se combina con la coenzima A, formando acetil coenzima A, cuya reacción es llevada a cabo por la enzima piruvato deshidrogenasa. De esta manera, se produce NADH y dióxido de carbono, el cual se libera a la atmósfera como un producto de desecho. La reacción general es la siguiente:



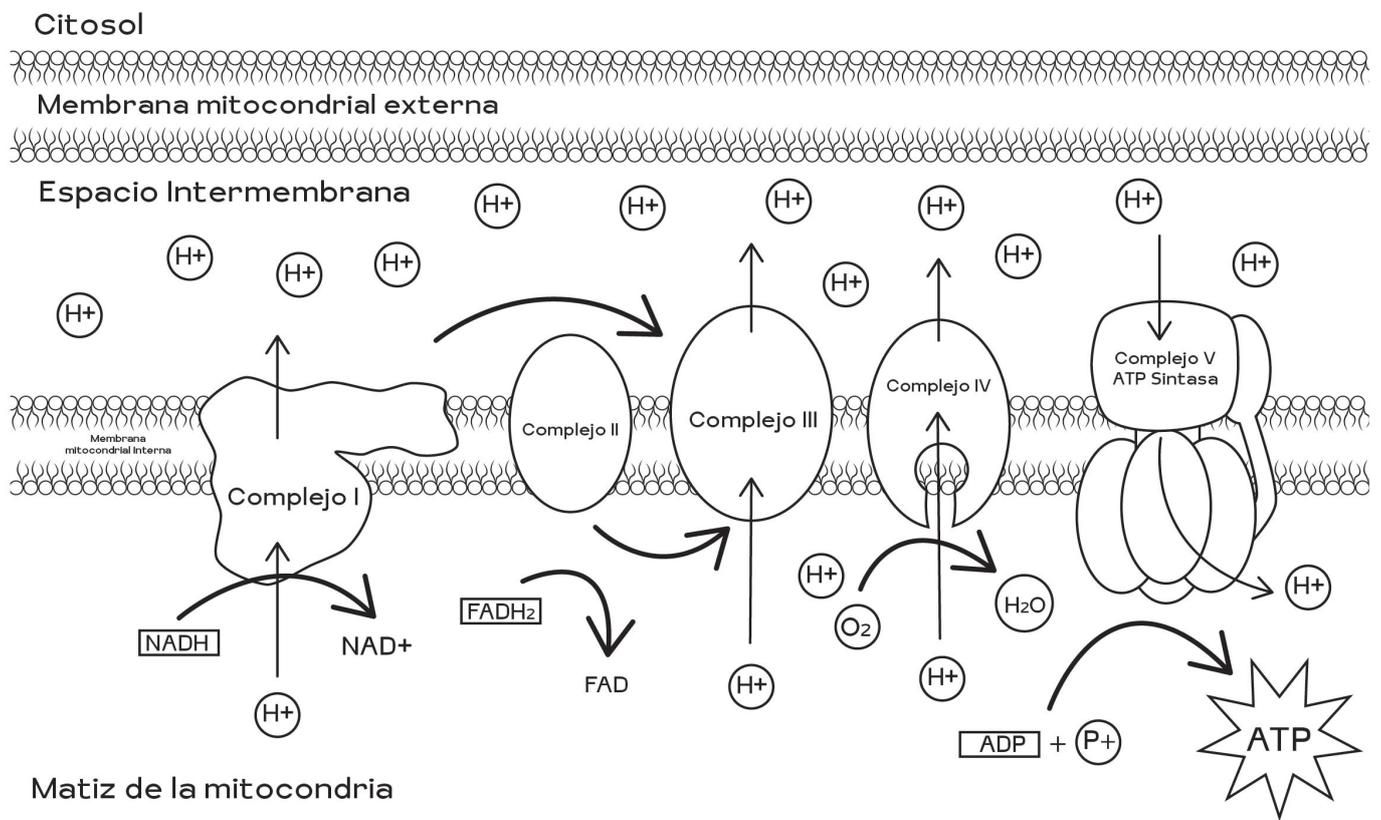
C. ETAPA 3: El ciclo del ácido cítrico, ciclo del ácido tricarboxílico o **ciclo de Krebs.** El ciclo del Krebs se compone por una serie de 8 reacciones químicas. En la primera el grupo acetato del acetil coenzima A se

combina con una molécula de cuatro carbonos (el oxaloacetato) para formar una molécula de seis carbonos (el citrato). Posteriormente, el citrato pasa por una serie de transformaciones químicas, perdiendo primero uno y después un segundo grupo carboxilo en forma de CO_2 . En el curso del ciclo de Krebs, el citrato se recicla a oxaloacetato, y el dióxido de carbono se libera al ambiente como un producto de desecho. En este ciclo sólo se forma un ATP y la mayor parte de la energía proporcionada por los pasos oxidativos del ciclo se transfiere como electrones ricos en energía al NAD^+ , formando NADH. Por cada grupo acetilo que entra en el ciclo del Krebs se producen tres moléculas de NADH y uno de FADH_2 . En este punto de la respiración aerobia, solo cuatro moléculas de ATP se han formado por mol de glucosa mediante fosforilación a nivel sustrato: dos durante la glucólisis y dos durante el ciclo de Krebs. La mayor parte de la energía de la molécula de la glucosa original está en forma de electrones de alta energía en el NADH y el FADH_2 . La energía almacenada en estos compuestos se utilizará para sintetizar ATP adicional a través de la fosforilación oxidativa.

D. ETAPA 4: Fosforilación oxidativa. Los electrones provenientes del NADH y del FADH_2 se transfieren a una cadena de compuestos aceptores de electrones. La cadena de transporte de electrones es en donde los electrones de alta energía de los átomos de hidrogeno provenientes del NADH y del FADH_2 son transportados de un aceptor a otro, donde el aceptor final de electrones es el oxígeno molecular ($1/2 \text{O}_2$), el cual al recibir los electrones forma la molécula de agua. Como los electrones se pasan de un aceptor de electrones a otro, parte de su energía se utiliza para transportar iones de hidrógeno (protones) a través de la membrana mitocondrial interna, formando un gradiente de protones. En un proceso conocido como quimiosmosis, la energía de este gradiente de protones se utiliza para producir ATP gracias al **Complejo multienzimático ATP sintasa**.

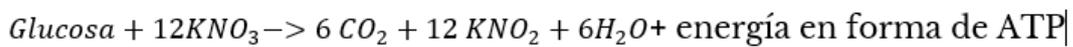
Gracias al gradiente de protones generado por la cadena de transporte de electrones (Figura 4.1.), se da la producción de ATP a partir del ADP y del fosfato inorgánico, en una estructura central llamada ATP sintasa. Esto sucede gracias a la fuerza de protones que se mueven a través del complejo enzimático. Aparentemente, la rotación de la enzima se debe al movimiento de protones que pasan por las subunidades catalíticas de la enzima ATP sintasa, de manera que este movimiento de protones impulsa la síntesis de ATP. La oxidación total del NADH en la cadena de transporte de electrones produce hasta tres ATP por molécula, la oxidación del FADH_2 produce dos ATP por molécula. Por lo tanto, sumando todos los ATP generados en la respiración aerobia (dos de la glucólisis, dos del ciclo de Krebs y 34 del transporte de electrones y de la quimiosmosis (30 provenientes del NADH y cuatro del FADH_2) se producen 38 moléculas de ATP a partir de una molécula de glucosa.

Figura 4.1. Cadena de transportes de electrones durante la respiración aeróbica dentro de la mitocondria (modificado de Salomón et al. 2015)

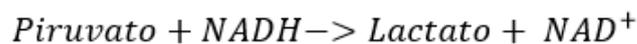


4.5.2. Respiración anaerobia y fermentación

La respiración anaeróbica no utiliza oxígeno como el aceptor final de electrones y la realizan algunas procariotas que viven en ambientes anaeróbicos, tales como en el suelo saturado de agua, aguas sin oxígeno o en los intestinos de los animales (i.e., ganado vacuno). También en la respiración anaerobia los electrones son transferidos de la glucosa al NADH, mediante una cadena de transporte de electrones que se acopla a la síntesis del ATP por quimiosmosis. Sin embargo, una molécula inorgánica (como el nitrato (NO_3^-) o el sulfato (SO_4^{2-}) sustituyen al oxígeno molecular como aceptor terminal de electrones. Los productos finales son el dióxido de carbono, ácido nítrico, ácido sulfúrico y el ATP. La siguiente ecuación resume un tipo representativo de la respiración anaerobia relacionada con el ciclo del nitrógeno:



Otra ruta anaerobia para obtener energía es la fermentación, la cual no tiene una cadena de transporte de electrones. Durante la fermentación se forman sólo dos moléculas de ATP a partir de una molécula de glucosa (mediante la fosforilación del sustrato durante la glucólisis). Así mismo, las moléculas de NADH transfieren sus átomos de hidrógeno a las moléculas orgánicas, las cuales resultan estar relativamente reducidas (por lo común, el alcohol o lactato) y debido a que son tóxicas para las células, estas moléculas orgánicas son desechadas fuera de pared celular. Por ejemplo, algunos hongos y bacterias realizan la fermentación láctica (ácido láctico). En esta ruta alternativa, el NADH producido durante la glucólisis transfiere átomos de hidrógeno al piruvato, reduciéndolo a **lactato**, como lo muestra la siguiente reacción general:



4.6. La importancia de la fotosíntesis y respiración celular en los ciclos biogeoquímicos

La fotosíntesis y la respiración celular son esenciales para entender los ciclos biogeoquímicos, en particular el ciclo del carbono (Capítulo 9), porque son los procesos encargados para obtener energía y carbono para el mantenimiento del metabolismo de los organismos. Así mismo, son un ejemplo de cómo procesos anabólicos y catabólicos pueden ser complementarios. La fotosíntesis es un proceso anabólico, ya que a partir de energía solar y moléculas inorgánicas produce la glucosa, que es una molécula orgánica. Los insumos que demanda la fotosíntesis son el agua, el dióxido de carbono, el P y el N. Los productos de esta son la glucosa y el O_2 . En contraste, la respiración es un proceso catabólico que a partir de la oxidación de la glucosa produce ATP que son la base de la energía metabólica celular que demandamos todos los organismos vivos. Los insumos de la respiración aerobia son la glucosa, el oxígeno, el P y el N, generando ATP, CO_2 y agua. Los dos últimos son regresados al ambiente como desechos metabólicos. Así mismo, la respiración anaerobia también tiene un impacto importante en los ciclos del C, N y P. En las condiciones actuales de los ciclos biogeoquímicos de nuestro planeta, es necesario que en los ecosistemas existan organismos que puedan realizar ambos procesos metabólicos, para que la energía y el carbono estén disponible para los organismos vivos.

+

SEGUNDA PARTE:

PROCESOS DE LA DINÁMICA DE NUTRIENTES EN
LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES

CAPÍTULO 5. PROCESOS GEOQUÍMICOS DE LA BIODISPONIBILIDAD DE NUTRIENES EN EL SUELO

5.1. Introducción

En esta segunda parte que inicia en el presente capítulo cambiamos de escala para revisar los procesos biogeoquímicos en diferentes compartimentos de los ecosistemas terrestres, centrándose en los procesos de transformación de nutrientes que se realizan principalmente en el suelo y que determinan la **biodisponibilidad** de los nutrientes.

En este capítulo revisaremos cómo acceden los nutrientes a la solución del suelo para que sean biodisponibles para los microorganismos y las plantas. Así como quedan atrapados en la formación de otras moléculas o en las superficies minerales de otras moléculas reduciendo su disponibilidad para los organismos. Es decir que nos vamos a centrar en los **procesos geoquímicos** del suelo.

5.2. El principal solvente en los ecosistemas terrestres: agua en el suelo

Para poder entender cómo se realizan los procesos de transformación de nutrientes, primero tenemos que entender qué es la **solución del suelo**. Para cualquier reacción química se requiere un solvente; en el caso del suelo, el agua que se encuentra contenido entre sus poros, la cual funge como solvente. Es en ésta donde se van a realizar todas las reacciones químicas y, por lo tanto, todas las transformaciones de las moléculas que se llevan a cabo en el suelo. Esto es importante, ya que para que los nutrientes del suelo puedan interactuar con las moléculas orgánicas e inorgánicas y que los puedan absorber los microorganismos y las plantas es necesario primero que se encuentren en la solución del suelo. Sin embargo, cuando los nutrientes entran a la solución del suelo, antes que puedan ser absorbidos por los organismos, primero pueden interactuar con otros elementos o moléculas disueltas, si existen las condiciones fisicoquímicas adecuadas, esto favorece la **oclusión** y reduce la disponibilidad de dicho nutriente. En caso de que no sea así, entonces la **biomasa microbiana** puede absorberlo y con ello inmovilizarlo si está fisiológicamente activa, éste proceso es más rápido que la **absorción por las plantas**, ya que este último es el proceso más lento de movilización de nutrientes desde la solución del suelo. Esto sugiere que las plantas son poco competitivas por los nutrientes disueltos en el suelo, pero afortunadamente las especies de plantas han desarrollado varias estrategias para poder adquirir los nutrientes de la solución, lo cual lo analizaremos en el capítulo 8.

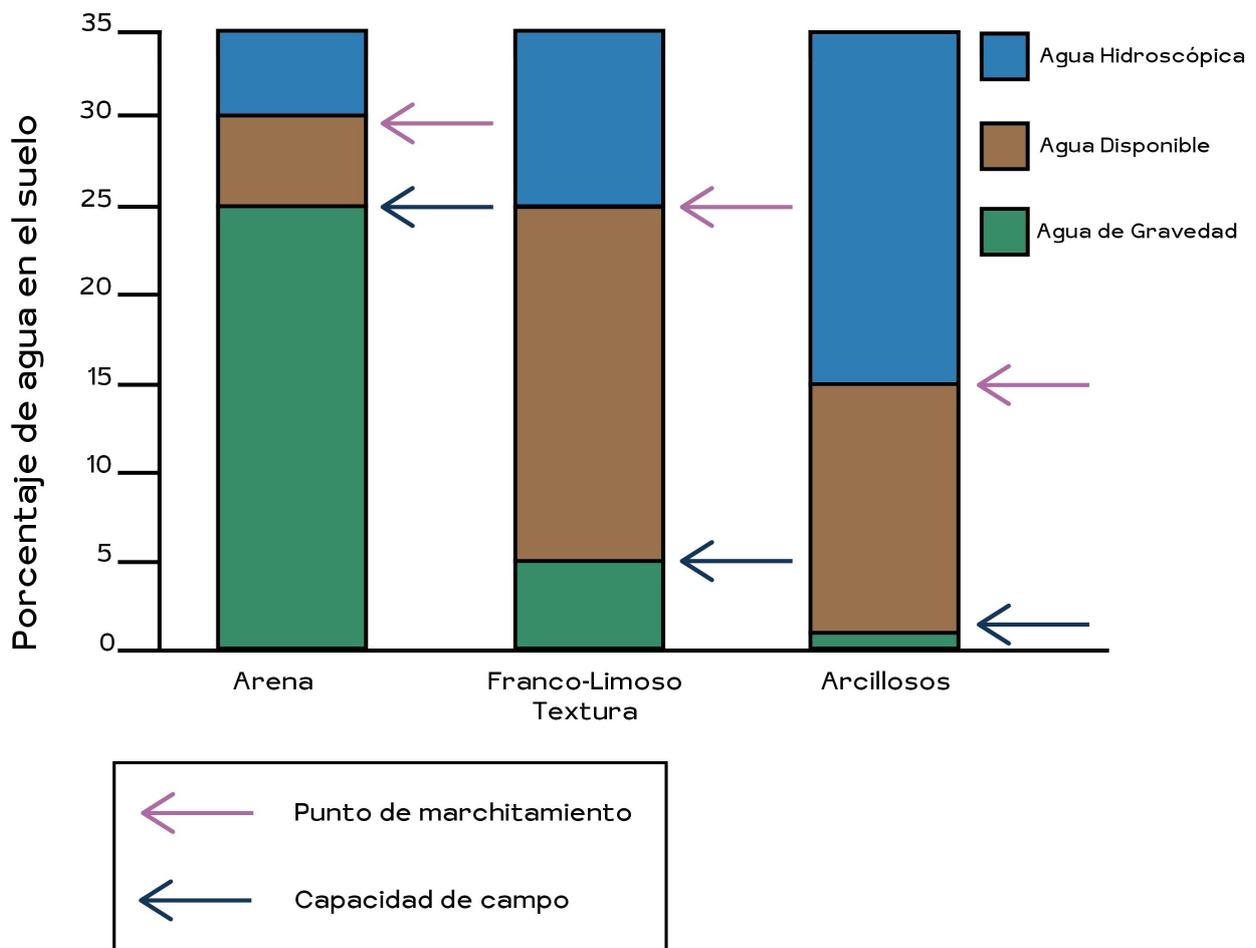
La primera propiedad del suelo que afecta la cantidad de nutrientes disponibles es la capacidad que tiene cada suelo en retener agua. La capacidad de retención de agua en el suelo depende de las características físicas, tales como su **estructura** y su **textura** que son productos de los procesos **edafogénicos** que dieron origen a cada grupo de suelos. Esto es porque cada suelo tiene dos principales componentes: las **partículas sólidas** (minerales y orgánicas) y los **poros** que pueden contener agua o aire. La proporción de poros va a depender de las diferentes clases texturales que tienen suelo, es decir, de la proporción que hay de las partículas de tamaño de **arena** (2-0.05 milímetros), **limos** (0.05-0.002 milímetros) y de las partículas más finas que son las **arcillas** (menores a 0.002 milímetros). La combinación de los tamaños de las partículas sólidas define la textura del suelo que puede ser arenosa, franco limo-arcillosa, arcillosa, etc. En suelos con texturas gruesas van a tener una mayor proporción de poros grandes, mientras que los suelos con textura finas van a dominar los poros chicos, lo cual determina la **capacidad de retención de agua** de cada uno de los suelos.

Por otro lado, existen dos tipos de fuerzas que atraen las partículas del agua dentro del suelo: la **fuerza de adhesión** y la **fuerza de cohesión**. La fuerza de adhesión es la fuerza de la atracción entre la molécula del agua y las partículas del suelo; mientras que la fuerza de cohesión es la fuerza de atracción entre las moléculas de agua. La primera, la fuerza de adhesión, es mayor que la fuerza de cohesión, debido a que se basa en la interacción electrostática entre las moléculas de agua y algunas superficies con cargas positivas o negativas de las partículas del suelo, mientras que la fuerza de cohesión es más débil, ya que es la unión entre las moléculas de agua. Por lo que en los suelos que tiene poros finos va a dominar la fuerza de adhesión, sobre todo si dominan las arcillas; mientras que los suelos que tienen poros grandes dominan la fuerza de cohesión, como los suelos arenosos. Como consecuencia de lo anterior, los suelos con poros finos y dominancia de la fuerza de adhesión van a tener mayor capacidad de retención de agua que los suelos arenosos donde domina la fuerza de cohesión.

Dependiendo de la textura, se puede definir dos valores umbrales y tres tipos de agua en la matriz del suelo (Figura 5.1.). El primer valor umbral es el **punto de marchitez** permanente, que si el contenido de agua es inferior a dicho umbral, el agua ya no es disponible para las plantas, porque la fuerza de adhesión es muy fuerte y las plantas no pueden obtenerla. El otro valor umbral es la **capacidad de campo**, donde si el contenido del agua supera este valor umbral, ya no va a ser retenida en el suelo y, por lo tanto, se pierde por **percolación**. Estos dos valores umbrales definen tres tipos de agua en el suelo: el **agua higroscópica**, el **agua disponible** y el **agua de gravedad o gravitacional**. La primera es el agua que no es disponible ni para plantas, ni para los microorganismos, porque su fuerza de adhesión es muy fuerte con las

arcillas y las moléculas orgánicas. El segundo tipo es el agua disponible para las plantas y para los microorganismos. El tercer tipo, el agua de gravedad, es aquella agua que se pierde rápidamente por percolación, porque está débilmente unida por la fuerza de cohesión. Por lo tanto, el agua que está disponible es la que es importante para todos los procesos biogeoquímicos para mantener la vida. Sin embargo, esta agua disponible va a ser mayor en las texturas intermedias (combinación de arenas, limos y arcillas) que en los suelos con textura gruesas o finas (Figura 5.1.).

Figura 5.1. Proporción relativa de los tres tipos de agua en el suelo, valor del punto de marchitamiento y valor de la capacidad de campo en suelos con diferentes tipos de textura (modificado de Brady, 1990)



5.3. pH de la solución del suelo.

La segunda propiedad del suelo que afecta la cantidad de nutrientes disponibles es el **potencial hidrógeno (pH)**. El pH está definido como el logaritmo negativo en base 10 de la concentración molar de iones hidrógeno (H^+) en una solución:

$$pH = -\log_{10}[H^+]$$

En otras palabras, es la proporción de **hidrógenos (H^+) libres** y la proporción de **hidróxidos libres (OH^-)** que hay en la solución del suelo. Esto se debe a que la molécula del agua por sus características atómicas se puede dividir en OH^- , que tienen cargas negativas y en hidrógenos, que tienen cargas positivas. Cuando el pH tiene un valor de 7 se considera **neutro**, porque el agua en el suelo tiene la misma proporción disponible de OH^- y de H^+ , es decir, una misma proporción de cargas negativas y cargas positivas. En cambio, si el agua en el suelo tiene un valor de pH mayor a 7, que se considera **básico**, quiere decir que están dominando la proporción de OH^- y si el agua en suelo tiene valores menores a 7, que se considera **ácido**, está dominando por los H^+ disponibles.

El pH del suelo depende del tipo de cationes que dominan en el suelo. Los cationes son iones cargados positivamente (Capítulo 2) y se clasifican en dos tipos: **cationes ácidos** y **cationes alcalinos**. Los cationes ácidos, como el hidrógeno (H), hierro (Fe) y el aluminio (Al), al entrar a la solución del suelo disocian a la molécula del agua, atrapando al OH^- , por lo que dejan libre al H^+ y, por lo tanto, la solución del suelo es ácida (dominan las cargas positivas libres). En cambio, los cationes alcalinos, como calcio (Ca) potasio (K) sodio (Na) y magnesio (Mg), al disociar la molécula del agua, el OH^- va a estar también atrapado por estos cationes, generando un hidróxido de potasio, calcio, sodio o magnesio; pero como estos hidróxidos son muy inestables en la solución del suelo, al disociarse esta molécula queda libre los OH^- , dominando la solución del suelo, así como las cargas negativas, lo que define un pH alcalino. En conclusión, la dominancia de cationes alcalinos o ácidos van a liberar al OH^- o al H^+ provenientes de la molécula de agua que conforman la solución en el suelo.

La proporción de los cationes alcalinos y ácidos dependen del tipo de roca a partir de la cual se formaron los suelos. Por ejemplo, si tenemos **rocas ácidas** como el **basalto** dominarán los cationes ácidos, mientras que si dominan rocas alcalinas como la **caliza** y el **yeso** van a dominar los cationes alcalinos. Por lo cual, la proporción de los dos tipos de cationes derivados de las rocas definirán el pH del suelo y su **capacidad buffer**. La capacidad buffer del pH del suelo se define como la aptitud que tiene el suelo para poder mantener su pH en un valor promedio a pesar de que se le incorporen ácidos o bases.

La capacidad buffer del pH del suelo también depende del tipo de arcillas que tiene el suelo y que tipos de cationes, ya sean ácidos o alcalinos, ocupan sus **superficies de intercambio catiónico**. Las arcillas son minerales secundarios que tienen la característica de tener cargas negativas disponibles en su superficie donde se pueden adsorber los cationes. Por lo tanto, si dominan los cationes ácidos en la solución del suelo, es muy probable que también estos cationes dominen en la superficie de intercambio catiónico de las arcillas. Cuando se presentan cambios fisicoquímicos de la solución del suelo, los cationes que se encuentran adsorbidos en las arcillas son liberados y por tanto modifican el pH de la solución del suelo. Por ejemplo, si dominan los cationes ácidos en las superficies de intercambio y el pH de la solución del suelo se incrementa, se liberan los cationes ácidos adsorbidos en las arcillas y, por tanto, reducirán el pH de la solución del suelo. En la sección 5.4.3. de este capítulo hablaremos con más detalle sobre las arcillas y cómo se realiza el intercambio catiónico.

La dominancia de cationes ácidos y alcalinos en las superficies de intercambio de cationes de las arcillas o de la materia orgánica define tres conceptos relacionados con la capacidad buffer del suelo: la **capacidad neutralizadora de ácido**, la **capacidad neutralizadora de bases** y el **grado de neutralización**. La capacidad neutralizadora de ácido reduce la acidez de la solución y depende de la cantidad de los cationes alcalinos que se encuentran adsorbidos en las arcillas. En contraste, la capacidad neutralizadora de bases reduce la alcalinidad y depende de la cantidad de cationes ácidos que están adsorbidos en las arcillas. La suma de ambas capacidades se conoce como **cantidad de ácido** y representa la capacidad buffer total de pH del suelo. Si este valor es muy alto significa que el suelo tiene una alta capacidad de regresar a su pH original. Por último, el grado de neutralización es la proporción de cationes ácidos y alcalinos que se encuentran en las superficies de intercambio catiónico de las arcillas. Si este valor es cercano a 1 significa que los cationes alcalinos son los que dominan, mientras si este valor es cercano a cero van a estar dominando por los cationes ácidos. Con estos parámetros es posible medir la capacidad buffer del pH del suelo.

El pH del suelo es sumamente importante porque determina una serie de procesos químicos y biológicos en el suelo. Por ejemplo, la disponibilidad de ciertos elementos como el fósforo (P) será mayor en pH neutros. En cambio, el P formará moléculas estables con Al y con Fe (fosfato de aluminio (AlPO_4) y fosfato de hierro (FePO_4) en pH ácidos; mientras, que el P estará formando fosfato de calcio ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) o fosfato de magnesio ($\text{Mg}_3(\text{PO}_4)_2$) en pH alcalinos, por lo que, en ambas condiciones de pH, el P es poco disponible. Así mismo, el pH es sumamente importante porque determina la presencia de ciertos

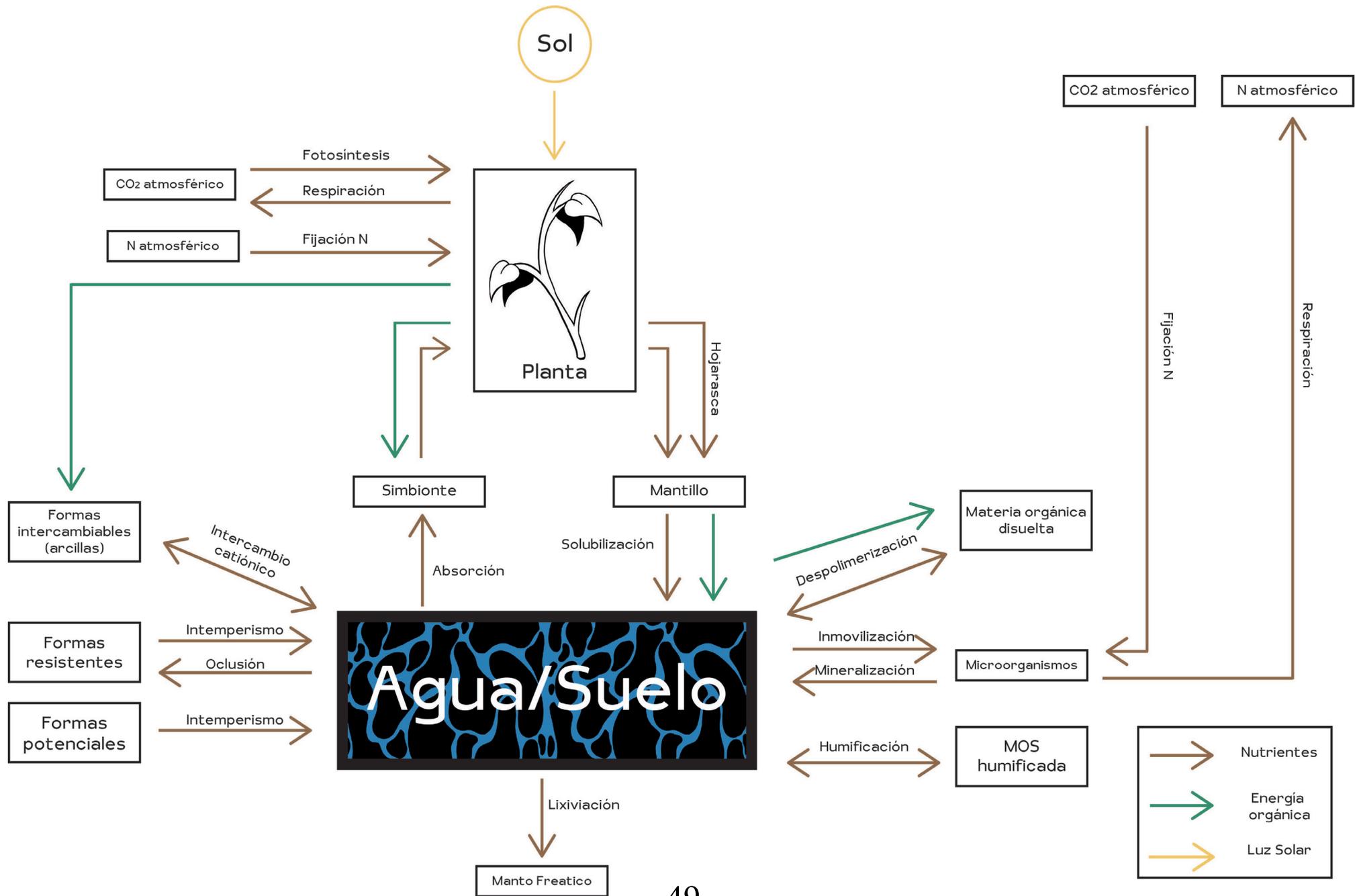
grupos microbianos (Capítulo 7) y, por tanto, puede afectar algunos procesos de transformación de las diferentes moléculas con nutrientes (inorgánica y orgánicas) que dependen de la presencia de dichos grupos microbianos. Por ejemplo, las Acidobacterias dominan en pH ácidos, mientras que la Protobacterias dominan en pH alcalinos. En el capítulo 7 revisaremos con detalle el papel de los microorganismos en la dinámica de los nutrientes en los ecosistemas terrestres.

5.4. Almacenes inorgánicos de nutrientes en el suelo

Los almacenes y los procesos de la transformación de las moléculas en el suelo los podemos dividir en dos grandes grupos: los almacenes inorgánicos y los almacenes orgánicos (Figura 5.2). Ambos almacenes deben interactuar con la solución del suelo, lo que explicaremos con más detalle en el siguiente apartado. En este capítulo nos centraremos en los almacenes inorgánicos y en el capítulo 6 abordaremos los almacenes orgánicos.

Los principales almacenes inorgánicos del suelo son: **nutrientes en la solución de suelo**, **nutrientes potenciales**, **nutrientes en superficie de intercambio catiónico** y **nutrientes ocluidos** (Figura 5.2). En los siguientes apartados vamos a revisar los procesos y factores que permiten el ingreso y salida de los nutrientes de estos almacenes.

Figura 5.2. Principales almacenes y flujos de nutrientes en el suelo. Las líneas cafés corresponden a los flujos de nutrientes, las líneas verdes corresponden al flujo de energía y la línea amarilla corresponde a la energía del sol



5.4.1. Nutrientes en la solución del suelo.

En la sección 5.2 definimos que es la solución del suelo y que factores físicos y químicos que afectan su capacidad de contener nutrientes (i.e., textura, pH, etc.). Como se mencionó en dicha sección, el pH es determinante, ya que si el pH es ácido va a permitir la entrada principalmente de los cationes ácidos; mientras si el pH es alcalino van a permitir la entrada de cationes alcalinos. Así mismo, si el pH es ácido también va a favorecer la entrada de aniones, mientras que los pH alcalinos favorecerán la entrada de cationes, ya que dominan las cargas libres positivas y negativas, respectivamente. En cambio, si el pH es neutro va a permitir la entrada tanto de cationes, como aniones, ya que existen la misma proporción de cargas libres positivas y negativas (H^+ y OH^-). Por lo anterior, se consideran al pH neutro como los ideales para la biodisponibilidad de nutrientes en el suelo (mayor fertilidad). Otro factor que es importante en la entrada de nutrientes a la solución del suelo es el **tiempo de residencia del agua** en el suelo. Como se mencionó en el apartado 5.2, la textura del suelo es determinante para definir este tiempo de residencia, ya que, si dominan las arenas, el tiempo de residencia del agua es menor, porque tiene una menor capacidad de retención de agua (dominan la fuerza de cohesión). En cambio, en los suelos arcillosos, el tiempo de residencia del agua es mayor, porque las arcillas mantienen más tiempo el agua debido a que está dominando las fuerzas de adhesión (Figura 5.1). A mayor tiempo de residencia permite que la solución del suelo llegue a la saturación química y de esta manera no permite la entrada de más nutrientes. En cambio, si el agua tiene menor tiempo de residencia, no va a tener el tiempo suficiente para que alcance su saturación química.

Es decir, cuando entra el agua a la matriz del suelo empieza a haber reacciones químicas que permiten que se vaya incrementando la concentración de los nutrientes hasta que llegue a un **valor de saturación**, porque la solución del suelo no tiene una capacidad infinita de estar recibiendo elementos químicos, sino que hay una concentración máxima y es cuando la solución del suelo llegó al **equilibrio químico**. Este valor de saturación va a depender del pH de la solución del suelo y, por tanto, de la proporción de cargas libres positivas y negativas que se han mencionado con anterioridad. Pero no todos los elementos químicos o moléculas tienen la misma posibilidad de entrar a la solución del suelo y depende de su **difusión química**. Esta difusión química depende de su valencia química, ya que los elementos o moléculas en forma iónica con menor valencia química van a tener mayor difusión química y son más móviles químicamente. Por ejemplo, el ion sodio (Na^+) es monovalente y, por lo tanto, va a entrar a la solución del suelo con mayor facilidad, mientras que los bivalentes, por tener dos cargas, como el ion calcio (Ca^{2+}), le va a costar más trabajo entrar a la solución del suelo. Esto es muy importante de tomar en consideración en las consecuencias de la contaminación o salinización de los suelos sobre

la biodisponibilidad de nutrientes, ya que la solución del suelo puede estar saturada por otros elementos o moléculas que no son nutrientes esenciales (i.e., Pb^{+2} , AsO_4^{3-} , etc.) y evita la entrada de nutrientes esenciales como el amonio (NH_4^+) y los fosfatos (PO_4^{3-}), reduciendo de esta manera su biodisponibilidad.

5.4.2. Nutrientes potenciales y su liberación por intemperismo

El segundo almacén son los nutrientes potenciales, los cuáles son los nutrientes que conforman los minerales de la roca madre que le ha dado origen al suelo. Por lo que la dominancia de nutrientes en este almacén depende del tipo de roca madre en cada uno de los sitios, ya que cada tipo de roca va a tener diferentes minerales que lo conforman (Capítulo 2). Por ejemplo, en el caso de las rocas ígneas tenemos rocas como el granito donde domina la ortoclasa o rocas como basaltos que dominan minerales ferromagnesianos. En el primer caso (granitos) domina el dióxido de silicio, o sílice (SiO_2), mientras que en el segundo caso (el basalto) va a tener mayor concentración de hierro (Fe) y magnesio (Mg). De igual manera, el granito tiene una menor concentración de fósforo en contraste con el basalto, que suele contener más fósforo debido a la presencia de **apatita** en su composición mineralógica. Otros ejemplos son el yeso que está dominado por el sulfato de calcio (CaSO_4) y la caliza que domina el carbonato de calcio (CaCO_3), por lo que estos dos tipos de roca van a tener muy bajas concentraciones de P en los minerales dominantes que las componen. En conclusión, el tipo de nutrientes potenciales depende de la **composición mineralógica** de las rocas.

El proceso que libera los nutrientes de los minerales primarios a la solución del suelo se conoce como **intemperismo químico**. La tasa del intemperismo químico depende de la siguiente fórmula:

$$dC/dt = Kd(C_s - C)$$

Donde **Kd** que es la **tasa constante de transporte del mineral** y **C_s** es la concentración del nutriente cuando la solución del suelo alcanza su saturación que fue explicado en el apartado anterior (5.3.1.) y **C** es la concentración del nutriente en la solución del suelo en el tiempo. Es importante recordar que la fórmula es una derivada en el tiempo y, por lo tanto, el valor de **C** va a ir cambiando hasta alcanzar el valor de **C_s**.

El valor de **Kd** depende de la **fuerza de unión** que tienen los minerales que conforman las rocas. Cuando este valor es menor, la unión de los elementos que forman cada uno de los minerales es menor y, por lo tanto, es más fácil que los minerales se disocien, por lo que las moléculas y elementos que lo conforman pueden entrar a la solución del

suelo. En contraste, cuando este valor es mayor, los enlaces químicos que conforman los minerales son más fuertes y, por tanto, va a ser más difícil que se disocien los minerales y que sus moléculas o elementos ingresen a la solución del suelo. Por ejemplo, la **halita** (NaCl) tiene un valor de fuerza de unión de 0.25 y el **cuarzo** (SiO₂) tiene un valor de 1. Por lo que la halita es más vulnerable a que se rompa su estructura que el cuarzo. Por lo que la tasa de intemperismo va a depender de manera inicial del valor de Kd, lo que define el valor potencial máximo de la tasa de intemperismo.

Sin embargo, esta tasa potencial máxima de intemperismo se puede reducir por las condiciones fisicoquímicas de la solución del suelo. Es decir, si la solución del suelo está en equilibrio químico, la tasa de intemperismo tiende a cero y eso se expresa en la resta (Cs-C) en el tiempo de la ecuación de arriba. Es decir, cuando C alcanza a Cs, ese valor es cero y, por tanto, la tasa de intemperismo es cero independientemente del valor de Kd. Como conclusión, la tasa de intemperismo es nula cuando la solución del suelo está en equilibrio químico y que depende de los factores que se explicaron en la sección anterior (5.3.1). Pero si hay algún factor químico o biológico que rompa este equilibrio químico de la solución del suelo es posible que se incremente la tasa de intemperismo, como la respiración de los organismos que se encuentran en el suelo, que pueden modificar el pH de la solución del suelo y romper su equilibrio químico, lo cual se explica más abajo. Los principales factores que pueden romper el equilibrio químico de la solución del suelo son:

A. Presencia de lluvia ácida: al estar entrando lluvia ácida lo que va a estar sucediendo es romper el equilibrio químico

B. El intercambio catiónico: ya que el pH de la solución del suelo puede cambiar si se están liberando cationes ácidos o cationes alcalinos (ver sección 5.3).

C. La respiración biológica: la respiración biológica libera CO₂, que se disuelve en la solución del suelo y forma ácido carbónico (H₂CO₃). Este ácido puede disociarse en iones bicarbonato (HCO₃⁻) y protones (H⁺), lo que reduce el pH del suelo. En presencia de calcio (Ca²⁺), el bicarbonato puede precipitar como carbonato de calcio (CaCO₃) bajo ciertas condiciones.

D. Otros factores: que son muy importantes que explican este rompimiento del equilibrio químico son moléculas que mandan las plantas que se llaman exudados radicales o moléculas que mandan los microorganismos que se llaman exudados microbianos que pueden modificar el pH de la solución del suelo. Los detalles del papel de estos exudados en la dinámica de nutrientes los revisaremos en el capítulo 8.

5.4.3. Nutrientes en superficies de intercambio catiónico

Los nutrientes en superficie intercambio catiónico son los que se encuentran adsorbidos en las arcillas y algunas moléculas orgánicas. Las arcillas son minerales secundarios, esto quiere decir, que son minerales producto del intemperismo de los minerales primarios que conforman la roca madre. Las unidades básicas que conforman las arcillas son los **tetraedros de sílice** (SiO_4) y los **octaedros de hidróxido de aluminio** ($\text{Al}(\text{OH})_6$), organizados en láminas. La sustitución de algunos cationes dentro de la estructura genera cargas eléctricas negativas en la superficie, permitiendo la **adsorción** de cationes del suelo.

Existen diferentes tipos de arcillas según su arreglo estructural:

A. Arcillas 1:1: Formadas por una capa tetraédrica de sílice y una octaédrica de aluminio, como la caolinita ($\text{Al}_2\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$).

B. Arcillas 1:2: Contienen dos capas tetraédricas de sílice y una octaédrica de aluminio en el centro, como la moscovita ($\text{KAl}_2(\text{AlSi}_3\text{O}_{10})(\text{OH})_2$) y la vermiculita (fórmula variable con Mg, Fe y Al en la estructura).

C. Arcillas hidratadas: Algunas arcillas pueden contener moléculas de agua en su estructura, como la haloisita (una variante hidratada de la caolinita) y la clorita (que posee una capa extra de hidróxidos).

La superficie específica y la capacidad de intercambio catiónico (CIC) aumentan de las arcillas 1:1 a las 1:2, siendo las arcillas expansivas como la vermiculita y la esmectita las que presentan la mayor CIC debido a su estructura y capacidad de hidratación.

El intercambio catiónico es el proceso en el que los cationes de la solución del suelo son intercambiados por cationes adsorbidos en la superficie de las partículas del suelo, como arcillas y materia orgánica. Las arcillas al estar cargadas negativamente permiten que los cationes que tiene cargas positivas se adsorban, independientemente si son cationes alcalinos o ácidos. Debido a que esta unión electrostática es débil, los cationes adsorbidos pueden ser sustituido por otros cationes en las superficies de adsorción. Sin embargo, la valencia de los cationes es importante en el intercambio catiónico. Los cationes monovalentes (i.e., Na^+ y K^+) utilizan una carga negativa de las arcillas para su adsorción, mientras que los bivalentes (como Ca^{2+} y Mg^{2+}) ocupan dos cargas negativas y los trivalentes (como Fe^{3+} y Al^{3+}) ocupan tres.

La fuerza de adsorción de los cationes en la superficie de intercambio catiónico aumenta con su valencia, por lo que los cationes trivalentes tienen la mayor fuerza de adsorción, seguidos por los bivalentes y, finalmente, los monovalentes.

Sin embargo, el H^+ , a pesar de ser monovalente, tiene una alta movilidad y puede desplazar otros cationes, especialmente en suelos ácidos. Debido a su fuerte atracción electrostática, los cationes de mayor valencia tienden a permanecer más tiempo adsorbidos en la superficie de las arcillas y la materia orgánica.

Las superficies de intercambio catiónico representan un **mecanismo de protección de nutrientes**, el cuál es más importante cuando las arcillas tienen mayor capacidad de adsorción, como las arcillas hidratables, ya que al estar adsorbidos los cationes en las arcillas evita que se pierdan por lixiviación que se da cuando el agua en el suelo se mueve a horizontes más profundos o inclusive sale de la matriz del suelo. Esto permite que los cationes no se pierdan del suelo y que pueden estar disponible cuando los organismos vivos están fisiológicamente activos.

El pH de la solución del suelo es el factor más importante que favorece el intercambio catiónico. Esto es debido a que, si el suelo tiene pH extremos, ya sea muy ácido o alcalino, va a existir mayor intercambio catiónico. Como se mencionó en la sección 5.3 cuando el pH es ácido, vamos a tener una gran proporción de H^+ libres, y por su gran movilidad química puede estar liberando otros cationes de las superficies de intercambio catiónico. En contraste, si el suelo tiene pH alcalino, la superficie de adsorción será dominada por los cationes alcalinos y, por lo tanto, el grado de neutralización va a ser mayor (sección 5.3). Otro factor importante es que la solución del suelo no esté en equilibrio químico, ya que, si lo alcanza, los cationes adsorbidos no pueden entrar a la solución del suelo (sección 5.4.1.). Así mismo, los factores que favorecen al intemperismo (sección 5.4.2) también favorecen el intercambio catiónico: la lluvia ácida, la respiración biológica y los exudados de planta y microorganismos.

Como se mencionó al inicio de esta sección, las arcillas son minerales secundarios producto del intemperismo, por lo son vulnerables a este proceso. A partir de los minerales primarios de las rocas, como microclina, ortoclasa o moscovita, pueden formarse micas hidratadas si pierden potasio de su estructura. Con una mayor lixiviación de K^+ , estas pueden transformarse en esmectitas, como la montmorillonita. Si el proceso continúa y se eliminan más elementos, dejando solo las unidades básicas de las arcillas, pueden formarse arcillas del grupo de la caolinita.

Este proceso implica una disminución de la capacidad de intercambio catiónico (CIC), ya que se pasa de arcillas expansivas (2:1), con alta CIC, a arcillas del tipo 1:1, con menor CIC.

Además, si las arcillas continúan intemperizándose, pueden transformarse en óxidos de hierro o aluminio, los cuales ya no son arcillas porque han perdido su estructura laminar y capacidad de intercambio catiónico, aunque pueden adsorber algunos aniones, como fosfatos.

El intemperismo de las arcillas se puede incrementar cuando existen cambios drásticos del pH del suelo, lo que favorece a un proceso de desilicatación de las arcillas, reduciendo su capacidad de intercambio catiónico y, por tanto, disminuyendo la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Estos cambios drásticos del pH pueden deberse al uso de enmiendas agrícolas que buscan que el suelo tenga un pH neutro a pesar de que sean suelos ácidos o alcalinos. Por lo que es importante entender cuáles son las consecuencias del uso de enmiendas agrícolas sobre las características del suelo a corto y largo plazo.

5.4.4. Nutrientes ocluidos

Los nutrientes ocluidos son aquellos contenidos en moléculas inorgánicas estables, por lo que los nutrientes que conforman estas moléculas no están disponibles. Este grupo de nutrientes ocluidos están en moléculas lábiles que pueden disociarse y, por tanto, regresar sus elementos a la solución del suelo (i.e., fosfato de calcio, $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$), hasta moléculas muy recalcitrantes (óxido de aluminio, Al_2O_3). La susceptibilidad a la disociación de las moléculas también puede depender del pH del suelo. Por ejemplo, el fosfato de calcio es lábil en suelo neutros o ácidos, pero muy recalcitrantes en suelo muy alcalinos.

El factor principal que favorece la oclusión es el pH del suelo, ya que en suelos con pH extremos es más probables que los nutrientes sean ocluidos. También la presencia de arcillas puede favorecer la oclusión de nutrientes, ya sea quedando atrapados entre dos arcillas o formando compuestos órgano-minerales, como los **quelatos**.

CAPITULO 6. PROCESOS BIOGEOQUÍMICOS DE LA BIODISPONIBILIDAD EN EL SUELO: COMPUESTOS ORGANICOS

6.1. Introducción

En el capítulo anterior revisamos los procesos geoquímicos que permiten la interacción entre los almacenes inorgánicos del suelo y la solución del suelo, para que los nutrientes estén biodisponibles para los microorganismos y plantas. En este capítulo nos centramos en los almacenes orgánicos del suelo y los procesos que determinan la dinámica de nutrientes en estos almacenes. Así mismo, como se mencionó en el capítulo anterior, los almacenes orgánicos e inorgánicos interactúan continuamente por medio de la solución del suelo (Figura 5.2).

Igual que los almacenes inorgánicos, los almacenes orgánicos los podemos dividir en cuatro grandes tipos: **materia orgánica particulada (MOP)**, **materia orgánica disuelta (MOD)**, nutrientes en la biomasa microbiana y **materia orgánica humificada (MOSH)** (Figura 5.2).

6.2. Materia orgánica particulada

La materia orgánica particulada (MOP) es el material orgánico de origen microbiano o vegetal muerto que ingresa al suelo, cuyas moléculas originales no han sido transformadas e inclusive los tejidos de origen vegetal pueden ser reconocibles. Esta MOP puede representar más del 90% de la masa del **mantillo** o del **horizonte orgánico** del suelo, además la podemos encontrar dentro del perfil del suelo, cuyo origen principal es la **biomasa radical** vegetal y la biomasa microbiana. La MOP la podemos dividir en dos grandes grupos por su origen: **recursos primarios** y **recursos secundarios**. Los recursos primarios corresponden a los producidos por los autótrofos, dominando los recursos vegetales. Los recursos secundarios son los producidos por los heterótrofos, que han utilizado a los recursos primarios, para construir sus moléculas que conforman su biomasa. En el suelo, los recursos secundarios son producidos principalmente por los microorganismos.

Los recursos primarios de origen vegetal los podemos clasificar en dos tipos de tejidos: **tejido parenquimatoso** y **tejido leñoso**. El primer tejido se caracteriza por ser joven o fisiológicamente muy activo, como las hojas verdes, que tienen estructuras químicas simples, con altas concentraciones de N y P, y fácilmente hidrolizables, por lo que sus moléculas se pueden romper fácilmente, dominando las moléculas lábiles. En cambio, el tejido leñoso son tejidos de soporte, como los tallos o las raíces gruesas, teniendo estructuras químicas complejas, ricas en C y pobres de los otros nutrientes. Por lo que para romper sus

moléculas se requieren de enzimas específicas y por eso están dominadas por moléculas recalcitrantes.

A escala celular, podemos dividir a las moléculas en tres grupos: las moléculas que se encuentran en el **citoplasma**, las moléculas que se encuentran en los **organelos de almacenamiento** y las moléculas que constituyentes de la **pared celular**. Las moléculas de los primeros dos grupos son moléculas con uniones simples y son fáciles de romper como las azúcares, las proteínas y almidones. En cambio, las moléculas de la pared celular están constituidos por polímeros muy largos (polímeros; Capítulo 3), con una elevada diversidad de enlace químicos, incluyendo dobles enlaces, y de arreglos estructurales, como arreglos aromáticos, por lo que son más difíciles de romper y pueden requerir de un complejo enzimático para despolimerizarlos. Ejemplo de estas últimas moléculas son los polisacáridos celulósicos, la lignina y los taninos.

De acuerdo con su estructura molecular podemos dividir los compuestos en químicamente **lábil** que se caracterizan por tener una dominancia de enlaces saturados (enlaces C-C) y una elevada concentración de hidrógeno y oxígeno, por lo cual son fácilmente hidrolizables, mientras que los compuestos químicamente **recalcitrantes** presentan características que dificultan su hidrólisis como es la baja concentración de oxígeno y la presencia de enlaces insaturado (doble y triple enlace de carbono), teniendo enlaces carbono-carbono que son más difíciles de romper.

La **descomposición** es el proceso por el cual se liberarán los elementos químicos de las moléculas orgánicas y se define de manera general como la pérdida de masa del material orgánico. La descomposición está conformada por tres etapas: **fragmentación de compuestos orgánicos**, la **despolimerización** y la mineralización. La primera etapa consiste en que los compuestos orgánicos son cortados en pedazos más pequeños que permiten que las moléculas que los conforman estén más accesibles para la actividad de las coenzimas edáficas. Los organismos que principalmente realizan la fragmentación son la **mesofauna** (i.e., nematodos, ácaros, etc.) y **macrofauna** (i.e., diferentes grupos de insectos, crustáceos y moluscos) del suelo. La despolimerización es la transformación de moléculas orgánicas grandes (polímeros) a moléculas orgánicas pequeñas (monómeros) por la actividad enzimática del suelo. En esta etapa aún no hay liberación de los elementos que conforman las moléculas orgánicas a la solución del suelo. La mineralización es la transformación de las moléculas orgánicas a moléculas inorgánicas. Hay dos tipos de mineralización: biológica que se lleva a cabo dentro de pared celular de los microorganismos, como sería la mineralización del C y N (capítulos 9 y 10), y **la mineralización bioquí-**

mica que se realiza fuera de pared celular por medio de coenzimas, como con el fósforo y el azufre (Capítulo 11). El proceso de despolimerización lo explicamos con más detalle a continuación, mientras que el proceso de mineralización lo revisaremos cuando veamos los ciclos ecosistémicos (capítulos de la Tercera Parte de este libro).

Como se mencionó anteriormente, la despolimerización es el rompimiento de polímeros a monómeros por la actividad de coenzimas en la solución del suelo. Para que pueda existir la despolimerización es importante que primero los polímeros entren a la solución del suelo por medio de la **solubilización** (Figura 5.2). Los factores que determinan a la solubilización son los mismo que revisamos en los apartados anteriores y dependen principalmente del pH de la solución del suelo (Capítulo 5). Las coenzimas son producidas principalmente por los microorganismos (arqueas, bacterias y hongos), pero hay algunas enzimas que también las produce las plantas (como las fosfatasa). La despolimerización es necesaria, porque las moléculas mayores a **1 kDa** no pueden pasar por la membrana celular y, por tanto, no pueden ser adquiridas ni por los microorganismos, ni por las plantas. Por ejemplo, los polímeros más abundantes en el suelo que contienen C son la celulosa y la **lignina** que tienen un tamaño de 36 kDa y 10 kDa, respectivamente. En el caso de la celulosa se quieren al menos dos enzimas, que son la **celobiohidrolasa** convirtiéndola a celobiosa (polímero), la cual debe ser despolimerizada por la **β -glucosidasa** que produce la glucosa que es un monómero con un tamaño de 0.18 kDa, por lo que su tamaño ya es adecuado para poder pasar por pared celular. Como vimos en el capítulo 4, la glucosa es la materia prima para que pueda existir la respiración aeróbica. Un ejemplo de polímeros con N son los ácidos nucleicos, como el ARN que tiene un tamaño de 100 kDa, el cual es despolimerizado por una **nucleasa** produciendo **nucleósidos** con un tamaño de 0.3 kDa.

La comunidad microbiana del suelo posiblemente tiene que producir diferentes enzimas para despolimerizar las diferentes biomoléculas que contienen C, N y P, cuando estos nutrientes no se encuentran disponibles en la solución del suelo. Esto implica que la comunidad microbiana debe invertir energía en la producción de diferentes enzimas para poder tener disponible los nutrientes limitantes (Figura 6.1), lo cual lo analizaremos con detalle en el Capítulo 12 cuando revisemos la estequiometría enzimática. En la tabla 6.1 ponemos ejemplos de polímeros, las enzimas que lo despolimerizan y el monómero producido. Cuando el polímero es muy complejo y tiene una diversidad de enlaces es necesario un complejo enzimático para poder romper los enlaces entre los monómeros que la conforman; por ejemplo, la lignina requiere de las enzimas **Fe-ligninasa**, **Mn-peroxidasa** y **Cu-laccasas**

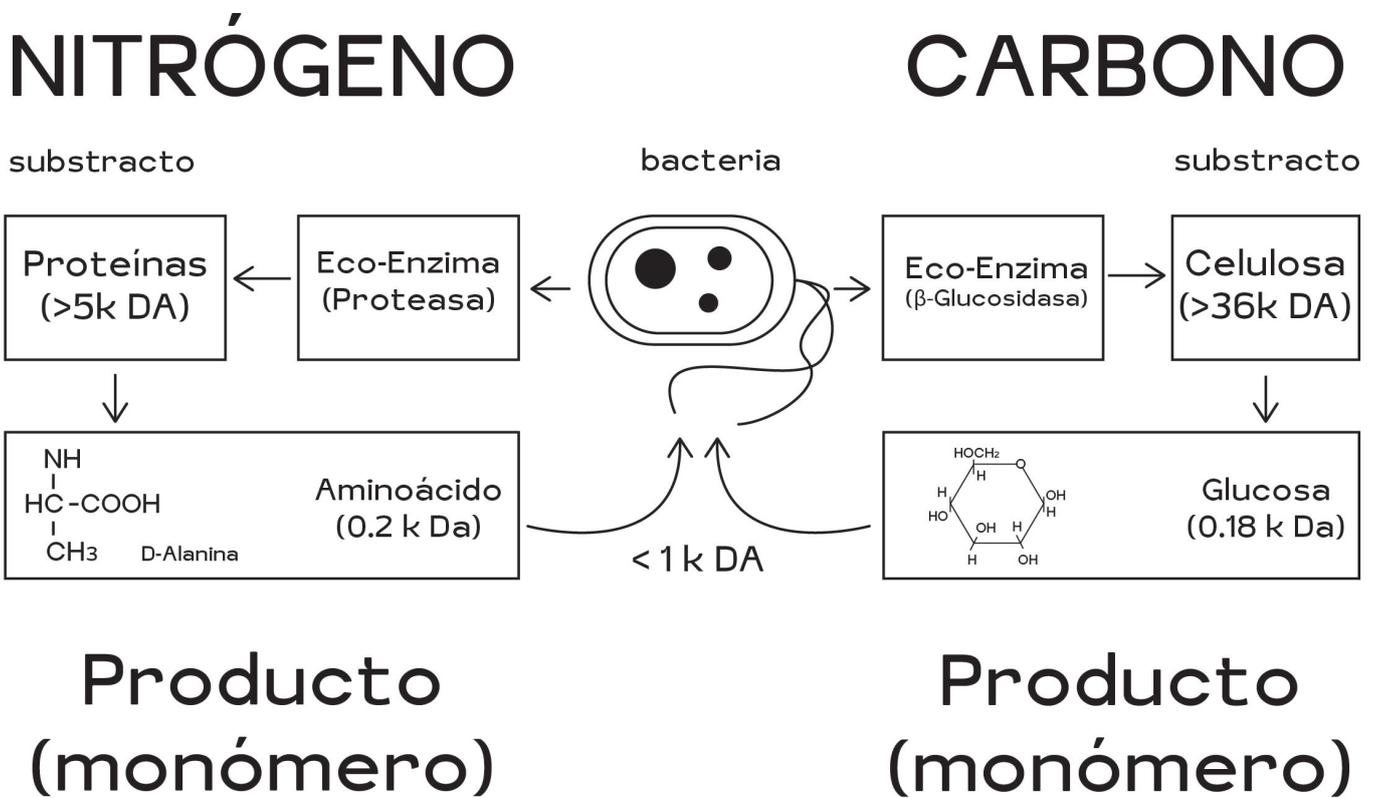
para ser despolimerizada. Por lo que si no están presente los microorganismos que producen las enzimas necesarias, la despolimerización de la lignina no es completa y, por tanto, sus monómeros no están disponibles para los microorganismos. Estas subunidades de lignina puede ser precursores para formar ácidos húmicos, que veremos en el apartado 6.5.

Otro factor muy importante que afecta la despolimerización es la diversidad de microorganismos, ya que no todos los microorganismos producen todas las enzimas. Por ejemplo, la polifenol oxidasa solo es producida por algunas especies de hongos (Capítulo 7). Por lo tanto, si no se encuentran activas las especies que producen las enzimas necesarias, no se realiza la despolimerización, por lo que tampoco es posible la mineralización, restringiendo la liberación de nutrientes inorgánicos a la solución del suelo.

Tabla 6.1. Ejemplos de polímeros, las enzimas que lo despolimerizan y el monómero producido. En paréntesis está el peso molecular de cada una de las biomoléculas en kilodalton (kDa)

Enzima	Polímero	Monómero
Amilasa	Almidón (> 15 kDa)	Mono o disacáridos (0.18 – 0.36 kDa)
Celulasa	Celulosa (> 36 kDa)	Mono o disacáridos (0.18 – 0.36 kDa)
Hemicelulasa	Hemicelulosa (> 5 kDa)	Mono o disacáridos (0.18 – 0.36 kDa)
Lipasas	Lípidos (> 89 kDa)	Glicerol (0.1 kDa)
Polifenol Oxidasa	Lignina (> 10 kDa)	Ácidos y alcoholes fenilpropílicos (0.2 kDa)
Nucleasas	Ácidos Nucleicos (> 100 kDa)	Nucleósidos (0.3 kDa)
Proteasas	Proteínas (> 5 kDa)	Oligopéptidos y aminoácidos (<0.7 kDa y 0.2 kDa)

Figura 6.1. Representación gráfica del proceso de despolimerización de moléculas orgánicas con N por medio de la actividad de las coenzimas producidas por los microorganismos del suelo.



6.3. Materia orgánica disuelta

La materia orgánica disuelta (MOD) son moléculas orgánicas que están en la solución del suelo, que se caracteriza por ser menor a **0.45 μm** y las moléculas pueden tener C, N, P o la combinación de los tres elementos (**COD, NOD y POD**). Por ejemplo, la glucosa solo tiene C, mientras que el RNA contiene los tres elementos. La MOD es la fuente principal de nutrientes orgánicos para los microorganismos heterótrofos del suelo.

Las fuentes principales de la MOD es la fragmentación de la materia orgánica particulada que revisamos en el apartado anterior, que pueden ser de origen vegetal o microbiano. También pueden ser producto de los exudados producidos por las plantas y microorganismos, como la materia orgánica nativa que está protegida físicamente dentro de los agregados del suelo.

6.4. Nutrientes en la biomasa microbiana

Los nutrientes en la biomasa microbiana son los que se encuentran dentro de la biomasa microbiana viva. En el suelo, la biomasa microbiana puede representar hasta el 8% de la MO total del suelo. Sin embargo, en el mantillo puede llegar a representar entre el 30 y 60% del N y P orgánico total del mantillo.

El proceso de entrada se conoce como **inmovilización microbiana** y las moléculas deben ser menores a 1 kDa como se explicó en la sección 6.2. La salida de los nutrientes de la biomasa microbiana se debe a tres procesos: **exudados microbianos, desechos productos del metabolismo microbiano** y **muerte microbiana**. El primero proceso de salida son los exudados microbianos, que los producen los microorganismos principalmente para adquirir nutrientes y energía. El segundo proceso de salida son los desechos producto del metabolismo microbiano; por ejemplo, la mineralización biológica que realizan los microorganismos, en el caso del nitrógeno liberan NH_4^+ a la solución del suelo al mineralizar las proteínas. Los detalles de esta mineralización los veremos en el capítulo 10 sobre el ciclo del N en los ecosistemas. El tercer proceso de salida es por muerte microbiana, principalmente por **lisis microbiana**. La lisis microbiana se presenta por un cambio en el potencial osmótico de la célula, rompiendo su membrana celular, liberando a la solución del suelo, principalmente biomoléculas microbianas. La lisis microbiana se incrementa por eventos de secado y rehumedecimiento del suelo, característico en ecosistemas estacionales. En el año de 1989, Singh y colaboradores propusieron que la inmovilización y lisis microbiana es un mecanismo de protección de nutrientes en ecosistemas estacionales, evitando que sean lixiviados al inicio de la temporada húmeda por encontrarse dentro de pared celular microbiana, pero al ser liberados a la solución del suelo, estas moléculas pueden favorecer la actividad microbiana, incrementando la inmovilización de los nutrientes cuando el suelo adquiere agua.

Otro factor muy importante en la inmovilización y la liberación de nutrientes de la biomasa microbiana es la estructura y composición de la comunidad microbiana, que veremos con más detalle en el capítulo 7. Por ejemplo, si la comunidad microbiana está dominada por especies de hongos o bacterias. Los hongos en general tienen una mayor proporción de moléculas recalcitrantes, como la **quitina**, por lo que sus cocientes C:N microbianos son mayores a 10, lo que significa que hay mayor C por unidad de N en las biomoléculas que conforman su biomasa. En contraste, las bacterias tienen una mayor proporción de moléculas lábiles, reduciendo sus cocientes de C: N microbianos a valores menores a 10. Por lo tanto, si la comunidad microbiana está dominada por bacterias habrá una mayor demanda de N, lo que va a afectar la dinámica de nutrientes en el suelo. La importancia de los cocientes estequiométricos en los ciclos biogeoquímicos lo revisamos en el capítulo 12.

6.5. Materia orgánica humificada

La materia orgánica humificada es la que está conformada por moléculas que han sufrido un proceso de **transformación bioquímica**, principalmente de moléculas pequeñas a moléculas grandes. Existen dos rutas para la formación de humus: **la ruta microbiana** y **la ruta bioquímica**. La ruta microbiana es la formación de compuestos orgánicos complejos a partir de los productos microbianos. Por lo que la materia prima de esta ruta son los productos de la actividad microbiana a partir de la despolimerización y la producción de exudados, los cuales son modificados por medio de la **condensación abiótica**, es decir, reacciones bioquímicas que se presentan en la solución del suelo. Estas reacciones bioquímicas dependen del pH del suelo, la presencia de metales, los tipos de moléculas orgánicas, etc.

En contraste, la ruta bioquímica es la formación del humus a partir de las subunidades de lignina, por lo que su materia prima es la lignina, principalmente de origen vegetal. Cuando la lignina es despolimerizada parcialmente, alguna de sus subunidades, que aún son polímeros, tienen cargas eléctricas disponibles permitiendo que se unan a metales o arcillas, generando moléculas humificadas. Las tres principales subunidades de la lignina son **siringil**, **guanisil** y **p-hidroxifenil**. La siringil tiene una mayor capacidad de formar uniones con metales y arcillas que las otras dos subunidades. Por lo que si en el suelo está dominada por esta subunidad, se formará más materia orgánica humificada. Esta proporción de subunidades depende de la especie vegetal que las produjo, de la actividad de las enzimas, de la textura del suelo y la presencia de metales en la solución del suelo que está determinado por el pH del mismo suelo. La principal consecuencia de que si hay mayor formación de materia orgánica humificada es que las moléculas orgánicas de la lignina no fueron moléculas disponibles para la comunidad microbiana para obtener energía y nutrientes, sino que fueron ocluidas por las moléculas humificadas.

A la materia orgánica humificada la podemos dividir en tres tipos de moléculas: **ácidos fúlvicos**, **ácidos húmicos** y **huminas**. Los ácidos fúlvicos son moléculas oxidadas con peso molecular bajo y pueden ser productos de la actividad microbiana y son precursores de formación de ácidos húmicos. Los ácidos húmicos son moléculas con alto peso molecular y son más complejas químicamente que los ácidos fúlvicos. Por último, las huminas se forman por entrelazamientos de ácidos húmicos, con una mayor complejidad estructural y con mayor peso molecular. Por lo que es más fácil que los ácidos fúlvicos se puedan descomponer que los ácidos húmicos y huminas.

CAPÍTULO 7. MICROORGANISMOS DEL SUELO

7.1. Introducción

En el presente capítulo revisaremos las características generales de los microorganismos y su importancia en la dinámica de nutrientes en los ecosistemas terrestres. La definición más sencilla de un microorganismo se refiere a aquellos seres vivos que no podemos ver a simple vista, ya que su tamaño puede ser entre **0.2 a 14 micrómetros**. Sin embargo, ellos son sumamente importantes en la dinámica de los nutrientes. Además, los microorganismos, en particular las bacterias, son los que inventaron los metabolismos básicos celulares, tales como la respiración (aerobia y anaerobia) y la fotosíntesis (Capítulo 4). Así mismo, tienen la capacidad de producir distintas enzimas que determinan la transformación de las moléculas que contienen los principales elementos químicos, tales como las involucradas en la despolimerización de los compuestos orgánicos (Capítulo 6) e incluso poder acceder al N atmosférico por medio de la fijación del N gas (Capítulo 10).

La base de nuestro entendimiento de los microorganismos está fundamentada en los estudios realizados por **Luis Pasteur** y **Robert Koch**. Robert Koch aportó las bases para poder aislar microorganismos y obtener cultivos axénicos; él utilizó el agar como un soporte de cultivo utilizando un polisacárido con unidades de **galactosa**, que difícilmente pudieran utilizar los microorganismos como fuentes de nutrientes o carbono y esta fue la base para que en la actualidad nosotros podamos aislar un microorganismo y posteriormente, analizar sus funciones o incluso utilizar sus genes. Sin embargo, la tecnología ha avanzado mucho y actualmente se pueden estudiar a los microorganismos analizando sus ácidos nucleicos utilizando herramientas dentro de las que se encuentran varias **ciencias ómicas**. Las ciencias ómicas tienen cuatro aproximaciones principales: **metagenómica**, **metatranscriptómica**, **metaproteómica** y la **metabolómica**. La metagenómica está basada en el estudio del contenido de genes y sus mutaciones (ADN); mientras que la metatranscriptómica se centra en el entendimiento de la regulación de la expresión genética (RNA); por su lado la metaproteómica se enfoca en entender el contenido de proteínas y su actividad; por último, la metabolómica nos permite analizar los metabolitos presentes y su fluctuación. Actualmente, también se hacen estudios de genomas completos para analizar los **genes funcionales** de especies específicas en los diferentes ecosistemas, así como también conocer las conexiones regulatorias entre genes. Teniendo los genomas microbianos o **metagenomas** de los ecosistemas, también podemos inferir los principales procesos biogeoquímicos en los cuales participan las diferentes especies microbianas.

Centrándonos en el suelo, los microorganismos son muy abundantes. Se estima que hay entre 400 a 2 000 kg de biomasa microbiana por hectárea, 1×10^{11} células microbianas por gramo de raíz de las plantas o más de 30 000 especies de bacterias en cada gramo de raíz vegetal. En el suelo existen muchos organismos y todos ellos cumplen funciones fundamentales en la dinámica de los nutrientes. Sin embargo, en este libro nos enfocamos más en el papel que desempeñan las bacterias y los hongos por su importancia en la regulación biogeoquímica de los ecosistemas terrestres.

7.2. Diversidad taxonómica

Los microorganismos son sumamente diversos, ya que existen especies en los tres grandes dominios de la vida. En el dominio Bacteria es donde encontramos la mayor diversidad, tanto taxonómica como metabólica, seguido por el dominio Archaea y con menor número de especies en el dominio Eukarya, que comparten este dominio con organismos superiores (i.e., plantas, insectos, vertebrados, etc.). En los primeros dos dominios se encuentran sólo organismos procariotas y en el tercer dominio están los organismos eucariotas (Capítulo 4).

Como se mencionó anteriormente, los organismos procariotas se encuentran en los dominios de las Bacteria y las Archea, los cuales están claramente separados filogenéticamente. Todas las especies que conforman ambos dominios son unicelulares y tienen una diversidad de metabolismos, ya que pueden ser fotótrofos o quimiótrofos, así como autótrofos o heterótrofos (Capítulo 4). En particular, las arqueas son consideradas extremófilas, ya que pueden vivir en condiciones extremas de temperatura o de pH.

El dominio Bacteria tiene 92 phyla, mientras que el dominio Archea tiene 26 phyla. Los principales phyla del dominio bacterias son: Acidobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes, Chloroflexi, Cyanobacteria, Firmicutes, Gemmatimonadetes, Nitrospira, Planctomicetes, Protobacterias y Verrucomicrobia. El dominio Bacteria es considerado como el más diverso de todos los dominios biológicos, ya que se estima que existen entre 1 y 300, 000 millones de especies, de las cuáles sólo se han identificado 6 mil especies. Los principales phyla de las arqueas son: Euryarchaeota, Thermoproteota, Asgardarchaeota y Nanoarchaeota. El número de especies estimados para este dominio aún es difícil de establecer, ya que muchas especies se han propuesto a partir de una secuencia de ARN, por lo que es poco conocida la biodiversidad de este Dominio.

Los hongos son las especies de microorganismos más importantes para los procesos biogeoquímicos del dominio Eukarya; sin embargo, existen otros grupos tales como los protistas (e.g. algas y protozoos) y algunos micro-artrópodos. El reino Fungi (hongos) incluye organis-

mos eucariontes heterótrofos que se nutren por medio de absorción (**osmotróficos**), y sus células tienen una pared celular compuesta por quitina y β -glucanos. Su talo está comúnmente compuesto por **hifas** haploides, multicelulares, cenocíticas o septadas (aunque existen formas unicelulares tales como las **levaduras**) con crecimiento apical. Tienen reproducción sexual y/o asexual, con una fase diploide generalmente corta. Pueden ser **saprobios**, **mutualistas** o **parásitos**.

Taxonómicamente el reino Fungi incluye 18 phyla, de los cuales **Ascomycota** es el más diverso. De manera general, se estima que existen entre 500, 000 hasta 9.9 millones de especies en el planeta, de las cuales se cree que más del 80% son hongos microscópicos. Sin embargo, únicamente se conocen alrededor de 150, 000 especies.

7.3. Diversidad funcional

Las funciones que realizan los microorganismos no son específicas de un grupo taxonómico, ya que dentro de un mismo grupo taxonómico podemos encontrar una gran diversidad metabólica. Como se mencionó anteriormente, tienen una amplia **diversidad metabólica**, por lo cual pueden jugar un papel muy importante en el flujo de energía y la transformación de los nutrientes en los ecosistemas (Tabla 4.1). Por ejemplo, existen especies fotoautótrofas que pueden realizar fotosíntesis y, por tanto, fijar C a partir del CO_2 atmosférico, como las cianobacterias o las chloroflexis. Así mismo, hay especies de bacterias foto-heterótrofos que pueden utilizar la luz como fuente de energía, pero requieren de moléculas orgánicas para poder hacer síntesis de biomoléculas como las bacterias púrpuras y verdes no sulfúreas. También hay especies de bacterias quimioatótrofas que utilizan la oxidación de alguna molécula inorgánica para producir energía, como las especies nitrificantes. Por último, existen especies de bacterias y hongos que son quimioheterótrofas que utilizan la oxidación de carbohidratos para producir energía y que juegan un papel muy importante en la descomposición de la materia orgánica.

Aunado a lo anterior, los microorganismos del suelo son los responsables de producir las coenzimas para realizar la despolimerización (Capítulo 6) o la mineralización en el caso particular del P y el S (Capítulo 11). Lo que ha permitido la descomposición de la materia orgánica y el retorno de nutrientes disponibles que conforman las moléculas orgánicas que retornan al suelo, por ejemplo, de origen vegetal o microbiano. Así mismo, los microorganismos participan en la oxidación o reducción de diferentes moléculas que contienen diferentes nutrientes y que se verá con detalle en los capítulos de la tercera parte de este libro (Ciclos biogeoquímicos en los ecosistemas terrestres).

CAPÍTULO 8. ADQUISICIÓN Y USO DE NUTRIENTES POR LAS PLANTAS

8.1. Introducción

En los capítulos 5 y 6 hemos revisado los procesos involucrados en la transformación de las moléculas inorgánicas y orgánicas que permiten que los nutrientes estén en forma disponible para las plantas en la solución del suelo. Sin embargo, los nutrientes disponibles en la solución pueden ser extraídos por la geoquímica y los microorganismos del suelo (Capítulo 5). Desafortunadamente, la velocidad de utilización de nutrientes disponibles de la solución del suelo es diferente entre la geoquímica, los microorganismos y las plantas. Si las condiciones fisicoquímicas de la solución de suelos lo permiten, los nutrientes son rápidamente ocluidos en moléculas no disponibles para las plantas (Capítulo 5). En segundo lugar, las comunidades microbianas son más eficientes para adquirir nutrientes disponibles de la solución del suelo que las plantas. Por lo que las plantas son muy poco competitivas en la adquisición de nutrientes disponibles. Afortunadamente, las plantas han generado una serie de mecanismos para poder adquirir nutrientes disponibles cuando están **fisiológicamente activas**, así como estrategias para optimizar el uso de los nutrientes adquiridos. El presente capítulo se centra en los mecanismos y estrategias que tienen las plantas para la adquisición y uso de nutrientes.

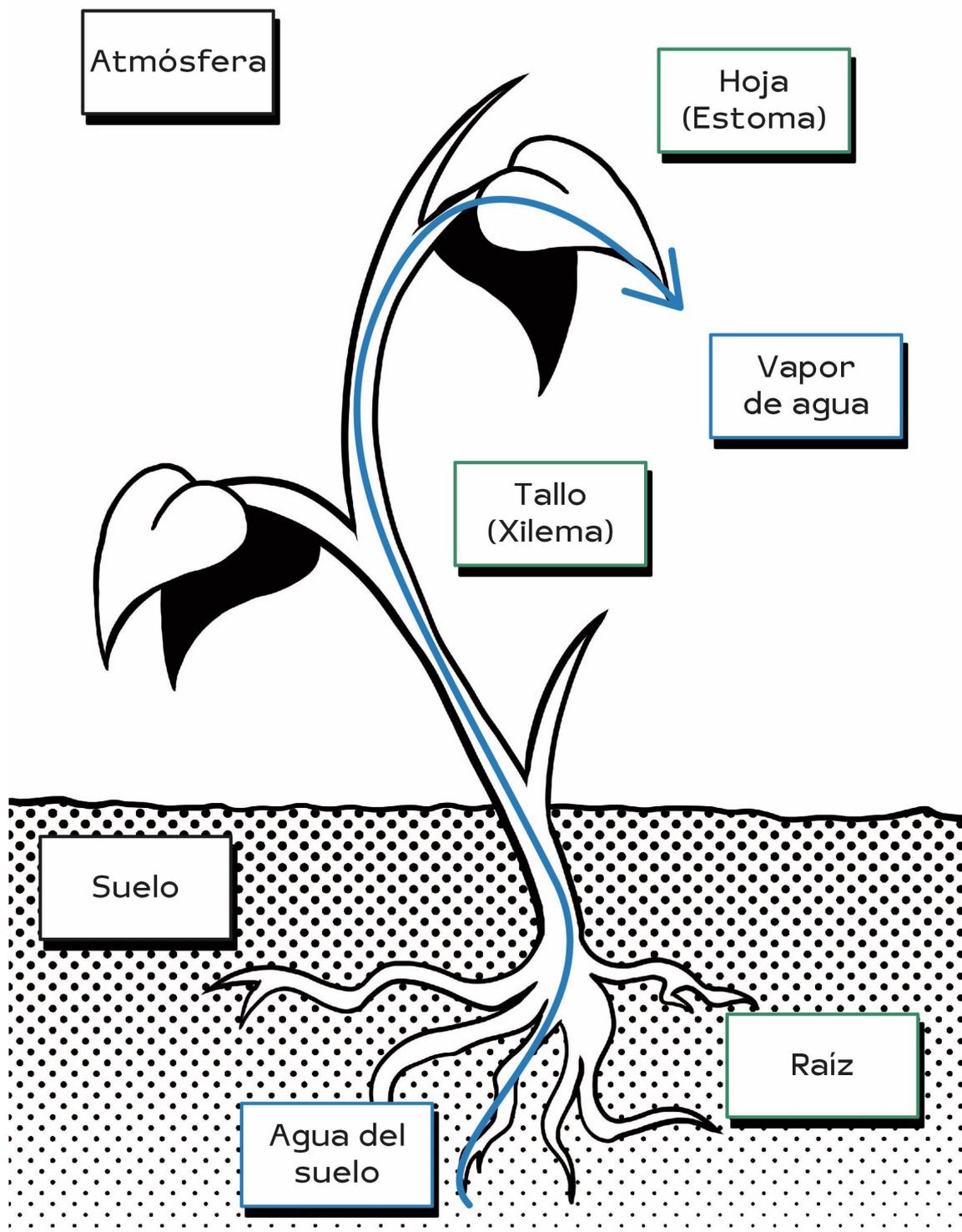
8.2. Mecanismos a adquisición de nutrientes de las plantas

El mecanismo principal de adquisición de nutrientes por las plantas es por medio de la **tenso-evaporación** (Figura 8.1.) La tenso-evaporación es un proceso físico que genera un gradiente hídrico entre las hojas y el suelo, favoreciendo a que el agua del suelo pueda entrar por medio de la raíz y moverse dentro de la planta. Cuando la planta abre los estomas en las hojas, permite que salga a la atmósfera el agua contenida en las hojas, por lo que genera un potencial hídrico negativo en las células pegadas a los estomas y, por lo tanto, la planta va a tener que compensar la pérdida de agua a partir del agua que tiene en los otros tejidos, desde las hojas hasta las raíces, pasando por el **xilema**. Es decir, este gradiente hídrico funciona como si fuera una bomba hidráulica que adquiere el agua disponible del suelo a través de las células radicales. Este mecanismo no tiene costo para las plantas, pero depende de las condiciones atmosféricas y de la disponibilidad de agua en el suelo. Con relación a las condiciones atmosféricas, la saturación de vapor de agua de la atmósfera debe ser menor a la concentración de agua que tienen la hoja, es decir, si la atmósfera está muy saturada de vapor de agua, la planta no puede absorber agua, porque no puede transpirar y, por tanto, generar el gradiente hídrico necesario para que pueda

entrar el agua en las raíces. Por lo que en ecosistemas con climas muy húmedos (i.e., bosques mesófilos de montaña y bosques tropicales perennifolios), las plantas pueden sufrir limitación de nutrientes, independientemente de la disponibilidad de estos en la solución del suelo. Por otra parte, si el contenido del agua del suelo es inferior al punto de marchitamiento (Capítulo 5), la planta no puede absorber agua.

La raíz tiene los siguientes tejidos: la **epidermis**, el **cortex**, la **endodermis**, el **pericilo** y el xilema. Por lo que el agua que absorbe la planta del suelo tiene que pasar por estos 4 tejidos hasta alcanzar al xilema, que es el tejido de conducción que llevarán el agua a las hojas. Por lo que cada tejido, puede representar una resistencia para la absorción del agua. Dependiendo en que tejido esté el agua, la absorción del agua tiene dos fases: la **rápida** y el **volumen osmótico**. La primera fase corresponde a los espacios intercelulares de la epidermis, la cual puede ser reversible. La segunda fase es la del volumen osmótico, donde el agua ya debe pasar por pared celular de los diferentes tejidos antes mencionados hasta el xilema. Esta fase ya no es fácilmente reversible. Los nutrientes que va a adquirir la planta son los que están disponibles en el agua absorbida, sin embargo, la concentración de los nutrientes en el agua absorbida puede ser muy baja, por lo que las especies vegetales han generados varios mecanismos para incrementar la concentración de nutrientes en el agua absorbida y estos mecanismos define los tres tipos de transporte de nutrientes que tiene las plantas: **pasivo**, **activo** y **metabólico**.

Figura 8.1. Movimiento del agua dentro de la planta por el proceso de tenso-evapotranspiración



8.2.1. Transporte Pasivo

La pared de las células de las raíces finas está cargada negativamente, por lo que los elementos y moléculas con cargas positivas (cationes) van a ser atraídos a las raíces, y de esta manera, la concentración de cationes se incrementa cerca de las raíces debido al **gradiente electromagnético** que generan las cargas negativas de las raíces. Por lo que los nutrientes que son atraídos por este gradiente electromagnético serán adquiridos por la planta cuando realice la absorción de agua por medio de la tenso-evaporación que explicamos anteriormente. Este transporte no tiene costo para las plantas, pero la concentración de nutrientes adquiridos por la planta va a depender de los nutrientes que fueron atraídos por este gradiente. En caso de que la concentración de nutrientes disponible sea muy baja, la planta va a estar limitada por la adquisición de nutrientes.

8.2.2. Transporte activo

La limitante del transporte pasivo es que no favorece la adquisición de elementos y moléculas con cargas negativas (aniones), como por ejemplo el ortofosfato ($-\text{PO}_4^{3-}$). Por lo tanto, la planta tiene que modificar el gradiente electromagnético generado por las raíces. Esta modificación la realiza enviando H^+ a la solución del suelo cercana a las raíces para atraer aniones en el agua que van a absorber. De esta manera, la planta puede adquirir elementos y moléculas con cargas negativas. Este transporte se llama activo, porque la planta tiene que invertir energía para producir y enviar los H^+ a la solución del suelo.

8.2.3. Transporte metabólico

Sin embargo, los dos transportes explicados anteriormente puede que no sean suficientes para incrementar la concentración de los nutrientes disponibles que requiere la planta. Por lo tanto, la planta debe invertir más energía en diferentes mecanismos para adquirir los nutrientes limitantes. Este conjunto de mecanismos se conoce como transporte metabólico que pueden ser desde la utilización de cargadores en pared celular hasta establecer simbiosis con diferentes tipos de microorganismos.

A. Transportadores de nutrientes en pared celular.

Los **cargadores de nutrientes** son enzimas que se encuentra en la pared celular de las raíces y cuyo papel es atrapar a los nutrientes que están en baja concentración en la solución del suelo y de esta manera, incrementar la absorción de dichos nutrientes. Estos cargadores pueden ser específicos o no específicos. Los específicos son aquellos que el sitio activo de la enzima reconoce a un elemento o molécula específica (modelo de llave y cerradura, Capítulo 3), como por ejemplo las que

reconocen al ortofosfato (PO_4^{3-}) o al nitrato (NO_3^-) (Capítulos 10 y 11); mientras que los cargadores nos específicos su sitio activo puede ser usado con diferentes moléculas (modelo de ajuste inducido, Capítulo 3). De esta manera la planta incrementa la adquisición de ciertos nutrientes limitantes, pero el costo es mayor, ya que tiene que invertir energía en la producción de la enzima, así como en el funcionamiento del sitio activo de la enzima.

B. Exudados radicales

Los **exudados radicales** son diferentes elementos o moléculas que produce las plantas que son enviados a la solución del suelo, ya sea para romper el equilibrio químico de la solución del suelo o para favorecer la actividad de la comunidad microbiana cercana a la raíz que pueden estar mineralizando nutrientes de moléculas orgánicas, como en el caso de la liberación de NH_4^+ (Capítulo 10). Por lo anterior, las plantas generan un ambiente cercano a las raíces que está enriquecido de diferentes moléculas, principalmente orgánicas, que van a favorecer la actividad de la comunidad microbiana e incrementar la liberación de los nutrientes disponibles a partir de la mineralización de moléculas orgánicas. Este ambiente enriquecido se conoce como **rizósfera** y puede incrementar la biodiversidad de la comunidad microbiana, así como modificar la estructura de la comunidad. Los principales tipos de exudados que producen las plantas son carbohidratos, aminoácidos y ácidos orgánicos. Los carbohidratos son principalmente monómeros tales como la glucosa, ribosa, fructosa, lo que permite a los microorganismos obtener estos monómeros sin tener que despolimerizar a los carbohidratos más complejos. En el caso de los aminoácidos, tales como arginina y metionina, pueden aportar C y N a los microorganismos y favorecer la mineralización del nitrógeno liberando el NH_4^+ a la solución del suelo. Los ácidos orgánicos pueden romper el equilibrio químico de la solución del suelo y, por tanto, favorecer la transformación de las moléculas disueltas (Capítulo 5 y 6). De esta manera, las plantas promueven la actividad microbiana mandando moléculas orgánicas de bajo peso molecular, para que se incrementen los procesos de despolimerización y mineralización de algunos nutrientes que puede limitar el crecimiento de la planta. No todas las especies de plantas pueden producir la misma cantidad y tipo de exudados, sino que depende de la capacidad que tiene cada especie de planta para producirlo y de la energía disponible para producirlos y enviarlos a la solución del suelo. Este mecanismo puede ser costoso para las plantas, pero le permite poder adquirir los nutrientes que requiere cuando está metabólicamente activa.

C. Simbiosis con microorganismos.

El último mecanismo metabólico es la **simbiosis** entre la planta y alguna especie de microorganismo. La simbiosis está definida como la relación benéfica entre una especie biológica y otra, en este caso, entre

una especie de microorganismo y una especie de planta. Este mecanismo es el más costoso, ya que la planta debe invertir tanto en el mantenimiento y crecimiento del microorganismo, como en la producción y la actividad de las enzimas que producen las especies microbiana simbiotes. La ventaja de esta inversión es que, en la mayoría de los casos, el microorganismo entrega el nutriente ya dentro del tejido de la planta. A manera de ejemplo, nos vamos a enfocar en dos principales simbiosis que tienen las plantas con algunas especies de microorganismos.

El primer ejemplo es la simbiosis entre algunas especies de plantas, principalmente de la **familia Fabaceae**, con bacterias del género **rhizobium** que tienen la capacidad de fijar el N atmosférico. La planta debe invertir energía para generar el **nódulo** en las raíces donde se encuentran las bacterias, pero también debe invertir energía para producir la enzima nitrogenasa que transforma el dinitrógeno (N_2) a NH_4^+ , así como invertir energía en los esqueletos de C para que el N fijado pueda ser introducido en la planta. Por su parte, la bacteria le permite a la planta acceder a la mayor fuente de N en el Planeta, que es la atmósfera. El proceso de fijación de N lo revisaremos con más detalle en el Capítulo 10.

El segundo ejemplo son las **micorrizas**, que es una simbiosis entre especies de hongos y especies de plantas. Existen dos grupos principales de micorrizas: las **ectomicorrizas** y las **endomycorrizas** o micorrizas arbusculares. Las especies de hongos de las ectomicorrizas pertenecen a los phylas de Basidiomycota y Ascomycota y las especies de plantas pertenecen a los géneros Betula, Dipterocarpus, Myrtus, Fagus, Salix, Pinus y Quercus, las cuáles se distribuyen principalmente en ecosistemas con climas templados. Las ectomicorrizas forman un manto con sus hifas alrededor de las raíces de las plantas y se conoce como la **red de Harting**. Las plantas le aportan carbohidratos a los hongos y los hongos le aportan N, no solamente como moléculas inorgánicas (tales como NH_4^+ o NO_3^-), sino que además los hongos pueden tomar moléculas orgánicas (por ejemplo, aminoácidos), las cuales las mineraliza y se la entrega a la planta en forma inorgánica. Esto les permite a las plantas poder acceder al N de las moléculas orgánicas que se encuentran en la solución del suelo, ya que las plantas no pueden absorber moléculas orgánicas. Las especies de hongos de las micorrizas arbusculares pertenecen al phylum Glomeromycota y puede asociarse con el 80% de las especies de plantas, por lo que son consideradas como generalistas. El hongo infecta la raíz formando **arbúsculos** sin romper la pared celular de las raíces y con esta estructura se realiza el intercambio de nutrientes entre el hongo y la planta. Así mismo, forman **micelio extracelular** que le permite a la planta poder incrementar el volumen de suelo explorado. El nutriente que aporta el hongo a la planta es principalmente el P inorgánico y recibe a cambio carbohidratos que produce la planta. De esta manera, ambos tipos de micorrizas modifican la rizósfera, permitiéndole a las plantas a acceder a mecanismos que tienen los hongos para adquirir nutrientes de la solución del suelo.

8.3. Uso de nutrientes por la planta

Una vez que la planta absorbe los nutrientes, estos son usados en diferentes metabolismos celulares, como la fotosíntesis y la respiración (Capítulo 4), así como la producción de biomoléculas que formarán parte de los diferentes tejidos que tienen cada una de las especies de plantas. Por ejemplo, una especie de árbol va a tener que formar tejidos leñosos, mientras que una herbácea no necesita dichos tejidos. Así mismo, el tipo de fenología que tiene las especies de plantas afecta el uso de los nutrientes, ya que las **plantas anuales** tienen que realizar todo su ciclo de vida en un año, cuando las **plantas perennes** pueden desarrollarse durante varios años. Por otro lado, también va a ser diferente la demanda de nutrientes si las plantas son **caducifolia** o **perennifolia**. Por último, el tipo de metabolismo fotosintético también es importante, ya que si la planta tiene un metabolismo fotosintético C_3 no tiene que estar produciendo la enzima **fosfoenolpiruvato carboxilasa** que favorece la eficiencia de toma de CO_2 atmosférico, como son las especies de plantas con metabolismos C_4 o **CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas)**.

Uno de los mecanismos más importantes de la utilización y protección de nutrientes dentro de la planta es la **reabsorción de nutrientes foliares**, debido a que todas las especies de plantas perennes, aunque sean caducifolias o perennifolias, tienen que cambiar sus hojas, porque la eficiencia fotosintética se reduce con la edad de la hoja. Sin embargo, cuando la planta tira una hoja representa una pérdida de nutrientes que se encuentra en las biomoléculas que forman los tejidos foliares. Para reducir la pérdida de nutrientes, las plantas mueven biomoléculas lábiles (por ejemplo, ATP clorofila, etc.) del citoplasma de las células de las hojas a otros tejidos (como ramas u hojas nuevas) para evitar que se pierdan los nutrientes que se encuentran en dichas biomoléculas, dejando de esta manera las biomoléculas que conforman la estructura de sus tejidos, como la celulosa o lignina en la pared celular.

Existen varios factores que pueden afectar la eficiencia de absorción foliar de las diferentes especies vegetales. Entre los factores intrínsecos de las especies de las plantas es la **fenología foliar**, ya que las plantas caducifolias realizan mayor porcentaje de reabsorción que las perennifolias, por lo que la hojarasca que producen tiene menor concentración de nitrógeno y fósforo. Así mismo, si la especie de planta tienen la capacidad de hacer simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno (como las especies de la familia Fabacea; sección 8.2.3 en este capítulo), van a realizar muy poca reabsorción de nitrógeno, pero hacen una gran reabsorción de fósforo foliar. También la longevidad de las hojas afecta la eficiencia de reabsorción, ya que las hojas longevas realizan menos reabsorción de nutrientes que las hojas no longevas.

Entre los factores extrínsecos de las especies de la planta es la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo, ya que puede promover la reabsorción foliar. También la disponibilidad del agua en el suelo puede afectar la reabsorción foliar de nutrientes, ya que, si la disponibilidad de agua es baja, la planta estará obligada a proteger el agua y, por lo tanto, reduce su tasa fotosintética por cerrar los estomas y, de esta manera se reduce la energía disponible para realizar la reabsorción de nutrientes foliares.

La principal consecuencia de la reabsorción de nutrientes foliares en la dinámica de nutrientes de los ecosistemas terrestres es que la hojarasca que producen las especies de plantas que hacen mayor porcentaje de reabsorción tienen cocientes C: N y C:P altos, lo que sugiere que la hojarasca de estas especies está empobrecida de nitrógeno y fósforo. Así mismo, van a dominar las moléculas estructurales y más complejas con anillos aromáticos, tales como la lignina y los taninos, reduciéndose la proporción de carbohidratos y proteínas. Como consecuencia de todo lo anterior, se reduce la tasa de descomposición del mantillo en las especies de planta que hacen mayor reabsorción de nutrientes foliares, ya que la materia orgánica que ingresa al suelo es más recalcitrante (Capítulo 6).

En 1982, **Peter Vitousek** propone el término de **eficiencia de uso de nutrientes** de las plantas y se mide como la división entre la masa producida por la hojarasca entre el contenido del nutriente en la hojarasca. El contenido del nutriente se calcula multiplicando la masa de hojarasca por la concentración del nutriente. Así mismo, Vitousek encontró que los bosques en ecosistemas templados realizan mayor eficiencia de uso del N que los bosques tropicales. Esto sugiere que el N no es un nutriente limitante en los bosques tropicales, por la gran proporción de especies vegetales pertenecientes a la familia Fabaceae y que tienen la capacidad de tener simbiosis con bacterias fijadoras de N atmosférico, como lo mencionamos en la sección 8.2.3 de este capítulo.

TERCERA PARTE:

CICLOS BIOGEOQUÍMICOS DE LOS
ECOSISTEMAS TERRESTRES

CAPÍTULO 9. CICLO DE CARBONO EN LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES

9.1. Introducción

En los capítulos de esta tercera parte del libro se van a revisar la dinámica de tres nutrientes relevantes a escala de los ecosistemas terrestres (carbono, nitrógeno y fósforo), así como la interacción de estos tres nutrientes bajo un enfoque de la estequiometría ecológica.

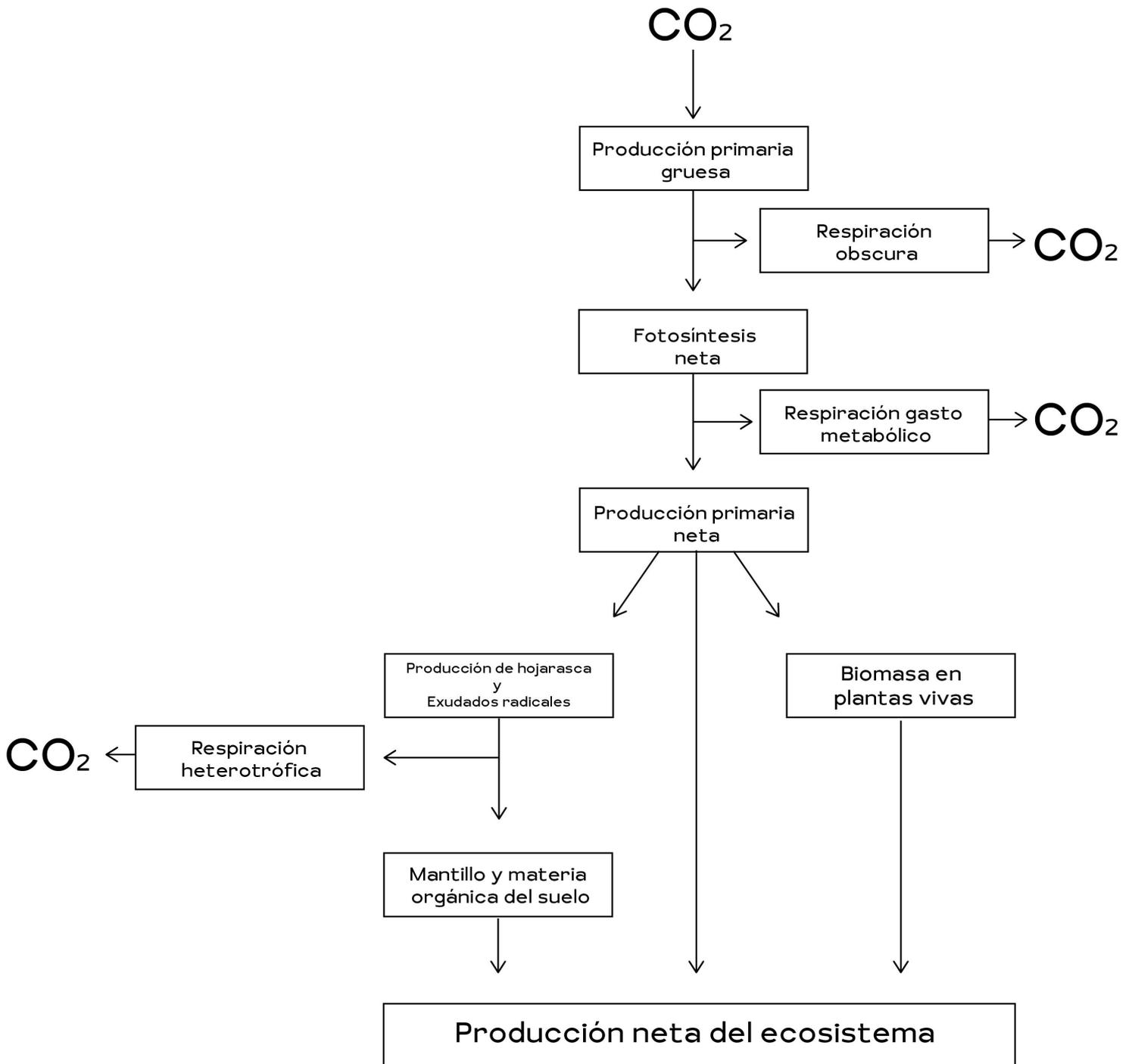
Los **ecosistemas** están definidos como un sistema cibernético ecológico formado por una serie de subunidades, que se llaman **almacenes**, y la interacción entre estas subunidades que se conocen como **flujos**. Por ejemplo, los principales almacenes de los ecosistemas terrestres son: a) la biomasa aérea (principalmente vegetal); b) el suelo compuesto por el horizonte orgánico (que también se conoce como mantillo), los horizontes inorgánicos y la biomasa radical de la comunidad vegetal; y c) la roca madre. Estos almacenes se pueden dividir en otras subunidades, como en el suelo que fueron revisados en los capítulos de la segunda parte de este libro (Figura 5.2). Los principales flujos son la fijación biológica de nutrientes atmosféricos (i.e., carbono y nitrógeno), la entrada de nutrientes por lluvia o polvos, la producción de hojarasca, los flujos de nutrientes por percolación del agua de lluvia a través de la biomasa aérea, la descomposición de la materia orgánica y las salidas por escorrentía o flujos subsuperficiales, entre otros. Muchos de estos flujos también fueron revisados en los capítulos de la segunda parte de este libro. Con este enfoque de ecosistemas es posible estudiar cómo es la dinámica de cada uno de los nutrientes, ya que se puede determinar cuáles son los almacenes que tienen más contenido del nutriente estudiado, cuáles son los procesos que determinan los flujos y cómo son las cantidades de nutriente que entran y salen de los ecosistemas. De esta manera, es posible saber si un ecosistema particular está reteniendo o liberando el nutriente estudiado y los procesos que controla la captura y liberación de dicho nutriente. Esto es muy relevante, ya que con el **balance de los nutrientes** a escala de ecosistema se puede diagnosticar el estado de conservación o degradación del ecosistema. Por ejemplo, si la cantidad de un nutriente que entrada es igual a la cantidad que sale del ecosistema, se puede considerar que éste está en **equilibrio**. En cambio, si la cantidad de entrada es menor a la cantidad de salida se puede considerar que el ecosistema está en **proceso de degradación**. Por último, si la cantidad de entrada es mayor a la cantidad de salida, se puede considerar que el ecosistema está en un **proceso de sucesión**, porque se está incrementando la productividad primaria bruta, hasta llegar a un nivel de equilibrio.

Como se mencionó en el capítulo 2, el carbono (C) tiene un ciclo gaseoso o atmosférico, ya que la principal fuente de este elemento es la

atmósfera, particularmente como CO₂, debido a que tiene moléculas en estado gaseoso estable. Además, la mineralización de las moléculas orgánicas con carbono es biológica, ya que se realiza dentro de pared celular de los organismos por medio de la respiración aeróbica (Capítulo 4). El carbono tiene tres electrones de valencia (Capítulo 2), por lo que puede formar hasta cuatro enlaces covalentes con otros átomos y con ello puede formar moléculas inorgánicas estables, además de formar parte de la estructura de todas las biomoléculas (Capítulo 3).

A continuación, vamos a revisar cuáles son las principales entradas y salidas de este elemento en los ecosistemas terrestres, así como los factores que determinan su dinámica a partir de sus principales flujos (Figura 9.1).

Figura 9.1. Ciclo del carbono en los ecosistemas terrestres (modificado de Paul 2007).



9.2. Almacenes y flujos de carbono en los ecosistemas terrestres

En la figura 9.1 se presenta el ciclo de C en los ecosistemas terrestres. La fuente principal de C orgánico de los ecosistemas terrestres es el CO₂ atmosférico, el cuál es fijado por los autótrofos por medio de la fotosíntesis oxigénica (Capítulo 4). La fijación del C se realiza durante la fase oscura de la fotosíntesis (Capítulo 4) y es conocida como **fotosíntesis bruta** o **productividad primaria bruta**, que representa la cantidad total de C que pueden fijar los autótrofos de un ecosistema en particular. La cantidad de C fijado en la fotosíntesis bruta depende de la capacidad metabólica de las especies que componen la comunidad de autótrofos en cada uno de los ecosistemas. Sin embargo, los autótrofos utilizan parte de ese C fijado para producir energía por medio de la respiración que es utilizada en los procesos fisiológicos celulares básicos y en la construcción de biomoléculas (Capítulos 3 y 4). Por lo que la diferencia entre el C fijado en la fotosíntesis bruta menos el C liberado por la respiración para mantener los procesos metabólicos de los autótrofos se conoce como **fotosíntesis neta** o **productividad primaria neta**. En otras palabras, el C de la productividad primaria neta es el que está contenido en las biomoléculas producidas por los autótrofos y representa el presupuesto anual del C orgánico para mantener todos los procesos biológicos de la dinámica del C en los ecosistemas. La cantidad de este presupuesto depende de la composición de la comunidad de autótrofos de cada uno de los ecosistemas.

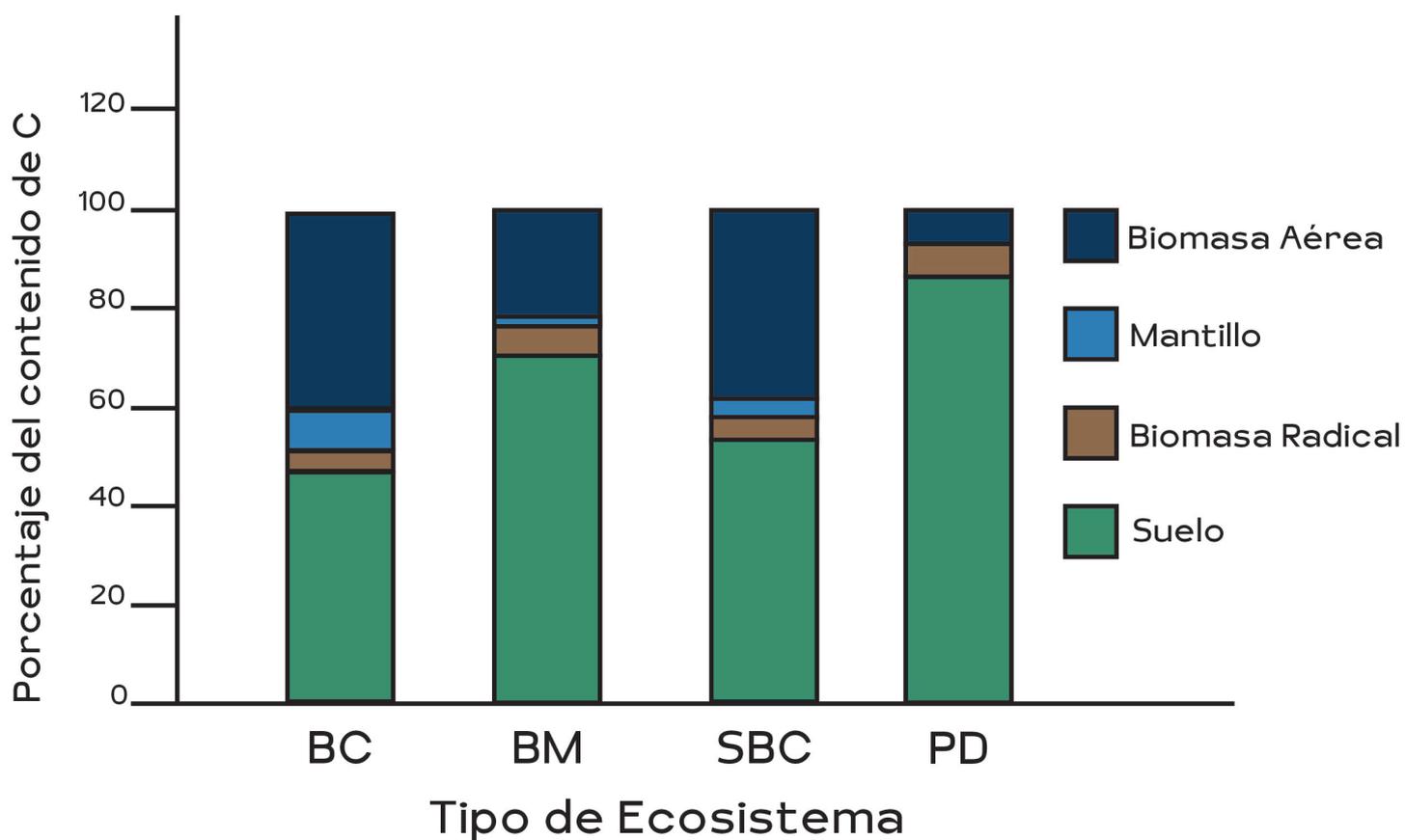
El C producido en la productividad primaria neta puede tener tres destinos: a) acumularse en la **biomasa viva** de los autótrofos, b) entrar a la **cadena trófica**, empezando por los herbívoros o c) entrar al suelo por medio de tejidos muertos de los autótrofos, tales como la **producción de hojarasca** y la de las **raíces finas**, así como la producción de exudados en la rizósfera y en el mantenimiento de microorganismos simbiotes (Capítulo 8). El C acumulado en la biomasa viva de los autótrofos representa uno de los almacenes de C importantes de los ecosistemas terrestres y la cantidad de C en este almacén va a depender del tipo de tejidos dominantes de la comunidad de los autótrofos. Por ejemplo, un bosque de coníferas va a contener mayor cantidad de C que un pastizal, donde dominan las herbáceas (Figura 9.2). En los ecosistemas terrestres, la cantidad de C que entra a la cadena trófica representa una proporción baja del C de la productividad primaria neta; por ejemplo, se ha estimado que solo el 3.7% del C de la productividad primaria neta es consumido por los herbívoros en bosques templados latifoliados. Este carbono que entra a la cadena trófica hay que restarle el C utilizado en la respiración para mantener los procesos metabólicos de todos los organismos que participan en la cadena trófica. Esta diferencia entre el C utilizado por la cadena trófica menos su gasto metabólico se conoce como **productividad secundaria neta** y depende de la eficiencia metabólica de todas las especies que componen la cadena trófica.

Por último, el C que entra al suelo puede representar el mayor porcentaje del C de la productividad primaria neta, ya que se ha estimado, por ejemplo, que puede representar hasta un 96% en bosques templados latifoliados. La entrada de este carbono se da por medio de la producción de hojarasca a partir de la biomasa aérea vegetal (Capítulo 8) o por la producción radical a partir de la biomasa subterránea vegetal. El C que entra al suelo será transformados en diferentes moléculas por distintos procesos que revisamos en el Capítulo 6, así como la utilizado para mantener los metabolismos celulares por medio de la respiración de la comunidad microbiana heterótrofa del suelo. Este gasto metabólico por la comunidad microbiana puede representar hasta el 56% del C de la productividad primaria neta y que regresa como CO₂ a la atmósfera por respiración heterótrofa (Capítulo 4). El C que se acumula en el suelo puede ser uno de los principales almacenes de C orgánico en los ecosistemas terrestres, que puede estar en almacenes muy dinámicos, como en la biomasa microbiana con tiempos bajos de retorno o en almacenes muy recalcitrantes, como la materia orgánica humificada con tiempos grandes de retorno (Figura 9.2; Capítulo 6).

Considerando los almacenes y los flujos principales antes mencionados podemos calcular la **producción neta del ecosistema**. La producción neta del ecosistema es el C que fue acumulado en los almacenes antes mencionados menos la sumatoria de la CO₂ producido por la respiración de todos los organismos que viven en el ecosistema, la cual se conoce como **respiración del ecosistema**. Así mismo, el **intercambio neto de C** del ecosistema es la diferencia entre el C de la respiración del ecosistema menos el C fijado durante la productividad primaria bruta. Cuando el intercambio neto de C del ecosistema es positivo se puede decir que el ecosistema está **emitiendo C** a la atmósfera y cuando es negativo, el ecosistema está **capturando C** de la atmósfera.

Por lo tanto, la captura del carbono en el ecosistema terrestre depende principalmente de la productividad primaria neta de los autótrofos, de la actividad microbiana de los heterótrofos en el suelo y de los procesos de humificación en el suelo. Esta productividad primaria neta está directamente relacionada con las especies vegetales que están en dicha comunidad, de igual manera la actividad microbiana va a depender de las especies microbianas presentes y el proceso de humificación depende de las características edáficas, es decir, de las características físicas, químicas y biológicas que tienen suelo. Estos factores son sumamente importantes para poder entender los procesos de captura de carbono ecosistémico.

Figura 9.2. Porcentaje del contenido de carbono en los principales almacenes de C en cuatro ecosistemas terrestres. BC: bosque de coníferas (Quintero et al., 2020), BM: bosque mixto (García-Oliva et al., 2014), SBC: selva baja caducifolia (Jaramillo et al., 2003) y PD: pastizal desértico (García-Oliva et al., 2018)



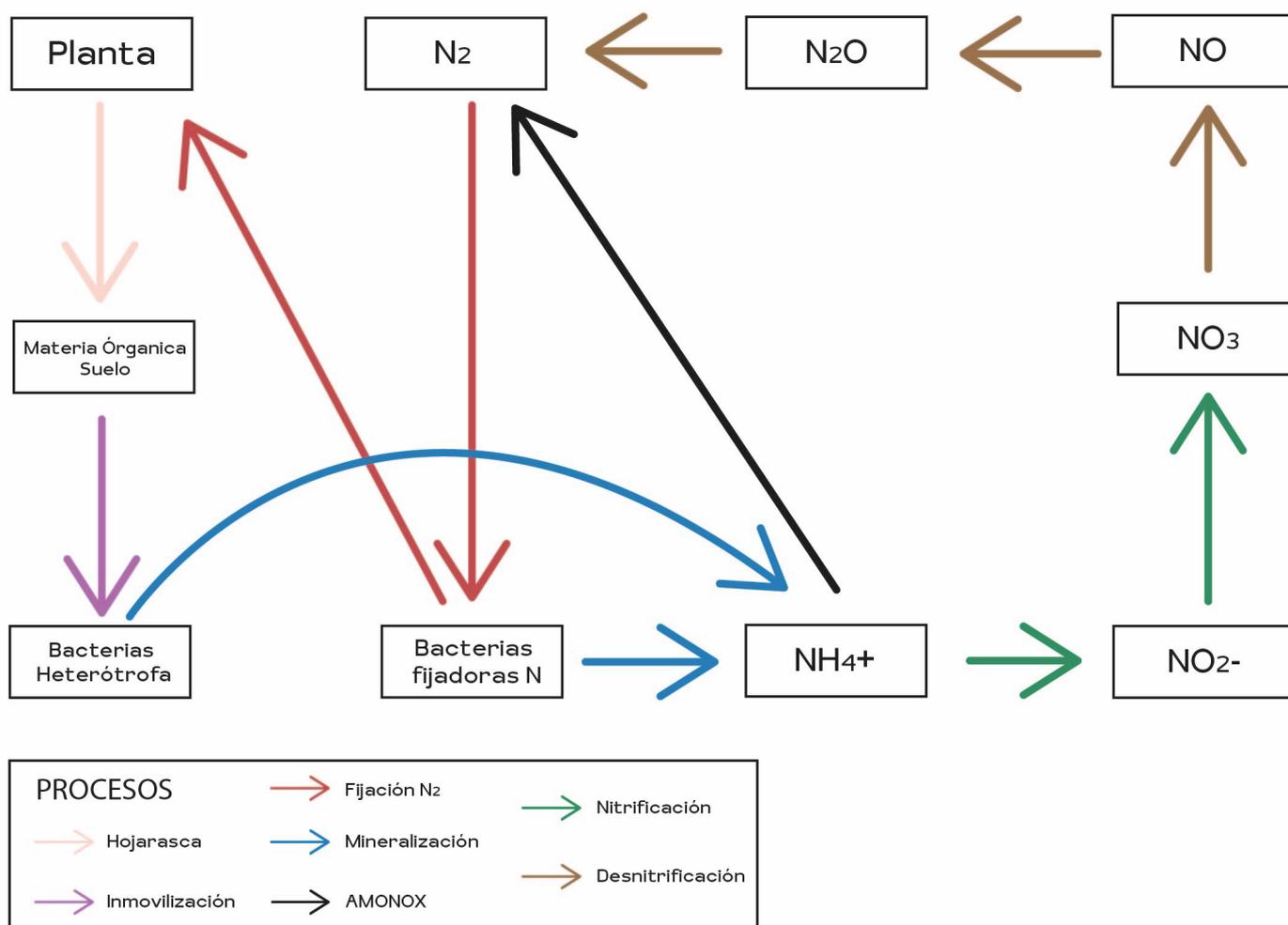
CAPÍTULO 10. CICLO DEL NITROGENO EN LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES

10.1. Introducción

El nitrógeno (N) también tiene un ciclo gaseoso o atmosférico, ya que la principal fuente de este elemento es la atmósfera, el cual está en forma de gas conformado por dos átomos de N (**nitrógeno diatómico**, N_2), que con el **óxido nitroso** (N_2O) y el **óxido nítrico** (NO) constituye el 78% de la concentración de los gases en la atmósfera. Además, la mineralización de las moléculas orgánicas con nitrógeno es biológica, ya que se realiza dentro de pared celular de los organismos, principalmente por las bacterias (Capítulo 4).

El nitrógeno tiene cinco electrones de valencia (Capítulo 2), por lo que puede formar cinco enlaces covalentes para formar moléculas inorgánicas estables, tanto reducidas como oxidadas, además de formar parte de algunas biomoléculas importantes, tales como las proteínas y los ácidos nucleicos (Capítulo 3). La mayoría de las transformaciones de las moléculas con N están mediadas por la actividad biológica, principalmente microbiana, ya que la utilizan como sustrato químico-energético (Capítulo 4), como fuente de oxígeno o como fuente de N. En este capítulo nos vamos a enfocar en los mecanismos de transformación de las moléculas con N, que constituyen el ciclo del N en los ecosistemas terrestres (Figura 10.1).

Figura 10.1. Ciclo del nitrógeno en los ecosistemas terrestres (modificado de Paul and Clark, 1989).



10.2. Fijación del Nitrógeno atmosférico.

10.2.1. Fijación no biológica de nitrógeno atmosférico.

La fijación no biológica de N atmosférico se realiza por dos procesos: la fijación por descargas eléctricas atmosféricas y la fijación industrial. La primera consiste en la ruptura del enlace covalente de nitrógeno diatómico atmosférico (N_2) como consecuencia de la liberación de energía por las descargas eléctrica atmosféricas, por lo que cada molécula de N es oxidada y forma óxido nítrico (NO). Sin embargo, como el óxido nítrico es una molécula gaseosa debe ser más oxidada (como nitrito o nitrato) o reducida (como amonio) para poder ingresar a los ecosistemas terrestres. Por lo que este proceso de fijación de nitrógeno atmosférico es poco relevante para los ecosistemas terrestres.

La fijación de nitrógeno industrial se lleva a cabo al proceso de **Haber-Bosch**, el cual es un proceso artificial. Este proceso consiste en la producción de hidrógeno para que reaccione con nitrógeno diatómico atmosférico con la finalidad de generar amoníaco (NH_3), por lo que este proceso es sumamente demandante de energía, ya que se necesita altas temperaturas (cercas a los $450^\circ C$) y altas presiones (200 atmósferas). Sin embargo, con este proceso se produce más de 100 millones de toneladas de fertilizantes nitrogenados al año y representa una fuente muy importante de entrada artificial de N a los suelos.

10.2.2. Fijación biológica de nitrógeno atmosférico.

La fijación biológica del nitrógeno consiste en la incorporación y transformación del nitrógeno diatómico atmosférico (N_2) en **amonio** (NH_4^+) por algunas especies de bacterias y arqueas que producen la enzima nitrogenasa (i.e., cianobacterias, *Rhizobium* spp., *Chloroflexis*, etc.). Sin embargo, el proceso de fijación biológica de nitrógeno requiere de mucha energía, ya que se necesitan 16 ATP para reducir una molécula de N_2 y transformarla en dos moléculas de NH_4^+ . El sitio activo de la nitrogenasa tiene átomos de hierro y molibdeno que se encargan de realizar las reacciones de óxido-reducción. Estos metales reducen el nitrógeno diatómico y lo convierten en amoníaco (NH_3), que debe ser reducido a amonio (NH_4^+) para evitar la toxicidad del amoníaco. Sin embargo, el complejo enzimático de la nitrogenasa requiere de condiciones anaerobias o de baja concentración de oxígeno para poder fijar el nitrógeno.

Las especies de microorganismos fijadoras de nitrógeno la podemos clasificar en dos tipos: bacterias y arqueas de vida libre y bacterias simbiotes con plantas. Las principales especies de bacterias de vida libre que fijan N pertenecen a los géneros de *Pseudomonas*, *Azotobacter*, *Klebsiella*, *Clostridium*, *Nostoc* y *Anabaena*, y las especies de arqueas pertenecen principalmente al género *Methanococcus*.

Las bacterias que realizan la fijación de nitrógeno en asociación endosimbiótica pertenecen principalmente al género *Rhizobium* con especies de plantas de la familia Fabaceae, pero también hay especies de bacterias del género *Frankia* que forma una asociación llamada actinorrizas, principalmente con algunas especies de árboles de ecosistemas templados pertenecientes a las angiospermas. Sin embargo, la simbiosis más importante es con especies de plantas de la familia Fabaceae, principalmente distribuida en los ecosistemas tropicales (Capítulo 8) y las especies de bacterias pertenecen a los géneros *Allorhizobium*, *Azorhizobium*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium* y *Rhizobium*.

Para que se realice la asociación simbiótica, la planta tiene que secretar a la rizósfera distintas moléculas, tales como los **flavonoides**, los cuales atraen a las bacterias y estas últimas sintetizan moléculas conocidas como factores NOD o factores de nodulación, los cuales son detectados por las plantas y permiten la infección radical de las bacterias y la formación de los nódulos radicales. Dentro de los nódulos se sintetiza una molécula leghemoglobina parecida a la hemoglobina humana, que captura el oxígeno y permite que en los nódulos exista un ambiente anaeróbico adecuado para la fijación del N. Cuando la leghemoglobina esta activa, los nódulos tienen un color rojizo y es cuando las bacterias están fijando nitrógeno atmosférico. Una vez que la bacteria produce NH_4^+ , este es transportado a la planta por canales especiales entre la membrana celular de la bacteria y de la planta. De esta manera, la planta tiene acceso al N atmosférico para producir biomoléculas nitrogenadas (i.e., proteínas, ácidos nucleicos) y la bacteria recibe carbohidratos y ATP (Capítulo 8).

10.3. Inmovilización microbiana

La **inmovilización** es la toma de moléculas con N de bajo peso molecular por la comunidad microbiana del suelo. Los microorganismos necesitan el N, ya que forman parte de dos biomoléculas importantes: los aminoácidos que forman las proteínas y los ácidos nucleicos que tienen la información genética (Capítulo 3). Las moléculas disponibles que pueden adquirir los microorganismos con N son moléculas orgánicas y moléculas inorgánicas. Las moléculas orgánicas con nitrógenos deben ser monómeros menores a 1 kDa (i.e., aminoácidos, nucleósidos, etc.) y, por lo tanto, si están en forma de polímeros, deben ser despolimerización por las coenzimas producidas por la comunidad microbiana (Capítulo 6).

Las principales moléculas inorgánicas en la solución del suelo son el amonio (NH_4^+) y el **nitrate** (NO_3^-) y en menor importancia el **nitrite** (NO_2^-). La adquisición del NH_4^+ requiere menos energía que la adquisición de NO_3^- , por las siguientes razones. En primer lugar, el amonio por ser catión va a tener mayor probabilidad de acercarse a la pared celular, porque la pared celular de los microorganismos generalmen-

te está cargada negativamente, favoreciendo la toma de amonio que sigue el gradiente electrostático en la solución del suelo. En segundo lugar, la adquisición de NH_4^+ no requiere de un cargador para pasar por pared celular, mientras que el NO_3^- sí requiere cargadores en pared celular. En tercer lugar, una vez que ambas moléculas están dentro de pared celular, es necesario que se fijen a un compuesto orgánico, como el **aminoácido glutamato**, para que sean transportados. En el caso del NH_4^+ solo se utiliza dos enzimas para convertirlo a glutamato, mientras que el NO_3^- requiere cinco enzimas, ya que primero tiene que ser reducido y como se mencionó en el Capítulo 2, la reducción demanda energía. Por último, el NO_3^- por tener carga negativa no puede ser adsorbido por las superficies de intercambio catiónico de las arcillas favoreciendo su lixiviación del suelo (Capítulo 5) o es más probable que sea desnitrificado, como se verá más adelante. Por lo que si en el suelo dominan el NH_4^+ es menos probable que el nitrógeno se pierda del ecosistema terrestre.

10.4. Amonificación (mineralización del Nitrógeno)

La **amonificación** se define como el proceso por el cual los microorganismos mineralizan las moléculas orgánicas de bajo peso molecular que contienen grupos de amida o amina a amonio, por lo que la amonificación libera el NH_4^+ a la solución del suelo, que puede ser utilizado por otros microorganismos o por las plantas (Capítulo 8). Esta mineralización es biológica, porque se realiza dentro de pared celular. Así mismo, esta mineralización la realiza la mayoría de los microorganismos heterótrofos, tanto hongos como bacterias, incluso algunas algas unicelulares producen enzimas como la ureasa. La mineralización del N ocurre cuando los microorganismos están limitados por carbono, por lo que rompen las moléculas orgánicas nitrogenadas, para poder obtener el C que conforman la estructura de las moléculas orgánicas.

10.5. Nitrificación.

El proceso de la **nitrificación** es la oxidación del amonio (NH_4^+) a nitrito (NO_2^-) y nitrato (NO_3^-), ya que los microorganismos utilizan al amonio como sustrato para obtener energía (Capítulo 4). La nitrificación es un proceso que requiere la presencia del O_2 y lo realizan exclusivamente organismos procariontes. El proceso de la nitrificación lo podemos dividir en dos etapas: la oxidación de NH_4^+ a NO_2^- y la oxidación de NO_2^- a NO_3^- .

La primera etapa la realizan microorganismos quimioautótrofos, entre los que destacan arqueas y bacterias de los géneros de Nitrosomas, Nitrosolobus, Nitrospira, Niiitrosorvibrio y Nitrosococcus. Este tipo de bacterias quimioautótrofas fijan el CO_2 como fuente de carbono y utilizan la oxidación del NH_4^+ como fuente de energía, ya que esta oxidación genera 5 protones, los cuales pueden ser utilizados en la cadena de transporte de electrones. Esta oxidación se presenta en dos

pasos: la oxidación de NH_4^+ para generar **hidroxilamina** (NH_2OH); y el segundo paso, en la cual se genera los protones que serán utilizados en la cadena de transporte de electrones y se oxida la hidroxilamina a nitrito (NO_2^-).

La segunda etapa de oxidación (de NO_2^- a NO_3^-) lo realizan las bacterias nitrificantes, y las especies de bacterias pertenecen principalmente a los géneros Nitrospira, Nitrobacter, Nitrococcus y Nitrospina. Las bacterias que participan en el proceso de nitrificación son poco competitivas por el amonio, por lo que las bacterias heterótrofas pueden inhibir la nitrificación cuando no están limitados por el carbono orgánico disuelto (COD), pero puede ser promovida si estas últimas bacterias están limitadas por el COD en la solución del suelo.

10.6. ANAMMOX

Los procesos de pérdida de nitrógeno de los ecosistemas terrestre hacia la atmósfera son el **ANAMMOX** y la desnitrificación. El ANAMMOX (oxidación anaerobia del ion NH_4^+) es la volatilización del NH_4^+ para producir gases nitrogenados en la atmósfera, el cual se da en condiciones anaeróbicas y los realizan especies de bacterias del phylum Planctomycetes. El ANAMMOX consiste en la oxidación del NH_4^+ a **dióxido de nitrógeno** (NO_2^-). El ANAMMOX se lleva a cabo en un organelo especial que contienen las bacterias que realizan este proceso que se llama **anammox ozono**, en el cual se encuentra una proteína en la membrana que es la responsable de la oxidación del amonio.

10.7. Desnitrificación

La **desnitrificación** consiste en la reducción química gradual del NO_3^- a óxidos de nitrógeno hasta convertirlo en dinitrógeno (N_2), en otras palabras, es un proceso de volatilización del N, que representa una salida a la atmósfera de los ecosistemas terrestres. La desnitrificación es un proceso de respiración anaerobio que lo realizan las bacterias quimioheterótrofas aerobias facultativas, cuando el O_2 es limitante. En otras palabras, las bacterias obtienen el O_2 a partir de la reducción de las moléculas oxidadas con nitrógeno, para poder realizar la respiración, ya que estas moléculas (NO_3^- y NO_2^-) funcionan como últimos aceptores de electrones en la cadena de transporte de electrones y una vez reducidas son liberadas fuera de la célula (Capítulo 4). Las especies de bacterias desnitrificantes pertenecen a la familia Proteobacteria, como las Pseudomonas, y a la familia Firmicutes, como las bacterias del género Bacillus. Actualmente, se conocen aproximadamente 23 géneros de bacterias desnitrificantes. Los principales factores de la desnitrificación son los siguientes. En primer lugar, las bacterias desnitrificantes requieren tener disponibilidad de C orgánico, ya que son heterótrofas. En segundo lugar, el O_2 debe estar en bajas concentraciones, tales como en suelos saturados de agua o en condiciones anóxicas de los ecosistemas acuáticos. En tercer lugar, debe estar disponible

moléculas oxidadas con nitrógeno (NO_3^- y NO_2^-). Por último, deben estar presente las especies bacterianas que producen las enzimas específicas; por ejemplo, la reducción de NO_3^- a NO_2^- es por medio de la enzima **nitrato reductasa**, la reducción del NO_2^- a óxido nítrico es por medio de la enzima **nitrito reductasa** y la actividad secuencial de las enzimas **óxido nítrico reductasa** y la **óxido nitroso reductasa** permiten reducir la molécula hasta el dinitrógeno.

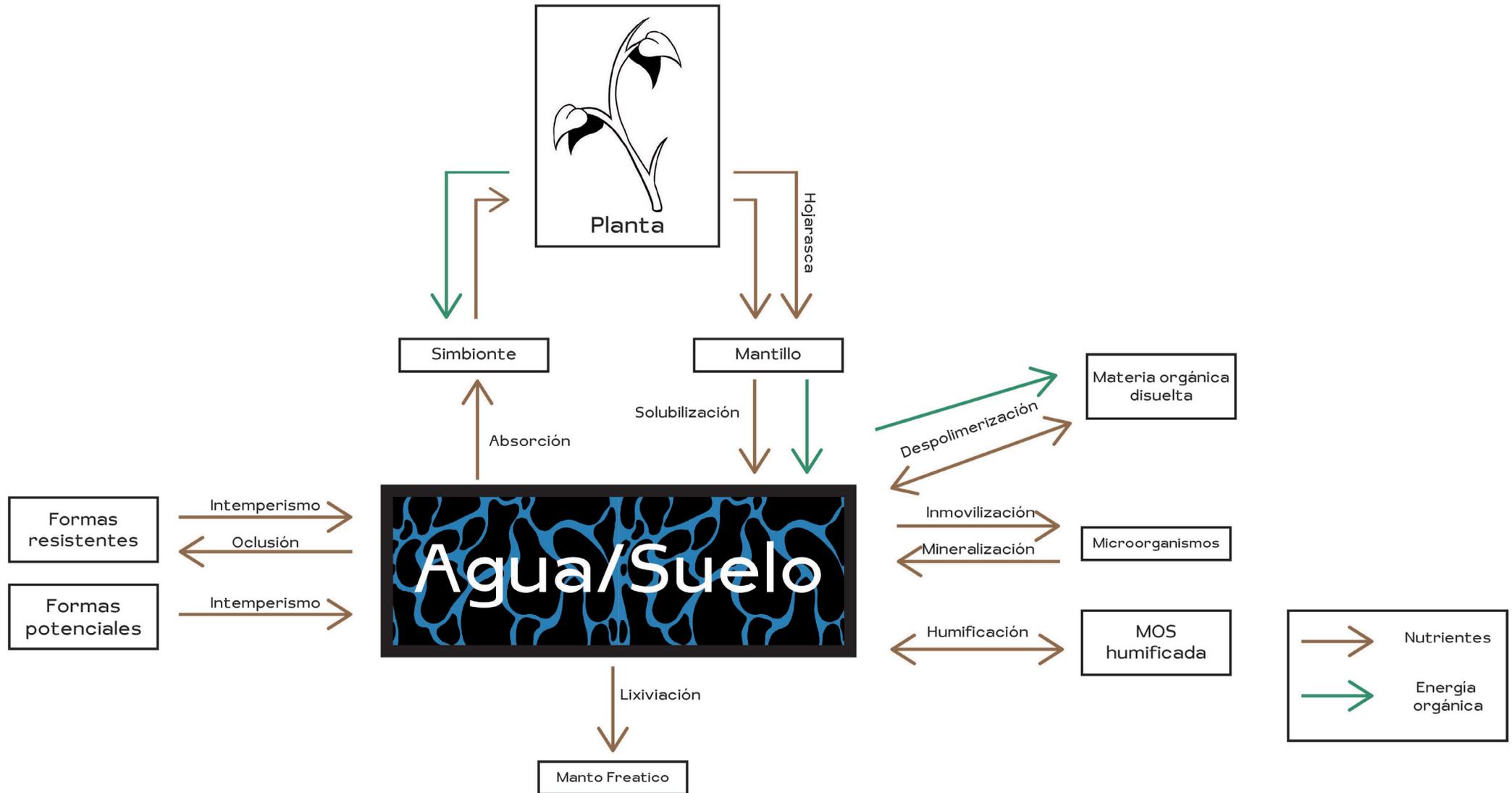
CAPÍTULO 11. CICLO DEL FÓSFORO EN LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES

11.1. Introducción

El Fósforo (P) tiene un ciclo sedimentario, ya que la principal fuente de este elemento son los minerales que conforman la roca madre o las partículas del suelo, que es liberado mediante el intemperismo (Capítulo 5). Además, la mineralización de las moléculas orgánicas con fósforo es bioquímica, ya que se realiza en la solución del suelo por medio de coenzimas producidas principalmente por la comunidad microbiana o por las plantas (Capítulo 6).

El fósforo tiene cinco electrones de valencia (Capítulo 2), por lo que puede enlaces covalentes y con ello formar moléculas inorgánicas estables, tanto reducidas como oxidadas, además de formar parte de algunas biomoléculas importantes, tales como los ácidos nucleicos, el ATP y los fosfolípidos en pared celular (Capítulo 3). En este capítulo nos vamos a enfocar en los mecanismos de transformación de las moléculas con P, que constituyen el ciclo del P en los ecosistemas terrestres (Figura 11.1).

Figura 11.1. Ciclo del fósforo en los ecosistemas terrestres



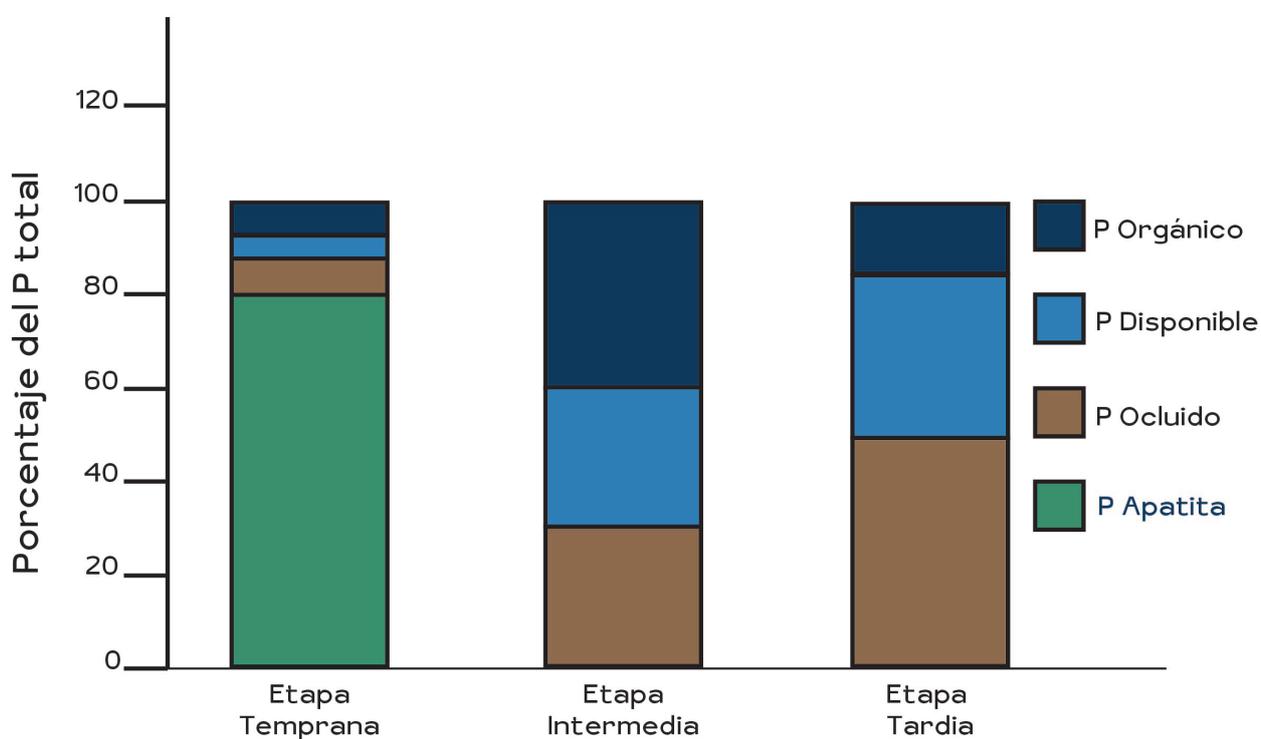
11.2. Dinámica Geoquímica del Fósforo.

En el capítulo 5 revisamos los procesos geoquímicos en el suelo que determinan la disponibilidad de los nutrientes (Figura 5.2), los cuáles son muy importantes para entender la dinámica del P en los ecosistemas terrestres. La molécula disponible de P en el suelo es el anión **ortofosfato** (PO_4^{3-}), sin embargo, por su alta reactividad puede crear hasta 200 moléculas estables, ya que puede formar moléculas con cationes (i.e., Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{3+} , Al^{3+} , etc.), con aniones (i.e., Cl^- , OH^- , CO_3^{2-} , etc.) o con ambos. Por lo anterior, el P disponible es muy sensible a los cambios de pH de la solución del suelo, ya que puede ser ocluido al formar moléculas estables (Capítulo 5). Por ejemplo, en suelos con pH básico, el ortofosfato forma rápidamente **fosfatos de calcio** ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) o **de magnesio** ($\text{Mg}_3(\text{PO}_4)_2$), mientras que, en suelos con pH ácido, dominan los **fosfatos de hierro** (FePO_4) o de **aluminio** (AlPO_4).

La fuente del P en los ecosistemas terrestre es el contenido en los minerales, principalmente la apatita ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{F}, \text{Cl}, \text{OH})$), que dependiendo del anión puede ser fluorapatita, clorapatita o hidroxiapatita. La apatita se puede encontrar en rocas ígneas, metamórficas e incluso en algunas rocas sedimentarias, pero no es un mineral abundante, por lo que las minas de roca fosfóricas se encuentran localizadas en pocos países (Marruecos, Estados Unidos y China). El P de la apatita es liberado a la solución del suelo por el proceso de intemperismo (Capítulo 5). El otro almacén de P en el suelo es la materia orgánica que la revisaremos en el siguiente apartado de este capítulo.

En 1976, **Thomas W. Walkey** y **John K. Syers** propusieron un modelo de cómo va cambiando la importancia relativa de cada almacén del P edáfico durante el desarrollo del suelo (Figura 11.2). Al inicio, la mayoría del P se encuentra en los minerales no intemperizados (principalmente apatita) y existe pocas cantidades como fósforo disponible en la solución del suelo y fósforo ocluido. En esta etapa, la fuente principal del P disponible es por medio del intemperismo de los minerales primarios. Con el transcurso del tiempo, se reduce el P en los minerales primarios, se incrementa el P disponible, el ocluido y el que se encuentra en la materia orgánica. Posteriormente, existe poco P disponible y la mayoría está ocluido o en la materia orgánica. En este último caso, la fuente principal del P disponible es por la mineralización de las moléculas orgánicas con P (Capítulo 6). La importancia de este modelo es que permite entender cuáles son las fuentes principales del P disponible, ya sea por los procesos geoquímicos o la actividad de la comunidad microbiana del suelo.

Figura 11.2. Proporción de diferentes formas de fósforo en suelos con diferente edad (modificado de Walker y Syers, 1976)



11.3. Dinámica Biogeoquímica del Fósforo

En el capítulo 6 revisamos los principales almacenes de los nutrientes orgánicos del suelo y los procesos de transformación de los compuestos orgánicos. Así mismo, vimos que la principal fuente de los compuestos orgánicos en el suelo es la materia producida por los autótrofos (microorganismos y plantas) en cada uno de los ecosistemas (Capítulo 6 y 9).

Las moléculas orgánicas que contienen fósforo las podemos dividir en **ésteres de fosfatos** y **fosfonatos**; en las primeras, el fósforo está unido directamente al oxígeno (C-O-P), mientras que, en las segundas, el fósforo está unido directamente al carbono (C-P). Cuando el P está unido directamente al C, las moléculas son más resistentes a la mineralización, como los fosfonatos. Los ésteres de fosfatos también se pueden dividir en dos: los **diéster de fosfatos** y los **monoéster de fosfatos**. Los diéster de fosfatos (i.e., ácidos nucleicos y fosfolípidos) son menos abundantes en el suelo y son moléculas más lábiles, por lo que son poco resistentes a la mineralización. En cambio, los monoéster de fosfatos (i.e., **myo-inositol** y **sylo-inositol**) son más abundantes en el suelo y son moléculas más resistentes a la mineralización que los diéster de fosfatos, pero menos resistentes que los fosfonatos.

La mineralización de las moléculas orgánicas con fósforo es bioquímica, lo que significa que se realiza en la solución del suelo por medio de coenzimas que producen los microorganismos del suelo (Capítulo 6). Para que se lleve a cabo la mineralización bioquímica, los microorganismos deben sintetizar las enzimas necesarias, por lo que las especies microbianas deben contar con los genes adecuados para producir las enzimas requeridas. Así mismo, para mineralizar las diferentes moléculas orgánicas es indispensable tener una diversidad de enzimas. Por ejemplo, las **diesterasas** rompen los diésteres de fosfato, las **monoesterasas** actúan sobre los monoésteres de fosfato y las **fosfonatasas** o las **C-P liasas** pueden mineralizar a los fosfonatos. Sin embargo, la síntesis de las enzimas involucradas en las reacciones generalmente se asocia a diferentes especies o grupos bacterianos. Debido al costo energético que representan la producción de las coenzimas, si el P está disponible en la solución del suelo, entonces se reduce la producción de estas enzimas (Capítulo 3 y 6), como en las primeras etapas del modelo propuesto por Walkey y Syers, ya que la disponibilidad del P es producto del intemperismo (Figura 11.2). En cambio, cuando la principal fuente del P disponible es por medio de

la mineralización de las moléculas orgánicas con P, es importante que la comunidad microbiana esté produciendo estas coenzimas (Figura 11.2). Aunado a la producción de estas enzimas, los microorganismos del suelo también pueden producir ácidos orgánicos, los cuáles puede solubilizar las moléculas inorgánicas con P ocluidas (i.e. fosfatos de calcio o de magnesio). En ambos casos, estos mecanismos de disponibilidad de P dependen de la actividad de la comunidad microbiana y, por tanto, de la disponibilidad de otros nutrientes, como el C y N, que demandan las especies microbianas para realizar sus procesos metabólicos.

CAPÍTULO 12. ESTEQUIOMETRIA ECOLOGICA.

12.1. Introducción.

El concepto de la **estequiometría** surge en las ciencias químicas y se define como la medición cuantitativa de los elementos involucrados en una reacción química, la cual se basa en la **ley de la conservación de la materia** propuesto por **Antoine Lavoisier** en 1785. Posteriormente, ha sido utilizada como la relación cuantitativa de los elementos que componen una sustancia, objeto inanimado o un organismo vivo. Por ejemplo, el número de átomos de C, H y O que tiene un mineral, la glucosa o una especie de planta. En 2002, **Robert W. Sterner** y **James J. Elser** definen a la estequiometría ecológica como el balance de elementos y energía en los procesos e interacciones ecológicas. Por ejemplo, la relación de elementos químicos entre el consumidor (depredador) y su alimento (presa).

Este concepto de estequiometría ecológica es de gran utilidad en la biogeoquímica, ya que nos permite entender si las dinámicas de los diferentes nutrientes están acoplados y balanceados, es decir que tanta influencia tiene la dinámica de un nutriente sobre la dinámica de otro nutriente (i.e., C, N y P). De esta manera es posible estudiar la interacción de la dinámica de diferentes nutrientes de manera integral. Por ejemplo, se ha reconocido que los ciclos de C y N están acoplados, ya que ambos son ciclos atmosféricos y están muy influenciados por la actividad de los organismos vivos, por lo que los procesos de transformación de las moléculas con N dependen de la energía producida por los autótrofos y de los metabolismos celulares básicos (Capítulo 9 y 10). En contraste, los ciclos de C y P pueden estar o no acoplados, dependiendo de cuál es la fuente principal del P disponible en la solución del suelo, es decir, si la fuente principal son las moléculas orgánicas con P por medio de la mineralización, la disponibilidad del C orgánico es un factor clave en la disponibilidad del P en el suelo, pero hay otros procesos que afectan la dinámica del P donde la disponibilidad del C no es relevante (i.e., intemperismo u oclusión, Capítulo 11).

Por otro lado, se ha reconocido que las diferentes especies biológicas tienen un rango estequiométrico C:N:P promedio, debido a el tipo de biomoléculas que componen sus células y tejidos. Por ejemplo, si comparamos una especie de conífera tendrá mayor proporción de C, que una especie de planta herbácea, porque la primera debe invertir más energía en producir tejidos leñosos (Capítulos 3, 6 y 9). En 1958, **Alfred C. Redfield** reporta que la biomasa del fitoplancton marino tiene un cociente C:N:P promedio de 106:16:1 (106 átomos de carbono y 16 átomos de nitrógeno por cada átomo de fósforo), el cual es conocido como el **cociente de Redfield** y ha sido un valor de referencia im-

portante en los estudios estequiométricos. Posteriormente en el año 2000, James J. Elser y colaboradores proponen unos cocientes C:N:P promedios de 968:28:1 y 307:30:1 para los autótrofos terrestres y acuáticos, respectivamente. En el 2007, **Cory C. Cleveland** y **Daniel Liptzin** proponen un cociente C:N:P promedio de 60:7:1 para la biomasa microbiana de los suelos; después en 2017, **Ji Zhang** y James J. Elser proponen un cociente C:N:P promedio de 250:16:1 para la biomasa de los hongos. Lo interesante de estos cocientes, además de ser un valor de referencia actual, nos da una idea de cuantos átomos de carbono y nitrógeno tiene un grupo biológico por cada átomo de fósforo y es reflejo de las biomoléculas dominante que los componen. Por ejemplo, las plantas terrestres tienen mayor número de átomos de C (968) que los autótrofos acuáticos (307), posiblemente porque en las condiciones terrestres es necesario que las plantas inviertan más energía en producir tejidos leñosos que en los ecosistemas acuáticos. Así mismo, la biomasa del suelo microbiana tiene menor átomos de carbono (60) que la biomasa fúngica (250), ya que los hongos tienen biomoléculas más enriquecida de C que la biomasa bacteriana (Capítulo 6). Por otro lado, este cociente nos puede también dar una idea de cuál es el nutriente más limitante para cada grupo biológico, por lo que se pueden establecer la hipótesis de como estos organismos tendrán que invertir más energía para la obtención del elemento más limitante, como lo propone la **ley del mínimo de Liebig**.

12.2. Estrategias para mantener la estequiometría ecológica: homeostasis y eficiencia de uso de nutrientes

Como se mencionó en el apartado anterior de este capítulo, hay evidencia que diferentes grupos biológicos tienen un rango promedio de cocientes C:N:P, por lo que es importante conocer cuáles son sus estrategias para poder mantener su cociente estequiométrico en un rango para el buen desempeño de la especie, sobre todo cuando hemos revisado en este libro que existen muchos procesos que pueden raptar a los nutrientes disponibles de la solución del suelo. Cuando el cociente estequiométrico del recurso (i.e., mantillo) es igual al cociente del consumidor (i.e., comunidad microbiana del mantillo) se considera que los ciclos de nutrientes están balanceados, pero cuando no son parecidos se considera que los ciclos están desbalanceados. Por ejemplo, suponiendo que el cociente C:N:P del mantillo (horizonte orgánico) de un bosque de encino puede ser de 347:8:1 y el cociente promedio de la biomasa microbiana del suelo propuesto es de 60:7:1, se puede afirmar que los ciclos de nutrientes no están balanceados. En este caso, el cociente C:P de la biomasa microbiana es mucho menor (60) que el cociente C:P del mantillo (347), por lo que este último tiene menos P por unidad de C, lo que sugiere que la comunidad microbiana puede estar limitada por el P.

La **homeostasis** es la capacidad que tienen los organismos para mantener constante una variable corporal. Por ejemplo, los mamíferos somos **homeotermos**, porque mantenemos constante nuestra temperatura corporal; mientras que los reptiles son **poiquilotermos**, porque no tienen una temperatura corporal constante. Stener y Elser (2002) proponen que existen organismos **no-homeostáticos** o **homeostáticos estequiométricamente**. Los primeros, los no-homeostáticos, sus cocientes estequiométricos son parecido a lo que tienen su alimento y si este cambia, también cambia su cociente estequiométrico. En cambio, los organismos homeostáticos tienen cocientes estequiométricos constantes, a pesar de que los cocientes estequiométricos cambien en su alimento. El mantener condiciones homeostáticas tiene un costo energético para los organismos. En este apartado, vamos a revisar cuáles son las estrategias que tienen las plantas y los microorganismos del suelo para poder mantener sus cocientes estequiométricos.

12.2.1. Homeostasis y eficiencia de uso de nutrientes de las plantas para mantener la estequiometría ecológica

Como se vio en los capítulos 5 y 6, los procesos involucrados en la disponibilidad de nutrientes en la solución del suelo son muy complejos y los más probables es que no estén disponibles todos los nutrientes que requieren las plantas. Las estrategias que tienen las plantas para mantener su estequiometría la podemos dividir en mecanismos de adquisición de nutrientes y mecanismo de uso de nutrientes que revisamos con detalle en el capítulo 8. Entre los mecanismos de adquisición de nutrientes son todos los mecanismos de adquisición que tienen un costo energético para la planta y va desde el transporte activo hasta las relaciones simbióticas con microorganismos, tales con bacterias fijadores de nitrógeno o micorrizas, que ya no explicaremos en esta sección (Capítulo 8). El mecanismo más importante en el uso de nutrientes que tienen las plantas para mantener sus cocientes estequiométricos es la reabsorción foliar de nutrientes que también revisamos en el capítulo 8.

12.2.2. Homeostasis y eficiencia de uso de nutrientes de los microorganismos del suelo para mantener la estequiometría ecológica.

Como se mencionó en el Capítulo 6, las moléculas orgánicas e inorgánicas deben ser menos a 1 kDa para que las puedan adquirir y pasar por pared celular de los microorganismos. Cuando las moléculas orgánicas son mayores a este tamaño, los microorganismos deben producir coenzimas para romper los polímeros para que los monómeros tengan el tamaño adecuado para ser adquiridos (Capítulo 6). De igual manera, los microorganismos también tienen que invertir energía en producir coenzimas para mineralizar las moléculas orgánicas con P y de esta manera que esté en forma disponible en la solución del suelo como ortofosfato (Capítulo 11). La producción de estas coenzimas tiene un costo para la comunidad microbiana del suelo, pero la producción de las coenzimas representa el mecanismo para poder acceder a los nutrientes necesarios no disponibles.

Sin embargo, no todas las coenzimas liberan a todos los nutrientes de los polímeros, ya que hay polímeros que no tienen N y P, como la celulosa. Por lo tanto, podemos asociar a coenzimas que solo liberan monómeros que contienen carbono, tales como la β -1,4-glucosidasa (BG) o la polifenol-oxidasa (POX), las que liberan monómeros con carbono y nitrógeno, como la β -1,4-N-acetylglucosaminidasa (NAG) y las que liberan P, como las fosfatasa (F; Capítulo 11). En 2009, **Robert L. Sinsabaugh** y colaboradores proponen a la **estequiometría coenzimática** que considera que la relación de la actividad de las enzimas que liberan C, N y P tiene una proporción 1:1:1 (BG:NAG:F). Esta condición se presenta cuando la principal fuente de C, N y P es por la despolimerización y mineralización de N y P. Es decir, la comunidad microbiana requiere monómeros para adquirir C (i.e., glucosa), pero también requiere monómero para adquirir N (i.e., aminoácidos) y ortofosfato para adquirir P. Cuando este cociente coenzimático se separa de esta relación, puede deberse que hay otras fuentes de N y P disponibles, asociada más a los procesos geoquímicos (Capítulo 5). Por lo tanto, si el cociente coenzimático es 1:1:1 quiere decir que la comunidad microbiana del suelo debe invertir en una diversidad de coenzimas para poder tener balanceada la adquisición de C, N y P y así mantener su cociente estequiométrico.

Por lo tanto, debido a que la comunidad microbiana del suelo está dominada por heterótrofos, entonces en C puede ser su nutriente limitante o también puede estar limitado por N y P. A esto último, se le conoce como **co-limitación** y, por tanto, es importante entender la dinámica de los tres nutrientes de manera integral. En 2009, Robert L. Sinsabaugh y colaboradores proponen un indicador estequiométrico

para determinar si la comunidad microbiana está limitada por C, N y P o por los tres elementos. Este indicador se conoce como el **umbral del cociente elemental (TER)** por sus siglas en inglés Threshold Elemental Ratio) el cual es calculado como el producto del cociente de las actividades de las ecoenzimas relacionadas con el C, N o P y el cociente C:nutriente en la biomasa microbiana dividido por una constante de normalización. Por ejemplo, el $TER_{C:N}$ se calcula de la siguiente manera:

$$TER_{C:N} = ((BG/NAG)*BM_{C:N})/no$$

Donde BG es la actividad de la β -1,4-glucosidasa, NAG es la actividad de la b-1,4-N-acetylglucosaminidasa, $BM_{C:N}$ es el cociente C:N de la biomasa microbiana y *no* es una constante de normalización. De igual manera se puede calcular el $TER_{C:P}$ utilizando la actividad de la fosfatasa y el cociente C:P de la biomasa microbiana. El TER se define como el valor umbral de los cocientes C:N y C:P para definir si la comunidad microbiana está limitada por energía (C) o nutrientes (N o P). Si el valor de TER es menor a los cocientes C:N o C:P del recurso (i.e., nutrientes orgánicos disueltos de la solución del suelo) sugiere que la comunidad estará limitada por el nutriente, en caso contrario estará limitado por energía (C). De esta manera, utilizando los cocientes estequiométricos de la biomasa microbiana y los cocientes de la actividad enzimática, es posibles determinar si la comunidad microbiana tiene que invertir más en producir ecoenzimas o puede producir más biomasa.

BIBLIOGRAFIA

Aber JD, Melillo JM (1991). *Terrestrial Ecosystem*. Saunder College Publishing.

Bianchi TS (2021). The evolution of biogeochemistry: revisited. *Biogeochemistry* 154: 141-181.

Binkley D (1993). *Nutrición Forestal. Prácticas de manejo*. UTEHA/LIMUSA.

Birkeland PM (1984). *Soils and geomorphology*. Oxford University Press.

Brady NC (1990). *The nature and properties of soils*. MacMillan.

Bormann FH, Likens GE (1979). *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. New York: Springer Verlag.

Buol SW, Hole FD, McCracken RJ (1989). *Soil genesis and classification*. Iowa State University Press.

Burns RG, Dick RP (2002). *Enzymes in the environment*. Headquarters, New York.

Campbell MK, Farrell SO (2015). *Bioquímica*. México: CENGAGE Learning.

Chávez-Vergara B, Yopez EA, García-Oliva F (2022). Ecosystem science: a new approach in the analysis of functional processes in natural and human transformed terrestrial ecosystems. *Botanical Sciences* 100(Special Issue): S198-S217.

Chapin FS, Matson pa, Mooney HA (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, Berlin.

Chapin III FS, Matson PA, Vitousek PM (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* 2nd ed. New York, Springer.

Cleveland CC, Liptzin D (2007). C:N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Biogeochemistry* 85: 235–252.

Curtis H, Barnes NS, Schek A, Massarini A (2008). *Biología* (7° ed). Editorial Médica Panamericana.

Cuamatzi Tapia, O (2004). *Bioquímica de los procesos metabólicos*. España, Reverté.

Elliott WH, Elliott DC (2002). *Bioquímica y Biología Molecular*. España: Ariel, Editorial S.A.

Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2002). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature* 408: 578-580.

Fisher RF, Binkley D (2000). *Ecology and management of forest soils*. John Wiley and Sons, New York.

García-Oliva F, Covalada S, Gallardo JF, Prat C, Velázquez-Duran R, Etchevers J (2014). Firewood extraction affects carbon pools and nutrients in remnant fragments of temperate forests at the Mexican Transvolcanic Belt. *Bosque* 35 (3): 311-324.

García-Oliva F, Tapia-Torres Y, Montiel-González C, Perroni Y (2018). Carbon, Nitrogen and Phosphorus Pools in Terrestrial Ecosystem: where the main nutrients are protected in a grassland ecosystem within Cuatro Ciénegas valley? In: F. García-Oliva, J. Elser and V. Souza (Eds.). *Ecosystem ecology and geochemistry of Cuatro Cienegas: How to survive in an extremely oligotrophic site*. Springer. Pp:1-13.

Gorham E (1991). Biogeochemistry: its origin and development. *Biogeochemistry* 13: 199-239.

Harrison AF, Ineson p, Heal OW (1990). *Nutrient cycling in terrestrial ecosystems*. Elsevier Applied Sciences.

Hutchinson GE (1957). *A treatise on limnology*, vol 1. Wiley, Geography, Physics and Chemistry.

Jaramillo VJ, Kauffman JB, Rentería-Rodríguez L, Cummings DL, Ellingson LJ (2003). Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* 6: 609-629.

Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (2008). *Plant physiological ecology*. Second Edition, Springer, New York.

Madigan M, Martinko JM, Barrachina C, Berlanga M, Gonzalo M, Diaz C, Gacto Fernandez M, Guerrero R, Ruiz Berraquero F (2009). *Brock: Biología de los microorganismos* (10° ed). Pearson Educación.

Mathews CK, van Holde KE, Ahern KG (2002). *Bioquímica* (3° ed.). Pearson Education.

Nobel PS (1999). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. London, Academic Press.

Paul EA, Clark FE (1989). *Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press.

Paul EA (2007). *Soil Microbiology and Biochemistry*. Third Edition, Elsevier, Amsterdam.

Peñuelas J, Sardans J, Estiarte M, Ogaya R, Carnicer J, Coll M, Barbeta A, Rivas-Ubach A, Llusà J, Garbulsky M, Filella I, Jump AS (2013). Evidence of current impact of climate change on life: a walk from genes to the biosphere. *Global Change Biology* 19: 2303-2338.

Quintero-Gradilla SD, Cuevas-Guzmán R, García-Oliva F, Jardel-Pelaéz EJ, Martínez-Yrizar A (2020). Recovery of ecosystem carbon pools in a post-fire chronosequence in a tropical mixed pine-hardwood forest. *Forest Systems* 29(1): e001.

Redfield AC (1958). The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46: 205–221.

Schlesinger WH, Bernhardt ES (2020). *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. 4th ed, San Diego: Academic Press.

Sinsabaugh RL, Hill BH, Follstad Shah JJ (2009). Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature* 462: 795-798.

Solomon EP, Berg LR, Martin D W (2015). *Biología* (9° ed). Cengage Learning.

Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Stevenson FJ (1994). *Humus chemistry*. John Wiley and Sons.

Swank WT, Croosley DA (1988). *Forest Hydrology and Ecology at Coweeta*. New York: Springer-Verlag

Tate, RL (1992). *Soil Organic Matter. Biological and ecological effects*.

Krieger Publishing Co.

Walker TW, Syers JK (1976) The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 15:1–19.

Whitham TG, Bailey JK, Schweitzer JA, Shuster SM, Bangert RK, LeRoy CJ, Lonsdorf EV, Allan GJ, DiFazio SP, Potts BM, Fischer DG, Gehring CA, Lindroth RL, Marks JC, Hart SC, Wimp GM, Wooley SC (2006). A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7: 510-523.

Zhang J, Elser JJ (2017). Carbon:Nitrogen:Phosphorus Stoichiometry in Fungi: A Meta-Analysis. *Frontiers in Microbiology* 8: 1281.

INDICES DE CONCEPTOS

α -aminoácidos	23
α -carbono	23
β -glucosidasa	58
0.45 μm	61
0.2 a 14 micrómetros	64
Acetaldehído	27
Acetil enzima A	37
Ácidos fúlvicos	63
Ácidos húmicos	63
Ácidos nucleicos	21
Agua de gravedad	44
Agua disponible	44
Agua higroscópica	44
Adsorción	53
Absorción por las plantas	43
Almacenes	76
Almidón	23
Amoniaco	27
Amonificación	86
Amonio	84
Anabolismo	30
ANAMMOX	87
Anomnox ozono	87
Aniones	18
Apatita	48
Arbúsculos	72
Archea	65
Arcillas	44
Arenas	44
Arqueas	31
Ascomycota	66
Atmósfera	20
Autótrofos	31
Bacterias	31
Bacterioclorofilas	36
Balances de nutrientes	76
Basalto	46
Biodisponibilidad	43
Biogeoquímica	13
Biomasa microbiana	43
Biomasa radical	56
Biomasa viva	80
Biomoléculas	21
C, H, O, N, P Y S	21
C-P liasas	93
Cadena trófica	79

Caducifolio	73
Caliza	46
Cantidad de ácido	47
Capacidad buffer	46
Capacidad de campo	44
Capacidad de retención de agua	44
Capacidad de Intercambio catiónico	53
Capacidad neutralizadora de ácido	47
Capacidad neutralizadora de bases	47
Captura de C	80
Catabolismo	30
Cationes	18
Cationes ácidos	46
Cationes alcalinos	46
Carbohidratos	21
Carbono	31
Cargadores de nutrientes	70
Catálisis	25
Celobiohidrolasa	58
Celulosa	23
Cetosa	22
Ciencias ómicas	64
Ciclo de Calvin	35
Ciclo gaseoso o atmosférico	20
Ciclo de Krebs	37
Ciclo sedimentario	20
Citoplasma	57
Citosol	37
Cleveland C.C.	96
Clorofila	34
Cloroplasto	34
Co-limitación	98
Cociente de Redfield	94
Complejo multienzimático ATPsintasa	38
Composición mineralógica	51
Compuestos lábiles	57
Compuestos recalcitrantes	57
Concentración de saturación	28
Condensación abiótica	62
Cortex	68
Corteza terrestre	20
Cu-laccasas	58
Cuarzo	52
Descomposición	57
Desechos productos del metabolismo microbiano	61
Desnaturalización	28
Desnitrificación	87
Despolimerización	57

Diester de fosfato	93
Diesterasa	93
Difosfato de adenosina (ADP)	30
Difusión química	50
Dióxido de carbono	27
Dióxido de nitrógeno	87
Diversidad metabólica	66
Ecoenzimas	20
Ecología global	13
Ecosistemas	76
Ectomicorrizas	72
Edafogenético	44
Eficiencia de uso de nutrientes	74
Elser J.J.	95
Emisión de C	80
Endodermis	68
Endomicorrizas	72
Enlaces electrovalentes	28
Enlace glucosídico	23
Enlace peptídico	23
Energía	31
Energía cinética	28
Energía de excitación	34
Enzimas	25
Enzima ATPasa	33
Epidermis	68
Equilibrio ecosistémico	76
Equilibrio químico	50
Estado de oxidación	19
Estequiometría	95
Estequiometría Ecoenzimática	98
Estequiometría Ecológica	13
Esteres de fosfonatos	93
Esteres de fosfato	93
Estoma	35
Estroma	35
Estructura cuaternaria	25
Estructura del suelo	44
Estructura primaria	24
Estructura secundaria	24
Estructura terciaria	25
Eucariotas	30
Eukarya	65
Exudados microbianos	61
Exudados radicales	71
Familia Fabaceae	72
Fase luminosa	34
Fase oscura	34

Fase rápida	68
Fe-ligninasa	58
Fenología foliar	73
Fermentación	27
Fijación biológica de N	84
Fijación no biológica de N	84
Fisiológicamente activas	67
Flavonoides	85
Flexibilidad conformacional	26
Flujos	76
Fosfato de aluminio	91
Fosfato de calcio	91
Fosfato de hierro	91
Fosfato de magnesio	91
Fosfoenolpiruvato carboxilasa	73
Fosfoglicerato	35
Fosfonatasa	93
Fosfonatos	93
Fosforilación oxidativa	38
Fotoautótrofos	34
Fotosistema	34
Fotofosforilación	35
Fotofosforilación cíclica	36
Fotones	34
Fotosíntesis	15
Fotosíntesis anoxigénica	33
Fotosíntesis bruta	79
Fotosíntesis neta	79
Fotosíntesis oxigénica	33
Fotólisis	33
Fotótrofos	31
Fragmentación de compuestos orgánicos	57
Fructosa	21
Fuerza de adhesión	44
Fuerza de cohesión	44
Fuerza de unión	51
Galactosa	64
Genes funcionales	64
Génetica de los ecosistemas	13
Geoquímica	13
Glucosa	21
Glucólisis	26
Gradiente electromagnético	70
Grado de neutralización	47
Grupo aldosa	22
Grupo amino	23
Grupo cetosas	23
Grupo carboxilo	23

Guanisil	62
Haber-Bosch	84
Halita	52
Heterótrofos	31
Hidratos de carbono	21
Hidrógenos libres	46
Hidrolasas	26
Hidrolizados	22
Hidrólisis	26
Hidróxidos libres	46
Hidroxilamina	87
Hifas	66
Homeostasis	97
Homeostáticos estequiométricamente	97
Homeotermos	97
Hongos	65
Horizonte orgánico	56
Huminas	63
Inmovilización microbiana	61
Inmovilización microbiana de N	85
Intemperismo químico	51
Intercambio catiónico	50
Intercambio neto de C	82
Iones	18
Isomerasas	27
Kilo Dalton (kDa)	58
Koch R.	64
Lactosa	21
Lactato	40
Lavoisier, A.	95
Levaduras	66
Ley de la Conservación de la Materia	95
Ley del Mínimo de Liebig	96
Liasas	27
Ligasas	27
Lignina	58
Limos	44
Lípidos	21
Lluvia ácida	52
Liptzin D.	96
Lisis microbiana	61
Luis Pasteur	64
Macro fauna	57
Mantillo	56
Materia orgánica disuelta	56
Materia orgánica humificada	56
Materia orgánica particulada	56
Mecanismos de protección de nutrientes	54

Membrana fosfolípida	31
Membrana plasmática	31
Menten M.	25
Meso fauna	57
Metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM)	73
Metabolismo C3	73
Metabolismo C4	73
Metabolismos celulares	30
Metabolismo microbiano	61
Metabolómica	64
Metagenoma	64
Metagenómica	64
Metaproteómica	64
Metatranscriptómica	64
Micelio	72
Michaelis L.	25
Micorrizas	72
Mineralización	20
Mineralización biológica	20
Mineralización bioquímica	57
Mitocondrias	37
Mn-peroxidasa	58
Modelo de ajuste inducido	26
Modelo de llave y cerradura	25
Monoesterasa	93
Monoéster de fosfato	93
Monosacáridos	22
Muerte microbiana	61
Mutualista	66
Myo-inositol	93
Nitrato	85
Nitrato reductasa	88
Nitrificación	86
Nitrito	85
Nitrito reductasa	88
Nitrogenasa	26
Nitrógeno diatómico	82
No-homeostáticos	97
Nódulo	72
Nucleasa	58
Núcleo	31
Nucleoside	31
Nucleósidos	58
Nutrientes en la solución del suelo	48
Nutrientes en superficie de intercambio catiónico	48
Nutrientes ocluidos	48
Nutrientes potenciales	48
Oclusión	43

Octaedro de Hidróxidos de aluminio	53
Oligosacáridos	23
Osmotróficas	66
Organelos de almacenamiento	57
Organismos fototróficos	15
Organismos fotosintéticos	33
Organismos heterótrofos	21
Ortofosfatos	91
Osmotróficos	66
Oxalacetato	27
Óxido nítrico	83
Óxido nítrico reductasa	88
Óxido nitroso	82
Óxido nitroso reductasa	88
Oxido-reductasa	26
p-hidroxifenil	62
Parásito	66
Pared celular	57
Partículas sólidas	44
Péptido	24
Percolación	44
Perennifolia	73
Pericilo	68
pH neutro	46
pH básico	46
pH ácido	46
Piruvato	27
Piruvato descarboxilasa	27
Plantas anuales	73
Plantas perennes	73
Poiquilotermos	97
Polímeros	23
Polipéptido	24
Polisacáridos	23
Poros del suelo	44
Potencial hidrógeno (pH)	46
Procariotas	30
Proceso de degradación	76
Procesos de sucesión	76
Procesos geoquímicos	43
Producción de hojarasca	79
Producción de raíces finas	79
Producción neta del ecosistema	80
Productividad primaria bruta	79
Productividad primaria neta	79
Productividad secundaria neta	79
Proteínas	21
Protista	65

Punto de marchitez	44
Quitina	62
Quelatos	55
Quimiótrofos	31
Radical	23
Red de Hating	72
Redfield A.C.	95
Recursos primarios	56
Recursos secundarios	56
Reabsorción de nutrientes foliares	73
Reino fungi	65
Respiración	15
Respiración aerobia	37
Respiración anaerobia	37
Respiración del ecosistema	81
Rhizobium	72
Rizósfera	71
Ribosomas	23
Rocas ácidas	46
RuBisCO	35
Ruta bioquímica	62
Ruta microbiana	62
Saturación de nutrientes (Cs)	51
Saprobios	66
Siringil	62
Simbiosis	71
Sinsabaugh R.L.	98
Sitio activo	25
Solubilización	58
Solución del suelo	43
Superficie de intercambio catiónico	47
Stener R.W.	95
Syers, J.K.	91
Syllo-inositol	93
Tasa constante de transporte (Kd)	51
Tejido leñoso	56
Tejido parenquimatoso	56
Tenso-evapotranspiración	67
Tetraedros de sílice	54
Textura del suelo	45
Tiempo de residencia del agua	51
Transferasa	27
Transformación bioquímica	63
Transporte activo	69
Transporte metabólico	69
Transporte pasivo	69
Trifosfato de adenosina (ATP)	22
Umbral de cocientes elemental (TER)	99

Urea	28
Ureasa	28
Valencia	19
Volatilización	21
Volumen osmótico	69
Valor de saturación	51
Vitousek P.	75
Walker T.W.	91
Xilema	68
Yeso	47
Zhang J.	96

