

**UNIVERSIDAD DE BURGOS
ESCUELA POLITÉCNICA SUPERIOR
DEPARTAMENTO DE QUÍMICA
ÁREA DE EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA**



TESIS DOCTORAL

**BIODIVERSIDAD, MATERIA
ORGÁNICA Y ESTRUCTURA DEL
SUELO: CIENCIA, TÉCNICA E
INGENIERÍA**

(DOCUMENTO DOCENTE)

**BELÉN ALONSO NUÑEZ
BURGOS 2015**

UNIVERSIDAD DE BURGOS
ESCUELA POLITÉCNICA SUPERIOR
DEPARTAMENTO DE QUÍMICA
ÁREA DE EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA

MEMORIA DE TESIS DOCTORAL

BIODIVERSIDAD, MATERIA ORGÁNICA Y
ESTRUCTURA DEL SUELO. CIENCIA, TÉCNICA E
INGENIERÍA

(DOCUMENTO DOCENTE)

Realizada en el Departamento de Química (Área de Edafología y Química Agrícola) bajo la dirección del **Dr. D. Salvador González Carcedo**, Catedrático de Edafología y Química Agrícola de la Universidad de Burgos.

Presentada por **Dña. Belén Alonso Núñez** para optar al grado de Doctora por la Universidad de Burgos.



D. SALVADOR GONZÁLEZ CARCEDO, CATEDRÁTICO DE UNIVERSIDAD Y DIRECTOR DEL ÁREA DE EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA

CERTIFICA:

Que la Ingeniera Agrónoma, **D^a Belén Alonso Núñez**, ha realizado en el Departamento de Química (Área de Edafología y Química Agrícola), bajo su dirección el trabajo titulado:

BIODIVERSIDAD, MATERIA ORGÁNICA Y ESTRUCTURA DEL SUELO. CIENCIA, TÉCNICA E INGENIERÍA. (DOCUMENTO DOCENTE)

Que presenta para optar al título de Doctora por la Universidad de Burgos. Por el adecuado uso del método científico, el rigor y la claridad de la citada tesis, autoriza su presentación a fin de ser juzgada por el tribunal correspondiente.

y para que conste y a los efectos oportunos, se firma en Burgos a 17de Julio de 2015

Fdo.: Salvador González Carcedo

A mi padre

Agradecimientos

Intentaré resumir en unas líneas mi gratitud hacia todas las personas que han estado presentes durante esa etapa, haciendo posible que hoy deje de ser un sueño para pasar a ser una realidad.

Al Dr. Salvador Gonzalez Carcedo, mi Director de Tesis, por su presencia incondicional, sus apreciados y relevantes aportes, críticas, comentarios y sugerencias. Por compartir todo su tiempo de manera generosa durante el desarrollo del presente trabajo.

A mis compañeros Yolanda, Juani, Mila, Carlos, Javier, mil gracias por haberme hecho la vida mucho más fácil desde que llegué y sobre todo durante la fase final de este trabajo. Yolanda y Juani, gracias por la lectura, las sugerencias y las críticas constructivas del manuscrito.

A mis amigos, que siempre han tenido una palabra de ánimo. No hace falta que los nombre, ellos saben quiénes son y lo importantes que son para mí y, aunque muchos están lejos, tengo la suerte de poder sentirme siempre acompañada.

A mi suegra Basi, por ayudarme con mis hijos, y a ellos, Gonzalo y Guillermo, por lo que significan en mi vida.

A Roberto, por estar incondicionalmente a mi lado, en los buenos y malos momentos, animándome siempre a continuar

A mis hermanos que siempre están ahí para lo que sea.

A mis padres, por su motivación y apoyo.

A todos ellos, muchas gracias.

La Edafología es una Ciencia que nace en el siglo XIX. A caballo entre la Agronomía y la Geología, centra su atención en los suelos, su uso y el entorno que los rodea. Punto de encuentro de muchas ciencias distantes, la Edafología es ejemplo de un saber multifacético, cuyo crecimiento se basa en la incorporación de conocimientos de otras áreas, momento en el que aún está inmersa. Su relación con las áreas de desarrollo vegetal y producción de alimentos, genera múltiples conflictos, y es balance de intereses encontrados entre la conservación armónica de sus constituyentes (minerales, químicos y biológicos) o de sus propiedades (físicas, químicas, biológicas y funcionales) y la exigente explotación del suelo, cuya productividad permite la obtención de alimentos, con una rentabilidad, cada vez mayor.

Este conflicto de intereses se desarrolla tanto dentro del contexto social como del formativo, donde el contenido de los conocimientos científico, técnico e ingenieril, también son muestra de exclusivismos, que hacen de esta Ciencia, un conjunto de parcelas que, en su aplicación nos conducen a situaciones sorprendentes, desde los segmentos científicos que contiene.

Esta Tesis Doctoral centra su atención en las necesidades de formación didáctica que precisan los Ingenieros Agrónomos sobre la participación biológica en la formación de las estructuras edáficas, capacitándoles para transferir los nuevos conocimientos a la base productiva.

Como base previa en la sección 1 se describen las dificultades de difusión de la Edafología como Ciencia y de su conocimiento por parte de la Sociedad, junto con las líneas maestras por dónde camina hacia el futuro. Se incluye un intento de ubicar la edafobiodiversidad como elemento preciso para la clasificación de suelos para finalizar con un pequeño resumen, que en forma de interrogación realiza la autora de esta Tesis Doctoral.

En las secciones 2, 3 y 4 se hace un repaso a la edafobiodiversidad en su conjunto y “grupo a grupo”, de los ingenieros del terreno, los detritívoros y los microorganismos, en la formación de las estructuras. Se sigue con un repaso a los constituyentes de la llamada MO (apartado 5), como parte constitutiva y variada, de componentes que se precisan para formar estructuras. Este es el momento de explicar, de forma discriminada la formación de los constructos inorgánicos, (sección 6) las estructuras texturales a que dan lugar y sus propiedades derivadas en los distintos suelos agrícolas, en los que tanto abundan, para, en la sección 7, concluir este trabajo expositivo, con la actividad constructiva de la edafobiodiversidad, donde se justifica la presencia de quelantes (bacterias y hongos) como máximos fabricantes de los microagregados, y su capacidad de bioselección y condensación, generando las nanopartículas metálicas y minerales. Se describen nuevos hábitats de formación y ubicación de bioestructuras (ingenieros del terreno), cuya fractura da lugar a micro y macroagregados en y sobre el suelo, junto con los papeles de los microartrópodos que, acrecientan las organizaciones construidas (ácaros oribátidos), transportan a los microagregados de un lugar a otro incluida la superficie o los acumulan (bioturbación), generando auténticos horizontes. La sección 8ª resume las conclusiones obtenidas.

Con esta Tesis Doctoral, se muestra el interés de este Área de Edafología de la Universidad de Burgos en mostrar la responsabilidad que deben de adquirir los futuros Ingenieros en la protección del medio natural, en la que todos y cada uno de los componentes de la edafobiodiversidad juega un papel esencial.

Soil Science was born in Russia in the nineteenth century. Straddling the Agriculture and Geology, focuses on the soil use and the environment around them. Meeting point of many distant sciences, soil science is an example of a multifaceted knows, whose growth is based on the incorporation of knowledge from other areas, at which point it is still immersed. His relationship with the areas of plant development and food production, generating multiple conflicts, and balance of interests between the harmonic conservation of their constituents (mineral, chemical and biological) or their (physical, chemical, biological and functional) properties and demanding land use, whose productivity allows obtaining food, with profitability increasing.

This conflict of interest is developed both within the social context and the training, where the contents of the scientific, technical and engineering, knowledge is also shown exclusivism, that make this science, a set of plots that in their application they lead to surprising situations, from scientists segments it contains.

This Doctoral Thesis focuses on the needs of educational training necessary for agronomy students on biological involvement in the formation of soil structures, enabling them to transfer new knowledge to the productive base (farmers).

As a preliminary basis, in Section 1, the difficulties of Soil Science and dissemination of science and knowledge by the Society are described, along with the guidelines where you walk into the future. An attempt to locate the edafobiodiversidad as required for classification of soils to finish with a short summary, that question as the author of this thesis is performed element is included.

In Sections 2, 3 and 4, an overview of the edafobiodiversity as a whole and "group to group" "land engineers", the detritivorous and microorganisms in the formation of the structures is made. This is followed by a review of the constituents of the OM call (Section 5), as a constituent and varied part of components needed to form structures. This is the time to explain discriminately forming inorganic constructs (Section 6) leading to textural and its properties derived in different agricultural soils, which abound structures, for, in section 7 conclude this exhibition work with constructive edafobiodiversity activity, where the presence of chelating agents (bacteria and fungi) as maximum microaggregates manufacturers, and their ability to biopanning and condensation, creating mineral and metal nanoparticles are justified. Training new habitats and location of biostructures (field engineers), which results in micro fracture and macroaggregates in and on the ground, along with the roles of microarthropod that, increase the constructed so organizations (oribatid mites) are described transported microaggregates from one location to another including surface or accumulate (Bioturbation) generating real horizons. 8th Section summarizes the conclusions of this work.

With this thesis, the interest of this Area of Soil Science at the University of Burgos to show responsibility must acquire the future engineers in protecting the natural environment, shown in each and every one of the components of the edafo -Biodiversity plays an essential role.

Agradecimientos	i
Resumen	iii
Abstract	v
Índice	vii
1. Problemáticas de la Enseñanza de la Ciencia del Suelo y la Difusión del Conocimiento.	1
1.1. <i>Los contenidos docentes de la enseñanza del suelo en el ámbito agrario.</i>	2
1.2. <i>El suelo y su introducción en el currículo oficial.....</i>	5
1.2.1. Problemas en la enseñanza de la edafología en el primer curso de ingeniería agronómica.	5
1.2.2. Acepciones de la palabra “suelo” en España	6
1.2.3. Definición de suelo, criterios de clasificación y deficiencias argumentales para la enseñanza del factor biológico de Jenny.	10
1.2.4. Búsqueda de puntos posibles de introducción de la actividad biológica en las clasificaciones de suelo.	11
1.2.5. Conclusiones a este apartado argumental sobre el incremento mínimo de la enseñanza del factor biológico de Jenny en la formación de suelos.	16
2. La biodiversidad del suelo:	17
2.1. <i>Calidad, salud y edafo-biodiversidad en los suelos.....</i>	17
2.2. <i>Tipos de diversidad y amenazas</i>	20
2.3. <i>El edafopaisaje y el recuerdo de las Bio y Edafo diversidades.....</i>	22
2.3.1. Funciones y servicios ecosistémicos	23
3. La biología del suelo y del paisaje	25
3.1. <i>Organismos del suelo. (Apoyos docentes).</i>	25
3.2. <i>Factores que afectan a la edafo-biodiversidad.....</i>	31
3.3. <i>Funciones y servicios esenciales de la edafodiversidad, para el funcionamiento sostenible de todos los ecosistemas y suelos.....</i>	33
3.3.1. Funciones	33
3.3.2. Servicios	33
3.4. <i>La red trófica: los organismos y su interacción.....</i>	38
3.5. <i>Grupos funcionales de la biota del suelo</i>	41
3.5.1. Principales grupos funcionales de la biota del suelo	41
3.5.2. Criterios de elección de “grupos selectivos de la biota del suelo” a la hora de diseñar investigación. Un ejemplo	42
3.6. <i>Papel del factor biológico de Jenny en los procesos de formación y mantenimiento del suelo. Introducción a la edafo-bio-diversidad</i>	46
3.6.1. Biodiversidad: Servicios ecosistémicos de la biodiversidad en los ecosistemas edáficos, (Kibblewhite et al., 2008).	51
3.6.2. Clasificaciones funcionales.	51
4. La biodiversidad del suelo. Grupo a grupo. (Revisión especial para la docencia.).....	55

4.1. <i>La Macrofauna del suelo</i>	55
4.1.1. Ingenieros del terreno:	55
4.1.1.1. Las lombrices de tierra	55
4.1.1.2. El topo: predador de lombrices que viven siempre (o casi) en el suelo:	61
4.1.1.3. Las termitas	63
4.1.1.4. Las hormigas	73
4.2. <i>Mesofauna</i>	101
4.2.1. Los enquitreidos (otros ingenieros del suelo):	103
4.2.1.1. Respuestas de los enquitreidos a las situaciones de stress, de cambio climático y formas de adaptación:	105
4.2.2. Artropodos: Generalidades	118
4.2.2.1. Clasificación de los artrópodos por su actividad	119
4.2.2.2. Aspectos de interés de los artrópodos	121
4.2.3. Artrópodos: Ácaros y Colémbolos	123
4.2.3.1. Ácaros	123
4.2.3.2. Colémbolos	132
4.3. <i>Microfauna</i>	136
4.3.1. Protozoos	136
4.3.1.1. Factores que afectan al crecimiento y a la distribución	136
4.3.1.2. ¿Dónde están los protozoos?	137
4.3.1.3. Acciones ecológicas de los protozoos	137
4.3.1.4. Formas de clasificación de los protozoos	141
4.3.2. Nematodos	147
4.3.2.1. Las funciones de los nematodos en el suelo	149
4.3.2.2. Impacto de las condiciones ambientales sobre los nematodos	150
4.3.2.3. El factor suelo	150
4.4. <i>Lo que se suele decir habitualmente de los microorganismos</i>	162
4.4.1. De las bacterias (Richard Dawkins, etólogo y biólogo inglés)	162
4.4.1.1. Clasificación clásica de las bacterias	164
4.4.1.2. Componentes de necromasa bacteriana de interés para el suelo:	166
4.4.1.3. Las bacterias forman asociaciones funcionales con otros organismos:	170
4.4.1.4. Servicios de las bacterias	170
4.4.1.5. Algunas bacterias importantes por su interés ecológico y/o agronómico	171
4.4.1.6. ¿Dónde se ubican las bacterias en el suelo?	172
4.4.1.7. El hábitat del suelo desde una perspectiva bacteriana	173
4.4.2. De los actinomicetos	176
4.4.2.1. A los actinomicetos se les atribuyen las siguientes funciones:	182
4.4.3. Bacterias planctónicas, biofilms y otras formas asociadas	183
4.4.3.1. Los biofilms	183
4.4.3.2. Los tapetes, otra forma asociativa entre bacterias y algas monocelulares	188
4.4.4. Archeal (Arqueas)	190
4.4.4.1. Adaptación de las arqueas al medio	191
4.4.5. Fungi (Hongos)	197
4.4.5.1. Partes de un hongo: Hifa, conidióforo, fiálide, conidia y septos.	199
4.4.5.2. Clasificación de Fungi	201
4.4.5.3. Los hongos y sus formas de reproducción	210
4.4.5.4. Formas especializadas de hifas:	212
4.4.5.5. Comportamientos fúngicos de interés edafológico y agrario	212
4.4.5.6. Nutrición y fisiología de los hongos	217
4.4.5.7. Ecología de los hongos en el suelo	222
4.4.5.8. Homeostasis fúngica y la solución iónica del suelo disponible para los hongos: origen.	237

4.4.6.	Microorganismos (Bacterieae, Arquea, Fungi Y Eucarieae). Un nuevo enfoque del estudio y enseñanza de los microorganismos del suelo	238
4.4.6.1.	Desde la Taxonomía clásica a los términos “GO” en el super-reino de “UR” o una nueva forma de trabajo taxonómico	238
4.4.6.2.	Los términos GO en el super-reino UR, o el punto común de la preferenciación entre células de microorganismos, plantas y animales (Cohan y Koepfel, 2008).	240
4.4.7.	Algas en el suelo	248
4.4.7.1.	Las algas como colonizadores y transformadores del suelo	251
4.4.7.2.	Las algas y la fertilidad de los suelos	257
4.4.7.3.	Servicios que proporcionan las algas	260
5.	La edafo-quimio-diversidad, la transformación de necromasa y de copromasa en neomasa	261
5.0.	<i>Introducción</i>	261
5.1.	<i>Componentes de la necromasa, copromasa y neomasa del suelo</i>	263
5.1.1.	Formas de denominación de la materia orgánica “MO”.	263
5.1.1.1.	Según su estado o función. Los términos más habituales usados	263
5.1.1.2.	Según su origen, estado y procedencia respecto del suelo	265
5.2.	<i>La trituración y descomposición de los materiales orgánicos depositados sobre el suelo</i>	286
5.2.1.	Las funciones de los ingenieros del suelo (lombrices de tierra y enquistados, hormigas y termitas)	286
5.2.1.1.	<i>La función de los gusanos blancos: enquistados</i>	292
5.2.2.	El transporte de la MO en el suelo (Bioturbación)	293
5.2.3.	La transferencia de masa en el suelo	294
5.2.3.1.	Los protozoos: La capacidad de predación y sus consecuencias	294
5.2.3.2.	Ácaros y colémbolos del suelo como recicladores de nutrientes	295
5.2.3.3.	La función de los nematodos como bioindicadores reconocidos.	296
5.3.	<i>El humus como producto del trabajo combinado de la edafo-biodiversidad y del impacto de los factores ambientales</i>	300
5.3.1.	El humus: MO biológicamente transformada (Neomasa):	300
5.3.2.	El proceso de formación de humus: Humificación.	302
5.3.2.1.	Agentes de la humificación	303
5.3.2.2.	Descripción morfológica de los distintos tipos de humus	307
5.3.2.3.	Nuevos criterios para la clasificación de las agregaciones presentes en los distintos tipos de humus	314
5.3.2.4.	Funciones del humus en los ecosistemas.	317
5.3.2.5.	Beneficios de la materia orgánica del humus	318
6.	La estructura textural del suelo: Nuevo punto de partida	319
6.1.	<i>Introducción: Evolución del concepto de “Estructura”</i>	319
6.1.1.	Concepto de estructuras textural y agregacional	320
6.1.2.	¿Qué se entiende por estructura del suelo?	321
6.2.	<i>La alteración de la roca madre.</i>	323
6.2.1.	Los resultados de la fragmentación, la génesis de las partículas minerales.	325
6.2.2.	Estructura textural (Estructuras mecánicas del suelo según Gobat, 2013)	334
6.2.2.1.	Características texturales.	335
6.2.2.2.	Clases, grados y tipos de estructura textural del suelo	340
6.2.2.3.	Evolución temporal de las estructuras texturales en distintas edafogenias. Ubicación de los procesos formativos.	345
6.2.2.4.	Mecanismos de formación de las estructuras texturales.	347
6.2.3.	Propiedades derivadas de las partículas texturales y su efecto sobre el suelo:	362
6.2.3.1.	Consistencia del suelo, actividad de las arcillas y propiedades derivadas.	363

6.3. <i>El Agua o la solución del suelo y la estructura textural</i>	376
6.3.1. El flujo de agua	378
6.3.1.1. Conductividad hidráulica a saturación (Ksat)	378
6.3.1.2. Potencial de agua en el suelo (Ψ)	379
6.3.2. Humedad del Suelo Clasificación:	381
6.3.2.1. Capacidad de agua disponible	381
6.3.3. Aplicación del conocimiento a la Permeabilidad del suelo en Ingeniería agronómica/constructiva	384
6.3.3.1. La permeabilidad del suelo se refiere tanto a la estructura textural como a la agregacional.	384
6.3.4. Clases de permeabilidad del suelo	387
6.3.5. Medida de la permeabilidad del suelo en laboratorio	387
7. Estructuras bio-orgánicas y agregacionales	389
7.1. <i>Las aportaciones clásicas del conocimiento a la agregación</i>	393
7.1.1. De los modelos físicoquímicos de organización de estructuras agregacionales	396
7.1.2. De la participación del humus en la formación de las estructuras agregacionales en el suelo	404
7.1.2.1. Los límites en la adición de MO al suelo.	406
7.2. <i>Las aportaciones de la edafobiodiversidad a la agregación</i>	409
7.2.1. Origen y génesis biológica de las unidades básicas de las estructuras agregacionales: Procesos, componentes, y factores	409
7.2.1.1. La homeostasia de la edafobiota en la formación de complejos órgano-metálicos y órgano-minerales.	410
7.2.1.2. Resultados sobre la biodensificación de metales:	415
7.2.2. El Factor biológico de Jenny : Intervención biológica y su participación en las estructuras biogénicas y agregacionales	431
7.2.2.1. Formación de estructuras biogénicas:	435
7.2.2.2. Estructuras agregacionales construidas por los ingenieros del terreno	440
7.2.2.3. Estructuras biogénicas y agregacionales construidas por la meso/micro fauna: artrópodos, ácaros y colémbolos	452
7.2.2.4. Agregados formados por acción microbiana	456
7.2.2.5. Agregados formados por influencia rizosférica	464
7.2.2.6. Agregados formados en otros ámbitos: génesis de gránulos (Flocks) en los procesos de tratamientos de aguas residuales	469
8. CONCLUSIONES	473
9. BIBLIOGRAFIA	475

1. PROBLEMÁTICAS DE LA ENSEÑANZA DE LA CIENCIA DEL SUELO Y LA DIFUSIÓN DEL CONOCIMIENTO.

En España el conocimiento del suelo presenta bajo perfil social y profesional.

El escaso tratamiento del suelo en los niveles medios y altos del sistema educativo general puede obedecer a muchas razones, que han ido apareciendo a lo largo de la historia de la Edafología y la Agricultura. Marcados intereses universitarios, profesionales, políticos, económicos, sociales y fiscales, y recientemente, otros asociados al cuidado del Medio Ambiente, han parcelado el conocimiento de esta Ciencia de forma intencionada. De esta manera la formación que reciben los alumnos se hace muy deficiente y confusa, al ignorar aspectos de conocimiento que son básicos en su formación. Dos aspectos fundamentales son la edafobiodiversidad y la formación de las distintas estructuras del suelo que afectan a amplios sectores de las ingenierías verdes (Agraria y de Montes) en orden a definir y corregir el estado erosivo de los suelos naturales y la pérdida de productividad de los suelos agrícolas.

Además, aparecen intereses mediáticos entre titulaciones (Ingenierías constructivas frente a las denominadas verdes), profesiones y disciplinas, que generan un déficit de conocimiento global del suelo y su aplicación a usos específicos. Y aquí, la separación clara y racional de la Ciencia, la Tecnología y la Ingeniería del suelo quedan también enfrentadas cuando hablamos del uso que se da al suelo, o el objetivo de producción o extracción que se pretende del mismo.

Las repercusiones que pueden generarse por la aparición de nuevas tecnologías de compostaje (aeróbicas y anaeróbicas), y el aporte masivo y continuado de sus productos, en un intento de reparar aquellas situaciones, obligan a falsificar la realidad del factor biológico de formación de suelo. El impacto ambiental que se está generando, además de ser irreversible, en muchos casos no es percibido.

No hay duda de que la complejidad epistemológica del concepto suelo (*Plencovich, 2010*), dificulta su tratamiento didáctico. Se trata de un concepto prisma (*Plencovich, 2010*), un objeto de conocimiento que, a partir de los Factores de Formación de Jenny, admite múltiples perspectivas científicas - no sólo físicas, químicas, biológicas, metabólicas, enzimáticas o nanotecnológicas - sino también otras, sanitarias, legales, éticas y profundamente sociales, para su tratamiento y comprensión, que implican un compromiso y una postura ante el ambiente y ante los demás. Este enorme acervo de conocimiento es la que en parte ha llevado a que en el marco de la educación común, se considere el tema suelo como contenido transversal; es decir, un contenido o conjunto de temas que atraviesan ciclos, materias y modalidades.

Los contenidos transversales no se refieren, directa o exclusivamente, a un área curricular concreta, a veces ni siquiera a una edad o etapa educativa en particular, sino que afectan a todas las áreas y suelen desarrollarse a lo largo de toda la escolaridad del individuo, de ahí su carácter transversal. En el caso del tema suelos, suele aparecer a lo largo de los niveles del sistema educativo a través de un proceso espiralado, más que lineal, en el que en cada nuevo paso de abordaje didáctico se vuelve sobre el anterior en un movimiento recursivo sobre el mismo eje conceptual, cada vez con mayor nivel de complejidad y profundidad. Y quizás, comparando las líneas formativas de otras materias, esta estrategia no sea la correcta.

En la revisión de esta estrategia, resultan fecundas las aportaciones de varios autores, entre otros *Yull y Rebollo (1991)*, *Reyes-Sánchez (2006)*. Esta última propone un modelo educativo innovador para la enseñanza de la Ciencia del Suelo, que trasciende lo meramente repetitivo e incluye desde el currículum educativo básico, áreas del conocimiento prioritarias que involucran al

suelo como medio de producción y en equilibrio con la naturaleza.

Sin embargo, en la transversalización de algunos temas complejos y con el fin de facilitar su enseñanza, se corre el riesgo de que los temas pierdan su sustantividad y no alcancen a ser comprendidos como entidades propias, en especial, en las últimas etapas de su abordaje, cuando los estudiantes cuentan ya con un nivel de pensamiento lógico-formal que permite construcciones abstractas y se diluyen en áreas de conocimiento superficiales y sincréticas, que no llegan a generar conceptos y principios científicos. Es decir, en el afán de facilitar la transmisión (transposición didáctica) de conocimientos complejos, tales como el concepto del suelo como recurso natural, es posible que se dé un deslizamiento epistemológico (*Chevallard, 1991, a y b*) que lo distorsione o que lo torne prácticamente invisible en su fusión en otras áreas de conocimiento. Y en esta situación es tentador realizar abordajes tremendamente reduccionistas a los que se somete la enseñanza del suelo (*Chatelin, 1976; Yull y Rebollo, 1991*).

1.1. Los contenidos docentes de la enseñanza del suelo en el ámbito agrario.

La enseñanza de la Ciencia del Suelo aparece solamente como transversal a los distintos módulos, de acuerdo con la finalidad y nivel didáctico, pero nunca consigue entidad propia. Veamos:

Es frecuente definir al suelo como un medio complejo en el que coexisten tres fases diferenciadas: sólida, líquida y gaseosa. Su análisis particular denota la existencia de múltiples interacciones y procesos físico-químicos y biológicos. El suelo se forma y modifica en el tiempo hasta llegar a un equilibrio dinámico con el medio (*Domínguez, et al., 2005*). En consecuencia, la Edafología es multidisciplinar y utiliza los conocimientos de ciencias como la Geología, Física, Química, Biología, Hidrología, Climatología, etc. Y aunque en los últimos 15 años, el avance de la Edafología está incluyendo conocimientos menos asociados al tema como la Microbiología, Bioquímica, la Enzimología y Metabolismo del suelo, la Proteómica, la Metagenómica, etc. y tecnologías actualizadas, que permiten decir que esta Ciencia, por su contenido dinámico, evoluciona a marchas forzadas.

Llama la atención el que los conocimientos sobre el aire y el agua, rara vez se asocian al conocimiento del suelo (edaf-atmósfera y solución e hidráulica del suelo). En muchos casos el capítulo de aguas dice “Este capítulo aborda el estudio del agua como un elemento esencial para la vida humana, teniendo en cuenta que el control de la calidad de la misma, en todos sus usos es clave para preservar el ambiente y proteger la salud pública, reduciendo los riesgos de enfermedades relacionadas con ese medio”. ¿Acaso no merecería el estudio del suelo una consideración semejante?

Por poner más ejemplos, también nos encontramos con el hecho de que profesores con sólida formación química, describen la edaf-químio-diversidad orgánica bajo un término mágico “la materia orgánica”, o muchos, incluso edafólogos que, a la solución del suelo la identifican como “el agua del suelo” o ignoran, y en muchos casos combaten la edafobiodiversidad presente, como algo que afecta a la rentabilidad de los cultivos, o establecen criterios de homogeneidad en el suelo, donde esta realidad no existe, al considerar al suelo como un soporte (inerte).

Ciertamente, la Ciencia del Suelo presenta puntos de afinidad con áreas de Producción Agropecuaria tales como la producciones de cereales, oleaginosas, cultivos industriales (algodón, tabaco ...) cultivos horticolas, plantas aromáticas y medicinales, plantas de vivero, flores de corte, cultivos forrajeros, cultivos leñosos De forma paralela en producción animal, aves, bovinos para carne y leche, óvidos, caprinos, cerdos, conejos, camélidos, pelíferos carnívoros, apícolas, etc.

Los docentes que dictan estos contenidos son, en general, Ingenieros Agrónomos. También se encuentran entre los profesores, técnicos egresados de la propia institución, profesores de biología, química, física o matemáticas. Esta situación coincide con la descrita por *Plencovich et al (2009)*. En muchas situaciones el plantel docente es poco numeroso y la cantidad de profesionales de las ciencias agropecuarias es baja, y mucho más extraño aún es encontrar que

ese profesional sea un especialista en suelos. El estudio exploratorio presentado por *Costantini et al (2012)* en ningún caso hace mención a docentes con estudios de posgrado en ciencias agropecuarias en la escuela, más allá de, personalmente, conocer algún caso. Esta situación sí fue encontrada con alta frecuencia por *Plencovich y Costantini (2003)* en escuelas medias técnicas brasileñas, tanto en el nivel de maestría como en el de doctorado.

Pero el conocimiento del suelo también importa desde el lado ambiental, dado que permite prevenir problemas de contaminación, degradación, desertización etc. y además rehabilitar, conservar o planificar el uso del territorio. En muchos casos da temor la forma en que se aplican “soluciones correctoras” por parte de ingenieros, lejanos a la Ciencia del Suelo.

Los módulos de Ambiente y Salud prácticamente no hacen referencia a los suelos, o se nombran tangencialmente. Los módulos de Alimentos no tienen una sola mención de la palabra suelo, el de Residuos peligrosos menciona su deposición en suelos, sin hacer otra mención complementaria alguna. La adición de compost fermentado anaeróbicamente, sin conocer que conjuntos bacterianos o de arqueas lo conforman. Y así se podría continuar la enumeración...

Tampoco existe un tratamiento del suelo como recurso natural en los llamados “Bachilleratos orientados para la educación secundaria”. A pesar de su importancia, estas materias suelen ser impartidas por profesores que en muchos casos desconocen el suelo y en otros, el factor biológico de formación del suelo. Ante esta escasez de candidatos a la enseñanza de esta materia suelen ser otros, que no edafólogos profesionales los que la imparten (geólogos, físicos, químicos, biólogos, etc.) que informan de parcelas edafológicas aisladas, según su criterio.

Como si todo esto no fuera suficiente para tener un panorama claramente preocupante de lo que es la enseñanza de la Ciencia del Suelo en el nivel secundario, están también las desigualdades presentes en las escuelas que tienen las orientaciones agropecuarias. Estas desigualdades se refieren a infraestructura, cantidad y calificación del cuerpo docente (un punto de especial atención es la cantidad y calificación de profesionales y técnicos en ciencias agropecuarias que tienen en su equipo) y la falta de acceso a bibliografía.

Un estudio exploratorio presentado en el último Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo (*Costantini et al., 2012*) sobre la enseñanza del suelo en las escuelas secundarias técnicas de orientación agropecuaria mostró que, acerca de los contenidos impartidos a los alumnos, existe una transversalización de los conceptos relativos al suelo que los torna prácticamente invisibles. En este sentido las escuelas agropecuarias que dependían de universidades nacionales mostraban una clara ventaja respecto a los contenidos programáticos, con programas más completos más allá de un fuerte énfasis en las problemáticas edáficas de cada región, algo que no debe sorprender porque también sucede en la enseñanza de nivel universitario, casi sin excepción.

También esto sucede en los materiales de consulta que se hallan disponibles en la biblioteca. Pueden observarse allí las estrategias que cada institución desarrolla para recolectar aquello que le resulta de utilidad o interés. Las escuelas dependientes de universidades, más allá de utilizar diferentes fuentes de información, presentan la característica común de utilizar libros de consulta propios de estudios universitarios. Esto puede ser resultado tal vez de la influencia del medio universitario, o por la falta de materiales de estudio más adecuados para el nivel de enseñanza medio.

Respecto a las escuelas no universitarias la situación es muy variable siendo muy difícil hacer una generalización, pero puede decirse que no son pocas las que presentan un bajo número de volúmenes en su biblioteca (no solamente acerca de la temática suelos, sino también en la agronómica general), falta de textos que abarquen temas generales de la ciencia del suelo, libros obsoletos y una parte importante de la colección compuesta por boletines o gacetillas - muchas veces discontinuados -, y en muchos casos, muy orientados a las temáticas locales. Este hecho puede resultar positivo, siempre que se disponga de textos que abarquen también los fundamentos básicos de la Ciencia del Suelo.

De todo lo descrito surge que la problemática sobre la enseñanza de la Ciencia del Suelo en el

nivel secundario presenta múltiples factores. A primera impresión podría hablarse de una carencia en los programas, pero su sola mejora no solucionaría el problema. Equipamiento, capacitación docente y disponibilidad de materiales de estudio adecuados son también necesarios. Más aún, sería interesante emprender un estudio exhaustivo al que se le incorpore la observación de clases para determinar cómo se da esta enseñanza del concepto de suelo en forma transversal y de qué manera los alumnos se apropian -si lo hacen- de sus dimensiones, no sólo cognoscitivas, sino también procedimentales y actitudinales. El conocimiento que se puede generar sobre la enseñanza del suelo en los establecimientos educativos es un insumo imprescindible para cualquier política de gestión ambiental y territorial que busque sentar las bases de una ciudadanía responsable.

Desde la relación Secundaria-Universidad cualquier desarrollo de capacidades y actitudes positivas hacia la conservación de ecosistemas terrestres, base epistemológica de carreras como Ciencias Ambientales o Ingeniería Agrícola, pasa por el conocimiento del suelo desde la secundaria. Nuestro objetivo es dar a conocer los problemas encontrados en la enseñanza del suelo en una carrera como Ingeniería Agrícola y analizar qué conceptos básicos se imparten durante la educación secundaria, cómo se estructuran y su distribución curricular.

En los últimos años se observa un cambio hacia una conciencia planetaria que está afectado a todos los niveles. ¿Cómo afecta esto al estudio del suelo en las etapas escolares? La respuesta pasa por el cambio en la institución escolar, con la incorporación de nuevos contenidos de tipo ecológico al programa curricular del alumnado y unas nuevas competencias en el ejercicio de la función docente.

La compleja problemática en la organización de contenidos en la secundaria parece sugerir que la enseñanza del suelo como contenido sea abordado desde la transversalidad que lo integra dentro de la naturaleza.

El estudio del suelo pasa a formar parte de la transversalidad ecológica curricular, abordándose dentro de una educación en valores como la educación ambiental. El alumnado debe concebir, entonces, al suelo como un recurso a través del cual pueden desarrollarse valores. Esto se justifica por:

1. El respeto por el medio pasa por la conservación del suelo.
2. Es necesario educar a las personas para responder a los problemas que le afectan.
3. El suelo es fundamental para regular la circulación de materia y energía en los ecosistemas. Respetarlo ayuda a regular nuestro comportamiento hacia los ecosistemas terrestres.
4. La conciencia ecológica hacia el suelo es objeto de conocimiento si intentamos que el valor ecológico sea asumido como algo vital, como parte de nuestra vida.
5. Para transmitir valores mediante el suelo es necesario que el alumnado tenga experiencia directa con él (suelos urbanos, agrícolas, etc.).

Su aproximación transversal implica su visión interdisciplinar y su enseñanza no se encuentra supeditada a las ciencias naturales, sino que es vista desde diferentes enfoques (científicos, sociales, tecnológicos, plásticos, etc.).

Los conceptos básicos relacionados con la Edafología dan forma a los objetivos planteados por la educación ambiental para la etapa secundaria. El planteamiento de estrategias curriculares para la educación ambiental parece no ser posible sin la introducción en el currículo científico de la etapa del suelo.

Sin embargo, algunas investigaciones (*Happs, 1982*) indican que para superar la visión agrológica que tiene el alumnado sobre el término “suelo”, deben asimilar unos mínimos conocimientos previos de tipo físico-químico (naturaleza de la materia, el concepto de energía, etc.), así como otros de tipo bio-geológicos (procesos geológicos, ciclo de la materia, nutrición vegetal, etc.) (*Yus y Rebollo, 1993*). A esta lista y en esta Tesis Doctoral se patrocina el conocimiento y

participación especializada de la edafobiodiversidad en la formación diferente de estructuras texturales y agregacionales.

1.2. El suelo y su introducción en el currículo oficial

Nuestro sistema educativo permite que las comunidades autónomas puedan introducir modificaciones dentro del currículo oficial. En el currículo de la ESO, el estudio del suelo no está incluido como bloque básico del área de las Ciencias de la Naturaleza para la etapa Secundaria. Por ejemplo, el Gobierno de Canarias recomienda que el concepto se introduzca como un apéndice dentro del bloque sobre dinámica de ecosistemas en el 3º curso de la ESO (14-15 años), aunque deja la posibilidad de que estos puedan ser desarrollados en el 4º curso (15-16). En el primer ciclo de ESO las referencias que se hacen sobre el suelo son escasas. En el bachillerato la situación no mejora, ya que su estudio se enmascara entre las materias de Biología y Geología o Ciencias de la Tierra y Medioambientales (producto de la alteración de rocas) y las Ciencias Sociales (uso y disponibilidad) sin un criterio unificador (Domínguez, et al., 2005).

Debido a la complejidad del término y de los conceptos sobre el cual se sustenta, se debe dejar para bachillerato la definición concisa del término, dado el mayor grado de desarrollo cognitivo del alumnado. Es en este momento, cuando se debe abandonar el paradigma agrológico del término (Happs, 1982; Yus y Rebollo, 1993).

En Canarias, el estudio del suelo como parte integrante del currículo parece vinculado a su propia singularidad. Las regiones insulares son territorios limitados con un equilibrio edáfico frágil y una tasa de degradación rápida e irreversible. Esto significa que el currículo enfatiza aquellos aspectos propios de la dinámica de los suelos insulares y aquellos que contemplen desarrollo económico, dependiendo de cada situación particular y temporal (Domínguez, et al., 2005).

Hemos de considerar la necesidad de realizar el análisis de las tareas cotidianas y cercanas al alumnado como base para la elaboración de contenidos sobre el suelo. Es diferente el enfoque desde una perspectiva urbana o rural, máxime en regiones insulares muy pobladas donde los límites entre lo urbano y lo rural pueden llegar a confundirse. Esto implica una concepción curricular flexible, abierta a las adaptaciones que cada zona requiera.

1.2.1. Problemas en la enseñanza de la edafología en el primer curso de ingeniería agronómica.

En la educación superior no existe una carrera dedicada a la Edafología pues el suelo constituye el objeto de estudio de varias. Por ejemplo, y sobre la base de las pruebas objetivas realizadas durante años, vemos qué déficit sobre otras ciencias auxiliares posee un alumno medio que recalca en la Escuela Superior de Ingenieros Agrónomos. Observamos como el alumnado que cursa un cuatrimestre de Edafología poseen unos conocimientos poco sólidos en Geología y estos se refieren a Geología Dinámica y a Paleontología, pero los fundamentos sobre rocas y mineralogía son limitados, por lo cual, cuando se analizan los componentes minerales del suelo es necesario profundizar sobre silicatos, óxidos, etc. y materiales amorfos importantes. En relación con la MO y los organismos vivos, al ser conceptos generales su asimilación parece ser mucho más fácil, salvo cuando se les desarrolla las relaciones entre materia mineral y orgánica y cómo interaccionan en el suelo.

Respecto a la Física de suelos, depende mucho del nivel al que se desee profundizar. Así en el caso del estudio de la solución del suelo, estudiamos agua, comprobamos como el alumnado parece captarlo rápidamente (aunque no distingue si su procedencia es de la lluvia, del río o de o de una capa freática); en cambio cuando lo que intentamos es hacer llegar conceptos físicos algo más complejos, en el que se utilizan matemáticas formales, se presentan dificultades para adquirirlos de manera razonada. Sirva como ejemplo el concepto de potencial matricial que requiere una base importante físico-matemática de la cual el alumnado adolece en un porcentaje muy alto.

La Química de suelos es la parte más difícil, pues consiste en contenidos que requieren una

elevada capacidad de abstracción; es el caso de la capacidad de cambio iónico o cationes cambiables que aun haciéndose experiencias relacionadas con estos parámetros, siguen siendo conceptos difíciles de captar. La situación se complica si tenemos que desarrollar los contenidos orgánicos de la MO, de los que incluso se alejan, los edafólogos.

El alumnado tiene serias dificultades para resolver ejercicios simples. El 50% no tiene claras o no conoce las estructuras químicas más habituales en el estudio de la Edafología. Conceptos, como molaridad, humedad, etc., ya han sido impartidos en asignaturas generales, como Química o Física, asignaturas que muchos de ellos no han superado en cuatrimestres anteriores, lo que hace que los conocimientos de las mismas se correspondan con un nivel de bachillerato.

Esta problemática aumenta debido al alto porcentaje alumnos que adolece de madurez sobre conocimientos matemáticos de aplicación inmediata como ecuaciones, logaritmos, etc.

Esta compleja situación se refleja incluso en el modo con el que se nomina y define el suelo en nuestro diccionario.

1.2.2. Acepciones de la palabra “suelo” en España

a) Suelo como reserva natural, ecosistema. Se corresponde con el territorio como soporte y fuente de vida, de todo tipo, sin ser excepcional por sus valores o producción, pero imprescindible para el planeta.

- **En el Diccionario** « [...] puede entenderse como sinónimo de sistema socio-ecológico con lo que se estudian los diversos sub-territorios que lo forman [...] y las relaciones y flujos horizontales que los unen con el fin de lograr un desarrollo socio-económico equilibrado y equitativo entre éstos.» (*Wiki pedía, 2009*).
- **En Ecología** « la idea de territorio tiene un carácter local, ligado al devenir de los organismos, que dependen de él de una forma u otra, y que resulta ser un espacio que tiene que defenderse de otros congéneres que puedan competir con él.» (*Vázquez, M., 2008*) «En ella reside la mayor parte de la biosfera. [...] juega un papel central como hábitat y patrimonio genético, almacena, filtra y transforma muchas sustancias, constituyendo el mayor almacén de carbono del planeta.» (*Ministerio de Medio Ambiente, 2008*).
- **En Política Europea** « [...] la pérdida de suelo provocada por la expansión urbanística y la construcción de redes viarias [...] es una de las principales amenazas para la pérdida de la biodiversidad.» (*Comisión Europea, V Programa Marco de Medio Ambiente*).

b) Suelo como bien natural de carácter excepcional. En general hace referencia a porciones de territorio concretas y escasas, entendidas como algo a cuidar. Inicialmente para considerarse dentro de esta categoría se tenía en cuenta la belleza, el paisaje, y las zonas históricas, aunque con el paso del tiempo se han incluido determinados ecosistemas.

- **En el Diccionario** «Superficie de tierra.» (*RAE, 2009*) «Lugar a defender.» (*RAE, 2009*).
- **En Ecología**, «Recurso natural en la superficie de la Tierra.» (Ciencia del Suelo) «La capa superior de la corteza terrestre, que habitualmente se conoce como suelo, está constituida por partículas minerales, materia orgánica, agua, aire y organismos vivos.» (*Ministerio de Medio Ambiente, 2008*).
- **En Política Europea**, «Elemento natural, tratado principalmente de los problemas de contaminación y desertificación.» (Comisión Europea) «El suelo, además de un recurso económico, es también un recurso natural, escaso y no renovable.» (*TRSL08*).
- **En política económica**, «Los poderes públicos velarán por la utilización racional de todos los recursos naturales, con el fin de proteger y mejorar la calidad de vida y defender el medio ambiente [...]» (*Constitución Española, art. 45*).

c) Suelo como productor y soporte de actividades productivas relacionadas con sus recursos (agrícolas, ganaderos, forestales, cinegéticos). En referencia a todo tipo de actividad que base sus principios en la explotación de los recursos naturales del suelo, siendo éste por tanto soporte y fuente de la actividad.

- **En Ecología**, « [...] la concepción de territorio como soporte tanto de las propias actividades económicas como para la producción de bienes y servicios y el vertido de todo tipo de residuos.» (Carpintero, 2005) «El suelo es un espacio vivo que sirve para el desarrollo de la vida animal y vegetal en zonas no urbanizadas y que en la ciudad constituye el soporte físico sobre el que se asientan todos los usos urbanos. » (Fariña, 2000).
- **En Economía**, «Bien productivo que aporta materiales para agricultura » (Kristrom, y Riera, 1997)

d) Suelo como soporte de vida urbana y actividades económicas (industria, sector terciario.) Soporte de vivienda, y por tanto de la vida de sus habitantes y todas sus actividades.

- **En diccionarios**: « [...] el suelo es el espacio físico, en tanto que lugar sobre el que se construyen los edificios y las infraestructuras. » (Wikipedia, 2009).
- **En Ecología**: El suelo es un espacio vivo que sirve para el desarrollo de la vida animal y vegetal en zonas no urbanizadas y que en la ciudad constituye el soporte físico sobre el que se asientan todos los usos urbanos. » (Fariña, 2000) « [...] la concepción de territorio como soporte tanto de las propias actividades económicas como para la producción de bienes y servicios y el vertido de todo tipo de residuos.» (Carpintero, 2005)
- **En Economía**: Espacio para las actividades productivas, infraestructuras o residencias.» (Riera, 1997)
- **En Legislación**: “Todos los españoles tienen derecho a disfrutar de una vivienda digna y adecuada. Los poderes públicos promoverán las condiciones necesarias y establecerán las normas pertinentes para hacer efectivo este derecho, regulando la utilización del suelo de acuerdo con el interés general para impedir la especulación” (Constitución Española, art. 47).

e) Suelo como recuso económico, bien financiero. Fuente de beneficios, en general por la compraventa de terrenos o viviendas.

- **En diccionarios**: El suelo así entendido es una categoría económica importante para la descripción del mercado de la vivienda y la determinación del valor de las inversiones.» (Wikipedia, 2009)
- **En Economía**: Depósito de valor, como bien de inversión.» (Riera, 1997) «Los objetivos generales de todas las políticas públicas, son frecuentemente expresados como la maximización de algunos valores o cantidades tales como la renta nacional, el beneficio social neto o el interés público.» (Ciriacy-Wantrup, 1946)
- **En Legislación actual** “El suelo, además de un recurso económico, es también un recurso natural, escaso y no renovable” (TRSL08).

f) Suelo como Ciencia: Edafología. Algunas definiciones básicas

- **Paisaje**: Conjunto de componentes naturales tales como campos, colinas, bosques que permiten distinguir una zona de la superficie de la tierra de otra. Habitualmente es una porción de tierra o territorio, abarcable por el ojo humano, que agrupa a una serie de características naturales. (Fig.1.1).

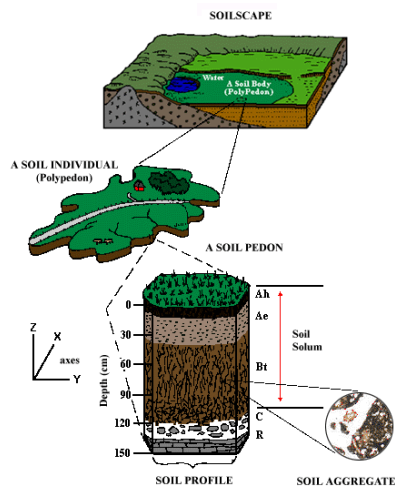


Fig. 1.1. Descripción por niveles de los diferentes componentes de un paisaje. Buol et al. (1989)

- **Edafón:** Cuerpo tridimensional dentro del paisaje que puede dividirse en sus cuatro componentes principales: aire, agua, matriz sólida (materia mineral y orgánica). (Fig.1.2)

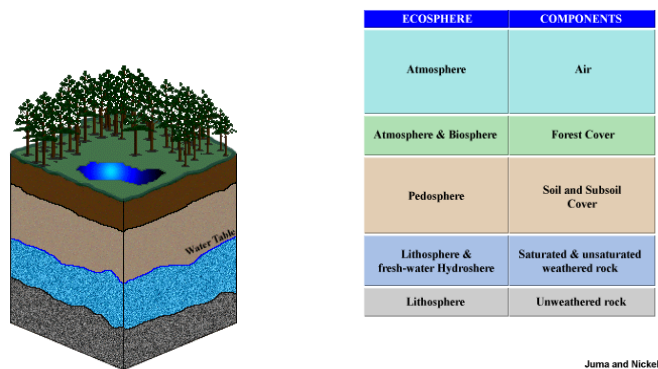


Fig. 1.2. Descripción de la edafosfera y sus componentes.

En un sentido práctico, en el suelo la presencia de la hidrosfera, atmósfera, biosfera y litosfera se miden en términos de agua, aire, organismos del suelo, MO y componentes minerales.(Juma and Nickel)

- **Pedón:** El suelo es un cuerpo natural que se forma por interacción de atmósfera, hidrosfera, litosfera y biosfera, que posee propiedades únicas. En su composición el aire y el agua deben ocupar el 50% de su volumen, la MO el 5% y los componentes minerales el resto. La distribución de los poros y partículas del suelo, agregados dentro de las capas, llamadas horizontes, conduce a los edafólogos a su clasificación.(Fig.1.3)

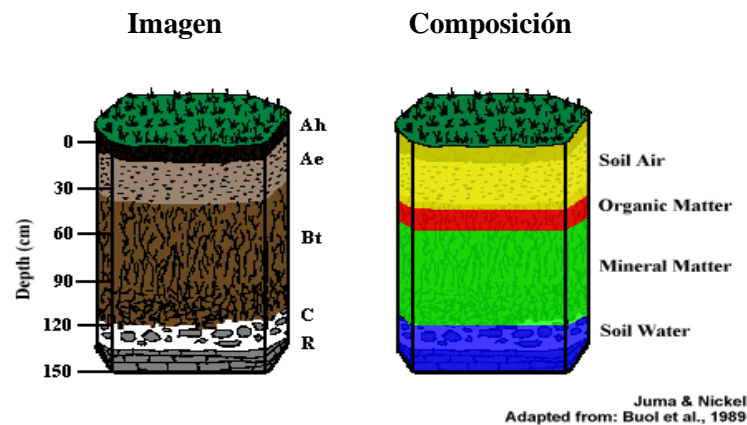


Fig. 1.3. La composición del suelo lleva a los científicos, ingenieros y modelizadores a cuantificar la dinámica de gases, agua y solutos presentes en el pedón.

- **Regolito:** Manto no consolidado de rocas alteradas y material sólido rocoso.
- **Solum:** Horizonte más superficial de un suelo en el que el material parental ha sido modificado y en donde se encuentra la mayor parte de las raíces vegetales. Normalmente consiste en horizontes A y B. En agricultura recibe el nombre de epipedón agrícola (el horizonte que se labra).
- **Perfil:** Sección vertical del suelo que abarca todos sus horizontes y se extiende hasta el material origen. Tiene dos dimensiones. Ejemplos de perfil: (Fig.1.4)

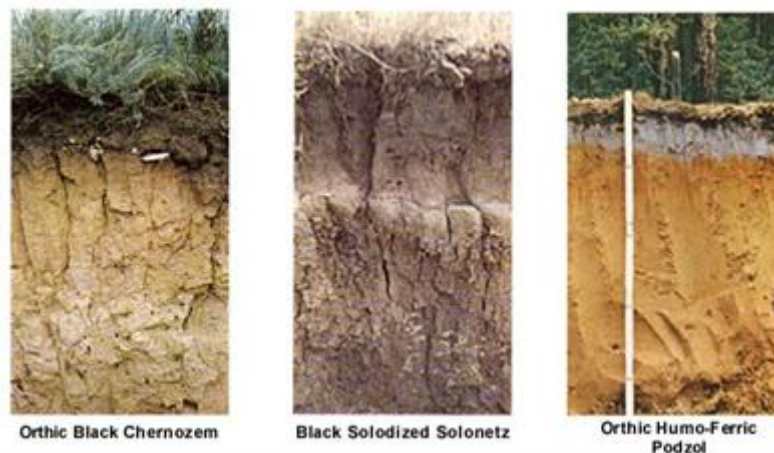


Fig. 1.4. Ejemplos de perfiles bien desarrollados (USDA-NRCS web page)

- **Horizonte:** Capa o material del suelo, más o menos paralela a la superficie. Se diferencia de las adyacentes, genéticamente relacionadas, en propiedades tales como color, estructura, textura, consistencia, y en su composición química, biológica y mineralógica. En el perfil de un suelo puede haber entre uno y cuatro horizontes básicos los cuales se nombran desde la superficie al interior como A, B, y C. La capa de roca consolidada se llama horizonte R.
- Los horizontes orgánicos principales son L, F y H. Sus letras representan diferentes estados de descomposición de la materia orgánica vegetal, y O, que procede de la vegetación que hay en los suelos “saturados” de agua. La subdivisión de los horizontes se hace añadiendo sufijos a las letras mayúsculas y se describirá posteriormente.
- Algunos pedones contienen rocas, R, y agua, W. En algunos casos, un pedón puede tener una secuencia original de materiales. En estos casos, los materiales originales se denominan C, IIC, IIIC y así sucesivamente. El prefijo, en número romano, especifica diferentes clases de material original. Generalmente, el I se aplica al horizonte mineral ubicado en la parte superior del pedón

y no incluye otra designación. Ejemplos de horizontes en perfiles. (Fig.1.5).

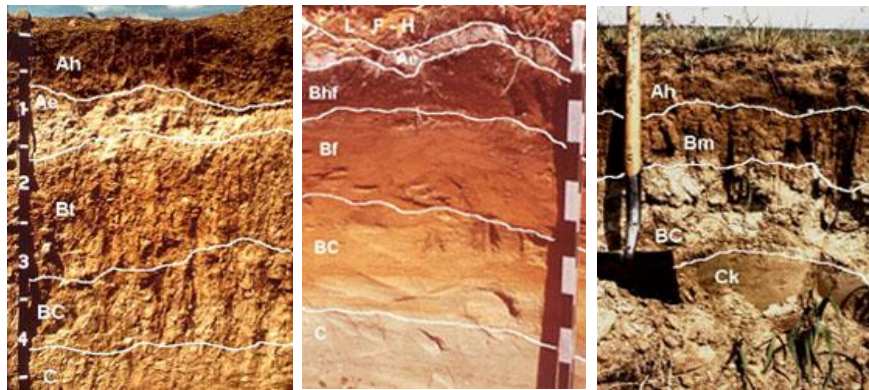


Fig. 1.5. Ejemplos perfiles con sus horizontes. (Fuente unbc.ca)

- **Material originario:** Material mineral y orgánico no consolidado y más o menos alterado químicamente procedente de un solum de un suelo, que se ha desarrollado por procesos edafogénicos.
- **Agregado:** Un grupo de partículas de suelo que se unen de manera parecida a la de un ped, pero con participación de componentes orgánicos y acciones biológicas, y que se comportan mecánicamente como una unidad. Conforman sobre todo partículas tales como las migas, gránulos, terrones, pellets fecales, fragmentos de pellets fecales y las concreciones. *Es propio de horizontes A.*
- **Ped:** Unidad de estructura del suelo, (prisma, bloque o gránulo), formado por un proceso natural. Se contraponen al de terrón que está conformado artificialmente. *Define la organización de horizontes B.*

1.2.3. Definición de suelo, criterios de clasificación y deficiencias argumentales para la enseñanza del factor biológico de Jenny.

Una definición de suelo podría vincularse directamente a la forma en que nos interesa explotar del mismo (Kohnke y Franzmeier, 1995).

Definición Geológica: Superficie suelta de la tierra diferenciada de la roca sólida (no se precisa que sea soporte para la vida vegetal). Un geólogo considera suelo como el resultado de la desagregación superficial de las rocas.

Definición por sus Componentes: Mezcla de material mineral, material orgánico, agua y aire. El principal interés de un ingeniero podría ser las propiedades físicas que manifiesta (Vg. su comprensibilidad o su permeabilidad al agua).

Para la Edafología, el suelo es un cuerpo natural, formando varias capas, compuestas por fragmentos de roca no consolidada y materia orgánica. El desarrollo de este cuerpo natural es muy complejo y lo trata la edafogenia.

Por último, **el agrónomo define** al suelo como la cubierta no consolidada de la Tierra, formada por componentes minerales y orgánicos, agua y aire, capaz de sostener el crecimiento de las plantas. Esta última, parece más apropiada para un agricultor o un conservacionista pues incluye una de las funciones fundamentales del suelo de mayor interés: el crecimiento de las plantas.

Sin embargo, estas definiciones no parecen dar cuenta de la heterogeneidad del subsistema terrestre, el suelo.

La historia de las civilizaciones también está llena de pueblos que han caído ante la degradación de sus suelos, al sobrepasar los límites de la producción sostenible de alimentos. Lo quiera o no, directa o indirectamente, toda sociedad humana está sometida a la sanidad del suelo, que ejerce un elevado impacto, no solo por sus intereses industriales o agrícolas. Como se ha relacionado

en el apartado 1.2.2, el suelo forma parte de políticas estratégicas en el ámbito local, regional, nacional o global, en lo referido a su uso y gestión, conservación y sostenibilidad, calidad ambiental, producción agrícola y energética, etc.

El proceso de formación proporciona una aproximación conceptual sistémica: en el mecanismo de formación existe la acción conjunta de factores geológicos, topográficos, físicos, químicos y biológicos que conforman un ente viviente, compuesto de una asociación de partículas minerales asociadas con la MO (vinculada a la edafobiota), cuyos intersticios se encuentran llenos de gases (Sumner y Wilding, 2000). Al interactuar con el agua, este sistema se transforma en un sustrato fértil donde la vida terrestre se desarrolla. Para Sumner y Wilding (2000), la Pedosfera constituye una zona biológica básica y activa para la vida, siendo un medio poroso y estructurado que integra los ciclos de la materia y los flujos de energía en los ecosistemas terrestres.

El suelo contiene una entidad biológica autorregulada, que evoluciona en el tiempo por los factores de su entorno inmediato. La Pedosfera regula y amortigua la disponibilidad de nutrientes y agua para el desarrollo de la macro y microflora (o fauna), además de regular, en parte, el ciclo del agua pues canaliza el flujo que llega a ríos, lagos y mares, y lo que percola, y entra a formar parte de las aguas subterráneas y acuíferos. De esta forma, se dice que el suelo actúa como un “filtro viviente”. También actúa como una “bomba química” cuando el suelo supera la capacidad de neutralización y los rangos de toxicidad. Ciertamente, el suelo es capaz de limpiar, purificar y reciclar agua, eliminando químicos, toxinas y patógenos. Pero también bio y edafo-acumula una elevada cantidad de componentes tóxicos, a la par que es capaz de generar mecanismos para neutralizar esa toxicidad. Cuando estos mecanismos (químicos y biológicos) son superados, su toxicidad se manifiesta. Pero estos últimos conceptos no se explicitan ni se difunden claramente.

Este análisis muestra la complejidad de una definición concisa de suelo. Una aproximación desde las Ciencias de la Tierra, permite definir suelo como su capa superficial en equilibrio dinámico con la atmósfera y la biosfera en su parte superior y con los procesos geológicos desde su parte inferior (sistema elástico, poroso y trifásico), suministrando agua y nutrientes a las raíces de las plantas, siendo el nicho de un vasto número de comunidades de microorganismos, vegetales y animales que actúan como “purificadores” del medio ambiente, así como fuente de material para la construcción y manufactura. Es un componente básico de los ecosistemas y de importancia en el uso de los ecosistemas terrestres. Hoy además nos proporciona una información vital sobre el origen de la vida en la Tierra.

La definición, conocimiento y uso del suelo plantea serias dificultades de penetración y comprensión dentro de los contextos social e intelectual. Su formación limitada, orientada y dispersa, en la que el factor biológico queda totalmente relegado que se fomenta en las Escuelas de Ingenieros Agrónomos, genera decisiones voluntaristas, en las que hoy, los medios empleados en la producción agraria o pecuaria se enfrentan, con la conservación de las capacidades del propio suelo, tales como la capacidad de retención de agua, la transferencia de contaminantes o la modificación de la estructura del suelo.

1.2.4. Búsqueda de puntos posibles de introducción de la actividad biológica en las clasificaciones de suelo.

Encontrar en qué lugar se ubica la biodiversidad del suelo, sus herramientas de trabajo y sus capacidades referidas a la génesis y organización de estructuras construidas, ambas objeto de este Trabajo de Tesis Doctoral, sería un buen punto de partida para justificar su presencia en los planes de estudio de los ingenieros agrónomos, y también un punto de partida de este trabajo, en sí mismo.

Definición de la “Soil Taxonomy”: Colección de cuerpos naturales de la superficie de la tierra, en lugares modificados o incluso hecha por el hombre o los materiales terrosos, que contienen la materia viva y apoyar o ser capaces de soportar las plantas al aire libre. (Su límite superior es el aire o el agua superficial y su límite inferior es la profundidad a la que la alteración del suelo ha

sido eficaz

Definición como parte del paisaje: Colección de cuerpos naturales que ocupan partes concretas de la superficie de la tierra, que soportan plantas y que tienen propiedades debido al efecto integrado del clima y de la material viva, que actúan sobre el material parental, como un acondicionador del relieve, durante largos periodos de tiempo.

En la *WRB 1998* el suelo se definía como:

“Un cuerpo natural continuo que tiene tres dimensiones espaciales y una temporal”. Entonces, los tres rasgos principales que gobiernan al suelo son:

- Estar formado por constituyentes minerales y orgánicos lo que incluye tres fases: sólida, líquida y gaseosa.
- Conformar estructuras que permitan la organización de sus constituyentes, la cual ha de ser específica para cada medio pedológico/edafológico.

Estas estructuras que forman el aspecto morfológico de la cubierta edáfica, son el equivalente a la anatomía de un ser vivo. Ellas resultan de la historia de la cubierta edáfica y de su dinámica y propiedades actuales. El estudio de las estructuras de la cubierta edáfica facilita la percepción de las propiedades físicas, químicas y biológicas, permite comprender el pasado y el presente del suelo y predecir su futuro.

- El suelo está en constante evolución, alcanzando así su cuarta dimensión, “el tiempo”.

Siguiendo **la Declaración de Klingenthal III** sobre suelos (*Lahmar y Ribaut, 1998*), podemos afirmar que este sistema es una entidad que se basa en las Ciencias de la Tierra pues:

a) Es indispensable para la vida:

- a.1) Produce y contiene todos los elementos necesarios para ello.
- a.2) Controla nuestra agua, pues filtra y purifica la que pasa a través de él.
- a.3) Contribuye al buen funcionamiento y a la calidad de los alimentos básicos. Se comportan como sistemas de purificación para los residuos producidos por las actividades humanas.
- a.4) Son el soporte físico de nuestra infraestructura.

b) Preservan la diversidad de la vida, pues contienen una elevada reserva genética, sosteniendo la biodiversidad terrestre.

c) Influye en los ciclos y equilibrios globales. Tienen capacidad de fijar CO₂, gas invernadero, en forma de MO, en mayor cantidad que la cubierta vegetal.

d) Están vinculados a la historia de la humanidad por el impacto que se ha ejercido sobre ellos.

e) Es un producto raro, cuya tasa de renovación es muy lenta. Sin embargo su degradación tiene lugar en pocos años, aunque el agricultor no lo perciba.

f) Está siendo degradado y modificado por actividades humanas que producen procesos de erosión, compactación, salinización de tierras de regadío y disminución de la reserva de la materia orgánica.

En el año 2005, Nachtergaele, propone a la **WRB** la aproximación de más alcance, al nombrar como suelo cualquier objeto que forme parte de la epidermis de la Tierra.

Esta aproximación tiene numerosas ventajas, pues permite afrontar problemas ambientales en una manera holística y sistemática y evita discusiones estériles acerca de una definición de suelo universalmente aceptada. De esta forma, el objeto clasificado como suelo en la *WRB* es: cualquier material dentro de los 2 m de la superficie de la Tierra que esté en contacto con la atmósfera, con la exclusión de organismos vivos, áreas con hielo continuo que no estén cubiertas por otro material, y cuerpos de agua más profundos que 2 m.

Esta definición incluye a roca continua, los suelos urbanos pavimentados, los suelos de áreas industriales, los suelos de cuevas así como suelos subacuáticos.

Los suelos bajo roca continua, excepto los que ocurren en cuevas, generalmente no se consideran para clasificación, aunque en casos especiales, la WRB puede usarlos para la reconstrucción paleo-pedológica del ambiente.

La dimensión lateral del objeto clasificado debe ser lo suficientemente grande como para representar la naturaleza de cualquier horizonte y la variabilidad que puedan estar presentes. El área mínima horizontal puede variar de 1 a 10 m² dependiendo de la variabilidad de la cubierta edáfica.

En el año 2006, la Comisión Europea adoptó una estrategia temática para la defensa del suelo (COM (2006) 231) y una propuesta de Directiva marco sobre el suelo (COM (2006) 232), el 22 de septiembre de 2006 con el objetivo de proteger los suelos de toda la UE.

En este caso el suelo se define como la capa superior de la corteza de la tierra. Está formado por partículas minerales, materia orgánica, agua, aire y organismos vivos. Es un medio extremadamente complejo, variable y un lugar del desarrollo de vida.

Teniendo en cuenta que es la interfaz entre Tierra, Aire y Agua, el suelo es un **recurso no renovable**, que realiza muchas funciones vitales: genera alimentos y produce biomasa, almacena, filtra y transforma muchas sustancias incluyendo las que aportan el agua y el aire, y las que generan los seres vivos (copro y necromasa), generando neomasa (humus).

Además el suelo tiene un papel como **hábitat y patrimonio genético**, sirve como una plataforma para las actividades humanas, el paisaje y el patrimonio, y actúa como proveedor de materias primas. Estas funciones son dignas de protección, debido a su situación socioeconómica, así como la importancia del medio ambiente.

La erosión, la pérdida de MO, la compactación, la salinización, deslizamientos de tierra, la contaminación, el sellado son formas de degradación del suelo, proceso que se está acelerando, todo lo cual actúa negativa sobre la salud humana, los ecosistemas naturales y el cambio climático, así como sobre nuestra economía.

Dado los intereses que concurren en el suelo, sólo nueve Estados miembros de la UE cuentan con una legislación específica sobre la protección del suelo (fundamentalmente en la contaminación). Diferentes políticas de la UE (por ejemplo, sobre el agua, los residuos, los productos químicos, la prevención de la contaminación industrial, la protección de la naturaleza, pesticidas, agricultura) están contribuyendo a la protección del suelo.

Pero a medida que estas políticas introducen otros objetivos y ámbitos de acción, no son suficientes para garantizar un nivel adecuado de protección de los suelos en Europa.

La clasificación de suelos WRB plantea la secuenciación de los grupos de suelos de referencia GRS de acuerdo a los siguientes principios:

Primero separa de la clave los suelos orgánicos (Histosoles), diferenciándolos de los suelos inorgánicos.

La segunda diferencia principal en la WRB es reconocer la actividad humana como un nuevo factor formador de suelos, de ahí la posición de los Antrosoles y Tecnosoles después de los Histosoles, también parece lógico que le sigan los recientemente introducidos Tecnosoles cerca del principio de la Clave, por las siguientes razones:

- Se puede separar suelos que no deberían tocarse (suelos tóxicos) como manipulables únicamente por expertos.
- Se obtiene un grupo homogéneo de suelos en materiales extraños
- Los políticos y tomadores de decisiones que consulten la Clave van a encontrar inmediatamente estos suelos problemáticos.

Luego siguen los suelos con limitación severa para enraizamiento: Criosoles y Leptosoles.

Luego sigue un conjunto de GSR que están o han estado fuertemente influenciados por agua: Vertisoles, Fluvisoles, Solonetz, Solonchaks y Gleysoles.

El conjunto siguiente de suelos agrupa los GSR en los cuales la química del hierro (Fe) y/o aluminio (Al) juega un rol principal en su formación: Andosoles, Podzoles, Plintosoles, Nitisoles y Ferralsoles.

Luego sigue un conjunto de suelos con capa de agua “colgada”: Planosoles y Stagnosoles.

El agrupamiento siguiente comprende suelos que ocurren principalmente en regiones de estepa y tienen un suelo superficial rico en humus y alta saturación con bases: Chernozems, Kastanozems y Phaeozems.

El conjunto siguiente comprende suelos de regiones secas con acumulación de yeso (Gipsisoles), sílice (Durisoles) o carbonato de calcio (Calcisoles).

Luego sigue un conjunto de suelos con un subsuelo rico en arcilla: Albeluvisoles, Alisoles, Acrisoles, Luvisoles y Lixisoles.

Finalmente se agrupan juntos suelos relativamente jóvenes con muy poco o ningún desarrollo de perfil, o arenas muy homogéneas: Umbrisoles, Arenosoles, Cambisoles y Regosoles.

Las claves para racionalizar los Grupos de Suelos de Referencia de la WRB se resumen de la siguiente manera:

- 1. Suelos con gruesas capas orgánicas:** Histosoles
- 2. Suelos con fuerte influencia humana**
 - Suelos con uso agrícola prolongado e intensivo: Antrosoles
 - Suelos que contienen muchos artefactos: Tecnosoles
- 3. Suelos con enraizamiento limitado debido a permafrost o rocosidad somera**
 - Suelos afectados por hielo: Criosoles
 - Suelos someros o extremadamente gravillosos: Leptosoles
- 4. Suelos influenciados por agua**
 - Condiciones alternadas de saturación-sequía, ricos en arcillas expandibles: Vertisoles
 - Planicies de inundación, marismas costeras: Fluvisoles
 - Suelos alcalinos: Solonetz
 - Enriquecimiento en sales por evaporación: Solonchaks
 - Suelos afectados por agua subterránea: Gleysoles
- 5. Suelos regulados por la química de Fe/Al**
 - Alófana o complejos Al-humus: Andosoles
 - Queluviación y quiluviación: Podzoles
 - Acumulación de Fe bajo condiciones hidromórficas: Plintosoles

- Arcilla de baja actividad, fijación de P, fuertemente estructurado: Nitisoles
 - Dominancia de caolinita y sesquióxidos: Ferralsoles
- 6. Suelos con agua estancada**
- Discontinuidad textural abrupta: Planosoles
 - Discontinuidad estructural o moderadamente textural: Stagnosoles.
- 7. Acumulación de MO, alta saturación con bases**
- Típicamente mólico: Chernozems
 - Transición a clima más seco: Kastanozems
 - Transición a clima más húmedo: Phaeozems
- 8. Acumulación de sales menos solubles o sustancias no salinas**
- Yeso: Gipsisoles
 - Sílice: Durisoles
 - Carbonato de calcio: Calcisoles
- 9. Suelos con subsuelo enriquecido en arcilla**
- Lenguas albelúvicas: Albeluvisols
 - Baja saturación con bases, arcillas de alta actividad: Alisoles
 - Baja saturación con bases, arcillas de baja actividad: Acrisols
 - Alta saturación con bases, arcilla de alta actividad: Luvisoles
 - Alta saturación con bases, arcilla de baja actividad: Lixisoles
- 10. Suelos relativamente jóvenes o suelos con poco o ningún desarrollo de perfil**
- Con suelo superficial oscuro ácido: Umbrisoles
 - Suelos arenosos: Arenosoles
 - Suelos moderadamente desarrollados: Cambisoles
 - Suelos sin desarrollo significativo de perfil: Regosoles

Hasta este nivel es evidente que en estas claves se denota la influencia geológica, física y química, pero en ningún caso la biológica.

Ahondando dentro de los principios y uso de calificadores en la WRB utiliza un sistema de dos rangos para el nivel de calificadores, que comprende:

- **Calificadores grupo I:** calificadores típicamente asociados y calificadores intergrados;

La secuencia de los calificadores intergrados sigue la de los Grupos de Suelos de Referencia en la Clave de la WRB, con la excepción de los Arenosoles.

Este intergrado se ordena con los calificadores grupo II texturales (ver más abajo). El suelo Háptico cierra la lista de calificadores grupo I, indicando que no aplican calificadores típicamente asociados ni intergrados.

- **Calificadores grupo II:** otros calificadores, ordenados como sigue:
 - (1) calificadores relacionados con horizontes, propiedades o materiales de diagnóstico;
 - (2) calificadores relacionados con características químicas;

- (3) calificadores relacionados con características físicas;
- (4) calificadores relacionados con características mineralógicas;
- (5) calificadores relacionados con características superficiales;
- (6) calificadores relacionados con características texturales, incluyen fragmentos gruesos;
- (7) calificadores relacionados con color;
- (8) calificadores restantes;

¿Y las características biológicas. No las hay o no se sabe cómo aplicarlas?

- **Características adicionales.**

- La presencia de revestimientos alrededor de granos de arena y limo puede determinarse usando un microscopio óptico para analizar cortes delgados.
- Los granos no revestidos generalmente muestran un borde muy fino en su superficie.
- Los revestimientos pueden ser de naturaleza orgánica, consistir de óxidos de hierro, o ambos, y son de color oscuro bajo luz transmitida.
- Los revestimientos de hierro se vuelven de color rojizo bajo luz reflejada, mientras que los revestimientos orgánicos permanecen negro-parduzcos.

1.2.5. Conclusiones a este apartado argumental sobre el incremento mínimo de la enseñanza del factor biológico de Jenny en la formación de suelos.

Tampoco aparece un lugar adecuado en los calificadores, ni del primer, ni del segundo grupo. En este último nivel (lugar potencialmente adecuado) podría encontrar emplazamiento el concepto de biodiversidad, y justificar su actividad en los siguientes términos:

Cuánta y distribución de los componentes que configuran la biodiversidad de cada suelo, edafológica derivada de la necromasa de su diversidad. Componentes enzimáticos de excreción que condicionan el catabolismo de los aportes de MO externos procedentes de la cubierta vegetal. Productos de excreción específicos (EPS). Señales moleculares que permiten la cohabitación entre los distintos grupos biológicos.

¿Por qué no se contempla la bioneogénesis de arcillas, cuando la presencia de biofilms está generalizada en todos los suelos?

¿Por qué no se evalúan y se separan los constructos orgánicos de los de origen biológico? ¿Debiéramos de separar las estructuras órgano-biológicas de las estrictamente minerales.

¿A qué propiedades generales del suelo afectan (CEC, AEC, capacidad de retención de agua, temperatura del suelo...)?

¿Por qué no se contemplan en su génesis la participación de las actividades metabólicas y seres vivos en la formación de los complejos órgano-minerales o la actividad de los quelantes?

De esta forma se ayudaría a los docentes a completar la formación en la enseñanza a distintos niveles de la Ciencia del Suelo, y a dar un significado a la biodiversidad edáfica.

Este Trabajo Doctoral pretende dar luz, en la medida de lo posible, a los aspectos derivados de la biodiversidad, y al proceso (s) de formación de estructuras agregacionales, cuyos mecanismos de formación nada tienen que ver con los que permiten desarrollar las estructuras texturales.

2. LA BIODIVERSIDAD DEL SUELO:

La biodiversidad sobre el suelo, vegetal y animal, ha ido cambiando desde que los humanos comenzaron el proceso de domesticación, hace más de 7.000 años (Solbrig y Solbrig, 1994). Durante ese tiempo, los seres humanos han alterado la edafobiodiversidad, fundamentalmente a través de sus actividades agrícolas. Mediante la identificación de algunas especies aparentemente más útiles o comestibles, los antiguos agricultores comenzaron el proceso de selección, proceso que aún continúa con agricultores, investigadores y empresas, que buscan tanto plantas como animales más productivos, o tecnológicamente, más interesantes.

Desde la Agricultura, este proceso implica necesariamente una reducción o simplificación de la diversidad biológica de la naturaleza, tanto a nivel de especies como genético. Las primeras actividades de los agricultores tuvieron poco impacto o estos impactos se limitaron a una escala geográfica pequeña, utilizando algunas herramientas simples e insumos, en su mayoría orgánicos. Todavía hay ejemplos de culturas que continúan practicando, a pequeña escala, esta agricultura de impacto limitado (Denevan, 1995; Redford y Mansour, 1996).

El crecimiento de la población, el aumento de la urbanización y la especialización han generado la necesidad de producir grandes cantidades de alimentos y de ser transportados a largas distancias. Amplias áreas, que se dedican a actividades agrícolas, hoy utilizan maquinaria pesada, canales de riego, y otras técnicas de intensificación. El cambio de uso de la tierra (transformación de bosque en pastizales y suelos de cultivo) afectan drásticamente a un amplio rango de hábitats y de nutrientes para los organismos del suelo. Las prácticas agrícolas, como los cultivos intercalados, rotación de cultivos, manejo de residuos, labranza con arado de vertedera, aplicación de fertilizantes, uso de pesticidas, irrigación o drenaje y técnicas de pastoreo, afectan radical y directamente a la presencia, composición y funcionamiento de la edafofauna, y de forma paralela a las organizaciones que conforman.

Hoy, unos ocho mil millones de humanos dependen de la biodiversidad actual y de los bienes y servicios que genera. A medida que la cantidad de suelo disponible para la agricultura sigue disminuyendo, la presión sobre el recurso del suelo y el medio ambiente se incrementa (Lavelle, 2000; Young, 1998).

2.1. Calidad, salud y edafo-biodiversidad en los suelos

A medida que se ha ido tomando consciencia de la progresiva degradación del suelo, han surgido conceptos como la “calidad” y “salud” del suelo. Para Carter et al (1997) la **calidad del suelo es el grado de aptitud de un suelo específico para desempeñar una función determinada**. Por lo tanto la calidad puede variar cuando se pretende un uso diferente.

Por el contrario, el término **salud del suelo incorpora las características o atributos ecológicos de un suelo, que tienen implicaciones más allá de su calidad o capacidad para cumplir una determinada función**. Estas características son aquellas que están estrechamente relacionadas con la biota del suelo, su biodiversidad, actividad, la estructura de la red trófica, su trabajo, etc.

Por ejemplo, para la producción de una cosecha, la biodiversidad no es una propiedad crítica del suelo *per se*, pero sí puede ser de importancia para el mantenimiento de la capacidad que tiene ese suelo para producir dicha cosecha en cantidad y calidad. Sin embargo, sin el mantenimiento de la biodiversidad, la capacidad del suelo para recuperarse en respuesta a las perturbaciones naturales o antrópicas (su resiliencia) puede verse reducida de manera significativa (Fig. 2.1).

La biodiversidad del suelo:

Efectos de las prácticas agrícolas sobre la biota del suelo después de una perturbación inicial.

Ciertos organismos son sensibles a determinadas prácticas de manejo del suelo y se extinguen localmente. Otros son oportunistas y aprovechan las condiciones modificadas para aumentar su n^o, biomasa y actividad. Algunos organismos pueden aumentar o disminuir en n^o y biomasa durante un corto período (temporal o elástico), para volver luego a las proporciones normales, mientras que otros permanecen sin cambios o ligeramente sin cambios (persistentes o resistentes). Estas respuestas dependen del clima o las condiciones del suelo local y no es aplicable a toda la biota del suelo

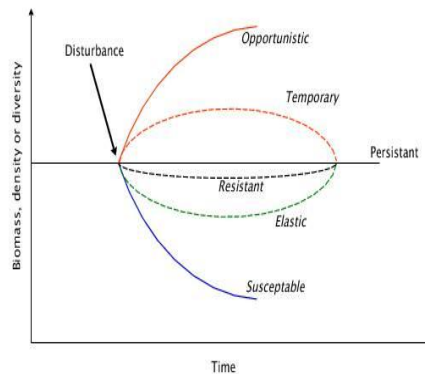


Fig. 2.1. Respuesta dinámica de las poblaciones a la alteración (Fuente: FAO)

Tradicionalmente, la salud del suelo se ha determinado a partir de la cuantificación de diversas propiedades físico-químicas, pues Wittig, (1993) consideraba que los “bioindicadores” (definidos como “organismo o grupo”, “parte de organismo”, “producto” (e.g., enzima), o “proceso(s) biológico(s)”) podían ser utilizados para obtener información sobre el todo o parte del medio ambiente. Pero eran difíciles de medir e interpretar.

Sin embargo, en los últimos años, existe un enorme interés por buscar y estudiar estos y otros nuevos indicadores biológicos, dado que entre sus ventajas se destacan:

- Su carácter integrador de la totalidad de las propiedades físicas, químicas y biológicas que definen el ecosistema suelo en el tiempo y en el espacio.
- Su capacidad para responder con gran sensibilidad y rapidez a los cambios y perturbaciones introducidas en el ecosistema suelo, proporcionando una especie de “señal de alarma” de un posible colapso del sistema, de forma que los gestores y agricultores puedan reaccionar con la antelación requerida antes de que se originen (Pankhurst et al., 1997).

Sin embargo, aparentemente, apenas se trabaja en relacionar la Sanidad Biológica del Suelo con la Salud del Hombre.

En el suelo, la actividad biológica se asocia a procesos reguladores del reciclado de nutrientes (mineralización, desnitrificación, fijación de N₂, etc.) y a la descomposición de residuos orgánicos. Esta actividad se encuentra habitualmente concentrada en la parte superior del suelo, desde la superficie hasta unos 30 cm (Pankhurst et al., 1997). En esta zona superficial, el componente vivo del suelo está compuesto en un 85-95% por raíces de plantas y en un 5-15% de organismos del suelo. De entre estos últimos, generalmente un 15-30% pertenecen a lo que se ha dado en llamar macro y mesofauna, mientras que el 70-85% restante corresponde a microorganismos (mayoritariamente arqueas, bacterias y hongos), responsables del 80-90% de la actividad biológica (enzimática y metabólica) de los suelos (Reichle, 1977).

Un nuevo aspecto aparece al intentar integrar la intervención de los distintos grupos que conforman la biodiversidad, en procesos que conducen a la formación de las estructuras edáficas (agregados), y que actualmente no se explican de forma explícita en los procesos formativos.

La biodiversidad del suelo:

Así, se describen de forma limitada, confusa y simplificada, los componentes orgánicos de la MO (tanto vegetal como del suelo), no distinguiendo los distintos niveles de degradación o agradación de sus organizaciones o de su participación en los ciclos tróficos.

Durante mucho tiempo, en España, los usuarios habituales del suelo (agrónomos, arquitectos, ingenieros) han desarrollado una concepción ecológica que entiende al suelo como un soporte físico, centrandó su preocupación sobre su dinámica, de la que solo admiten que es un soporte que no cambia a corto plazo. Por ello era suficiente evaluar los parámetros que aparentemente se modifican a corto plazo: circulación interna de fluidos (agua, gases, geles inorgánicos), estructura (compactación de los componentes minerales frente a la expansión natural o inducida), capacidad de respuesta (capacidad de fijar agua, contenido en aniones o cationes). Posiblemente se deba al desarrollo de la Química Agrícola y a la necesidad de incrementar, a toda costa, la productividad de vegetales y animales, frenada ligeramente por la forma ecológica de entender nuevas formas emergentes de agricultura.

Por contra, los científicos del suelo (Edafólogos) examinan los desarrollos del suelo a largo plazo. Poseen un conocimiento profundo de su historia y de su funcionamiento, que permiten enseñar al agricultor y al forestal, su sostenibilidad. Hoy, la Ciencia del Suelo va tomando conciencia de su funcionamiento y posee una visión dinámica de sus distintos componentes, (incluyendo el suelo cultivado), como el resultado de millones de años de evolución y cientos o miles de años de interacciones complejas entre las especies vivas y los componentes minerales.

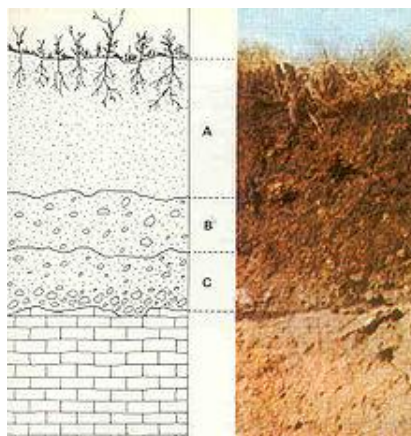


Fig. 2.2. La ecología del suelo estudia las interacciones entre los organismos del suelo (biótica y abiótica) con los componentes inorgánicos que se encuentran en su entorno

De esta forma, la ecología incluye a la edafología, al objeto de conocer la formación de estructura de los horizontes y su conservación, dentro de los conceptos de uso del mismo (agrología... ingeniería) (Fuente: Licencia Creative Commons)

Así define al suelo como un medio en equilibrio dinámico y a menudo, frágil. Y es este delicado equilibrio el que lo hace vulnerable, por lo que se le reconoce como un recurso no renovable en la escala temporal humana. Y en este capítulo hay que integrar la agricultura intensiva, la maquinaria agrícola de peso excesivo, la construcción en todas sus facetas, la impermeabilización o la contaminación. (Fig. 2.2)

El estudio del suelo exige la intervención de múltiples y variadas disciplinas. Así la física, la química, la mineralogía o la biología examinan los constituyentes del suelo: minerales, materiales orgánicos, la solución del suelo, los participantes biológicos, su organización (granulometría, estructura, porosidad), sus propiedades físicas (transferencia de agua y de gases) sus propiedades químicas (retención de iones, pH, capacidad tampón).

De esta forma se aportan elementos de diagnóstico que permiten clasificar a los suelos y conocer la dinámica de su edafogénesis. Finalmente, de aquellas se deducen aplicaciones tales

La biodiversidad del suelo:

como la fertilidad, las necesidades de riego, o la productividad teórica esperada.

2.2. Tipos de diversidad y amenazas

En sentido amplio, la diversidad biológica del suelo abarca a la variedad y variabilidad del mundo vivo bajo todas sus formas. En el artículo 2 de la Convención sobre la Diversidad Biológica viene definida como “la variabilidad de organismos vivos de todo origen y comprende entre otros los ecosistemas terrestres, marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos acuáticos y los complejos ecológicos de los que parten; ello comprende la diversidad en el seno de las especies y entre las especies que están presentes en los ecosistemas”. Para *Barbault (1997)*, este concepto abarca también a la responsabilidad que tiene el Hombre de conservar el Patrimonio natural en el que está inmerso.

La biodiversidad existe a diferentes niveles de organización interdependientes.

Científicamente se consideran tres niveles (*Maris, 2010; Le Guyader, 2008*)

1. **La diversidad genética** (diversidad intra-específica) que se define por la variabilidad de genes en el seno de una misma especie, ya entre individuos como entre poblaciones. La diversidad genética en el seno de una misma especie es esencial para permitirle adaptarse a las modificaciones de su ambiente por las vías de la evolución.
2. **La diversidad específica** (diversidad inter-específica) es la más conocida por su visibilidad. Corresponde a la diversidad de especies vivas, unidad de base para la sistemática, por su nombre, naturaleza y abundancia.
3. **La diversidad ecosistémica**, que corresponde a la diversidad de los ecosistemas presentes sobre la Tierra, que forman parte de la Biosfera. Este nivel de los ecosistemas se centra en la diversidad de las interacciones de las poblaciones naturales entre sí y con el medio-ambiente.

Además hay que añadir la diversidad de las especies en el interior de los tres niveles y entre ellos. La biodiversidad no se limita a la suma de las especies, sino que representa al conjunto de las interacciones entre los seres vivos y asociaciones (Fig. 2.3) y con su ambiente fisicoquímico próximo, a todos los niveles.



Fig.2.3. Tricoblasto ectomicorrizado rodeado por el micelio de un hongo (Amanita sp.) (Nilsson et al. 2005 BMC Bioinformatics)

La biodiversidad nos permite también conocer las relaciones que mantienen los seres vivos dentro de un hábitat edafológico común.

En estas circunstancias, la edafo-biodiversidad depende de múltiples factores pero también, en el caso de la agricultura, de la forma de uso, (*Swift y Anderson, 1993*). Es evidente que tras esta definición, el suelo y todos sus componentes y formas de organización están incluidos en la

misma.

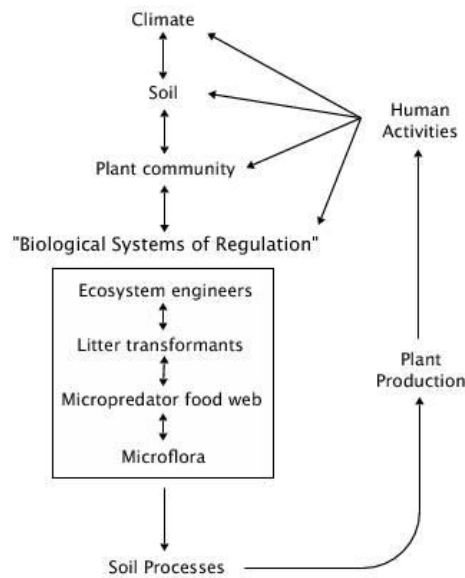


Fig.2.4. Esquema de regulación de los sistemas biológicos del suelo (Fuente: Swift y Anderson, 1993)

Sobre la Biodiversidad en general, y la del suelo en particular se han identificado cinco amenazas mayores: la modificación o conversión de los hábitats, las especies extrañas invasivas, la sobreexplotación, el cambio climático y la contaminación.

La reconversión en los últimos 50 años de los hábitats edáficos ha sido la causa principal de la pérdida de biodiversidad, principalmente al convertir los medios naturales y seminaturales en los suelos agrícolas (Ash y Fazel, 2007; Mace et al., 2005). Hoy, más del 50% de la superficie de los 14 biomas naturales del planeta se han transformado en tierras de cultivo (Ash et Fazel, 2007).

La deforestación ha destruido 16 millones de hectáreas de bosque en la década de 1990 y otras 13 millones en lo que va de siglo (Département des forêts de la FAO, 2010). Según nos indica el secretariado francés de la Convención para la Biodiversidad Biológica (2008), una de las principales consecuencias de esta utilización del suelo es la fragmentación de los hábitats, lo cual tiene numerosas repercusiones en las especies, en su actividad y funcionalidad (Mace et al., 2005).

Cada vez tienen más importancia y significación los procesos microbianos, especialmente de arqueas, bacterias y hongos, asociados a la flora, suelo y a la edafo-microbiota animal, y las organizaciones biológicas que pueden generar entre sí (biofilms, micorrizas, digestiones bacterianas intestinales de micro, meso y macrofauna) así como sus capacidades derivadas (degradación y agradación de estructuras minerales, degradación de componentes orgánicos y génesis de catabolitos con capacidades edafológicas, como la depuración de contaminantes, génesis de catabolitos que alteran arcillas) o la secreción de herramientas usadas en la ocupación del espacio (antibióticos, aflatoxinas etc.).

Se debiera de meditar y evaluar sobre los aportes edáficos de bacterias y arqueas en su cuantía (importante) y ritmo (constante y frecuente) por parte de los intestinos animales.

El equilibrio entre depredadores y presas también existe en el suelo. Forma parte de una intensísima transferencia de masa entre los componentes de la edafofauna, del todo necesaria (comer es vivir) entre macro, meso y micro edafofauna.

Es muy importante en los suelos agrícolas, el caso de los *Chilopoda* (pequeños depredadores de tierra); otras especies de invertebrados se califican como "organismos ingenieros del suelo" (caso de las lombrices de tierra, hormigas y termitas), que influyen significativamente en la diversidad y la actividad de los organismos pertenecientes a grupos funcionales subordinados.

También se incluyen en este grupo los micro-predadores, que se constituyen en recicladores de basura, y de los restos que aportan los vegetales. La intensidad metabólica de su trabajo alcanza un consumo de nutrientes, que se traduce en el 30% de todo el CO₂ que se genera en el suelo.

La actividad y la diversidad de estos ingenieros, trituradores y degradadores de la MO del suelo afectan intensamente en las propiedades físicas del mismo (heterogeneidad, estabilidad estructural, a la distribución de la MO evolucionada retenida en el perfil del suelo, a la retención y circulación del agua, formación de bioporos, a la posibilidad de génesis de horizontes de eluviación...) (*Lavelle et al. 1997; Adl, 2003*).

2.3. El edafopaisaje y el recuerdo de las Bio y Edafo diversidades

Poco a poco, la investigación en ecología de suelo se hace trans-disciplinar, conformando, en el extremo de tamaño inferior, la nanotecnología-microbiología y en el superior, la ecología del paisaje como cruce de la edafología y la geomorfología. Por ello, la cartografía del edafo-paisaje debe de reflejar los resultados de numerosos factores del eco-paisaje: vegetación, edafodiversidad, meteorología, hidrología, geomorfología y tipo de sustrato o roca madre.

A nivel local, estos mapas integran los efectos antrópicos tales como: artificialización de los suelos, impermeabilización, degradación, deforestación, drenaje, erosión...

A este conjunto de hechos *Paul Crutzen, premio Nobel de Química (1995)* les da nombre de Antropoceno, al delimitar una nueva época geológica, que comenzaría a finales del siglo XVIII, con el comienzo de la revolución industrial, que sería así continuación del Holoceno.

En este nuevo periodo se habrán de tener presentes los impactos ecológicos generados por los nuevos materiales, las nanopartículas, las industrias, la agricultura, la evolución de la demografía, los transportes, la urbanización del suelo, la deforestación, los bosques artificiales, la fragmentación ecológica, la reducción o destrucción de hábitats, las diversas formas de contaminación, el aumento indiscriminado del consumo de recursos fósiles o minerales etc.

En todos ellos aparecen derivas que afectan más o menos intensamente al consumo de suelo.

Para visualizar la importancia de estos impactos, la cartografía de suelos se desarrolla con mapas de edafo-paisaje (Fig. 2.5) donde se muestran y explican la variabilidad regional de las condiciones edafológicas determinantes de los tipos de suelo, sus limitaciones y su funcionalidad.

Los mapas locales o a escala de pequeñas regiones naturales son útiles para los agrónomos, edafólogos, ingenieros forestales, ecólogos, arquitectos, urbanistas y paisajistas (*Baize 1993*). Ayudan a seleccionar mejor el tipo de agricultura, el cultivo, la silvicultura o el manejo del territorio.

La cartografía del edafopaisaje se genera, por medio de GIS. Bajo los paisajes se extienden los edafo-paisajes. En todas las escalas (espaciales y temporales), la vida de cada suelo afecta parcial o totalmente al paisaje superior, y viceversa.

Al dar, a través de la cartografía edafo-paisajística, una imagen de la distribución o reparto de suelos, la disciplina sigue interesando a la geografía, la ecología del paisaje, incluso a la climatología (intercambio de agua y de calor con la atmósfera) y finalmente al cambio climático (intercambio de C entre el suelo y la atmósfera vía fotocaptura de CO₂).

Ciertamente, cada suelo en particular es invisible para nosotros, porque la cobertura vegetal subyacente lo impide, pero desempeña un papel fundamental en la explicación de una vegetación potencial determinada, y su conocimiento podría evitar algunos fracasos en determinadas prácticas agrícolas y silvícolas. Para algunos autores es, de alguna manera, más o menos simplificado, un "mapa de suelos", pero para otros, en términos más generales, es la representación proyectada de todos los elementos, que permiten "caracterizar en todo (o en parte) la cobertura del suelo" (*Jabiol et al. 2011*).



Ahora, el estudio de superficies alteradas antrópicamente (artificializadas) como los epipedones, o con sus propiedades naturales alteradas de forma natural o antrópica, y/o contaminadas, permite gestionar mejor esta parte de la Edafología como una de las ramas de la Ecología del Suelo, al objeto de restaurar parte de aquellas propiedades naturales que el suelo perdió.

Fig. 2.5. Edafopaisajes. Los Edafopaisajes son representaciones virtuales y cartográficas del "paisaje", conformadas por mosaicos de suelos. Cuentan con un aspecto tridimensional. (Fuente: Jabiol et al. 2011)

2.3.1. Funciones y servicios ecosistémicos

El paisaje del suelo se superpone en parte a la organización espacial y puede definir una capa de suelo, pero por ello, cuando hablamos de unidades de paisaje, deberíamos decir, de unidades edafo-paisajísticas.

Estas son consideradas, en algunos enfoques para el estudio del suelo, como "unidades cartográficas de suelos" (UCS); En la Bretaña francesa, estas entidades cartográficas ya están realizadas en 1:250.000 sobre la base de fuentes muy específicas disponibles a través de la región. Como ejemplo el mapa de los paisajes del suelo de Loiret en 1:250.000 (Richer de Forges et al., 2008).

Además, estos trabajos aportan información sobre la eco-potencialidad de un medio natural, semi-natural o artificial o dan información sobre el estado o la evolución de los distintos servicios eco-sistémicos relacionados con el agua y el almacenamiento de las distintas formas de C y de N (Arrouays, 1995).

La definición aceptada de **servicios ecosistémicos o ecológicos** son los beneficios que las personas obtienen de los ecosistemas sin tener que actuar sobre ellos durante el tiempo de un Milenio.

Debemos distinguir los "**servicios**" de las "**funciones ecológicas**" que se producen:

- Las **funciones ecológicas** son los procesos naturales de la operación y el mantenimiento de los ecosistemas,
- Los **servicios** son el resultado de estas funciones.

Entre estos servicios aparecen, por ejemplo, la producción de O₂, la purificación natural del agua, la biomasa para la alimentación de animales domésticos, pesca o caza, la actividad de los polinizadores en los cultivos y las organizaciones bio-edafológicas que producen y mantienen materiales orgánicos específicos, el secuestro de C en la madera, en los suelos, los mares y el subsuelo, o el reciclado permanente de los nutrientes presentes en las excreciones biológicas (rizodepósitos, catabolitos...) presentes en la copromasa y necromasa (materia muerta de animales hongos, bacterias y pequeños animales). A veces un bonito paisaje se incluye entre los

La biodiversidad del suelo:

servicios ofrecidos por la naturaleza.

La “Convención para la Diversidad Biológica” permite definir a *los servicios ecosistémicos* como la “*utilización por parte del hombre de las funciones ecológicas de ciertos ecosistemas a través del uso y reglamentos que encuadran esta utilización*”. Para simplificar, se dice que los ecosistemas producen los servicios.

Sin embargo, una función ecológica adquiere la forma de un servicio para el hombre en la medida en que las prácticas sociales reconozcan el servicio como tal, es decir, reconocer el valor de la función ecológica para el bienestar humano.

Las medidas para evaluar y cuantificar estos servicios pueden ser a menudo holísticas, difusas o relacionadas con las redes ecológicas y complejos que todavía se debaten, pero muchos experimentos o los intentos de medirlas se han realizado en los últimos 20 años, sobre todo en el campo de los recursos hídricos, los bosques, el ciclo y los sumideros de C o del agua.

La Ciencia del Suelo encuentra aplicaciones de los servicios eco-sistémicos en la agricultura, la horticultura y la silvicultura.

Pero también se relacionan con el conocimiento y la comprensión de los riesgos, en áreas tan diversas como la hidrología (retención de agua por el suelo), la contaminación (filtración natural, la conservación y la gestión del agua) en la arqueología (conservación de registros de plantas, animales y restos humanos de las industrias), la construcción (en el mundo, muchas de las viviendas suelen ser de tierra) en la industria de la minería (el suelo es el residuo de la sub-roca, con sus elementos concentrados y subyacentes, caso de los metales preciosos o de interés industrial).

3. LA BIOLOGÍA DEL SUELO Y DEL PAISAJE

3.1. Organismos del suelo. (Apoyos docentes).

El suelo es un hábitat que alberga, durante toda o parte de su vida, una gran gama de organismos dentro de los tres Dominios Taxonómicos (Woese et al., 1990).

En términos numéricos de especie, la mayor parte de su biodiversidad conocida está constituida por organismos invertebrados. De entre 1,7-1,8 millones de especies censadas, 990.000 son invertebrados (carentes de columna vertebral), 360.000 plantas y microorganismos, y sólo 45.000 son vertebrados.

La clasificación taxonómica está siendo objeto de una profunda revisión al abandonar los caracteres morfológicos y ahondar en los contenidos genéticos (Margulis y Schwartz, 1998; Cavalier-Smith, 1998, 2004).

Sin embargo, cualquiera que sea el sistema de clasificación utilizado, la diversidad de la biota del suelo es muy elevada en todos los niveles de análisis (Swift et al., 1979; Lavelle, 1996; Brussard et al., 1997; Wall, 2004; Bardgett, 2005; Moreira et al., 2006). En ninguna parte de la naturaleza se puede encontrar tanta abundancia de especies como en las comunidades del suelo.

Muestra de la capacidad de colonización de la edafo-biodiversidad:

- En un solo m² de suelo forestal es posible encontrar más de 1.000 especies diferentes de invertebrados.
- Muchas de las especies de insectos terrestres son habitantes del suelo, por lo menos en alguna etapa de su vida.
- Un gramo de suelo contiene millones de microorganismos y varios miles de especies de bacterias.
- Un suelo sano típico puede contener: varias especies de animales vertebrados, varias especies de lombrices, entre 20-30 especies de ácaros, entre 50-100 especies de insectos, decenas de especies de nematodos, centenas de especies de hongos y miles de especies de arqueas, bacteria y actinomicetos.
- En el suelo se encuentra el organismo con mayor expansión en la tierra, una sola colonia de la seta miel, *Armillaria Ostoyae* cubre alrededor de 9 km² de superficie.

Clasificación de la edafo-biodiversidad por su tamaño.

- Macroorganismos (> 2 mm de ancho).
- Mesoorganismos (0,2 a 2 mm de ancho).
- Microorganismos (< 0,2 mm de ancho).

Aunque, **edafólogos y ecólogos los suelen llamar** (Fig. 3.1):

- **Microorganismos:** Conjunto de arqueas, bacterias y hongos. Tamaño o diámetro < de 10 µm.
- **Microfauna:** Protozoos y nematodos de tamaño o diámetro entre 10 y 200 µm.
- **Mesofauna:** Colémbolos y ácaros principalmente, de tamaño entre 200 µm y 2 mm.
- **Macrofauna:** Invertebrados (gusanos de tierra, larvas de insectos, miriápodos, babosas...) con tamaño > a 2 mm.
- **Megafauna:** Vertebrados que habitan el suelo, como el topo. (Fig. 3.1).

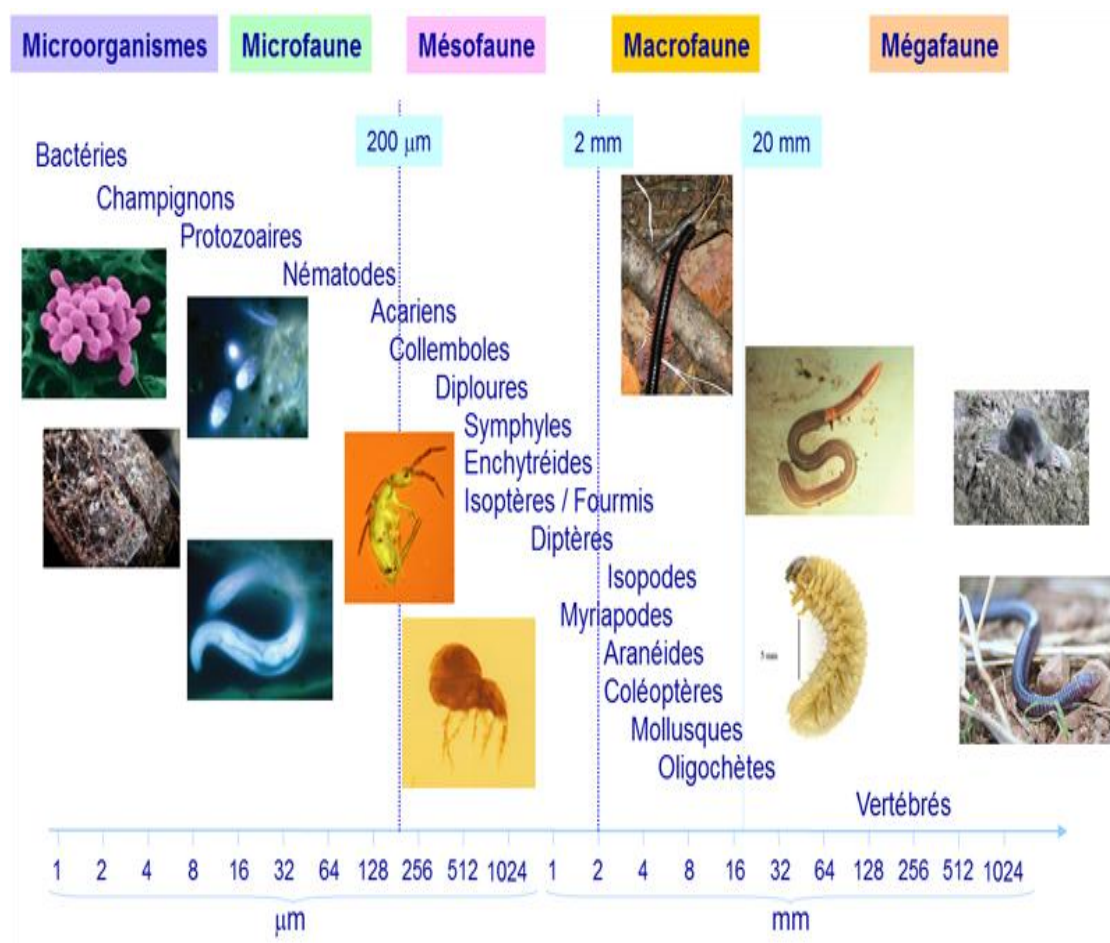


Fig. 3.1. Ordenación general de los organismos del suelo según tamaño. Fuente: Swift et al. (1979)

Clasificación de edafobiodiversidad por Grandes Dominios Biológicos (tres) (Fig.3.2):

- Células sin núcleo: **Arqueas y Bacterias**
- Células con núcleo: **Eucariontes**, pudiendo ser:
 - Unicelulares como los protozoos
 - Pluricelulares como los animales, las plantas y los hongos.

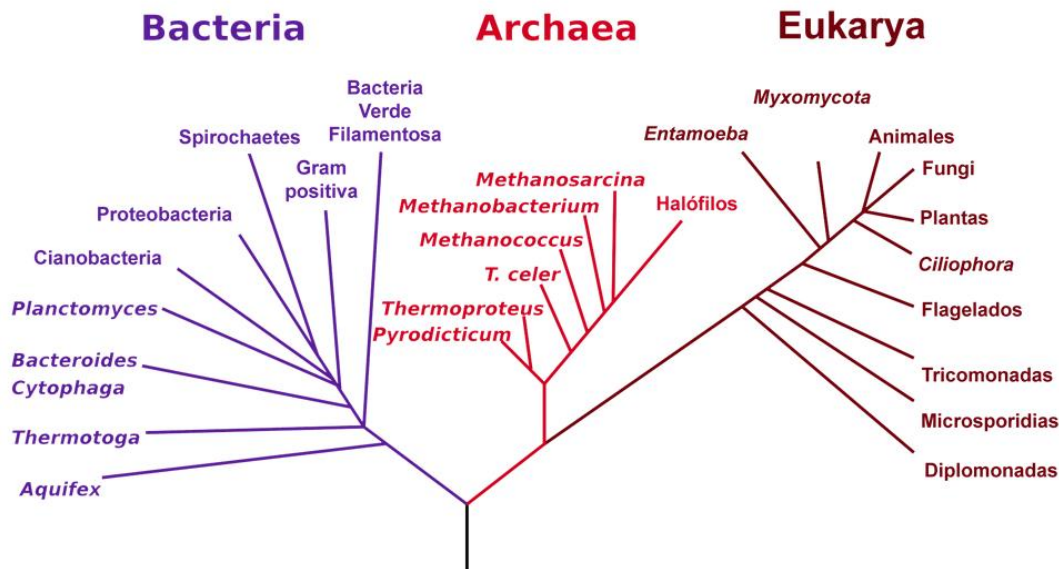


Fig. 3.2. Árbol evolutivo de microorganismos (bacteria, arquea y eucaria). (Fuente: NASA Astrobiology Institute. version Eric Gaba)

Clasificación por la actividad trófica, acorde con las funciones ecológicas que desempeñan:

- *Herbívoros*: que subsisten con plantas vivas.
- *Detritívoros*: que subsisten con restos vegetales muertos.
- *Depredadores*: que consumen animales, vegetales o microorganismos vivos.
- *Fungívoros*: que predan hongos.
- *Bacterívoros*: que se alimentan de bacterias.
- *Parásitos*: que causan problemas sanitarios a otros organismos.

Clasificación de la edafobiodiversidad, en base al origen de la energía que precisan para su metabolismo funcional, estructuración y mantenimiento corporal:

- a) **Autótrofos** que obtienen la energía del exterior gracias a la actividad de cadenas de oxido-reducción.
 - **Fotosintetizadores**: al excitar luz a los fotosistemas PSI y/o PSII, la energía de los electrones excita las cadenas de óxido-reducción fotosintética. En el proceso pueden liberar O₂ si los protones proceden de la lisis del agua (fotosíntesis oxigénica ó acíclica) y pueden obtener los protones de otras fuentes (fotosíntesis anoxigénica ó cíclica).
 - **Quimiosintetizadores**: Obtienen electrones excitados mediante sistemas de oxido-reducción que actúan sobre compuestos orgánicos o inorgánicos reducidos, a los que oxidan, tales como formas de Fe, Mn, S. Los protones los extraen de compuestos orgánicos.
- b) **Heterótrofos** que se basan en el consumo de compuestos orgánicos que cubren sus necesidades de C y de energía.

A los efectos de poder comprender y transferir los conocimientos sobre la organización funcional de la edafodiversidad (no bien conocidos), se debe de establecer cómo se desarrollan las redes tróficas que mantienen activo y funcional al edafosistema, en el que se integran los mundos inorgánico (mineral), orgánico (edaf-químio-diversidad) y biológico (edafobiodiversidad) de foto y químio sintetizadores, como fundamento de tal red.

La biología del suelo y del paisaje

De esta forma, las especies que se pueden encontrar en un suelo están en función del tipo, clima, vegetación y uso del suelo, de la misma forma que las relaciones entre especies, lo cual puede definir ciertos rasgos de las propiedades y futuro de cada suelo (ecotipo).

La biodiversidad del suelo está mal conocida, quedando aun sin describir un gran número de géneros y especies (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Estado de conocimiento y nivel de desconocimiento de la biodiversidad de los suelos.

				Nº especies conocidas	Nº especies estimadas		
Bacterias				4.000	5.000.000		
Arqueas				NE	NE		
Eucariontes	Animales	Protozoos		30.000	300.000		
		Hongos		8.000	800.000		
		Plantas		280.000			
	Artrópodos	Anélidos		Lombrices de tierra Enquitreidos	700-4.000	2.000-10.000	
		Nematodos			30.000	1.000.000	
		Insectos	Colémbolos			6.000	30.000
			Dipluros			800	NE
			Dermápteros			2.000	NE
			Dípteros			70.000	300.000
			Isópteros			2.600	9.000
			Coleópteros			300.000	NE
			Himenópteros			12.000	30.000
		Arácnidos	Ácaros			40.000	700.000
			Arañas			48.000	700.000
		Miriápodos	Diplópodos			10.000	80.000
			Quilópodos			3.500	8.000
		Crustáceos		Isópodos		10.000	NE
Moluscos		Caracoles y otros		400	3.000		
Vertebrados		Mamíferos		100	NE		

Además, para intentar conocer la participación de cada grupo metabólico, se precisa tener ideas claras sobre cada una de estas especies, y su nivel de representación (en 1 gramo de suelo, se pueden encontrar entre 10^6 y 10^9 bacterias y más de 10^6 entre hongos y protozoos) (Tabla 3.2.).

En lo que se refiere a bacterias y hongos se está empezando a cuantificar la diversidad específica gracias a herramientas moleculares (extracción de ADN). Se estima que en 1 gramo

de suelo de bosque templado pueden coexistir muchos miles de especies.

Tabla 3.2. Número medio de microorganismos que colonizan el suelo

	Nº aproximado de individuos/gr. suelo seco
Bacterias	10^6 - 10^9
Hongos	10^4 - 10^4
Protozoos	10^4 - 10^6
Invertebrados	0.1-1000

A los efectos de conocer el contenido en C y el nivel de ocupación de los espacios edáficos, así como la biomasa viva que se espera encontrar en los 30 primeros cm. de profundidad del suelo, nos encontramos que en los ecosistemas naturales es de varias toneladas por hectárea. Y que los valores de biomasa de bacterias y hongos puede sobrepasar al peso de los gusanos (Tabla 3.3.).

Tabla 3.3. Biomasa media, expresada en Kg/ha, de los diversos tipos de seres vivos que colonizan el suelo.

	Biomasa media (Kg/ha)
Bacterias	1.500
Hongos	3.500
Protozoos	150-700
Nematodos	10-300
Ácaros	2-40
Colémbolos	1-20
Larvas de insectos	0-50
Miriápodos	10-250
Isópodos	0-40
Lombrices de tierra	200-4.000

Habrá que tener en cuenta que en toda red trófica, sus integrantes (autótrofos, quimiótrofos y heterótrofos; aerobios y anaerobios) deben de armonizar los sistemas de entrada y transferencia de masa, de energía y metabolismo, desde los más diminutos (bacterias unicelulares, algas, hongos, protozoos y nematodos), a los más complejos como los micro-artrópodos, y a los más visibles (lombrices de tierra, pequeños insectos, vertebrados y plantas).

Por ello debemos de aceptar el hecho que todos sus componentes precisan un espacio poral donde ubicarse, moverse y generar sistemas de comunicación, en el que el agua, o una composición específica de gases (en la que es determinante la relación O_2/CO_2), transfieran sus señales y sean fuente de energía y de nutrientes (Fig. 3.3).

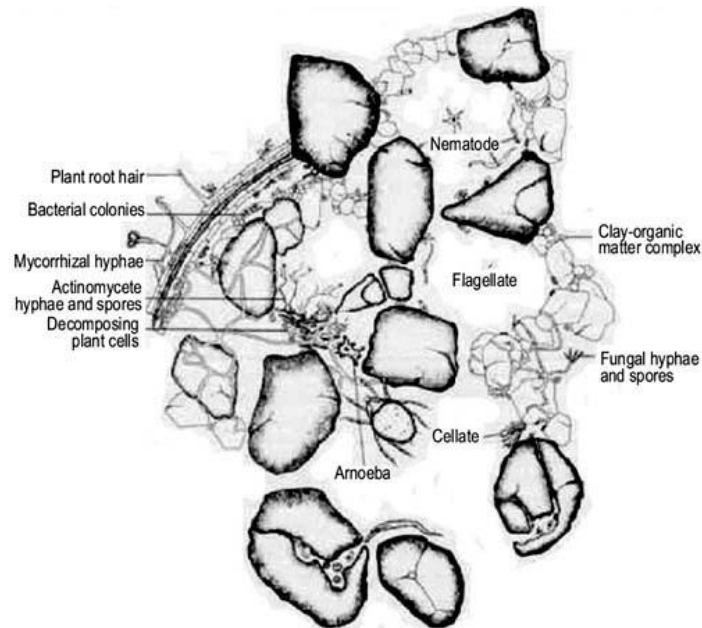


Fig.3.3. Recreación del ambiente del suelo. (Fuente: S. Rose and E.T. Elliott)

Los organismos viven en entornos de microescala dentro, entre y sobre las partículas del suelo.

Las diferencias en distancias cortas del pH, la humedad, el tamaño de los poros, los tipos de geles (orgánicos e inorgánicos) y nutrientes disponibles, crean una amplia gama de hábitats.

La ecología del suelo también se interesa en la formación y estabilización de los diferentes tipos de estructura del suelo y su porosidad, así como la biodiversidad de microorganismos (libres y asociados) y equilibrios y desequilibrios dinámicos que puedan producirse entre las comunidades de vida edáfica para especies patógenas de plantas, animales o seres humanos.

Aún más, permite mostrar el papel que desarrollan algunas especies como regeneradoras o mejorantes del suelo, (caso de las especies del suborden *Lumbricina* que, dentro del orden de los anélidos, agrupa a todos los «gusanos de tierra», con trece familias, con más de 5.000 especies descritas).

La lombriz de tierra es un animal heterótrofo (se nutre de sustancias orgánicas), excavador, que contribuye a la mezcla continua de los materiales de los distintos horizontes del suelo y en su caso, de los epipedones (Blanchart, et al. 1999) (Fig.3.4).

Su variedad de especies y diversidad genética, su actividad y ecología les convierten en un importante actor en el proceso de la estructuración y en el mantenimiento de las propiedades físicas del suelo, entre las que su capacidad para retener y depurar agua (Blanchart, Albrecht, et al., 1999) son factores de calidad de los agro-eco-sistemas (Chan, 2001)

Hay también equilibrios entre predador-presa, que desarrollan un importante papel en el caso de los suelos cultivados, como es el caso de los Chilopoda (pequeños predadores del suelo); a algunas especies de invertebrados, como los gusanos de tierra las hormigas y las termitas se les califica a veces como «organismos ingenieros del suelo» de cuya actividad permite desarrollarse la diversidad y actividad de otros grupos biológicos funcionales, subordinados tróficamente.



Fig.3.4. Geodrilología. El estudio de estos gusanos, presentes en la drilosfera se realiza dentro de una rama de la zoología denominada geodrilología. (Fuente: M. Bartlett)

3.2. Factores que afectan a la edafo-biodiversidad

La diversidad y actividad de los organismos del suelo están reguladas por una jerarquía de factores abióticos y bióticos.

Entre los **factores abióticos** están: clima, textura, tipo de estructura del suelo, salinidad y pH.

- **Clima:** su influencia se evalúa haciendo un seguimiento de la fisiología de los organismos del suelo. Su actividad y crecimiento aumentan con valores altos de la temperatura y humedad del suelo (ya que de esta forma, también aumenta su metabolismo).

Las condiciones climáticas oscilan fuertemente en superficie (aunque los materiales, la estructura y el contenido salino de la solución del suelo las suavizan).

Dado que las condiciones climáticas son diferentes en cada área del mundo y también, en cada lugar, de forma inter-estacional, los componentes de cada especie edáfica han desarrollado edafotipos que presentan rangos óptimos de temperatura y humedad y este rango de adaptaciones, dependen de cada etapa específica de su vida.

Por ejemplo, para los colémbolos, la temperatura media óptima para la supervivencia es justo por encima de 20°C y el límite más alto es próximo a los 50°C, mientras que algunas bacterias pueden sobrevivir hasta 100°C y las arqueas hasta 120°C.

- **Textura y estructura** del suelo: influye claramente en la actividad de la biota del suelo. Por ejemplo, suelos margosos y arcillosos, de textura media, favorecen el desarrollo microbiano y la actividad de las lombrices de tierra, mientras que los suelos arenosos de textura fina, con bajos potenciales de retención del agua, son menos favorables.
- **Salinidad** del suelo: que puede aumentar cerca de la superficie y causar un estrés severo a los organismos del suelo, derivado de su rápida desecación. Sin embargo, la sensibilidad hacia la salinidad difiere entre especies, y el descenso primaveral de la salinidad (por dilución pluvial), a veces, tiene efectos positivos al permitir la aparición de más MO disponible.
- **Cambios en el pH** del suelo: pueden afectar el metabolismo de las especies (al afectar a la conformación y actividad de muchos enzimas) y a la disponibilidad de nutrientes, por lo que, a menudo, es letal para los organismos. La disponibilidad de P es un ejemplo, pues se maximiza cuando el pH del suelo se encuentra entre 5,5 y 7,5.

Factores biológicos. Los organismos que viven la totalidad de su ciclo vital en el suelo afectan a las plantas y a los organismos que viven sobre el suelo, y estas influencias tienen lugar en dos direcciones.

- **Las plantas** influyen intensamente sobre la actividad y composición de la comunidad microbiana ubicada en la rizosfera.

A su vez, el crecimiento de la planta puede estar limitado, o promovido por estos microorganismos del suelo. Además, las plantas pueden influir en la composición, abundancia y actividad de los reguladores y de los ingenieros de los ecosistemas, mientras que estas especies a su vez pueden influir en la composición de la comunidad vegetal y en su productividad.

Los organismos del suelo inducen respuestas de defensa en las plantas cuando se constituyen en plagas y frente a los herbívoros; también las interacciones que ocurren en superficie pueden alimentar de nuevas formas de biodiversidad, abundancia y actividad de los organismos del suelo.

- ***Dentro de la red trófica de cada suelo***, cada grupo funcional pueden ser controlados de abajo hacia arriba o de arriba hacia abajo con interacciones bióticas.
 - Efectos de presión descendentes de (arriba hacia abajo) son impulsados principalmente por la depredación, pastoreo y las relaciones mutualistas.
 - Los efectos ascendentes (de abajo hacia arriba) dependen en gran medida de interacciones competitivas de las comunidades edáficas por el acceso a los recursos.

3.3. Funciones y servicios esenciales de la edafodiversidad, para el funcionamiento sostenible de todos los ecosistemas y suelos.

3.3.1. Funciones

En forma resumida podemos indicar las funciones (Tabla 3.4) que los distintos grupos biológicos ejercen sobre el suelo, la biodiversidad y la producción vegetal.

Tabla 3.4. Funciones esenciales desarrolladas por los distintos miembros de la biota del suelo (FAO Soil Biodiversity Portal)

<i>Funciones</i>	<i>Organismos implicados</i>
Mantenimiento de la estructura del suelo.	Invertebrados bioturbadores y raíces vegetales, micorrizas y otros microorganismos semejantes.
Regulación de los procesos hidrológicos del suelo.	La mayor parte de los invertebrados bioturbadores.
Intercambio de gases y secuestro de C.	La mayor parte de microorganismos y raíces vegetales. Algo de C, protegido en agregados grandes y en compactos biogénicos de invertebrados.
Detoxificación del suelo.	La mayor parte de los microorganismos.
Ciclo de nutrientes.	La mayor parte de los microorganismos, raíces vegetales, algunos invertebrados del suelo consumidores de materia vegetal superficial.
Descomponedores de MO.	Saprófitos e invertebrados del suelo consumidores de materia vegetal superficial (detritívoros), hongos, bacterias, actinomicetos y otros microorganismos.
Supresión de plagas, parásitos y enfermedades.	Plantas, micorrizas y otros hongos, nematodos, bacterias y otros microorganismos, colémbolos, gusanos de tierra, distintos predadores.
Fuente de alimentos y medicinas.	Raíces vegetales, vertebrados, algunos insectos (crickets, larvas de escarabajos, hormigas y termitas), gusanos de tierra, microorganismos y sus productos generados.
Relaciones simbióticas y asimbióticas con plantas y sus raíces.	Rizobia, micorrizas, actinomicetos, bacterias diazotróficas y otros microorganismos rizosféricos, hormigas. Biofilms, tapetes, etc.
Control del crecimiento vegetal (positivo y negativo).	<u>Efectos directos:</u> raíces vegetales, rizobios, micorrizas, actinomicetos, patógenos, nematodos fitoparásitos, insectos rizófagos, microorganismos rizosféricos promotores del crecimiento, agentes de biocontrol. <u>Efectos indirectos:</u> la mayor parte de la biota del suelo.

3.3.2. Servicios

Muchas de las funciones realizadas por los organismos del suelo pueden proporcionar servicios esenciales a la Sociedad. La mayoría de estos servicios están apoyando a otros, que no son utilizados directamente por los seres humanos, sino que son base de aprovisionamiento de todos los demás. Estos incluyen el ciclo de nutrientes, formación de suelos y producción primaria.

Además, la biodiversidad del suelo influye en los principales servicios de regulación, (de la

composición de la atmósfera y el clima, de la cantidad y calidad del agua, de las plagas y la incidencia de enfermedades en los ecosistemas agrícolas y naturales y enfermedades humanas). Los organismos del suelo también pueden controlar o reducir la contaminación ambiental.

Por último, los organismos del suelo contribuyen al aprovisionamiento de servicios que benefician directamente a las personas. Así, los recursos genéticos de los microorganismos del suelo pueden ser utilizados para el desarrollo de nuevos fármacos.

Las aportaciones de la biodiversidad al suelo se agrupan en seis categorías:

- **La estructura del suelo, la MO del suelo y la fertilidad:** los organismos del suelo se ven afectados por, y también contribuyen a la modificación de la estructura del suelo y la creación de nuevo hábitats. La MO del suelo es la herramienta básica para conformar su estructura agregacional, contribuyendo de esta forma a su flujo y el de los gases generados por la actividad de la biota del suelo y permitiendo a este absorber agua y retener nutrientes en una forma disponible para las plantas.

Todos los grupos biológicos funcionales están involucrados en la formación y descomposición de la MO, contribuyendo a estructurar el suelo. Multitud de componentes de la edafo-biodiversidad (bacterias, algas, tractos intestinales animales, proteínas de insalivación y un largo abanico de excreciones radiculares) son capaces de sintetizar y excretar EPS (exopolisacáridos, glicopéptidos y glicoproteínas) que, como la glomalina, juegan un papel fundamental en la agregación de partículas minerales y estructuras orgánicas debido a su capacidad de adherencia.

La descomposición de la MO por los organismos del suelo libera nutrientes en formas utilizables por las plantas y otros organismos. Las formas de MO incluidas como humus residual del metabolismo edáfico, sirven como referente de la calidad del suelo y de la fertilidad. Como resultado, los organismos del suelo indirectamente apoyan la calidad y abundancia de la producción primaria de la planta. Cuando el suelo deja de reciclar la MO y la fertilidad del servicio se deteriora, toda la vida edáfica está amenazada, pues directa o indirectamente depende de los vegetales y de sus productos, incluyendo el suministro de alimentos, energía, nutrientes (por ejemplo, el N₂ captado y transformado por el *Rhizobium*, en sinergia con las leguminosas, los materiales de construcción y los recursos genéticos).

Este servicio es crucial en todo tipo de ecosistemas (agrícolas y silvícolas y naturales). La producción de biomasa vegetal también contribuye al ciclo del agua y a la regulación del clima local, a través de la evapotranspiración.

- **Regulación del flujo de carbono y climatización:** se estima que el suelo contiene unas 2.500 millones de toneladas de C en el primer metro de profundidad. El suelo se configura como un depósito de C orgánico, siendo el segundo sumidero de C más grande del planeta, que se forma y acumula únicamente por acción biótica. Cada año, los componentes de la edafobiodiversidad procesan 25.000 Kg de MO, en un área de suelo cuya superficie es equivalente a un campo de fútbol.

Los organismos del suelo aumentan las reservas de C orgánico del suelo a través de la descomposición de la necromasa, mientras que su respiración devuelve una parte a la atmósfera en forma de CO₂. A veces, el C puede ser devuelto a la atmósfera en forma de metano. Además, el suelo puede perder parte del C, en forma disuelta a otros ámbitos acuáticos (superficial, freático o marino). Entre los mejores edafo-sistemas de almacenamiento de C se encuentran las turberas y los pastizales, pero el cambio de uso del suelo, (conversión de los pastizales a tierras agrícolas), es la causa responsable de las mayores pérdidas de C de los suelos.

Aunque con frecuencia se defiende la plantación de árboles para controlar el calentamiento global a través de la fijación de CO₂, una cantidad de C orgánico muy significativa del C foto-fijado se acumula en el suelo, vía rizodepositos. Así pues, la

pérdida de biodiversidad en el suelo, reducirá la capacidad para regular la composición de la atmósfera, y ensalzará el papel de los suelos en la lucha contra el calentamiento global.

- **Regulación del ciclo del agua:** La actividad de los ingenieros del ecosistema suelo afecta a la infiltración y la distribución de agua, mediante la creación de los agregados del suelo y espacio poral.

Por ende, la biodiversidad del suelo también puede afectar indirectamente al agua de infiltración, al influir en la composición y estructura de la vegetación, que a su vez le protege de la erosión hídrica y eólica en superficie, e influir en la estructura y la composición de las capas de restos vegetales y modificar la estructura del suelo siguiendo patrones específicos de enraizamiento. Se sabe que, la eliminación de poblaciones de lombriz de tierra como consecuencia de la contaminación del suelo pueden reducir significativamente la tasa de infiltración del agua, en algunos casos incluso hasta en un 93%.

La diversidad de microorganismos en el suelo contribuye a la purificación del agua, eliminación de nutrientes, biodegradación de contaminantes, y supresión de patógenos vegetales y toxinas de origen microbiológico. Las plantas también juegan un papel clave en el ciclo del agua entre el suelo y la atmósfera (evaporación y transpiración).

Con la pérdida de este servicio se reducirá la calidad y cantidad de suelo y de aguas superficiales, nutrientes y contaminantes (como los pesticidas y residuos industriales) que ya no podrán ser degradados o neutralizados. La escorrentía superficial aumenta, y con ella los riesgos de erosión e incluso deslizamientos de tierra en áreas de montaña, y de las inundaciones y la sedimentación excesiva en las zonas bajas. Cada una de estas pérdidas da como resultado un costo sustancial para la economía, al relacionarse con la necesidad de construir y operar más plantas de tratamiento de agua. Costos de remediación y medidas que garanticen el control de la erosión y las inundaciones.

- **Descontaminación y biorremediación:** Son procesos basados en el uso de componentes edáficos capaces de bio-acumular componentes tóxicos en sus estructuras biológicas o de transformar especies químicas tóxicas en no tóxicas mediante acciones enzimáticas y bioquímicas. Los tratamientos pueden hacerse “in situ” o “ex situ” (en lugares adecuados para que su tratamiento no genere riesgos innecesarios). La fitorremediación, utiliza actores vegetales. Ambas técnicas son útiles para eliminar contaminantes persistentes y retirar del suelo metales pesados.

La contaminación del suelo es un problema agudo, en muchas zonas del mundo, y todas las alternativas a la bio-remediación (dilución, eliminación física, y tratamiento de los contaminantes) son caras y técnicamente complejas. La bio-remediación microbiana es una opción de relativo bajo costo, capaz de destruir una amplia variedad de contaminantes y dando lugar a residuos no tóxicos. Además, las poblaciones microbianas tienden a regularse a sí mismas, de tal manera que cuando la concentración del contaminante disminuye, también lo hace su población. Sin embargo, hasta la fecha, la bio-remediación microbiana no se puede aplicar a todos los contaminantes y sigue siendo una solución a largo plazo. La remediación microbiana difiere de la fitorremediación en la manera que se transforma el contaminante, no acumulándose en un compartimento diferente. La pérdida de suelo reduciría la biodiversidad, y en consecuencia la disponibilidad de los microorganismos que se utilizarán para bio-remediación.

- **Control de plagas:** la biodiversidad del suelo promueve el control de plagas, ya sea directamente actuando sobre plagas en el interior del suelo, o indirectamente actuando sobre las plagas en la superficie del suelo.

Los brotes de plagas ocurren cuando los microorganismos y la fauna de regulación del suelo no realizan un control eficiente. Los ecosistemas que presentan una alta

diversidad de los organismos del suelo presentan un control natural superior, ya que tienen una mayor probabilidad de albergar un enemigo natural de la plaga. Curiosamente, en los ecosistemas naturales, las plagas están involucradas en la regulación de la biodiversidad.

Un control de plagas eficiente es esencial para la producción de cultivos sanos, y el deterioro de este servicio puede tener costes económicos importantes, tanto directos como de seguridad alimentaria. Garantizar la eficiencia de control natural de plagas evita tener que utilizar métodos químicos de control, como plaguicidas, que conllevan costos económicos y ecológicos. En los ecosistemas naturales, la pérdida de los organismos patógenos del suelo que se alimentan de raíces, causarán una pérdida de diversidad vegetal y aumentará el riesgo de invasiones de plantas exóticas. Los cambios en vegetación también influyen en la biodiversidad por encima del suelo.

- **La salud del Hombre:** los organismos del suelo, con su asombrosa diversidad, son una importante fuente de recursos químicos y genéticos para el desarrollo de nuevos productos farmacéuticos. Muchos de los antibióticos utilizados en la actualidad son originados por los organismos del suelo, por ejemplo la penicilina, aislada del hongo *Penicillium notatum* por Alexander Fleming en 1928, y estreptomycin, que se encontró en 1944 (*Waksman*) a partir de una bacteria que vive en suelos tropicales. Dado que la resistencia a los antibióticos se desarrolla rápidamente, la demanda de nuevas moléculas es interminable. La biodiversidad del suelo también puede tener efectos indirectos sobre la salud humana.

El cambio de uso del suelo, el calentamiento global, y otras alteraciones al suelo pueden dar lugar a enfermedades infecciosas transmitidas por el suelo y aumentar la exposición humana a esas enfermedades, cuando la composición microbiológica se altera.

Por último, los ecosistemas del suelo perturbados pueden llevar a suelos más contaminados o cultivos menos fértiles, los cuales, si se alcanzan grandes proporciones, pueden afectar indirectamente a la salud humana, por ejemplo, a través de intoxicación por alimentos contaminados o migraciones masivas.

Estos servicios no son sólo esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas edáficos naturales. También son un recurso importante para la gestión sostenible de los sistemas agrícolas.

De forma paralela se expone una segunda presentación más esquemática con fines didácticos.

Los organismos del suelo se configuran como el principal agente conductor de los ciclos de nutrientes al regular en el suelo:

- La dinámica de la MO.
- El secuestro y la disponibilidad de C, N, P, y de los componentes minerales definidos como macro, meso y micronutrientes.
- El mantenimiento de la relación CO_2/O_2 adecuada en el ámbito edáfico donde se ubican los sistemas y conjuntos biológicos.
- La formación de las emisiones de gases de efecto invernadero.
- La modificación física del suelo estructura y régimen de agua.
- La mejora de la cantidad y la eficiencia en la adquisición de nutrientes por los vegetales.
- La mejora de la sanidad vegetal.

Acciones clave de la biodiversidad:

- Los organismos del suelo mantienen procesos críticos tales como el almacenamiento de C, de N, de P, y de los componentes minerales definidos como macro, meso y micronutrientes, sus sistemas de reciclado y la diversidad vegetal.
- La edafo-biodiversidad, que juega un papel clave en la fertilidad y productividad de los suelos, al controlar la disponibilidad de los nutrientes básicos (N, P, K y Ca) y

específicos y su intercambio con los vegetales, al participar:

- En la modificación de la productividad de los sistemas naturales y en los agro-tecno-suelos,
 - En la rehabilitación del suelo,
 - En los procesos de biodegradación,
 - En la reducción de residuos peligrosos,
 - En el control de plagas a través de bio-control natural.
- La transformación de la MO en el denominado humus, pues:
 - Mejora de la retención de agua del suelo,
 - Reduce la lixiviación de nutrientes,
 - Aumenta de la porosidad del suelo, por lo que incrementa el agua de infiltración, reduce la superficie de escorrentía del agua y disminuye la erosión.
 - Ecológicamente, la biota del suelo es responsable de regular varias funciones críticas en el suelo:
 - La reducción excesiva en la biodiversidad del suelo (resiliencia del sistema),
 - La pérdida de especies clave y/o especies con funciones únicas, pueden tener efectos ecológicos en cascada, que llevan al deterioro de la fertilidad del suelo,
 - La pérdida de capacidad de la producción agrícola.

Hay muchas formas de mostrar que la red trófica del suelo es una parte integral de los procesos del paisaje. Los organismos del suelo descomponen compuestos orgánicos, incluyendo el estiércol, residuos vegetales y pesticidas, impidiendo así entrar en la solución del suelo y convertirse en contaminantes.

Ellos secuestran N y otros nutrientes, que de otro modo podrían entrar las aguas subterráneas, y fijan el N de la atmósfera, en forma disponible para las plantas.

Muchos organismos mejoran la agregación del suelo y la porosidad, lo que aumenta la infiltración y reduce la escorrentía. Los organismos del suelo se aprovechan de las plagas de los cultivos y son alimento para animales ubicados encima del suelo.

Tabla 3.5. Efectos de diferentes grupos funcionales sobre el suelo, la biodiversidad y la producción vegetal (Lavelle, 1996).

Grupo funcional	Efectos sobre la función del suelo	Efectos sobre la biodiversidad	Efectos sobre la producción vegetal
Raíces	Agregación, porosidad, ciclo de agua y nutrientes, producción vegetal, disponibilidad de MOS, actividad biológica del suelo	Presión selectiva sobre los microorganismos de la rizosfera, asociada a la red trófica y predadores de raíces	Absorción de agua y nutrientes, producción de señales y hormonas que regulan el crecimiento vegetal.
Ingenieros del ecosistema	Bioturbación (regulación de las propiedades físicas y los procesos del suelo), dinámica de SOM, ciclo de nutrientes y actividad biológica.	Selección de presiones sobre los transformadores superficiales y microbiota, mutualismo con microflora, diseminación de organismos	Efectos positivos y negativos, directos e indirectos sobre la biomasa de raíces y tallo y banco de semillas
Transformadores de MO superficial	Mineralización de nutrientes, protección y descomposición de MO (a veces bioturbación)	Presiones selectivas sobre la micro-flora	Fundamentalmente efectos indirectos
Fitófagos y plantas parásitas	A veces, bioturbación	Presiones selectivas sobre plantas	Negativo
Red trófica de microorganismos	Mineralización de nutrientes. Tránsito de N	Presiones selectivas sobre microflora	Fundamentalmente efectos indirectos
Microflora: Simbiontes, promotores del crecimiento vegetal patógenos, recicladores de nutrientes y agentes de bio-control.	Agregación, tasas de descomposición, biodegradación de materiales tóxicos, biocontrol.	Presiones selectivas sobre plantas y otra biota del suelo (ejercida fundamentalmente por patógenos y mutualistas).	Efectos positivos o negativos, directos o indirectos sobre la biomasa vegetal.

Además, la vida en el suelo es en gran parte microscópica y actualmente empieza a percibirse en la escala nanométrica. El crecimiento de las plantas, su enraizamiento o su competitividad son dependientes en gran medida de la ecología del subsuelo, cuya comprensión se hace, de esta forma, esencial en las ciencias de los vegetales y a la ecología terrestre.

3.4. La red trófica: los organismos y su interacción

La red trófica del suelo es la comunidad de todos los organismos vivos que desarrollan en el suelo toda o parte de sus vidas. Un diagrama de red trófica muestra una serie de conversiones (representadas por flechas de flujo) de energía y nutrientes cuando un organismo ingiere a otro. En la Tabla 3.6 relacionan los principales “fila” de organismos eucariontes y procariontes que son o pueden ser representativos en la comunidad del suelo, con más de 1,5 millones de especies de eucariontes y con una riqueza de especies estimada muy por encima de 10.000 en el caso de

procariontes (Kibblewhite et al., 2008).

Tabla 3.6. La relación entre las actividades de la comunidad biológica del suelo y gama de bienes y de servicios ambientales que puede esperar la sociedad de suelos agrícolas (Fuente: Kibblewhite et al., 2008).

Servicios agrícolas	Procesos de entrega basados en el suelo		Funciones agregadas del ecosistema	Ensamblaje funcional
Alimentos y fibras	Captura y reciclado de nutrientes		1. Transformaciones C	Descomponedores: Arqueas / Bacterias Hongos Microherbívoros Detritívoros
	Descomposición de la MO adicionada			
	Dinámica de MOS			
	Mantenimiento de la estructura del suelo			
	Regulación de la población biológica			
Servicios no agrícolas	Procesos de entrega basados en el suelo		2. Reciclado de nutrientes	Transformadores de nutrientes: · Descomponedores · Transformadores de elementos · Fijadores de N · Micorrizas
Calidad y suministro de agua	Mantenimiento de la estructura del suelo Reciclado de nutrientes			
Control de erosión	Mantenimiento de la estructura del suelo		3. Mantenimiento de la estructura del suelo	Ingenieros del ecosistema: · Megafauna · Macrofauna · Hongos · Bacteria
Regulación de la composición atmósfera / clima	Dinámica de la MOS			
Degradación y disminución de contaminantes	Descomposición Ciclaje de nutrientes			
Control plagas y enfermedades no agrícolas	Regulación de población biológica		4. Regulación de la población biológica	Biocontroladores: · Predadores · Microherbívoros · Hiperparásitos
Conservación de la biodiversidad	Provisión de hábitat Regulación de población biológica			

Todas las redes tróficas son alimentadas por los productores primarios: vegetales superiores, musgos, bacterias fotosintéticas, algas y líquenes que utilizan la energía del sol para fijar el CO₂ de la atmósfera. El resto mayoritario de los otros organismos del suelo obtienen energía y C por el consumo de los compuestos orgánicos que se encuentran en las plantas, otros organismos, y subproductos de desecho. Las bacterias quimioautótrofas, obtienen energía a partir de compuestos de N, S o de Fe, en lugar de compuestos procedentes de la fotosíntesis.

Cuando los organismos descomponen los materiales complejos, o consumen otros organismos, aparecen los nutrientes, se convierten de una forma a otra y se ponen a disposición de las plantas y otros organismos del suelo. Todos los vegetales - herbáceos, árboles, arbustos, cultivos agrícolas - para su nutrición, dependen de la red trófica del suelo.

No es ni práctico ni coherente tener en cuenta todos los organismos presentes, cuando se hace una evaluación biológica de la salud de los suelos (Lawton et al., 1998). Por ello, la biota (relativa a agentes no bióticos y entre ellos mismos) se evaluará por su contribución relativa a los procesos del ecosistema (Daily, 1997; Wall, 2004). Estos procesos apoyan a los servicios del ecosistema, contribuyendo al mantenimiento y a la productividad de los mismos, por su influencia en la calidad y salud del suelo (Hoavelle, 1996; Brussard et al., 1997; Kibblewhite et al., 2008). Pueden ser agrupados de acuerdo a cuatro funciones agregadas del ecosistema:

1. **La descomposición de materia orgánica**, que ocurre principalmente por actividad enzimática de bacterias y hongos, en gran parte realizada por animales del suelo como ácaros, milpiés, lombrices de tierra y termitas, los cuales trituran los residuos de plantas y animales, y dispersan los propágulos microbianos. Juntos, los microorganismos y la

micro, meso y macrofauna involucrados se llaman “descomponedores”, aunque el atributo “transformadores de hojarasca” es el más utilizado hoy en día para describirlos, siempre que no se incluya a los ingenieros del ecosistema (véase más abajo).

Como resultado de la descomposición total, el C orgánico es catabolizado en la atmósfera, principalmente en formas de CO₂ o CH₄, (según sea la tasa de O₂ disponible en cada “locus edáfico”), pero también es incorporado en diferentes reservorios en forma de materia orgánica (MOS). Estas fracciones de MOS varían en su estabilidad y longevidad, aunque en un tipo de suelo y medioambientes determinados existe un equilibrio entre el contenido del MOS y las entradas y salidas de carbono en cada sistema de suelo.

2. **Ciclo de nutrientes**, estrechamente asociado con la descomposición orgánica. Aquí también los microorganismos son mediadores de la mayor parte de las transformaciones; sin embargo, el paso que marca la operación del proceso se determina mediante micro-predadores, tales como protoctistas, nematodos, colémbolos y ácaros.

Todos los animales con tracto intestinal mejoran algunos procesos de degradación de superestructuras moleculares, al proveer, en dicho tracto de nichos (tanto aeróbicos como anaeróbicos) para un crecimiento microbiano dentro de sus intestinos y expeler sus excrementos enriquecidos en bacterias, esporas amebas, etc.). Estos conjuntos biológicos intestinales son específicos de cada especie animal, por lo que enriquecen al suelo, de forma constante, de especies microbianas a suelo.

Si entendemos como nutrientes, tanto a formas orgánicas como inorgánicas capaces de ser liberadas por acción enzimática, los microorganismos específicos del suelo también incrementan la cantidad y eficiencia de absorción de nutrientes por la vegetación, fundamentalmente en el ámbito rizosférico, mediante la formación biofilms, como de la génesis de asociaciones simbióticas como las micorrizas y la fijación de N₂ en nódulos de raíces. Además, formas simbióticas de componentes del género glomales con raíces de una gran variedad de plantas, liberan polímeros que son acondicionadores del suelo, por su capacidad de generar agregados en el entorno radicular.

El ciclo de nutrientes, desarrollado por la biota del suelo, es esencial para todo tipo de agricultura y silvicultura. Algunos grupos de bacterias, como las microalgas y bacterias verde azuladas del suelo, están involucrados en transformaciones elementales autotróficas, es decir, que no dependen directamente de la materia orgánica como fuente de alimento; sin embargo, estos grupos son afectados indirectamente por factores como el contenido de agua, estabilidad del suelo, porosidad y contenido de C, lo que controla el resto de la biota, mediante su la captura de aquellas mediante predación (transferencia del total de su biomasa).

3. **Bioturbación**. Las raíces de plantas, y los ingenieros del suelo (lombrices de tierra, termitas, hormigas y algunos otros componentes de la macrofauna), (*Stork y Eggleton, 1992; Jones et al., 1994; Lavelle et al., 1997*) se mantienen físicamente activos dentro del suelo formando canales, poros, agregados y montículos, y moviendo partículas de un horizonte a otro.

Estos procesos de “bioturbación” influyen y determinan la estructura física del suelo y la distribución de la MOS. Así, crean y modifican microhábitats para otros organismos más pequeños y determinan propiedades del suelo como aireación, drenaje, estabilidad de agregados y capacidad de retención de agua.

La estructura agregacional y las propiedades del suelo también están afectadas por la producción de excretas de animales, incluyendo complejos organominerales estables durante meses o periodos más largos (*Lavelle et al., 1997*) que se forman en el interior de los intestinos de los ingenieros del suelo, pues a la par de ingerir estructuras orgánicas, también captan partículas minerales.

La bioturbación juega un importante papel en la regulación del equilibrio del agua en el

suelo (infiltración, capacidad de almacenaje y drenaje) y tiene una fuerte influencia sobre la susceptibilidad a la erosión.

4. **Enfermedades y control de plagas.** La biota del suelo incluye un amplio rango de virus, bacterias, hongos y animales invertebrados capaces de actuar sobre plantas y animales, y hasta humanos pudiendo causar enfermedades y muerte.

En ecosistemas naturales, brotes intensivos de enfermedades en el suelo y plagas, son relativamente raros y están referidos a la ocupación del territorio por unas especies (invasivas) frente a otras, pero tales epidemias sí son comunes en la agricultura.

En suelos saludables, las actividades de plagas potenciales y patógenas son reguladas por interacciones con otros miembros de la biota del suelo, que incluyen microbívoros y micropredadores que se alimentan de las plagas microbianas y de animales, respectivamente, además de contemplar una amplia variedad de interacciones antagónicas microbianas.

En los agroecosistemas, este rango de interacciones puede encontrarse reducido, debido a una diversidad biológica disminuida y/o en cambios ambientales del suelo, tales como los causados por un contenido de MOS más bajo.

3.5. Grupos funcionales de la biota del suelo

En principio, todos los organismos incluidos como miembros de la comunidad del suelo, pueden asignarse dentro de una o más de las cuatro categorías funcionales genéricas descritas anteriormente, basándose en la función particular que desempeñan o en el proceso específico del suelo del que son mediadores.

Para poder interrelacionar a los organismos específicos del suelo (biodiversidad colectiva) con las categorías genéricas funcionales y, en última instancia, con los servicios del ecosistema (*Setälä et al., 1998*) se hace preciso tener en cuenta el concepto de grupos funcionales básicos, normalmente definido por su criterio trófico (*Brussaard, 1998*) pero también calificado en función de la respuesta fisiológica, morfológica, de comportamiento bioquímico o ambiental y, en cierta manera, también de acuerdo con sus características taxonómicas.

No existe acuerdo preciso en la definición de grupos funcionales, ni de cuántos de estos grupos deberán definirse dentro de un ambiente de propio del suelo, por lo que el concepto es heurístico y puede modificarse en función del propósito analítico; no obstante, existe un argumento válido que establece por lo menos diez categorías.

Por esta razón y porque muchos componentes de biota de suelo son taxonómicamente difíciles de identificar, existen pocos estudios sobre la salud del suelo agrícola, en donde el espectro taxonómico completo ha sido objeto de un muestreo representativo en el mismo lugar y al mismo tiempo (*Bignell et al., 2005*).

3.5.1. Principales grupos funcionales de la biota del suelo

1. **Productores primarios** (plantas superiores e inferiores): organismos fotosintetizadores que asimilan CO₂ del aire y penetran en el suelo mediante sistemas de raíces. Translocan hacia el suelo, por rizodeposición compuestos orgánicos que potencian la microflora/fauna de la rizosfera.

Segregan muco-polisacáridos con alta capacidad de adherencia y retención de agua. Captan nutrientes inorgánicos del suelo y algunas moléculas orgánicas mediante sistemas de transferencia específica ubicados en los tricoblastos.

2. **Herbívoros:** animales que consumen y digieren, total o parcialmente, tejidos vegetales vivos. Se incluyen minadores, de hojas y de tallos, y chupadores de savia.
Ceden al suelo detritus cargados de bacterias y enzimas digestivos y muco-polisacáridos intestinales con capacidad de retención de agua muy elevada.
3. **Ingenieros del ecosistema** (macrofauna como termitas, hormigas y lombrices de tierra): Organismos que causan un impacto físico mayor en el suelo mediante su transporte, construcción de estructuras agregadas y formación de poros, incluyendo en reciclado de nutrientes. Pueden incluir predadores como por ejemplo, muchas hormigas. La insalivación es un aporte animal que facilita la digestión. También es rico en enzimas.
4. **Transformadores de hojarasca** (muchas macrofauna y mesofauna, alguna microfauna): invertebrados que se alimentan de desechos orgánicos originados por microbios y por trituradores de este material, haciéndole más accesible para los descomponedores o favoreciendo el crecimiento microbiano de excretas en forma de gránulos. Esta actividad puede ocurrir a varias escalas espaciales.
5. **Descomponedores** (hongos o bacterias degradadores de la celulosa): microorganismos que poseen los enzimas polímero-degradadores, y que son los responsables de la mayor parte del flujo de energía en la red alimentaria de los descomponedores.
Las bacterias utilizan organizaciones específicas: celulosomas, pudiendo atacar la estructura polimérica en su interior.
Los hongos excretan al exterior enzimas que degradan las extremidades de los polímeros de celulosa. Su intensidad depende del grado de saturación de agua del suelo y de la relación O_2/CO_2 de cada nicho.
6. **Predadores** (muchas macro y mesofauna): animales que regulan a los herbívoros ingenieros del ecosistema, transformadores de hojarasca, descomponedores y micro-reguladores por depredación.
7. **Micro-reguladores** (microfauna como nematodos): Animales que regulan ciclos de nutrientes mediante forrajeo y otras interacciones con los microorganismos descomponedores. Su alimentación principal son las bacterias. Donan al suelo los excedentes de N procedentes de la alimentación en base a bacterias.
8. **Microsimbiontes** (hongos micorrizicos, rizobio): microorganismos asociados con raíces que facilitan la absorción de nutrientes.
9. **Plagas y enfermedades del suelo** (hongos patógenos, invertebrados, plagas) especies de control biológico también pueden incluirse (ej.: depredadores, parasitoides e hiperparásitos de plagas y enfermedades)
10. Carbono (metanotrofas) o elementos nutricionales como N, S o P (nitrificación y fijación de N).

3.5.2. Criterios de elección de “grupos selectivos de la biota del suelo” a la hora de diseñar investigación. Un ejemplo

En el diseño de trabajo de campo, uno de los principales desafíos es seleccionar un subgrupo de la biota del suelo que refleje adecuadamente el espectro taxonómico anticipado y que, al mismo tiempo, incluya todos los grupos funcionales considerados como importantes.

La importancia funcional de cualquier especie o de grupos de especies, probablemente se relaciona con su abundancia relativa y con la biomasa; no obstante, también es importante buscar dentro de los grupos funcionales para descubrir los taxa que alcancen el criterio de ser considerados como ingenieros del ecosistema (Jones et al., 1994) y especies clave (Davic, 2003).

Los grupos taxonómicos propuestos a continuación son seleccionados de acuerdo con su

significado funcional diverso, en cuanto a la fertilidad y calidad del suelo, (razón por la cual se emplea el término “taxa seleccionado”) y por su facilidad relativa a ser muestreado, aislado e identificado (Fig. 3.5.).

Éstos son grupos taxonómicos que fueron tomados en cuenta en el proyecto *Conservation and Sustainable Management of Below-Ground Biodiversity (CSM-BGBD)*. Los grupos incluidos en la selección son:

1. Macrofauna:

Lombrices de tierra, que intervienen:

- En la porosidad del suelo y en sus nutrientes, al cavar sus túneles e ingerir material mineral y orgánico;
- También actúan como reguladores de las poblaciones de biota del suelo, a pequeña escala, por ejemplo, de la mesofauna, microfauna y microsimbiontes.

2. Macrofauna:

Termitas, hormigas y escarabajos que intervienen en:

- La porosidad y la textura del suelo, al construir galerías y al cavar túneles e ingerir suelo
- El ciclo de nutrientes, mediante el transporte, la trituración y digestión de la MO
- El control biológico como depredadores.

3. Otra macrofauna:

Cochinillas (*Isópoda*), milpiés (*Diplópoda*) y otros tipos de larvas de insectos, que actúan:

- Como transformadores de hojarasca con una importante *acción trituradora* sobre el tejido de plantas muertas y sus depredadores (ciempiés, arácnidos grandes y otros tipos de insectos).
- Como *digestores bacterianos* en sus intestinos.

Algunas especies también resultan perjudiciales porque se convierten en plaga.

4. Mesofauna:

Colémbolos y ácaros

(Algunas especies de ácaros y formas de larvas de muchos artrópodos de suelo son lo suficientemente pequeñas como para clasificarse dentro de la microfauna)

Que actúan:

- Como transformadores de hojarasca y micropredadores (forrajeros de hongos, bacterias y depredadores de otros animales del suelo)
- Como predadores de bacterias y hongos

Y así contribuyen en procesos orgánicos de trituración a pequeña escala y ejercen un importante papel regulatorio dentro de la biota del suelo.

Al recrecimiento de los macroagregados a partir de microagregados que ellos forman

5. Microfauna: nematodos y protoctistas que:

- a) Influyen en la tasa de recambio por su papel como forrajeros de raíces (parásitos de plantas), micófagos, bacteriófagos, omnívoros y depredadores,
- b) Ocupan espacios que existen en pequeños poros, en los que viven dependientes de películas de agua,

- c) Representan normalmente una riqueza genérica y de especies muy elevada
- d) Juegan un papel importante en la regulación de abundancia y actividad microbiana,
- e) Como insectos patógenos, representan un importante control biológico.

6. Hongos micorrizógenos arbusculares:

Se asocian con las raíces de las plantas

Mejoran la disponibilidad de nutrientes

Excretan polímeros orgánicos que facilitan la retención de agua y la estructuración del suelo.

De esta manera, reducen ataques patógenos en plantas y mejoran la tolerancia al estrés del medio ambiente.

7. Bacterias formadoras de nódulos en leguminosas

Y, en ocasiones, otros fijadores de nitrógeno microsimbiontes que transforman el nitrógeno atmosférico N_2 , en NH_4^+ , que es asimilable para las plantas.

8. Hongos fitopatógenos, saprotróficos y antagonistas: que determinan o median (en diferentes casos) en:

La viabilidad de cultivos, y la rotación del C orgánico en descomposición, y enfermedades de las plantas,

Y contribuyen al potencial control biológico de plagas y enfermedades.

Los resultados gráficos obtenidos indican los principales grupos funcionales en suelos agrícolas, clasificados de acuerdo con dominios y reinos, tamaños y procesos de los ecosistemas (Fig. 3.5).

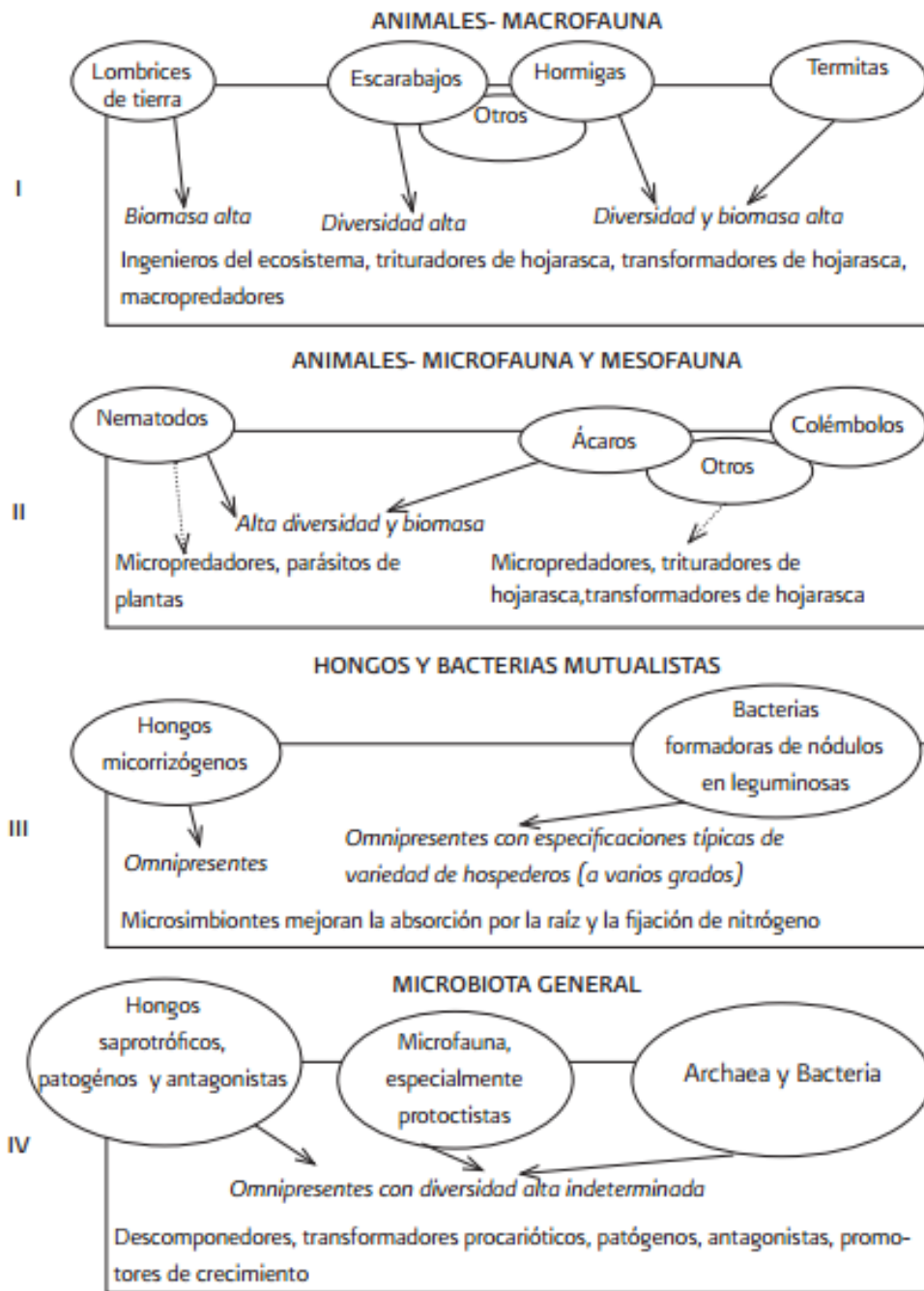


Fig. 3.5. Principales grupos funcionales, clasificados de acuerdo con dominios y reinos, tamaños y procesos de ecosistemas. From: *Conservation and Sustainable Management of Below-Ground Biodiversity (CSM-BGBD)*

Nota a la fig. 3.5: la fauna se clasifica de acuerdo con el ancho de su cuerpo: macrofauna >2.0 mm; mesofauna 0.1-2.0 mm; y microfauna <0.1 mm. Por su parte, nematodos y protoctistas pueden considerarse como componentes de la microbiota general, un grupo que incluye muchos organismos con papeles especiales y una diversidad de descomponedores genéricos. Además, varios de estos grupos taxonómicos son muy importantes por sí mismos como contribuyentes a la diversidad biótica en general; por ejemplo, escarabajos, hormigas, lombrices de tierra, enquitreidos, arañas, ácaros, nematodos y, posiblemente, protoctistas; todos ellos conforman un gran número de especies, al compararse con otros grupos taxonómicos superiores (Tabla 3.6.). En este contexto, la distribución geográfica, la introducción de especies exóticas e invasivas, y la pérdida de especies endémicas, también representan factores de interés y preocupación.

3.6. Papel del factor biológico de Jenny en los procesos de formación y mantenimiento del suelo. Introducción a la edafo-bio-diversidad

Durante mucho tiempo, y a escala global, la degradación de la MO se ha interpretado como un proceso dependiente de las características químicas y de las condiciones climáticas de humedad y temperatura (Fig.3.6).

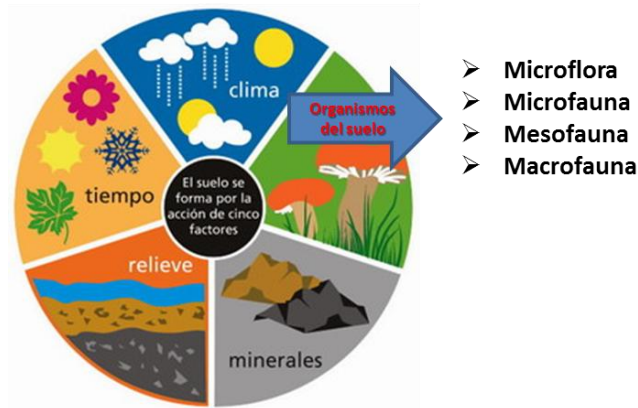


Fig. 3.6. Factores de formación de suelo. El factor biológico de Jenny

La descomposición de la masa orgánica (bio, copro, necro, neomasa) que aparece en el suelo es un paso clave en el ciclo del C, N, P, S y de los nutrientes, y se consigue mediante la actividad conjunta de los microorganismos y de la fauna del suelo.

La actividad alimentaria de la fauna del suelo se pueden utilizar como un indicador de su situación biológica (Gongalsky et al., 2004).

Por simplicidad, un índice general de la actividad trófica puede medirse usando la actividad alimentaria de cada grupo animal por sí sola (en lugar de intentar medir la descomposición por todos los organismos componentes en el sistema).

Pero dada la complejidad ecológica de la edafo-fauna, por la que el mismo grupo puede funcionar a diferentes niveles tróficos, aún no se conocen claramente los patrones generales de la composición de la comunidad que influyen en la descomposición "in situ" de la MO de una manera predecible (Hattenschwiler et al., 2005).

Ello tiene repercusiones, porque la descomposición de las estructuras y macromoléculas subsiguientes, que realizan los microorganismos del suelo, está muy facilitada por la degradación mecánica, enzimática y metabólica del material residual por los invertebrados del suelo (Hattenschwiler et al., 2005; Lavelle P (1997); Gestel et al., 2003; Vetter et al., 2004).

El factor biológico de formación de suelos y, en particular, la intervención de los microorganismos, sólo se aceptaba a escala local, mediante actividades enzimáticas que aportaban al medio. Con ellas y a modo de exodigestión, de la MO se liberaban, tras la alteración de sus estructuras y degradación de polímeros conformacionales, los nutrientes precisos, como si de una despensa de nutrientes fuera, y de la que bacterias, arqueas y hongos disponían (Cole et al, 2004).

La actividad trófica de la fauna del suelo se ve limitada tanto por factores físicos como biológicos:

- la temperatura y la humedad del suelo (Gongalsky et al., 2008)
- la estructura de perfil del suelo (Gongalsky et al., 2004)
- la presencia de hojarasca encima del suelo (Rombke et al., 2006)

- la edafo-química (después de fertilización, encalado o contaminación) (Filzek *et al.*, 2004; Geissen, y Brummer, 1999),
- la calidad del sustrato trófico (Hamel *et al.*, 2007; Osler y Sommerkorn, 2007)
- la composición de la comunidad faunística del suelo (Helling *et al.*, 1998).

Hasta 1980, se atribuía a la actividad de las lombrices de tierra un papel primordial en la evolución de la MO, aunque aparecían opiniones contradictorias, al observar que la cantidad de MO captada por las lombrices no tenía una contrapartida satisfactoria en la formación de biomasa (<10%) (Petersen y Luxton, 1982), ni en la de complejos órgano-minerales. Además, el influjo sobre el nº y biomasa de población de microorganismos tampoco era importante.

Y todo ello, a pesar de que la suma de estrategias y herramientas enzimáticas adecuadas que se ponían a disposición de cada proceso degradativo eran las óptimas (Heemsbergen *et al.*, 2004) y en su caso, con fuentes, suficientemente redundantes, que permitían adaptarse a las variables condiciones edáficas en donde se desarrollara la actividad (Mulder, 2006).

Sin embargo no hay que olvidar que la eficacia de un proceso enzimático no es necesariamente proporcional a la concentración real del catalizador, a la velocidad de trabajo catalítico y a la redundancia para la formación de los conjuntos enzimáticos, ya que lo que tiene significado es el mantenimiento constante de la generación de productos (degradación).

Esto último precisa de un ritmo armónico de desaparición (consumo o inmovilización) de los productos de reacción, ya que estas reacciones catalizadas están sujetas a mecanismos de retrocontrol o inhibición, a su vida media corta, a la accesibilidad enzimas-sustrato, y tener en cuenta la disponibilidad limitada de los sustratos por acción secuestrante de la superficie activa de los componentes minerales, entre otras circunstancias, que permiten que el factor biológico funcione con una actitud conservadora de la MO (satisfacción nutricional estricta de los propios individuos responsables de la síntesis de enzimas).

Para medir la actividad de la edafo-fauna como una función de la descomposición de la MO, en 1990, Von Törne desarrolló el ensayo en “lámina de cebo”. Actualmente, esta técnica, que permite medir a la actividad alimentaria de la fauna en diferentes perfiles y a distinta profundidad, está introducida en el estudio de estrategias de microcosmos (Helling *et al.*, 1998), mesocosmos (Vetter *et al.*, 2004) e investigaciones “in situ” (Rombke *et al.*, 2006), y aplicada con gran éxito en los estudios ecotoxicológicos (Filzek *et al.*, 2004; Forster *et al.*, 2004). Es una alternativa a los métodos que usan bolsas de basura o bastoncillos de algodón, que son principalmente indicativos de la actividad microbiana del suelo (Gestel *et al.* 2003).

Desde el primer momento, los estudios “in situ” con “lámina de cebo” aceptaron que era difícil separar los efectos de la actividad alimentaria de la fauna y de los microorganismos. Sin embargo, los estudios, tanto en microcosmos como en campo, han demostrado que la **macrofauna**, como las lombrices de tierra (Forster *et al.*, 2004), **mesofauna**, como enquitreidos microartrópodos, colémbolos (Helling *et al.*, 1998) y ácaros (Rombke *et al.*, 2006) prefieren alimentarse sobre “lámina cebo”. También se ha podido establecer que la actividad microbiana que se desarrolla en suelos forestales, es pequeña en comparación con la actividad de la edafo-fauna (Helling *et al.*, 1998).

Una visión general indica que la actividad alimentaria de un lugar a otro varía entre 0-75%, con una actividad alimentaria media global de 8,5% para la totalidad de las estaciones de estudio. La humedad, la ubicación, el sabor del cebo y la profundidad fueron los principales factores que influyen en la actividad alimentaria. La actividad trófica era más baja en los bordes y más alta en el centro del bosque.

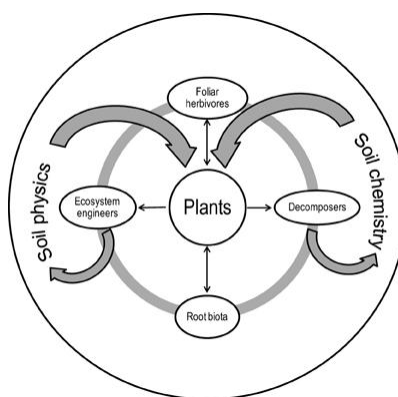


Fig. 3.7. La biota del suelo anélidos (lombrices y enquitreidos) nematodos, ácaros (Acara), colémbolos, (Colémbolae), protozoos, hongos (Fungi), y bacterias, junto a los macroartrópodos (hormigas, arañas, miriápodos, insectos, cochinillas), las raíces de las plantas y sus exudados son los actores principales de este gigantesco escenario de degradación y transferencia de masa, nutrientes y energía, que permiten la vida heterótrofa sobre la Tierra. Además participa en la construcción de bioestructuras que permiten la creación de los nichos vitales y funcionales de todos los animales referenciados. (Fuente: Brussaard (1998))

Así se pudo empezar a comprender que el proceso degradativo de la MO tiene una función primaria: “iniciar un flujo energético que bañe a todo el componente, múltiple y diverso de seres vivos que colonizan cada medio edáfico” (Fig. 3.7).

Una de las causas buscadas para justificar las variaciones en el ritmo de captura de restos vegetales por las lombrices, fue establecer si el concepto de palatabilidad era extensible a la macrofauna del suelo o al menos a este grupo biológico en particular.

En el laboratorio, se encontró que las lombrices muestran una preferencia alimentaria por un sustrato a base de ortiga (Helling *et al.*, 1998), frente a otros cebos a base de restos herbáceos (Hamel *et al.*, 2007).

Esta orientación, permitiría examinar la relación “*in situ*” entre las especies arbóreas dominantes locales y las preferencias alimentarias de la fauna, pues al cebo se incorporaba hojarasca específica (Kratz, 1998). Parece ser que el género *Lumbricidi* prefieren la hojarasca de especies de *Fraxinus* y *Tilia*, y mezclas relativas de ambas parecen estimular una palatabilidad específica de la hojarasca (base del alimento) en el animal (Hendriksen, 1990). En todo caso, el uso de cebos a medida (Hamel, 2007) es una vía de experimentación, de gran interés para la reincorporación de estos animales, en suelos fuertemente degradados, aunque el cebo estándar, es mejor, cuando el suelo está ya en fase de recuperación.

Gongalsky *et al.* (2004) encontraron que la temperatura del suelo influye más que la humedad en la alimentación, pero cuando la temperatura no varía significativamente, la humedad es el principal conductor abiótico de actividad trófica. La actividad alimentaria óptima en el laboratorio es de 5°C (Gongalsky *et al.*, 2008).

Ciertamente cada suelo forestal tiene valores característicos, lo que puede permitir vislumbrar la existencia de un factor de selección de especies, asociado a la temperatura de los suelos forestales, pues en el seno de cada bosque este parámetro no difiere en demasía, dada la capacidad de autorregulación térmica del suelo, donde solo aparecen variaciones en el borde de la masa forestal.

Pero este “efecto de borde” no se limita a los factores abióticos directos. También incluye otros factores bióticos indirectos (Berg y Laskowski, 2009).

La diferencia espacial en la actividad de alimentación de la fauna del suelo puede atribuirse al componente de humedad del “efecto de borde” ya que en esta franja es claramente menor que los incluidos en el interior del bosque (100 m) y más allá del arbolado. Ello tiene importantes aplicaciones en pequeñas áreas boscosas, donde la “franja borde” tiene una gran significación superficial y estos procesos pueden reducirse significativamente a medida que la actividad

alimentaria de la fauna del suelo disminuye, hacia los bordes de bosques más secos, pues la edafo-fauna juega un papel clave en los procesos de descomposición de la MO y el reciclado de nutrientes (Vetter *et al.*, 2004; Osler y Sommerkorn, 2007).

La acidez del suelo se sabe que afecta la distribución en el suelo, tanto de lombrices y artrópodos (Geissen y Brummer, 1999; Joschko *et al.*, 2006; Mulder *et al.*, 2005), pero en un mismo bosque las variaciones del pH del suelo no muestran diferencias significativas, por lo que este parámetro no parece afectar a la actividad alimentaria de la edafo-biota.

Simpson *et al.*, (2012) ponen de relieve los posibles efectos del cambio climático, asociado a la reducción de la humedad del suelo, sobre todo en los pequeños bosques, fragmentados, en función de la actividad faunística alimentaria presente.

La baja precipitación y el déficit de humedad, por su impacto sobre la microbiota, reducen las tasas de descomposición de la hojarasca (O'Neill *et al.*, 2003; Taylor, y Wolters, 2005; Staley *et al.* 2007; Vasconcelos *et al.*, 2007). Su descomposición es un proceso clave en el ciclo de C en los ecosistemas y se estima que contribuirá con hasta 70 % para el flujo de salida anual de C (Aerts, 2006; Lal, 2004).

Pero además este proceso debe de permitir a cada eslabón de la red trófica una ubicación, concreta (microhábitat), que permita satisfacer sus necesidades energéticas, y poner a su alcance (gracias al espacio poral) una solución nutritiva adecuada y un sistema renovador, que permita la entrada, y también la salida de la solución del suelo y de los gases y sus catabolitos.

Los epipedones, si no está aislados por la hojarasca, son muy propensos a la deshidratación, lo que incide negativamente en la velocidad de los ciclos de nutrientes como consecuencia de la disminución de la actividad trófica (Vetter, 2004; Rombke *et al.*, 2006; Osler y Sommerkorn, 2007).

Si bien se observaron pequeñas diferencias visuales en la profundidad de la hojarasca entre los sitios, los estudios de manipulación de la hojarasca han demostrado que el aumento de la profundidad apenas tienen efecto sobre la temperatura y la humedad del suelo (Sayer, 2006). Por lo tanto, las diferencias en profundidad de la hojarasca entre los sitios no parecen tener capacidad para afectar a la actividad alimentaria.

Sin embargo, en la proximidad a los límites (bordes del bosque), se acepta que los parámetros de humedad y temperatura son particularmente variables, (Davies-Colley *et al.*, 2000) y la actividad alimentaria de los invertebrados del suelo está fuertemente correlacionada con la disminución del gradiente de humedad que se produce en su proximidad (Herbst 2008).

Ya en 1995, Chen *et al.*, encontraron en los suelos de bosque una variabilidad de la humedad mayor, en los 15 m próximos a la orilla, y de forma paralela la mayor parte de la actividad alimentaria se producía en los 2 cm de profundidad de la hojarasca (Rombke *et al.*, 2006; Filzek *et al.*, 2004; Hamel *et al.*, 2007).

De forma paralela se detectó, que en los bordes del bosque la actividad alimentaria principal se desarrollaba en la superficie, mientras que en el centro del mismo ocurría en profundidades.

La menor humedad del suelo en los bordes avoca a que el componente arcilloso del suelo se compactara y endureciera, lo que limitaba el movimiento vertical de invertebrados del suelo. Eggleton *et al.* (2009) demostraron que la reducción de la humedad del suelo conlleva un efecto negativo muy significativo en la abundancia de especies epigeas (alimentación de superficie) y especies endogeas (alimentación sub-terrestre). A esto se le empezó a llamar en el ámbito forestal “efecto de borde”.

Queda claro que la actividad de la macrofauna participa directamente en la formación de microhábitats para el resto de individuos de menor tamaño, como iremos viendo en el desarrollo de este apartado de la Tesis Doctoral, (Fig.3.8.).

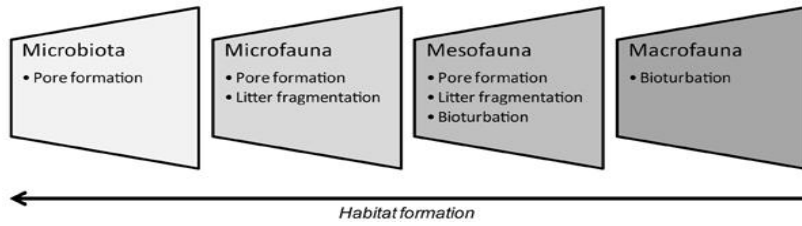


Fig. 3.8. Impacto retroactivo de la actividad de la macrofauna sobre los animales menores y los microorganismos (Fuente: Scheu and Setälä, 2002)

Los conjuntos de invertebrados de tamaño superior a 2mm (macrofauna) que componen el conjunto de la macrofauna son muy variados (Fig.3.9)

- Gusanos de tierra y gusanos blancos o enquitreidos (Anélidos)
- Escarabajos, termitas y hormigas (Insectos)
- Diplópodos y quilopodos (Miriapodos), arácnidos (Arácnidos),
- Isópodos (Crustáceos), babosas y caracoles (Moluscos)



Fig. 3.9. Muestrario de la macrofauna del suelo. (Fuente: Web libre)

3.6.1. Biodiversidad: Servicios ecosistémicos de la biodiversidad en los ecosistemas edáficos, (Kibblewhite et al., 2008).

- Transformaciones del C.
- Ciclo de los nutrientes.
- Creación y mantenimiento de las estructuras del suelo.
- Regulación de las poblaciones biológicas.

Servicios generados por la macrofauna

- Mezcla de residuos vegetales
- Estabilidad del suelo (casting)
- Formación de estructuras del suelo que a su vez generan:
 - Control de la infiltración de agua
 - Aireación e intercambio de gases
 - Disponibilidad de nutrientes
 - Filtración y eliminación de pesticidas

Esta exposición deja claro que la heterogeneidad de distribución de propiedades es extensible a todo tipo de suelos. Y el tamaño, forma, relaciones de convivencia, de transferencia de masa y de energía, preferencias alimentarias y un largo etc. de cada animal lo avalan.

Edafológicamente la macrofauna funcionalmente se clasifica de la siguiente forma:

- Ingenieros del suelo (lombrices de tierra, termitas, hormigas)
- Rizofagos (enquitrédos, gusanos blancos).
- Ingenieros de la hojarasca y detritívoros (cochinillas, ciempiés...).
- Predadores (arácnidos, escolopendras, escarabajos).
- Fitofagos (babosas, caracoles).

3.6.2. Clasificaciones funcionales.

Las "clasificaciones funcionales" actuales sólo pueden ser considerados como "grandes grupos" conectados a "importantes funciones" (*Lavelle, 2002*) y, por lo tanto, ha habido una demanda a ser más riguroso en la aplicación de sus criterios de definición (*Brussaard et al., 1997*). Aunque los números, sus pesos y tamaños son relativamente fáciles de medir, cuantificar la contribución de la fauna del suelo a los procesos del suelo requeriría la incorporación de información adicional sobre las actividades de los animales, sus estilos de vida, hábitos de alimentación, tasas de reproducción y estrategias reproductivas. En otras palabras, la definición de "grupos funcionales" no sólo implicaría la asignación de funciones específicas para determinados taxones (o grupos mixtos), sino también la integración de la física, química, biología y climático del suelo tierra con las actividades interactivas de los organismos que viven en él (tanto por encima y por debajo del suelo). Más específicamente, un refinamiento adicional de las clasificaciones funcionales de fauna del suelo implicará incluir los siguientes aspectos:

- (i) Debido a que estas agrupaciones son unidades agregadas cuya definición se asocia con cierto grado de arbitrariedad (*Bengtsson, 1998*) e incluyen un número variable de taxones, la definición de un grupo funcional con respecto a una determinada función podría no encajar con respecto a otra.
- (ii) Algunos grupos están asociados con más de una función; Por lo tanto, deberíamos

- estar cambiando el enfoque de "grupos centrados en los procesos" por el de "organismos centrados en este u otro proceso" (*Hodkinson y Wookey, 1999*).
- (iii) Sus actividades funcionales podrían separarse temporal y/o espacialmente y diferentes grupos podrían actuar en distintas etapas de un proceso en particular (por ejemplo, descomposición) o a diferentes profundidades a lo largo de un perfil (*Clapp et al., 1995*).
 - (iv) Los organismos pueden realizar diferentes funciones según el tiempo y momento vital (*Lavelle, 1996*). Los estados inmaduros (juveniles, larvas) pueden dominar en número, en hábitats particulares o en periodos específicos (*Vineesh et al., 2007*), y tener necesidades diferentes en alimentación, en eficiencia asimiladora y en cargas y contenido de sus deyecciones (*Luxton, 1972*).
 - (v) Muchos procesos del suelo están íntimamente acoplados: por ejemplo, la descomposición de MO, la formación de MOS, el ciclo de nutrientes, la productividad primaria, la génesis de agregados o de micro-hábitats, el nivel de hidratación del sistema suelo, la capacidad de alteración de las arcillas.
 - (vi) Los efectos "Saneamiento" de *Van der Drift, (1965)* resultantes de la captura de productos orgánicos específicos (ácaros que se alimentan de hongos productores de antibióticos) (*Luxton, 1972*) podría favorecer el crecimiento de otros microorganismos, pero también su desaparición, cuando el nivel de concentración supere el "umbral de toxicidad". Del mismo modo, el consumo selectivo de hongos patógenos por lombrices de tierra podría mejorar o reducir su incidencia agrícola (*Moody et al., 1995*).
 - (vii) Las características del suelo (por ejemplo, su textura y estructuras derivadas, las condiciones de humedad, pH) alteran la función jerárquica de la edafo-biota en los procesos edáficos. Así, en suelos arenosos, las lombrices endogeicas desempeñan un papel importante en la formación y mantenimiento de su estructura agregacional, mientras que en suelos arcillosos desarrollan un papel secundario y el efecto de las raíces y los materiales orgánicos se vuelve predominante (*Blanchart et al., 1999*). También, los efectos de las comunidades microartrópodos sobre la mineralización de N parecen ser mayores en condiciones más secas (*Persson, 1989*), posiblemente debido al efecto regulador que ejercen sobre las poblaciones enquitreidos, que no operan si no es con altos contenidos de humedad (*Huhta et al., 1998*).
- La influencia del pH del suelo en la conformación de comunidades edafo-bióticas es un buen ejemplo. *Graefe y Beylich (2003)*, establecieron un valor umbral de 4,2 (pH CaCl₂), por debajo del cual, estas comunidades cambian sus especies y funcionalidades asociadas, lo que trasciende en el desarrollo de diferentes tipos de humus. Esto podría explicar por qué en los suelos minerales, la macrofauna en general, y las lombrices de tierra en particular, se espera que sean el componente faunístico clave, mientras que en los suelos orgánicos ricos en otros organismos de menor tamaño (por ejemplo, ácaros oribátidos y enquitreidos) pueden desempeñar un papel más determinante en los procesos del suelo (*Luxton, 1972; Laakso Setälä, 1999*). Por ello, del encalado (práctica común para elevar el pH del suelo en ámbitos agrícolas) se espera que potencie la transformación de SOM y acelere el ciclo de nutrientes; sin embargo, esto no siempre ocurre. Así, *Gray et al. (2003)* encontraron que, a pesar del aumento de la productividad de la planta y el cambio de composición de la biota del suelo, el encalado no tuvo ningún efecto detectable sobre la respiración del suelo. Esta discrepancia se explica como resultado de pH del suelo no aumenta más allá del punto de inflexión de 4,2 si se aplica cal para suelos minerales, lo que favorece especies intermedias (*Graefe y Beylich, 2003*).
- (viii) Otro ámbito de revisión pretende conocer si es factible extrapolar los buenos resultados obtenidos para cualquier proceso en un suelo dado de un determinado ecosistema y transferirlos a otro proceso y ecosistema (*Loreau et al., 2001*). Por ejemplo, en pastizales templados sobre los que, la producción primaria y la

retención de nutrientes parecen estar bajo control directo de la planta, no parecen estar relacionados con otros procesos tales como la rotación de SOM y el reciclado de nutrientes, que está bajo control microbiano

- Ya que el clima, que opera a gran escala de espacio y tiempo, es el principal factor determinante de la fauna del suelo, que contribuye a los procesos del suelo en una escala global (*Swift et al, 1979; Lavelle et al, 1993*), las clasificaciones funcionales podrían ser estructurado de una manera diferente y en diferentes biomas. *Lavelle et al. (1997)* dan algunos ejemplos interesantes de desaparición y sustitución funcional de los diferentes grupos de animales del suelo en respuesta a los cambios latitudinales.
- la alta acidez y condiciones de encharcamiento que impiden que los ingenieros del ecosistema tengan éxito en permitir su intervención a otros invertebrados (isópodos y coleópteros, gasterópodos, diplópodos, ciempiés, larvas de dípteros y enquitreidos) admitiendo actividades similares, aunque limitadas;
- las lombrices de tierra tienden a estar mejor representados en las praderas situadas en zonas húmedas que en las zonas boscosas y secas, mientras que los artrópodos parece ser predominante en los ecosistemas donde lecho de hojarasca sea suficiente y está disponible.
- en climas fríos y templados las lombrices se alimentan de más MO y la proporción de gusanos endógeos es menor, mientras que los climas más cálidos es probable que cambien las comunidades de lombrices con un aumento relativo de las poblaciones endógeas y, por tanto, una mayor actividad en las capas más profundas;
- en los suelos tropicales, existe una relación inversa entre las lombrices y termitas, con predominio de las termitas durante las estaciones secas (formación de madera rica en celulosa) y lombrices de tierra durante los húmedos (formación de tejidos vegetales ricos en agua, y humectación de tejidos).

4. LA BIODIVERSIDAD DEL SUELO. GRUPO A GRUPO. (REVISIÓN ESPECIAL PARA LA DOCENCIA.)

4.1. La Macrofauna del suelo

4.1.1. Ingenieros del terreno:

4.1.1.1. Las lombrices de tierra

Las lombrices de tierra son anélidos oligoquetos clitelados macroscópicos. Viven en el suelo. La biomasa y actividad global de oligoquetos aporta un 80% (51g m^{-2}) y cada bioma se coloniza por un solo tipo de lombriz. Mientras el bosque permanece, su valor, dentro del conjunto de invertebrados es estable. El 20% de la biomasa restante pertenece a las termitas (*Isóptera*) hormigas (*Himenópteros*), quilópodos y diplopodos que en el pastizal están poco representados.

Las lombrices de tierra se ubican en suelos de clima templado y tropical, siendo reconocidas como uno de los principales motores biológicos en sus agrosistemas, aunque se reparten por todo el mundo, incluso en la Antártida. Con 23 familias, más de 700 géneros y más de 8000 especies, aunque de su gran mayoría sólo se conoce el nombre y su morfología. Las lombrices de tierra constituyen la mayor biomasa animal en la mayoría de ecosistemas templados y tropicales terrestres, dominan el mundo de los invertebrados del suelo, incluidos los artrópodos. La tierra de cultivo puede contener entre 50-300 lombrices/ m^2 de suelo, o poblaciones aún mayores en suelos muy orgánicos. Un área similar de pastizal o de bosque templado tendrá 100-500 lombrices. Sobre la base de su biomasa total, las lombrices de tierra son el grupo predominante de invertebrados en la mayoría de los suelos, aunque las hormigas no le van a la zaga

En vertical, la distribución de los invertebrados indica que la mayor parte se encuentra por debajo de los 20 primeros cm, mientras que en la parte superior se encuentra solo el 72%. Mientras que en el pastizal la mayor parte de la fauna se encuentra en superficie (Fig. 4.1).

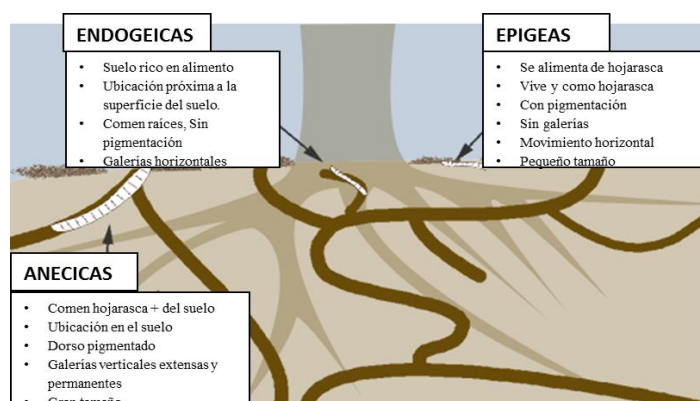


Fig. 4.1. Distribución edafo-espacial (horizontal y vertical) de las lombrices de tierra (Fuente: Great lakes Word match)

Las lombrices de tierra más adecuadas para la mejora de los suelos agrícolas pertenecen a la familia *Lumbricidae*, que incluye los géneros *Lumbricus* y *Aporrectodea*.

Lumbricidae es originaria de Europa y han sido transportados antrópicamente a muchas partes del mundo. La penetración fue debida a los colonos (en macetas con plantas). Se distribuye por las vías fluviales. Generalmente, *lumbricidae* son más comunes y abundantes en suelos francos, franco arcillosos y suelos limosos, que en suelos arenosos y franco arcillosos. El regadío incrementa su número, y la población tiende a aumentar con el nivel de MO del suelo y se reduce como consecuencia de la labranza y la aplicación de agroquímicos.

Las lombrices participan activamente en el transporte vertical de la MO (bioturbación), modifican las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, juegan un papel crucial en la mejora de la estructura del suelo y en la aceleración de la descomposición de la MO e indirectamente en el reciclado de nutrientes (Edwards y Bohlen 1996; Lavelle y Spain 2001; Domínguez et al. 2004).

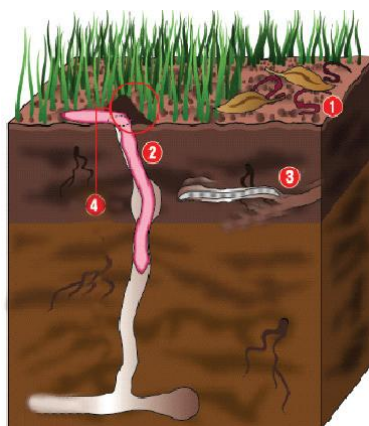
Se extienden desde unos centímetros a dos metros de longitud y temporalmente se encuentran en todas las profundidades del suelo. Son organismos muy importantes para mantener la fertilidad del suelo. Se alimentan de la MO del suelo, que digieren en base a microorganismos porque no tienen los enzimas digestivos precisos para romper la estructura celular del material vegetal, lo que significa que deben confiar en microorganismos insertos en su intestino para desarrollar la degradación. Para cubrir sus necesidades caloríficas diarias, las lombrices deben ingerir entre 10 y 30 veces su peso corporal.

El suelo “pasa” a través de la lombriz de tierra y especies como *Lumbricus terrestris* depositan su copromasa en la superficie conformando ya micro-agregados. En los suelos que contienen gran cantidad de lombrices, la tierra se mezcla regularmente gracias a esta actividad, y pueden ser trasladados anualmente a la superficie por esta acción hasta 5 mm de material de suelo fresco. Las distintas especies de lombrices tienen estrategias vitales diferentes, ocupan nichos ecológicos distintos y se han clasificado en tres categorías ecológicas, sobre la base de su alimentación y de la zona del suelo en la que viven: epigeas, anécicas y endogeas (Bouché 1977).

Para extraerlas del suelo basta utilizar la acción irritante de una solución de mostaza.

1.a Clasificación por su posición espacial en el suelo

Las diferentes especies de lombrices de tierra habitan distintas partes del suelo y usan distintas estrategias de alimentación. Ellos se pueden separar en dos grandes grupos funcionales que reúnen tres grupos ecológicos a base de su alimentación y hábitos de formación de galerías (Jones et al., 1994). Así se dice (Fig. 4.2)



- 1 = especies epigeicas, Galerías horizontales
- 2 = especies anécicas, Galerías verticales
- 3 = especies endogeicas.
- 4 = deyecciones sobre la superficie del suelo.

Fig. 4.2. Distribución especial de los tres grupos ecológicos de gusanos de tierra. (Fuente: Bouché, 1977):

1.a.1. Especies de superficie del suelo y la hojarasca - especies epigeas.

- Por lo general son pequeñas, (1-5 cm de longitud), y de color rojo oscuro. Se adaptan a condiciones, muy variables, de humedad y temperatura del epipedón.
- Viven en la superficie del suelo, entre la hojarasca superficial, dentro de la primeros centímetros del suelo, en capas humus, estiércol, y algunas veces compost.
- Tienen poca probabilidad de sobrevivir en ambientes con bajo nivel de MO. Forman pocas o ninguna galería, y se alimentan, en la superficie del suelo, de la trituración y descomposición de restos orgánicos vegetales.
- Tienen vida relativamente corta, equilibrada por altas tasas reproductivas (100 capullos por año, de rápida maduración, 45 días). Sobreviven a la sequía en la etapa del capullo. Están sometidas a predación muy intensa por aves, mamíferos (jabalí, topo, tejón) y artrópodos.
- Destacan *Dendrobaena octaedra*, *Lumbricus castaneus* y *Eisenia fétida*.
- Depositán sus deyecciones y mudas en la superficie del suelo (Fig. 4.3)



Fig. 4.3. Deyecciones holoorgánicas de *Postandrilus majorcanus*, (Fuente: Domínguez, J., Aira, M. y Gómez-Brandón, M. 2009)

Lombriz epigea que las deposita en la superficie del suelo, ejemplo de velocidad de crecimiento, intensa actividad metabólica y productividad en los ecosistemas templados.

1.a.2. Especies de la parte superior del suelo - especies endogeas.

- Viven en el subsuelo. Casi nunca van a la superficie. Algunas especies viven y se mueven entre los estratos superiores del suelo. Generan un sistema de galerías temporales, muy ramificadas y horizontalmente orientadas, que se rellenan con sus restos de muda y residuos intestinales que se depositan a la par que se mueven el animal de forma paralela a la superficie (190 T/ha/año de suelo de pradera).
- Por lo general son de color suave, predominando del rosa a gris claro. De tamaño es entre mediano y grande (1-20 cm de longitud).
- Su longevidad es intermedia con un corto tiempo de generación.
- Son geófagas, se alimentan de la MO humificada asociada a partículas minerales (Complejos órgano-minerales).
- Soportan una depredación relativamente baja: aves (que las sacan de sus galerías), artrópodos depredadores y mamíferos.
- Las especies más significativas: *Allolobophora icterica*, *Octolasion cyaneum* y *Aporrectodea caliginosus*.

1.a.3. Especies de galerías profundas - especies anécicas. ("los rastreadores nocturnos")

- Especies de interior, viven en galerías verticales que pueden extenderse varios metros (5-6 m) hacia el interior del perfil del suelo. Por las noches emergen a la superficie para alimentarse de Necromasa vegetal (hojas y hojarasca en descomposición).
- Su alimentación principal es hojarasca superficial que ingiere, transforma y mezcla con suelo ingerido, depositando sus deyecciones (durante la noche en sus galerías: 30 t/ha/año según el tipo de pradera) y formando montones de deyección, "basureros" que bloquean la boca de sus galerías y dan lugar a costras (Fig.4.3).
- Su tamaño es grande: 10-110 cm de longitud y de color pardo oscuro.
- El color, varía, siendo rojo, gris oscuro o marrón.
- Las tasas de reproducción son relativamente bajas (*Bouché 1977; Lavelle et al. 1997; Lavelle and Spain 2001; Monroy et al. 2007*).
- Generan agregados de suelo en su intestino (Fig. 4.4 y 4.5).
- Tienen vida larga y familiar, tasa de reproducción baja (12 capullos/año) y largo tiempo de gestación (9 meses) (Figs. 4.6 y 4.7).
- Entre las especies se encuentran *Aporrectodea Giardi*, *Lumbricus terrestris* y *Lumbricus rubellus rubellus*.



Fig. 4.4 Formación de bioestructuras por las lombrices (Fuente: Ramírez, et al., 2013)

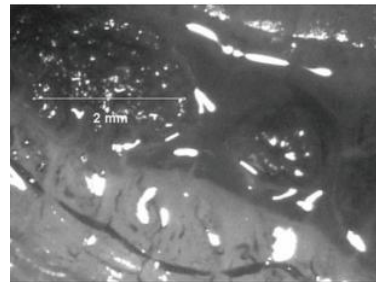


Fig. 4.5. Formación de agregados en el interior del intestino de una lombriz (Fuente: Ramírez, et al., 2013)



Fig. 4.6 Las lombrices son hermafroditas. Apareamiento de la *L. terrestris*, y los capullos de lombrices. Las lombrices se aparean periódicamente durante todo el año, excepto cuando las condiciones ambientales son desfavorables. Los gusanos forman tubos de limo orgánico para ayudar a adherirse entre sí durante la cópula, que puede llegar a tardar hasta una hora (Fuente: M. Bartlett)



Fig. 4.7 Después de que los gusanos se separan, cada uno de ellos produce un capullo. Uno o dos gusanos eclosionan de un capullo después de varias semanas. Capullos *L. terrestris* son alrededor de un 0,6 cm de largo (Fuente: Edwards, C.A. Ohio State University, Columbus).

1.b Acciones generales de las lombrices de tierra, asociadas a su alimentación

Las lombrices pueden utilizar diferentes estrategias de alimentación, desde mecanismos no selectivos en los que engullen todo el suelo, hasta estrategias selectivas de apacentamiento (*grazing*), y parece que tienen la capacidad de obtener energía tanto de fuentes vivas de C, como muertas (Domínguez et al. 2003; Aira et al. 2008).

1.b.1. Especialización edafo-funcional de las lombrices de tierra

- **Ingenieros del ecosistema** son lombrices endogeas y anécicas, afectan a la disponibilidad de recursos por parte de otros organismos al modificar el ambiente físico. Las endogeas viven a mayor profundidad y se alimentan de suelo y de la materia orgánica y microbiana asociadas.

Tienen poca pigmentación, construyen sistemas de galerías horizontales muy ramificadas, que llenan con sus propias deyecciones mientras se mueven por el horizonte orgánico-mineral del suelo. Presentan tasas de reproducción más bajas y ciclos de vida más largos que las endogeas, siendo más resistentes a períodos de ausencia de alimento. Se alimentan de suelo y generan deyecciones en forma agregada.

- **Transformadores del mantillo** son lombrices epigeas y se encuentran dentro de la hojarasca en la superficie del suelo (Bouché, 1984). Sus actividades se reducen a unos pocos centímetros, aunque son vitales para una gran parte de la microflora y fauna edáficas (Lavelle, 1997).

Pigmentadas, de pequeño tamaño, con alta tasa de actividad metabólica y reproductiva, desmenuzan la materia orgánica (restos vegetales, heces animales, etc.), modificando sus propiedades físico-químicas, facilitando su disposición a la microflora para una ulterior descomposición y realizan deposiciones holoorgánicas (Liu y Zou, 2002) generando un efecto indirecto de agregación debido al ataque microbiano de sus heces (Domínguez et al., 2009; Lores et al., 2006).

1.b.2. Efectos de las lombrices de tierra en la estructura de las comunidades microbianas.

Aunque todavía no está claro el nivel trófico que ocupan las lombrices de tierra, es muy probable que combinen hábitos detritívoros y microbívoros. En este sentido, los efectos de la fauna microbívoros sobre la actividad microbiana y la mineralización de nutrientes son generalmente positivos. La estimulación de la mineralización de los compuestos carbonados se debe al aumento de la actividad de las poblaciones microbianas y de la tasa de reposición de las poblaciones microbianas consumidas, mientras que el aumento de la mineralización de N se debe fundamentalmente a la excreción directa del exceso de N.

En general, los microbívoros tienen eficiencias de asimilación más bajas que los microorganismos sobre los que “pastan”, y por eso excretan los excedentes nutricionales en formas biológicamente disponibles (así por ejemplo los protozoos bacterívoros liberan alrededor de un tercio del N consumido (Bardgett, 2005) y lo mismo ocurre con los nematodos en el ámbito forestal. Esta liberación de nutrientes constituye de hecho una removilización de aquellos nutrientes que estaban secuestrados en la biomasa microbiana, y se conoce como “bucle microbiano” (Clarholm, 1994).

Las técnicas de análisis de los ácidos grasos de los fosfolípidos (PLFAs: phospholipid fatty acids) revelan que las lombrices tienen un gran impacto en la estructura y en la función de las comunidades microbianas (Zelles, 1999). En este sentido, experimentos realizados por los autores han mostrado que la presencia y la actividad de las lombrices reduce hasta cuatro o cinco veces la biomasa microbiana viable de la MO en descomposición, medida como el contenido total de ácidos grasos de los fosfolípidos (PLFAs), después un mes de actividad en comparación al control sin lombrices. La actividad de las lombrices también reduce la proporción de PLFAs de hongos / bacterias lo que indica que la disminución de PLFAs fúngicos es proporcionalmente mayor que la de PLFAs bacterianos.

Algunos de estos PLFAs específicos se pueden utilizar como biomarcadores para determinar el

efecto de las lombrices en la presencia y la abundancia de determinados grupos microbianos; así se ha escogido la suma de los PLFAs característicos de bacterias Gram-positivas (PLFAs ramificados iso y anteiso), de bacterias Gram-negativas (PLFAs monoinsaturados y con grupos ciclopropil) y de actinomicetos (PLFAs ramificados 10Me) para representar la biomasa bacteriana; y un biomarcador fúngico para determinar su biomasa (Frostegård y Bååth 1996; Zelles 1997). Encontramos que la abundancia tanto de bacterias como de hongos se vio que disminuía drásticamente por acción de las lombrices después de un mes de actividad. Las lombrices pueden reducir la biomasa microbiana directamente mediante consumo selectivo de bacterias y hongos (Schönholzer *et al.* 1999) o indirectamente acelerando drásticamente la reducción de los recursos microbianos. De la predación de hongos también se interesan intensamente las hormigas.

Las tasas de crecimiento bacteriano pueden medirse mediante la incorporación de [metil-3H]-leucina (*Leu*) según el método de microcentrifugación (Bååth *et al.* 2001) y del crecimiento fúngico midiendo la incorporación de acetato [1,2-¹⁴C], en la molécula de ergosterol (Bååth 2001). La actividad de las lombrices produce una gran disminución de la tasa de crecimiento bacteriano y sin afectar a la tasa de crecimiento fúngico después de un mes de actividad.

Los estiércoles animales son ambientes ricos en microorganismos en los que las bacterias constituyen la fracción más grande, con los hongos principalmente esporulados (latentes); además, las primeras fases de la descomposición en estos residuos orgánicos están dominadas primordialmente por las bacterias debido a la disponibilidad de agua y sustratos fácilmente degradables.

Por lo tanto, es de esperar que la actividad de las lombrices afecte a la tasa de crecimiento bacteriano en mayor grado que al crecimiento fúngico. Además, la disponibilidad de carbón es un factor limitante para el crecimiento de las lombrices y se ha señalado que las lombrices y los microorganismos pueden competir por el carbono (Tiumov y Scheu, 2004). La actividad de las lombrices pudo haber reducido la cantidad de recursos disponibles para las comunidades microbianas, y consecuentemente la tasa de crecimiento bacteriano. Sin embargo cabría esperar que la tasa de crecimiento fúngico disminuya posteriormente, durante la etapa de maduración, una vez que los recursos menos recalcitrantes se hubieren agotado.

Como se ve en párrafos anteriores, hay bastantes evidencias que sugieren que las lombrices y otros animales microbívoros del suelo aumentan la actividad microbiana en primer término. Como consecuencia, la actividad de las lombrices reduce la disponibilidad de recursos para las comunidades microbianas, y posteriormente y de forma consecuente, su actividad. Así se encuentra que la actividad microbiana, medida como respiración basal, disminuye después de un mes de actividad de las lombrices.

El C orgánico consumido por las comunidades microbianas heterótrofas se reparte entre la producción de biomasa microbiana, la excreción de metabolitos y la respiración. La proporción de carbono del sustrato retenido como biomasa microbiana en relación al carbono respirado como CO₂ depende de la eficiencia del crecimiento microbiano (es decir, la eficiencia con la que los sustratos son incorporados como biomasa bacteriana y fúngica o transformados en subproductos), así como del grado de protección de la biomasa microbiana en el suelo y de la tasa de descomposición de los subproductos bacterianos y fúngicos por otros microorganismos.

Cuanto más baja sea la eficiencia de crecimiento microbiana o menos protegida esté la biomasa, mayor será la cantidad de carbono perdido como CO₂. Así, el cociente metabólico o actividad específica de la biomasa microbiana ($q\text{CO}_2$; respiración microbiana por unidad de biomasa) se puede usar como una medida de eficiencia microbiana, de forma tal que valores más altos de $q\text{CO}_2$ indican que las comunidades microbianas están bajo condiciones de mayor estrés, y que destinarán menos energía metabólica a procesos de biosíntesis, mientras que se gastará una porción importante en el mantenimiento de las células (que se perderá como CO₂). En este caso nos encontramos con que la actividad de las lombrices redujo el cociente metabólico después un mes de actividad, lo que indica que las comunidades microbianas utilizaron la energía

disponible más eficazmente en presencia de lombrices. Como consecuencia, el sistema funciona mucho mejor, como se muestra por el incremento abrumador en la tasa de descomposición de MO y en la tasa de mineralización de N.

4.1.1.2. El topo: predador de lombrices que viven siempre (o casi) en el suelo:



Fig. 4.8. El topo (Fuente: A. Jones)

Pequeños mamíferos adaptados a un estilo de vida subterránea. De la familia Talpidae, orden Soricomorpha, se encuentran en la mayor parte de América, Asia y Europa. En Eurasia predomina el orden Talpinae y la familia Talpidae comprende tres subfamilias. Talpinae (topos) Uropsilus (musarañas), en su mayoría fosoriales (cavadores) y Desmaninae (los desmanes, subacuáticos). Miembros de fósiles, en Europa datan del comienzo del Eoceno (hace 50 millones de años), en América del Norte de principios del Oligoceno (hace 35 millones de años), y en Asia aparecen en el Mioceno tardío (hace 10 millones de años).

Al género *Talpa* le acompañan *Mogera*, *Parascaptor*, *Euroscaptor*, *Scaptochirus*, *Nesoscaptor* y *Scaptonyx* (Stone, 1996).

De cuerpo cilíndrico, cubierto de un pelaje denso (aunque no siempre) y aterciopelado, sus orejas sin pabellón auditivo externo, de ojos poco visibles y muy rudimentarios y hocico apuntado, con extremidades posteriores reducidas y cortas, y las anteriores poderosas con grandes patas adaptadas para cavar. Es un mamífero homeotermo. No entran en latencia (Fig. 4.8). Vive durante largos periodos de su vida en huras o cavidades subterráneas. Dada su especialización como minador, escarba sus galerías y túneles, de hasta 150 m de longitud. Su sentido de la vista apenas funciona. Conservan la visión fotópica, y con baja agudeza visual residual, pero suficiente para desarrollar su papel como predador y realizar el mantenimiento de sus túneles (Fig. 4.9). Elige los suelos húmidos (praderas naturales y suelos de regadío) y rechaza los suelos arenosos o muy rocosos (al no poder sostener la galería o escavarla).



Fig.4.9. El topo conserva la visión fotópica, (Fuente:Campbell et al. Wikifaunia)

El trabajo lo realizan gracias a las patas delanteras, polidáctilas, (con cinco dedos articulados) y

un prepulgar (Fig. 4.10)



Fig. 4.10. Sus patas son polidáctiles. (Fuente: Mitgutsch, Universidad de Zurich)

Tienen 5 huesos articulados y un prepulgar, que le ayuda en la excavación junto al pulgar regular, conformado por un solo hueso en forma de hoz, que procede de la transformación del hueso sesamoideo transformado en la muñeca durante la embriogénesis. Tiene relación con un exceso de testosterona que se produce en la hembra durante la gestación y como consecuencia de tener gónadas masculinizadas (con testículos y tejido ovárico)

Son capaces de tolerar niveles más altos de CO₂ que otros mamíferos, debido a que la parte proteica (globina) de la hemoglobina ha sufrido sustituciones que la hacen mucho más afín el O₂ de lo normal (Fig. 4.11). Esto les permite reutilizar el oxígeno inhalado siendo capaces de sobrevivir en entornos de bajos niveles de oxígeno tales como madrigueras subterráneas y tener cargados continuamente los eritrocitos al 80% de su capacidad. Esta elevada disponibilidad de O₂ permite su alto metabolismo, que le obliga a consumir diariamente una cantidad equivalente al 50 ó 100% de su peso (su equivalencia en un hombre de 80 Kg sería comer entre 40 y 80 kg/día). Este ritmo asegura el mantenimiento de su temperatura corporal.

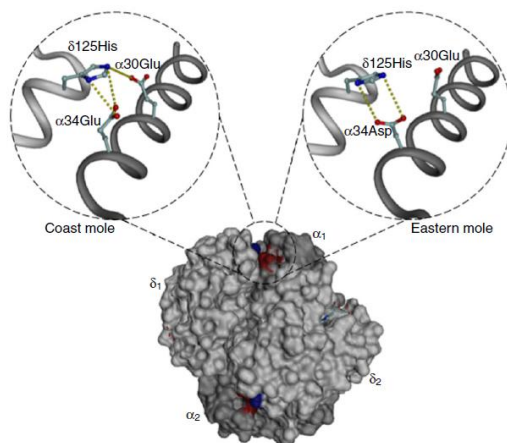


Fig. 4.11 Modelo de hemoglobina de topo (Fuente: Philippsen, 2002).

Los glóbulos rojos de topo oriental permiten que se vuelva a respirar su propio aire espirado (hipoxia ambiental) lo que le permite vivir en las madrigueras sin apenas salir de ellas. Una de las claves se encuentra en la altísima afinidad de esta molécula por el O₂ (P₅₀=20–24 mmHg) generada por la inserción de aminoácidos diferentes en las moléculas de δ -globina (Jelkmann *et al.*, 1981; Campbell *et al.*, 2010).

Si está más de 24 horas sin comer el topo muere, tiempo que rebajan algunos autores a las 10 ó 12 horas ya que son sus tasas metabólicas altas las que le permite producir el calor corporal que necesita.

El topo es muy voraz, y aunque se dice de él que es insectívoro, su dieta básica son las lombrices de tierra, babosas, además de los insectos y sus larvas, a las que caza en el interior de sus madrigueras, constituyendo entre el 90 y el 100% de su dieta en invierno, y en torno al 50% en verano (Castells y Mayo, 1993). Entonces la completa con pequeños reptiles y roedores, y la acompaña de raíces, tubérculos y frutos secos.

El topo confía principalmente en su sentido del tacto y poseen pelos sensoriales (vibrisas) en su cara, extremidades y cola. Su hocico flexible es especialmente sensible al movimiento.

Un caso especial es el de *Condylura cristata*, el topo con nariz estrellada, acuático, con una extraordinaria capacidad sésil en la nariz y velocidad de caza que el ojo humano no puede alcanzar (Fig. 4.12).



Fig. 4.12 *Condylura cristata* el topo de la "nariz estrellada". (Fuente: keepitight.wordpress.com)

En vez de nariz común, junto a ella crecen apéndices carnosos de color rosa. Tiene dos hileras con once protuberancias, con las identifica, por tacto, a sus presas. Este animal no duda si una presa es comestible o no. Simplemente se la come.

Excelente nadador, se alimenta de pequeños invertebrados, insectos acuáticos, gusanos y moluscos de su hábitat.

Sus túneles subterráneos desembocan directamente en el agua. Suele estar en arroyos. Se aparea al final del invierno. Ponen una camada de 4 o 5 topitos. Sus depredadores son las aves de presa, algunos zorros, peces de gran tamaño, y los gatos domésticos.

Los topos son animales precavidos. Construyen despensas, en las que se han encontrado más de mil lombrices acumuladas y vivas. Para conseguirlas, tiene en la saliva una toxina que las paraliza. Luego las aprieta con sus mandíbulas por donde está el tejido nervioso, dejándolas inmovilizadas, y así las guarda vivas en su despensa. Antes de comérselas, las estira una a una con sus patas traseras, saca el contenido intestinal y las limpia de tierra

Algunas variedades de topos populares:

- El **topo común** o **europeo** (*Talpa europaea*) mide unos 18 centímetros de longitud. Posee un pelaje de color negro con reflejos grises, azules o pardos. Durante el frío invernal se entierra a mayor profundidad. Habita en casi todas las regiones de Europa y algunas de Asia.

- El **topo estrellado** o **de nariz estrellada** (*Condylura cristata*), presenta unos tentáculos de color carne, en forma de estrella, alrededor de su nariz, los cuales le ayudan a encontrar ciertos alimentos. Es un nadador muy ágil. Puede llegar a medir hasta 13 centímetros y pesar hasta 85 gramos (Fig.4.13). Vive en el este de Norteamérica.

- El **topo musaraña americano** (*Neurotrichus gibbsii*), a diferencia de los demás topos, este no tiene grandes patas delanteras. Es el topo más pequeño que habita en Norteamérica, pudiendo llegar a medir hasta 8 cm y pesar hasta 11 gramos. Está activo tanto de día como de noche, permanece despierto por períodos de entre 2 y 18 minutos, y luego duerme por períodos de entre 1 y 8 minutos. Su hábitat radica en el oeste de Norteamérica.

También está el **topo de cola peluda** (*Parascalops breweri*), el **topo ciego** (*Talpa caeca*), el **topo norteamericano** (*Scalopus aquaticus*) y el **topo californiano** (*Scapanus latimanus*).

4.1.1.3. Las termitas

Su nombre deriva del latino "termes" que significa gusano roedor. Las termitas (también conocidas como hormigas blancas) pertenecen al orden de los isópteros (dos pares de alas iguales, los individuos adultos alados, ya que la mayoría son ápteros). Se caracterizan por ser insectos sociales que viven en colonias (termiteros de hasta 2 millones de individuos). Se les agrupa, junto con las hormigas bajo el nombre de Ingenieros del suelo (Fig. 4.13).

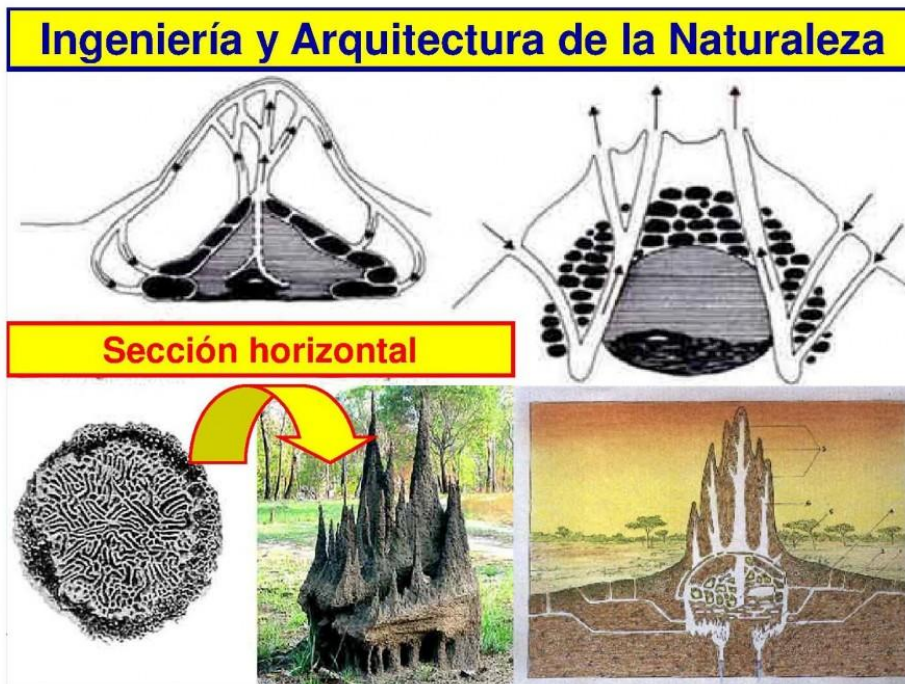


Fig. 4.13. Las termitas construyen montículos de barro, aparentemente al azar, que son reconocidos por su capacidad para regular y controlar las condiciones del interior. (Tânia Nobre and Duur K. Aanen). Las termitas necesitan una temperatura casi constante de 30 °C para sobrevivir, por lo que mantienen la temperatura dentro de su nido con una oscilación del orden de 1 °C, entre el día y la noche, mientras que la temperatura exterior puede oscilar entre 42 °C y 2 °C, es decir, una oscilación del orden de 40 °C. Realizan una ventilación y renovación del aire, expulsando el CO₂ al exterior e introduciendo oxígeno al interior. El gran número de termitas, hasta varios millones, generan calor y CO₂, que hay que eliminar para proteger a la colonia, que ocupará la parte central del nido, de forma que el aire caliente y cargado de CO₂ ascenderá a través de las galerías laterales, y gracias a la porosidad de las paredes se producirá la difusión del CO₂ hacia el exterior y del O₂ hacia el interior. De la parte inferior del termitero parten canales hasta el nivel freático, donde las obreras recogen el barro para la fabricación del termitero. Este procedimiento se llama refrigeración por evaporación.

El orden *Isóptera* se caracteriza por presentar un ciclo de vida con metamorfosis incompleta, caracterizado por poseer los estadios de huevo, ninfa y adulto (Camousseight, 1999). Las termitas prefieren los suelos ácidos. Están diferenciadas en castas por su forma y funciones y se alimentan fundamentalmente de madera y otros materiales ricos en celulosa (xilófagos). Digieren la celulosa con la ayuda de microorganismos que viven en simbiosis dentro de su aparato digestivo.

Las termitas, además de madera, también pueden alimentarse de hongos microscópicos que ellas mismas cultivan y cuyo crecimiento potencian los suelos ácidos. Incluso pueden alimentarse de las secreciones que emiten algunos insectos coleópteros (escarabajos) que viven en simbiosis dentro del termitero.

Por otra parte, las termitas aprovechan al máximo las sustancias alimenticias del termitero y consumen el exoesqueleto quitinoso de las mudas o bien se alimentan de los individuos muertos (necrofagia).

La época de reproducción ocurre en la primavera y parte del verano, siendo posible ver, generalmente después de una lluvia fuerte, nubes o enjambres de reproductores alados, en busca de pareja y lugares para establecer nuevas colonias. En la colonia existen diferentes tipos de termitas, muy organizadas y con tareas específicas. En cada colonia hay una reina y un rey, el resto son las termitas soldado y las termitas obreras. Las termitas soldado se encargan de vigilar los caminos que utilizan las termitas obreras cuando salen en busca de alimento. En cada

colonia, la reina es la única que pone huevos (Fig. 4.14).



*Fig.4.14 Una termita reina pone un huevo /15 segundos después de ser fecundada por el rey.
(Fuente: David Mora)*



Fig.4.15 Vista frontal de una termita (Fuente:David Mora)

Las termitas son reproductores primarios: Tienen alas bien desarrolladas (macrópteros) y el cuerpo esclerotizado y de colores oscuros, ojos y ocelos bien desarrollados. (Fig. 4.15.).

A este tipo pertenecen individuos sexuados (reinas y machos) fundadores de nuevas colonias. Estos individuos se encargan de la proliferación de las colonias de termitas subterráneas, ya que son las futuras reinas de una nueva colonia. En la época favorable del año (en función de la humedad y la temperatura) salen volando (vuelos nupciales).



Fig. 4.16 Construyen pequeñas y grandes estructuras adheridas a los árboles (Foto de Angel Avila)



Fig. 4.17 ¿los peces comen termitas? Les resalta su color crecen más rápido; mejoran su sistema inmunológico y alargan su vida y alguien hace negocio Fuente: elgoldfish.com.

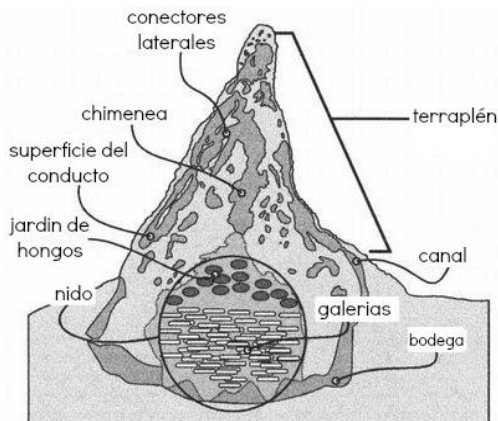
Las hembras se desprenden de las alas emitiendo feromona sexual. (Fig. 4.18). Los machos atraídos por el mensaje químico las siguen (tandem-running). Una vez apareados, buscan un hábitat favorable para realizar la puesta de los huevos y convertirse en pareja real, pudiendo ser incluso, una rama de árbol o el suelo (Fig. 4.16). Su cultivo resulta un excelente alimento para piscicultura (Fig.4.17).



Fig. 4.18. Reina *Reticulitermes*, ya sin alas, dispuesta a desovar (Fuente:David Mora)

De los huevos, surgen las primeras larvas que son alimentadas por sus padres con la musculatura de las alas, de la que se han desprendido antes de la cópula. Las primeras larvas se transforman en obreras, que rápidamente iniciarán la búsqueda del alimento y acondicionarán los diferentes espacios que requiere un termitero. Mientras, la hembra de la pareja real desarrolla extraordinariamente su abdomen, para poder mantener un elevado ritmo de puesta.

En la Fig. 4.19 se describe el interior de un termitero. Las obreras alimentan, limpian y cuidan de la pareja real y mediante este contacto transmiten el complejo sistema hormonal que regula el interior del termitero. No todos los individuos del termitero se alimentan de la misma forma. Unos cuantos se dedican a su búsqueda, y al hallarlo lo digieren y transportan en su tracto intestinal.



Los nidos o montículos de las termitas tienen hasta 7,6 m. de altura y 3 m de profundidad. En el pico del montículo hay un agujero (chimenea), encargada de disipar el calor del interior del nido. Dentro del montículo hay un gran laberinto de pasillos que llevan a diferentes cámaras donde se encuentra la reina, los huevos y las larvas (termitas jóvenes). Las hojas que son traídas al nido, muchas veces producen hongos en su “jardín” (excelente alimento). La cámara real es la más grande, y se ubica en la parte más inferior. El semillero de huevos también se encuentra en una de las zonas más inferiores del nido.

Fig.4.19. Nido de termitas en el suelo (Rupert Soar of Loughborough University’s Wolfson School)

El resto de individuos que no se alimentan directamente de la madera, lo hacen mediante la trofalaxia: el alimento se regurgita (vía boca-boca o ano-boca) y es compartido con los individuos que precisan alimentos (trofalaxia).

Esta transmisión de alimentos proporciona al termitero una doble ventaja: por un lado se maximiza el aprovechamiento de energía y por el otro, se reparten de forma homogénea las hormonas de la pareja real.

Una vez se ha conseguido un elevado número de obreras aparecen los primeros soldados y, posteriormente los reproductores suplementarios.

Además de los tipos indicados, formando parte de las colonias, hay individuos inmaduros que responden a dos tipos morfológicos:

- Ninfas ápteras: son inmaduras, carecen de esbozos alares, y tras varias mudas, darán normalmente soldados y obreras.
- Ninfas braquípteras: son inmaduras con esbozos alares y gónadas no funcionales que,

tras varias mudas, formarán individuos sexuados.

3.a El sistema digestivo de las termitas

El sistema digestivo es un tubo largo y estrecho que va desde la boca al ano.

Se divide en intestino anterior, medio y posterior.

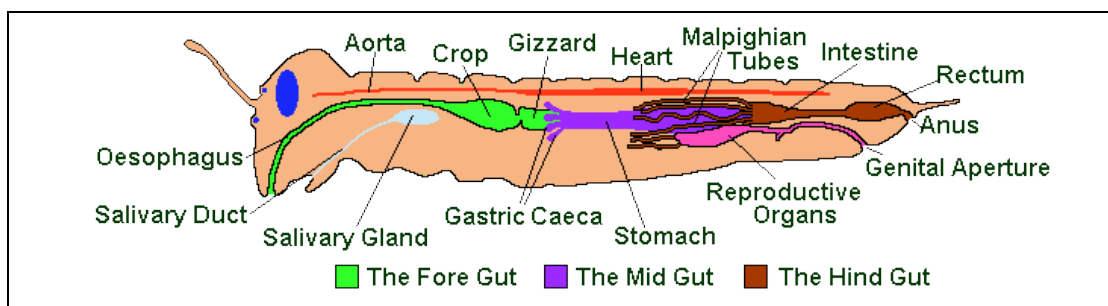
Junto a la boca están las glándulas salivares. La mayor parte de los insectos segregan saliva, (un fluido acuoso que lubrica al alimento y contiene algunos enzimas que comienzan el proceso de digestión). Sin embargo en los insectos carnívoros está compuesta totalmente por enzimas digestivos, que se aplican, de forma particular y realizan una exodigestión al envolver al alimento en una pompita.

En otros insectos, se han modificado para otros objetivos que no tienen que ver con la digestión.

En las orugas (Lepidópteros) y en larvas de mariposa se han transformado para producir seda, mientras que en las abejas reinas se llaman glándulas mandibulares y segregan hormonas.

A continuación se muestra el tubo gastrointestinal y las glándulas asociadas de las termitas, incluida su explicación integrada en la (Fig. 4.20)

Fig.4.20. Los aparatos digestivo y reproductor, de una termita: (fornax.inbio.ac.cr)



Intestino anterior, tiene 4 secciones: faringe, esófago, buche y proventrículo (estomodeo). La faringe (primera parte) es un tubo que conecta el interior de la zona de la boca (cavidad bucal) con las partes más internas del abdomen.

A veces, sirve como una bomba para succionar alimento licuado procedente de insectos que se alimentan por digestión externa. El esófago se conecta al intestino medio a través del buche (área de almacén) y el proventrículo o molleja (extensión muscular del buche de aquellos insectos que se alimentan de sólidos y se utiliza para moler la comida). También sirve como un filtro para retener las partículas de gran tamaño en el tracto digestivo y actúa como una válvula que controla el flujo de los alimentos gracias al estomodeo o cardias.

El intestino medio o mesenteron, va desde el 'digestivo o ciego gástrico', hasta una serie de tubos rechonchos en la apertura del estómago, justo antes de la inserción de los túbulos de Malpighi, (tubos largos y delgados). Este ventrículo o estómago, es el área más activa de la digestión. Los ciegos gástricos sirven para aumentar el área superficial del intestino medio, aumentando así tanto su capacidad para secretar enzimas digestivas como su capacidad para extraer los nutrientes que precisa su organismo a partir del alimento parcialmente digerido.

Las proteínas útiles, vitaminas y grasas que se liberan atraviesan esta pared, que se encuentra revestida por una membrana semipermeable, compuesta de proteína y quitina. Formando una cutícula de células epiteliales de la pared del intestino medio, facilita el paso de líquidos y sustancias disueltas, mientras que impide el paso de partículas alimenticias. El intestino medio y el grueso se separan por la "válvula proctodeal".

El intestino grueso o posterior: Hasta el intestino grueso (Proctodaeum) llega el alimento. Comprende los "intestinos", donde se produce la mayor parte de los procesos de digestión de los productos que genera el cuerpo del insecto. El 'recto', comprimen los alimentos y restos sin digerir para extraer el agua que sea necesario, y lo pasa a través del 'ano' en forma de heces. Aquí

desembocan los tubos de Malpighi que no tienen que ver con la eliminación de heces. Actúan como los riñones al extraer de la hemolinfa los productos metabólicos de desecho (entre los que se encuentran la mayoría nitrogenados tales como urea y ácido úrico) y los transfieren al intestino, a la primera parte del intestino grueso.

3.b *Cómo se alimentan las termitas*

El alimento principal es la celulosa, y dada la dificultad de digestión, en su tubo digestivo se desarrollan simbiosis, tanto por protozoos flagelados, como por bacterias, capaces de fijar N, dependiendo de la especie de termita.

Los simbiosis se encargan de digerir la madera, produciendo un alimento llamado proctodeal, que se elimina por el ano. Debe de satisfacer a toda la colonia y su ausencia conlleva la muerte de las termitas recién nacidas (sin simbiosis).

Las termitas eligen el tipo de madera según su humedad y su condición (planta viva, muerta con tres rangos de humedad, recién cortada, madera seca...) (Fig. 4.21). La madera “trabajada” por las termitas en el árbol, una vez digerida por las obreras, es cedida a sus compañeras de nido.



Ninfas y reproductor de la especie *Cryptotermes brevis* (Walker).
(Fotografía: M. Arguedas, Instituto Tecnológico de Costa Rica)

Fig.4.21. Las termitas eligen el tipo de madera según su humedad y su condición (planta viva, muerta con tres rangos de húmeda, recién cortada, madera seca...).

Pueden dejarla en el lugar de ataque al vegetal o ser transportada cuando hablamos de procesos simbióticos en los que intervienen un sistema de transporte original: “las pseudoheces”.

El alimento estomodeal se produce en dos fases: a) en las glándulas salivares de las obreras, mediante regurgitación y b) posterior paso intestinal y excreción anal. El alimento se transfiere entre los individuos por trofalaxia (boca a boca) alimentando tanto a ninfas como a las castas de reproductoras y soldados (que no pueden producir su propio alimento por tener las mandíbulas hipertrofiadas (Ebeling, 2000).

Además las termitas suelen practicar el canibalismo (sobre heridos y enfermos) y la necrofagia (sobre muertos) y la oofagia (sobre huevos), lo que permite mantener el nido limpio y sano, (Camousseight, 1999). Otra forma de captura de alimentos se la proporcionan, simbióticamente, los áfidos (Fig. 4.22).

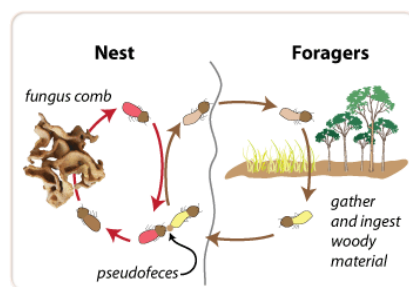


Fig. 4.22 El parásito (áfido) vegetal toma líquido del floema, más rápido de lo que puede aceptar, de tal forma que gotea continuamente por el ano y la termita succiona el excedente. Pero a ella le ocurre lo mismo y así se forman las pseudoheces en la termita que posteriormente sirven de alimento a la colonia

3.c *El problema de la digestión de la madera*

El proceso degradativo de la celulosa se realiza de forma parcelada, donde cada componente simbiótico realiza una función concreta. Aunque las termitas poseen un gran número de enzimas

digestivas, a menudo son ayudados por la presencia de microorganismos simbióticos tales como protozoos y algunas cucarachas primitivas que se alimentan de la madera, y de polillas (*Galleria mellonella*) que se alimenta de la cera que las abejas *Apis mellifera* utilizan para hacer los panales en sus colmenas..

Las especies de la subfamilia *Macrotermitinae* recurren a las ventajas de una relación simbiótica con un hongo superior. Utilizan plantas toscamente masticadas y ligeramente digeridas para crear una pequeña estructura ventilada, el panal o jardín de hongos, en el que crecerá el micelio de un *Termitomyces*, un hongo *Basidiomycetede*. Este hongo rompe gradualmente el material de celulosa y lignina amasado en el panal para generar sustancias más fáciles de asimilar para las termitas. En algún momento, tal vez en el tracto digestivo de las obreras, esta suspensión leñosa se inocula con una variedad de esporas de hongos. Las esporas de *Termitomyces* germinan y comienzan a propagar hifas a través del panales. A medida que crecen, delignifican y digieren celulosa, convirtiéndola en azúcares más simples. Las termitas se consumen este forraje enriquecido para su alimentación. La estructura de los panales es dinámica. El material fresco se añade continuamente a la cima, y el material digerido se consume desde el fondo. Los hongos también regulan la homeostasis social en colonias *Macrotermes*, en particular, mantienen el equilibrio de agua en la colonia. Esto permite que las colonias *Macrotermes* sean mucho más tolerantes a condiciones secas que otras termitas más comunes.

En las primeras versiones se daba entrada, además de a las termitas y protozoos, a bacterias anaerobias y aerobias facultativas, junto con las metanogénicas, de tal forma que uno de los productos finales era el metano (Fig. 4.23).

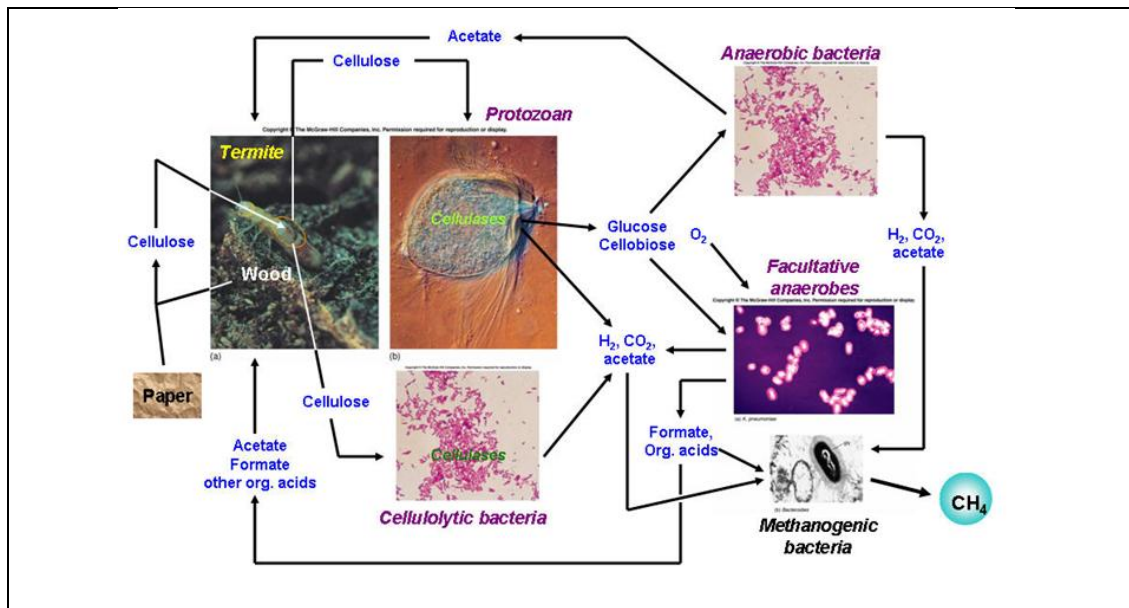
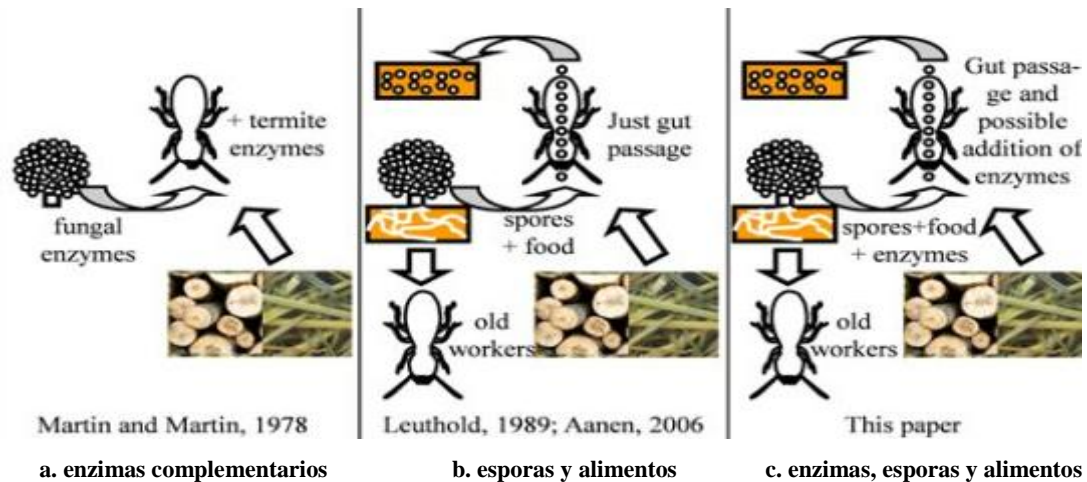


Fig. 4.23. Relaciones mutualísticas en el intestino de una termita basadas en protozoos y bacterias. (From: E. Shmid, 2007)

Su desarrollo metabólico tenía como base la generación de celulosas semidegradadas, gracias a los protozoos, que liberan ácidos grasos de cadena media-corta, son transferidos a conjuntos bacterianos anaeróbicos facultativos y estrictos que generan un pool de moléculas de muy bajo peso molecular, que finalmente, y gracias a ciertas bacterias liberan metano. Así, en una primera fase, el material celulósico predigerido, (de las termitas recolectoras), llega al intestino de aquellas que viven en el interior del termitero. Junto a la celulosa alterada mecánicamente e hidratada convenientemente se vierte acetato procedente de bacterias anaerobias y el formiato, acetato y ácidos orgánicos de las anaerobias facultativas. Esta celulosa, aun mas alterada por el set enzimático de las termitas, es transferida a los protozoos. Estos, liberan glucosa y celobiosa con destino bacteriano (anaerobias y anaerobias facultativas (O₂). Protozoos y bacterias celulolíticas liberan además H₂, CO₂ y acetato, que junto con el formiato y ácidos orgánicos de las anaerobias facultativas tienen su destino en metanogénicas.

Esta y otras hipótesis han ido evolucionando con el tiempo. En la Fig. 4.24 se incluyen las

hipótesis que más éxito han tenido, incluyendo la última versión en la que ya intervienen esporas fúngicas y que se ha venido a llamar la “hipótesis de los rumiantes”



Los hongos liberan conjuntos de enzimas, que complementan a los que producen las termitas, degradan el material vegetal en el intestino

Los hongos liberan alimentos y esporas asexuales, que usan para inocular al material vegetal recolectado

Los hongos liberan alimentos, enzimas y esporas asexuales para inocularlas al material vegetal recolectado

Figura 4.24. Hipótesis alternativas de la digestión exógena de hongos y termitas del papel que desarrollan los hongos como fuente de alimento, esporas y enzimas. (Tânia Nobre and Duur K. Aanen)

- a) Hipótesis que acepta la adquisición de enzimas. Hongos y termitas liberan grupos de enzimas celulolíticos, que en conjunto degradan el material vegetal en el interior del intestino (Martin y Marton, 1978).
- b) Nódulos adicionales ricos en proteínas que son inoculados como inóculo de hongos; (Leuthold, 1989; Aanen, 2006)
- c) Hipótesis de los “rumiantes” (Nobre y Aanen, 2012). Los nódulos son una fuente de alimentos, enzimas de origen bacteriano y fúngico y esporas. Los hongos y bacterias pueden liberar el grupo completo de enzimas (ligno) celulolíticos o los hongos, bacterias y terminas liberan distintos grupos enzimáticos pero complementarios.

Una colonia acumula un gran número de panales de hongos, que se reúnen en una serie de galerías que constituyen el llamado “jardín de hongos”.

La (Fig. 4.25) representa una muestra del jardín de hongos de una sola colonia. Cada peine fúngico se coloca en un espacio semicerrado llamado una galería.

La masa total de panales de hongos normalmente supera toda la masa de la colonia de termitas en alrededor de ocho veces - más o menos 25 a 40 kg de panales por colonia. Esta mezcla beneficia inicialmente el crecimiento de los hongos, y facilita una degradación eficiente del material vegetal. En definitiva beneficia a las termitas en forma de apoyo alimentario enriquecido en N, gracias a la presencia de bacterias fijadoras de N.

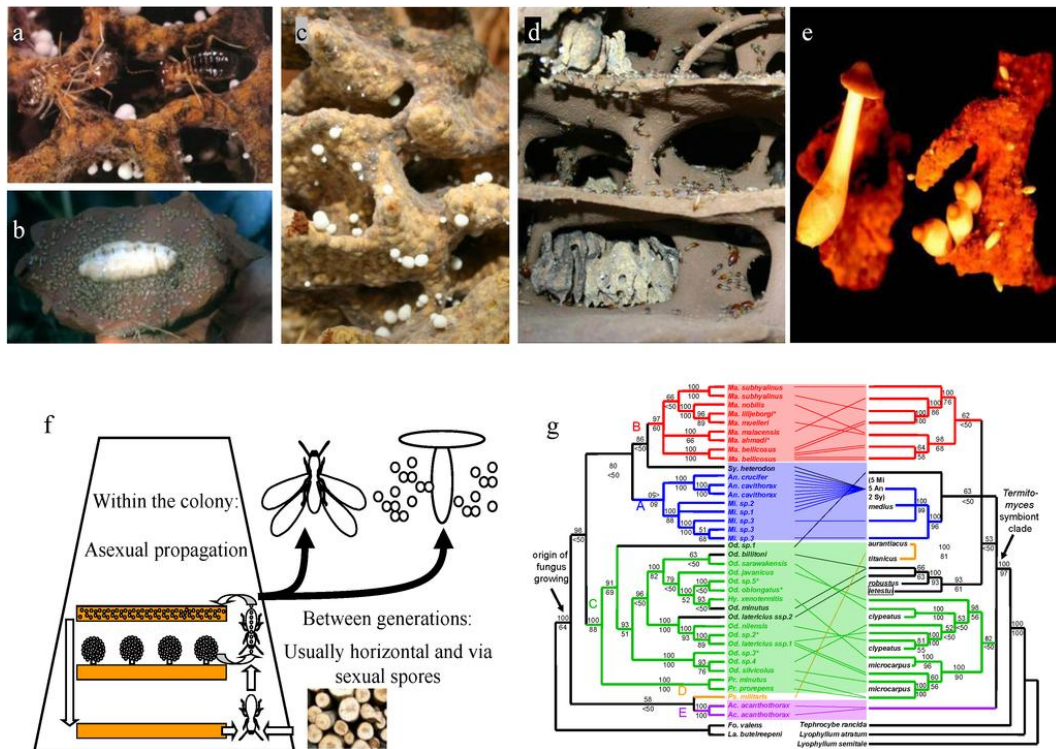


Fig. 4.25 . Aspectos del mutualismo entre termitas cultivadoras de hongos y los hongos *Termitomyces* (Tânia Nobre * and Duur K. Aanen)

- (a) Primer plano de un jardín de hongos con múltiples cuerpos fructíferos asexuales (nódulos). Las esporas sobreviven el paso a través del intestino de termitas y se mezclan con material vegetal predigerido (Fig. 4.26), para ser depositado como sustrato inoculado fresco (Nobre, et al., 2011; Jones, et al., 2011).
- (b) La reina y el rey se ubican en una cámara abierta;
- (c) Un jardín de hongos mostrando sustrato recién depositado, en la parte superior (oscuro), con múltiples nódulos en las partes maduras (estructuras blancas), y degradada en la parte inferior;
- (d) El interior de una colonia que muestra la red intercomunicada de cámaras que contienen los jardines de hongos, que contiene una masa de sustrato de plantas masticadas en la que *Termitomyces* crece (el panal de hongos);
- (e) Hongos en diferentes etapas de desarrollo en una colonia de *Macrotermes natalensis*;
- (f) Aspectos clave del ciclo de vida de una especie típica de las termitas cultivadoras de hongos con transmisión horizontal (Leuthold, et al., 1989). El hongo se propaga por clonación a través de esporas asexuales dentro de la colonia (Aanen, 2006), que pueden vivir durante más de 20 años. La dispersión se produce a través de la producción anual de descendencia sexual, independientemente en termitas (alados) y hongos (esporas sexuales de los hongos);
- (g) Los patrones de coevolución entre las termitas cultivadoras de hongos (izquierda) y su hongos *Termitomyces* asociados (derecha) (Shigenobu y Wilson, 2011).



Las termitas cultivan los hongos en un jardín de hongos, que comprende unos pocos cientos de panales de hongos, las estructuras construidas a partir de masticado de madera, está inoculado con esporas de hongos. Cada año, estos hongos producen una cosecha de grandes hongos (en la foto a la izquierda), conocidas localmente como omajowa, que son apreciadas como un manjar. (*termitetemperature.weebly.com*)

El cultivo de *Termitomyces* en unos *Macrotermes* donde el nido ayuda en la descomposición de la celulosa y lignina en un abono más nutritiva que sirve a las termitas de comida. El jardín de hongos es, por lo tanto, una especie de sistema digestivo extracorpóreo, que permite a las termitas la digestión de la celulosa 'externalizada' (Fuente: Scott Turner).

Fig. 4. 26 Macrotermes son colonias que mantienen una notable relación simbiótica con un hongo basidiomiceto: Termitomyces.

Curiosidades de las termitas

- Las termitas son monógamas, a pesar de que viven en colonias de millones de individuos. La reina puede aumentar hasta 300 veces su tamaño original porque sus ovarios se expanden. La reina de la especie *Odontotermes obesus* es capaz de poner un huevo por segundo.
- Las termitas pueden alejarse más de 76,2 metros desde su colonia. En su avance atraviesan el yeso, el plástico y aún el asfalto, por cualquier grieta hasta alcanzar su alimento favorito. Mueren con la exposición directa a la luz del sol y al aire libre.
- En 2007, su ADN reveló que proceden de las cucarachas. se especializaron en la transformación de celulosas de madera. Sus intestinos albergan 200 tipos de microorganismos, que transforman la celulosa glucosa, y esta en energía. Después de los rumiantes, las termitas son las criaturas más contaminantes: la digestión de su dieta rica en fibra es la responsable del 11 % de las emisiones globales de metano.
- La termita no capta madera viva. Eligen entre una u otra madera según las vibraciones que produce cuando empieza a roerla. Las fibras de madera se rompen al morderlas y envían impulsos al cuerpo que revelan el tipo y tamaño de la pieza. Las obreras ciegas son las que roen la madera para alimentar al resto de la colonia directamente de su boca o de su ano.
- Las termitas son uno de los insectos culinarios más populares: contienen un 75 % más de proteínas que un filete de ternera. En Nigeria se vende caldo de termitas en cubitos.

4.1.1.4. Las hormigas

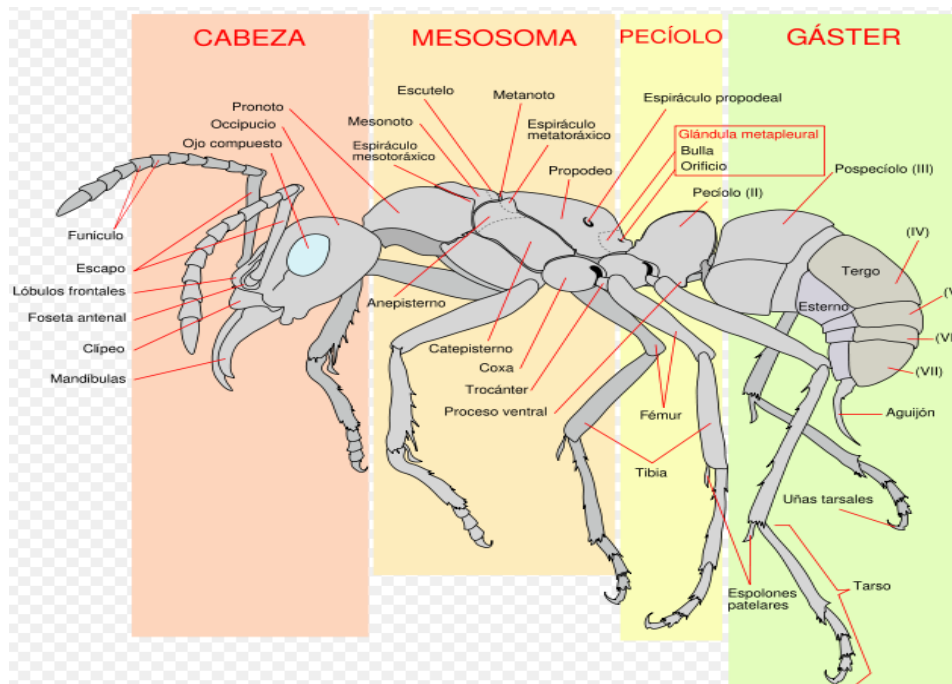
Linneo (1758) le da el nombre de hormiga, *Formica rufa*. A partir de entonces presenta largas listas de subfamilias, tribus, subtribus, géneros, subgéneros, especies y subespecies.

El hallazgo de *Brownimecia* y *Kyromyrmica* retrocede el origen de las hormigas y su historia evolutiva, así como su comportamiento social hasta más de 100 millones de años atrás, entre el Cretácico inferior y medio. Igualmente, y gracias a los registros fósiles en ámbar, despeja la duda de si las hormigas verdaderas vivían o no en el Cretáceo (Poinar et al. 1999, 2000; Grimaldi y Agosti, 2000a).

Hablar de «ancestros de las hormigas» abarca dos aspectos diferentes:

- Cuál, entre los diferentes grupos de avispas solitarias, fue el que dio origen a las hormigas.
- Saber, respecto a la naturaleza del ancestro en sí, si desde la hormiga primitiva con rasgos vespoideos, evolucionaron hasta las formas actuales.

Fig. 4.27. Morfología de la hormiga. Se destaca la glándula metapleurale en el mesosoma (Scheme ant worker anatomy-en.svg)



- La cabeza, con los ojos, antenas y aparato bucal (mandíbulas, maxilas, labio).
- El mesosoma, conjunto de tórax y primer segmento abdominal o propodeo (a veces se le llama también epinoto, aunque es un nombre en desuso).
- El pecíolo, o segundo segmento abdominal, aislado del resto del cuerpo (aunque a veces no demasiado claramente).
Este pecíolo puede a veces venir acompañado de una tercera constricción entre el tercer y el cuarto segmentos abdominales, estando entonces la cintura formada por dos segmentos, el pecíolo y el pospecíolo.
- El gáster, formado por el resto de segmentos abdominales, esto es, a veces del tercero al séptimo, a veces del cuarto al séptimo.

La hormiga primitiva ancestral pudo haber sido un insecto plenamente eusocial (Baroni Urbani, 1989; Grimaldi y Agosti 2000b) que poseía una casta obrera al menos suficientemente diferenciable morfológica y comportamentalmente de las hembras reproductivas, que poblaba las regiones tropicales a finales de la era Mesozoica.

Para clasificarse como eusociales se precisan tres factores:

1. Los individuos de una especie cooperan en el cuidado de las formas inmaduras.
2. Hay una división que se produce cuando individuos no reproductivos trabajan para individuos fecundos que se denomina “división reproductiva del trabajo”
3. Hay un solapamiento de generaciones tal que la descendencia ayuda a los padres.

Sus hábitos eran, casi con seguridad, de cazadores, y los miembros de la colonia, que posiblemente nidificaban en el suelo, poseían un sistema de intercambio de alimento altamente especializado que difería del mostrado por cualquier otro grupo de insectos sociales, lo que justificaba la peculiar morfología de sus antenas (*Baroni Urbani, 1989*).

Su morfología básica llega hasta nuestros días tal cual (Fig. 4.27), lo que es índice de su estabilidad evolutiva.

De entre los insectos, las hormigas siguen siendo los más estudiados.

Hacia el final del año 2001, la fauna conocida de hormigas para el mundo comprendía 11.079 especies, con base en 17.997 taxa descritos (especies, subespecies y variedades) en 373 géneros.

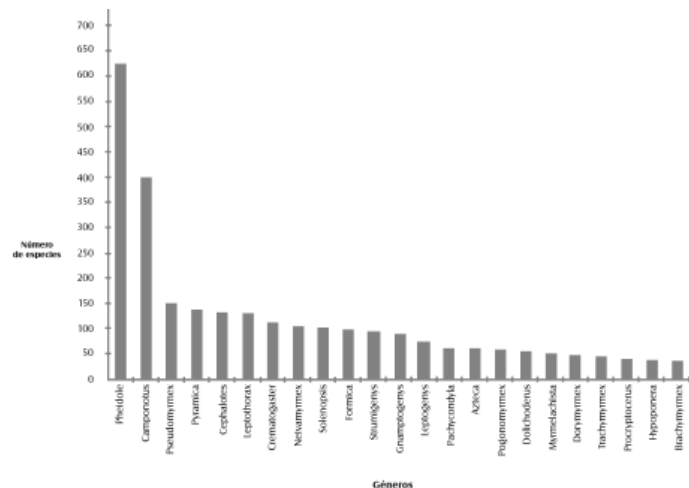


Fig. 4.28. N° de especies de 23 géneros de hormigas, los más grandes en el hemisferio occidental. (*Bolton, 1995*)

Hay más de 14.000 especies de hormigas descritas existentes (Hymenoptera: Formicidae) en 21 subfamilias existentes y 5 extintas y 298 géneros.

El n° de citas científicas según la base de datos FORMIS (51.000 referencias) se asocia con las subfamilias existentes y extintas y se correlaciona con el número de especies en cada subfamilia.

Así, la investigación se centran en la subfamilia: Myrmicinae el 75% de las citas se asocia a 4 de 141 géneros: Solenopsis, Atta, Acromyrmex, y Monomorium; Formicinae el 75% de las citas se asocia a 2 de los 49 géneros: Formica y Camponotus; Dolichoderinae, el 64% de las citas se asocia a 2 de 6 géneros: Linepithema y Tapinoma

A día de hoy, se predicen un total de 21.847 especies de hormigas en 574 géneros. Esto es, un poco más de la mitad de la fauna de hormigas del mundo ya descritas, aunque algo más del 65% de los géneros (*Wilson, 1987; Verhaagh, 1990; 1991*). (Fig. 4.28)

Entre las características que las hacen componentes importantes de la biodiversidad están:

- a) Su gran abundancia, que constituye una enorme proporción de la biomasa animal terrestre (Fittkau y Klinge, 1973; Borror et al., 1992; Davidson y Patrell- Kim, 1996; Davidson, 1998; Davidson et al., 2003).
- b) Su amplia distribución en áreas biogeográficas que cubren una amplia variedad de hábitats en la tierra (Wheeler, 1965; Hölldobler y Wilson, 1990; Borror et al., 1992; Bolton, 1994, 1995), en cuyos nichos ecológicos las hormigas son fundamentales para el funcionamiento de los ecosistemas (Hölldobler y Wilson, 1990; Alonso y Agosti, 2000; Folgarait, 1998).

Y si las termitas han restringido su hábitats nutricionales a los recursos muy ricos en celulosa, las hormigas, que no vuelan, excepto cuando la hembra alada y la sexualmente masculina se disponen a realizar los vuelos de apareamiento, han sido capaces de evolucionar, siendo capaces de seleccionar una gran variedad de recursos y habitat en prácticamente todos los nichos ecológicos terrestres/arbóreos en todo el mundo.

Hasta tal punto esto es así que solo los géneros *Atta*, con 16 especies y *Acromyrmex*, con 24, ya se consideran como los principales herbívoros de los trópicos y subtrópicos, con categoría de plagas para la agricultura y la silvicultura (Hölldobler y Wilson, 1990).

A los hongos se les conocen como simbios de Attini. Las hormigas simbios menores de Attini alimentan a su hongo con restos de flores y frutas y con excrementos de insectos, pájaros y otros animales. Las *Cephalotini* por homología o analogía con las Attini, también recolectan excrementos de aves y otros animales y mantienen una simbiosis con bacterias, hongos y otros microorganismos en el tracto digestivo.

4. a Como está organizada la colonia. El trabajo de las hormigas organizadas en castas

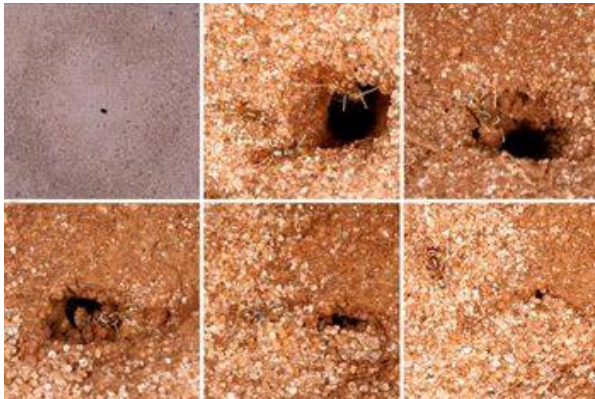
Las hormigas son pequeñas, con un peso seco típico inferior a un gramo. Su tamaño las permite entrar a hendiduras y microambientes (p.e. entre partículas del suelo o en la corteza de los árboles) (Kaspari y Weiser 1999), permite a sus colonias subsistir sobre recursos limitados y explotar a la mayoría de los otros pequeños animales de la meso y microfauna.

A primera vista, si se va a cavar una colonia de hormigas en el suelo (Fig. 4.29), se verán centenares de obreras en ebullición.



Fig. 4.29. Gracias a los numerosos túneles y cavidades, el agua puede penetrar (aparentemente) mejor en el suelo (Web libre)

La casta obrera es la que realiza la mayoría de tareas en el nido, como recolección de alimento, asistencia a la cría, mantenimiento y defensa del nido, o simplemente el cierre del nido desde el exterior cada atardecer (por lo que morirá de frío o a manos de algún predador) (Fig. 4.30).



En los hormigueros de *Forelius pusillus*, cuando está a punto de anochecer, un grupo de entre 8 y 10 hormigas salen de la colonia y sellan la entrada trabajando muy duro, para que ningún tipo de amenaza pueda surgir. Cargan pequeñas rocas, barro, ramas y demás, cubren la entrada minuciosamente y se aseguran de que nada pueda entrar. Para ello, hacen todo desde afuera y por ende, en la mayoría de los casos, terminan muriendo al exponerse fuera de la colonia una noche entera. Este sacrificio ocurre todos los días

Fig. 4.30. Los hormigueros se encierran cada noche. *Tofilski et al., American Naturalist (November 2008)*

Si se continúa cavando, se encontrará a las crías: huevos, larvas y pupas, en cámaras pequeñas y discretas. Todas las hormigas comienzan como huevos, crecen como larvas y se desarrollan como adultos pasando por la fase de pupa; estos estadios inmaduros son objeto de alimentación, limpieza y protección por parte de las obreras.

Dependiendo de la época del año se pueden encontrar hormigas grandes y aladas, hembras y machos *alados* o sexuales. Los alados son la fase reproductora de la colonia y tienen poco que hacer en la colonia, mientras estén a la espera de alejarse de ésta volando para aparearse.

No obstante, como estos alados representan el futuro reproductor de la colonia, son objeto de una vigorosa protección.

Eventualmente se puede encontrar con la cámara real y a la *reina* y a su macho real, rodeados de obreras. La reina, que una vez fue una hembra alada en otra colonia de hormigas, es el centro en la vida de la colonia, frecuentemente la hormiga más grande, hinchada de huevos y grasas (Fig. 4.31).



Fig. 4.31. Hormiga reina (<http://basica.primariatic.sep.gob.mx>)

El papel principal de la reina es poner huevos, esto es, ser la madre de todos los miembros de la colonia. Ningún otro de los miles de miembros de la colonia pone huevos.

La especialización de las hormigas es grande, en abundancia y en riqueza de especies:

- **Omnívoras:** superan a los demás grupos funcionales en todos los estratos altitudinales
- **Depredadoras:** presentan un gran número de especies, pero sólo en los estratos altos son más abundantes. Su número puede relacionarse con los *Collembola*, por su comportamiento agregacional, y cuya abundancia fue mucho mayor en el estrato alto que en el medio y el bajo. Los colémbolos, son comunes y abundan en el suelo, precisando de una humedad relativa alta para poder desarrollarse (*Borrer et al., 1992*).
- **Cortadoras de hojas:** sólo se presentaron en los dos primeros estratos. Su comportamiento trófico equivalente a los consumidores primarios, cortando material vegetal vivo (hojas flores y frutos) los cuales son utilizados principalmente para el cultivo de hongos, alimento directo de gran parte de la colonia (*Weber, 1972, 1982*) Este consumo anual de material vegetal fresco de las hormigas del género *Atta* por hormiguero se cifra entre 1 y 2 toneladas (*Coutinho, 1982*).
- **Ganaderas:** Asiduas visitantes de insectos chupadores. Recolectan las secreciones azucaradas de homópteros y hemípteros, estimulando a estos insectos chupadores de savia a segregar líquido mediante golpeteos con las antenas sobre el abdomen. Estas hormigas defienden a los insectos, contra depredadores y parásitos. Algunas hormigas trasladan a los insectos chupadores a sitios más productivos o protegidos, según la época del año, construyéndoles refugios especiales. Cuando las hembras hormiga tienen deficiencia proteica, se las comen.
- **Esclavistas.** En zonas templadas capturan a obreras de otras colonias y las esclavizan. Al robarse la cría de la colonia de la hormiga esclava, se la lleva a su nido, donde eclosionan. Cuando se hacen adultas, las hormigas “esclavas” reconocen al nido como propio, gracias a un proceso de aprendizaje, y trabajan recolectando alimento para las larvas de la hormiga esclavista (Fig. 4.32. y 4.33).
- **Cultivadoras de hongos:** Todas las Attini (*Myrmicinae*) cultivan un hongo simbiote para alimentar a sus crías y parcialmente a los adultos. El caso más típico es el de las especies defoliadoras de los géneros *Atta*, *Acromyrmex*. Las hormigas cortan hoja, remueven la cera superficial y le añaden enzimas digestivas, salivando y excretando sobre ellas. La pulpa vegetal (que contiene habitualmente insecticidas sistémicos) es ofrecida al hongo. Las larvas se alimentan básicamente de este hongo, mientras que las obreras se alimentan en gran parte de azúcares en la savia de las hojas que cortan.

Las hormigas construyen nidos especiales, regulando las condiciones de humedad, temperatura y concentración de CO₂ y evitando la contaminación por otros hongos y bacterias, gracias a la secreción de antibióticos de sus glándulas metapleurales, para permitir el crecimiento óptimo del hongo. Su especialización es muy fuerte y su generosidad, sorprendente.



Fig. 4.32. Las hormigas pueden esclavizar a otras hormigas de otra colonia, y les ayudan en su trabajo (SINGTO2/THINKSTOCK)



Fig. 4.33. O hacen puentes sobre el agua, estirándose y enganchando los bordes de hojas cortadas que flotan, permitiendo su expansión. (SINGTO2/THINKSTOCK)

Un grupo importante es aquel que forrajea y anida en el suelo ya que pueden enriquecerlo al retornar los nutrientes. Debido a que transportan restos de animales y plantas dentro de sus nidos bajo el suelo, mezclan estos materiales con la tierra escavada y el área del nido es cargada con altos niveles de C, N y P. Consecuentemente, el suelo se fragmenta en un mosaico de concentración de nutrientes (Briese, 1982; Hölldobler y Wilson, 1990).

Hoy, sólo algunas avispas muy evolucionadas, abejas, y **todas las hormigas y termitas son eusociales**.

Esta “generosidad” manifestada por las hormigas tiene raíz genética en una forma de determinación del sexo, que es característica de muchos insectos sociales: la haplodiploidía (Hamilton, 1964, 1972; Alexander, 1974). Su sexo se determina de una forma especial, pues carecen del cromosoma específico. Las reinas, las hembras aladas y las obreras tienen dos pares de cada cromosoma y son diploides, los machos sólo poseen uno de cada par y son haploides.

Hembras y obreras reciben los dos complementos de cromosomas desde la fusión del óvulo con el espermatozoide. Los machos se reproducen a partir de huevos no fertilizados.

Este sistema simple tiene consecuencias profundas para la cooperación dentro del hormiguero. Las obreras, están muy relacionadas entre sí, compartiendo el 75% de sus genes.

Las reinas, comparten en promedio sólo el 50% de sus genes con su prole. Estas, también tienden a vivir más que sus crías en el ambiente aislado del nido.

En esta situación, las obreras pueden hacer mucho más por sus genes ayudando a la reina a producir más obreras y reproductoras. La mejor forma de hacer esto es mantener a la reina y por ende a toda la colonia, viviendo y funcionando.

Y así, la obrera se enfrasca en dicha conducta “desinteresada” de defensa del nido o servir de alimento o autosacrificarse en sus funciones elegidas, ya que de esta forma, mejora las probabilidades de supervivencia de la colonia entera y, en consecuencia, de sus genes.

La división del trabajo y su organización social permiten un alto grado de sofisticación del comportamiento, que podría justificar la sorprendente proporción de biomasa estimada para los insectos sociales en todos los ecosistemas.

4. b Modificaciones del suelo generadas por las hormigas obreras

Charles Darwin (1882) demostró, por primera vez, el impacto que ejercían las hormigas sobre la génesis y modificación del suelo colonizado, en competencia con el de las lombrices (Gotwald, 1986), pues en suelos donde abundan las hormigas, pueden superarlas en cantidad de partículas edáficas removidas.

Por ello, las hormigas se consideran las segundas en capacidad de bioturbación, sólo superadas por las lombrices de tierra: $5.000 \text{ gm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ vs. $15.000 \text{ gm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, pero el impacto de las hormigas probablemente es más importante, dado que su distribución geográfica es mucho más amplia que la de los gusanos (Paton et al. 1995).

En los desiertos de Australia, las tasas de rotación del suelo son de $420 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Briese 1982). En los pastos argentinos, las obreras *Camponotus punctulatus* son capaces de remover $2.100 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de suelo (Folgarait 1998).

Los hormigueros son auténticos nidos subterráneos, con cámaras y galerías, muy extensas donde habita permanentemente más del 80% de la colonia (Petal, 1978).

Esta actividad constructiva conlleva modificaciones físicas y químicas del suelo, cuya intensidad depende del número de los individuos que componen la colonia. En las colonias de hormigas terrestres viven de decenas a millones de individuos (Fig. 4.34), a partir de una sola o de múltiples reinas.

Hay una gran variedad de hormigueros, desde nidos entre hojarasca hasta nidos de barro insertados profundamente en el suelo, con intrincadas galerías (Tschinkel 2004, 2010) (Fig. 4.35 y

4.36).



Fig. 4.34 Las colonias de hormigas pueden variar desde unas pocas docenas a millones (Web libre)



Fig. 4.35. Hacen gigantescos nidos (Web libre)



Fig. 4.36 Y pequeñas obras de ingeniería. Nido "moldeado in situ" con aluminio fundido (Web libre)

Los insectos solitarios (no sociales), machos y hembras han evolucionado con una amplia variedad de mecanismos de encuentro (incluyendo las feromonas) que permitan trabajar coordinadamente y producir una nueva generación de machos y hembras reproductores.

Para las hormigas, la colonia es la entidad reproductiva, y se compone de la reina/s acoplada/s que pueden vivir hasta 30 años, y una fuerza trabajadora no reproductiva (cuya corta vida no supera los 2 años), que trae los recursos para la reina y el desarrollo de las crías, que mantiene la estructura de nido, alimenta a toda la colonia y defiende la colonia (la reina) de intrusos.

Una colonia puede perder el 90% de la fuerza del trabajo, pero se recupera. Una vez madura, una colonia de hormigas generalmente sufre un ciclo ergonómico anual con sus etapas de trabajo y mantenimiento de la reproducción y alimentación y las etapas reproductivas hasta que la reina muere.

El suelo es el hogar de una gran variedad y un gran número de organismos que por unos particulares intentos de nicho ecológico a mantener la homeostasis. En este ambiente de edafobiodiversidad del suelo, la actividad de las hormigas representa un grupo importante de macroorganismos que afectan drásticamente al suelo en el que viven.

Además de la bioturbación que sufre el perfil del suelo, en las proximidades de los hormigueros se genera un enriquecimiento de nutrientes debido a la concentración de los recursos necesarios para mantener sus grandes poblaciones (Haines, 1978; Gunadi y Verhoef, 1993; Dostál et al., 2005; Wagner y Jones., 2006; Wagner y Fleur-Nicklen, 2010).

Consecuentemente, el suelo se fragmenta en un mosaico de concentración de nutrientes (Briese, 1982; Hölldobler y Wilson, 1990) y de microagregados que son recrecidos por los ácaros oribátidos.

En Australia se han utilizado a las hormigas como bioindicadores del grado de alteración y restauración de los ecosistemas (Majer, 1983; Andersen, 1991; 1993; 2000; Andersen et al., 2003; Andersen y Majer, 2004).

Entre los aspectos más destacados, por encima de la naturaleza dinámica e íntima interacción entre las hormigas y el suelo, lo que más sorprende es su capacidad de **interacción con una enorme variedad de microorganismos edáficos**, con los que desarrolla relaciones mutualistas, simbiótica, o de predación, regulando las poblaciones de entomopatógenos. Ello ha permitido grandes formas de coevolución, desarrollando defensas similares a las de los insectos no sociales, como las conductas de evitación o el uso de tegumentos como un escudo protector contra los patógenos.

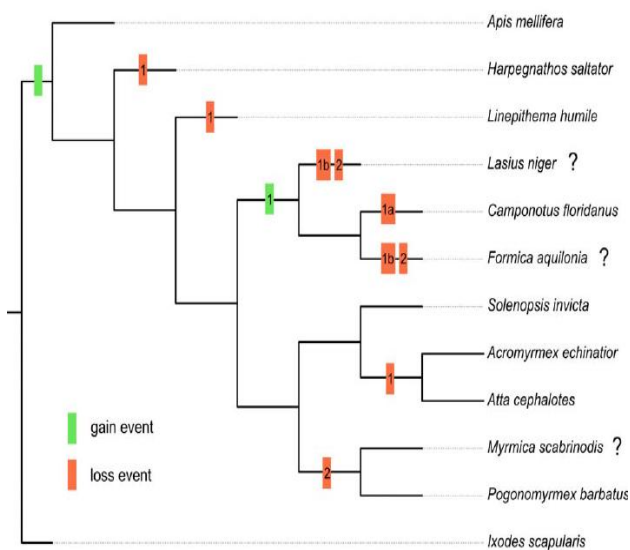


Fig. 4 37. Árbol de Notung de defensinas.

Las especies de hormigas *L. niger* (GenBank Acc. No.: ACB46517.1), *Myrmica scabrinodis* (GenBank No.: ACB46524.1), y *F. aquilonia* (GenBank No.: Q5BU36.1) son ejemplos de las secuencias generadas (Viljakainen y Pamilo, 2005, 2008). Para estas especies su genoma no está disponible, lo que se indica con el signo de interrogación detrás de las especies. Los eventos de pérdidas y ganancias se indican con cuadros de color verde y rojo. El evento ganancia en el LCA de *A. mellifera* y de la especie de hormiga generadora del péptido defensina 1/2. El LCA de *L. niger*, *C. floridanus* y *F. Aquilonia* tienen una duplicación de sus péptidos defensinas 1, pero las especies pierden también su defensina 1-a o 1-b. (Förster, et al., 2012)

Cuando un parásito produce una penetración en el nido, se provoca una respuesta inmune (Fig. 4.37) que puede tomar muchas formas, por ejemplo, bioquímicas, innatas y moleculares (Brennan y Anderson 2004; Schmidt et al., 2008). Así, *Formica rufa* y *Myrmecia gulosa* responden específicamente a la exposición bacteriana mediante la producción de "defensinas" (péptidos antimicrobianos de 40 aminoácidos de longitud, ricos en cisteína (Taguchi et al., 1998) o dobles cadenas de 16 aminoácidos de longitud, respectivamente (Valles y Pereira, 2005; Schliens y Crozier, 2009).

La exposición de *Lasius neglectus*, a esporas de *Metarhizium anisopliae* conduce a la regulación de "defensinas" y profenoloxidasa (PPO) en las obreras previamente no tratadas, dando lugar a infecciones subletales. *Solenopsis invicta* responde a la infección fúngica hasta con la regulación del gen de la transferrina, como respuesta inmune (Vallés y Pereira, 2005; Schliens y Crozier, 2009).

4. c La organización de los nidos

Para las hormigas, la colonia es la entidad reproductiva, y se compone de la reina (s) que puede(n) vivir durante una década o más, y una fuerza trabajadora no reproductiva que trae en los recursos para la reina y las crías en desarrollo, manteniendo la estructura de nido, y defendiendo la colonia (la reina) de intrusiones externas. En el esquema se representan, desde el punto de vista genético, las posibilidades de fundación de nidos a partir de una o varias reinas, (Hölldobler y Wilson, 1990). (Fig. 4.38):

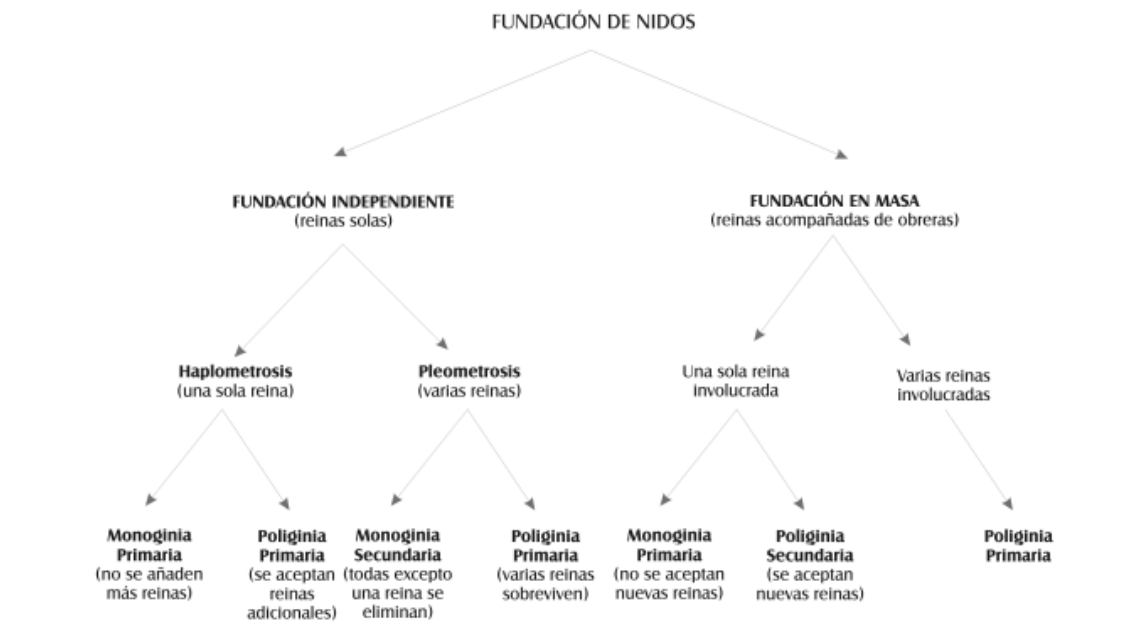


Fig. 4.38. Formas de fundación de nidos en hormigas (Hölldobler y Wilson, 1990)

4. d Los nichos del nido

A nivel ecológico y biogeográfico las hormigas se agrupan en regiones (Ward, 2000). El nicho ecológico de una especie de hormigas describe el papel que desempeña éste en el ecosistema. Describir el nicho típico de una hormiga es como describir una colonia típica de hormigas. La variedad de dietas, sitios de nidificación, rangos de vida y asociaciones de hormigas en un hábitat dado, hace de estos insectos un objetivo de predación.

La mayoría de colonias de hormigas son relativamente sésiles, como mucho moviendo sus colonias cada dos semanas, o sin desplazamientos (Smallwood, 1982). Las hormigas toman su energía de otros organismos, bien sean plantas (néctar, hojas, semillas) o animales, vivos o muertos.

Desde un punto central, las colonias envían exploradoras hacia sus alrededores, reclutando rápidamente nuevas obreras ante nuevas fuentes de alimento, o abandonándolas si surge una nueva necesidad. De esta forma las hormigas coleccionan y concentran recursos en el medio, siendo también recurso predecible para quienes dependen de ellas. En muchas formas, las hormigas, decididamente, son “como plantas” (Andersen, 1991). Las especies de una comunidad pueden variar a lo largo de tres ejes de nichos: nidificación, alimentación y temporalidad.

Los nidos de hormigas presentan una gran variedad de formas. A lo largo de un gradiente climático, desde un desierto cálido a un bosque húmedo tropical, la variedad de sitios de nidificación para uso de las hormigas se incrementan extraordinariamente.

Las hormigas, como ectotermas, están obligadas a forrajear en un rango térmico entre 10 y 40°C con un óptimo de 30°C (Hölldobler y Wilson 1990). La baja humedad también puede limitar el forrajeo; el mejor tiempo para coleccionar hormigas en el desierto es después de las lluvias de verano (Schumacher y Whitford, 1976). Pero la humedad es un arma de dos filos, dado que las gotas de lluvia son pegajosas e inmanejables para las hormigas y el agua puede borrar los rastros químicos. Como todos estos pequeños animales se calientan y secan muy rápidamente (Hood y Tschinkel 1990; Kaspari, 1993a) lo que evita un riesgo de muerte.

En los desiertos las hormigas tienden a nidificar en el suelo y apenas suben a la superficie, excepto para liberar alados (caso de algunas *Acropyga* y en *Neivamyrmex*). De muchas de esas especies no se conocen más que los alados atrapados cazados en trampas de luz. La diversidad e

historia natural de estas especies permanecen prácticamente sin conocerse (Lévieux, 1983).

Otras nidifican en el suelo pero emergen a las entradas para hacer algo de forrajeo. Esta es probablemente la imagen que se evoca cuando se habla de hormigas. La entrada al nido puede ser un hueco discreto en el suelo. En desiertos fríos, particularmente de tundra, las colonias pueden encontrarse bajo las piedras, pues estas retienen el calor mejor que el suelo y las colonias aprovechan estos *hot spots* ambientales para calentar a sus crías.

En praderas de altura, cuando la temperatura del suelo sea más cálida (como desiertos y bosques tropicales, casi bajo cada piedra grande y plana se aloja un nido de hormigas (Brown 1973). En otros casos las hormigas portan piedrecitas, formando un disco de grava alrededor de la entrada del nido.

Las hormigas nidifican en suelos con todo tipo de textura, desde arcillosa dura hasta margosa o arenosa. Sin embargo poco se sabe del drenaje, el pH o la heterogeneidad de hojarasca que cubre un suelo determinado, y del papel que estas diferencias puedan jugar sobre la segregación de especies (Johnson, 1992).

Desplazándose desde desiertos hasta praderas y sabanas, vemos que muchas hormigas aún nidifican en el suelo. Sin embargo, en praderas densas las colonias pueden vivir bajo una sombra perpetua. Como respuesta, ciertas especies solucionan el problema creando una zona despejada alrededor de la entrada del nido. Otra solución, observada en el hemisferio norte, es la de hacer grandes montículos de paja que pueden alzarse varios centímetros sobre el herbaje que rodea a la colonia. En los bosques, los tocones pueden ser *hot spots* para colonias de hormigas. En ambos casos, para salir o evitar la sombra, prolongan la exposición de sus habitantes al sol.

En los bosques, el suelo está cubierto de capas de restos de árboles, hojas, ramas y frutos. Si los bosques son de leñosas muy secas también predominan las especies que nidifican en el suelo. A medida que el bosque se vuelve húmedo, aparecen nidificaciones en la hojarasca, o en cavidades de ramas caídas, entre hojas o en grandes troncos caídos (Herbers, 1989; Kaspari 1993b; Byrne 1994). La fracción de las especies que nidifican en la hojarasca es la más grande en los trópicos (Wilson, 1959). En la hojarasca una sencilla ramita hueca permite alojar una colonia con centenares de obreras.

Las hojas dan una pobre protección a la colonia y sus pupas; un tronco grande caído puede contener múltiples colonias de especies distintas. Para encontrar estas colonias, basta romper ramas, remover hojas o cortar el tronco caído. Si el ambiente sufre de estacionalidad fría o seca, estas colonias pueden alternar su asentamiento, periódicamente entre la hojarasca y el interior del suelo (Herbers, 1985).

En los bosques tropicales buena parte de las hormigas ocupan la vegetación, desde las plantas bajas hasta las copas de los árboles. Algunas hormigas hacen sus nidos de material vegetal mascado. Estos “nidos de cartón” son comunes en los trópicos donde pueden encontrarse fijados en lo alto de los árboles o en el sotobosque, debajo de las hojas (Black, 1987). Hormigas, como la “carpintera” (*Camponotus*), pueden construir una cámara de nidificación en un tronco parcialmente podrido. Finalmente, un grupo de plantas ha evolucionado formando cavidades y cuerpos alimenticios, para proveer de cubierta y alimentación a las hormigas a cambio de protección frente a los herbívoros (Huxley y Cutler, 1991).

4.d.1. Los nichos de alimentación

La mayoría de hormigas son forrajeras oportunistas, captando combinaciones de exudados de plantas, semillas, restos de animales vivos o muertos. Sin embargo, una fracción de la comunidad local, se puede especializar en los hábitos alimenticios.

Así, las *Attini* cortan partes de vegetación o coleccionan insectos muertos o residuos animales. Estos materiales se emplean como sustrato para el crecimiento de hongos, que son cultivados y cosechados por ellas (Weber, 1972 a, b).

Otras, se especializan en distintos exudados vegetales (Tennant y Porter, 1991; Tobin, 1994), que obtienen directamente de los nectarios de las plantas o indirectamente, por parte de los “homópteros” chupadores de savia (Huxley y Cutler, 1991).

La enorme cantidad de hormigas en las copas de los árboles, sugiere que las hormigas que allí habitan lo hacen en ambientes ricos en carbohidratos y pobres en proteínas (Tobin, 1994; Fernández, 1996, 1998). Aunque quizás, el atractivo principal sea la temperatura solar cíclica diaria, la humedad de la evapotranspiración o la ausencia de sus predadores.

Muchos géneros de hormigas (*Cerapachys*, *Neivamyrmex*, *Proceratium*, *Strumigenys*, *Thaumatomyrmex*) son depredadoras especializadas que viven a costa de un conjunto selecto de artrópodos.

Algunos de estos “especialistas” tienen dietas taxonómicamente limitadas, aunque se alimenten de insectos comunes (Vg.: hay especialistas en hormigas dentro de las hormigas legionarias *Neivamyrmex*. o especialistas en colémbolos dentro de *Strumigenys* y *Pyramica*).

Finalmente, las especies de hormigas de una comunidad pueden especializarse en varios grados sobre el tamaño y densidad de un recurso. Las especies con obreras grandes tienen frecuente acceso a un amplio espectro de tamaños de presas (Kaspari, 1996c).

Asimismo, cuando el alimento viene en “empaques” de diferentes tamaños, las partes más grandes y ricas de alimento, frecuentemente son objeto de posesión y defensa con más éxito por parte de especies con colonias grandes y agresivas (Kaspari, 1993b).

4.d.2. El nicho temporal

Dentro de una comunidad de hormigas, subconjuntos de éstas pueden restringir su actividad a determinados períodos del día o del año. Por ejemplo, *Prenolepis imparis*, que puede salir a buscar alimento con temperaturas próximas a los 0°C, es una especie de bosque en Norteamérica comúnmente activa en primavera y otoño, aunque inactiva en verano (Talbot, 1943; Fellers, 1989).

Durante un período de 24 horas, en un mismo hábitat pueden aparecer diferentes tipos de hormigas. Por ejemplo, desiertos (Whitford y Eittershankl, 1975; Bernstein, 1979; Morton y Davidson, 1988) y bosques tropicales (Kaspari, 1993a) presentan, frecuentemente, faunas particulares diurnas, crepusculares y nocturnas.

Esta segregación probablemente surge de una combinación de tolerancias fisiológicas, interacciones competitivas y riesgos de depredación (Whitford 1978; Orr 1992). En Australia se han utilizado a las hormigas como bioindicadores del grado de alteración y de la restauración de ecosistemas (Majer, 1983; Andersen, 1991; 1993; 2000; Andersen et al., 2003; Andersen y Majer, 2004).

4. e La regulación de las poblaciones dentro de los hormigueros:

Influyen dos grupos de factores:

- **Basados en los recursos**, regulan las poblaciones por control de los mismos, así como por el acceso de la colonia a dichos recursos, determinan que tan rápido puede crecer una población en un hábitat
- **Basados en la mortalidad**, son aquellos que pueden eliminar o separar partes de la colonia; determinan el *standing crop* real de una especie.

4.e.1 Regulación de las hormigas basada en los recursos

Los factores basados en recursos marcan la habilidad de las colonias para crecer y reproducirse. Estos son de tres tipos: recursos, condiciones e interacciones entre poblaciones

1. Los recursos que son ítems que se usan y gastan por parte de las colonias de hormigas (como alimento y sitios para nidos).

2. Las condiciones que son factores abióticos que regulan el acceso a los recursos (como temperatura y humedad).
3. Las interacciones entre poblaciones describen como otras poblaciones en el habitat regulan el acceso de los recursos disponibles.

A medida que los hábitats se vuelven más productivos, el número de colonias de hormigas crece. Objetivamente, la producción primaria neta se mide la capacidad fotosintetizadora de un hábitat, medida en $\text{gC}/\text{m}^2/\text{año}$.

Si relacionamos este parámetro con el nº de colonias nos encontramos que en el desierto de Colorado ($< 10 \text{ gC}/\text{m}^2/\text{año}$) hay una densidad próxima a 0.03 colonias por m^2 , mientras que en un bosque tropical ecuatoriano ($> 1.000 \text{ gC}/\text{m}^2/\text{año}$) la densidad de hormigas se incrementa a cerca de 10 colonias/ m^2 (Kaspary et al. 2000b). Sin embargo esta relación no es estable pues, el acceso al recurso disminuye en condiciones pobres (“estresores” de Andersen, 2000) o por competencia entre poblaciones de hormigas y otros insectos.

El granulado de las partículas que realizan las hormigas a la superficie incrementa la porosidad de los perfiles, disminuye la densidad del suelo, modifica la composición granulométrica, incrementa la infiltración de agua y la humedad, regula el pH y la temperatura interna del nido (Petal, 1978). El proceso de transporte y depósito en el exterior del nido también es muy intenso. Así, un caso extremo es el de la *Atta sexdens*, en Brasil, que genera recubrimientos sobre un área de 100m^2 , con un volumen de 23 m^3 y un peso de 40 toneladas de suelo (Autori, 1947).

Su trabajo es intenso, y la estructura de los nidos y de sus túneles afectan directamente al drenaje local y a la ventilación de los suelos (Cherret, 1989). Las cámaras subterráneas acumulan abundante MO (fragmentos vegetales que depositan en lugares específicos, restos de hongos, cadáveres de hormigas y excreciones de la colonia, junto a coleópteros vivos, hasta a más de 6,4 metros de profundidad (*Atta levigata*), (Hölldobler y Wilson, 1990). El proceso de descomposición continúa en profundidad, por lo que estas cavidades se convierten en auténticos depósitos de humus. La temperatura es clave para las poblaciones de hormigas (Brown 1973). Como taxón, las hormigas son termofílicas, soportan mal temperaturas menores a 20°C , “desconectándose” en invierno y evitando localizaciones en “sombras frías”. Por ello, en lugares con baja temperatura media anual, como la tundra alpina, es frecuente ver a las hormigas “tomando el sol” (Hölldobler y Wilson, 1990; Kaspary, 2003) y en climas cálido (desiertos tropicales, sabanas, bosques lluviosos), las hormigas son una parte del paisaje Fig. 4.39 y 4.40).

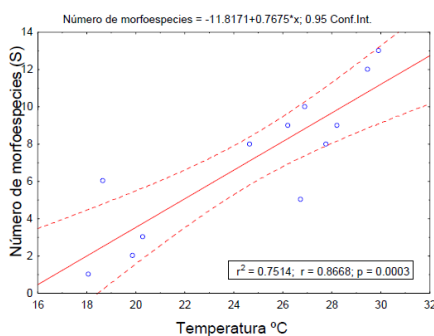


Fig. 4.39 Relación entre la temperatura en $^\circ\text{C}$ y el número de morfoespecies de hormigas (S) en la gradiente altitudinal muestreada de Laquipampa. (Vander Meer, 2012).

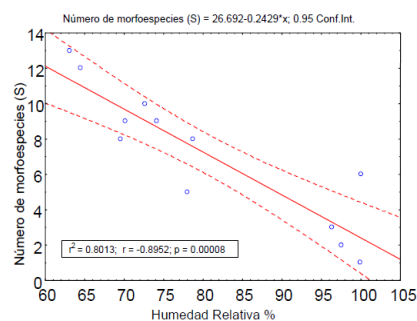


Fig. 4.40 Relación entre la humedad relativa promedio (%) y el número de especies de hormigas (S) en la gradiente altitudinal muestreada de Laquipampa (Vander Meer, 2012).

Organismos o poblaciones *compiten* por los recursos cuando un individuo o población crece a expensas de otros individuos o poblaciones.

Así, cuando una colonia crece en demasía, puede agotar los recursos y privar a otra colonia de la explotación de éstos. Lo mismo ocurre cuando en un bosque, habiendo un número limitado de ramas huecas o plantas mirmecófilas, cualquier colonia o población que entre primero puede

excluir a otras nuevas (Davidson et al. 1989; Longino, 1991).

La competencia puede ser dentro de una misma especie (intraespecífica) o entre especies (interespecífica). En el primer caso, las interacciones regulan la población; en el otro, las interacciones entre especies pueden regular la comunidad.

La sociabilidad de las hormigas contrasta con las abejas y avispas, en donde sólo fracciones del total de especies son sociales o presentan algún grado de sociabilidad (Wilson, 1971).

Por fuera de *Hymenoptera* el único grupo de artrópodos con todas sus especies sociales es el de las termitas (*Isóptera*). Algunas hormigas poseen comportamientos derivados, que incluso las llevan al parasitismo y la pérdida total de obreras.

La competencia puede darse indirectamente, a través del consumo de alimento o algún otro recurso, o directamente, eliminando otras colonias. La distinción entre competencia y depredación se vuelve borrosa en las interacciones hormiga-hormiga: Cuando una colonia que elimina a su vecina, se lleva sus pupas y reservas de alimentos, ¿está depredando a esa colonia o simplemente la está sacando de la competencia?

Muchas especies de hormigas son altamente territoriales (Levings y Traniello, 1981), pero a densidad y el tamaño de la colonia también pueden afectar la competencia entre hormigas. En este caso todos los recursos pueden estar dominados por una única colonia grande, o pueden estar divididos entre varias colonias pequeñas, dentro de un mismo nicho (Ryti y Case, 1992).

En principio, cuando los hábitats son colonizados por varias fundadoras, aparecerán enfrentamientos cuando se encuentren, usurpándose y eliminando al resto de las colonias hasta que el hábitat quede con unos pocos ganadores (Ryti y Case, 1988a y b; Tschinkel, 1992). Sin embargo, este no siempre ocurre.

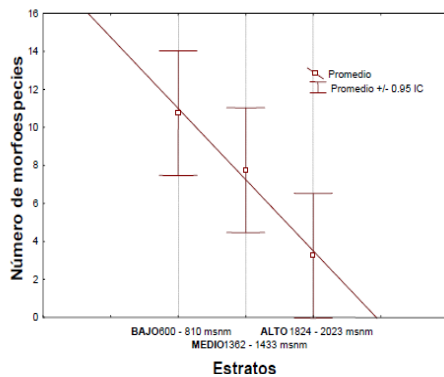
Pero en el caso de las hormigas de hojarasca de bosque tropical hay poca relación entre tamaño y densidad de la colonia (Kaspari, 1996b); las alteraciones causadas por la lluvia o la actividad de las hormigas legionarias son suficientes para evitar que las colonias saturen el medio.

Cuando los recursos o las condiciones de una colonia limitan su crecimiento, la respuesta es un crecimiento en la disponibilidad de recursos almacenados incrementándose la tasa de reproducción. Este éxito individual conduce a altas densidades locales en las poblaciones.

Una razón puede deberse a que los desiertos cálidos frecuentemente implican una economía basada en semillas y estas semillas pueden almacenarse durante largo tiempo. Las “hormigas cosechadoras” pueden entonces estar mejor protegidas contra reducciones en la disponibilidad externa de alimentos, respondiendo a su carencia sólo después de largos periodos prolongados de tiempo. La carencia en sitios de nidificación también pueden limitar las poblaciones de hormigas. En dos comunidades de hormigas de hojarasca, las densidades de hormigas se duplicaron simplemente con la adición de ramas de bambú (Kaspari, 1996b).

Está claro que los recursos, el clima, la altura y los competidores trabajan en conjunto para regular poblaciones de hormigas (Brown, 1973). Aún en medios ricos en recursos, con climas fríos y húmedos hay pocas hormigas. Un buen ejemplo lo ofrecen los bosques lluviosos templados fríos. En contraste, ambientes secos y cálidos parecen tener condiciones adecuadas para hormigas. En este caso, el número de hormigas frecuentemente parece estar dado por la lluvia, buen indicio de la producción de semillas de las que se alimentan las hormigas (Morton y Davidson, 1988).

A medida que la localidad es de mayor altitud sobre nivel de mar, la riqueza de especies de hormigas disminuye (Brown, 1973; Olson 1994; Longino y Hanson, 1995; Fisher, 1997; Fagua, 1999), aunque la pendiente de dicha merma es ligeramente menor en localidades templadas que en tropicales (Ward, 2000). También en el trópico esta respuesta en las muestras de hormigueros que contenía la hojarasca este gradiente altitudinal de riqueza de especies evidencia un ligero descenso por debajo de 500m. (Fig. 4.41).



Número de morfoespecies según la altura (entre pie de monte y la cima). La altura las hace disminuir exponencialmente. Son semejantes a nivel regional como local. La riqueza y abundancia relativa de especies se maximizaron en altitudes medias (en un rango altitudinal de 400 a 800 msnm) (Samson et al. 1997; Fisher, 1998, 1999). Los picos máximos de riqueza de especies se relacionan principalmente con factores climáticos, como a la temperatura y la humedad (Grytnes y McCain, 2007).

Fig. 4.41. Patrones altitudinales de las hormigas. (Grytnes y McCain, 2007).

Ward (2000) determinó que para localidades con latitud menor de 30° hay una correlación positiva entre riqueza de especies y altitud, mientras que para dichas localidades con altitud mayor de 500 m, esta relación es negativa. Sin embargo aunque disminuye la diversidad al aumentar la altitud, localmente puede haber acúmulos de hormigas, aunque sean de pocas especies como suele suceder en los Andes entre los 3.500 ó 4.000 metros.

Las razones de dicha disminución podrían relacionarse con las bajas temperaturas de tierras altas, que merman la actividad físicas y los procesos fisiológicos (Brown, 1973). El papel de la temperatura en los páramos andinos o las cumbres de algunos Tepuyes sobre la actividad de hormigas en el suelo o la vegetación se desvanece al taparse el sol con las nubes.

Estudios sobre la diversidad de hormigas, en gradientes altitudinales, también indican una disminución de la riqueza de especies con la altitud (Brühl et al., 1999) y picos máximos de riqueza a altitudes medias (Fig. 4.42) (Olson, 1994; Samson et al., 1997; Sanders, 2002). Aunque, se han encontrado casos particulares donde la riqueza de especies aumenta con la altitud (Sanders et al., 2003) (Fig. 4.43).

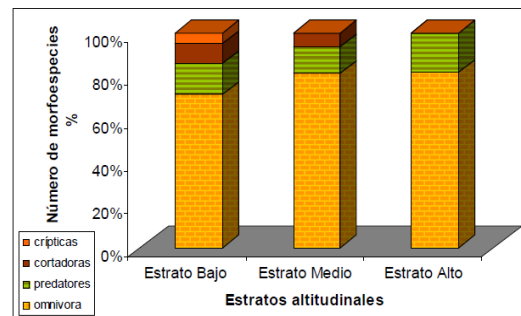
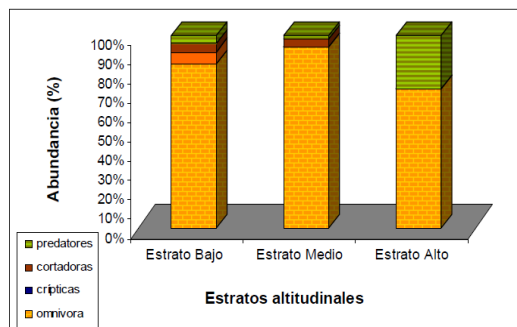


Fig. 4.42. Distribución de los porcentajes de abundancias por categorías tróficas a través de los tres estratos. (Olson, 1994; Samson et al., 1997; Sanders, 2002).

Fig. 4.43. Distribución de los porcentajes del número de morfoespecies por categorías tróficas a través de los tres estratos (Sanders et al., 2003)

Sin embargo, no se debe de ignorar la existencia de algunas hormigas adaptadas a condiciones frías. La *Camponotus punctulatus* habita por encima de los 4.000 m, en la parte austral de Suramérica (Kusnezov 1963), y la ponerina, *Pachycondyla carbonaria* de coloración púrpura casi metálica, es típica de los bosques andinos de Colombia.

Algunas hormigas son más comunes en zonas altas que en bajas; por ejemplo es más fácil recolectar *Myrmelachista*, un grupo de formicinos arbóreos, en altitudes superiores a 1.300m que por debajo. La *Brachymyrmex* también parece ser afín con las alturas en Suramérica

(Fernández, et al., 1996). Transectas altitudinales sugieren que muchas especies de hormigas tienen un rango altitudinal bastante restringido y con frecuencia lo que antes se consideraba como una sola especie, resultan ser varias especies crípticas con distribución parapátrida, divididas por altitud (Longino y Hanson, 1995).

A veces ocurre una diversificación relativamente rápida de linajes, donde cada uno adquiere una o diversas adaptaciones respecto sus parientes ancestrales, un fenómeno llamado “radiación adaptativa” (Futuyma, 1998). Esta radiación puede relacionarse con muchas cosas, sea un nuevo tipo de alimentación o un cambio de hábitat. En el caso de radiación hacia un hábitat o conjunto de condiciones climáticas novedosas se posibilita la ocupación de áreas geográficas previamente poco aprovechadas.

El grupo *Macromischa* del género *Leptothorax* en Cuba podría ser un ejemplo de éste fenómeno (Kusnezov, 1963) ya que de las 69 especies americanas conocidas unas 41 especies son endémicas a Cuba, y tiene entre sus miembros un grupo monofilético de 14 especies que se ha especializado en anidar en fisuras de roca calcárea (Fontenla, 2000). La relativa rapidez del proceso está implícita en el hecho de que estas calizas son formaciones relativamente recientes, cuyos orígenes probablemente no anteceden el Plioceno (Iturralde-Vinent, 1988).

Las *interacciones entre poblaciones* describen cómo otras poblaciones en el hábitat regulan el acceso a los recursos disponibles. Una de las explicaciones que más influye en la diversidad y endemismo, que condiciona la distribución de las hormigas, se intenta explicar como una consecuencia de los cambios climáticos cíclicos asociados a las glaciaciones del Pleistoceno.

Las selvas habrían sufrido una reducción significativa ante aridez y bajas temperaturas, pero en algunos sitios hubiesen sobrevivido como remanentes en refugios, albergando otras formas de vida habituadas a condiciones méxicas (Haffer, 1969; Vanzolini, 1970).

Actualmente se reconoce la influencia de los Ciclos de Milankovitch sobre estos cambios climáticos y el hecho de que éste mecanismo ha funcionado, como mínimo, desde el Mesozoico (Haffer, 2001). La teoría hace hincapié en la multiplicación, extinción y migración de especies animales en ondas como respuesta los cambios de clima y vegetación.

4.e.2. Regulación de las poblaciones de hormigas basada en su mortalidad.

Hay varios factores que acaban con las colonias de hormigas. La muerte de la reina suele dictar el fin de la colonia, aunque aún puede producirse una última nidada de alados con los huevos existentes (o transportados por las hormigas).

Las colonias de ciertas especies con múltiples reinas pueden también adoptar una nueva reina (Tschinkel y Howard, 1978). Pero, muchas reinas mueren al principio de la vida de la colonia, cuando las potenciales fundadoras vuelan errantes, siendo muy vulnerables y nutritivas para los depredadores, desde libélulas hasta pájaros.

Después de lograr la fundación, muchas reinas pueden ser eliminadas por obreras errantes de colonias maduras.

Las colonias maduras mueren menos fácilmente, aunque las causas de la muerte de las reinas en colonias formadas no se conocen, en parte por la dificultad de visualizar los nidos en lo alto de los árboles o en el nivel subterráneo. El clima puede jugar un papel en este aspecto. Incapaces de moverse rápidamente (una colonia grande de *Atta colombica* puede demorar 8 días en moverse) (Porter y Bowers, 1981), y muchas especies de hormigas están expuestas, cuando se inundan sus nidos.

Dadas sus densidades, biomasa e interacciones, no es sorprende que atraigan depredadores o parásitos, algunos de los cuales son también hormigas (Kistner, 1982). Si actúan como parásitos sociales, tienen reinas que invaden nidos de especies huésped, encuentran a la reina, la eliminan y “adoptan” a las obreras de la reina para favorecer los huevos de la reina intrusa (Wilson, 1984).

Las poblaciones de hormigas también pueden regularse por “cosechamiento”, pues los

depredadores pueden agotar los recursos de una colonia eliminando obreras y regulando el resto de las poblaciones de hormigas.

En zonas boreales y frías algunas especies de hormigas realizan “incursiones esclavistas”, robando las pupas de otras colonias (Topoff, 1990) que son llevadas al nido de las saqueadoras, donde se desarrollarán como obreras para trabajar en las tareas de la colonia.

Las especies esclavizadoras son reemplazadas en los trópicos por las hormigas legionarias, hormigas nómadas que andan en grandes incursiones que eliminan y transportan pupas (y de otros artrópodos) para consumo inmediato, (Rettenmeyer et al., 1983; Kaspari, 1996a). Se supone que de esta forma las hormigas esclavizadoras y las legionarias mantienen las densidades de las colonias más bajas de lo que podría ser de otra forma.

Otros animales eliminan o agotan colonias de hormigas. Cada continente tiene una serie de vertebrados (como osos hormigueros o lagartos) que consumen hormigas. Se ha mostrado en raros casos que estos depredadores regulan la distribución de sus presas (como, cuando las hormigas-león son comunes, no lo son el resto de las hormigas Gotelli, 1993).

Las colonias de hormigas también tienen sus asociados internos, incluyendo ácaros, nematodos, arañas y escarabajos (Kistner, 1982; Hölldobler y Wilson, 1990).

Finalmente, el riesgo de parasitismo puede mantener a una colonia en rápido crecimiento. Ejemplo de ello son las interacciones entre moscas *Phoridae* y hormigas (Brown y Feener, 1991 a, b; Brown, 1993).

Las moscas (parásitos diminutos) buscan a la hormiga (frecuentemente guiadas por el olor del insecto específico), sobrevuelan sobre ésta y se coloca en algún lado de su cuerpo para poner un huevo (Porter et al., 1995 a, b; Feener, et al. 1996).

La hormiga cae atontada y eventualmente retorna a la colonia y perece cuando el huevo de la mosca se ha desarrollado como larva, consumiendo a la hormiga como alimento. Sin embargo, las moscas deben primero *atrapar* a las obreras.

Y aquí está el asunto. Las hormigas frecuentemente corren y se esconden en presencia de los fóridos (Porter et al., 1995c). Esta reacción es tan profunda que interfiere con el forrajeo y altera el balance competitivo de la hormiga acechada a otras libres de la presencia o acecho del parásito (Feener, 1981).

4.f Los sentidos de las hormigas.

Para la realización de todas estas actividades, las hormigas precisan estar dotadas de sentidos que se asocian con la actividad de su cerebro, pues:

a) Las hormigas son capaces de detectar y procesar diferentes señales físicas.

a.1) **Mecano-percepción. Reside en las patas** Emiten y perciben ondas magnéticas vibratorias (sonidos) solo a través de sólidos. (no a través del aire).

a.2) **Ondas electromagnéticas:** perciben la luz del visible y a veces la del UV. Pueden tener visión tetracrómica pues utilizan receptores de radiación a 600, 520, 420 y 350 nm.

a.3) **Luz polarizada:** perciben el ángulo de polarización de la luz solar al irradiar ésta sobre la atmósfera terrestre. Este ángulo depende de la posición relativa del sol y de la hormiga y lo utilizan como un reloj interno, determinando su posición en el espacio y su orientación fuera del nido.

a.4) **Compuestos químicos:** tienen los sentidos del olfato y gusto muy desarrollados. Los usan en reconocimiento inter e intraespecífico, en la orientación, y en el reconocimiento de los alimentos.

a.5) **Presión:** Tienen los receptores del tacto que usan para comunicación y inter e intraespecífica y para la orientación.

a.6) **Otros:** perciben el calor, la humedad y el CO₂.

b) **Las hormigas son capaces de orientarse.** Necesario para la búsqueda de alimento, y retorno al nido. Se orientan utilizando al sol, y manejan claves visuales gravitacionales, táctiles, olfativas y memoria espacial.

b.1) **Capacidad de visión.** Todas, menos las hormigas legionarias, ven y recuerdan accidentes topográficos (árboles o arbustos, piedras, rocas, patrones de sombra de la copa de los árboles o del dosel de los bosques, etc.) utilizándolas como señales para su orientación hacia el nido, recordando su ubicación, la de la fuente de alimentación y la del nido. Esta capacidad es muy común en especies que habitan en zonas áridas, desiertos y playas. Muchas especies “navegan” utilizando la posición del sol y calculan su ángulo con respecto al rumbo en que están caminando. Precisan para ello de un reloj solar interno, que le ayude a corregir el ángulo de su rumbo, a medida que avanza el día y cambia la posición del sol en el firmamento.

b.2) **Luz polarizada.** Detectan el ángulo de polarización de la luz solar y ubican indirectamente la posición del sol en el firmamento. Ello les permite “navegar” en días nublados. Este sistema es similar al utilizado por los vikingos, que con ayuda de bolas de cristal detectaban el ángulo de polarización de la luz solar durante sus navegaciones.

b.3) **Orientación química:** Las obreras emplean feromonas que aplican al suelo para localizar su posición (topoquímica). Los olores generan gradientes de concentración, que dan lugar a un ambiente aromático y tridimensional. Permiten reconocer cualidades no visibles como el estado fisiológico de la presa, humedad, temperatura ambiental.

b.4) **El tacto y las señales gravitacionales** Las especies ciegas recuerdan de sus incursiones accidentes físicos, tales como grietas, aristas, bordes, etc. para orientarse. Pueden recordar subidas o bajadas en su camino de exploración. Utilizan esta memoria para orientarse en su regreso al nido.

b.5) **Memoria espacial.** Son capaces de cruzar laberintos complejos, Respecto a su cuerpo, pueden memorizar giros a izquierda o derecha y utilizar esta memoria para su orientación.

4.g Dieta de larvas y adultos

- **Por encontrarse en fase de crecimiento (muy activos metabólicamente) las larvas** precisan dietas muy ricas en proteínas. Los adultos, por el contrario requieren dietas ricas en carbohidratos. Su metabolismo consume básicamente energía (ya no crecen).

La compleja organización social optimiza la dieta diferencial de cada uno de los individuos. En muchas especies de hormigas (como los insectos, en general):

- Los adultos ingieren azúcares, provenientes de nectarios florales o extraflorales, de secreciones de homópteros y hemípteros, de frutas o inclusive directamente de la savia de plantas.
- Las larvas, por el contrario, son carnívoras, ingieren una gran variedad de alimentos que le traen sus hermanas adultas, de artrópodos terrestres capturados vivos o muertos, restos de animales vertebrados muertos, huevos de artrópodos excrementos de aves y otros animales, hongos ricos en proteínas, etc.
- **Huevos tróficos.** En las colonias incipientes, la reina y a veces las obreras colocan huevos estériles para la alimentación de las larvas (huevos tróficos, ricos en proteínas y capaces de alimentar a las primeras obreras). La energía para su producción proviene, en el caso de la reina, de los músculos de sus alas, ya inútiles tras el vuelo nupcial, que metabolizan para producir huevos fértiles y tróficos. Es frecuente en *Hymenoptera*.

- **Trofolaxis.** Hay dos tipos básicos de trofolaxia, la bucal-bucal y la ano-bucal. Así se transfiere alimento entre individuos. Una hormiga regurgita el alimento almacenado en su buche, produciendo una gota que sujeta en sus mandíbulas, y otra la ingiere. Este comportamiento de transferencia va acompañado de un complejo comportamiento de comunicación por “anteneo”. La trofolaxia ano-bucal, por lo general, ocurre entre larvas y adultos. La larva segrega por el ano el alimento digerido por su sistema digestivo, y el individuo adulto lo ingiere. La dirección de flujo alimentario puede invertirse. En cadenas complejas como el de las hormigas cultivadoras de hongos, las obreras defecan sobre el hongo simbiote, controlando su crecimiento. El hongo, gracias a las defecaciones, degrada la pulpa de las hojas maceradas por las hormigas, neofормando proteínas y aminoácidos a partir de la celulosa.
- **Larvas como fuente de alimento.** Las larvas, poseen enzimas digestivas especiales de las que carecen los adultos, siendo capaces de degradar proteínas, celulosa y/o lípidos, que los adultos ingieren. La transferencia del alimento de la larva al adulto se realiza mediante trofolaxia ano-bucal, mientras que la del adulto a la larva ocurre por trofolaxia bucal-bucal. Esto es, los adultos alimentan a las larvas y las larvas también alimentan a los adultos, de tal suerte que la colonia en conjunto posee capacidades de digerir sustancias que ninguno de los individuos aislados sería capaz de digerir.
- **Relaciones con plantas.** Las especies simbiotes como *Pseudomyrmes* y algunas especies de Azteca, están íntimamente relacionadas con su planta huésped, de la que dependen para su alimentación. La planta ofrece alimento a “su hormiga” gracias a nectarios extraflorales, cuerpos mullerianos y otros artificios. Los nectarios extraflorales son órganos de la planta donde aporta secreciones ricas en azúcares, y aminoácidos, que requieren las hormigas como alimento de adultos. Las larvas requieren proteínas, y las hormigas colectan artrópodos herbívoros sobre la planta, proveyendo de proteínas a la prole, y a la vez que defienden a la planta de su ataque. Los cuerpos mullerianos son estructuras ricas en proteínas, producidas por las plantas en cantidades reducidas, a fin de obligar a las hormigas que se alimenten de ellas, a cazar herbívoros y así protegerlas.

4.g.1. Particularidades de la Alimentación vegetal de las hormigas:

- a) **con semillas:** El elaiosoma es un tejido rico en lípidos y aminoácidos que cubre total o parcialmente las semillas de muchas especies de plantas. Constituye un factor realmente importante en la mirmecocoria pues forma una expansión que facilita la aprensión y el transporte de la semilla por parte de la hormiga. Las hormigas introducen la semilla completa en el hormiguero y consumen únicamente el elaiosoma; el resto lo abandonan en un medio propicio para su germinación (suelo o algún componente orgánico (*Beattie 1985*). Las hormigas granívoras recolectan semillas y sus fragmentos, casi siempre de gramíneas con o sin envoltura, que se convierten en reserva que utilizan durante la estación seca en las regiones subdesérticas o en el invierno, y en las regiones templadas y en suelos con baja fertilidad. Su gran interés hace que se esmeren para evitar la fermentación o pudrición del elaiosoma. Habitualmente, durante la recolección, las hormigas abandonan a lo largo del camino algunas semillas, y facilitando así la colonización de nuevas áreas después de la germinación. La calidad y distribución de la vegetación alrededor del hormiguero se altera debido a que la semilla recolectada es generalmente seleccionada en función de su tamaño y del tamaño de la hormiga cargadora. A la vez las hormigas recolectan insectos y materiales de origen animal para suplir hasta el 25% de sus necesidades nutricionales (*Bentley, 1977*). Hay competencia en especial por la recolección de semillas con aves y roedores. Por ello, en los diferentes grupos de hormigas, existen estrategias específicas de forrajeo; una de ellas es la recolecta en horarios diferentes.
- b) **con néctar** que es rico en oligosacáridos como fructuosa, sacarosa y glucosa, pero además contiene proteínas, aminoácidos, ácidos orgánicos, lípidos, alcaloides, fenoles,

vitaminas y saponinas entre otros nutrientes (Bentley, 1977). La concentración en azúcares es relativamente constante en una especie determinada de planta y la evaporatranspiración puede provocar su cristalización. Hay evidencias de que ciertas especies de hormigas escogen su planta hospedera en función del contenido de aminoácidos. El número de obreras forrajeras es proporcional al número de glándulas productoras de néctar en actividad en *Epidendrum cinnabarinum* (Orchidiaceae), y por tanto es proporcional a la productividad de la planta (Delabie, 1995), mientras que en *Tococa occidentalis* (Melastomataceae) no se han observado visitas de hormigas en la parte de la planta donde las glándulas más viejas han perdido la capacidad de producir néctar (Morawetz et al., 1992). Algunas especies de hormigas construyen un abrigo durante la estación seca para evitar la desecación de los pseudonectarios.

c) **con nectarios extra-florales o pseudonectarios**, conocidos en las Angiospermas, están también presentes en algunas pteridofitas y coníferas (Benson 1984). Glándulas productoras de exudados azucarados, pueden ubicarse en distintas partes de la planta (tallos, hojas y en las partes externas de las flores), con una gran diversidad de formas. Los nectarios florales se diferencian por su función, (dedicados en exclusiva a la función de polinización) (Bentley, 1977). Su existencia es resultado de un proceso coevolutivo convergente entre ciertas familias vegetales (que les proporcionan alimentos) y las hormigas, que las protegen de los fitófagos (Heads, 1986; Oliveira y Pie, 1998). Generalmente, después de la fecundación cesa la producción de néctar por pseudonectarios y todos los recursos energéticos de la planta se destinan a la fructificación. Pero, en ciertas plantas la producción de néctar comienza después de la fecundación por abejas, para que las hormigas que visitan los pseudonectarios protejan la fructificación. Se ha observado en algunas plantas tropicales que especies de parasitoides se alimentan también en los pseudonectarios (Koptur 1991) antes de depositar su postura sobre los insectos fitófagos que atacan a estos cultivos. La importancia de estas glándulas es considerable desde el punto de vista de control biológico.

d) **con corpúsculos nutritivos vegetales**: Existen básicamente cuatro tipos descritos de corpúsculos nutritivos: corpúsculos de Belt, de Müller, de Beccari y en perla. Los trabajos de Rickson, frecuentemente citados por Jolivet (1986, 1996), son los que más hacen referencia a estas estructuras.

d.1. Los corpúsculos de Müller Ricos en glucógeno (Rickson 1971), lípidos y proteínas. Se forman en una almohadilla o *trichilium* que se encuentra en la base del pecíolo de las hojas. Los producen algunas especies de *Cecropia* para alimentar a las hormigas *Azteca* (cortadoras de hojas). Según Jolivet (1986) estas hormigas podrían ser el principal fitófago en ejercicio que genera una presión de selección sobre la asociación *Azteca - Cecropia*.

d.2. Los corpúsculos de Belt son ricos en proteínas y lípidos y se diferencian en las extremidades de los folíolos en la base de las hojas de *Acacia*, donde son utilizados como fuente alimenticia por hormigas del género *Pseudomyrmex* (Rickson, 1969). En un mismo tronco de *Acacia* pueden encontrarse simultáneamente espinos huecos donde las hormigas nidifican, pseudonectarios produciendo carbohidratos, y corpúsculos ricos en otros tipos de nutrientes, para la alimentación de las hormigas.

d.3. Los corpúsculos de Beccari se presentan bajo la forma de gránulos blancos ricos en lípidos y almidón y se desarrollan en la base de las hojas de *Macaranga* (Euphorbiaceae), planta de África y del sudeste asiático. (Rickson, 1980).

d.4. Los corpúsculos en perlas ("pearl-bodies") son un alimento muy completo para las hormigas, ya que están constituidos por proteínas (10%), carbohidratos (21%), y lípidos (22%). Además, en *Piper cenocladum* (Piperaceae) es el único caso conocido en el cual la secreción del corpúsculo es inducido por la hormiga *Pheidole bicornis* (Risch y Rickson 1981). Están presentes generalmente en plantas que poseen también pseudonectarios. Existen en diversas formas en 19 familias de plantas tropicales. Numerosas especies de Melastomataceae, además de suministrar habitación (domacios) a las hormigas, secretan corpúsculos en perlas para alimentarlas (Clausing, 1998).

- e) **Polinización:** En general, las hormigas no son buenos agentes polinizadores al carecer de pelos diferenciados para atender ésta función, como las abejas. Además, el par de glándulas metapleurales, característico de *Formicidae*, secretan antibióticos y ceras que tienen la propiedad de bloquear la germinación del polen. Y la carencia de alas en las obreras las imposibilita de participar en algún proceso de polinización cruzada. Como excepciones aparece la planta de cacao, polinizada por *Wasmannia auropunctata* (Billes 1941). En el planeta solo hay 12 especies de plantas, la mayoría de la familia Orchidaceae, que las hormigas polinizan obligatoriamente. (Peakall et al., 1991).
- f) **Trofobiosis:** Se dice de las relaciones mutualistas entre hormigas y “Homópteros” (*Sternorrhyncha* y *Auchenorrhyncha*) (Myers, 1928), que presentan comportamientos comunes:
- Excreción del “rocío de la miel” o ligamaza por parte de los auquenorrincos (cigarras, cicadélidos) y esternorrincos (cochinillas, áfidos o pulgones, moscas blancas),
 - la propensión de las hormigas a explotar estos insectos,
 - las necesidades fisiológicas complementarias a ambos grupos.

4.h. Funciones principales de las glándulas que poseen las hormigas:

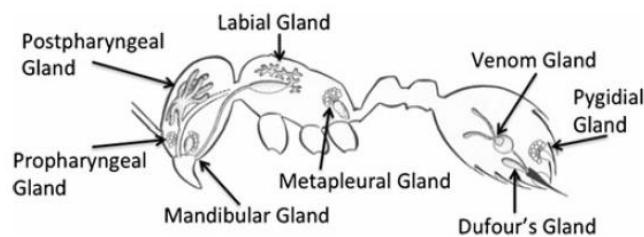


Fig. 4.44. Glándulas exocrinas de la hormiga

Las glándulas Mandibular, de Dufour, pigidial, y de Venom producen feromonas. La glándula metapleural produce antibióticos. (Johan Billen, University of Leuven. Bélgica).

- Vivir en el suelo requiere una defensa contra hongos y bacterias patógenas; algunas glándulas producen secreciones que ayudan a mantener a la hormiga limpia y libre de enfermedades.
- Las hormigas son tan conspicuas en sus ambientes que tienen muchos enemigos. Las hormigas – como las abejas y avispas – frecuentemente se defienden con sus aguijones. La evolución ha modificado el aguijón de las hormigas en variadas formas para producir sustancias químicas defensivas que se inyectan, untan o expelen sobre enemigos y competidores potenciales.
- Algunas glándulas producen feromonas, permitiendo a las hormigas comunicarse en formas sofisticadas en la colonia, y con otras colonias y especies (Vander Meer y Alonso, 1998). Por ejemplo, cada colonia posee un olor individual; reinas de hormigas usan feromonas para controlar obreras; obreras usan feromonas para dejar rastros olorosos hacia recursos explotables o para marcar territorios. Otras feromonas se liberan para alertar a la colonia de peligros.

4.i Las *Attinas* (hormigas “arrieras”) y su “jardín de hongos” El papel de la glándula metapleural

Las hormigas cortadoras de hojas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex*, son insectos que se adaptan a gran variedad de ecosistemas, viven en colonias organizadas, con castas definidas y altamente sociales. Tienen preferencia sobre especies vegetales asociadas a las áreas agrícolas

de importancia para el hombre como frutales (guanábana, limón), granos básicos (arroz, trigo, frijoles), hortalizas (cebolla de rama, tomate), árboles forestales (pino, cedro) y plantas ornamentales, pastos y algunas especies del bosque (Longino, 2005).

El principal daño lo producen al cortar las hojas de las plantas, este daño no lo hacen con el fin de alimentarse de las hojas, sino para usarlas en los nidos para el cultivo de un hongo simbiote denominado *Leucoagaricus gongylophorus*. Se ha comprobado que los hongos son el único alimento de la reina y larvas, para las castas obreras apenas un 5% es consumido, las cuales obtienen la mayor parte de los nutrientes de la savia vegetal que emana cuando realizan la actividad de cortes. Esta relación ecológica entre hongos y hormigas es de tipo mutualista obligada, en la cual las hormigas proporcionan cuidado y dispersión del hongo simbiote (Ortiz y Guzmán, 2007). Durante el proceso de corte y acarreo del material vegetal para el cultivo del hongo, es frecuente encontrar a las arrieras forrajeando yuca, cacao, café, maíz, caña de azúcar, cítricos, soya, entre otras. Este forrajeo tiene un efecto devastador para los cultivos.

Además de algunos parasitoides que atacan a las obreras adultas (*Phoridae*), reduciendo su actividad forrajera (Currie et al 2003), entre los enemigos naturales que afectan a las hormigas Attini se encuentran los hongos entomopatógenos (HEP), que emplean artrópodos de diferentes órdenes como hospederos para desarrollar parte de su ciclo de vida. Esta interacción termina generalmente en el desarrollo de enfermedad en el huésped, al que acaba matándole (Khachatourians y Uribe 2004; Leger; 2007). Estos HEP pertenecen a un amplio rango de grupos taxonómicos, siendo los *Ascomycota*, los que agrupan el mayor número de grupos con potencial bioplaguicida; en general forman esporas microscópicas con conidias de paredes delgadas desarrolladas por los conidióforos con diseminación por el viento, agua u otros agentes (Butt et al., 2001; Leger, 2007). Los hongos entomopatógenos que afectan a las particularmente a las hormigas pertenecen a los géneros *Beauveria* y *Metarhizium* (Carrillo y Blanco, 2009).

La interacción entre el patógeno y el huésped, está determinada por la velocidad de germinación, y de reproducción del patógeno, así como la tasa y velocidad de esporulación, el tiempo de exposición del insecto al patógeno, la producción de toxinas por parte del HEP y el estado de desarrollo y ciclo de vida del insecto hospedero (Leger, 2007).

El mutualismo obligado ha sido una fuerza impulsora en las investigaciones el jardín de hongos (MG), porque no sólo las Attinas (hormigas cortadoras de hojas) necesitan una manera de combatir los microorganismos que afectan negativamente a su trabajo y otras actividades, sino también a su hongos dado que son susceptibles al parasitismo, usurpación, y / o mortalidad por organismos competidores. Por lo tanto, es posible que los compuestos antibióticos, producidos en la glándula metacarpial, puedan servir para proteger tanto a los miembros de la colonia como a su co-evolucionado jardín fúngico, altamente específico.

Para entender las acciones de defensa frente a este tipo de infecciones de los hongos enteropatógenos sobre las hormigas, interesa saber cómo funcionan las esporas para ejercer como tales, es decir: adhesión, germinación, formación de apresorios y estructuras de penetración, colonización y reproducción del patógeno (Khachatourians y Uribe, 2004). Así:

La adhesión entre la espora y las superficies de la cutícula del insecto es, a veces, un proceso específico, determinado por componentes como la glicoproteínas que pueden servir como un receptor específico para las esporas (Leger, 2007).

La germinación es el proceso mediante el cual una espora emite uno o varios pequeños tubos germinativos, que al crecer o alargarse dan origen a las hifas. La espora que germina en el insecto forma un tubo germinativo por el que las hifas penetran en la cutícula del insecto y forman un apresorio que ayuda a la adhesión de la espora (Leger, 2007).

La penetración. Ocurre en la cutícula del insecto como resultado de la combinación entre la degradación enzimática de la cutícula y la presión mecánica por el tubo germinal. La primera está determinada por la acción de proteasas, lipasas y quitinasas, que degradan la cutícula, lo que facilita la penetración física (Leger 2007). Esta acción depende de las propiedades de la

cutícula como su grosor, esclerotización y la presencia de sustancias antifúngicas y nutricionales. Algunos hongos como *M.anisopliae*, producen un mucílago y un apresorio que asiste el anclaje de la espora a la superficie, (Khachatourians y Uribe 2004).

La invasión y proliferación. Los hongos producen cuerpos hifales que flotan libremente e invaden el hemocel hasta ocasionar la muerte. La muerte de los insectos que se produce por agotamiento de los nutrientes de la hemolinfa, bloqueo o inmovilización de elementos del sistema inmune y/o por toxemia, causada por metabolitos tóxicos del hongo. Entre las toxinas empleadas se encuentran destruxinas, citocalasina, beauvericina y metaricina, (Leger, 2007).

En su defensa las hormigas tienen como la única glándula (Hölldobler y Engel-Siegel, 1985), la localizada en el metatórax (Fig. 4.45). Las células secretoras se abren a una cámara de retención que conduce a la superficie a través de un orificio siempre abierto, por lo que los productos de la glándula pueden fluir libremente a la cutícula exterior (Schoeters y Billen 1993). La ubicación de la glándula es propicia para que las hormigas obreras usen sus patas y aplicar los productos exocritos a sí mismas, a sus compañeras de nido, y/o a los sustratos, dentro del nido.

Esta glándula produce compuestos ricos en proteínas con actividad antibiótica (Maschwitz et al 1970; Maschwitz 1974, Vieira et al., 2010, 2011) que podrían funcionar para proteger las colonias de hormigas terrestres de los patógenos del suelo.

Estudios comparativos demuestran que no todas las especies de hormigas tienen glándulas metapleurales funcionales (hormigas arbóreas, hormigas esclavistas y los machos de muchas especies). Esta aparente anomalía, se observa mediante la exposición de las hormigas citadas a niveles hipotéticamente inferiores de patógenos (especies arbóreas). Las trabajadoras de las colonias usurpadas funcionalmente (cazadores de esclavos) (Hölldobler y Engel-Siegel 1985). Otra función propuesta para esta glándula es la del reconocimiento de miembros del mismo hormiguero (Brown 1968) y el marcado del territorio (Jaffé y Puche, 1984) mediante feromonas. Además, la *Attina* deben plantear una protección fúngica específica para con su "jardín fúngico" del que se alimentan la reina y sus descendientes en las primeras fases de su vida.

Ciertamente, con más de 14.000 especies de hormigas descritas, no son inesperadas las múltiples funciones, sobre todo porque el ceremonial en los insectos sociales está bien documentado (Blum 1996; Trhlin y Rajchard 2011; Matsuura 2012).

Las secreciones de las glándulas metapleurales de todas las especies de hormigas investigadas tienen actividad antibacteriana (Yek y Mueller, 2011), pero la selección de estas se limita su actuación frente a dos especies de bacterias, *Pseudomonas* y *Bacillus* que son resistentes a las secreciones (Iizuka et al. 1979; Mackintosh et al. 1998). El tamaño de las células de la glándula metapleural parece relacionarse con su capacidad secretora (Vieira et al., 2012a, 2012b). En *Lasius neglectus*, la presencia de esporas de *Metarhizium anisopliae* conduce a la regulación de "defensinas" y profenoloxidasas (PPO) en las obreras previamente no tratadas, dando lugar a infecciones subletales. *Solenopsis invicta* responde a la infección fúngica regulando el gen de la transferrina, como una respuesta inmune (Valles y Pereira 2005; Schliins y Crozier, 2009).

Las glándulas metapleurales de tres especies de hormigas cortadoras de hojas *Attina* ($2 \times$ *Atta* y $1 \times$ *Acromyrmex*) y una hormiga bulldog (*Myrmecia*) se han evaluado frente a 18 especies de hongos. Cinco de los hongos resistentes eran entomopatógenos (2) o fitopatógenos (3) (Yek y Mueller 2011) y también a las secreciones con la glándula metapleural. Está claro que las secreciones de la glándula metacarpial tienen actividad antibiótica, pero su actividad no es uniforme frente a todos los patógenos potenciales (Yek y Mueller, 2011).

La química asociada a sus productos glandulares tiene, en general, características ácidas, expresada en la forma de restos carboxílicos ácidos o de fenoles. Una vez que el parásito penetra, la respuesta inmune puede manifestarse en muchas formas, (bioquímicas, innatas, y moleculares) (Brennan y Anderson 2004; Schmidt et al., 2008). Específicamente, las hormigas, *Formica rufa* y *Myrmecia gulosa* responden a la exposición bacteriana mediante la producción de

"defensinas", péptidos antimicrobianos de 40 aminoácidos de longitud (Taguchi et al. 1998) y 2×16 aminoácidos de longitud (Mackintosh et al. 1998), respectivamente.

Los β -hidroxiácidos (C_6 , C_8 , C_{10} , C_{12} , C_{14} y C_{16}) presentes en la secreción metapleural (grupo A) de distintas especies de hormigas obreras parece tener una función reguladora del pH del "jardín de hongos" aunque la mirmicacina (C_{10}) actúa también sobre distintos estadios de la mitosis, después de la metafase previniendo la germinación de esporas fúngicas (Iwanawi, 1978; Schildknecht y Koob, 1971).

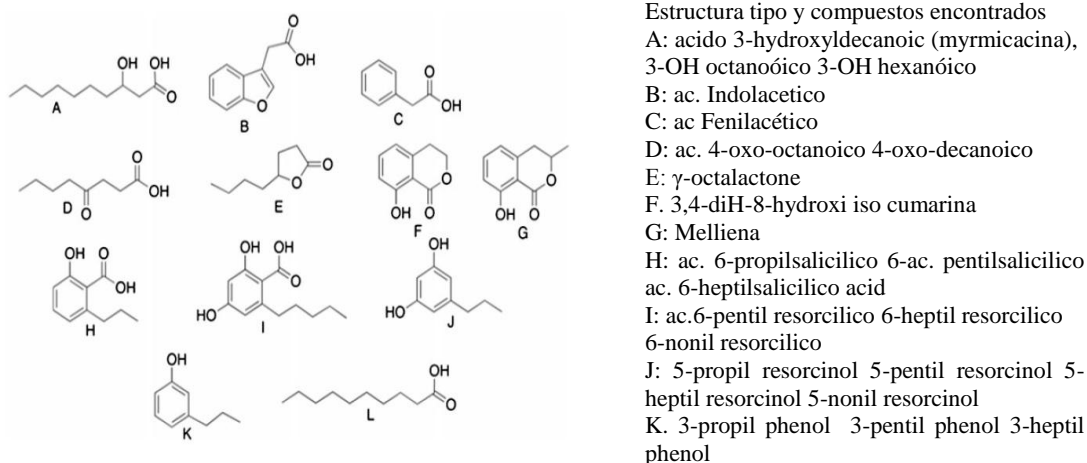


Fig. 4.45. Estructuras y especies químicas representativas de los compuestos aislados de la glándula metapleural de las hormigas obreras. (Do Nascimento et al. 1996)

Los derivados del Indol, (Grupo B), producidos en pequeñas cantidades, se han identificado por su capacidad de atracción (feromonas) de *Dípteros* y *Coleópteros*. El escatol, incluido en este grupo, parece servir como un olor distintivo de obreras de las *Attini* *A. laevigata*, *A. coronatus*, y *A. pilosum*, para marcar su territorio (Do Nascimento et al. 1996) (Fig. 4.45).

El ácido fenil-acético y sus derivados (Grupo C) además de su acción auxínica, contribuyen también al control de la acidez del sustrato del "jardín de hongos" y puede actuar como antimicrobiano, controlando poblaciones microbianas no deseadas (Yek y Mueller, 2011; Schildknecht y Koob, 1971).

Estos tres componentes, individualmente y en combinación han sido evaluados por sus efectos sobre el crecimiento del jardín fúngico de *A. sextans*.

El que sean capaces de inhibir o impulsar el crecimiento va a depender de sus concentraciones, lo que sugiere que estas moléculas pueden ser capaces de estimular el crecimiento del jardín o aumentar el uso de la química MG para hacer frente a un invasor negativo, incluso a expensas de jardín crecimiento fúngico (Schildknecht et al. 1973).

Estos tres componentes, individualmente y en combinación han sido evaluados por sus efectos sobre el crecimiento del jardín fúngico de *A. sextans*.

El que sean capaces de inhibir o impulsar el crecimiento va a depender de sus concentraciones relativas, lo que sugiere que estas moléculas pueden ser capaces de estimular el crecimiento del jardín o aumentar el uso de los productos químicos de la glándula metapleural para hacer frente al crecimiento fúngico de un invasor, incluso a expensas de un crecimiento negativo del jardín de hongos (Schildknecht et al. 1973).

Después de entrar en contacto con la excreción de la glándula metapleural, *Atta* y *Acromyrmex* spp. se asean entre sí, y a sus "jardines de hongos", mediante la distribución de los productos metapleurales. Además, cuando las obreras *Atta* se exponen ante conidios de hongos extraños, responden mediante el aumento de su tasa de aseo personal, y por lo tanto de distribución de

productos metapleurales (Fernández-Marín *et al.*, 2006). Curiosamente, las hormigas en general han desarrollado un excelente mecanismo de filtración de partículas de alimento presentes en el líquido ingerido o desde el proceso de preparación (Eisner y Happ, 1962; Glancey *et al.* 1981).

Mediante compresión, en el espacio infrabucal, las partículas se conforman en bolitas y se expulsa en un pellet. Las obreras *Atta* producen menos bolitas infrabucales que el resto de las obreras normales. Los conidios, sellados en gránulos con productos de la glándula metadorsal, germinan con mayor frecuencia, lo que demuestra el efecto directo de los productos de secreción en la neutralización de las esporas y conidios invasores (Fernández-Marín *et al.*, 2006).

Las secreciones MG de *Attine* se asocian a una acción de protección de las hormigas trabajadoras frente a ataques microbianos, al mantener un bajo número de microorganismos en el suelo del nido, e incluso en el mantenimiento de la integridad del jardín de hongos; sin embargo, deben actuar en concierto con otros mecanismos y probablemente otros productos de glándulas exocrinas.

Por ejemplo, las glándulas mandibulares de *Attine* contienen **citral**, 4-metil-3-heptanol, 2 y 3-heptanonas, 3-octanol, 3-octanona, 4-metil-2-heptanona, β -citronelol, perileno, α,α -acariólido y geraniol (Blum *et al.* 1968). En *Attine Trachymyrmex* y *Sericomyrmex* todos estos compuestos, con excepción de 4-metil-2-heptanona y β -citronelol tienen una actividad antifúngica, tanto más alta cuanto mayor sea la cantidad de componentes de los ácidos fenilacético, indolacético, hexanoico y octanoico se segreguen (Mendonça *et al.* 2009; Adams *et al.*, 2012)

Los extractos del abdomen liberan E, E- α - y Z- β -farneseno junto con alcanos (Adams *et al.*, 2012).

Los abundantes esteroides que parecen producirse en las épocas de calor de las hormigas *Attini* (metil palmitato, etil palmitato, metil linoleato, metil oleato, y metil estearato) junto a cetonas y aldehídos como la 2-nonanona, junto con el nonanal y el octadecanal, parecen una forma de reserva de los ácidos correspondientes, de los que se supone una función marcadora del territorio (feromona), con efectos antibacterianos (principalmente los ácidos octanoico y oleico) (Cowles, 1941; Spoehr *et al.*, 1949) a los que a veces acompaña en su acción el m-cresol como feromona de alarma (Voegtle *et al.* 2008).

En *Lasius neglectus*, la presencia de esporas de *Metarhizium anisopliae* conduce a la regulación de "defensinas" y profenoloxidasas (PPO) en las obreras previamente no tratadas, dando lugar a infecciones subletales. *Solenopsis invicta* responde a la infección fúngica regulando el gen de la transferrina, como una respuesta inmune (Valles y Pereira, 2005; Schliens y Crozier, 2009).

De las especies de *Atta*, solo 29 son obreras y se han identificado por: el cuidado de las hifas, lamiendo sustrato, implantando hifas, transportando hifas, y la vegetación degradantes, todas las actividades que podría implicar tanto la glándula metapleuraleal, como de otros productos glandulares (Wilson, 1980).

4.j Las relaciones entre las hormigas y su entorno biológico: Con quién se relacionan

En términos evolutivos, la adaptación de las hormigas se manifiesta por mecanismos tales como la liberación de los excrementos que generan los "homópteros". Las señales usadas por los pulgones para ofrecer sus excreciones a las hormigas son, según algunos autores, comparables a las usadas en la *trofolaxis* (Fowler *et al.* 1991). Las relaciones trofobióticas más comunes son facultativas; por tanto, esta forma de mutualismo (muy diversa) es responsable de un amplio espectro de adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de comportamiento en "homópteros" principalmente en *Sternorrhyncha*. Ese tipo de relación se conoce desde el Terciario gracias al registro fósil encontrados en el mar Báltico y conservados en ámbar, de la asociación entre una hormiga del género *Iridomyrmex* y un pulgón. Debido a su peculiar comportamiento, los "homópteros" pueden transmitir enfermedades virales a las plantas cuando perforan los tejidos de hojas y tallos con el fin de alcanzar los vasos conductores de savia (Nixon, 1951; Mckey y Meunier, 1996).

Las hormigas más comunes que explotan trofobiontes son arborícolas, territoriales, omnívoras, depredadoras oportunistas o carroñeras, capaces de convocar grandes cantidades de compañeras de nido sobre una fuente de alimento particular. Estas hormigas generalmente pertenecen a las subfamilias *Dolichoderinae*, *Formicinae* o *Myrmicinae* (Carroll y Janzen, 1973; Hölldobler y Wilson, 1990), aunque algunos casos de explotación se han registrado por *Pseudomyrmecinae* (Klein et al. 1992, Gullan, 1997) o *Ponerinae*.

Estas hormigas primitivas generalmente se catalogan como cazadoras solitarias o depredadoras-carroñeras (Carroll y Janzen, 1973; Hölldobler y Wilson, 1990), aunque algunas ponerinas neotropicales han desarrollado estrategias para coleccionar y transportar líquidos hacia sus nidos (Weber, 1944; Hölldobler y Wilson, 1990), y se ha registrado colecta de ligamaza sobre *Sternorrhyncha* o *Auchenorrhyncha* para *Odontomachus troglodytes* en Africa Occidental (Evans y Leston 1971), *Odontomachus haematodus* (Myers, 1929), *Ectatomma tuberculatum*, *Ectatomma ruidum* (Weber, 1946) y *Ectatomma* sp. (Dietrich y McKamey, 1990).

Cuando la trofobiosis está bien diferenciada aparecen verdaderas simbiosis, con cambios más profundos en los “homópteros”, mientras que las hormigas muestran adaptaciones de comportamiento, como resultado de un proceso coevolutivo. La estructura modificada más característica reside en sus partes bucales: las cabezas de *Sternorrhyncha* y *Auchenorrhyncha* son *Opistognatas* y los apéndices de la boca están altamente especializados para la extracción de la savia, modificados (un *rostrum* con dos pares de estiletes esclerotizados y flexibles, con un tubo con canales salivares y de alimento, capaces de atravesar los tejidos más duros (Pesson, 1944; Auclair, 1963; Carver et al., 1991; Dolling, 1991).

Los “homópteros” son visitantes obligados de plantas anuales o perennes, con diferentes grados de especialización con sus huéspedes. Muchas especies de hormigas crían “homópteros” succionadores de savia (como pulgones, cochinillas, membrácidos, y psíldeos), para alimentarse de sus excreciones azucaradas (Nixon, 1951; Cushman y Addicott, 1991) (un fenómeno similar al de las larvas de lepidópteros de las familias *Lycaenidae* y *Riodinidae* (Devries 1991; Pierce et al. 1991). Estos insectos forman parte de las peores plagas conocidas ya que extraen su savia, dañan sus tejidos o inyectan toxinas o virus en especies vegetales de gran importancia económica (Nixon, 1951; Carter, 1962; Way, 1963; Conti, 1985; Buckley, 1987a; Carver et al. 1991; Dejean y Matile-Ferrero, 1996; Gullan, 1997; Dejean et al., 2000a).

Muchos de los “homópteros” cuidados por hormigas se alimentan del floema, excepto *Cercopidae* que se alimenta del xilema (Carter, 1962; Carver et al., 1991; Gullan, 1997). La búsqueda de savia en los tejidos vegetales, usando los estiletes, puede emplear desde unos minutos hasta varias horas, (Auclair, 1963). Esta forma de búsqueda de savia hace de estos “homópteros” presas fáciles para sus depredadores al ser incapaces de retirar rápido los estiletes para escapar (Stadler y Dixon, 1998b, 1999). Y para que no se escapen, las hormigas les arrancan las alas (Fig. 4.46)



Fig. 4.46 Relación hormigas/áfidos
(defun/istock/thinkstock)

Las hormigas suelen picar a los áfidos, quitarles las alas y evitar que vuelen. Así pueden tenerles siempre cerca, alimentarse de los dulces fluidos que estos segregan y volverlos más pasivos. Por ello, las hormigas, más que mantener una relación mutualista con los áfidos, como se solía pensar, mantienen un trato “de padrinos”, pues se aprovechan de estos pequeños a cambio de un poco de protección.

Se ha estimado la producción de sustancia azucarada de un pulgón en 1,4 mg por día, aproximadamente. La oferta de sustancia azucarada obedece a la necesidad fisiológica del donador. El volumen de líquido que atraviesa el cuerpo del pulgón es muy importante y el insecto precisa excretar grandes cantidades de éste para poder concentrar los nutrientes indispensables para su supervivencia. Se calcula que los “homópteros” ingieren una cantidad de nutrientes diez veces mayor a la que son capaces de asimilar, y rechazan el exceso en forma de un líquido azucarado parcialmente degradado, rico en glucosa, sacarosa, fructuosa y melizetosa.

La relativa lentitud de estos insectos para chuzar y extraer sus partes bucales, puede haber sido determinante para la evolución de la mirmecofilia en diferentes grupos de especies. Con el fin de satisfacer sus necesidades, los pulgones han desarrollado algunas adaptaciones como la diferenciación de un largo tubo que permite la expulsión de las deyecciones lejos del cuerpo. Algunos “homópteros” secretan hilos de cera que envuelven los productos excretados.



Fig. 4.47. Formas de mirmecofilia (Di Giusto B et al, 2010. J. Ecol. 98: 845-856)

Mientras los «homópteros» exploran los tejidos de las plantas con los estiletes, generalmente depositan una secreción para formar una ruta de alimentación (Carter 1962).

La dieta líquida depende claramente de la naturaleza de la planta atacada; ésta comprende principalmente compuestos nitrogenados, aminoácidos, ácidos orgánicos, amidas, carbohidratos y un amplio espectro de compuestos secundarios (Auclair 1963).

La savia se digiere a través del complejo sistema digestivo del hemíptero, (microorganismos endosimbiontes intracelulares se alojan en células especializadas (micetocistos o bacteriocitos), órganos (micetomas) o en una diversidad de tejidos.

Existen en todos los “homópteros”. Una parte del intestino está encapsulada a la otra pared, constituyendo un sistema eficiente de filtro alimentario, permitiendo que el agua, azúcares y otros elementos excedentarios, se eliminen rápidamente a través del intestino posterior (Pesson 1944; Ammar 1985; Carver et al. 1991).

Estos organismos suplen al insecto huésped con productos nitrogenados, aminoácidos, lípidos o vitaminas no disponibles en la savia de la planta (Auclair, 1963; Miller y Kosztarab, 1979; Houk y Griffiths, 1980; Ammar, 1985; Gullan y Kosztarab, 1997; Douglas, 1998).

Con la excepción de pocas familias, como *Diaspididae*, muchos de los *Sternorrhyncha* y *Auchenorrhyncha* emiten, a través del recto, gotas de excreción, conformadas por un líquido azucarado conocido como *honeydew* (literalmente “rocío de miel” o ligamaza) (Fig. 4.48).



Fig. 4.48. Hormigas mieleras: (From: R. Jones)

Viven en las zonas profundas del hormiguero. Solo comen las cosas dulces que les llevan las obreras. Cuando hay periodos de sequía y es difícil conseguir alimento, las meleras, (ya hinchadas por la acumulación de lo elaborado, que parece miel de uva), deben regurgitar su contenido para alimentar al resto de la colonia. Básicamente son una gran reserva viviente y están repletas de dulces nutrientes. Dentro de una colonia hay unas 1500 hormigas de esta clase y pueden retener hasta 1 kg de miel.

Este líquido, derivado de la savia y parcialmente digerido, está asociado a los productos de los túbulos de Malpighi, siendo una fuente rica y estable de nutrientes para todos los insectos que consumen savia.

La ligamaza, en consecuencia, es una mezcla compleja muy nutricional de carbohidratos solubles en agua (mayoritariamente glucosa, sacarosa, fructosa y otros), aminoácidos, aminos, ácidos orgánicos, alcoholes, auxinas y sales (Hackman y Trikojus, 1952; Auclair, 1963; Way, 1963). Su producción es extremadamente variable, estimándose en varias veces la masa corporal del insecto por hora (Auclair, 1963; Larsen et al., 1992).

Es diferente, cualitativa o cuantitativamente, si el áfido está protegido o no por hormigas, dependiendo también de la planta huésped (Way, 1963; Stadler y Dixon, 1999).

El alimento líquido está más disponible para las hormigas filogenéticamente más avanzadas, en particular *Dolichoderinae* y *Formicinae* (Sudd, 1987), dado que éste puede recolectarse y predigerirse en el almacén (*crop* o “molleja”) de forrajeras u obreras especializadas (“estómago social”) y redistribuirse de forma fácil y rápida a toda la colonia, con costos energéticos bajos a través de la trofalaxia (Hölldobler y Wilson, 1990; Fowler et al., 1991).

En términos generales, las hormigas protegen a los “homópteros” de ataques de parasitoides y depredadores, y eligen el lugar más adecuado para que los “homópteros” extraigan la savia (Delabie et al. 1994). Gracias a estos cuidados, los “homópteros” logran una mayor tasa de supervivencia.

La manutención de al menos una colonia de “homópteros” garantiza a las hormigas el acceso a la sustancia azucarada, sin depender de la fluctuación estacional de la producción de otros nutrientes vegetales (Mckey y Meunier, 1996).

En algunos casos, los “homópteros” generan parte de la dieta de las hormigas que los crían (Nixon, 1951; Rosengren y Sundström, 1991; Mckey y Meunier, 1996). Existen evidencias de que diversas especies de “homópteros” compiten por la atención de las hormigas (Addicott, 1978). Para muchos autores, los “homópteros” sustituyen los pseudonectararios, e indirectamente, su presencia, con la de las hormigas que los cuidan, constituye un medio de defensa para la planta.

Cuando están equilibrados los beneficios de la asociación “homópteros, hormigas y plantas”, muchos autores consideran que la planta en situaciones de monocultivos, es la principal afectada. No obstante, en términos generales, las tres partes obtienen beneficios: las hormigas porque reciben la sustancia azucarada y ganan tiempo en la exploración de los recursos, dado que los “homópteros” se mantienen en puntos fijos controlados por la colonia de hormigas (Rosengren y Sundström, 1991); los “homópteros” por ser liberados de sus deyecciones, por recibir protección y transporte hasta los sitios adecuados para la alimentación y por incrementar su esperanza de vida; y las plantas, a pesar del gasto energético evidente con la presencia de los insectos, reciben en compensación la protección de las hormigas contra fitófagos que podrían causar daños mayores (Cusman y Addicott, 1991; Delabie et al., 1994).

4.j.1 Relaciones entre hormigas, plantas y otros animales del suelo (Mirmecofilia)

Durante un largo proceso de coevolución, el trío “plantas, homópteros y hormigas”, ha desarrollado hábitos, formas de relación y estructuras, en beneficio mutuo, que se agrupan bajo el nombre de mirmecofilia. Por un lado hay muchas asociaciones típicamente oportunistas por parte de las hormigas con poca especialización por parte de las plantas (Beattie, 1985; Fowler, 1993). También existen muchas plantas, que para protegerse de las hormigas, han desarrollado estructuras de defensa, o moléculas repelentes o tóxicas muy efectivas. Además hay que incluir a la vez plantas, “homópteros y hormigas”, cuando estas últimas se han ocupado del cuidado de las especies de “homópteros” asociados a las primeras. En un sentido amplio, se acepta que en este proceso también tuvieron cabida otros grupos además de los ya mencionados, como parásitas y depredadores de los “homópteros” o de las hormigas, plantas epífitas y diversos tipos de fitófagos (Mckey y Meunier, 1996).

Los factores que posibilitan la mirmecofilia son:

- las modificaciones en las condiciones ambientales (climáticas, geográficas o físicas);
- la aparición de un gran número de potenciales polinizadores;
- la aparición de organismos con la facultad de dispersar el polen;
- la proliferación de herbívoros que llevaron a las plantas, por selección natural, a “adquirir” o “generar” mecanismos de defensa;
- la capacidad de las plantas de producir metabolitos secundarios;
- la diversificación del grupo de hormigas.

Davidson y Mckey (1993a) consideran que la coevolución entre plantas y hormigas ocurrió de manera independiente en diferentes formas. De hecho, en una misma familia de plantas como *Melastomataceae*, cuyos géneros tienen especies asociadas a hormigas, son polifiléticos. Jolivet (1986, 1996) ofrece una serie de definiciones de términos usados para designar las diferentes relaciones mirmecófilas. Así, entre otras que incluye cuando estas últimas se han ocupado del cuidado de las especies de “homópteros” asociados a las primeras. En contraposición, muchas plantas, para protegerse de las hormigas, han desarrollado estructuras de defensa, o componentes repelentes o tóxicos muy efectivos (Buckley, 1987).

4.j.2 Ventajas biológicas en las relaciones de tipo mutualista entre plantas y hormigas.

Razones que explican la coevolución entre plantas y hormigas recolectoras de semillas; (Beattie, 1985) y Giliomee, 1986):

1- **Evitan la depredación:** las semillas transportadas hasta el nido escapan a la depredación de insectos, mamíferos y aves consumidoras, mientras las hormigas solo consumen el elaiosoma.

2- **Evitan la competencia:** algunas semillas logran crecer únicamente en inmediaciones de los hormigueros de una especie dada, debido a la acumulación de nutrientes y al control que ejercen las hormigas sobre las plantas dominantes.

3- **Evitan el fuego:** la mirmecocoria es un mecanismo de regeneración de la vegetación tras el incendio. Las semillas, depositadas en el hormiguero a 4-7 cm de la superficie, eluden el fuego y logran condiciones apropiadas para su germinación. En otras, su germinación se induce por el fuego, germinan si están abandonadas en las galerías superficiales de los hormigueros que sufren un recalentamiento debido al fuego superficial.

4- **Ayudan a la dispersión:** las plantas se valen del transporte de sus semillas por la hormiga para colonizar nuevas áreas y/o abandonar la planta madre, cuya sombra, en muchos casos, puede impedir su germinación o su normal desarrollo.

5- **Seleccionan la nutrición:** ciertas plantas se autoseleccionan según los nutrientes edafo-disponibles, mientras que otras pueden crecer sobre el material orgánico o mineral abandonado por las hormigas en las proximidades del nido (*Benzing 1991*).

En la entrada de los hormigueros de ciertas especies (como *Ectatomma tuberculatum*), se puede observar que cavidades donde las hormigas acumulan sus residuos (restos de insectos y otras presas, cadáveres, copromasa, etc.) son colonizados por numerosas raicillas vegetales. Ese fenómeno, común en las plantas epífitas, es conocido como **mirmecotrofia** (*Benzing 1991*)

4.2. Mesofauna

La **mesofauna** (invertebrados de tamaño medio, con una anchura corporal entre 0,2 y 2 mm) es muy diversa taxonómicamente (incluyendo anélidos (enquitréidos), insectos, crustáceos, miriápodos, arácnidos y otros artrópodos como los colémbolos) cuya función principal es la de transformar el mantillo vegetal, al ingerir una mezcla de MO y microorganismos.

Además de digerir parte de este material, generan importantes cantidades de heces que sufrirán un ataque microbiano posterior debido a las condiciones favorables de humedad y al mezclado intenso que tiene lugar durante su paso a través del intestino. Posteriormente, otros invertebrados pueden reingerir estas deyecciones (coprofagia) y asimilar una nueva serie de sustratos que han quedado disponibles como consecuencia de la reciente actividad microbiana. En ocasiones estos depósitos fecales pueden acumularse y llegar a formar el horizonte H de algunos tipos de humus. La ruptura de estas estructuras biogénicas da paso a la aparición de microagregados.

A la mesofauna corresponden los invertebrados que tienen el tamaño y resistencia de su exoesqueleto suficientes para vencer la tensión superficial de la solución del suelo, pero no son suficientemente grandes para romper la estructura del suelo, como consecuencia de sus movimientos a través de los poros (*Stork y Eggleton, 1992*).

Diversidad funcional que Altieri ha descrito para este grupo presta los siguientes servicios:

- **mejora la estructura** del suelo (*Primavesi, 1990*), a través de la producción de “*fecal pellets*”, importantes en la formación de bio-estructuras estables (*Spence, 1985*)
- **acelera el reciclado de nutrientes** (Altieri, 1999b), fragmentando los residuos vegetales y movilizandolos nutrientes (*Primavesi, 1990*) importantes en la descomposición de la MO (*Christiansen et al., 1989*) al actuar sobre el trabajo realizado por especies mayores.
- **regula las poblaciones microbianas** (*Hendrix et al., 1990; Wright et al., 1989*) y la mineralización de nutrientes orgánicos (*Crossley et al., 1992*).
- **cumple un rol clave en el funcionamiento del ecosistema edáfico** por cuanto ocupa todos los niveles tróficos dentro de la cadena alimentaria del suelo y afecta a la producción primaria de manera directa e indirecta (*Neher y Barbercheck, 1999*).

Sin embargo, a pesar de la relevancia de este grupo, se han realizado pocos estudios para analizar el efecto de las prácticas agrícolas convencionales sobre ellos, ya que la mayoría de las investigaciones realizadas sobre la biología del suelo han estado enfocadas en ecosistemas como los forestales o las praderas que son manejados de manera menos intensiva que los agrícolas. Por otro lado, los ecólogos le han dedicado más atención al rol de la microfauna sobre las funciones ecosistémicas, mientras que los profesionales del sector agrícola, lo centran en su rol en el contexto de la fijación de N y como plagas y patógenos de los cultivos (*Neher y Barbercheck, 1999*).

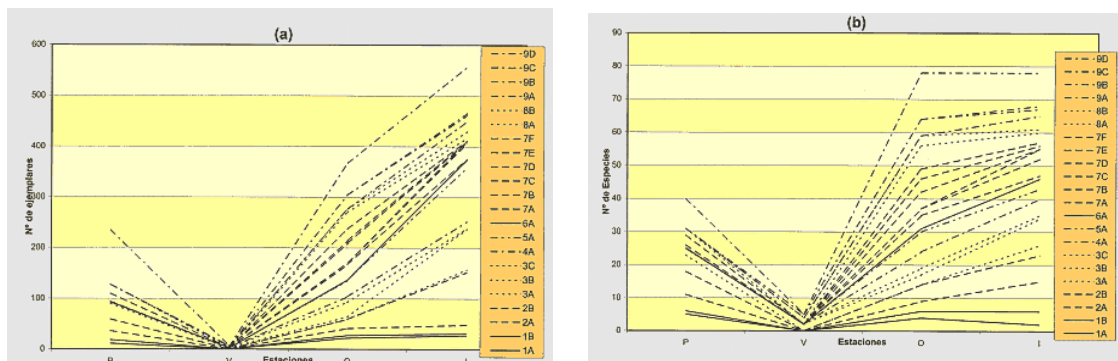
Numerosos autores confirman que cuando se realizan labores agrícolas de naturaleza ecológica, como las practicadas en la agricultura orgánica, los efectos negativos sobre la densidad y

riqueza de microartrópodos son de rango menor, pudiendo ser positivos en algunos casos, a diferencia de lo que ocurre en la agricultura convencional (Tiainen *et al.*, 1989; Paoletti y Pimentel, 1992; Paoletti *et al.*, 1995; Pffiffner *et al.*, 1995; Mader *et al.*, 1996; Pffiffner y Niggli, 1996; Pffiffner, 1997; Reddersen, 1997).

La práctica de labores agrícolas convencionales, de manera periódica y repetida en el tiempo, no sólo han alterado la estructura comunitaria mesofaunística, sino que es probable que también estén afectando a los flujos materiales y de energía y en el agroecosistema, por tanto, a su productividad.

En este sentido, la sensibilidad de la mesofauna a la actividad osmótica queda claramente de manifiesto, dado que el uso de urea como fertilizante y glifosato como herbicida, afectan a la composición faunística, la densidad absoluta, la abundancia de individuos de cada taxa y la riqueza de los taxa mesofaunísticos edáficos, siendo los grupos más afectados los microartrópodos *Acarina* y *Collembola*, cuyas funciones en un agro-eco-sistema son esenciales para mantener la productividad del suelo (Peredo *et al.*, 2002).

Las comunidades naturales con numerosas lombrices de tierra (como los suelos de pastizal) tienen menor cantidad de artrópodos, (son competidores) quizás por una reelaboración excesiva de su hábitat o porque se las comen incidentalmente. Sin embargo, en los suelos de pastos y agrícolas el número y la diversidad de artrópodos se cree que aumentan a medida que las poblaciones de lombrices suben. Probablemente las galerías de las lombrices de tierra crean hábitats adecuados para los artrópodos. Un m² de suelo contiene entre 500 a 200 000 individuos artrópodos, dependiendo del tipo de suelo, su sistema de gestión y la comunidad vegetal que soportan. A pesar de estos grandes números, la biomasa de artrópodos en el suelo es mucho menor que la de protozoos y nematodos. En la Fig. 4.49 se observan las variaciones a lo largo del año tanto del número de especies como de ejemplares de colémbolos. (Arbea, J.I. y Blasco-Zumeta, J. 2000)



Variación estacional del número de individuos (a) y del número de especies (b) en los diferentes biotopos de la región de Monegros. P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno

Fig. 4.49. Efecto climático sobre las poblaciones de microartrópodos. (Arbea, J.I. y Blasco-Zumeta, J. 2000)

En la mayoría de los entornos, los colémbolos y ácaros son los más abundantes, aunque hormigas y termitas predominan en ciertas situaciones, especialmente en el desierto y en los suelos tropicales. El mayor número de artrópodos están en las comunidades vegetales naturales con pocas lombrices de tierra (como en los bosques de coníferas). Comunidades naturales con numerosas lombrices de tierra (como los suelos de pastizales) tienen menor cantidad de artrópodos. Al parecer, las lombrices compiten con artrópodos, quizás por la excesiva reelaboración de su hábitat o por necesidad de N de los primeros. Pero dentro de los pastos y tierras agrícolas el número de artrópodos y su diversidad generalmente aumentan a medida que las poblaciones de lombrices suben, dado que la dotación de N es adecuada para su convivencia.

4.2.1. Los enquitreidos (otros ingenieros del suelo):

Su presencia en la Tierra se data hace 570 millones de años y su adaptación al medio terrestre supuso la pérdida de todos sus estadios móviles. Al parecer el intercambio de gametos masculinos entre pares de individuos, hizo desaparecer la larva trocófora y en su lugar se forma el embrión en la ooteca. Además formaron la molleja esofágica, una organización gástrica hacia el extremo posterior, la adaptación de quetas y una mejor adaptación de la piel a ámbitos menos húmedos (Nurminen, 1965).

En los suelos, es importante la presencia de los enquitreidos, junto con colémbolos, ácaros y sínfilos, ya que su actividad, acelera los procesos de descomposición y facilitan reciclado de nutrientes (Seastedt, 1984; Taylor et al., 2004; Huhta, 2006). Los sistemas agrarios les afectan profundamente (comparación de las figs. 4.50, y 4.51).



Fig. 4.50. Ejemplos de Enquitreidos en dos localizaciones, natural y agrícola. (aquaesfera.org)

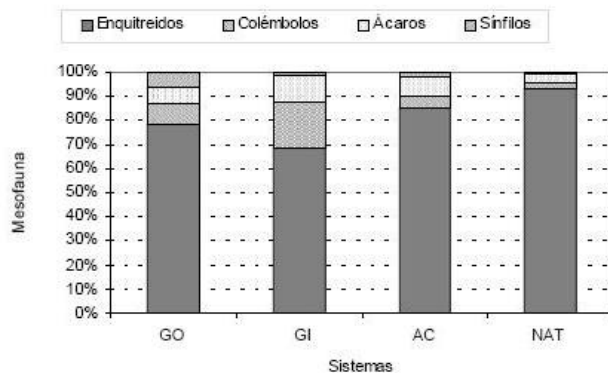


Fig. 4.51. Composición taxonómica de la mesofauna de un suelo. (López, A.N. et al 2005)

GO: En sistema ganadero orgánico
GI: En sistema ganadero intensivo
AC: En sistema agrícola convencional
NAT: En sistema natural

La Familia Enchytraeidae contiene 27 géneros y cerca de 500 especies, aunque anualmente aparecen nuevas especies (Chalupsky, 1991). En el suelo el grupo mayoritario lo conforman los enquitreidos “oligoquetos microdílidos”, de color pálido, cuerpo muy alargado y un tamaño que oscila entre 1 y 5 cm. La mayor parte de las especies son **hermafroditas**, pero algunas son partenogénicas y otras se reproducen por **fragmentación** (*Cognettia sphagnetorum* y *Enchytraeus bigeminus*), (Christensen, 1964).

Los enquitreidos están ampliamente distribuidos desde el Ártico hasta los suelos tropicales (Nurminen, 1965; Petersen y Luxton, 1982; Standen, 1988; Römbke 1992), y normalmente habitan en su

horizonte orgánico (Springett, 1967; Springett et al, 1970).

La zona litoral del Norte de Europa es sin duda el habitat terrestre/marino óptimo para que puedan enquitreidos y lombrices desarrollar su trabajo como “ingenieros del suelo” dada la ingente cantidad de materia vegetal muerta acumulada, que pueden usar como recurso trófico. Se han encontrado en todos los continentes, pero su escasa resistencia a la sequía, les hace más abundantes en los climas templado-húmedos. En las zonas tropicales tienden a vivir en las alturas.

Su población oscila entre los 10.000 y 30.000 ejemplares/m², en los suelos de labor, cantidad que se eleva a 100.000 en suelos tipo mull y a 200.000 en los turbosos y forestales. Una población de 100.000 por m² equivale a un peso de 28 kg/ha. (Tabla 4.3)

Tabla 4.3 Cantidad de organismos por m² de suelo sometido a pastoreo. Profundidad 30 cm. Biomasa total 619 g/m²

Animal	Cantidad		Óptimo	Peso en g. del número óptimo de animales
	Mínima	Máxima		
Protozoarios (amebas)	-	-	1.551.000.000	10
Nematodos	1.800.000	120.000.000	21.000.000	40
Ácaros	20.000	400.000	100.000	10
Colémbolos	10.000	40.000	50.000	20
Ciempíes, milpiés y otros	1.200	2.900	2.500	23
Hormigas	200	500	-	-
Larvas de insectos	-	-	-	60
Lombrices (oligoquetos)	600	2.000	800	400
Enquitreidos	10.000	200.000	200.000	26
moluscos	20	1.000	50	30

También reciben el nombre de gusanos de tiesto o lombrices blancas. Se cultivan y son alimento de peces, a los que ayudan a conformar su reserva grasa. (Fig. 4.52)



Fig. 4.52. Cultivo como alimento piscícola

http://91.229.239.12/fg/1517/18/peces/Cultivos-de-alimento-vivo-151718768_6.jpg

Los enquitreidos se cultivan y venden como alimento en acuicultura, sobre todo los de menor tamaño.

Se puede cultivar sobre esponja, sobre bolitas etc., pero el soporte más usado es la turba

El *Enchytraeus albidus* crece en colonias. Se llama también “gusano grindall” y se vende en vivo.

Una parte importante de la producción mundial primaria terrestre se descompone en el suelo gracias a la fauna del suelo y los microorganismos, controlando su conjunto los procesos de reciclado de MO y de liberación de nutrientes y por lo tanto jugando un papel importante en el ecosistema terrestre (Cole et al., 2000; Cole et al, 2002b; Seastedt, 1984; Taylor et al., 2004).

La filogenia molecular, basada tanto en genes mitocondriales como nucleares, indica una segregación de los géneros *Enchytraeus* y *Lumbricillus*.

Un índice de la divergencia de hábitats, como componente de la adaptación de los Enquitreídos a temperaturas más elevadas se centra en la divergencia de la AMP desaminasa, (Fig. 4.53) cuya actividad afecta a la formación de ATP y a la reserva energética. De las formas que viven sobre

hielo se deriva de que cuando se acumulan elevadas concentraciones de energía (necesaria para generar calor) la especie no come, entra en letargo y llega a morir.

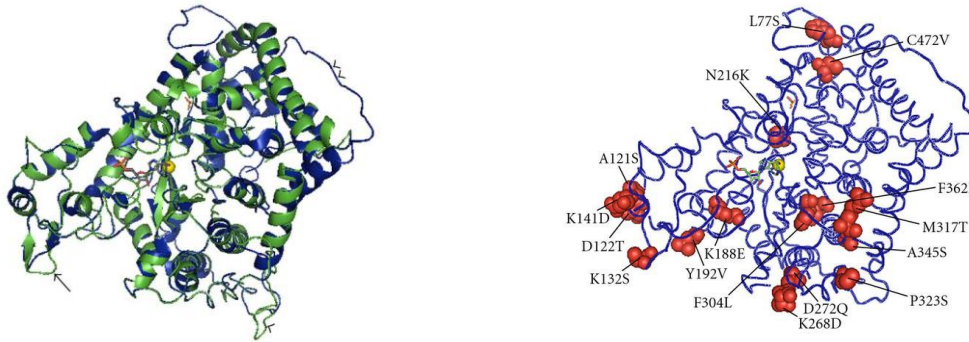


Fig. 4.53: Representación de la cadena de la proteína predicha AMP desaminasa.

(a) Esquema (en verde) del gusano hielo b) ubicación de las 16 sustituciones de aminoácidos específicos no conservadores de la especie gusano de hielo adaptado a hábitats más cálidos. (Laskowski et al., 1993)

Los enquitreidos afectan tanto a los procesos directos e indirectos de descomposición y la mineralización de nutrientes; directamente por el consumo de grandes cantidades de MO (Standen, 1978; Setälä y Huhta, 1991; Laakso y Setälä, 1999; Cole et al., 2000) e indirectamente mediante la creación de una mejor estructura de los agregados del suelo. Además, por su actividad trófica, afectan a la actividad y la función de la comunidad microbiana (van Vliet et al., 1993; Cole et al, 2000; Rantalainen et al, 2004; Bardgett, 2005).

Especialmente en hábitats pobres en nutrientes, como brezales templados y bosques de coníferas, los enquitreidos contribuyen significativamente a la descomposición de los residuos vegetales (Laakso y Setälä, 1999). En estos ecosistemas domina la especie *Cognettia sphagnetorum* y es reconocida como una especie clave (Laakso y Setälä., 1999; Cole et al, 2000).

En Europa, la distribución de especies de enquitreidos está determinada por el uso del suelo, y se correlaciona claramente con el valor de pH y algo menos con la textura del suelo y la disponibilidad de agua (siempre esencial).

En cuanto a la preferencia por un nivel edáfico determinado de MO disponible, las especies se puede dividir en tres grupos: los habitantes de suelos donde abundan restos orgánicos, los que colonizan suelos minerales, y las especies intermedias.

Respecto a los tipos de hábitats y dentro de la estructura de la comunidad de enquitreidos, es posible establecer un primer nivel jerárquico que corresponda a los principales tipos del uso del suelo (agrícola o forestal), y un segundo, asociado a la composición de especies vegetales que lo ocupan. (Carpenter et al, 2006).

La existencia de una amplia gama de microhábitats conformados en compartimentos heterogéneos y capaces de variar espacial y temporalmente, permite acoger, en un mismo lugar a diferentes especies de enquitreidos, en distintos momentos.

4.2.1.1. Respuestas de los enquitreidos a las situaciones de stress, de cambio climático y formas de adaptación:

En el suelo, los organismos que experimentan un aumento gradual de la exposición a la desecación usan el suelo como un regulador térmico y de humedad. Por tanto, en las estrategias de investigación ecológica, para conocer lo que ocurre naturalmente ante exposiciones a la sequía, a una variación térmica o de la relación O₂/CO₂ es más esclarecedor utilizar regímenes con cambios graduales de exposición, que exposiciones bruscas a situaciones muy contrastadas.

Los resultados de la investigación indican una mayor tolerancia a la desecación, después de

tiempo de preaclimatación relativamente suave al estrés por sequía, (Sjursen et al. 2001; Hayward et al. 2007). Así, iremos desgranando los resultados obtenidos por Arnell (1999) respecto al:

- Estrés hídrico: Desecación (falta de agua disponible) Osmolitos.
- Estrés osmótico Cambios en la solución del suelo (adición o consumo de iones o por adición o pérdida de agua).
- Estrés térmico: Temperatura (alta y baja). Crioprotectores.
- Estrés al cambio atmosférico: A la modificación de la relación O₂/CO₂). Hemoglobina.
- Estrés al cambio climático (conjunto).

4.2.1.1.1. Estrés hídrico. Desecación

- **a.1 De qué tipo de valor de agua hablamos: ¿potencial hídrico (SWP) o cantidad de agua (SWC)?**

La humedad del suelo se suele expresar como potencial hídrico del suelo (SWP) y/o el contenido de agua del suelo (SWC), pero SWC es la cantidad relativa de agua en el suelo y no su disponibilidad para los organismos terrestres. Por el contrario, SWP expresa una medida de la fracción de agua disponible, ya que también representa el agua adherida (es decir, una mayor área de superficie significa más agua adsorbida mediante fuerzas electrostáticas y fuerzas de cohesión)

Por lo tanto, la magnitud de agua en el suelo es muy dependiente del tipo de suelo, de su textura, y del contenido en MO con capacidad de adsorción, lo que hace difícil la comparación de la disponibilidad de agua para la fauna del suelo cuando esta se presenta en forma de SWC. A pesar de esto, la mayoría de los estudios proporcionan únicamente el dato SWC (Sulkava et al., 1996; Frampton et al., 2000; Huhta y Hanninen, 2001; Tsafouli et al., 2005).

Utilizando SWP como una medida de la disponibilidad de agua se facilitaría la comparación de los efectos de la sequía en estudios que abarcan distintas especies vivas y tipos de suelo, pues este detalle afecta a todas las poblaciones que componen la edafo-biodiversidad (vegetales y animales).

Y así, nos encontramos con que los invertebrados del suelo que habitan en la capa superior del suelo deben ser capaces de sobrevivir a períodos de sequía cortos y largos. Como consecuencia, la disponibilidad de agua condiciona la distribución y el funcionamiento de los enquitreidos (Abrahamsen, 1971; Gröngröft y Miehlich, 1983; Sulkava et al., 1996), ya que, como las lombrices, son extremadamente vulnerables al estrés hídrico (sequía) (Nielsen, 1955b; O'Connor, 1957; Abrahamsen, 1972; Lundkvist, 1982). En esta situación de estrés la población se reduce, tanto a corto como a largo plazo, por incremento de la mortalidad y/o por la imposibilidad de crecimiento y reproducción (Nielsen, 1955a; Springett et al, 1970; Abrahamsen, 1971; Standen, 1980).

- **a.2 Efectos colaterales sobre los enquitreidos, del aumento de desecación.**

El aumento de la falta de agua disponible en el suelo afecta a las interacciones competitivas entre las especies y, por lo tanto, tiene implicaciones en el proceso global de mineralización.

Además, la frecuencia y duración de la sequía afectan indirectamente a la comunidad de enquitreidos, ya que durante estos periodos aparece un aumento en la relación C/N, lo que sugiere un cambio hacia un dominio fúngico de la comunidad microbiana y una descomposición de los sustratos más complejos (Jensen et al., 2003). Dado que las especies enquitreidos como *C. sphagnetorum* son más fungívoras y tolerantes a la desecación, ello les favorece, como también otros miembros de la fauna del suelo, que viven a expensas de la biomasa de enquitreidos (Sulkava et al., 1996; Huhta et al., 1998).

Sulkava et al. (1996), se encontraron en un suelo poco húmedo, que la comunidad de microartrópodos suprimen a la población de *C. sphagnetorum*, lo que se refleja en una disminución de la mineralización de N. Sin embargo, cuando la humedad se eleva, los microartrópodos no afectan a los enquitreidos, y la mineralización de N se mantiene alta.

Los **enquitreidos** muestran distintas **estrategias de supervivencia** frente a la sequía.

- Soslayan las condiciones de sequía con la migración hacia microhábitats más profundos y húmedos, estrategia que solo es eficaz si hay alimentos suficientes, en cantidad y calidad para mantener y aumentar el tamaño de sus poblaciones (*Springett et al., 1970; Erman, 1973; Uhiá y Briones, 2002*).
- Colocan los capullos de huevos (más tolerante a la desecación) en lugares donde hay más humedad (*Nielsen, 1955 a y b; Christensen, 1956; Lagerlöf y Strandh, 1997*). Algunas especies colocan sus capullos de huevos enterrados en arena o entre escombros, con la esperanza de retrasar la desecación de los capullos (*Christensen, 1956*).
- Dado que la capacidad de retención de agua de un ser vivo depende de la concentración de determinados iones o compuestos orgánicos, los enquitreidos son capaces de orientar su metabolismo y sus sistemas de transferencia de iones para incrementar su presencia y retener agua en su interior.
- Los gusanos aumentan la agregación del suelo excretando mucus para formar un nuevo microhábitat agregacional húmedo durante los períodos secos, lo que reduce el riesgo de desecación (*Standen, 1973; Standen y Latter, 1977*).

Sin embargo, especies como a *C. sphagnetorum*, a las que se les reconoce su reproducción asexual por fragmentación y regeneración posterior, probablemente carecen de la segunda estrategia. Si esto es así, los períodos de sequía prolongada podría tener graves consecuencias para algunos, y ser más afectados de extinción que otros enquitreidos (*Springett, 1970*). Sin embargo, el potencial de supervivencia de *C. sphagnetorum* a estas duras condiciones para el capullo es un sistema aún incierto (*Springett et al, 1970; Standen y Latter, 1977*).

La opinión general es que *C. sphagnetorum* sólo se reproduce asexualmente por fragmentación, lo que permite una rápida recolonización (*Lundkvist, 1982*). Sin embargo, no son contradictorios los puntos de vista, pues en bosques de abeto alemanes aparecen formas "maduras" y recién nacidos de *C. sphagnetorum* durante o después de períodos secos (*Schlaghamersky, 2002*).

Tras la tala de bosques de coníferas, *Lundkvist (1983)* coincide sobre la existencia de individuos maduros de *C. sphagnetorum*, lo que sugiere que pueden ser capaces de reproducirse por capullos como una respuesta a un aumento de la desecación, recuperación que se repite tras someterle a una exposición al estrés por sequía intensa (*Maraldo y Holmstrup, 2009*).

Por lo escrito, parece que *C. sphagnetorum* presenta un escenario tolerante a la desecación, probablemente basado en capullos, ya que es bastante improbable que el espécimen podría haber sobrevivido a un potencial hídrico del suelo por debajo de -15 bar durante períodos de semanas (*Maraldo y Holmstrup, 2009*).

También es cierto que, debido a la estructura altamente heterogénea de suelo, no puede rechazarse la existencia de microhábitats más húmedos en condiciones ambientales muy secas, pues tampoco hay que olvidar la posibilidad de movimientos ascendentes del agua por capilaridad y microlugares con especial capacidad de retención de agua.

Así, *Albidus enchytraeus*, puede sobrevivir por un corto período de tiempo (días) entre los granos de arena de playas, mezclada con algas en descomposición, que le proporcionan agua disponible a un potencial hídrico de hasta -20 bar (*Maraldo et al., 2009b*).

Pero *E. albidus* fue capaz de mantener su contenido de agua estable tanto en condiciones

húmedas y como relativamente secas, debido presión osmótica sufría una inusual alta de sus fluidos corporales de hasta 500 mOsm.

- **a.3 Estrategias de supervivencia:**

- **a.3.1. Respuestas fisiológicas al estrés por desecación.**

Dada la permeabilidad del tegumento externo, y que la mayoría de los hábitats de enquitreidos se encuentran en la capa superior del suelo, existe un riesgo claro de exposición a la anhidrobiosis.

La deshidratación subsiguiente causa contracción celular, desnaturalización irreversible de las proteínas citoplásmicas y de membrana y la pérdida de la conformación natural de las membranas celulares (Crowe *et al.*, 1992), lo que conlleva la muerte del animal, de la misma forma que ocurre en las lombrices.

El análisis de esta vulnerabilidad extrema a la sequía (Nielsen, 1955b; Abrahamsen, 1972; Lindberg *et al.*, 2002; Maraldo *et al.*, 2008) hay que buscarlo en su propio nicho.

Un potencial hídrico (pF) del suelo por debajo de 4 (correspondiente a -9,8 bar) es letal para *Cognettia sphagnetorum* (Abrahamsen, 1971), pero el grado de sensibilidad a la sequía depende de su resistencia (*Fridericia galba* puede sobrevivir en suelos con una capacidad de retención de agua (WHC) por encima del 20% (correspondiente a valores por debajo de -9,8 bar) durante más de 49 días (Dozsa-Farkas, 1977).

En los vegetales, un potencial hídrico del suelo (SWP) inferior a pF 4 (-9,8 bar) es letal para *C. sphagnetorum*, mientras que el potencial óptimo se encuentra entre pF 0,2 (-0,0015 bar) y pF 2,2 (-0,16 bar) (Abrahamsen, 1971). Ciertamente, el grado de sensibilidad a la sequía varía con la especie.

- **a.3.2 Efecto de la desecación gradual y aguda sobre la supervivencia**

La exposición a sequías crónicas aunque sea relativamente leve tiene grandes efectos negativos sobre la reproducción y la supervivencia en ambos *E. albidus* y *E. crypticus*, pero las dos especies pudieron, sobrevivir mejor al estrés por sequía aguda.

La adaptación de *E. albidus* a vivir en entornos con fuertes fluctuaciones en humedad también se puede justificar en el hecho de que la presión osmótica de sus fluidos corporales es relativamente alta, por lo que puede soportar rápidos cambios en el suelo humedad sin pérdida drástica de agua (Maraldo *et al.*, 2009).

De forma comparada, los capullos de lombrices (Petersen *et al.*, 2008), la mosquita antártida *Belgica antarctica* (Hayward *et al.*, 2007) y el colémbolo *Folsomia candida* (Sjursen *et al.*, 2001), si sufren una pre-aclimatación puede aumentar su supervivencia ante una subsiguiente exposición severa a la sequía.

Por ello, se esperaba que un proceso de desecación gradual aumentaría la tolerancia a la sequía de *E. albidus*, pero no hubo respuesta y la explicación podría ser que esta especie ya se adaptó a un entorno con fluctuaciones rápidas y fuertes. Por lo tanto, una desecación lenta no induce ninguna tensión adicional de tolerancia.

- **4.2.1.1.2. Estrés osmótico Cambios en la solución del suelo**

- **b.1 Por adición de iones o por pérdida de agua .**

Se conoce que ciertas plantas y especies animales son capaces de acumular metabolitos de bajo peso molecular, llamados osmolitos, que pueden ayudar a la célula para mantener su volumen y reducir la pérdida de agua durante la desecación (Yancey 2005). Ciertas algas marinas generan isofloridósidos para mantener el volumen necesario de agua en su citoplasma, y los humanos mantenemos conjuntos iónicos dentro del contexto de la homeostasia. Con el mismo fin, la

osmolalidad de los fluidos corporales de las lombrices terrestres varía entre 200 y 300 mOsm (Oglesby, 1969; Pedersen y Holmstrup, 2003). Si la distribución y el rendimiento de enquitreidos dependen en gran medida de la disponibilidad de agua (Abrahamsen, 1971; Gröngröft y Miehlich, 1983; Sulkava et al., 1996), y esta depende a su vez de la concentración iónica de la solución del suelo, para mantenerse el agua dentro del animal, debe de generar respuestas fisiológicas coordinadas que relacionen las presiones osmóticas entre el interior y el exterior de su cuerpo.

A pesar de su importancia ecológica, el conocimiento de adaptaciones fisiológicas de los enquitreidos a la desecación es limitado. La mayoría de ellos son epi o endogeos, y por lo tanto viven en la capa superior del suelo. El riesgo de desecación durante períodos de sequía se debe a que su superficie externa es altamente permeable. Su deshidratación puede causar (Crowe et al. 1992) una:

- contracción celular (pérdida de volumen),
- desnaturalización irreversible de las proteínas celulares
- pérdida de la conformación normal de las membranas celulares y sus tegumentos.

Dado que los enquitreidos son animales semiacuáticos estrechamente relacionados con las lombrices de tierra, son capaces de hacer frente al estrés hídrico al tolerar la deshidratación o introduciendo diapausa (Holmstrup y Westh 1994; Holmstrup et al., 2010; Friis et al. 2004).

Maraldo et al., (2009b) nos indican que durante el periodo de estrés, *E. albidus* acumula, (en bajas concentraciones), dos osmolitos orgánicos, **glucosa y alanina**. Las bajas concentraciones de estos osmolitos movilizados sugieren que los efectos coligativos son de menor importancia (ayudar a la célula para mantener su volumen y reducir la pérdida de agua durante la desecación), pero los dos osmolitos también pueden proteger a las membranas y a las proteínas contra los efectos de la desecación (Crowe et al., 1992; Prendergast-Miller, et al., 2008).

Holmstrup y Westh (1994) y Petersen et al. (2008) han demostrado que los capullos de las lombrices de tierra pueden perder agua hasta alcanzar un equilibrio con el potencial del agua circundante y para ello el embrión de los capullos sintetiza y acumula como osmolitos sorbitol y glucosa, como una respuesta a la deshidratación (Holmstrup et al., 2010; Petersen et al. 2008).

La acumulación de glucosa también tiene una significativa responsabilidad en la resistencia contra el frío (Pedersen y Holmstrup 2003). Por comparación, se sospecha que enquitreidos también pueden responder de manera similar, debido a su estrecha relación evolutiva con las lombrices de tierra.

• **b.2 Producción de osmolitos protectores**

La glucosa se acumula durante exposiciones al frío y a la sequía en colémbolos (Holmstrup et al. 2001), lombrices de tierra (Holmstrup et al. 2007a) y enquitreidos (Holmstrup y Sjørnsen, 2001; Pedersen y Holmstrup, 2003).

La concentración de glucosa acumulada es del mismo rango ($8 \text{ lg mg}^{-1} \text{ DW}$) como se determina mediante exposición de *F. ratzei* ($13,5 \pm 7,7 \text{ l g}^{-1} \text{ DW}$) (Pedersen y Holmstrup, 2003), pero es mucho menor que en *E. albidus* congelado (Slotsbo et al., 2008) y en la congelación de lombrices tolerantes, *Dendrobaena octeaedra*, donde las concentraciones alcanzan los $140 \text{ l mg}^{-1} \text{ DW}$ (Holmstrup et al., 2007b).

Tanto **glucosa como alanina** están bioquímicamente sobre-regulados en *E. albidus* durante la desecación, aunque solo a bajas concentraciones. Y también **glutamina y prolina**, pero éstas solo durante la sequía (Yancey, 2005).

La movilización de glucosa a partir del glucógeno tiene un efecto insignificante sobre la presión osmótica de los fluidos corporales ante la exposición a la sequía *E. albidus*. Sin embargo, se conoce que la glucosa y otros azúcares protegen membranas y proteínas contra los efectos de la pérdida de agua por congelación y desecación (Crowe et al., 1992; Planta y Storey, 1996). Por lo tanto,

parece más probable que la acumulación de glucosa tenga efectos no coligativos aunque no hay conclusiones firmes.

La acumulación de **alanina**, se ha observado en una serie de insectos (*Campos et al., 1998; Michaud y Denlinger, 2007*), las lombrices de tierra (*Bundy et al., 2003*) y los capullos de las lombrices de tierra (*Petersen et al., 2008*). Se acumula como un producto de la excreción no tóxico en condiciones normales de excreción amoniotélica, que se ve obstaculizada por la desecación. Otros autores proponen que la acumulación de alanina es consecuencia de unas condiciones parcial o totalmente anaeróbicas solo cuando el contenido de agua, baja (*Petersen et al., 2008*), aunque no parece demasiado creíble. Pero pueden estar implicadas en otras respuestas protectoras en las células durante la deshidratación.

En enquitreidos parece existir una regulación con alanina a -2°C aunque su intervención sea más ambigua. Sin toxicidad aparente en altas concentraciones, su presencia contribuye a aumentar la osmolalidad, y así reducir el punto de fusión. La acumulación de otros aminoácidos como prolina, parecen contribuir a estabilizar proteínas y membranas y la alanina podría tener una función similar. Otra posibilidad es que la regulación de la alanina aparezca en situaciones de anoxia durante la congelación de los fluidos corporales, al ser un producto final del metabolismo de anaeróbico. Sin embargo, no se sabe si los enquitreidos experimentan anoxia en un estado de congelación a -2°C, dado a su pequeño tamaño y a su piel altamente permeable.

La glutamina ha sido encontrado que tienen un efecto positivo sobre la supervivencia a baja temperatura en los mamíferos y parece actuar celularmente en concentración tan baja como 2 mM (*Thompson, 2005*). También se acumula durante el rápido endurecimiento de grillos enfriados (*Tomeba et al., 1988*). La prolina estabiliza membranas (*Planta y Storey, 1996*) y proteínas (*Maheshwari y Dubey, 2007*) durante la contracción de la célula. La producción de prolina también se ha observado en larvas de dípteros expuestos a la congelación (*Shimada y Riihimaa, 1990*). Sin embargo, en la actualidad sólo podemos especular sobre funciones fisiológicas de estos dos aminoácidos en *E. albidus*.

4.2.1.1.3. Enquitreidos y estrés térmico. Temperatura (alta y baja). Crioprotectores

c.1 Enquitreidos y los efectos del aumento y descenso de las temperaturas hasta bajo cero

Las temperaturas (altas y bajas) tienen influencia en la actividad, productividad y tasa de reproducción de enquitreidos (*Abrahamsen, 1972; Standen, 1980; Lundkvist, 1982; Briones et al., 1997; Cole et al., 2002b*).

En las zonas templadas, durante el invierno la baja temperatura es el factor limitante típico, mientras que durante el verano lo es el bajo contenido de humedad del suelo (*Lundkvist, 1982*). Alta temperatura y baja humedad son factores, que combinados en el suelo, pueden aumentar las situaciones de estrés al elevarse la evaporación con la temperatura, y la desecación para los enquitreidos (oligoquetos) (*Abrahamsen, 1971; Lundkvist, 1982; Hodkinson et al, 1998*).

Edwards y Loftly (1971), observaron que inicialmente la densidad de enquitreidos aumentó en parcelas con calefacción, para disminuir en la primavera a la par que la humedad del suelo, causada por el calentamiento ambiental.

Los modelos de cambio climático predicen que el calentamiento de la atmósfera será más pronunciado en las latitudes altas, lo que indica que los enquitreidos de estos lugares se verán especialmente influidos por el aumento del calentamiento. Al mismo tiempo, los enquitreidos en estas áreas también pueden estar expuestos a un número mayor de ciclos hielo-deshielo debido al manto de nieve, delgado, causado por el incremento de las temperaturas.

Este puede afectar, sobre todo, a las poblaciones de enquitreidos que ocupan las áreas subárticas y árticas (*Briones et al., 2007; IPCC, 2008*).

Experimentos con manipulación de la temperatura han demostrado que el calentamiento genera efectos negativos en la productividad radicular, biomasa microbiana y actividad, (Cole et al., 2002b). Pero éste aumento de la temperatura afecta también a la estructura de la red trófica, modificando el número de depredadores (Dollery, et al., 2006) y la diversidad de especies (Harte et al., 1996).

- **c.2 Enquitreidos y el efecto del estrés térmico.**

En respuesta al calentamiento y/o temperaturas bajo cero, los enquitreidos pueden usar las mismas estrategias que con el estrés por sequía. Springett et al. (1970) observó que *C. sphagnetorum* era capaz de migrar verticalmente escapando de las capas superficiales secas por alta temperatura, afectando así a su distribución vertical durante un período corto de tiempo. En suelos fríos como la tundra y los suelos alpinos, se ha sugerido que la formación de capullos es una forma de protección contra la formación de hielo y el descenso de la disponibilidad del agua del suelo como una forma de sobrevivir a temperaturas bajo cero (Birkemoe et al., 2000; Bauer, 2002).

En general, en campo, con aumentos de 0,5-2°C por encima de la temperatura ambiente no generan ningún efecto en *C. sphagnetorum* (Haimi et al, 2005b.; Maraldo et al, 2008; Maraldo et al., 2009a) y contrasta con los aumentos entre 2,5-5°C, en que si muestran efectos estimulantes (Briones et al., 1997, 2004). Estas formas distintas de respuesta al calentamiento pueden estar relacionadas no tanto con los diferentes regímenes térmicos utilizados, sino con diferentes contenidos de humedad del suelo, que podrían estar involucrados.

En consecuencia, un futuro clima del norte de Europa con aumento de las temperaturas mínimas de 2°C a 4°C, pero sin cambios en los niveles de humedad del suelo, no puede tener un perjudicial efecto sobre *C. sphagnetorum*. Por contra, podría ejercer un efecto positivo directo como el crecimiento y actividad de enquitreidos que comenzará a principios de temporada debido a un aumento de las temperaturas de invierno y primavera (Cole et al., 2002a). Y un mayor incremento de enquitreidos en primavera y otoño podrían tener un impacto directo en la descomposición de la MO presente en el suelo (Cole et al, 2002a; Briones et al, 2004).

C. sphagnetorum tiene una amplia distribución; desde las zonas árticas (Christensen y Dozsa-Farkas, 2006) hasta el norte de España (Uhia y Briones, 2002), (áreas con temperaturas máximas relativamente bajas). Las especies podrían, por lo tanto, adaptarse a temperaturas relativamente bajas, lo que es apoyado por los resultados obtenidos a temperatura óptima de 10°C (Standen, 1973) y el empleo de una temperatura umbral superior de 1 °C (Briones et al., 2007).

Cuando los enquitreidos viven en la zona templada y en las árticas experimentan períodos prolongados de temperatura por debajo del punto de fusión de sus fluidos corporales. Los estudios realizados por Birkemoe et al. (2000) y Bauer (2002) sugieren en los suelos de la tundra alpina esa especie puede sobrevivir al invierno, principalmente como capullos, aunque algunas especies son también capaces de hibernar en su etapa adulta (Birkemoe et al., 2000; Coulson y Birkemoe, 2000; Pedersen y Holmstrup, 2003). Los ejemplares del enquitreidos *Stercutus niveus* son capaces de sobrevivir a una corta exposición con la hojarasca congelada entre -4 y -5 °C (Dózsa-Farkas, 1973; Bauer et al, 1998).

Aunque muchas especies pueden sobrevivir en suelo y entre los residuos orgánicos congelados, sólo unas pocas han mostrado explícitamente esa tolerancia frente a la congelación (Pedersen y Holmstrup, 2003; Hartzell et al., 2005; Slotsbo et al., 2008). *C. sphagnetorum* aparece como una especie bastante sensible a las bajas temperaturas.

C. sphagnetorum danesa aclimatada cuando se expone, en el invierno, durante dos días a casi -2°C muestra una reducción de su densidad y biomasa superior al 70%. Sin embargo la versión finlandesa no sobrevivió a tratamiento de congelación a -16 °C, pero cuando la temperatura se recuperó por encima de cero, se restableció en el suelo una pequeña población de enquitreidos (Sulkava y Huhta, 2003).

Una explicación de estos hechos podría ser que la especie había sobrevivido a la baja

temperatura en una etapa de capullo, tolerantes al frío, y también se sugirió que podría resistir a sequías severas.

- **c.3 Respuestas fisiológicas al aumento de la temperatura**

También se ha investigado poco sobre las respuestas fisiológicas de enquitreidos expuestas al calentamiento. Parece que *C. sphagnetorum* no es capaz de tolerar altas temperaturas, habiendo establecido como un límite dos horas a 36°C (Springett, 1967).

Una respuesta biológica esperada es la producción de proteínas de choque térmico (HSP) (Sørensen et al., 2003). Estas proteínas de estrés, universalmente presente en los seres vivos, funcionan como chaperones moleculares, impidiendo la desnaturalización irreversible de las proteínas celulares (Feder y Hofmann, 1999). Sin duda presentes, (pero no investigadas en enquitreidos), ya se conocen en las lombrices de tierra, filogenéticamente relacionadas (Homa et al., 2005).

- **c.4 Respuestas fisiológicas a temperaturas bajo cero**

La capacidad de elegir entre la congelación y deshidratación, depende de las condiciones del entorno, y se conoce en *F. ratzelei* (Pedersen y Holmstrup, 2003). No se conocen aún las respuestas fisiológica de *C. sphagnetorum* al aumento de las temperaturas o temperaturas bajo cero, a pesar de la importancia ecológica de la especie.

Existen tres estrategias fisiológicas diferentes mediante el cual enquitreidos pueden hacer frente a temperaturas bajo cero.

- Tolerancia a la congelación estableciendo una congelación controlada de protección de los fluidos extracelulares corporales a temperaturas muy bajas, por debajo de cero, como se observa en *E. albidus* (Slotsbo et al., 2008) y *Fridericia ratzelei* (Pedersen y Holmstrup, 2003). Estas especies acumulan crioprotectores, especialmente glucosa, en altas concentraciones fisiológicas frente a la congelación a partir del consumo de glucógeno. En las lombrices de tierra existe una correlación entre el tamaño del almacén de glucógeno y la tolerancia de congelación (Coulson y Birkemoe, 2000).
- Capacidad de los fluidos corporales del enquitreidos de permanecer en estado supercrítico, incluso a temperaturas muy por debajo del punto de fusión. Debido al íntimo contacto en el suelo de los enquitreidos con el agua y el hielo, parece poco probable que los enquitreidos puedan sobrevivir períodos de helada prolongados mediante sobreenfriamiento.
- A través de la deshidratación los organismos del suelo generan una acumulación de osmolitos, para equilibrar rápidamente su punto de fusión a las temperaturas circundantes en un medio ambiente congelado (Holmstrup et al., 2002). Dado que los enquitreidos son pequeños y su cutícula es muy permeable al agua, es posible que utilicen la deshidratación como estrategia crioprotectora de supervivencia. Somme y Birkemoe, (1997) creen que en enquitreidos tanto la tolerancia a la congelación como la deshidratación son superadas por la presencia de algún crioprotector y que esta estrategia se desarrolla según las condiciones térmicas y hídricas que rodean al animal.

4.2.1.1.4. Estrés al cambio atmosférico. A la elevación del CO₂ (modificación de la relación O₂/CO₂). Hemoglobina

- **d.1 Respuestas de enquitreidos a concentración elevada de CO₂**

La elevación en la atmósfera de la concentración de CO₂ apenas genera en enquitreidos efectos directos, dado que ya están adaptados en los suelos a altas concentraciones de CO₂ (van Veen et al., 1991), y bajas de O₂. Por contra, cambios en la cantidad y calidad de la hojarasca o la tasa de renovación de raíces y los cambios en el contenido de agua disponible del suelo, pueden afectar

a su supervivencia y actividad (Coûteaux y Bolger, 2000).

Se ha sugerido que el aumento de CO_2 puede tener un efecto positivo sobre la producción primaria (Amthor, 2001), la producción de raíces y la biomasa (Arnone et al., 2000; Pregitzer et al., 2008), y la humedad del suelo (Niklaus et al., 2003; Heath et al., 2005) todo lo cual afecta positivamente a la fauna y a la microbiología (Monson, et al., 2006) del suelo generando niveles elevados de CO_2 (Sowerby, 2008). También es cierto que esa elevación de CO_2 aumenta también la fijación de N tanto por bacterias libres como asociadas.

Los enquitreidos han evolucionado, y responden de diferentes maneras ante un aumento de la concentración atmosférica de CO_2 (Markkola et al., 1996; Yeates et al., 1997; Yeates et al., 2003; Haimi et al., 2005b). Como primera respuesta, *C. sphagnetorum* incrementa su densidad en suelos de pradera (Yeates et al., 1997) y de brezal seco, (Maraldo et al., 2009a), pero no en suelos forestales de bosques de coníferas de Finlandia después de seis años de exposición al CO_2 (Haimi et al., 2005b), y aparece un efecto negativo ante la variación estacional. (Markkola et al., 1996; Maraldo et al., 2009a).

Markkola et al. (1996) observaron que en el verano, los enquitreidos aclimatados respondieron positivamente a niveles elevados de CO_2 , pero cuando los enquitreidos se aclimataron a las condiciones de invierno, la respuesta es negativa. Maraldo et al. (2009), hacen una observación similar con respuestas positivas en el verano, pero neutra en el otoño, teniendo en cuenta que en ambos casos la especie dominante de enquitreidos es *C. sphagnetorum*. Siempre queda la duda de que en el periodo otoño/invierno aumente la presión depredadora por parte de otros miembros de la edafo-fauna (Markkola et al., 1996). En estas circunstancias estaríamos ante un escenario en el que se desarrollan cambios en la disponibilidad de alimentos y del número de depredadores, pues de forma paralela los ácaros aumentan su captura fúngica cuando se expone a niveles elevados de CO_2 (Allen et al., 2005). Si esto ocurre, se está limitando a los enquitreidos la disponibilidad de bacterias, hongos y ácaros que ellos capturan.

Por otra parte, Klironomos et al. (1996) detectaron que el aumento de CO_2 altera el equilibrio entre hongos y bacterias fijadoras de N, micorrizadas y no micorrizadas, lo que podrían tener consecuencias en la disponibilidad de nutrientes rizo-depuestos en la rizosfera. Una explicación alternativa podría ser que la elevación de CO_2 aumenta el uso del agua disponible, lo que alivia en el epipedón la limitación de agua durante los períodos secos (Heath et al., 2005).

Arnone et al., (2000) sugirió que la respuesta positiva de la humedad del suelo, coincidente con niveles elevados de CO_2 podría mejorar la disponibilidad de nutrientes en el suelo de pastizales, estacionalmente seco. Varios autores sugieren que los efectos en cascada tras el aumento de CO_2 , a través de múltiples componentes de la red alimentaria del suelo pero, hasta el momento, no se ha identificado ningún patrón generalizado de respuestas (Coûteaux y Bolger, 2000; Yeates et al., 2003; Loranger et al., 2004; Allen et al., 2005).

Un aumento de la presencia de C debido al aumento de la producción en la raíz, junto con un aumento asociado en rhizodeposition estimula la actividad de los organismos del suelo (Allen et al., 2005).

El CO_2 elevado también se ha asociado con un aumento de la densidad de longitud de raíces en la capa superior del suelo (Arnone et al., 2000; Norby y Jackson, 2000). Organismos asociados a la raíz, como enquitreidos, se sospecha que están afectados por estos cambios, pero la dirección dependerá de las especies vegetales, debido a la variedad de formas en las que las plantas pueden responder a niveles elevados de CO_2 (Wardle et al., 2004).

C. sphagnetorum prefiere alimentarse de residuos orgánicos de entre cinco y diez años de antigüedad (Standen y Latter, 1977; Briones y Ineson, 2002). Una reducción en el contenido nitrogenado de la hojarasca, probablemente limita la producción de enquitreidos antes de que el aumento de humedad ejerza su acción positiva en su n° de población (Allen et al., 2005; Coûteaux y Bolger, 2000). Sin embargo, estas afirmaciones quedan pendientes de conocer la actividad liberadora de N de los nematodos, auténticos enriquecedores de los suelos en los ámbitos forestales (aportan más allá del 80% del N que precisa la comunidad forestal).

Hoy, uno de los principales retos en la ciencia del suelo es desentrañar el impacto combinado de los tres factores ambientales y comprender los mecanismos de retroalimentación en los ecosistemas edáficos.

4.2.1.1.5. Estrés al cambio climático

El aumento de la concentración atmosférica de CO₂ da paso a una elevación de la temperatura media y a cambios en los patrones hidrológicos, lo que conlleva períodos de sequía más frecuentes e intensos. Los factores del cambio climático interfieren entre sí. Por ejemplo, la combinación en el suelo del aumento de la temperatura con bajos niveles de agua podría ser causa de una desecación y un estrés más fuerte para la edafobiota, ya que el aumento de la temperatura mejora la evaporación (Hodkinson *et al.*, 1998). También podría argumentarse que el aumento de la temperatura no tenga ningún efecto sobre los enquitreidos, ante tasas de humedad por debajo del umbral de la actividad (Sala *et al.*, 2000).

La dirección y la magnitud de las interacciones de los factores de cambio climático dependen una serie de factores bióticos y abióticos, como el clima local, la ubicación geográfica y el tipo hábitat y sus mecanismos de retroalimentación (Ives y Carpenter, 2007; Tylianakis *et al.*, 2008).

El impacto de las interacciones puede dar lugar a respuestas menores de lo esperado (antagonista), o mayores de lo esperado (sinérgico), como se ha observado para la descomposición microbiana de la MO, donde los niveles elevados de CO₂ y las temperaturas interactúan sinérgicamente (Fenner *et al.*, 2007).

Respuestas observadas de este tipo pueden crear evaluaciones impredecibles y apoyar la hipótesis de que son más propensos a respuestas interactivas en lugar de directas o unidireccionales (Swift *et al.*, 1998; Sala *et al.*, 2000). Por lo tanto, las predicciones de la dirección y magnitud de estas interacciones son importantes en el modelado de los posibles efectos de los cambios climáticos en el ecosistema del suelo.

Los enquitreidos pueden responder de una manera impredecible a los factores del cambio climático y, en consecuencia, puede ser difícil extrapolar los resultados experimentales por exposición individual hasta incluir los tres factores. A pesar de esto, la mayoría de los estudios de campo se han centrado en uno o dos factores, pero no la combinación de ellos.

Los enquitreidos afectan el proceso de descomposición y mineralización de nutrientes, tanto directamente como indirectamente; directamente, debido a las grandes cantidades de MO que consumen (Cole *et al.*, 2000; Laakso y Setälä, 1999; Setälä y Huhta, 1991; Standen, 1978) e indirectamente, por su actividad alimentaria y las modificaciones que generan sobre la estructura del suelo; y ambos afectan a la actividad y a la función de la comunidad microbiana (Bardgett, 2005; Cole *et al.*, 2000).

A pesar de la importancia de los enquitreidos sobre estos temas, sólo un estudio se ha centrado en el efecto de las interacciones de estos dos factores del cambio climático sobre las poblaciones naturales (Haimi *et al.*, 2005b).

El cambio climático principal relacionada factores, interfieren con varios factores bióticos y abióticos, así como con estacional e interanual variaciones en la temperatura y la precipitación, lo que complica la construcción de un modelo general (Tylianakis *et al.*, 2008). Por lo tanto, es necesario identificar las direcciones de las interacciones que predicen las respuestas del cambio climático en el ecosistema del suelo (Mikkelsen *et al.*, 2008; Swift *et al.*, 1998; Tylianakis *et al.*, 2008).

En la tabla 4.4 se exponen los experimentos realizados hasta el momento (Haimi *et al.*, 2005b; Maraldo *et al.*, 2009a). A partir de ellos surgió la necesidad de ampliar los criterios de seguimiento a otros componentes de la mesofauna (Haimi *et al.*, 2005b; Maraldo *et al.*, 2009a).

Tabla 4.4 Lista de estudios in situ de las comunidades de enquitreidos dominadas por *C. sphagnetorum*.

Tratamiento	Tiempo de exposición	Localización	Especies dominantes	Efecto	Referencias
Estudio de factores aislados					
Sequías y riego prolongado	8 años	Suecia bosque boreal	<i>C. sphagnetorum</i>	Sequía ↓ ↑ Riego	(Lindberg et al., 2002)
Temperatura y sequía prolongadas	6 años	Dinamarca brezales y sequía	<i>C. sphagnetorum</i>	Sequía ↓ Temperatura	(Maraldo et al., 2008)
Sequías prolongadas y riego	1 temporada	Dinamarca brezales y sequía	<i>C. sphagnetorum</i>	Sequía ↓ ↑ Riego	(Maraldo y Holmstrup, 2009)
Estudio de interacciones					
CO ₂ y temperatura	5 años	Finlandia bosque boreal	<i>C. sphagnetorum</i>	Sin efectos	(Haimi et al., 2005b)
CO ₂ , temperatura y sequía prolongadas	3 años	Dinamarca brezales y sequía	<i>C. sphagnetorum</i>	Sequía ↓ ↑ CO ₂	(Maraldo et al., 2009a)
Se han aplicado cualquiera de los dos, un solo o una combinación de factores. Se enumeran los efectos globales de los tratamientos; ↑ indica un efecto positivo significativo, y ↓ indica un efecto negativo significativo.					

No se observó el impacto del incremento de la temperatura, quizás porque el grado de calentamiento fue relativamente bajo. La sequía fue el principal factor limitante, capaz de reducir la biomasa y densidad de los enquitreidos, pero actúa de forma independiente a la variación interanual de la precipitación.

Los efectos de la temperatura sólo puede hacerse visibles en invierno o primavera, cuando actúa como factor limitante (Lundkvist, 1982). Un enfoque alternativo es llevar a cabo un meta-análisis basado en los datos existentes de los enquitreidos (Briones et al., 2007) ante estos hechos.

Estos tres factores por sí solos y en combinación afectan a la función de los ecosistemas del suelo (Swift et al., 1998; Taylor et al., 2004). A pesar del potencial de interacciones, la mayoría de los estudios sobre el cambio climático realizados hasta la fecha se han centrado en uno o quizás dos factores, pero rara vez en la combinación de los tres (Mikkelsen et al., 2008).

Fenner et al., (2007) observaron que el efecto positivo de temperatura elevada y el CO₂ producto de la descomposición microbiana interactúan de forma sinérgica. En otras palabras, el efecto combinado de los dos factores fue mayor que el esperado por los efectos aislados de cada tratamiento. Alternativamente, la combinación de dos o más factores también puede dar lugar a resultados que son menores que las respuestas esperadas (antagonistas) o simplemente aditivos. Sin embargo, respuestas sinérgicas, como observan Fenner et al., (2007), pueden dar lugar a valores positivo más fuertes o a una retroalimentación negativa y apoyan la hipótesis de que las respuestas son más interactivas, que directas o unidireccionales (Swift et al., 1998).

Por el momento, es sólo una especulación, el cómo las poblaciones de enquitreidos y, sobre todo, *C. sphagnetorum* son afectadas por los cambios climáticos, a largo plazo. Eventos climáticos extremos poco frecuentes, tales como los episodios de sequía (Nielsen, 1955a) y olas de calor (Bragazza, 2008), puede tener un efecto desproporcionado en la supervivencia de la edafofauna (Hodkinson et al., 1998; Scheffer et al., 2001; Piessens et al., 2009). En consecuencia, estos fenómenos extremos pueden generar condiciones por debajo de su umbral de existencia y, por lo tanto, crear serios cambios en la distribución de los ecosistemas del suelo.

La presencia de enquitreidos es especialmente dominante en los ecosistemas pobres en nutrientes, por ejemplo brezales templado y los bosques de coníferas del norte (Cragg, 1961; Swift et al., 1998). La especie dominante de enquitreidos en estos tipos de ecosistemas es la *Cognettia sphagnetorum* (Cragg, 1961; Lundkvist, 1982; Laakso Setälä, 1999).

Esta especie tiene una significativa influencia en el proceso de descomposición, y se la reconoce como una especie clave en los ecosistemas de pobres en nutrientes (Laakso y Setälä, 1999; Setälä, 2000). *C. sphagnetorum* se adapta a templado clima oceánico (Briones et al., 2007; O'Connor, 1957) y para ambientes templados, como los páramos húmedos y bosques de coníferas (Lundkvist, 1982).

Desde los escenarios de cambio climático se indica que el clima en estas regiones se convertirá en más variable y extremo (IPCC, 2008), afectando gravemente a la existencia de *C. sphagnetorum* (Maraldo et al., 2008).

Otro aspecto de interés es conocer los efectos ecotoxicológicos que afectan a los invertebrados edáficos, sobre todo para las poblaciones presentes en zonas contaminadas con metales pesados, ya que la disminución del contenido hídrico del suelo, por elevación de la temperatura, conduce a un incremento de su concentración.

Distintas especies de invertebrados del suelo son capaces de aumentar su tolerancia a los metales gracias a adaptaciones genéticas, como son los casos de los enquitreidos (Salminen y Haimi, 2001; Haimi et al, 2005a) y los colémbolos (Posthuma, 1990; Tranvik et al., 1993). Se ha utilizado el enfoque del gradiente ambiental simulado para investigar la capacidad de los invertebrados del suelo para adaptarse a las condiciones climáticas locales mediante la comparación de los patrones de resistencia a lo largo de gradientes geográficos de los artrópodos del suelo (Bahmdorff et al, 2006; Bokhorst et al, 2008), las lombrices de tierra (Holmstrup et al, 2007b) y los enquitreidos (Slotsbo et al., 2008).

Estudios de campo revelan que los enquitreidos son extremadamente vulnerables al estrés por sequía (Lindberg et al., 2002; Maraldo et al, 2008; Nielsen, 1955b) y al potencial hídrico del suelo, pues por debajo de pF 4 (correspondiente a -9,8 bar) es letal para *C. sphagnetorum* (Abrahamsen, 1971; Nielsen, 1955b). Ante esta situación solo se han descrito dos estrategias supervivencia frente a la sequía: la migración a microhábitats más húmedos, (Briones et al, 1998; Springett et al, 1970) o el paso por una fase de capullo, tolerante a la desecación (Lagerlöf y Strandh, 1997).

Se sabe que *C. sphagnetorum* es capaz de reproducirse asexualmente por fragmentación y subsiguiente regeneración, pero esta estrategia le hace ser más propenso a la extinción que otros enquitreidos si el incremento de períodos con sequía severa se convierte en realidad (Springett et al., 1970).

Las temperaturas elevadas estimulan o no carecen de efecto sobre las dinámicas de poblaciones de enquitreidos (Briones et al, 1997; Haimi et al., 2005). Los efectos, sin embargo, dependen de las especies y de su ubicación geográfica (Briones et al, 1997; Haimi et al., 2005). *C. sphagnetorum* tiene una amplia distribución; desde las zonas árticas (Christensen y Dozsa-Farkas, 2006) hasta el norte de España (Uhia y Briones, 2002), que abarcan un amplio rango térmico.

Teniendo en cuenta que los resultados nos indican una temperatura anual umbral media de 16°C (Briones et al., 2007), y que la temperatura óptima del animal es de 10 ° C (Standen, 1973) hay que considerar que la especie puede adaptarse a temperaturas más bajas. En consecuencia, el aumento de las temperaturas mínimas en un clima del norte de Europa por 2 ° C a 4 ° C, podría ser la hipótesis para estimular *C. sphagnetorum*, ya que su crecimiento y actividad comenzarían a principios de la temporada (Cole et al, 2002a; Cole et al, 2002b).

La hipótesis de que el aumento de la sequía que tendría graves consecuencias negativas para las poblaciones de campo de enquitreidos, podría ser compensado por un potencial efecto estimulador de la temperatura y CO₂. Diversos autores sugirieron que el aumento de CO₂ podría haber afectado a la reproducción de *C. sphagnetorum* o aumentar la depredación por parte de otros miembros de la edafofauna (Markkola et al., 1996).

La actividad de depredación por parte de los ácaros sobre los hongos se ha constatado que aumenta cuando se expone a una concentración elevada de CO₂ (Allen et al., 2005). Este podría ser el caso de los enquitreidos, causando con ello respuestas positivas que sólo eran evidentes en la época de crecimiento. Otro posible explicación es que niveles elevados de CO₂ mejora la utilización eficiente del agua por la vegetación, que alivia la limitación de agua en el epipedón agrícola durante los períodos de sequía (Heath et al., 2005). Sin embargo, no se observó un aumento general de la humedad del suelo (0-20 cm) ni en el CO₂ y hay dificultades para determinar si hay cambios en la distribución de la de la humedad cerca del suelo superficial.

Los efectos del aumento de CO₂ parecen originarse a través múltiples componentes de la red

trófica del suelo, pero, hasta ahora, no se han identificado patrones de respuesta (Allen et al., 2005; Coûteaux y Bolger, 2000; Loranger et al., 2004). Debido a cambios en la calidad y cantidad de arena, tanto el medio biótico de los enquitreidos y se espera que el abiótico, se alteran por la exposición a elevadas concentraciones de CO₂, (Coûteaux y Bolger, 2000). Además, un aumento de la presencia de C, debido a una mayor producción fotosintética, y de la rizodeposición asociada, se estimulará la actividad de los organismos del suelo (en particular en la rizosfera) proporcionando una mayor disponibilidad de nutrientes para enquitreidos (Allen et al., 2005).

La reducción del tamaño de la hoja y del contenido de nitrógeno en la hojarasca, posiblemente, con el tiempo se convertirán en factores limitantes de la producción de enquitreidos, ante el efecto positivo del aumento de la humedad del suelo en ambientes pobres en nutrientes como brezales, (Allen et al., 2005). El *C. sphagnetorum* prefiere alimentarse de restos vegetales con una antigüedad entre cinco y diez años (Briones y Ineson, 2002; Standen y Latter, 1977) y por lo tanto, el efecto de dilución posiblemente no sea evidente antes de transcurrido este período de tiempo.

4.2.2. Artrópodos: Generalidades

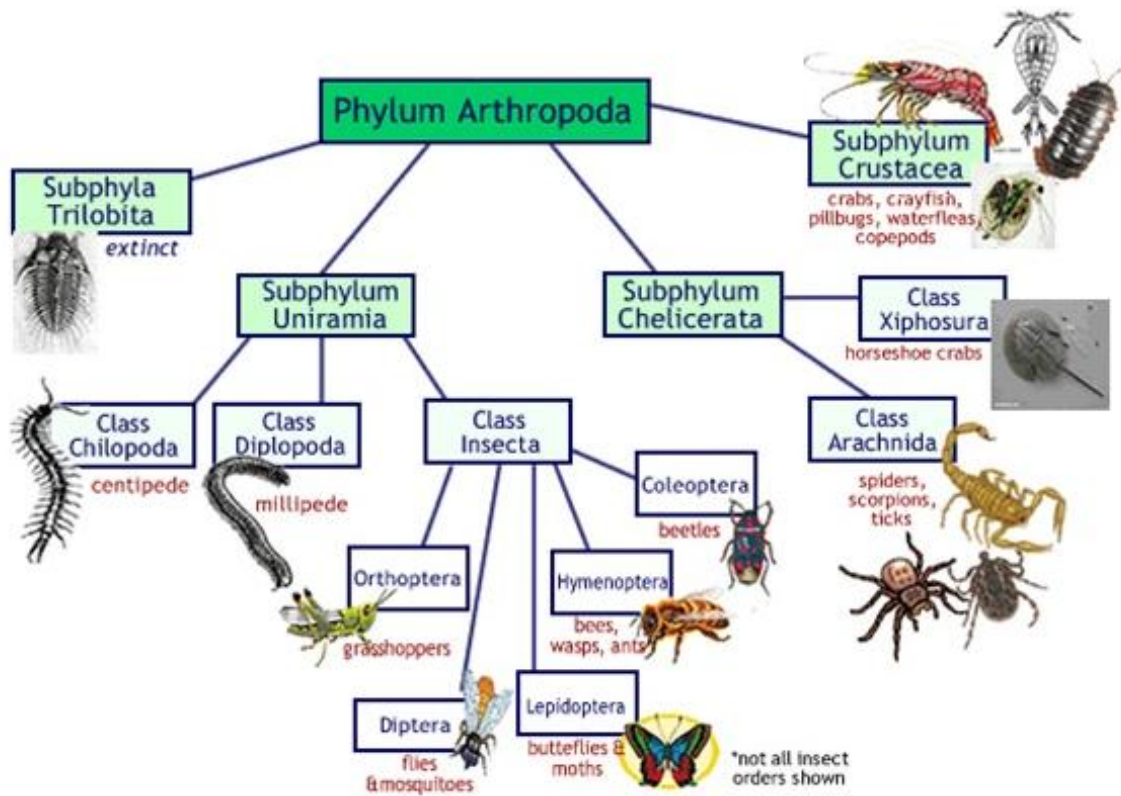


Fig. 4.54. El filum Arthropoda (Daintrey's Doings, 2010)

Muchos pequeños animales (mesofauna) (Fig.4.54), conocidos como artrópodos (Fig.4.55) colonizan el suelo. Reciben su nombre de sus articulaciones (arthros) presentes en sus patas (podos). Los artrópodos son invertebrados, es decir, que no tienen columna vertebral y soportan su organización biológica en base a una estructura externa llamada un exoesqueleto.

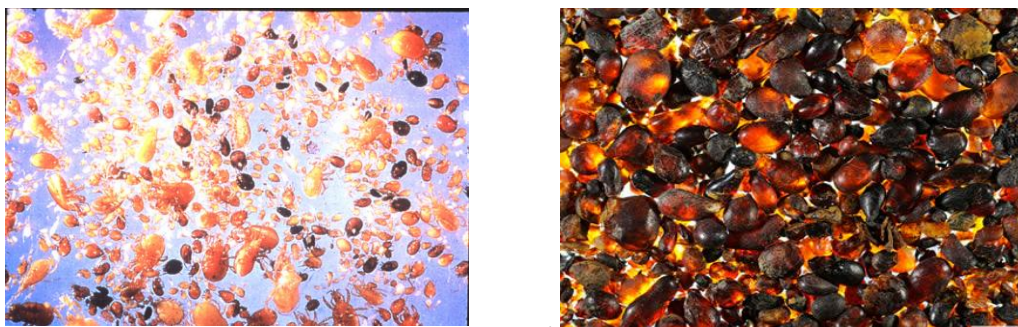


Fig. 4.55. Idea de la abundancia de artrópodos en el suelo y en ámbar del Triásico. Casi todos los suelos contienen muchas especies de artrópodos. En 1 km² de suelo forestal pueden vivir varios miles de especies diferentes. Los ácaros están poco estudiados, pero es muy significativa su capacidad para liberar nutrientes en el suelo. (Behan-Pelletier, V., Agric. and Agri-Food Canada Soil and Water Conservation Society)

Su tamaño oscila desde el microscópico hasta varios centímetros de longitud. Entre los insectos aparecen colémbolos, escarabajos y hormigas; crustáceos como cochinillas de la humedad; arácnidos, como las arañas, escorpiones y ácaros; miriápodos, como ciempiés y milpiés.

Cada orden o especie de los artrópodos responden de forma distinta a las perturbaciones del suelo. Los de gran tamaño parecen más sensibles que los pequeños, a las operaciones de laboreo agrícola (Kladivko, 2001).

4.2.2.1. Clasificación de los artrópodos por su actividad

Por su actividad los artrópodos pueden agruparse en: trituradores, depredadores, herbívoros y fungívoros.

La mayoría de los artrópodos viven en el suelo, comen hongos, gusanos u otros artrópodos. Los comedores de raíces y trituradores de residuos vegetales son menos abundantes. Al alimentarse, los artrópodos airean y mezclan el suelo, regulan el tamaño de la población de otros organismos del suelo y trituran el material orgánico.

a) Trituradores

Muchos de los grandes artrópodos que se ven con frecuencia en la superficie del suelo son trituradores. Mastican el material vegetal muerto para comerse las bacterias y hongos que se encuentran en su superficie. Los trituradores más abundantes son los ciempiés y las cochinillas, así como las termitas, ciertos ácaros y las cucarachas (Fig. 4.56). En suelos agrícolas, los ácaros trituradores pueden convertirse en plagas al alimentarse de raíces vivas si el material vegetal muerto es insuficiente.

Fig. 4.56. Diferentes tipo de trituradores



Diplopodos o milpiés, tienen dos pares de patas en cada segmento corporal. En general son inofensivos para las personas, pero la mayoría de los milpiés, para protegerse de los depredadores, se rocían con un olor ofensivo de sus glándulas mofeta. El *Ornatus orthoporus* es un milpiés gigante de unos 8 pulgadas de largo, que habitan casas deshabitadas. (David Richman, New Mexico State University, Las Cruces)

Las cochinillas son parientes de los cangrejos y langostas. Sus potentes zonas bucales se utilizan para fragmentar los residuos vegetales, hojarasca incluida. (Eisenbeis, G y Wichard, W. 1987. Atlas Biol. of Soil Arthropods. Springer-Verlag, NY. p. 111).

b) Depredadores y microdepredadores

Depredadores y micropredadores pueden ser generalistas (se alimentan de muchos tipos de presas diferentes) o especialistas (buscan solo un solo tipo de presa).

Los depredadores incluyen ciempiés, arañas, escarabajos de tierra, escorpiones, arañas-mofeta, pseudoescorpiones, hormigas y algunos ácaros.

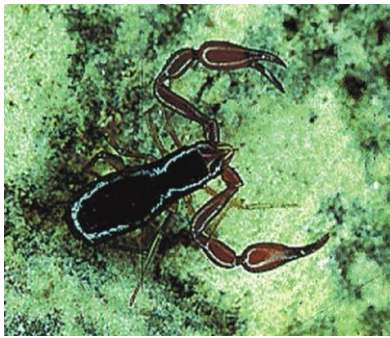
Muchos depredadores comen las plagas de los cultivos, y algunos, como los escarabajos y avispas parasitarias, han sido desarrollados para su uso como biocontroles comerciales. (Fig. 4.57).



Esta **araña** (*Acuminata Walckenaera*) de 1/8 de pulgada de largo vive cerca de la superficie del suelo donde ataca a otros artrópodos del suelo. Sus ojos están en la punta de la antena por encima de su cabeza. (Eisenbeis, G. y Wichard W. (1987). *Atlas on the Biology of Soil Arthropods*. Springer-Verlag, New York. p. 23)



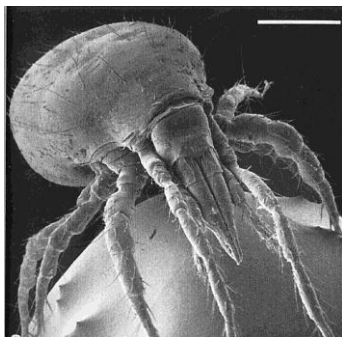
La **araña-lobo** deambula como un cazador solitario. La araña-lobo madre lleva a sus crías y les da de comer por regurgitación hasta que estén listos para cazar por su cuenta.



El **pseudoscorpion** parece un escorpión bebé, excepto en que no tiene cola. Produce veneno en las glándulas de sus garras y la seda de partes de la boca. Vive en el suelo y la hojarasca de pastizales, bosques, desiertos y tierras de cultivo. Algunos hacen autostop bajo las alas de los escarabajos. (Foto: Richman, D.B. *New Mexico State University, Las Cruces*).



Ciempíes delgado y largo, se arrastra en el suelo aprovechando los espacios que dejan las lombrices de tierra y otros animales de piel suave. Especies de ciempiés con patas más largas son familiares alrededor de las casas y en la hojarasca. (Foto: Martin, J.P. et al., eds. SSSA,)



Los **ácaros** depredadores se aprovechan de los nematodos, colémbolos, otros ácaros y de las larvas de insectos. Este ácaro es de 1 mm de largo. *Pergamasus* sp. (Eisenbeis G. y Wichard, W. 1987. *Atlas on the Biology of Soil Arthropods*. Springer-Verlag, New York. P. 83s.)



Las potentes piezas bucales del **escarabajo tigre** (carábido) lo convierten en un depredador de superficie del suelo rápido y mortal. Muchas especies de escarabajos carábidos son comunes en las tierras de cultivo Foto: *Cicindela campestris*. McEwan D.I. /Aguila Wildlife

Fig. 4.57. Diferentes tipos de depredadores

c) Herbívoros

Numerosos insectos se alimentan de raíces, como las cigarras, los grillos y moscas antomioideas (dípteros muscoideos, comúnmente moscas de las flores). Viven parte o la totalidad de su vida en el suelo (Fig. 4.58).

Algunos herbívoros, incluyendo gusanos de la raíz y sínfilos, pueden ser plagas de los cultivos en los que se producen en grandes cantidades, se alimentan de raíces u otras partes de la planta.



Fig. 4.58. El symphylan, (Ken Gray Collection, Department of Entomology, Oregon State University, Corvallis).

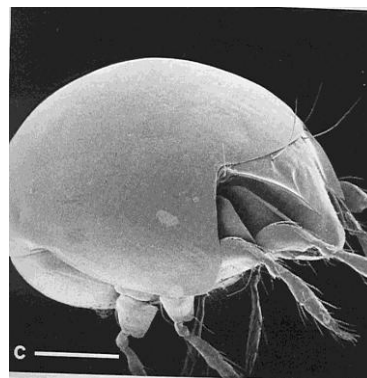
Un pariente del ciempiés, se alimenta de raíces de las plantas y puede convertirse en una de las principales plagas del cultivo si su población no es controlada por otros organismos.

d) Fungívoros (depredadores de hongos)

Los artrópodos fungívoros (a veces de bacterias) abarcan a la mayoría de los colémbolos, ácaros y alguna lepisma (insectos tisanuros conocidos como pececillos de plata) (Fig. 4.59).

Al frotarse consumen bacterias y hongos de las superficies radiculares. Una gran fracción de los nutrientes vegetales disponibles es consecuencia de esta forma predación microbiana. Su liberación se realiza vía degradación de pelets fecales.

Fig. 4.59. Diferentes tipos de artrópodos fungívoros



Típico representante de los fungívoros que viven en la parte más profunda del horizonte A de los suelos naturales y epipedones agrícolas en todo el mundo, este colémbolo de color pálido, es ciego. (Foto de Andrew R. Moldenke, Oregon State University, Corvallis.)

Ácaros Oribátidos se encuentran entre los microartrópodos más numerosos. Esta especie *Globulus euzetes* es de longitud milimétrica y se alimenta de hongos. Eisenbeis, G. y Wichard, W. (1987). (Atlas on the Biology of Soil Arthropods. Springer-Verlag, New York. P. 103)

4.2.2.2. Aspectos de interés de los artrópodos

a. ¿Dónde viven los artrópodos?

La abundancia y la diversidad de la fauna del suelo disminuyen significativamente con la profundidad del suelo. La mayor parte de las especies del suelo se encuentran en los tres primeros centímetros. La mayoría de estas especies tienen una movilidad limitada, y son capaces de "criptobiosis," un estado de "latencia" que les permite sobrevivir a temperaturas

extremas, humedad o sequedad, que de otro modo sería letal.

Por regla general, las especies más grandes actúan en la superficie del suelo, buscando refugio temporal en la vegetación, residuos vegetales, madera o rocas. Muchos cambian diariamente para alimentarse dentro de la vegetación herbácea, o incluso en las copas de los árboles (la oruga utilizada por los forestales para controlar la polilla gitana). Algunas especies de gran tamaño son capaces de vivir en una verdadera galería en capas más profundas del suelo.

Por debajo de 5 cm en el suelo, la fauna es generalmente pequeña (0,01 mm a 0,25 mm). Estas especies suelen ser ciegas y carecen de coloración. Son capaces de deslizarse a través de los diminutos espacios porales y a lo largo de los canales de las raíces. Estos colonizadores, bajo la superficie del suelo, se acumulan en la rizosfera.

b ¿Qué hacen los artrópodos?

La mayoría de los artrópodos realizan funciones beneficiosas en el sistema suelo-planta.

Funciones de los artrópodos

- **Trituran el material orgánico vegetal.** Los artrópodos ingieren este material, generalmente en estado de descomposición, aumentando por su acción trituradora.
 - Conlleva una mayor superficie activa, accesible al ataque microbiano, además del enterramiento de sus deyecciones, enriquecidas en microorganismos, entre los desechos forestales.
- **Estimulan la actividad microbiana.** Al predear los artrópodos a bacterias y hongos, estimulan la descomposición de la MO y el crecimiento fúngico, bacteriano y de micorrizas.
 - Si las poblaciones de herbívoros alcanzan una alta densidad, puede ocurrir el efecto contrario (disminuirá el nº y la variedad de poblaciones bacterianas y fúngicas).
 - Como depredadores, los artrópodos controlan a las poblaciones de herbívoros, evitando un exceso en la predación de microorganismos.
- **Mezclan microbios con su dieta.** Las bacterias tienen limitada la movilidad en el suelo y los artrópodos constituyen un competidor ante un pool común de nutrientes.
 - Los artrópodos ayudan a realizar una distribución de nutrientes a través del suelo.
 - La mezcla intestinal de los alimentos con los microorganismos es más íntima, lo que permite que los artrópodos mejoren indirectamente la descomposición de MO con sus bacterias intestinales.
- **Mineralizan los nutrientes vegetales.** A medida que predan, en el intestino de los artrópodos se libera parte de los nutrientes de bacterias y hongos, y el resto se excreta en su copromasa, en formas disponibles para las plantas.
- **Incremento de la agregación del suelo.** En la mayoría de los suelos forestales y de pastizales, cada partícula del epipedón ha pasado a través de los intestinos de los numerosos individuos de la fauna del suelo.
 - Las deyecciones de artrópodos y lombrices de tierra, son mezclas íntimas de MO, mucus intestinal, y partículas minerales. Se depositan en forma de pellets fecales y son un recurso altamente concentrado en nutrientes, y una mezcla de sustancias orgánicas adecuada para el crecimiento microbiano.
 - En muchos suelos, los agregados que se encuentran, entre 0,0025 mm y 2,5 mm, son en realidad partículas fecales de copromasa.

- **El efecto de la excavación.** Solo unas pocas especies de artrópodos crean galerías en el suelo. Sin embargo, las galerías de artrópodos y de lombrices de tierra ejercen una enorme influencia en la composición de la fauna total, al conformar hábitats.
 - La excavación cambia las propiedades físicas del suelo, incluyendo la porosidad, la tasa de infiltración de agua, y la densidad aparente.
- **Estimulan la sucesión de especies.** Una increíble variedad de (herramientas) productos químicos bio-orgánicos naturales impregna el suelo. La digestión completa de estos productos químicos requiere una variada gama de bacterias, hongos y otros organismos que excretan los enzimas adecuados para su degradación final.
 - En un momento dado, sólo un pequeño subconjunto de las especies presentes es metabólicamente activa - aquellos que son capaces de utilizar los recursos disponibles en cada momento-. Los artrópodos predan a los microorganismos dominantes y permiten la aparición de otras especies, que ocuparán su espacio. Esta sucesión facilita la descomposición progresiva de la MO del suelo.
- **Controlan plagas.** Algunos artrópodos pueden ser perjudiciales para las cosechas, pero muchos otros, que están presentes en todos los suelos, comen o compiten con distintos comensales, de raíces o de follaje. Los especialistas solo se alimentan de un tipo de presa. Los generalistas, como muchas especies de ciempiés, arañas, escarabajos de tierra, escarabajos y ácaros gamásidos, lo hacen de una gran variedad de presas.
 - Cuando está presente una población sana de depredadores generalistas, existen herramientas biológicas disponibles para hacer frente a una variedad de brotes de plagas. Una población de depredadores sólo puede mantenerse entre los brotes de plagas si hay una fuente constante de presas no plagas de comer. Tiene que existir una red alimenticia sana y diversa.
 - Un dilema básico en el control de plagas es el efecto que la labranza y la aplicación de insecticidas, sobre especies “no objetivo” de la red trófica. El uso intensivo del suelo (monocultivo, labranza, y pesticidas) agota la diversidad del suelo. Cuando la diversidad total disminuye, las poblaciones de depredadores descienden drásticamente y la posibilidad de brotes de plagas aumenta.

4.2.3. Artrópodos: Ácaros y Colémbolos

4.2.3.1. Ácaros

Los ácaros tienen entre 0,2 y 0,8 mm, y rara vez superan 1 mm de longitud. Aparecieron hace más de 400 millones de años. De tanta importancia como los colémbolos, existen casi 50.000 especies descritas, y se estima que hay otras 100.000 y 500.000 no descritas (Fig. 4.60).



Fig. 4.60. Muestrario de ácaros (Acceso libre)

Los ácaros oribátidos actuales son similares a los primitivos fósiles presentes en depósitos del

Devónico. La semejanza de formas durante cientos de millones de años demuestra, **una estabilidad muy alta relativa de las condiciones ecológicas de los suelos** y un aporte muy elevado a la biodiversidad en el suelo, tanto en el nivel genético como de especies. Hoy existen en todo tipo de suelos, incluidos los termo-extremófilos.

Se encuentran en casi todos los ecosistemas incluyendo desiertos, tundras, alpinos, estrato profundo del suelo, cuevas, manantiales calientes, suelo oceánico... colonizando casi todos los hábitats terrestres, marinos y dulce-acuícolas donde haya necromasa vegetal muerta como turba, musgos, líquenes, corteza de árbol, madera podrida y copromasa.

Predominan los ácaros terrestres (los micro-artrópodos con quelíceros con mayor presencia por m² en los suelos, cultivados o no) (Coleman *et al.*, 2004). Se encuentran en substratos del suelo ultraprofundos, pero no en el ámbito aéreo. En un suelo, de un bosque boreal de coníferas, hay más de 1 millón de ácaros pertenecientes a 200 especies distintas de al menos 50 familias.

Su cuerpo está dividido en dos partes: el prosoma y el opistosoma que portan cada uno dos pares de patas. Se desarrollan mediante mudas sucesivas. (Fig. 4.61).



Ácaros sobre una alfombra



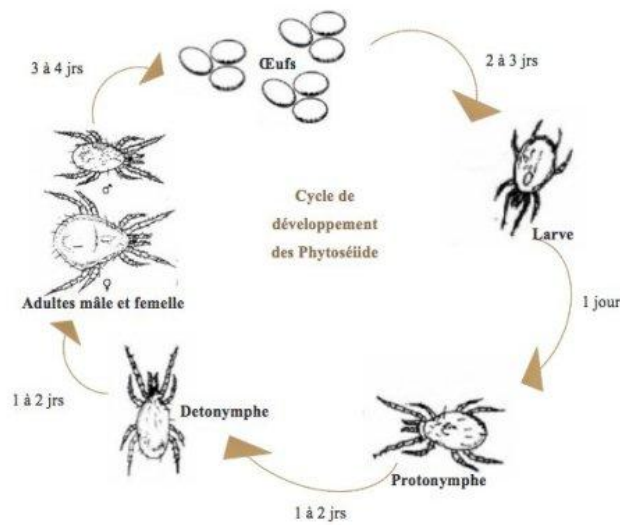
Ácaros comiendo en el suelo

Fig. 4.61. El prosoma y el opistosoma portan, cada uno, dos pares de patas. (Acceso libre)

Muchos ácaros se alimentan de plantas (musgos, helechos, hojas, tallos, flores y frutos), de líquenes y microorganismos, de otros artrópodos y de otros ácaros. Otros viven sobre los cultivos y son plagas temibles (como la araña roja) o útiles agentes biocontroladores de esas plagas (como los fitoseidos).

Su ciclo biológico es muy complejo: huevo, larva (con no más de 3 pares de patas) y varias etapas de ninfa. Los adultos pueden ser similares a las ninfas o bastante diferentes (en muchas especies de oribátidos) (Fig. 4.62).

Muchas especies de ácaros son partenogénicos (es decir, sólo existen hembras que ponen huevos no fertilizados que desarrollan ácaros adultos, sin la aportación de un macho). Incluso especies sexuales de los ácaros del suelo como los oribátidos, no copulan necesariamente, (los machos producen y excretan espartmatoforos, que las hembras recogen después).



El ciclo de desarrollo con estado de ninfa y aparato reproductor inmaduro. Se desarrollan mediante mudas sucesivas. La duración del ciclo de desarrollo y sus estados (huevo/adulto/huevo) varían según especies y condiciones ambientales del medio. (Vg.: *Alskozetes antarcticus*: 5 años; *Tyrophagus*: 8 días).

Fig. 4.62 Ciclo de desarrollo. La mayoría de los ácaros son ovíparos. (Clotuche et al. 2014)

Como es de suponer, el alto grado de diversidad de hábitats se corresponde con un grado de variabilidad muy elevado de formas, tamaños, estructuras y comportamiento.

Respecto a sus hábitos alimenticios y a diferencia de otros grupos de arácnidos, muchas líneas de ácaros han evolucionado desde la depredación que se le supone al arácnido primitivo, hasta prácticamente adoptar todas las formas imaginables de explotación de recursos.

Intentando establecer una clasificación, podemos dividir a los ácaros según su forma de vida y hábitos alimenticios en:

4.2.3.1.1. Ácaros de forma de vida libre (no parásitos)

a) Especies depredadoras

a.1) En el suelo. Viven en su superficie exterior o en musgos, humus y excrementos de los animales. Se alimentan sobre todo de otros pequeños artrópodos y nematodos. Tienen patas largas, escudo dorsal bien desarrollado y movimientos rápidos. Abundan entre los *Mesostigmata* y *Prostigmata*.

a.2) En las partes aéreas de las plantas. Semejantes a los edáficos, depredan especialmente ácaros fitófagos y otros artrópodos. Son principalmente *Mesostigmata* y *Prostigmata*.

a.3) En productos almacenados. De pequeño tamaño, poco esclerotizados de movimientos rápidos. Depredan especialmente ácaros, que se alimentan de los productos almacenados. Como en los casos anteriores pertenecen a los *Mesostigmata* y *Prostigmata*.

a.4) En el litoral marino y zona intersticial. Se alimentan de invertebrados que acuden a alimentarse de acúmulos de MO que se forman al retirarse la marea. Son *Mesostigmata* y *Prostigmata*.

b) Especies fitófagas

b 1) Viven subterráneas. Se alimentan de raíces o bulbos, perforando las células y absorbiendo el contenido, o triturando el tejido con los quelíceros. Se trata de ácaros poco

esclerotizados, de patas cortas y movimientos lentos. Pertenecen, generalmente a los *Astigmata* y *Oribatidos*.

b 2) Viven en las partes aéreas de las plantas. Presentan quelíceros modificados en forma de estilete. Se alimentan introduciendo el estilete en la planta y succionando el contenido. De movimientos lentos o muy lentos, poco esclerotizados. Pertenecen al suborden Prostigmata. En algunos casos (familia *Tetranychidae*) emiten seda, formando verdaderos “nidos”. (Fig. 4.63)

b 3) Viven sobre productos almacenados. Se alimentan tanto de los productos como de los hongos que pueden crecer en ellos. De color blanco o translucido, tienen forma redondeada, patas cortas y movimientos lentos. Pertenecen al suborden *Astigmata*.



Araña roja

Neobisium carcinoides

Fig. 4.63. Ácaros fitófagos (Edgardo Fernandez)

c) Especies coprófagas y necrófagas

Además de los ácaros que acuden a los excrementos y cadáveres para alimentarse de otros artrópodos (depredadores), algunas especies de los subórdenes *Oribatida* y *Astigmata*, son capaces de alimentarse de ellos. Especialmente importantes son los que se alimentan de los insectos del suelo muertos, residuos fecales de termitas, queratinocitos, etc.) .

d) Especies micófagas .

Muchas especies de todos los tipos (excepto los Ixodida) se alimentan de hongos, incluso ácaros que son depredadores. La frontera entre este tipo de ácaros y el siguiente, no siempre es clara.

e) Especies saprófagas .

En la mayoría de los subórdenes existen representantes, aunque la mayor parte pertenecen a los *Oribatida*. Desempeñan un papel importantísimo en la descomposición de la materia orgánica y en el reciclaje de los nutrientes. Existen tres categorías que cubren la mayor parte de la MO:

1. Los **macrofitófagos** que se alimentan de materia vegetal muerta y madera,
2. Los **microfitófagos** lo hacen de hongos, bacterias y algas
3. Los **panfitófagos** que no muestran una especialización clara.

f) Especies foréticas

Excepto en los Oribatidos la foresia sobre artrópodos es común entre los ácaros, habiéndose desarrollado en muchas especies estructuras especiales para asirse al hospedador, como ventosas. En algún caso la relación es más íntima que el simple transporte, pudiendo alimentarse de los excrementos, de sustancias que se fijan a la quitina o incluso robar el alimento de su hospedador. Es normal encontrar una especificidad del ácaro sobre su hospedador, limitándose a una especie o grupo de especies, o incluso a un determinado sitio de anclaje.

g) Especies parásitas

g.1) Especies ectoparásitas .

1. Ectoparásitas de vertebrados. Hay en todos los grupos (excepto Oribatidos), destacando la totalidad del suborden Ixodida (garrapatas), aunque también pertenecen a esta categoría muchos Mesostigmata y Prostigmata. Les hay en murciélagos, armadillos, pájaros, marsupiales, reptiles, roedores, etc... Se pueden alimentar de sangre, linfa, secreciones sebáceas, pelo, plumas o tejidos.

2. Ectoparásitas de invertebrados. Pertenecen a los Prostigmata y Mesostigmata. Es posible encontrar ácaros que son parásitos en estadio larvario únicamente, mientras que los adultos son depredadores. Otros lo son toda su vida. El rango de hospedadores es muy amplio, incluyendo moluscos, arácnidos y la casi totalidad de los órdenes de insectos.

g 2) Especies endoparásitas

1. Endoparásitas de vertebrados. Pertenecen a los *Mesostigmata* y *Astigmata*. De reducida esclerotización. Alguno viven exclusivamente en las cavidades nasales o pulmones de pájaros y mamíferos (tanto marinos como terrestres y murciélagos), en el tejido subcutáneo de mamíferos o incluso se ha encontrado una especie que coloniza el interior del estómago de los murciélagos.

2. Endoparásitas de invertebrados. Pocos grupos, limitándose a los *Mesostigmata* y *Prostigmata*. Destacan, por su importancia económica, los que parasitan a las abejas, situándose en la cavidad protorácica (*Prostigmata*, *Acarapidae*; *Mesostigmata*, *Varroaidae*). Otros organismos parasitados son ortópteros, himenópteros, lepidópteros, esponjas, crustáceos...

Desde el punto de vista económico, muchas especies de ácaros pueden llegar a constituir verdaderas plagas de cultivos y de productos almacenados, tanto al alimentarse directamente de éstos como al transmitir virus vegetales (ver Tabla 4.6).

En España se estima que entre el 15 y el 20% de los daños que producen las plagas en los cultivos están causados por ácaros. En las plantas se pueden distinguir entre los ácaros que se alimentan de las partes aéreas de las plantas (frutos, flores y hojas) y que engloban a las plagas más importantes, y los que atacan a bulbos y raíces.

En los productos de almacén se pueden distinguir a los que se alimentan del producto almacenado sano (generalmente cereales), que producen un daño directo, y otro indirecto (al ensuciar el producto con sus heces y mudas), y los que se alimentan de los hongos que se desarrollan sobre estos productos produciendo un daño indirecto.

Tabla 4.6. Principales grupos de ácaros plaga de vegetales y productos almacenados

Suborden	Familia	Características
Astigmata	Acaridae	Plagas de productos almacenados. Importancia alta
Prostigmata	Tetranychidae	Son los principales ácaros plaga. Atacan a numerosos cultivos tanto arbóreos como herbáceos
	Tenuipalpidae	Atacan vid, cítricos, frutales. Importancia secundaria
	Tarsonemidae	Atacan hortalizas. Importancia media
	Eryophyidae	Ácaros que producen agallas en sus huéspedes. Atacan a todo tipo de plantas, especialmente árboles, mostrando una gran especificidad. Pueden transmitir virus vegetales. Genera un gran impacto económica.

4.2.3.1.2. Aspectos beneficiosos de los ácaros:

a) Los ácaros como bioindicadores

Los ácaros, especialmente oribátidos, por su estrecha vinculación al medio edáfico y su escasa y relativa movilidad (que les hace especialmente vulnerables), se han utilizado en numerosas ocasiones para conocer el grado de contaminación o de antropización de los suelos. Por su posición dentro de la red de interacciones dentro de los agroecosistemas y su abundancia, los Mesostigmata son también buenos indicadores de las condiciones del suelo.

Por su parte, en Arqueología y Paleoecología se utilizan a los oribátidos como herramientas para reconstruir paleoambientes. Finalmente, se han llegado a utilizar a los ácaros en medicina forense para determinar la fecha de la muerte en casos problemáticos. En las secciones 5 y 7 se incidirá sobre su importancia como hacedores de estructuras agregacionales de humus y suelo.

b) Los ácaros como controladores de plagas

De forma más general, los ácaros depredadores presentes de forma natural en el cultivo pueden regular determinadas plagas sin introducir otras del exterior. El uso de fitosanitarios de forma indiscriminada y no selectiva hace desaparecer esta fauna, por lo que un uso racional de estos productos es un requisito indispensable para su presencia efectiva. Por su parte, los ácaros parásitos de insectos también desempeñan un papel importante en el control natural de las poblaciones de insectos.

La utilización de ácaros depredadores de plagas agrícolas (otros ácaros, insectos fitófagos, nematodos...), es una práctica habitual en numerosos países, existiendo casas comerciales que los ofrecen para ser introducidos en los cultivos (normalmente Mesostigmata).

Los ácaros se usan como controladores biológicos de organismos perjudiciales (Tabla 4.5). En especial se trata de ácaros depredadores ya que en numerosas familias se encuentran especies que se alimentan de un amplio rango de pequeños insectos y ácaros.

Numerosos Prostigmata en su estadio ninfales son parásitos de insectos mientras que en su estado adulto son depredadores de vida libre. Sin embargo, su desarrollo como instrumentos de control ha sido mucho más lento.

Dentro del control de otros organismos se encuentra también el de utilización de ácaros fitófagos para el control de malas hierbas, habiéndose realizado con éxito la introducción de una especie de Prostigmata en Australia para controlar una especie invasora. (Tabla 4.7.)

Tabla 4.7 Principales grupos de ácaros utilizados en el control de artrópodos - plaga

Suborden	Familia	Características
Astigmata	Hemisarcopidae	Depredadores-parásitos de cochinillas de la familia <i>Diaspididae</i>
Mesostigmata	Laelapidae	Depredadores de pequeños insectos y nematodos
	Macrochelidae	Depredadores de nematodos
	Phytoseiidae	Depredadores de ácaros fitófagos y otros insectos de interés agrícola
Prostigmata	Cheyletidae	Depredadores de pequeños insectos y sobre todo de ácaros plaga de productos almacenados
	Erythraeidae	Depredadores y parásitos de insectos
	Stigmaeidae	Depredadores de ácaros fitófagos, especialmente en frutales
	Trombididae	Depredadores y parásitos de insectos

4.2.3.1.3. Servicios ecosistémicos de los ácaros.

- Regulan a las poblaciones microbianas y de artrópodos del suelo por ingestión

- Tienen elevada capacidad detritívora (degradan una elevada cantidad de materiales orgánicos en descomposición sobre todo hojarasca y otros residuos (Walter et al., 1996).
- Uso de ciertos ácaros en la lucha contra los parásitos de plantas al ser predadores específicos de parásitos vegetales (hongos y de nematodos fitopatógenos) (Coleman et al, 2004). Como ejemplos podemos incluir al:
 - *Amblyseius* (mesostigmata) es predador de trips (insectos que generan plagas)
 - *Typhlodromus spp* (mesostigmata) es predador de *Panonychus ulmi*, (araña roja, acaro parásito).

A algunos ácaros se les considera que no rinden servicios ecosistémicos (ex: *Tétranyques*) en suelos cultivados a pesar de que en general muchos otros si lo hacen (ex: *Amblyseius*).

Para los ácaros, las respuestas son más variadas y más extremas según los grupos a los que pertenece. En efecto, estos grupos taxonómicos diferentes parecen responder de forma diferencial a los efectos del laboreo convencional. Quizas esto sea por su tamaño intermedio (fig. 4.64).

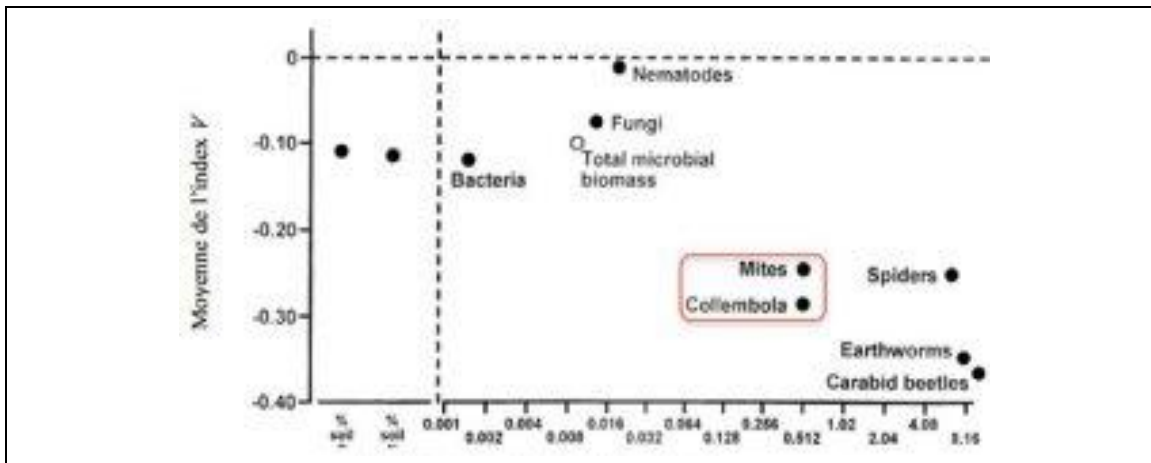


Fig. 4.64. Tamaño relativo de meso, microfauna y microorganismos (Clotuche et al. 2014)

Numerosos ácaros son parásitos de animales (garrapatas, ácaros gamasidos) o plantas (arañas, ácaros de las agallas y la herrumbre de los ácaros, etc.). Otros se son coprófilos (residuos fecales de termitas, polvo y casa-ácaros) o son de vida libre y depredador. El suborden *Hydracarina* es totalmente acuático.

Los oribátidos y los mesostigmates parecen ser inhibidos de forma moderada a extrema por el laboreo convencional comparado con el no laboreo. Los astigmates se inhiben o estimulan por el laboreo (con una ligera labor). Parecen remontar mucho más rápidamente los efectos del laboreo. Quizás es debido a una estrategia de reproducción rápida, pudiendo colonizar intensamente todos los nichos que devienen disponibles.

Algunos *Acari* son parásitos, se alimentan de pelo vertebrado o sangre. Estos a menudo llevar a organismos patógenos, tales como bacterias espiroquetas que son responsable de enfermedades como la enfermedad de Lyme (el más común transmitida por garrapatas enfermedad en el hemisferio norte).

Debido a que las garrapatas pueden portar más de un agente patógeno humano, los pacientes pueden ser infectados multietiológicamente de forma simultánea, lo que agrava la dificultad en el diagnóstico y tratamiento. Las garrapatas tienden a ser más activos durante más caliente mes,

aunque esto puede variar. Las áreas con bosques, arbustos, hierba alta u hojarasca es probable que tengan más marcas.

4.2.3.1.4. Principales ácaros del suelo

a. Los ácaros Oribátidos. Características clave

Entre los cuatro grupos de ácaros, los oribátidos son los más abundantes en el suelo (hay muchos cientos de especies por m^2 y superan los 400.000 individuos/ m^2 en suelos forestales (Norton, 1990), sin embargo son escasos en los agroecosistemas, siendo sustituidos por los microartrópodos.

La existencia de los ácaros oribátidos, se remonta al periodo Devónico (Norton et al., 1988) y algunos de sus géneros proceden del Jurásico (Krivolutsky y Druk, 1986). Se han descrito 7.000 especies que representan a unos 1.000 géneros y unas 150 familias, permaneciendo sin conocerse amplias zonas del planeta, como las tropicales, (Balogh y Balogh, 1992).

Los oribátidos se encuentran en todo tipos de climas (desde el Ártico hasta los trópicos) y en todos los tipos de hábitats (desde bosques a desiertos). El cultivo afecta negativamente al nº de oribátidos (alrededor de 25.000/ m^2) respecto a los suelos de bosque (hasta 500.000 m^2).

Estos ácaros se caracterizan por cuatro factores combinados (Coleman y Crossley, 1996):

- Polimorfismo juvenil (los inmaduros tienen morfología diferenciada de los adultos)
- Estrategia K (Desarrollo lento de los huevos y baja fecundidad)
- Exoesqueleto frecuentemente esclerotizado con calcio
- Gran capacidad para acumular metales pesados

Se ubican en todo tipo de hábitats (orgánicos e inorgánicos, en la superficie, hierbas, musgos, en la hojarasca, asociados a líquenes, ramoneando en tocones y maderas, y en ambientes saxícolas (como los géneros *Lithelestes*, *saxicolestes*, *Zethorchestes* etc.) asociados a plantas herbáceas (Vg.: el género *Podoribates*) y leñosas (géneros *Humerobates* y *Camisia*) además de algunas especies de hospedadores intermedios de helmintos de fases larvarias, de tenias parásitas de herbívoros e incluso asociados de formas foréticas o simbióticas de insectos.

Los oribátidos, se clasifican tróficamente en fungívoros y detritívoros. Algunos tienen una alimentación específica, mientras que otros consumen de forma indiferenciada hifas o fructificaciones de todas las setas.

Además, algunos pueden cambiar su conducta alimentaria en función de las especies presentes en el suelo (por ejemplo, *Hermanniella granulata*). Otros, como *Rysothritia duplicata* y *Northrus silvestris* son exponentes de una pronta acumulación y retención de metales pesados (Lugwing et al, 1991).

En los suelos cultivados, se alimentan principalmente de MO en descomposición y de poblaciones microbianas. Frecuentemente se encuentran asociadas con las fuentes de degradación de N orgánico y participan en el ciclo del Ca mediante el almacenamiento de una gran parte en su cuerpo (Coleman et al, 2004) (Fig. 4.65).



Amblyseius swirskii, predando una larva de thrips (insectos del genero que comen polen, y constituyen plagas).



Aceria anthocoptes (prostigmata) reduce la presencia de *Cirsium arvens* (planta adventicia de cultivos)



Typhlodromus spp (mesostigmata) es predador de



Panonychus ulmi, (acaró rojo, un ácaro parásito)

Fig. 4.65 Diversos ácaros oribátidos (www. Acari.be) (Denegri, G.M. 1993)

b. Los servicios ecosistémicos de los ácaros oribátidos

- Permiten una regulación de las poblaciones microbianas del suelo y al ingerirlas, también consumen sus detritus (Walter *et al.*, 1996). Algunos ácaros son consumidores de hongos fitopatógenos y de nematodos fitopatógenos. (Coleman *et al.*, 2004).
- Los ácaros oribátidos juegan un importante papel en la degradación de la hojarasca del suelo, liberando elementos nutritivos que son necesarios en el crecimiento vegetal.
- Se usan como herramienta de lucha contra plagas parásitos de vegetales al ser predadores específicos de determinados parásitos de cultivos (Clotuche *et al.*, 2013)
- Ciertos ácaros tienen utilidad agraria al limitar el desarrollo de plantas adventicias, al parasitarlas y reducir su expansión. (Clotuche *et al.*, 2013).

4.2.3.2. Colémbolos



Fig. 4.66. Un colémbolo (*Isotoma Habitus*) (U. Burkhard. 2006., Free Software Foundation))

Los colémbolos (junto con los ácaros) son los microartrópodos hexápodos más abundantes en la Tierra. Son diminutos, viven en el suelo, hojarasca y ramas caídas (100.000/m²) (Coleman et al., 2004) (Fig. 4.66). Hoy se conocen solo 6.000 especies (Jeffery et al., 2010).

La mayoría son oportunistas capaces de crecer en condiciones desfavorables (temperaturas bajas y extremas). Están en todos los biotopos (desde el Ártico al desierto y en todos los horizontes del suelo (Coleman et al, 2004). En la superficie del suelo tienen patas largas y escamas o pelos para ayudar a prevenir la desecación (Fig.4.66-4.69). La pigmentación les sirve de protección ante radiaciones UV. En capas más profundas han perdido la visión y pigmentación y acortado sus extremidades. Generalmente presentan vivos colores, aunque en profundidad tienen un color más suave y su fúrcula está atrofiada o la han perdido.



Fig. 4.67. *Entomobrya nivalis*, epigeo, vive en la superficie del suelo. 1-2 mm. También en ramas y flores. Resistente a la desecación.(Miroslav Deml)



Fig. 4.68. *Hypogastrura concolor*, de suelos árticos. 1 mm desde la última glaciación. Muy abundantes (Hall,K.).



Fig. 4.69. *Cyphoderus albinus*, Comensal mirmecofilo. Vive de los detritus, en sus hormigueros. (Murray, A.)

A pesar de su abundancia los colémbolos apenas contribuyen a la biomasa animal de los suelos, dado su pequeño tamaño (Hopkin, 2002).

En los suelos aparece una estratificación vertical de las especies (Jeffery et al., 2010), pudiendo alcanzar 1,5 m de profundidad (Hopkin, 2002). En todo caso, donde más abundan es en la rizosfera (Coleman et al, 2004).

Musgos y colémbolos son representantes existentes de los grupos de organismos que se originaron e irradiaron después de la primera fase de la colonización de la tierra (desde 440 a 470 millones de años).

La fertilización de los musgos mediada por animales tiene gran interés. El *Caerulea isotoma* al andar por encima de un musgo, las esporas puede quedar unidas a su cuerpo, traslocándose hasta otros musgos, fertilizándolos. Los brotes de musgo fértiles atraen a colémbolos y ácaros, que accidentalmente transportan sus esporas después haber entrado en contacto con el esperma,

de forma similar a las abejas con el polen de flores, mejorando así el proceso de fertilización. El impacto de los colémbolos en la fertilización puede ser mucho mayor debido a la antigüedad de los grupos de organismos involucrados. Es similar al de las abejas, pero mucho más antiguo.

4.2.3.2.1 Órdenes principales (Coleman et al, 2004)

- Entomobryomorpha
- Podomorpha
- Symphypleona (Symphypleone)
- Neelipleona (Neelipleone)

4.2.3.2.2 Características morfológicas

Tórax compuesto de 3 segmentos portando cada uno un par de patas

- 1 par de antenas
- 6 segmentos abdominales
- 3 apéndices pregenitales Presentan un colóforo (tubo ventral) sobre el primer segmento del abdomen (lo que permite regular la presión osmótica y del intercambio de gases)
- Fúrcula: apéndice que permite realizar saltos hacia adelante para escapar, sobre el 4º segmento
- Amatabole (no tienen fase de larva)

En su movimiento, los colémbolos caminan con 3 pares de patas, como la mayoría de los insectos, y mantienen su cola bien escondida debajo del vientre. Si es atacado por un depredador, los fluidos corporales se mueven hacia la base de la cola, lo que permite a la cola golpear hacia abajo y catapultarse hasta un metro de distancia.

4.2.3.2.3 Reproducción

Usan una feromona de agregación que permite acercarse al macho y a la hembra con fines reproductivos. La partenogénesis es frecuente en muchas especies. Algunas especies son bisexuales (Coleman et al., 2004).

4.2.3.2.4 Alimentación

Principalmente son detritívoros y microbivoros primarios. Los colémbolos mayoritariamente son saprófitos (consumidores de MO en descomposición) y fungívoros (consumidores de hifas). También pueden consumir bacterias o ácaros predadores. Algunas especies consumen nematodos, cuando estos se encuentran en exceso en el suelo (aunque no tienen preferencia por ninguna especie en particular: fitófago o saprófito). Para algunos el régimen alimentario es específico y para otros no (Coleman et al., 2004), afectando a las tasas de descomposición. Junto con nematodos, los colémbolos son los principales agentes en control biológico de poblaciones microbianas (Jeffery et al., 2010) (Fig.4.70).

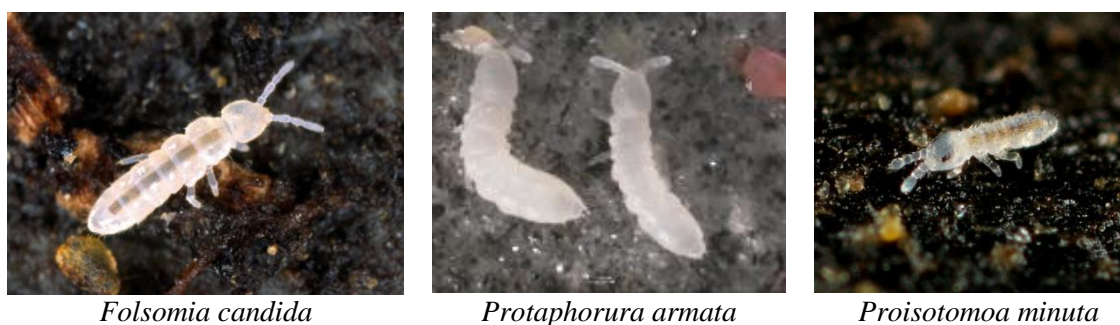


Fig. 4.70. Los colémbolos impulsan la continuidad de la descomposición de la MO. (Jeffery et al., 2010)

Mesaphorura macrochaeta es un colémbolo muy delgado, lo que le permite tener acceso a poros muy pequeños del suelo, facilitando la predación de bacterias y hongos. No está pigmentada y es ciega.

4.2.3.2.5 Colémbolos y agricultura: Papel de los colémbolos

Los colémbolos contribuyen positivamente a la calidad de los suelos. Algunos como los *Onychiuridae* contribuyen a la creación de la microporosidad edáfica. También participan en la dispersión de propágulos en los distintos horizontes, y en especial hacia los lugares de descomposición de la MO (Coleman et al., 2004) y contribuyen, como mecanismo de transporte de sus esporas, a la reproducción de los hongos (Jeffery et al., 2010).

Como las lombrices y los ácaros, los colémbolos son buenos indicadores de la calidad de los suelos. De hecho su número depende de la tasa de MO y de la disponibilidad del agua, son sensibles a la desecación y a la contaminación (Fig.4.71).



Fig. 4.71. Colémbolos fitófagos

Algunas pocas especies de colémbolos son responsables de plagas. Es posible citar a Sminthurus viridis que puede reducir el rendimiento del trébol al 50%. (Hopkin, 2002).

Por ello se usan para evaluar, en ecotoxicología, y la nocividad de las sustancias químicas, e incluso para modificar ciertas prácticas agrícolas (Jeffery et al., 2010). Sirven de huéspedes de numerosos parásitos (bacterias, nematodos, hongos...).

Por ello, el nivel de parásitos evaluado por colémbolos se traduce en un nivel de contaminación de los suelos (Coleman et al., 2004) (Fig. 4.71).

Otras especies consumen hongos fitopatógenos: *Sinella curviseta* (Entomobryidae) consume al *Fusarium oxysporum* F.sp. *Radicis cucumerinum* (Hopkin, 2002).

Los colémbolos consumen también *Rhizoctonia solani*, hongo patógeno radicular de las plantas de algodón y patata (Coleman et al, 2004).

4.2.3.2.6 Servicios ecosistémicos que generan los colémbolos

<ul style="list-style-type: none">• Producen gran cantidad de deyecciones. La mayor parte de los suelos contienen 1 millón de desechos fecales de colémbolos por m². Esta cantidad nada despreciable habla sobre la intensidad del reciclado de los nutrientes esenciales para los vegetales (Hopkin, 2002)
<ul style="list-style-type: none">• Gran capacidad de consumir hifas fúngicas y bacterias. Reciclan un 1% de la población microbiana cada año (Hopkin, 2002).
<ul style="list-style-type: none">• Permiten la resistencia de algunos generadores de plagas y ciertas enfermedades (Jeffery et al., 2010).

4.2.3.2.7 Impacto de las prácticas agrícolas sobre los colémbolos

Las poblaciones de colémbolos se reparten de forma diferente y con densidad decreciente según sean los suelos de pradera, bosque o suelos de cultivo. (Jeffery et al., 2010). La experimentación ha demostrado que una disminución de los colémbolos conlleva una pérdida de biomasa vegetal y radicular (Jeffery et al., 2010) (Fig. 4.72).



Fig. 4.72. *Sminthurus viridis* (www.national-geographic.pl/)

Es una plaga que causa grandes daños a los cultivos australianos

La longevidad de los colémbolos se incrementa a un pH entre 4 y 6 y la producción de huevos entre pH 5 y 7 (Hutson, 1978).

Sin embargo no todas las especies se encuentran a todos los pH. Algunas especies son más específicas de suelos ácidos, y otras de suelos neutros/básicos. Hay otros grupos a los que las variaciones de pH no les afectan (Coleman et al., 2004) (Fig. 4.73).



Fig. 4.73. *Mesaphorura krausbaueri* :

Forma claramente eu-edafica, sin pigmentación, sin fúrcula, apéndices cortos, presencia de estructuras típicas como pseudo-oculi, Estructuras sesoras apomórficas. (Murray, A)

4.3. Microfauna

4.3.1. Protozoos

Observados por primera vez por Leeuwenhoek, en 1674, los protozoos son miembros del reino Protista. Unicelulares, eucariotas, se conocen alrededor de 30.000 especies tanto en el medio acuático (salado, salobre o dulce) como en todo tipo de suelos (si están húmedos).

De tamaño superior al de las bacterias (desde 5 a 500 micras de diámetro), siguen siendo microscópicos. Inician su evolución a la par que las algas (hace unos 1,6 billones de años). La mayoría de los protozoos son asexuales y se reproducen en una de tres maneras: por fisión, en ciernes, y fisión múltiple. Algunos protistas son sexuales e intercambian material genético de una célula a otra a través de la conjugación.

Su diversidad en cuanto a forma, hábitos alimentarios, intercambio de genes y asociaciones con otros organismos, es extraordinaria. Algunos son parásitos internos o externos de animales. En todo caso, son una fuente importante del alimento para los microinvertebrados (Fig. 4.74)

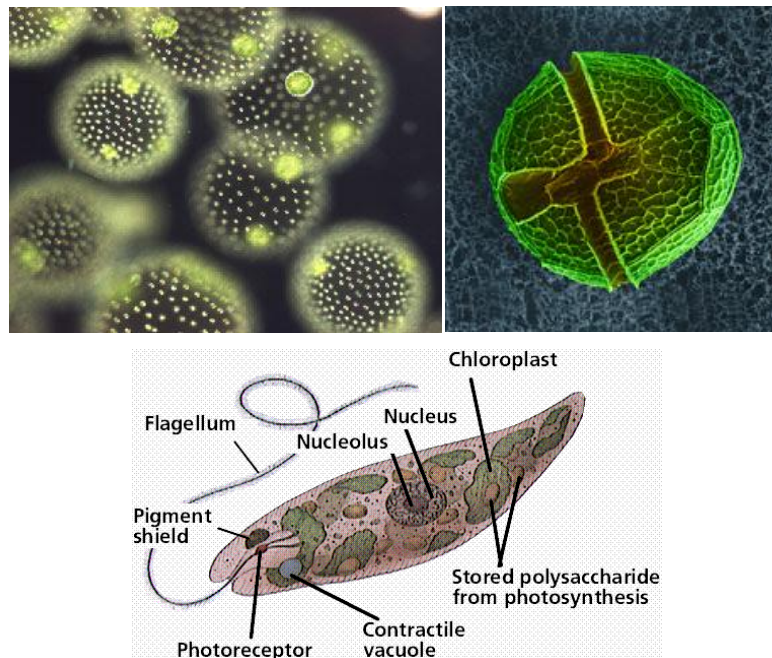


Fig. 4.74. Los protozoos del género *Euglenophyta* tienen dos flagelos, una vacuola contráctil, una mancha ocular fotorreceptora, varios cloroplastos, carecen de pared celular, y pueden vivir como autótrofos o heterótrofos. Algunas especies autótrofos de *Euglena* se convierten heterótrofos cuando los niveles de luz son bajos

4.3.1.1. Factores que afectan al crecimiento y a la distribución

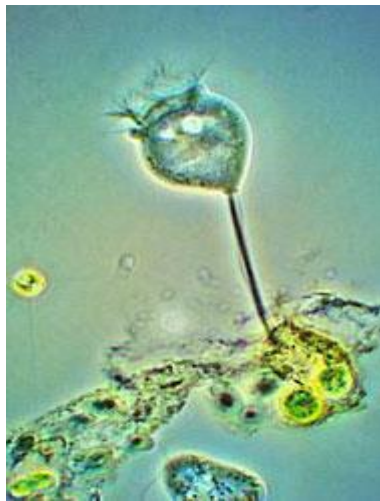
Números típicos de protozoos en el suelo varían ampliamente - de mil por cucharadita, en suelos de baja fertilidad, a un millón, en algunos suelos muy fértiles. Los protozoos viven en casi todos los lugares, los suelos y sedimentos húmedos. Los suelos dominados por hongos (bosques, ácidos) tienden a tener más amebas y ciliados que otros tipos. En suelos (básicos o neutros) dominados por bacterias, predominan los flagelados y las amebas desnudas. En general, los suelos con alto contenido de arcilla contienen un mayor número de pequeños protozoos flagelados y amebas (desnuda), que aquellos de textura más gruesa (más ricos en grandes flagelados, amebas de ambas variedades y ciliados).

La mayoría de los protozoos de vida libre se reproducen por división celular (el intercambio de

material genético es un proceso independiente y no está involucrado en su proceso de reproducción). La importancia relativa de los componentes físico-químicos y ambientales sobre el crecimiento de la población es difícil de determinar a partir de los datos existentes. Los protozoos se encuentran viviendo activamente en aguas desde pobres a ricas en nutrientes orgánicos y de agua dulce con temperatura que varía entre 0°C y 50°C. No obstante, parece que las tasas de crecimiento de la población cuando la comida no está limitada se elevan con la temperatura.

4.3.1.2. ¿Dónde están los protozoos?

Presentan dos estilos de vida protozoaria: planctónica y sésil. Los protozoos planctónicos flotadores aparecen en las capas superficiales iluminadas por el sol en el mar, lagunas y remansos de arroyos. Aunque principalmente se alimentan de bacterias, algunos forman simbiosis con algas y se nutren de su actividad fotosintética.



Los protozoos sésiles se pegan a las superficies sumergidas en las que pueda haber un flujo de solución del suelo suficiente, para aportar alimento.

Hojas y tallos de plantas sumergidas, guijarros, piedras y maderas hundidas son lugares de elección para el tipo sésil. Protozoos sésiles tienen orgánulos adhesivos especiales. Estos organismos suelen nadar como las larvas, aunque luego se alimenten como adultos.

Muchos protozoos sésiles, como *Stentor* y *Vorticella* (en la foto), tienen un tallo con el cuerpo principal y la boca en el extremo superior.

Los tallos son elásticos y pueden alargarse para conseguir comida y cuando el peligro amenaza, se contraen violentamente. Algunos protozoos son coloniales, con algo de división en el trabajo y cierta diferenciación física, análoga a los tejidos animales.

Las capas superficiales del suelo están ocupados con estos organismos, muchos de ellos descomponedores y detritívoros. Aunque el epipedón agrícola está ocupado por hongos y microalgas también, las bacterias son el alimento preferido para los protozoos del suelo, la rizosfera, es un punto de “encuentro fácil” para toda la vida microscópica.

Vivir en el suelo requiere la capacidad de sobrevivir a la desecación, por lo que los protozoos del suelo pueden formar quistes que les permite vivir en latencia. Protozoos necesitan las bacterias para comer y agua para moverse, por lo que la humedad juega un papel muy importante en la determinación de los tipos de protozoos que estarán presentes y activos.

4.3.1.3. Acciones ecológicas de los protozoos

Dentro de cada ecosistema los protozoos desarrollan ciertos papeles. Muchos son depredadores que se alimentan de procariontas, bacterias y arqueas. Estos también son algívoros y fungívoros.

Los protozoos más grandes, se alimentan principalmente de bacterias, pero también comen otros protozoos, MO y a veces hongos.

Algunos protozoos son autótrofos, porque portan algas fotosintéticas como la *Chlorella* en su seno. Varios tipos de protozoos muestran una gran flexibilidad de adaptación en la alimentación. Pueden cambiar de autótrofos a heterótrofos por necesidad de reducir volumen. Apropiadamente, se llaman mixotrofos, como la Euglena.

En una comunidad dinámica donde los protozoos predan y son predados, se convierte en un objetivo trófico importante para los invertebrados de mayor o menor tamaño. Así, los filtradores como ostras y mejillones dependen en gran medida de los protozoos planctónicos. En cierto modo, los protozoos son puentes tróficos que transfieren nutrientes y energía desde bacterias y algas hasta otros niveles de la cadena alimenticia. De esta forma los protozoos desarrollan la función al convertir el N en formas disponibles para las algas y las plantas y otros organismos del suelo. Así, las bacterias contienen un nivel de N orgánico superior al que los protozoos pueden metabolizar, obligando a estos últimos a excretar el exceso en forma de amonio. Este proceso es de gran importancia para la fertilidad del suelo. (Fig.4.75)

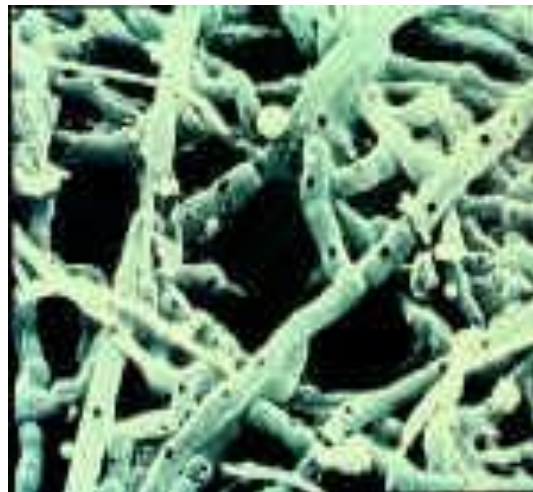


Fig. 4.75. La mayoría de los protozoos comen bacterias, pero un grupo específico de amebas, las *Vampyrellids* atacan a ciertos hongos como *Gaeumannomyces graminis* que causa el "mal del pie" en las raíces del trigo. Foto: (<http://www.nrcs.usda.gov>)

Las amebas se adhieren a la superficie de hifas fúngicas y generan enzimas que degradan la pared celular fúngica y penetran a través de agujeros perfectamente redondos. La ameba vampyrellid luego chupa hasta sequedad o envuelve su citoplasma dentro de la célula fúngica antes de pasar a su próxima víctima.

Protozoos y nematodos bacterivoros compiten sobre bacterias al ser éstas su alimento común. Algunos suelos tienen un alto número de nematodos o protozoos, pero no ambos. La incidencia de esta diferencia sobre las plantas no se conoce.

Ambos competidores consumen bacterias y liberan el N excedente, (nutriente vegetal crítico).

3.a) Protozoos Extremófilos

Cuando las condiciones ambientales son tan extremas que los suelos carecen de organismos superiores, como lombrices de tierra, los protozoos son especialmente abundantes. Hábitats de alta montaña por encima de la vegetación arbórea y la Antártida son ambientes extremos típicos donde protozoos representan a menudo un tercio o más de la biomasa heterótrofa total. Por ejemplo, las alfombras de musgo de la Tierra de Wilkes, Antártida oriental, se rellenan con muchos ciliados activos y miles de amebas cáscara

En comparación con los organismos multicelulares, la diversidad es alta, pero menor en la Antártida (alrededor de 100 especies de protozoos) que en zonas de alta montaña (más de 200 especies)

La acidez alta crea otro tipo de hábitat extremo, en la hojarasca de coníferas y en su suelo. La alta acidez excluye comúnmente lombrices de tierra, aunque no de enquistados, pero es el preferido por amebas de cáscara, que se producen allí en más de 100 especies con un promedio de alrededor de 10.000 individuos por gramo/masa seca. Por lo tanto, la mitad de la biomasa del suelo heterotrófica puede consistir en protozoos.



Desiertos y suelos con alta salinidad proporcionan otros ejemplos de estudio de hábitats extremófilos hipersalinos (Namibia, sudoeste de Africa). Ambos desiertos y salinas tienen una elevada biodiversidad, compuesta por ciliados de muchas especies no descritas. Cuando se humedece una duna de arena, aparecen masas de ciliados en 48 horas, lo que demuestra la presencia de un alto número de quistes viables

También se ha visto en los desiertos australianos como prosperan ciliados en los suelos secos, aunque muchos se encuentran en estado quiste. La abundancia más grande aparece a la sombra de arbustos y en las costras criptobióticas que estaban apoyados por algunos protozoos que predan cianobacterias y que no se enquistan.

3.b) Formas simbióticas de los protozoos

Los protozoos se involucran en muchas relaciones simbióticas que sean mutuamente beneficiosas. Las bacterias y arqueas son simbiositos dentro de muchos, probablemente la mayoría de protozoos, tal y como lo son en los organismos macroscópicos.

En muchas simbiosis, estos procariotas liberan nutrientes a sus anfitriones al digerir sustancias como la celulosa y lignina, que el anfitrión no puede hacer. En muchos casos, estas bacterias y arqueas también sintetizan algunos de los aminoácidos y vitaminas que sus anfitriones requieren y no pueden sintetizar.

Muchos protozoos anaerobios, que contienen bacterias simbiositos, viven dentro de los estómagos e intestinos de individuos más grandes. Así, muchos ciliados tienen sus hábitats dentro de los grandes mamíferos. Con la ayuda de sus propias bacterias simbiositos, estos protozoos hacen posible que las vacas y otros predadores digieran la celulosa que captan los mamíferos. Sin estas asociaciones, no hay vacas, ni ciervos, antílopes, o caballos



Algunos ciliados anaerobios hacen posible la vida a las termitas. En las praderas tropicales, las termitas mastican madera, (celulosa) que no pueden digerir, pero las bacterias incluidas en varias especies de protozoos realizan esta función. El número de protozoos simbiotes es variable. Los intestinos de termitas obreras alcanzan un promedio de entre 60.000 y 90.000 protozoos. El excedente de N de las bacterias predadas por los protozoos permite disponer del N necesario a las termitas para sobrevivir.

Algunos ciliados como *Paramecium bursaria*, y muchos radiolarios, viven simbióticamente con las algas que les proporcionan energía, pero no se integran en el interior de la célula. Cuando falla la luz, tales protozoos también pueden llegar a ser heterótrofos y pastar bacterias, formando una asociación trófica llamada Mixotrofismo.

A menudo pensamos en la legítima defensa como algo físico, y algunos protozoos usan tales medios. Protozoos tallo sésiles pueden retirarse del toque de un depredador en 1/25 segundos. También enturbian el agua, lo que lleva al depredador a la confusión. Otros ciliados actúan agresivamente. Los paramecios han desarrollado algunos cilios en los tricocistos, diminutos filamentos puntiagudos que pueden ser disparados sobre un depredador. La punta de cada tricocisto tiene púas como un arpón. (Fig. 4.76)

Las formas más comunes de defensa, sin embargo, es por medio de señales químicas liberadas en el agua. Esta es un área de estudio emergente. Poco se sabe de ella todavía.

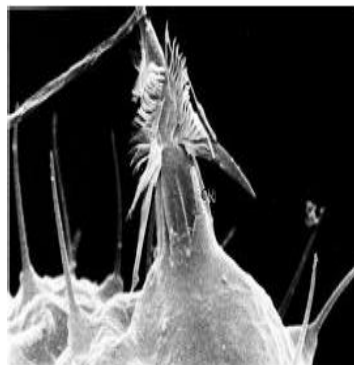


Fig. 4.76. Defensa por choque osmótico: El tricocisto o nematocisto:

Son células con estructura en forma de arpón usada en la defensa y captura de sus depredadores. Su velocidad de respuesta es de nanosegundos, con una fuerza de aceleración de 40.000 ges. Contiene un microtúbulo por el que se eyecta una elevada concentración de Ca^{2+} que genera un choque osmótico en la presa. El proceso completo dura 700 nanosegundos (Holstein y Tardent, 1984; Kass-Simon y Scappaticci, 2002)

Las interacciones químicas del microcosmos son muchas. Las únicas bien estudiadas son las que

tienen lugar en la rizosfera. Las plantas son participantes plenos en tales interacciones. Emiten exudados y rizodepósitos, de los que algunos compuestos químicos inhiben a los organismos de su entorno para alimentarse de las raíces, y otros, que invitan a hongos micorrícicos y bacterias fijadoras de N, a unirse a ellos en simbiosis.

Muchas algas y protozoos aparentemente exudan químicos que generalmente inhiben a otros en su predación. Si una especie emite señales de naturaleza química, no defensivas, es que se está dirigiendo a sus congéneres, de su propia especie. Son invitaciones a conjugarse, (reunirse para intercambiar genes y revitalizar la especie).

4.3.1.4. Formas de clasificación de los protozoos

a) Clasificación por su forma

- Los *Ciliados* son los más grandes y se mueven por medio de cilios. Se alimentan de los otros dos tipos de protozoos, así como de bacterias.
- Las amebas también pueden ser bastante grandes y. Se desplazan por medio de pseudópodos, es decir, formando apéndices temporales desde su superficie y como proyección del citoplasma. Las amebas se dividen en tecamebas (que hacen una cubierta en forma de concha) y amebas desnudas (sin cubrimiento).
- Los flagelados son los más pequeños de los protozoos y utilizan algunos flagelos de látigo para moverse.

b) Clasificación por su sistema de movimiento

- **Ciliados (*Ciliophora*)**. Éste es el grupo tradicional que más se identifica como grupo natural en las clasificaciones modernas con la categoría de filo; aunque las opalinatas que son cromistas también encuadran dentro de este concepto.
 - Aparecen rodeados de cilios y presentan una estructura interna compleja pero análoga a los flagelos, los cuales también se relacionan con citoesqueleto y centriolos.
 - El paramecio (género *Paramecium*) es un representante muy popular del grupo. Además, los cilios son filamentos cortos y muy numerosos que con su movimiento provocan el desplazamiento de la célula
- **Flagelados o mastigóforos (*Mastigophora*)**. Se distinguen por la posesión de uno o más flagelos. Los flagelos son filamentos más largos que los cilios cuyo movimiento impulsa a la célula. Suelen presentarse en un número reducido.

Las formas unicelulares desnudas (sin pared celular), dotadas de sólo uno o dos flagelos, representan la forma original de la que derivan todos los eucariontes. Por eso son tantos y tan variados los protistas diferentes que encajan en este concepto.

- Las plantas derivan ancestralmente de protozoos biflagelados que adquirieron los plastos por endosimbiosis con una Cyanobacteria.
- Varios protozoos portan plastos y son por lo tanto autótrofos o mixótrofos como los dinoflagelados y euglenas.
- Los Metamonada tienen dos o múltiples flagelos, son anaerobios y en su mayoría simbioses o parásitos de animales.
- Entre los uniflagelados están los coanoflagelados, ancestrales de los animales y los quitridios, ancestrales de los hongos.

- **Amebas** (se mueven por pseudópodos). A su vez se dividen en *tecamebas* (que hacen una cubierta en forma de concha) y *amebas desnudas* (sin cubierta).

- **Rizópodos** o **sarcodinos** (*Rhizopoda*). Estos protozoos, como las amebas, se desplazan por medio de pseudópodos, es decir, formando apéndices temporales desde su superficie y como proyección del citoplasma.
- Los **pseudópodos** son deformaciones del citoplasma y de la membrana plasmática que se producen en la dirección del desplazamiento y que arrastran tras de sí al resto de la célula. Los pseudópodos también son utilizados para capturar el alimento, que engloban en el interior, en el proceso llamado fagocitosis.
- Según los pseudópodos sean muy gruesos o muy delgados, son de dos tipos: con **lobopodios** (gruesos) como *Lobosea* (*Amoebozoa*) y con **filopodios** diversos generalmente acompañados de un exoesqueleto con microtúbulos y son tales como: radiolarios, foraminíferos, nuclearias, heliozoos y otros.

- **Esporozoos** o **Apicomplexa**. Son parásitos con una fase de esporulación (división múltiple) y sin mayor movilidad.

- Hay varios grupos distintos sin mayor relación y no son todos protistas, sino que también hay animales y hongos.
- El ejemplo más conocido es el plasmodio (género *Plasmodium*), causante de la malaria y que pertenece al grupo de los apicomplejos, grupo más conocido que suele reservar para sí el nombre de *Sporozoa*.
- Los Haplosporidios se les considera como parte de Cercozoa. A estos dos grupos se les ha reunido durante mucho tiempo bajo el nombre de *Cnidosporidios*.
- Los Ichthiosporea son un grupo más reciente y están dentro de Choanozoa.
- Los microsporidios están ahora adscritos al reino *Fungi* y los mixosporidios o mixozoos al reino *Animal*. Heliozoos (de vida acuática) y radiolarios (de vida marina).

c) Nueva clasificación de Cavalier-Smith (2010)

Por motivos docentes, y lo inestable de esta clasificación (modificada cinco veces desde el año 2000), las explicaciones descriptivas de cada grupo se incluyen en las fotografías.

Los protozoos se dividen en *Metamonada* (Fig. 4.77), *Euglenozoa* o *Euglenophyta* (Fig. 4.78), *Percolozoa* (Fig. 4.79) *Loukozoa*, (Fig. 4.80) *Apusozoa*, (Fig. 4.81) *Amoebozoa* (Fig. 4.82) y *Choanozoa* o *Mesomycetozoa* (Fig. 4.83).

1° Metamonada.



Fig. 4.77 Metamonada. Giardia lamblia

Extenso grupo de protozoos flagelados. Incluye principalmente *Retortamonadida*, *Diplomonadida* y posiblemente también a *Parabasalia* y *Oxymonadida*. Estos cuatro grupos son todos anaerobios y en su mayoría simbioses de animales. Ciertas especies de *Parabasalia* y *Oxymonadida* viven en el tracto digestivo de las termitas, desempeñando un papel importante en la degradación de la celulosa. Algunos otros *Metamonada* son parásitos (Cavalier-Smith, 1981)

2° Euglenozoa

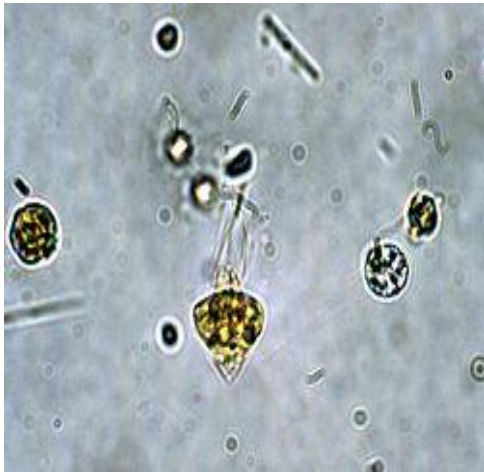


Fig. 4.78 Euglenozoa,

Gran grupo de protozoos flagelados, dominado por los euglénidos y cinetoplastidos. Incluye formas de vida libre y algunas pocas, parásitas de humanos. Otros, poseen cloroplastos y por ende fotosíntesis, y adaptaciones autotróficas, tales como manchas oculares sensibles a la luz. Los cloroplastos están guardados en tres membranas y su color depende del tipo de clorofila lo que sugiere que fueron adquiridos desde algún alga verde. Son pequeños, (15-40 μm), si bien muchos euglénidos alcanzan los 500 μm de largo. La mayoría se alimentan ingiriendo organismos más pequeños, (bacterias), o por absorción (Cavalier-Smith, 1981).

3° Percolozoa

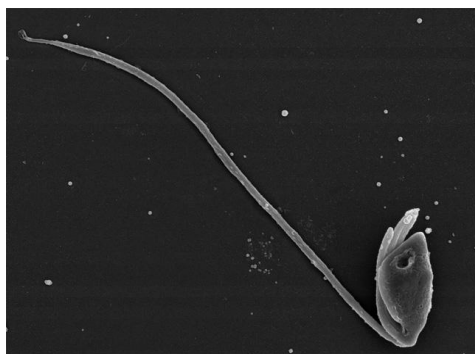


Fig. 4.79 Percolozoa

protistas no coloreados. Muchos de sus miembros pueden cambiar entre etapas ameboides, flageladas y quistes. La mayoría vive en el suelo, agua dulce o en las heces. Hay algunas formas marinas y parásitas, incluyendo la especie *Naegleria fowleri*, que puede llegar a ser patógena humana, a menudo mortal. Cavalier-Smith, T. (1991).

4° Loukozoa

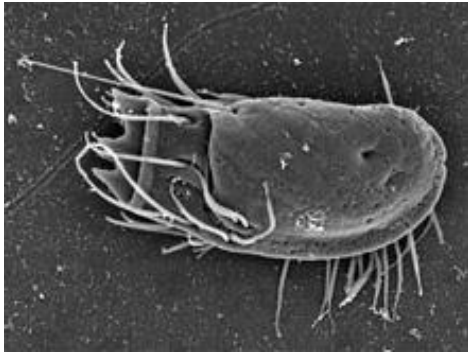


Fig. 4.80 Loukozoa

protistas flagelados, unicelulares. Se caracterizan por disponer de dos flagelos. Se incluyen en el clado Excavata, aunque sus relaciones con el resto de los grupos del clado no están claras. Un taxón, Loukozoa, ha sido continuamente redefinido para incluir a una gran variedad de grupos (entre ellos Jacobida y Malawimonas) y finalmente abandonado. (Archibald et al., 2002; Edgcomb et al., 2001; Parfrey, et al., 2006)

5° Apusozoa



Fig. 4.81 Apusozoa

grupo que abarca varios géneros de protozoos flagelados. De tamaño entre 5-20 μm y se encuentran en el suelo y en hábitats acuáticos, en donde se alimentan de bacterias. El grupo se caracteriza por la presencia de una teca o recubrimiento orgánico bajo la superficie dorsal de la célula. (Cavalier-Smith, et al., 2003).

6° amebozoa



Fig. 4.82 (Vampyrellids)

Grupo principal de protozoos ameboides. Incluye a la mayoría de los que se mueven por medio del flujo interno del citosol. Sus pseudópodos son de tipo romo y en forma de dedo y se denominan lobopodios. La mayoría son unicelulares y comunes en el suelo, algunos en simbiosis con otros organismos, y otros, patógenos. Los Amoebozoa varían en su tamaño. Muchos miden solamente 10-20 μm , aunque hay muchos protozoos más grandes. La conocida especie *Amoeba proteus* puede alcanzar 800 μm . Las amebas multinucleadas *Chaos* y *Pelomyxa* pueden llegar a tener varios milímetros de longitud y algunos *Myxomycota* cubren varios cm^2 (Pollard, e Ito JCB. (1970))

7° Choanozoa

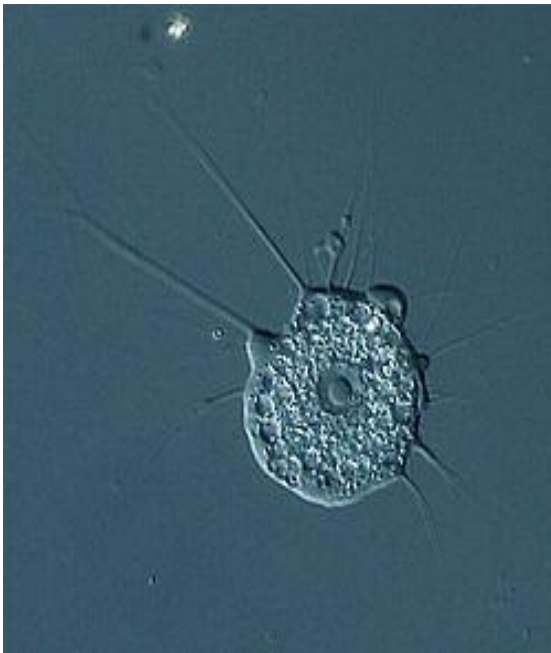


Fig. 4.83 Choanozoa,

Filo de protistas relacionado con animales y hongos. Por estudios moleculares, Choanozoa se incluye en el supergrupo de eucariontes Opisthokonta junto con Animalia y Fungi. Sinónimo de Choanozoa es Mesomycetozoa, ("entre hongos y animales"), pero no ha de confundirse con *Mesomycetozoea*, que es una clase. El nombre de Opisthokonta (opistoconto) alude a que el flagelo, único cuando está presente, ocupa una posición posterior, avanzando la célula con el flagelo detrás, como se observa en los espermatozoides de los animales y al revés que en la mayoría de los protistas, que son acrocontos (el flagelo "tira" de la célula, de modo que esta avanza con el flagelo por delante).

(Eichinger, et al., 2005; Steenkamp, et al., 2006).

d) Relaciones de flagelados y bacterias: Oligotrofia/heterotrofia y los problemas de clasificación trófica

En toda la historia de la Tierra se dan condiciones de limitación de C, (oligotrofia), lo que conduce evolutivamente hacia la heterotrofia si el ambiente esté dominado por algas. Esta limitación de C podría explicar las numerosas transiciones observadas desde los autótrofos a mixotrófos, que aparecen en todos los linajes de algas. Pero nada impide esta evolución de heterótrofos, cuando los ambientes sean eutróficos y existan fuertes limitaciones lumínicas

Sin embargo, este escenario de predación es sólo una, entre un gran número de posibles interacciones depredador-presa, que se desarrollan entre las diferentes clases de tamaño relativo de bacterias y algas bacterivoras. Esta predación, incluye a las grandes bacterias y a los protistas heterótrofos.

La intensa predación que sufren las bacterias por los distintos miembros y niveles de la comunidad edafobiota superior, y dado que las algas también son capaces de establecer asociaciones de resistencia (como las costras y los líquenes), capaces de sobrevivir en situación de adversidad extrema, parece adecuado introducir aspectos evolutivos que relacionen la mixotrofia y la heterotrofia.

Ante grandes concentraciones de C orgánico disuelto (DOC), las bacterias grandes tienen tasas de crecimiento más elevadas que las más pequeñas (Hahn et al., 2003), pero estas últimas pueden aprovechar mejor las bajas concentraciones de DOC. En consecuencia, las bacterias pequeñas suelen dominar en sistemas con baja concentración de DOC, aunque también pueden dominar en ambientes de alta DOC, debido a un control de arriba-abajo más débil, en comparación con las bacterias más grandes (Pernthaler et al., 1997; Hahn et al., 2003). Se ha demostrado que las bacterias con altas tasas y máximo crecimiento tienden a ser menos competidoras ante una limitación de sustrato y viceversa (Fenchel, 1998).

Estas características de crecimiento parece estar relacionado con el tamaño de bacterias: a bajas concentraciones de sustrato, las pequeñas bacterias pueden tener una cierta ventaja debido a una mayor relación superficie/volumen (Fenchel, 1998; Roszak y Cobwell, 1987) mientras que las bacterias grandes pueden alcanzar mayores tasas de crecimiento (Giovannoni et al., 2005), y ello a los flagelados.

Basados en evidencias recientes, el hecho de que la captura eficiente de pequeñas bacterias (como fuente de carbono adicional) por flagelados, es probable que desempeñe un papel en el paso evolutivo de mixotrofia a heterotrofia, y podría superar la ventaja proporcionada por la fotosíntesis, hecho que no deja de ser apasionante.

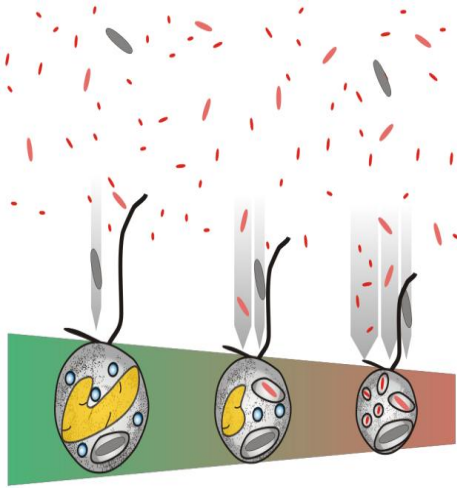


Fig. 4. 84 Esquema conceptual del modelo

La reducción de las estructuras intracelulares es una estrategia para reducir el tamaño de las células de los flagelados depredadores. Una consecuencia de esta reducción de tamaño es una relación depredador-presa de tamaño optimizado para el flagelado, más pequeño, cuando caza bacterias más pequeñas, (ultra-microbacterias), que escapan en gran medida a la depredación por flagelados más grandes (Pernthaler, 2005; de Castro et al., 2009) . Esta optimización se convierte en una fuerza impulsora de la evolución de la diferenciación de las algas mixotróficas en el seno de flagelados heterotróficos obligados.

En concreto, las observaciones recientes demuestran que:

1.- Los flagelados, en general, son eficientes consumidores de bacterias, y muestran una fuerte selección del tamaño de los alimentos (Pernthaler, 2005). Las bacterias "grandes" ($> 0,1 \mu\text{m}^3$) son más susceptibles a la depredación flagelar que las ultramicrobacterias, es decir, células $< 0,01 \mu\text{m}^3$, que escapan más fácilmente a la captura por flagelados más grandes (Pernthaler et al., 1997) a pesar de su generalmente elevada abundancia.

2.- Los Flagelados, que se convirtieron en heterótrofos mediante la reducción de sus estructuras intracelulares (específicamente el cloroplasto) puede llegar a reducir su tamaño por debajo de sus parientes mixotróficos que mantenían estas estructuras, y que también son los consumidores más eficientes de bacterias pequeñas (Unrein et al., 2007; Boenigk et al., 2004). Aunque dentro de un grupo taxonómico determinado, los flagelados más pequeños son más eficientes en la captura de pequeñas bacterias que flagelados más grandes (Boenigk et al., 2004; Boenigk et al., 2006), lo que no implica que todos los flagelados heterótrofos sean más pequeños que todos los mixotróficos o más eficientes bacterívoros que todos los mixotrofos (Fig. 4.84).

Los mixotrofos sólo precisan de la existencia de pequeñas bacterias como recurso, lo que es coherente con el hecho de que los flagelados fotosintéticos se desarrollaran mucho más tarde que los heterótrofos, en términos evolutivos. El heterótrofo recién evolucionado se enfrentaría obviamente a la competencia de los heterótrofos ya existentes previamente. Sin embargo, el nicho de flagelados bacterívoros no estaría tan plenamente explotado como para prevenir la aparición de nuevas especies heterótrofas. De manera más general, casi cualquier organismo que evolucione hacia un nuevo nicho, se enfrentará a la competencia de otras especies que evolucionaron antes, casi de la misma manera en que esas especies se enfrentan a la competencia inter e intraespecífica. La ventaja para el retorno desde la mixotrofia a la heterotrofia es la existencia de un recurso (las pequeñas bacterias) que de manera más eficiente reduce su tamaño, en última instancia, por la pérdida del aparato fotosintético.

Aunque la estructura de este modelo es muy general, la elección de algunos parámetros está diseñado para reflejar la situación en flagelados *chrysomonadales*, ya que en este grupo la evolución de fagotrofos dentro linajes mixotróficos está bien documentado (Boenigk et al., 2005). Sin embargo, los resultados fueron muy robustos para una amplia gama de parámetros, y estamos seguros de que las predicciones del modelo serían también aplicables a otros protistas. Por lo tanto, ofrecemos un modelo general para explicar la evolución inversa de fagotrofos de

mixotrofos en ambientes oligotróficos sin asumir la limitación de luz. Curiosamente, la reducción de tamaño se ha discutido como una estrategia de las bacterias contra los depredadores protistas, pero rara vez como una estrategia de los propios depredadores.

4.3.2. Nematodos

Los primeros fósiles aparecen hace 120 millones de años encontrados en México, Mar Báltico y R. Dominicana.

Los nematodos, son gusanos no segmentados típicos de la microfauna, cubiertos por una cutícula, de forma y tamaño variable. Tienen una organización muy sencilla, sin segmentación ni cilios, un sistema digestivo completo y carecen de probóscide (excepto en los órganos sensitivos), presentan simetría bilateral. La cutícula exterior de colágeno es muy resistente. Bajo ella se encuentran varias capas musculares y un espacio relleno de líquido en el que "flotan" todos los órganos (Fig. 4.85). El extremo anterior del adulto puede tener ganchillos orales, dientes, o placas en la cápsula bucal, que sirven para la unión a tejidos, y pequeñas proyecciones de la superficie corporal conocidas como cerdas o papilas, de naturaleza sensitiva.

Constituyen uno de los grupos más numerosos de gusanos. Unos son más o menos alargados y cilíndricos (vermiformes); otros tienen forma de pera o limón. El tamaño medio de los nematodos vermiformes oscila entre 50 micras y 1 mm, pero los hay de 50 cm y más). Sólo por las variaciones en forma o tamaño, hay una gran cantidad de grupos diferentes, inclusive formas excepcionales, helicoidales y esféricas.

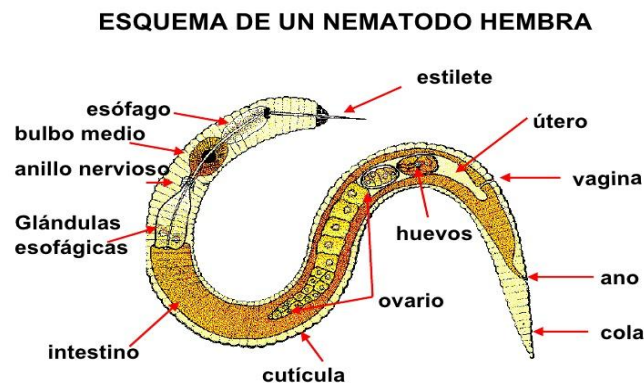


Fig. 4.85 Morfología de un Nematodo.

Los sexos se hallan separados, siendo casi siempre el macho de menor tamaño que la hembra. La reproducción es casi siempre sexual (a veces partenogenética) y la fecundación interna. Con frecuencia, el macho, tiene el extremo posterior curvado o helicoidal con espículas copulatorias. El aparato digestivo es un tubo compuesto por boca, esófago, intestino, recto y ano. El esófago, a menudo musculado, permite succionar líquido a tejidos del hospedador. El intestino está formado por células que segregan enzimas y absorben nutrientes. El aparato locomotor está formado por el líquido pseudocelomático que da rigidez, y una capa de músculos longitudinales por dentro de la cutícula. Su movimiento es ondulante. (<http://3bp.blogspot.com>)

Los nematodos son ubicuos, los hay en *el mar, agua dulce, suelo y partes aéreas de las plantas* (Nickle y Hooper, 1991). En casi todos los suelos aparecen en cantidades sorprendentes. Necesitan lugares húmedos para vivir, con poca propagación activa pero se diseminan con agua de riego, lluvia, viento y aperos de labranza.

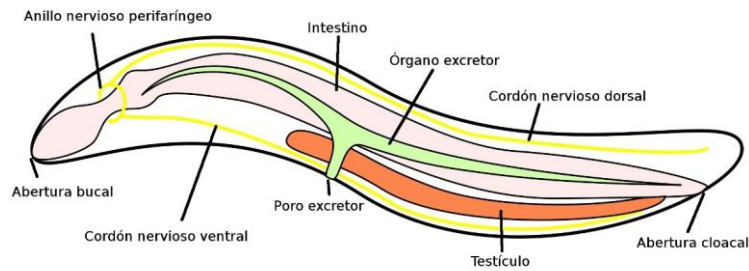


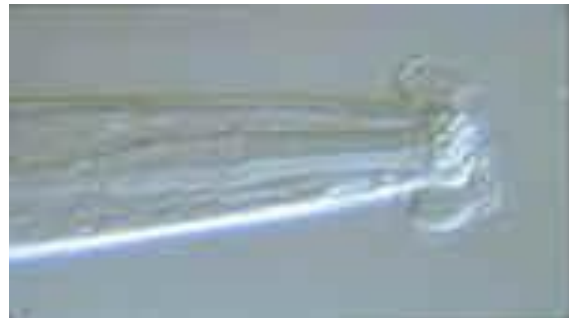
Fig. 4.86. Sistema nervioso de un nematodo “flotando”

El aparato nervioso está formado por un anillo nervioso en torno al esófago, del cual salen nervios hacia adelante y hacia atrás. Uwe Gille.

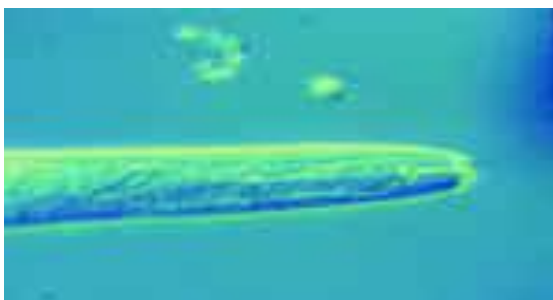
La compactación del suelo generalmente reduce las poblaciones de nematodos, que necesitan un espacio adecuado entre los agregados del suelo para moverse. Aun se sabe muy poco acerca de la mayoría de la comunidad de nematodos y que funciones desempeña en el suelo. En las imágenes de la Fig. 4.87 se muestran algunos tipos de nematodos predadores



Nematodo fungívoro. Tiene pequeños estiletes en su estoma (boca) con los que atraviesan la pared de la hifa fúngica y extrae el fluido citosólico. Esta interacción libera N disponible para la planta desde la biomasa del hongo. Elaine R. Ingham.



Elaphonem es un nematodo bacterívoro. Tiene alrededor del estoma estructuras labiales que les diferencian de otros nematodos. Esta interacción libera N disponible para la planta cuando consumen bacterias. Elaine R. Ingham.



Pratylenchus, o nematodo de las lesiones, tiene un estilete más corto y más grueso en su boca que el nematodo predador de raíces. Credit: Kathy Merrifield, Oregon State University, Corvallis.



Nematodo predador de raíces. Usan sus estiletes para punzar la gruesa pared de la raíz para luego sifonar el contenido interno de la célula vegetal. Su impacto económico es importante. Estos parásitos son del género *Trichodorus*. Credit: Elaine R. Ingham.

Fig. 4.87. Distintos tipos de nematodos predadores

4.3.2.1. Las funciones de los nematodos en el suelo

- (1) **Impulsan el reciclado de nutrientes**, al participar en su mineralización y liberación en formas disponibles para las plantas, al igual que los protozoos. Cuando los nematodos predan bacterias u hongos (C/N 4), se encuentran con un exceso nutricional de N respecto al C que precisan (C/N 10). El N excedentario lo excretan en forma de amonio (NH_4^+).
- (2) **Los nematodos son fuente de alimento**, al ser eslabones tróficos para otros depredadores, como nematodos depredadores, microartrópodos e insectos del suelo. A su vez sufren parasitismo de bacterias y hongos.
- (3) **Impulsar la dispersión de los microbios**. Los nematodos ayudan a distribuir bacterias y hongos a través del suelo y a lo largo de las raíces, al portar microorganismos activos y latentes sobre su superficie y en su sistema digestivo.
- (4) Por el tipo de alimentación hay nematodos **parásitos** de plantas, nematodos **saprófagos** que favorecen la descomposición de la MO, **omnívoros** e incluso **depredadores**, o nematodos parásitos de animales, como los **entomopatógenos** que parasitan insectos, y se utilizan en control biológico de plagas (*Heterorhabditidae*, *Phasmarhabditidae* y *Steinernematidae*). (Fig. 4.88) (Neher, 2001).
- (5) **Los nematodos son predadores natos**
 - *A baja densidad de nematodos*, el consumo por nematodos estimula la tasa de crecimiento de las poblaciones “presa”, es decir, estimula el crecimiento de bacterias. El consumo de plantas estimula el crecimiento de la planta, y así sucesivamente.
 - *A densidades más altas*, los nematodos reducirán la población de sus presas. Esto significa que la productividad del vegetal disminuye, la actividad de los hongos micorrízicos disminuye, y la tasa de descomposición e inmovilización por bacterias y hongos disminuye.
- (6) Los nematodos depredadores pueden regular las poblaciones de nematodos predadores de bacterias y hongos “presa”, lo que impide su depredación excesiva por esos grupos. A su vez la predación de nematodos puede controlar el equilibrio entre las bacterias y hongos, e incluso la composición de especies de la comunidad microbiana. Otros parásitos animales.
- (7) Otros, son fitoparásitos. que han recibido mucha atención por los graves problemas que causan en los cultivos. Dentro de los fitoparásitos hay dos grandes grupos:
 - a. **ectoparásitos**, unos que se alimentan sobre los pelos radicales y en las células epidérmicas de la raíz, con un estilete muy débil (*Tylenchus*), y otros que se alimentan de las células profundas de los tejidos, como los **transmisores de virus**, que poseen un estilete muy largo (*Longidorus* y *Xiphinema*);
 - b. **endoparásitos**, unos sedentarios, principalmente (*Heterodera*, *Globodera* y *Meloidogyne*), y otros móviles (*Pratylenchus*) (Fig. 4.88).
- (8) **Supresión de la enfermedad y el desarrollo**. Otros, consumen organismos causantes de enfermedades, tales como nematodos que se alimentan de raíces, o impiden su acceso a las raíces. Estos pueden ser agentes potenciales de biocontrol

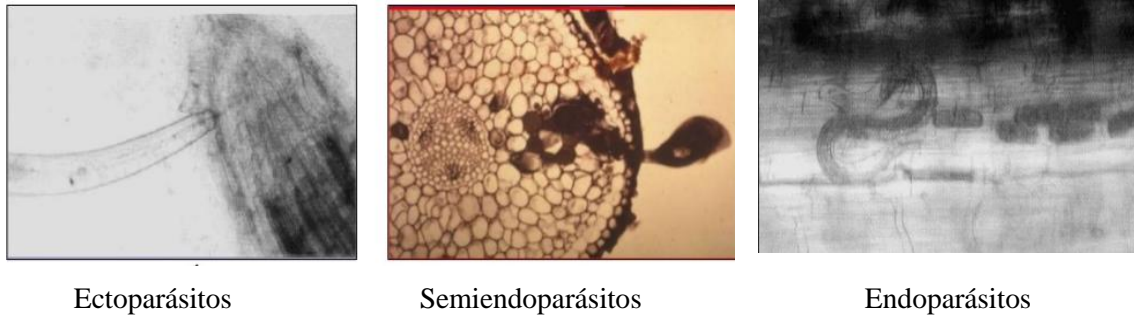


Fig. 4.88. Distintos tipos de parasitismo de los nematodos (Frápoli Daffari, 2000. Consejería Agricultura, Junta Andalucía)

4.3.2.2. Impacto de las condiciones ambientales sobre los nematodos

Sombra	Los rayos IR del sol calientan a las larvas y los UV dañan sus genes. Ambos son mortales en exceso
Aireación	Muy necesaria, porque las larvas y el cigoto precisan de O ₂ para desarrollarse y su falta inhibe el desarrollo del huevo y las larvas
Temperatura	La mayoría de los nematodos tiene una temperatura óptima de desarrollo
Humedad	La mayoría de los nematodos necesitan entre el 80 y 90% de humedad relativa para su desarrollo, mueren rápido por debajo del 60%

Tabla 4.8 Impacto de las condiciones ambientales sobre la vida de los nematodos

4.3.2.3. El factor suelo

Desde el punto de vista agronómico, los indicadores basados en las propiedades físicas y químicas del suelo son los que generalmente, han sido usados para evaluar su productividad. En consecuencia, las características físicas del suelo son parte necesaria en la evaluación de la calidad de este recurso porque no se pueden mejorar fácilmente (Singer y Ewing, 2000).

A las interacciones entre plantas y suelo se las reconocen como un importante factor director formador del suelo (Brady y Weil, 2002) en la composición de las comunidades vegetales residentes y en sus sucesiones (Kardol et al., 2006). Estas interacciones pueden ser positivas y negativas, y aparecen cuando una comunidad, tanto por causas como por sus repuestas subsecuentes, responde a cambios en las propiedades físicas, químicas, enzimáticas, metabólicas y biológicas del suelo que las soporta (Ehrenfeld et al., 2005).

Las propiedades físicas que pueden ser utilizadas como indicadores de la calidad del suelo son aquellas que reflejan la manera en que este recurso acepta, retiene y transfiere agua a las plantas, así como las limitaciones que se pueden encontrar en el crecimiento de las raíces, la emergencia

de las plántulas, la infiltración o el movimiento del agua dentro del perfil y que además estén relacionadas con la reordenación espacial de las partículas y los poros.

La textura, densidad aparente, estabilidad de agregados, infiltración, profundidad del suelo superficial, capacidad de almacenamiento del agua y conductividad hidráulica saturada son las características físicas del suelo que se han propuesto como indicadores de su calidad (Larson y Pierce, 1991; Doran y Parkin, 1994; Seybold et al., 1997).

De ellas y de su seguimiento dependen procesos y propiedades edáficas de gran interés funcional y productivo.

Las características químicas afectan las relaciones suelo planta, la calidad del agua, la capacidad amortiguadora del suelo, la disponibilidad de agua y nutrientes para las plantas y microorganismos (SQI-Soil Quality Institute, 1996) (Tabla 4.9).

Tabla 4.9. Propiedades físicas relacionadas con la calidad del suelo.

Propiedades	Relación con la condición y función del suelo	Valores o unidades relevantes ecológicamente Comparaciones para evaluación
Físicas del Suelo		
Textura	Retención y transporte de agua y compuestos químicos; erosión del suelo	% de arena, limo y arcilla; pérdida del sitio o posición del paisaje
Profundidad del suelo, suelo superficial y raíces	Estima la productividad potencial y la erosión	cm ó m
Infiltración y densidad aparente	Potencial de lavado; productividad y erosividad	minutos/2.5 cm de agua y g/cm ³
Capacidad retención de agua	Relación con la retención de agua, transporte, erosividad humedad aprovechable, textura y MO	% (cm ³ /cm ³), cm de humedad aprovechable/30 cm; intensidad de precipitación

Algunos indicadores son la disponibilidad de nutrientes, C orgánico total, C orgánico lábil, pH, conductividad eléctrica, capacidad de adsorción de fosfato, CEC, cambios en la MO, N_t y N_{min}. (Larson y Pierce, 1991; Doran y Parkin, 1994; Seybold et al., 1997) (Tabla 4.10).

Tabla 4.10. Propiedades químicas relacionadas con la calidad del suelo

Propiedad	Relación con la condición y función del suelo	Valores o unidades relevantes ecológicamente Comparaciones para evaluación
Químicas		
Materia orgánica (N y C total)	Define la fertilidad del suelo; estabilidad; erosión	Kg de C o N ha ⁻¹
pH	Condiciona la actividad química y biológica	comparación entre los límites superiores e inferiores para la actividad vegetal y microbiana
Conductividad eléctrica	Condiciona la actividad vegetal y microbiana	dSm ⁻¹ ; comparación entre los límites superiores e inferiores para la actividad vegetal y microbiana
P, N, y K extractables Na y otros	Nutrientes disponibles para la planta, pérdida potencial de N; productividad e indicadores de la calidad ambiental	Kg ha ⁻¹ ; niveles suficientes para el desarrollo de los cultivos y niveles de toxicidad para el desarrollo de los cultivos

Los indicadores físicos y químicos atienden en general la productividad y uso agrario de los agro-tecno-sistemas pero no tienen en cuenta su sostenibilidad.

Por el contrario, los indicadores biológicos propuestos integran gran cantidad de factores que afectan a la calidad del suelo como la abundancia de subproductos degradados, transformados y neoformados por micro y macroorganismos, incluidos bacterias, hongos, nematodos, lombrices, anélidos y artrópodos.

Incluyen funciones (Tabla 4.11.) como la tasa de respiración, ergosterol y otros subproductos de los hongos, tasas de descomposición de los residuos vegetales y N y C de la biomasa microbiana (Larson y Pierce, 1991; Doran y Parkin, 1994; Seybold et al., 1997).

Como la biomasa microbiana es mucho más sensible al cambio que el C total se ha propuesto la relación $C_{\text{microbiano}} / C_{\text{orgánico}}$ del suelo para detectar cambios tempranos en la dinámica de la MO (Sparling, 1997).

Tabla 4.11. Indicadores biológicos de la calidad del suelo.

Propiedad	Relación con la condición y función del suelo	Valores o unidades relevantes ecológicamente Comparaciones para evaluación
Biológicas		
C y N de la biomasa microbiana	Potencial microbiano catalítico y depósito para el C y N, cambios tempranos de los efectos del manejo sobre la materia orgánica	Kg de N ó C ha ⁻¹ relativo al C y N total o CO ₂ producidos
Respiración, contenido de humedad y temperatura	Mide la actividad microbiana estima la actividad de la biomasa	Kg de C/ha relativo a la actividad de la biomasa microbiana; pérdida de C contra entrada al reservorio total de C
N potencialmente mineralizable	Productividad del suelo y suministro potencial de N	Kg de N ha ⁻¹ relativo al contenido de C y N total

Los expertos en agricultura reconocen que este hecho puede afectar a las futuras producciones, ya que ciertos cultivos modifican la composición cuali y cuantitativa de determinados nutrientes específicos, lo que conlleva en monocultivos la aparición de patógenos, por lo que se hace necesario rotar las producciones buscando su optimización.

El trabajo con comunidades vegetales muy simples, (de una o dos especies), acentúa la retroalimentación planta-suelo y, como resultado, los agricultores fueron los primeros en reconocer y aplicar una operativa que también la abarca (Ehrenfeld *et al.*, 2005).

La respuesta de la planta al suelo ha sido desde siempre un principio fundamental de la agricultura, pero su aplicación a la comprensión funcional de las comunidades vegetales naturales presenta un desarrollo sorprendentemente reciente. Por otra parte, una breve discusión sobre comunidades y biomasa, con retroalimentación muy significativa, revela que ésta es intensa en ambientes extremos, donde las comunidades están dominadas por unas pocas especies (Ehrenfeld *et al.*, 2005; Kulmatiski *et al.*, 2008).

Las investigaciones más cuidadosas sobre retroalimentación planta-suelo se realizan como estudios de invernadero usando monocultivos puros en macetas (Callaway *et al.*, 2004; Klironomos, 2002). Y, mientras que la comprensión de la teoría y los mecanismos que subyacen en la retroalimentación planta-suelo han avanzado, la comprensión de cómo la retroalimentación funciona en la estructuración de las comunidades naturales es mucho más limitado y sólo se ha probado en sistemas simplificados, como los campos de cultivo, los monocultivos, o ambientes simplificados extremos.

Hay una serie de factores emergentes, propios de ecosistemas naturales complejos, que no se reflejan en los estudios sobre retroalimentación planta/suelo en los monocultivos. Pero, las comunidades ricas en especies exhiben propiedades emergentes en la estructura de la comunidad microbiana del suelo (Zak *et al.*, 2003) que pueden alterar la intensidad y dirección de la retroalimentación (Bartelt-Ryser *et al.*, 2005). La co-evolución es otra propiedad de los sistemas complejos naturales que podrían alterar las previsiones, al dar lugar a reacciones únicas durante la invasión de plantas no nativas (Callaway y Aschehoug, 2000; Klironomos, 2002; Ehrenfeld *et al.*, 2001).

Sobre un mismo suelo, una misma especie vegetal puede generar efectos de retroalimentación

diferentes de sus tejidos vivos respecto de los muertos (Ehrenfeld *et al.*, 2005), y en las comunidades vegetales complejas, compuestas de una mezcla de tejidos vegetales vivos y muertos, y es importante entender cómo la interacción de estos factores emergentes, es un proceso de retroalimentación.

Klironomos (2002), muestra como los agentes patógenos y saprobios tenían un efecto relativamente pequeño sobre el crecimiento de las especies invasoras, mientras que tiene un fuerte efecto negativo sobre las especies nativas. Como la mayoría de las especies se beneficiaron de las micorrizas, el efecto neto fue negativo para las especies nativas, y positivo para las especies invasoras. Como en éste, otros muchos autores han demostrado que la retroalimentación entre las plantas invasoras y patógenos del suelo juega un papel importante en la invasión (van Grunsven *et al.*, 2007; van der Putten *et al.*, 2007; Reinhart y Callaway, 2004, 2006).

Aunque se conoce bastante bien como evitar a los enemigos y patógenos vegetales que viven en el suelo, la retroalimentación planta-suelo también puede promover la invasión de componentes exóticos, cuando el invasor cambia las condiciones abióticas del suelo (Vivrette y Muller, 1977; Callaway y Aschehoug, 2000). Esto aparece en los sistemas agrícolas, cuando la rotación de cultivos se basa no sólo en evitar las plagas del suelo y patógenos, sino también en las necesidades nutricionales de las especies de cultivos diferentes.

En los sistemas naturales, el componente abiótico de retroalimentación no ha sido muy bien estudiado, y muchos estudios se centran en el papel de la alelopatía y "nuevas armas" de invasión (Bais *et al.*, 2003; Callaway y Aschehoug, 2000; Callaway *et al.*, 2004). Mientras que esto ha sido sugerido para una pocas plantas invasoras, los resultados de estos estudios son muy controvertidos (Blair *et al.*, 2005, Blair *et al.*, 2006, Callaway *et al.*, 2004, Inderjit *et al.*, 2006). Aunque la alelopatía no es un factor en todas las invasiones de plantas, muchas invasiones de plantas no afectan al medio ambiente del suelo, a menudo mediante el aumento de la disponibilidad de nutrientes (Ehrenfeld, 2003; Hawkes *et al.*, 2005).

Recientemente ha sido revisado el potencial de aumento de la disponibilidad de nutrientes durante la invasión para producir una retroalimentación planta-suelo positiva (Elgersma, 2010).

4.3.2.3.1. Los nematodos como bioindicadores

Los nematodos son buenos bioindicadores, ya que proporcionan una valoración integrada de las condiciones abióticas y de las funciones bióticas y nutricionales del suelo (Bongers y Bongers, 1998; Bongers y Ferris, 1999; Freckman y Ettema, 1993) y sus poblaciones se pueden correlacionar con estados sucesionales de vegetación, posiblemente como respuesta a cambios físicos y químicos ocurridos en el suelo (Matlack, 2001). En los suelos de Toledo se ha observado que, especies del orden *Mononchida*, (Bello, 1979) (consideradas como depredadoras, Yeates, 1987), se alimentan a base, casi exclusiva, de nematodos bacteriofagos y actinomicetos (Arpin y Kilbertus, 1981; Saur y Arpin, 1989). Esta información suele ser la consecuencia de experiencias de laboratorio y sus resultados difícilmente extrapolables a las condiciones de campo (Yeates *et al.*, 1993), pues con frecuencia, los Monónquidos dejan restos de sus presas sin digerir completamente, lo que permite conocer la composición de su dieta en condiciones naturales (Small, 1988).

Su régimen alimentario es polivalente y aleatorio (Bilgrami *et al.*, 1986; Small, 1988), aunque los nematodos saprófagos parecen ser sus presas más habituales, posiblemente por las facilidades (tamaño adecuado, cutícula no especialmente gruesa, número de individuos elevado) que ofrecen a la depredación.

La agrupación de los nematodos en función de una actividad trófica similar y su estrategia histórica de vida proporcionan una base para el análisis de los restos de alimentos y el uso de la fauna de nematodo en una evaluación integral de su situación dentro de la web. Así se hace necesario, para una mejor comprensión de la función de los nematodos en el suelo, es esencial conocer los hábitos alimentarios de la fauna de nematodos, por ejemplo, en el reciclaje de nutrientes o en la interacción de unas especies con otras.

Los grupos funcionales de nematodos del suelo se han caracterizado por el hábito de la alimentación (grupo trófico) y por las características del ciclo de vida expresada a lo largo de una escala colonizador-almacenador (cp) (Bongers y Bongers, 1998). Se designan los gremios que son indicadores de la ubicación en la red trófica (Web) de los restos de alimentos (basal, estructurado, enriquecido), y las ponderaciones de los gremios a lo largo de la estructura y se proporcionan las trayectorias de enriquecimiento, para la determinación del índice de enriquecimiento (IE) y la estructura del índice (SI) de la cadena alimenticia.

Tabla 4.12 Clasificación de nematodos

Valor c-p	Base de clasificación
cp-1:	Tiempo de generación corto, huevos pequeños, fecundidad alta, principalmente bacterívoros, se alimentan continuamente en medios enriquecidos, actúan limitando drásticamente el n° de bacterias.
cp-2:	Tiempo de generación más largo y menor fecundidad que el grupo de CP-1, muy tolerantes a las condiciones adversas y puede llegar a ser criptobióticos. Deliberadamente acumulan alimentos de más en épocas de abundancia y pueden seguir así alimentando de sus reservas a medida que disminuyen los recursos. Principalmente, bacterívoros y fungívoros.
cp-3:	Mayor tiempo de generación, mayor sensibilidad a las condiciones adversas. Fungívoros, bacterívoros y carnívoros.
cp-4:	Tiempo más largo generación, menor fecundidad, una mayor sensibilidad a las perturbaciones. Además de los roles tróficos otros, omnívoro menor especies
cp-5:	Mayor tiempo de generación, mayores tamaños corporales más bajo de fecundidad, mayor sensibilidad a las perturbaciones. Predominan los carnívoros y omnívoros

El valor bioindicador de los nematodos tiene su origen en la evolución del índice de madurez (IM) propuesto por Bongers (1990). A cada familia se le asigna un valor como colonizador-persistente (c-p) basado en los rasgos de su historia vital. Los valores c-p, menores, se asocian generalmente por su capacidad de colonización secundaria, tiempos cortos entre generaciones, grandes fluctuaciones de las poblaciones, capacidad de supervivencia en escenarios con condiciones desfavorables, gónadas grandes, y producción de muchos huevos.

En todo caso la escala de colonizador-almacenador (cp) ubica a los taxones de nematodos del suelo y de agua dulce en una escala lineal del 1 al 5 en función de sus características r y K, según se describe en el cuadro siguiente (Tabla 4.12.) (Bongers, 1990). Los indicadores de la estructura y función de las webs alimentarias del suelo son herramientas útiles para el seguimiento y la comprensión de los efectos de las prácticas de gestión de la calidad o la salud suelo y en la recuperación de daños que se generan en los agroecosistemas (Rapport et al., 1997).

Los nematodos funcionan en los distintos niveles tróficos del suelo. Algunos se alimentan de las plantas y algas (primer nivel trófico); otros son herbívoros que capturan bacterias y hongos (segundo nivel trófico); y otros son depredadores de bacterias, hongos y protozoos.

Al igual que los protozoos, los nematodos tienen menor requerimiento de N que el que le proporcionan las bacterias captadas; finalmente algunos se alimentan de otros nematodos (niveles tróficos superiores).

Se ha propuesto que la acidificación de los agrosistemas consecuencia de la adición de N como uno de los factores más importantes de la inhibición de los nematodos del suelo (Qi et al, 2010; Li et al., 2010). En el lado opuesto, los nematodos contribuyen a la mineralización de N, a la liberación

de NH_4^+ y al almacenamiento de N en su biomasa (Griffiths, 1994; Ingham, 1985).

Es difícil la comprensión de cómo la adición de N afecta a la riqueza taxonómica y a la composición relativa de los distintos nematodos del suelo debido a las complejas interacciones entre los efectos directos de la adición de N sobre la biota del suelo y los efectos indirectos mediados por la composición alterada de la comunidad vegetal (Wardle, 2002). Se ha observado en todo el mundo que tras la adición de N, la alteración de la composición de la comunidad vegetal y la pérdida de especies se generaliza (Xia y Wan, 2008; Bai et al. 2010).

Tabla 4.13.- Resumen de los valores de la relación C:N, actividad fitotoxidad y nematicidas. Existe una gama óptima de C:N valores de la enmienda en la que se produce actividad nematicida sin fototoxicidad (Mian et al., 1982).

Fitotóxico				No fitotóxico				
Valor C:N	5	10	15	20	25	30	35	40
Nematicida				No nematicida				

En otros estudios, se encontraron correlaciones negativas entre las concentraciones de N-NO_3^- y N-NH_4^+ y los herbívoros radiculares y los fungívoros (Liang et al., 2009; Rodríguez-Kábana, 1986), lo que sugiere efectos directos entre la adición de N y los nematodos del suelo.

Es importante destacar que los nematodos del suelo no sólo pueden estar influenciados por los cambios en las condiciones físicas del suelo, sino también, indirectamente, por los cambios en la composición de la comunidad vegetal residente (De Deyn et al., 2004)

Además, la composición bio-físico-química de la solución del suelo es alterada por la constante demanda de nutrientes minerales, la liberación de compuestos orgánicos por parte de la raíz (Marschner, 1986) y la acción de enzimas libres presentes en la solución del suelo. En el caso de maíz, se ha detectado en los rizodepósitos una gran cantidad de sustancias del tipo galactosa-arabinosa, al compararlas con exudados de otros cultivos, y se ha visto la participación de estas sustancias en la capacidad de retención de agua y en la asociación de la raíz con otras macromoléculas (Chaboud, 1983).

La adición de enmiendas orgánicas de diferente cualidad ha demostrado su capacidad para alterar la composición de la comunidad de nematodos (Ferris y Matute, 2003). Estos autores mostraron que los nematodos bacteriófagos (con alimentación bacteriana) se estimularon con aportes de material de alta calidad orgánica, mientras que los fungívoros se han mejorado con la adición de sustratos de calidad inferior (paja de trigo). Forge et al. (2005) mostraron que después de 1 año de la aplicación de estiércol, la abundancia de nematodos bacteriófagos y fungívoros se aumentó a niveles equivalentes a la de aquellos suelos con 6 años de aplicación continua de estiércol. Muchos autores también han demostrado el incremento del potencial de mineralización del N y del reciclado de biomasa microbiana, con el aumento de la acción de los nematodos predadores de bacterias y de hongos como fuente de alimentación (Griffiths, 1994; Ingham, 1985). Más recientemente, se encontró una correlación positiva entre las concentraciones de P de hojas de manzano y la abundancia de nematodos oportunistas (Forge et al. 2005).

En suelos cultivados, los nematodos omnívoros y predadores no son abundantes, y se clasifican generalmente en el extremo superior de los colonizadores-persistentes (cp) y continuos dentro de los grupos de nematodos funcionales. Estos nematodos son más sensibles a las concentraciones de metales pesados que los de otros grupos c-p, y las razones que conducen, a un descenso del nº de nematodos con alto c-p y limitada sensibilidad a los productos agroquímicos son limitadas y poco conocidas.

Los nematodos de vida libre (con un c-p entre 4 y 5) aceleran la descomposición de la materia orgánica (MO) del suelo (Abrams y Mitchell, 1980). Por ello, el nº de nematodos microbivoros de

vida libre aumenta rápidamente tras una adición de fertilizantes orgánicos e inorgánicos (Marshall, 1977), y se acompaña de un descenso en el nº de nematodos fitoparásitos (Heald y Burton, 1968; Tomerlin y Smart, 1969; Tello y Bello, 1994).

Los organismos que se asocian con las raíces de las plantas presentan previamente una fase de reconocimiento, atraídas por los rizodepósitos de las mismas. Incluso, la eclosión de algunos géneros de nematodos está afectada por la composición de estos exudados (Taylor y Sasser, 1983). Sin embargo, los rizodepósitos de plantas hospedantes no tenían efecto sobre la eclosión de larvas de *Meloidogyne chitwoodi* (Inserra et al., 1985) siendo la temperatura del suelo el factor determinante de la eclosión y del establecimiento del nematodo.

El reconocimiento, establecimiento y eficiencia de una asociación micorrízica (hongo-raíz) dependen de factores como:

tipo de hongo (y su tasa de crecimiento interior y exterior en la raíz),

- a) planta hospedante (como genotipo, rizodepósitos, geometría radical, presencia de pelos radicales y de raíces laterales) y
- b) factores bio-físico-químicos del suelo (pH, humedad, textura, espacio poral, fertilidad, tipo de microorganismos) (Graham et al., 1981; Estañol, 1987; Tester et al., 1987; Smith y Giaginazzi, 1988; Varela y Estrada, 1991).

Otro factor se centra en la detección de acumulaciones localizadas de polisacáridos insolubles en la pared celular y un incremento en la producción de ligninas en el xilema de las plantas asociadas (Nehemiah, 1977). Algunos autores señalan que la presencia eficaz de un hongo micorrizante reduce la invasión y reproducción de nematodos (Hussey y Roncadori, 1982; Roncadori y Hussey, 1982). Las asociaciones micorrízicas generan cambios fisiológicos en la planta que modifican el reconocimiento y establecimiento de los microorganismos que colonizan la rizosfera (Posta et al., 1995) y producen incrementos en la respiración de raíces micorrizadas (Kaspari, 1973).

Por su parte, Fries et al. (1996), al combinar *Glomus intraradices* con maíz, detectaron cambios fisiológicos importantes al inicio de la asociación. Durante el establecimiento de la misma se lleva a cabo la degradación sucesiva de arbusculos, lo que implica una actividad quitinolítica elevada, y conlleva en sí misma, la presencia de enzimas capaces de inhibir el establecimiento de otros organismos. En el suelo, al morir la planta, aparecen glicoproteínas, capaces de englobar partículas arcillosas y de polimerizarse en el entorno de los tricoblastos, participando de esta forma en la transformación de las estructuras texturales en agregacionales, reordenación de las arcillas y modificación del espacio poral y la capacidad de retención de agua y nutrientes.

Los microorganismos del suelo son los responsables primarios de la descomposición de los componentes orgánicos de la red alimentaria y su actividad se desarrolla en el segundo nivel trófico (el primero son las plantas, las microalgas y las bacterias fotosintetizadoras). Sus poblaciones afectan y son afectados por los nematodos, pues estos últimos atacan a bacterias, hongos y raíces vegetales, entre otros. Cuando el nº de poblaciones de nematodos es bajo, la alimentación de los nematodos puede estimular el crecimiento microbiano o de la planta a través de la liberación de residuos ricos en nutrientes.

Según Yeates, (1999), los nematodos son heterótrofos, que en última instancia dependen de autótrofos, como las plantas superiores, por los recursos que les proporcionan (aportes de exudados de raíces y hojarasca). Por ello, De Deyn et al. (2004), acabaron afirmando que la diversidad de especies de plantas y la composición vegetal, probablemente afectan a la composición de los nematodos del suelo fundamentalmente a través de la complementariedad en la calidad de los recursos que aportan las especies vegetales presentes, tanto o más que en un incremento en la cantidad total de recursos aportados.

La depredación nematológica de poblaciones bacterianas y fúngicas puede controlar el equilibrio de su número en el suelo. De esta forma, la estructura de la comunidad de nematodos

(nº, tipo y diversidad de nematodos) juega un papel importante en las vías de la mineralización y la inmovilización de los materiales orgánicos del suelo (Neher, 2001), y ha sido propuesto como un indicador útil de la calidad del sustrato y liberación de nutrientes (Griffiths, 1994; Ingham, 1985).

Es difícil la comprensión de cómo la adición de N afecta a la riqueza taxonómica y a la composición relativa de los distintos nematodos del suelo debido a las complejas interacciones entre los efectos directos de la adición de N en la biota del suelo y los efectos indirectos mediados por la composición alterada de la comunidad vegetal (Wardle, 2002).

Se ha propuesto la acidificación de los agrosistemas consecuencia de la adición de N, como uno de los factores más importantes de la inhibición de los nematodos del suelo (Qi et al., 2010; Li et al., 2010). En el lado opuesto, los nematodos contribuyen a la mineralización de N, a la liberación de NH_4^+ y al almacenamiento de N en su biomasa (Griffiths, 1994; Ingham, 1985).

Como consecuencia de la disponibilidad en el uso de los recursos, a alta densidad de nematodos, la productividad de la planta y el desarrollo de las asociaciones micorrízicas pueden verse afectadas negativamente. Se ha observado en todo el mundo que tras la adición de N, la alteración de la composición de la comunidad vegetal y la pérdida de especies se generaliza (Xia y Wan, 2008; Bai et al., 2010).

De una forma general, los aportes de enmiendas orgánicas inducen a una disminución del número de nematodos fitoparásitos debido a dos fenómenos principales (Norton, 1979):

- (1) cuando se realizan los aportes de MO, los organismos antagonistas de los nematodos (predadores y parásitos) pueden hacerse más abundantes,
- (2) algunos ácidos orgánicos procedentes de la descomposición de la MO (ácido fórmico, acético, propiónico o butírico) son tóxicos para los nematodos cuando gasifican.

Además, en esta lista hay que incluir la capacidad osmótica de muchos compuestos orgánicos sencillos, que son liberados de las estructuras orgánicas presentes en las enmiendas, y que en determinadas circunstancias, poco conocidas, son capaces de generar la muerte de nematodo, tanto de vida libre como fitoparásito.

La denominación de nematodos formadores de quistes, alude a la propiedad que presentan las hembras maduras cuando mueren, de endurecer su cutícula, formando de éste modo fases de resistencia, en cuyo interior se encuentran los huevos embrionados que pueden permanecer así varios años, hasta que las condiciones vuelvan a ser favorables (Figs. 4.89 y 4.90).

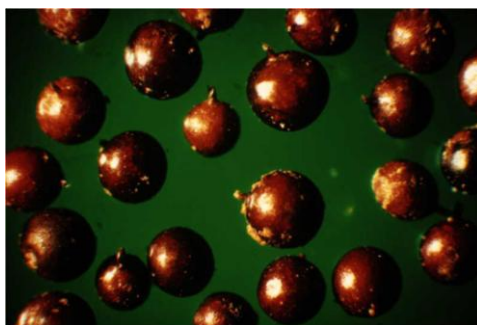


Fig. 4.89. Quistes del nematodo *G. rostochiensis* libres

En ausencia de una planta huésped, el avivamiento espontáneo se da en una proporción que suele rondar en torno al 30% anual.



Fig.4.90 Quistes libres de *G. rostochiensis* en los tres estados evolutivos (colores). (Fotos: INIA Remehue)

Se desarrolla bien en suelos arenosos bien drenados y turbas, con un contenido en humedad de 50-70% de su capacidad de campo, para asegurarse una buena aireación. El pH óptimo adecuado a su desarrollo está próximo a la neutralidad. La temperatura óptima, para que se desarrolle, está entre 15-20°C. Las larvas no suelen emerger del huevo con $T^a < 7-10^{\circ}\text{C}$ y cesa su desarrollo con $T^a > 26^{\circ}\text{C}$, durante periodos prolongados, lo que limitará la reproducción.



Fig. 4.91 Huevo con el nematodo antes de su eclosión. Detalle del estilete en el estadio J2 .
<http://www.deab.upc.edu/ca>

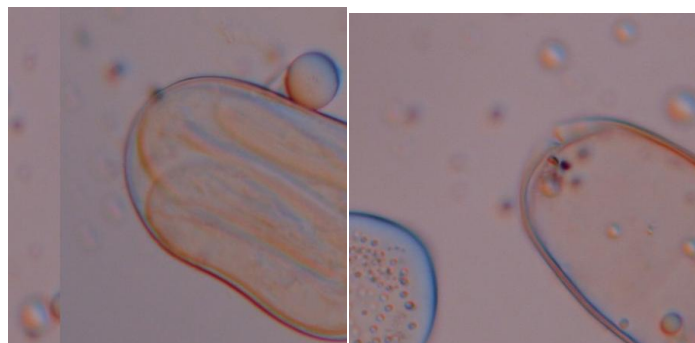


Fig. 4.92 Huevo con el nematodo y huevo ya eclosionado de *G.rostochhiensis*

Los NQP poseen 4 estadios juveniles y un estadio adulto, siendo J2 el estadio invasor de la raíz (Figs. 4.91 y 4.92). El juvenil de segundo estadio, J2, es atraído por el crecimiento del extremo de la raíz gracias a sus órganos receptores (ánfidis) situados en la región anterior de su cuerpo, los cuales son capaces de detectar gradientes químicos de ciertos componentes de los rizodepositos.

Entonces el J2, una vez alcanzada la raíz, incide sobre ella cerca del punto de máximo crecimiento o en un tricoblasto lateral, rompiendo las paredes de las células de su epidermis con el estilete y adentrándose, poco a poco, hasta tejidos más internos, dejando un rastro de células rotas. La disponibilidad de nutrientes que provee el vegetal afecta a la acepción del sexo de los juveniles; así, cuando la cantidad de nutrientes es adecuada, un juvenil llegará a ser hembra. Los machos adultos se desarrollan bajo condiciones de estrés nutricional, necesitando, tan solo, el 1% de lo que requieren las hembras.

Con el sustento necesario, los juveniles mudan hasta alcanzar el 3° y 4° estadios juveniles, llegando así hasta adulto. Los machos de 4° estadio continúan enrollados dentro de una envoltura propia del 3° estadio, y emergen de la raíz antes de llegar a su etapa de adulto. Los machos no se alimentan una vez superado el 3° estadio, pese a poseer un aparato digestivo completo. Son vermiformes, tienen aproximadamente 1mm de longitud, y una vez en el suelo pueden sobrevivir unos diez días.

En el tercer estadio, las hembras inician una especie de sáculo, que se hace más pronunciado en el 4° estadio, donde el individuo ya esférico, queda totalmente rodeado por una cutícula. La hembra adulta y sus gónadas incrementan su tamaño, rompe la corteza de la raíz quedando la mayor parte de su cuerpo expuesto al medio y restando únicamente la parte anterior y el cuello dentro de la raíz, sujetas a ella por un compuesto cementante que excreta por la parte anterior. Las hembras receptivas expelen feromonas sexuales que atraen a los machos del suelo, con los que se aparean repetidamente. La fertilización de los huevos es esencial en las especies de *Globodera* (Fig. 4.93)



Fig. 4.93.- Quistes en eclosión e imagen de J2 del nematodo *Globodera rostochiensis*(© KWS UK Ltd.)

Los embriones crecen dentro de los huevos hasta llegar al 2° estadio juvenil sin abandonar, el cuerpo de la hembra. Posteriormente la hembra muere y su cutícula se endurece y oscurece, formándose un resistente quiste compuesto mayoritariamente por quitina, que puede llegar a contener entre 200 y 500 huevos. La hembra muerta y enquistada se suelta de la raíz, lo que suele coincidir con la muerte de la planta, quedando aislada en el suelo, a la espera del siguiente cultivo susceptible.

4.3.2.3.2. El *Caenorhabditis elegans*, una gran herramienta de la ciencia

En 1965, el sudafricano Sydney Brenner, uno de los fundadores de la Biología molecular, eligió a un nematodo el “*C. elegans*” como un modelo para estudiar el sistema nervioso y el cerebro humano. En el desarrollo de la investigación, se encontró que este espécimen tiene músculos, sistema nervioso, órganos sexuales e intestinos, reacciona al tacto, posee un largo tubo digestivo y reconoce olores, y todo ello la hace con 19.099 genes, de los que el 40% son comunes al hombre. Con solo 1.031 células, la mayoría nerviosas, se ha podido analizar el origen y destino de cada una de ellas. Carece de sistemas circulatorio y respiratorio identificables. (Fig. 4.94)

La mayoría son de vida libre, pero algunos son parásitos de plantas y animales, y provocan enfermedades como la anquilostomiasis, la elefantiasis y la triquinosis.

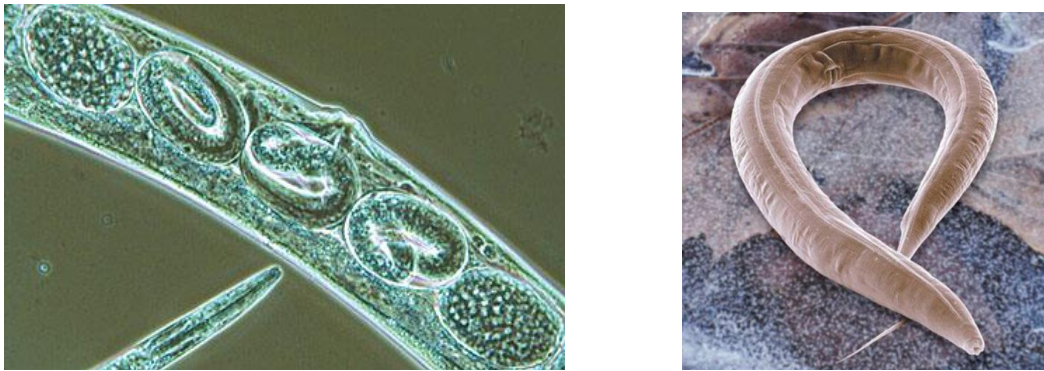


Fig. 4.94. *Caenorhabditis elegans*. Un pequeño gusano con un gran arca de secretos todavía escondidos (Juergen Berger and Ralf Sommer, Max Planck Institute, Tuebingen, Germany)

Su conocimiento sobre el genoma de *C. elegans*, impulsó la comprensión del inicio precoz del Alzheimer (mutación de cromosoma –PS1 o gen presenilin número uno) similar a otros cuatro genes, de los que tres de gusano, y cuyo intercambio funciona bien en ambos seres. Por ello recibieron el Premio Nóbel de Medicina en 2002 Sydney Brenner, John Sulston y H. Robert Horvitz.

4.4. Lo que se suele decir habitualmente de los microorganismos

El interior del grueso permafrost, es el principal reservorio natural de material biológico mantenido a bajas temperaturas. Cobija una amplia variedad de microorganismos anaerobios y aerobios, arqueas, bacterias formadoras y no formadoras de esporas, cianobacterias y algas verdes, levaduras, actinomicetos, micromicetos y protozoos. La vida sobrevive bajo condiciones extremas desde hace milenios (Fig. 4.95).



Fig. 4. 95 El Permafrost. Un suelo con muchos secretos (wikipedia.org)

4.4.1. De las bacterias (Richard Dawkins, etólogo y biólogo inglés)



Las bacterias son organismos unicelulares. Son ubicuas, en todos los ámbitos terrestres. En el suelo, su menor tamaño se compensa con su número pero no con su biomasa. Su nº, concentrado en los primeros cm del suelo, alcanza el mayor de todos los componentes vivos, y junto con los hongos constituyen una biomasa muy importante.

Pertencen al reino *Monera*. Pueden ser autótrofas o heterótrofas y aeróbicas o anaeróbicas. Son únicamente unicelulares y procariontes (sin núcleo).

Poseen una pared celular, membrana plasmática que contiene mesosomas y un citoplasma donde están los ribosomas y una estructura que contiene una gran molécula circular de DNA. Solo tienen un cromosoma. Muchas bacterias disponen de flagelos u otros sistemas de desplazamiento para poder moverse.

La clasificación se basa generalmente en caracteres fenotípicos como la morfología celular (bastones, bacilos...) la presencia de endosporas, la movilidad de la célula, la estructura de la pared celular (G+; G-) y el metabolismo (bacterias autótrofas y heterótrofas)

También se establecen clasificaciones según agrupamientos funcionales de bacterias diferentes, ya que dan más información sobre las propiedades de la especie. Aparecen cuatro grupos funcionales según la fuente de energía (fotosíntesis o reacciones redox) y la naturaleza de los donadores de electrones (orgánico e inorgánico): fotolitotrofos, fotoorganotrofos, quimiolitotrofos y quimioorganotrofos (Fig. 4.96).

También se pueden clasificar en quimioheterótrofas (bacterias cultivadas en laboratorios y patógenas), quimioautótrofas (Nitrobacter), fotoautótrofas (bacterias púrpuras) y fotoheterótrofas (Cloroflexus). Desde el punto de vista nutricional, toman del medio los nutrientes que precisan.

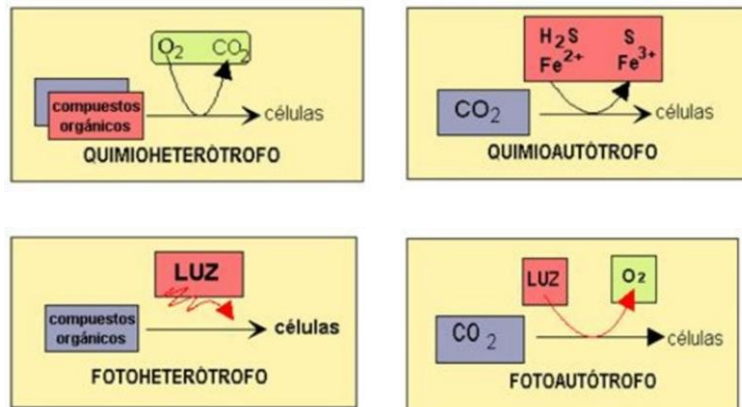


Fig. 4.96. Desde el punto de vista nutricional, los microorganismos captan del medio los nutrientes que precisan: electrones, iones, moléculas orgánicas... y hasta fagocitan.

Según la fuente de C que utilizan, las bacterias se dividen en autótrofas (principal fuente de C es el CO_2) y heterótrofos (fuente de C: nutrientes orgánicos monomoleculares derivados de procesos externos de hidrólisis enzimática). Según la fuente de energía, las bacterias pueden ser fototrofas (fuente principal, la luz realizando fotosíntesis acíclica o cíclica) y quimiotrofas (fuente de energía a partir de compuestos químicos que oxidan obteniendo su energía a partir de compuestos de N, S, Fe o H_2 a los cuales oxidan, en lugar de a partir de compuestos de carbono. Algunas de estas especies son importantes para el reciclado y la degradación de los contaminantes nitrogenados o para producir H_2).

En el suelo, y a efectos degradativos, las bacterias predominantes son heterótrofas. La degradación de macromoléculas portadoras de los nutrientes orgánicos, es desarrollada por acción de enzimas bacterianos de excreción. De ahí el nombre de descomponedores. Los restos vegetales sufren una exo-digestión bacteriana. Otro lugar, básico en la degradación de compuestos orgánicos complejos es el intestino, sin importar de quien sea al animal del que hablemos. En cada animal el trabajo bacteriano-digestivo es distinto y está especializado. Es muy frecuente ver asociaciones de todo tipo con otros seres vivos ya mencionados con anterioridad en esta Sección de la Tesis Doctoral.

Para desarrollar el proceso degradativo, las bacterias sintetizan y excretan a la solución del suelo o al medio intestinal, en las áreas inmediatas de su hábitat, conjuntos enzimáticos capaces de romper los enlaces C-C, C-N, C-O, C-S o C-P. Los enzimas empleados pertenecen a las clases Hidrolasas, Liasas, Oxido-reductasas. La capacidad bioquímica de las mismas y su conjunto agrupan y definen a las bacterias por su capacidad o incapacidad degradativa específica, estableciendo una clasificación funcional.

Las bacterias, mediante la acción de transportadores de membrana que capturan los nutrientes (inorgánicos y orgánicos) que precisan (monosacáridos, aminoácidos, fosfatos, sulfatos, etc.), convierten la energía química, encerrada en ellos, en su biomasa o en formas de energía química (NADH, NADPH, FADH y ATP) para cubrir sus necesidades y actividades. Como resultado, se

genera una mineralización parcial de los nutrientes adquiridos y se conforma la mayor parte del flujo energético del suelo (Bakken, 1997, Focht et Martin, 1979, Bennett et Toutain, 1979).

Al morir, o al ser expulsadas en forma de deyección, dejan en el suelo tanto sus estructuras (paredes, membranas), como su contenido citosólico (incluidas las herramientas enzimáticas), enriqueciendo de esta forma el medio edáfico y la solución del suelo y modificando la composición química general de los materiales orgánicos del suelo. Sin embargo, los enzimas en el suelo siguen actuando de forma regulada en su trabajo de demolición, generando Neomasa (MO del suelo) en formas útiles para otros organismos en la red trófica en la que participan. Simultáneamente las bacterias liberan catabolitos de gran interés edafológico (ver sección 7).

Este es un paso más en el proceso general de reciclado de nutrientes, con especial significación en el área de la rizosfera (lugar donde se acumulan especialmente) y donde cooperan los rizodépósitos y exudados radiculares.

Así, los descomponedores conforman un eslabón, especialmente importante, en el comportamiento de las redes tróficas del suelo, al retener, al menos temporalmente, los nutrientes en sus células, evitando una pérdida de los mismos por lixiviación, o ralentizando su movilidad en la zona de enraizamiento.

Un cierto número de descomponedores tienen interés especial al degradar a muchos pesticidas y contaminantes presentes en el suelo, e incluso nuestro cuerpo (vivo o muerto).

4.4.1.1. Clasificación clásica de las bacterias

Un gramo de suelo puede contener 30.000 especies diferentes. Existen 11 órdenes: Eubacteriales. comprende casi todas las bacterias patógenas y formas fototrópicas:

Las bacterias pueden clasificarse en base a diferentes criterios que permiten la identificación y clasificación de cepas bacterianas, pero no quedaba claro si estas diferencias representaban variaciones entre especies diferentes o entre distintas cepas de la misma especie (Fig. 4.97a).

Con el fin de superar esta incertidumbre, la clasificación bacteriana actual se centra en el uso de técnicas moleculares modernas (filogenia molecular) aunque el super-reino UR está cambiando muchos conceptos.



Fig. 4.97a Clasificación de las bacterias

Pseudomonadales, orden con 10 familias entre las que cabe citar las *Pseudomonae* y las *Spirillaceae*. *Espiroquetales* (*troponemas* y *leptospiras* (en suelos y aguas tropicales). *Actinomycetales* (*micobacterias* y *actinomicetos*). *Rickettsiales*, *Micoplasmales*, *Hifomicrobiales*, *Beggiatoales*, *Cariofanales*, *Mixobacteriales*.

Las bacterias han desarrollado variados mecanismos de adaptación (extremófilo: térmicos, hídricos, salinos) y una manera de resistencia especial (las esporas). Debido a su diversidad bioquímica y funcional juegan muchos papeles en el suelo (Fig.4.97b).



Fig. 4.97 b Algunas formas de conocer el ámbito bacteriano agrario

Algunas son carnívoras (Fig. 4.98):



Fig. 4. 98. *Streptococcus pyogenes*: Bacteria carnívora.
Genera fascitis necrosante y necrosis tisular(<https://compendiomicrobiologia.wordpress.com/tag/pyogenes/>)

Y otras son capaces de generar daños en los vegetales (Fig. 4.99)



daño de Agrobacterium tumefaciens(© Copyright
Malcolm Storey 2011-211)



daño de Erwinia tracheiphila (APS press)

Fig. 4.99. Diversas acciones de bacterias fitopatógenas

Finalmente, las bacterias se configuran en el principal objeto de predación de muchos de los seres que constituyen la biodiversidad de cada suelo, dada su elevada riqueza en N y de su relación C:N próxima a 4. A ello se ha hecho referencia en apartados anteriores de esta Sección.

4.4.1.1.1. Desde el punto de vista agro-ecológico las bacterias se clasifican en dos grandes grupos:

1.1.) *Especies autóctonas*

Son características de un suelo, y su número permanece prácticamente constante. Con la excepción de aquellas que llaman “bacterias zimógenas” según Winogradsky, que no proliferan más que ante un substrato específico.

1.2.) *Especies sobrevenidas*

No participan activamente en las funciones bioquímicas de la comunidad. Aparecen en un suelo por las precipitaciones, los residuos contaminados y las aguas fecales y por aportes orgánicos exógenos.

4.4.1.2. Componentes de necromasa bacteriana de interés para el suelo:

2.a) *El glucocáliz*

Costerton, en 1980, definió el “glucocáliz” como “*un conjunto de componentes polisacaroidicos asociados al exterior de la membrana de las bacterias Gram negativas o a la pared de peptidoglucanos de las células Gram positivas.* En ambos casos el término glucocáliz hace referencia a una capa de exopolisacáridos (EPSs) que rodean a la célula microbiana y sólo a veces, se mantiene estabilizado mediante enlaces covalentes. Es impresionante pensar que nos encontramos con 10^{13} “aureas bacterianas” por gramo de suelo, pero “solo si el suelo está saludable” (lo que nos perdemos llamando a esta Necromasa: C, N, H, O y poco más).

La estructura que adquiere el glucocáliz es variable (gruesa o fina, rígida o flexible). Muchas, pero no todas las bacterias, segregan algún tipo de glucocáliz (cubierta que rodea a la célula de unos 100 nm de grosor). Se genera así un ámbito viscoso, que recubre una serie de fibras que parten de la bacteria. Si aparece como una fina acumulación de material gelatinoso que ayuda a formar un biofilm y facilita la adhesión célula a célula, lo que se denomina **cápsula** (glucocáliz) que se mantiene unido de forma estable a la pared de la bacteria, facilitando la generación de colonias, y protegiendo a las bacterias frente a estrés y el ataque fagocitario. Si el glucocáliz está desorganizado y puede separarse de la pared, nos referiremos a él como **capa mucilaginosa**. Como su presencia y composición dependen de cada especie bacteriana y de las condiciones ambientales en las que vive, a ciertas bacterias se les define como “formadoras de colonias poliméricas” que se extienden a lo largo de ciertas superficies, y cepas que al interactuar unas con otras forman duplos helicoidales.

De acuerdo con su conformación molecular, Sutherland (1999) los ha subdividido a los exopolisacáridos (EPSs) en tres subtipos: **lineales, ramificados y cíclicos**. Los polisacáridos varían en su composición y, a veces, se acompañan de algunos polialcoholes y aminoazúcares, lo que permite que cada bacteria tenga su glucocáliz específico. A veces también se presentan proteínas (glicoproteínas). Simplificando, el glucocáliz consiste en una matriz polianiónica muy hidratada (más del 90% es agua) conformada cientos y cientos de unidades monoméricas de exopolisacáridos (EPS). La composición y grado de sustitución de estas unidades básicas de EPS es muy amplia y variada, lo que da lugar a múltiples formas (Schmitt and Flemming 1999; Starkey et al. 2004; Sutherland 2001).

Funciones que se atribuyen al glucocáliz:

- **Adherencia:**

- a) **Formación de colonias:** El glucocáliz participa en la adhesión bacteriana y la unión que genera entre bacterias estimula a las bacterias a formar biofilms porque se incrementa la producción de EPS. (Vandevivere y Kirchman 1993). Puede unir a unas bacterias con

otras del mismo género al ser posible la fusión de sus glucocálizos generando una envuelta común y participada funcionalmente.

- b) Asociación con las superficies ambientales que rodean a la célula como arcillas cristalizas o amorfas, superficies metálicas, y una variada gama de materiales inertes. Así este factor de adhesión se asocia a la capacidad invasora de las bacterias o capacidad de multiplicarse y expandirse una bacteria sobre un tejido (infección) o una superficie mineral (ataque ambiental).

El glucocáliz no es exclusivo de las bacterias, también lo generan muchas células eucarióticas animales y vegetales. De esta forma se facilita la conformación de tejidos e identificación de células de mamíferos: El glucocáliz se encuentra específicamente en las células de mamíferos, lo que permite la identificación de las células de cada tejido, su distribución de determinadas células específicas dentro de un tejido... o en presencia de un tejido extraño (cáncer).

- **Patogenicidad y virulencia:** los *Neumococos* sin cápsula son avirulentos. El *Streptococcus pneumoniae*, cuando está encapsulado es capaz de matar al 90% de los animales infectados. Sin el glucocáliz no es capaz de sobrevivir.
- **Acción defensiva:** Con el glucocáliz las bacterias evitan su fagocitosis por su predador.

Dado que el reconocimiento de una célula por su predador se basa en el reconocimiento inmunológico de secuencias de peptidoglicanos, ácidos teicóicos, lipopolisacáridos, mananos, y glucanos, al recubrirlos el glucocáliz se evita que otras células (bacterianas o tisulares) actúen contra ella directa (mediante su sistema inmunitario, células fagocitarias) o indirectamente (mediante enzimas de excreción). De esta forma las bacterias disponen de una estrategia para evitar las barreras defensivas del huésped.

- Con el glucocáliz las bacterias resisten a la desecación: Como las cápsulas poseen muchos grupos polares que facilitan la retención de agua (molécula a molécula) se genera un microambiente húmedo.
- En el glucocáliz se conforma un reservorio de nutrientes (iones y moléculas orgánicas) que están disponibles para la célula o colonia cuando los precise.
- El glucocáliz actúa como depósito de acumulación de catabolitos. (actuaría como un cubo de basura) pues muchas veces no interesa a la colonia que este tipo de compuestos afecte a otras células de su entorno ¡qué sociables son las bacterias a veces!
- Braissant y cols. (2003) en su libro titulado "*Bacterially Induced Mineralization of Calcium Carbonate in Terrestrial Environments: The Role of Exopolysaccharides and Amino Acids*", indica que aminoácidos como la glutamina y asparagina, en la medida que evolucionan hacia L-glutámico y L-aspartico producen un incremento de la síntesis en poli-xantanos (EPS del glucocáliz), promoviendo la creación de habitats esferolíticos de calcita y vaterita.

2.b) La capa S bacteriana

Es una capa regular y estructurada que presentan muchas células Gram +, Gram - y arqueas y se encuentra anclada a su pared celular configurando su límite más externo. La capa S también está constituida por una capa de glucoproteínas, (a veces solo proteínas) esta vez polianiónicas, lo que facilita la fijación celular mediante el desarrollo de uniones electrostáticas.

En su conjunto la capa S protegen a las células frente a fluctuaciones iónicas, variaciones del pH, estrés osmótico, enzimas degradativo-estructurales y bacterias predatoras. A veces, condiciona la patogeneidad de las bacterias y la presencia de sustancias hidrófobas da paso a una capacidad tóxica.

Las subunidades de la capa S (laderanos) presentan distintas simetrías, en plano inclinado, cuadradas o hexagonales con dimensiones entre 3 y 30 nm. Sorprende el elevado grado de regularidad estructural, lo que ha facilitado el que las capas S representen un interesante modelo

de estudio de estructuras, funciones y aspectos dinámicos relacionados con el ensamblaje de estructuras supramoleculares. Ahora nos enfrentamos con la nanotecnología natural y de autoensamblable.

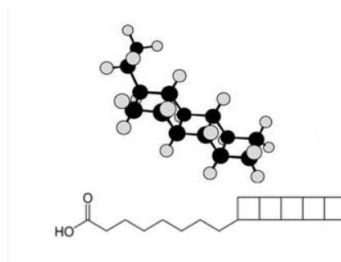


Fig. 4.100. Uno de los ladderanos no lipídicos encontrados en bacterias anammox. Conforman fosfolípidos de la membrana del *anammoxoma* (Sinninghe Damsté, J.S. et al. (2002) *Nature*, 419:708-712) Estos compuestos son series de ciclobutanos polifusionados en línea recta. Ladder significa escalera

Por no sorprende que estas estructuras sean modelo de tecnologías derivadas que permiten aproximaciones prácticas en biotecnología, nanotecnología molecular, biomimética, y formación de clústeres metálicos de orden creciente (nanopartículas metálicas) que se precisan en el desarrollo de la nanoelectrónica.

La verdad es que han tenido todo el tiempo del mundo. Las capas S proteicas, superficiales y cristalinas de las células bacterianas se han optimizado durante millones de años de evolución biológica, como unidades o bloques que permiten sistemas con capacidad de autoensamblaje en dos dimensiones (Pum et al. 1995, 2013; Sleytr et al 1980 y 2005).

Esta capacidad se debe a una propiedad intrínseca de las proteínas de reorganizarse sobre superficies de muy diversos materiales (Vg. Metales, polímeros etc.) e intercapas (Vg. películas planas de lípidos o liposomas), de tal forma que el reordenamiento de los dominios funcionales de cada unidad de la capa S se repite, con la periodicidad que permita el tamaño y forma de la proteína, (una distancia aproximada de 10 nm), y es capaz de formar ordenamientos regulares de las partículas o moléculas a las que se une.

Las funciones que desarrolla la capa S y el glucocáliz son parcialmente coincidentes. Por un lado actúan como protectores de la bacteria frente a enzimas degradativos, cambios de pH del medio y las defienden del parásito bacteriano *Bdellovibrio*, que se vale de su movilidad para penetrar en otra bacteria en cuyo citoplasma se replica.

Por otro lado, la capa S actúa como una *adhesina*, capaz de establecer uniones estables sobre células huésped y superficies ambientales, donde resiste y coloniza a ese medio. Finalmente, la capa S puede contribuir a la virulencia, al actuar como autoprotector bacteriano frente a ataques de complemento y a la fagocitosis.

2.c) Las paredes bacterianas:

Para iniciar este apartado nos centraremos primero en las diferencias que muestran bacterias Gram positivas y Gram negativas en su organización general:

Se apunta la existencia de una pared, una o dos membranas lipídicas y un espacio periplásmico. Pero el orden de aparición, el grosor de los espacios ocupados y la composición molecular y estructural de cada una de las organizaciones antedichas es variable.

a) La formación de la pared de las Bacterias Gram positivas (G+) parte de un peptidoglicano básico mureína que conforma un sáculo de hasta 40 capas, resultado de la polimerización de su glicopéptido y su integración con ácidos teicóicos. Su grosor es tal, que no queda casi “espacio interperiplásmico”, por lo que su conectividad con la membrana plasmática es importante.

b) La organización de la bacterias Gram negativas (G-) desde fuera hacia adentro muestra una membrana externa (bicapa lipídica, con porinas y lipopolisacáridos) seguida de un gran espacio periplásmico muy rico en peptidoglucanos que embeben enzimas y subdividido en dos áreas por una monocapa de pared celular. Finalmente aparece la membrana plasmática (bicapa lipídica). Además de poder presentar flagelos, las Gram – pueden tener pili.

c) Respecto a cómo son las moléculas constitutivas. El monómero de mureina, presente en la pared celular de bacterias G+ está constituido por un dímero glucídico: N-acetil glucosamina (NAC) y N- acetilmurámico (NAM) unidos mediante un enlace osídico (beta 1-4). Del radical láctico de NAM cuelga un oligopéptido que suele estar formado por pentaglicina (Gram +) o por otras secuencias como la D-alanina, glutámico, aminopimélico y alanina. En las Gram – el ácido *meso*-aminopilélico es obligado y la lisina nunca aparece. La síntesis del ácido murámico, característica de todas las eubacterias, puede impedirse con antibióticos (penicilina, cefalosporinas y amoxicilina) frenado así las infecciones derivadas.

La formación del sáculo de mureina se consigue gracias a:

- La capacidad de polimerización del dímero, dando lugar polisacáridos no ramificados (fibras moleculares) en las que se mantiene la alternancia (NAC-NAM)
- La formación de puentes entre las “fibras” con participación de un penta-péptido de glicocola (pentaglicina) como elemento de enlace. Así se forma una estructura rígida y covalente en forma de jaula que rodea la totalidad de la célula, y que hace, del peptidoglucano conformado, una de las moléculas de mayor tamaño conocidas.

En las bacterias Gram – el enlace para conformar la monocapa la realizan los aminoácidos que conforma propiamente la mureina monómero.

Los ácidos teicóicos que participan en la pared de las bacterias G+ son polímeros lineales de una secuencia polialcohol (glicerol o ribitol) – fosfato. Sobre cada alditol se sitúa una molécula de NAC, y los otros hidroxilos libres del polialcohol se unen covalentemente a monosacáridos simples o derivados, o a D-aminoácidos (D-alanina). A su vez, los ácidos teicóicos se unen covalentemente al ácido murámico conectando diversas capas de peptidoglucano.

Los lipopolisacáridos (LPS) de la G- tienen una estructura propia y diferenciadora del resto de componentes bacterianos de pared y membrana. Presentan dos partes: El lípido A y la cadena de polisacárido.

- El **lípido A** con una parte glucosídica que corresponde a dos moléculas de N-acetil-glucosamina (glucosaminadisacárido o NAG) fosforiladas. *Su estructura equivale al glicerol de fosfolípidos*. Sus grupos hidroxilos se esterifican con ácidos grasos C₁₂, C₁₆, C₁₈, que al ser hidrofóbicos se orientan hacia el interior, y sirven para anclar toda la estructura en la membrana externa de las bacterias Gram-.
- **Una cadena compleja de polisacárido**, que se proyecta al exterior, distinguiéndose:
 - **un núcleo: zona central R**, formada por ácido 2-ceto-3-deoxi-octanóico (KDO), heptosa, glucosa y glucosamina, que está unida a una de las NAG del lípido A.
 - **un antígeno-O “somático”**: serie de 3 a 5 monosacáridos que se repiten. Es distintiva de cada especie y **causante de la respuesta inmunológica que generan estas bacterias**.

Entre las funciones de los LPS se encuentra el de:

- i) incapacitar a las defensas del huésped
- ii) proporcionar carga negativa a la superficie de la membrana
- iii) estabilizar la estructura

Las LPS constituyen una de las endotoxinas bacterianas más activas, son fuente etiológica de fiebre, diarrea y provocan una fuerte respuesta inmune. Tienen gran importancia en el

diagnóstico bacteriológico y en la identificación de infecciones. Distintas cepas se diferencian entre sí por las llamadas cadenas laterales O- específicas, hecho que puede ponerse de manifiesto por métodos inmunológicos. Ocupa desde membrana plasmática a membrana externa y tiene una consistencia gelatinosa.

El espacio periplásmico de las bacterias G (-) tiene un gran interés edafológico por su abundante contenido en enzimas como las que inician la degradación de sustratos hasta la glucosa, o la transformación de compuestos inorgánicos como los nitratos. También se encuentran las depolimerasas que actúan sobre los biopolímeros (proteasas, polisacaridasas, nucleasas...). Otras enzimas del espacio periplásmico son las β -lactamasas, de interés sanitario. Allí también se ubican sensores químicos capaces de detectar variaciones ambientales (Fig. 4.101).

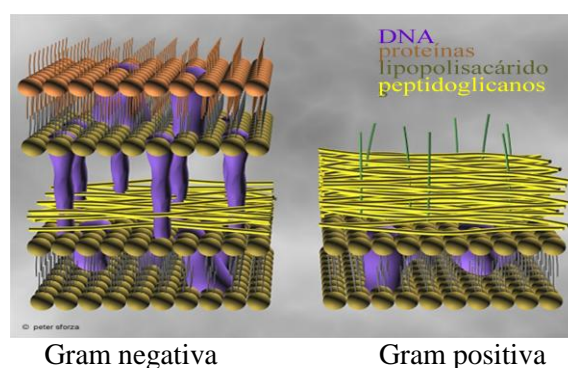


Fig. 4.101. Imagen comparada de los componentes de las membranas de bacterias G+ y G-(From: Peter Sforza)

La verdad es que la Necromasa del suelo, cada vez aporta más conocimientos a la Ciencia, ya que todas estas moléculas las tienen todas y cada una de las bacterias de las que hablamos

4.4.1.3. Las bacterias forman asociaciones funcionales con otros organismos:

- **Comensalismo:** las bacterias degradan por ejemplo, las excreciones de otros seres vivos, generando malos olores que se incrementan por el calor corporal.
- **Mutualismo:** las bacterias se asocian con otros organismos, haciéndose imprescindibles para la supervivencia de ambos: caso de las bacterias presentes en los tractos digestivo-intestinales. Este hecho tiene gran relevancia para el suelo, dada la densidad de bacteria/g de excreta. Las formas de asociación con vegetales son las fijadoras de N₂.
- **Patógenos** causan enfermedades (a veces la muerte) a los individuos que colonizan. Los patógenos bacterianos incluyen especies como *Zymomonas* y *Erwinia*, y especies de *Agrobacterium* que causan la formación de agallas en las plantas.

4.4.1.4. Servicios de las bacterias

Las bacterias de todos los grupos realizan servicios importantes relacionados con la dinámica del agua, el ciclo de nutrientes y la supresión de enfermedades. Algunas bacterias afectan el movimiento del agua mediante la producción de compuestos orgánicos (exopolisacáridos) ya que estos compuestos son capaces de retener agua con una presión de succión baja. Además su capacidad de adherencia ayuda a las partículas del suelo reordenarse espacialmente y a mantenerse unidas en pequeños agregados (los que tienen un diámetro de 2-200 μ m.). Los agregados estables generados en el suelo mejoran la infiltración del agua, la capacidad de retención y disponibilidad de agua, CEC y CIA del suelo. En una comunidad bacteriana diversa, muchos organismos competirán con los organismos patógenos en las raíces y en las superficies aéreas de las plantas.

4.4.1.5. Algunas bacterias importantes por su interés ecológico y/o agronómico

- **5.a) Las bacterias en el suelo**

Las bacterias heterótrofas son los tipos dominantes en el suelo. La mineralización de la materia orgánica producida por el metabolismo de las bacterias, constituye la mayor parte del flujo energético del suelo (Bakken, 1997, Focht et Martin, 1979, Bennett et Toutain, 1979). Las bacterias se encuentran igualmente implicadas en un gran número de procesos e interacciones mutualistas, simbióticas o antagonistas con otros organismos del suelo.

Las bacterias presentes en el suelo, necesitan nutrientes para producir la energía y la multiplicación celular. Responden a la demanda de un ambiente físico y químico conveniente para vivir. Temperatura, pH, presión parcial de O₂ y presión osmótica son esenciales para la supervivencia de las bacterias.

Son generalmente saprofitas, anaerobias o facultativas. Para responder a sus necesidades energéticas y de C la mayor parte utilizan sustancias orgánicas fácilmente degradables (azúcares, almidón pectina o celulosa). Como consecuencia son heterótrofas y quimio-organotrofas.

Otras son autótrofas, pues utilizan como recurso de C al bicarbonato y al CO₂. Algunas son quimiolitotrofas, obtienen la energía de la oxidación de compuestos minerales como el NH₄, Los nitritos, el Fe o sus sales.

- **5.b) En los ciclos biogeoquímicos:**

Las bacterias tienen una importancia considerable en los ciclos biogeoquímicos, tales como el del C y del N (al fijar el N₂) función que ha sido estudiada intensamente en los últimos años (Vitousek, 1991).

Se atribuye a las bacterias un papel principal en la descontaminación de nuestro ambiente, pues son capaces de transformar gran cantidad de contaminantes orgánicos e inorgánicos en sustancias inofensivas dentro de los ciclos biogeoquímicos

La descomposición de la MO y de los restos vegetales. Ciertas bacterias producen en el proceso ácido láctico, compuesto que esteriliza que elimina a otros microorganismos y acelera la descomposición de la MO *Lactobacillus* y *Clostridium*, *Lactobacter pasteurianum*.

- **5.c) Servicios generados por la microfauna (hongos y bacterias)**

- descomposición de la MO
- relaciones simbióticas
- Fósforo
- Fijación y reciclado del N

- **5.d) Bacterias y procesos en los que participan degradativamente**

Bacterias celulolíticas. Degradan la celulosa. Es muy importante en la dinámica de la MO. Descomponen la celulosa, molécula estructural presente en todos los vegetales.

Bacterias pectinolíticas. Degradan la pectina y sus derivados. Las más abundantes pertenecen al género *Arthrobacter*.

Bacterias amonificantes mediante acciones enzimáticas actúan sobre moléculas sencillas (aminoácidos, aminoazúcares, amidas, etc.) y o de bajo nivel de complejidad, liberan amoníaco o iones amonio.

Bacterias nitrificantes con consumo de O₂, a partir el amonio (NH₄⁺) lo oxidan a nitrito (NO₂⁻) y luego a nitrato (NO₃⁻) una forma química preferida para las gramíneas y un gran número de

cultivos. En el suelo, el nitrato se lixivia muy fácilmente, por lo que algunos agricultores utilizan inhibidores de la nitrificación que reducen la actividad de un tipo de estas bacterias nitrificantes. Las bacterias nitrificantes se suprimen en los suelos forestales, por lo que la mayor parte del N permanece como NH_4^+ forma que es aceptable por gran parte de la vegetación forestal.

Bacterias fijadoras de N_2 Captan nitrógeno atmosférico (N_2) y lo transforman en compuestos utilizables por las plantas (NH_4^+). Localizadas en la rizosfera, tallo y hojas de las plantas cultivadas o no, forman asociaciones simbióticas con las raíces de las leguminosas como el trébol y lupino, y árboles como el aliso y animales como la langosta. Los nódulos visibles se crean cuando las bacterias infectan los tricoblastos. (Fig. 4.96)

La planta suministra a las bacterias compuestos de carbono simples, y las bacterias convierten el nitrógeno (N_2) del aire en una forma química que la planta huésped puede utilizar (NH_4^+). Cuando las hojas o las raíces de la planta huésped se descomponen, los aumentos de N del suelo en los alrededores son visibles. (El rizobium es propio de las leguminosas).

Bacterias desnitrificantes convierten el nitrato a nitrógeno (N_2) u óxido nitroso (N_2O) gas. Las desnitrificadoras son anaeróbicas, lo que significa que están activas cuando el O_2 está ausente, como en suelos saturados o dentro de los agregados compactos, y por ello, con muy bajo espacio poral.

Cianobacterias (antes llamadas algas verde-azuladas). Son procariotas de gran antigüedad y forman parte de la microflora del suelo. Hay autótrofas y heterótrofas. Muchos géneros de cianobacterias pueden fijar N atmosférico (por ejemplo *Anabaena* sp.) Y son muy abundantes en los suelos de arrozales y otros humedales, donde se fijan grandes cantidades de N.

Bacterias promotoras del crecimiento vegetal. Ciertas cepas de *Pseudomonas fluorescens* (bacterias del suelo) muestran actividad anti-fúngica (inhibe a algunos patógenos vegetales). *P. fluorescens* y otras especies de *Pseudomonas* y *Xanthomonas* puede aumentar el crecimiento de plantas de varias maneras. Pueden producir un compuesto que inhibe el crecimiento de patógenos o reduce la invasión de la planta por un patógeno. También pueden producir compuestos (factores de crecimiento) que aumentan directamente el crecimiento del vegetal.

Estas bacterias que fomentan el crecimiento de las plantas se producen, de forma natural, en los suelos, pero no siempre en número suficientemente altas como para tener un efecto dramático.

4.4.1.6. ¿Dónde se ubican las bacterias en el suelo?

Las especies bacterianas se multiplican ante diferentes fuentes nutricionales y en distintos microambientes. En general, las bacterias son más competitivas ante sustratos lábiles (fáciles de metabolizar). Esto incluye residuos vegetales frescos (jóvenes) y los compuestos que se encuentran en la rizosfera y su entorno próximo (Fig. 4.102).

Hay pruebas de que las plantas producen ciertos tipos de exudados de la raíz para fomentar el crecimiento de bacterias protectoras.



Fig. 4.102. Ubicación de las bacterias en la rizosfera y tamaño relativo frente a hifas y raíces
Las bacterias en torno a la superficie de hebras de hifas fúngicas, que también cooperan en la demolición de estructuras de origen órgano-biológico y antrópico (Campbell, 1985)

Las bacterias modifican el ambiente del suelo en la medida en que el ambiente del suelo favorece a unas comunidades vegetales sobre otras. Antes de que las plantas puedan establecerse en los sedimentos frescos, la comunidad bacteriana debe estar establecida previamente, con bacterias fotosintéticas.

Estas fijan el N_2 y CO_2 , generan MO e inmovilizan suficiente N y otros nutrientes para iniciar los procesos de reciclado de N en el suelo joven. A continuación, las especies vegetales de sucesión temprana pueden establecerse y desarrollarse.

Con la vegetación, diferentes tipos de MO entran en el suelo y el cambio del tipo de nutrientes disponibles para las bacterias. A su vez, la comunidad bacteriana alterada cambia la estructura del suelo y el medio ambiente de su rizosfera. Algunos investigadores creen que puede ser posible controlar las especies vegetales mediante una gestión adecuada de las comunidades de bacterianas del suelo.

4.4.1.7. El hábitat del suelo desde una perspectiva bacteriana

Para entender qué fuerzas son responsables de conducir la diversidad microbiana, es vital ver el hábitat del suelo desde el punto de vista del lugar que ocupan las bacterias individuales. El suelo es un entorno altamente complejo de partículas agregadas que crean una red tridimensional intrincada de poros, con agua y aire (Oades, 1984).

La formación de agregados es un elemento clave de la estructura del suelo, donde las partículas de arcilla y humus forman microagregados cuando su carga negativa es absorbida por cationes, pero los agregados más grandes se forman más por acción de polímeros orgánicos con capacidad adherente generados por hifas, y raíces (Six et al., 2004; Chenu y Cosentino, 2011) y mucopolisacáridos y lipopolisacáridos de origen vario (intestinos animales, glándulas salivares, secreciones fúngicas (Fig. 4.103).

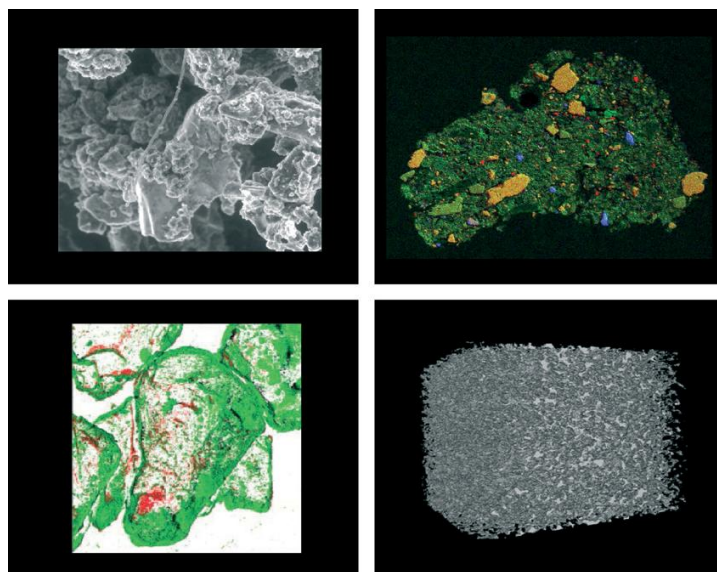


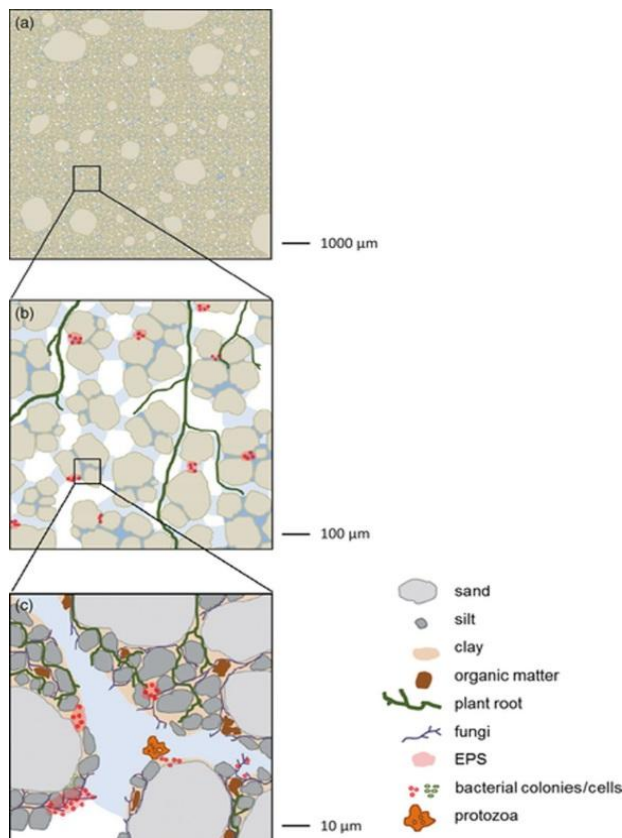
Fig. 4.103. Ejemplos de métodos de visualización de microhabitats bacterianos. a) hifa fúngica en el seno de un complejo tridimensional de la matriz del suelo. b) Mapa de distribución de elementos esenciales [oxígeno (verde), silicio (rojo), y potasio (azul), obtenido por espectroscopía de energía dispersiva (EDAX Pegasus detector EDS) de un agregado del suelo embebido en resina. c) Biofilm de *Pseudomonas aeruginosa* SG81 formado sobre granos de Naflon (Leis et al., 2005). Las membranas de células dañadas aparecen en rojo mientras que las de células intactas están en verde. d) espacio poral de una muestra de arena, obtenida mediante tomografía micro-computarizada (ICT) (ABW and Wilfried Otten, University of Abertay Dundee).

Desde el punto de vista mecánico, los microagregados (<250 micras) son generalmente resistentes, mientras que macroagregados (> 250 micras) son menos estables y pueden ser destruidos por el manejo del suelo (Tisdall y Oades, 1982). A pesar de que el número total de bacterias en el suelo es extremadamente alto, la complejidad de la matriz agregada da lugar a que la gran mayoría de la superficie del suelo está desprovisto de ellas (Postma y Vanveen, 1990; Grundmann, 2004), con una estimación muy baja de área superficial de cubierta del suelo con un número de microorganismos de 10^6 (Young y Crawford, 2004).

Dado que las bacterias son esencialmente unos organismos acuáticos, para su crecimiento en el suelo son dependientes de aquellos fragmentos de la red poral que están llenos de agua o al menos que sus paredes estén recubiertas por películas de agua.

Cuando el agua que llena el espacio poral disminuye o el film de agua reduce su espesor, se genera un aumento del potencial matricial, (Young et al., 2008), y los poros dilatados drenan primero a los mesoporos y posteriormente a los microporos.

Un suelo típico contiene una gran diversidad de tamaños de poros, unos llenos de agua y otros llenos de aire, en posiciones próximas (Young et al., 2008). Además del tamaño de poro, la hidrofobicidad (Doerr et al., 2000) y la rugosidad de las superficies de las partículas (Or et al., 2007a) influyen en la distribución del agua y el espesor de las películas de agua asociada, que será irregular. La distribución de los tipos y tamaños de minerales es desigual y también influye en la distribución del tamaño de los poros por la distribución de los nutrientes (Carson et al., 2009).



(a) Los suelos parecen ser un hábitat bastante homogéneo a escalas más grandes (a), pero la heterogeneidad extrema es evidente en las escalas más relevantes a los microorganismos (b y c).

(b) **La agrupación de microagregados en macroagregados.** Los microporos se encuentran principalmente dentro de microagregados y llenos de agua (azul oscuro). Meso y macro-poros (luz azul y blanco) se forman entre los agregados y se llenan de aire y/o agua, dependiendo del estado de hidratación. La distribución de los recursos se encuentra en áreas dispersas, existiendo gran distancia con las células bacterianas. Frecuentemente su conectividad es incompleta por lo que el acceso de nutrientes y la capacidad de interactuar con otras células se encuentran restringidos.

(c) La formación de agregados de componentes principales, se mantienen unidos por las raíces de las plantas, las hifas fúngicas y EPS. Muchas bacterias se encuentran en microporos, que ofrece refugio contra depredadores y la deshidratación

Fig. 4.104 Micro-escala del hábitat microbiano del suelo. (Vos et al., 2013)

El tamaño de poro y su geometría, a su vez, determinan el flujo de agua a través de la gravedad y la acción capilar influyendo así en la difusión de nutrientes, aireación, potencial redox, y el pH. Tales gradientes ambientales pueden ser altos y cambiar rápidamente en el tiempo (Or et al., 2007b).

En los microporos las bacterias están protegidas contra los rápidos cambios en la hidratación del suelo en general, pero también sufren un acceso limitado a recursos frescos (Ranjard y Richaume, 2001).

El bajo contenido de agua es una causa común de estrés biológico (van de Mortel y Halverson, 2004; Chowdhury et al., 2011), pero muchas bacterias puede adaptarse a tales condiciones mediante la producción de sustancias poliméricas extracelulares de naturaleza polisacarioídica o glicoprotéica de protección que retienen agua y nutrientes (Or et al, 2007a; Holden et al, 2011).

Aunque el papel de las biopelículas en la protección contra la desecación, la predación protozoaria, los antibióticos, la infección por bacteriófagos, y otras acciones que, en general, se perciben, todavía se sabe muy poco acerca de la importancia de la formación de biopelículas para el éxito de las poblaciones bacterianas transmitidas por el suelo (Burmølle et al., 2007, 2011) (Fig. 4.104).

La dispersión (movilidad) de un lugar a otro de la matriz del suelo puede que se produzca a través de una variedad de mecanismos que funcionan a una gama de diferentes escalas espaciales y temporales, que tanto en el eje x (escala espacial) como en el eje Y (escala temporal) son logarítmicas.

En las escalas más pequeñas, las células son "empujadas" a través de la división celular (crecimiento) y ayudadas al movimiento browniano.

A escalas un poco más grandes, las células se dispersan pasivamente a través del flujo de agua por convección (Or *et al.*, 2007b), o activamente a través de la natación activa o pululando sobre superficies hidratadas hacia los recursos (Kearns, 2010) y lejos de las tensiones (Fig. 4.105).

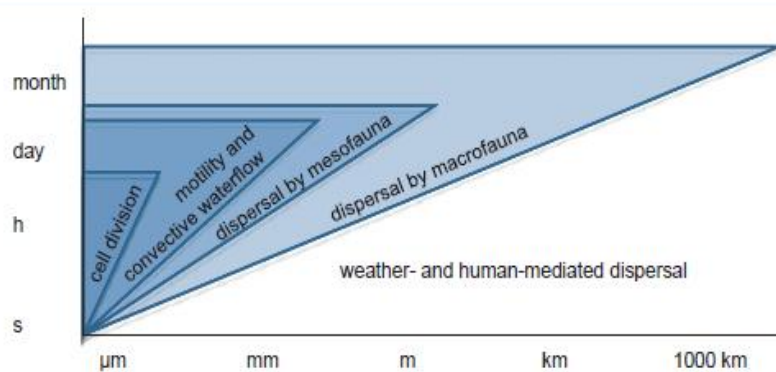


Fig. 4.105. Mecanismos de dispersión bacteriana en los hábitats edáficos (Vos *et al.*, 2013)

Por ejemplo, con *Paenibacillus* se han encontrado tasas de movimiento en agar de hasta $10,8 \text{ mm h}^{-1}$ (Ingham *et al.*, 2011), dispersar las esporas de hongos en el proceso.

Por el contrario, los *Paenibacillus* pueden ser dispersados al montarse sobre las hifas en crecimiento, cruzando espacios de la matriz del suelo, llenos de aire, que de otro modo serán imposible atravesar. Las tasas bacterianas de motilidad son probablemente menores en suelos, que las observadas sobre superficies de agar debido a la impedancia por las estructuras del suelo y la disminución hidratación (Wang & Or, 2010).

Las bacterias no móviles deben confiar en dispersión pasiva, por ejemplo, usando el paso de invertebrados. En un estudio muy original, se demostró que la lombriz de tierra al moverse en microcosmos no estériles, no sólo dio lugar a la dispersión de bacterias, sino también promovió la transferencia horizontal de genes (HGT) al poner unas células en contacto otras (Daane *et al.*, 1996).

En general, entre los hábitats donde se colocan distintas poblaciones hay estrechamientos.

4.4.2. De los actinomicetos

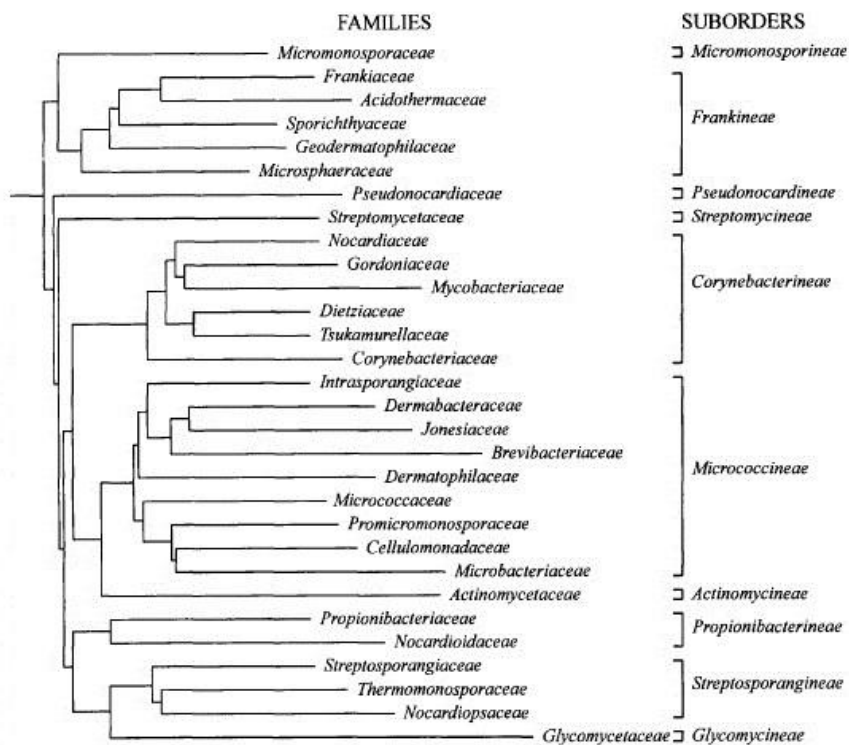
Los actinomicetos pertenecen a la microflora del suelo (heterótrofos, aeróbico). Son unicelulares, procariotas, (Gram positivos). Presentan aproximaciones morfológicas a bacterias y a hongos (al ser filamentosos y con frecuencia profundamente ramificados).

De los actinomicetos se acepta su ubicación dentro de los Esquizomicetos, conformando el orden Actinomicetales. Así: forman conidios como los hongos pero las características morfológicas de sus células (Fig.4.106) se aproximan a las bacterianas y su clasificación (Tabla 4.13).

Fig. 4.106 Muestra de actinomicetos



Tabla 4. 14. Clasificación de los actinomicetos (María Lamprecht Grandío)



El crecimiento de los micelios de actinomicetos se efectúa normalmente por elongación de las células que forma la hifa del mismo.

Tienen un crecimiento micelial radial durante parte de su ciclo biológico (actinomicetos) o bajo determinadas condiciones fisiológicas y de desarrollo (proactinomicetos). Los micelios de los actinomicetos son inmóviles y sólo las esporas pueden ser móviles.

En muchos casos el micelio puede estar introducido en el substrato pero en otros es aéreo; en éste último caso, cuando se agotan los nutrientes del medio se produce en las puntas de las hifas una tabicación que permite la esporulación (Fig. 4.107).

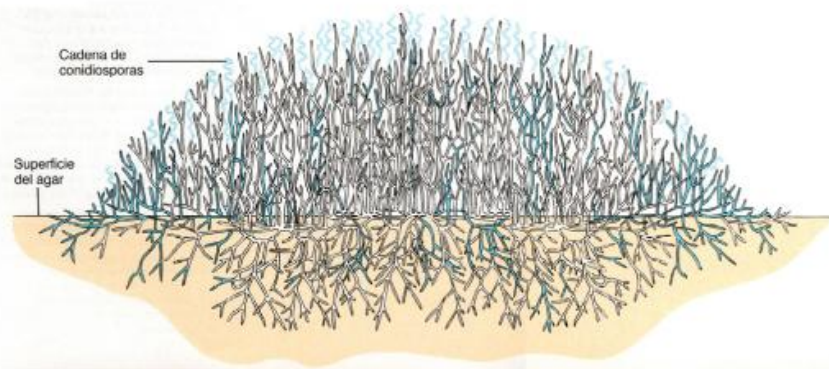


Fig. 4.107. Una colonia de actinomicetos *Streptomyces*.
Corte transversal de una colonia con hifas vivas (azul) y muertas (blancas). Se muestra el micelio de sustrato y el micelio aéreo con cadenas de conidióforos (From www.med66.com/upload/html/2011/9/12/yuchan654520119122333370207.jpg)



Fig. 4.108. Imágenes de los actinomicetos más representativos. En una misma colonia pueden coexistir partes con crecimiento activo, partes en esporulación y partes en lisis, cuando se agotan los nutrientes. Están dotados de aerosomas, (recintos subcelulares capaces de acumular compuestos orgánicos volátiles) siendo los responsables del olor característico "a tierra húmeda"

Destaca su capacidad para formar agregados filiformes, parecidos a las hifas fúngicas y que tienen aproximadamente una micra de espesor, formando un micelio ramificado que puede subdividirse en células bacterianas aisladas.

La variabilidad en la composición del peptidoglicano, permite su clasificación taxonómica (Fig. 4.108).

Los Actinomicetos son muy abundantes en los suelos, aguas estancadas, y cieno de lagos. Se nutren de compuestos orgánicos (heterótrofos) estando ampliamente distribuidos en la cubierta edáfica. También aparecen en el horizonte C, ya que sus conidios, pueden alcanzar profundidades mayores que las bacterias (por lavado o por acción de riegos intensivos). Lógicamente abundan sobre los materiales orgánicos que aporta la naturaleza o el hombre a su superficie, al ser capaces de descomponer una gran cantidad de sustratos carbonados. Es de especial interés su habilidad para degradar compuestos altamente recalcitrantes tales como quitina, celulosa y hemicelulosa, en condiciones de pH del medio particularmente alcalinas, lo que hace que los actinomicetos sean además de especializados, muy activos en nuestro ámbito de suelos Mediterráneos.

Los actinomicetos compiten poco en la captura de nutrientes (ácidos orgánicos, azúcares, polisacáridos, lípidos, proteínas e hidrocarburos alifáticos). Si no los hay, esporulan a la espera

de una mejor coyuntura. Entre sus capacidades degradativas se encuentran sustratos como el almidón, la inulina y la quitina, aunque entre todas, la más apreciada es su capacidad para degradar la celulosa, algo lenta, pero muy eficaz.

No son capaces de fijar el N₂ ni producir desnitrificación. Así pues, como fuentes de N, (Fig. 4.109) utilizan amoníaco, procedente de desaminación de los aminoazúcares, y nitratos, aunque lo habitual es consumir aminoácidos, procedentes de peptonas y proteínas a las cuales degradan previamente, como el resto de las bacterias (es conveniente recordar la variedad de “transportadores de membrana” que poseen).

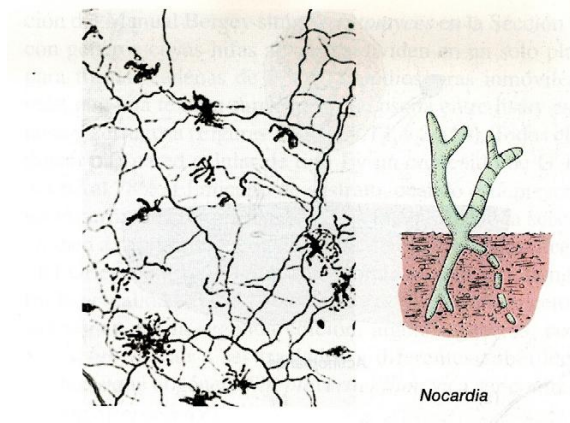


Fig. 4.109. *Nocardia asteroides*, Micelio de sustratos y micelio aéreo con ilustración de conidios y microfotografía óptica (x1250).

Nocardia

- Microorganismos Nocardiformes
- Forman micelio que se fragmenta con facilidad: Bacilos y cocos
- Micelio aéreo con esporas
- Hidrolizan hidratos de carbono y ceras.

Como dato de interés, los actinomicetos constituyen uno de los grupos microbiológicos más participativos en la generación del material vegetal compostado y por extensión, de las basuras domésticas. Sin embargo, aunque la mayoría son saprófitos y de alto interés para la evolución de la MO, no se debe olvidar la existencia, entre ellos, de patógenos de vegetales, animales domésticos y humanos.

Las condiciones climáticas también controlan su número y variedad poblacional. Su temperatura óptima reside entre 28-37° C y sus estaciones anuales más favorables son la primavera y el otoño. La situación de sequía el climas áridos incluso desérticos limita drásticamente su número de formas activas, pero no les elimina.

Así en los horizontes A de suelos de zonas templadas, se alcanzan densidades de población entre 10⁸ y 10¹¹/g de suelo. El tipo de suelo (básico), y el aporte de MO (natural y antrópica) incrementan su población. La acidificación del medio (pH<5) limita radicalmente su número, que se recupera al encalarlos. Este es el caso, de descenso radical de actinomicetos en el seno de las turbas ácidas (musgos en descomposición en suelos saturados o flujos de agua lenta) y en tundra (no es que no sean capaces de sintetizar celulasas, pues en las turbas la acumulan, es que no son capaces de expresar β-D-glucosidasa en medios anaerobios, capaz de degradar a la celobiosa).

Y es que al ser los actinomicetos aerobios estrictos, cuando se evalúan en suelos con un grado de saturación superior al 85% carecen de oxígeno suficiente para su viabilidad, adquieren formas de resistencia. Los actinomicetos inciden especialmente en la degradación de compuestos orgánicos recalcitrantes (difíciles de descomponer), tales como la quitina y celulosa. Son especialmente activos a altos valores de pH (medios básicos) liberando nutrientes. Los hongos ocupan ese espacio edafometabólico degradativo en suelos con pH más ácido.

Producen un gran número de antibióticos. Los más conocidos, estreptomycin y penicilina, que tantas vidas salvaron, son producidos por *Streptomyces*, *Penicilium*. (Fig. 4.110).

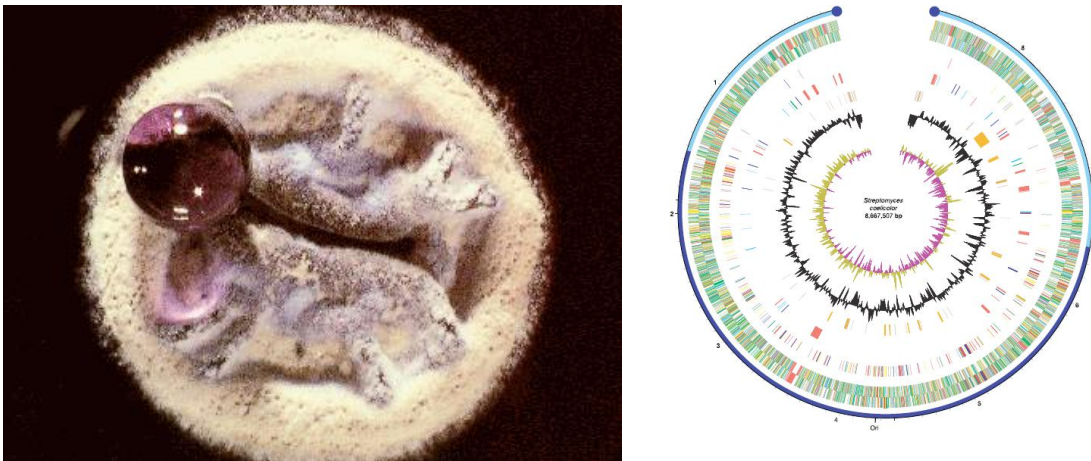


Fig. 4.110 Colonia simple de *Streptomyces coelicolor* con una vesícula repleta de antibiótico. También produce compuestos antitumorales e inmunosupresión y su genoma completo (Bentley S. D. et al, Nature 417, 141-147 (9 May 2002))

En las Figs. 4.111, 4.112 y 4.113 se incluyen tres ejemplos de desarrollo docente para su aplicación en los conocimientos morfológicos y fisiológicos de los actinomicetos.

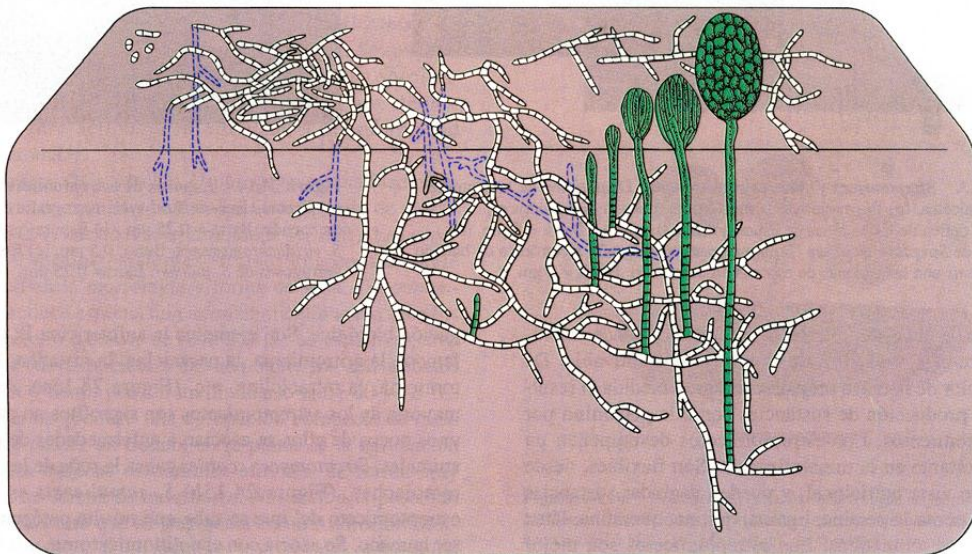


Fig. 4.111 Desarrollo docente para la explicación del esporangio de *Actinoplanes* en color verde
-Esporangios: pocas o miles de esporas.-Esporas móviles o inmóviles. -Microbiota del Suelo. -Forman micelio sustrato. -Descomponen materia orgánica vegetal y animal

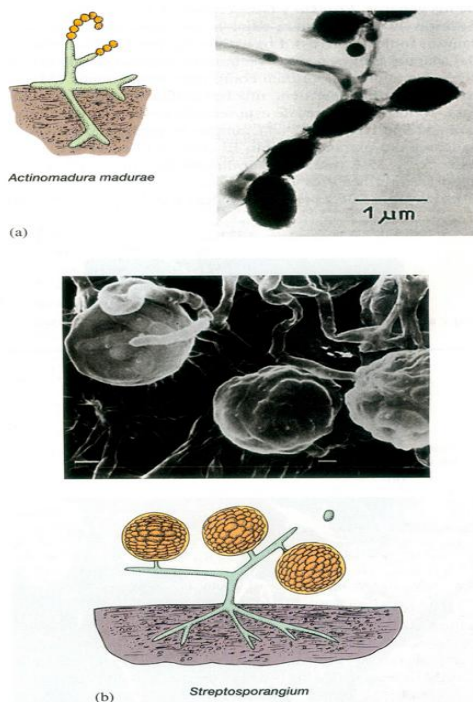


Fig. 4.112. Maduromicetos

Morfología de *Actinomadura madurae*: Ilustración y micrografía electrónica de una cadena de esporas. Morfología de *Streptosporangium*. Ilustración y micrografía de *S. albus* sobre agar de harina de avena con esporangios e hifas; (www.uken.cn)

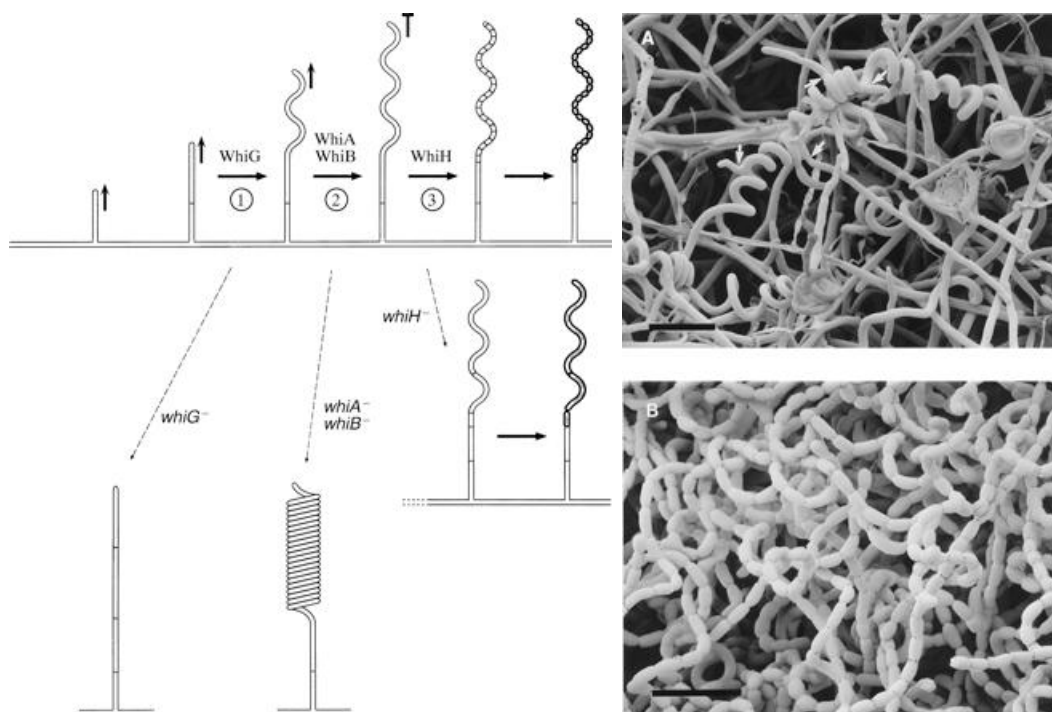


Fig. 4.113. La formación del micelio aéreo y la diferenciación de esporas están reguladas por una ruta dependiente de los factores sigma. (cicshare.dep.usal.es)

4.4.2.1. A los actinomicetos se les atribuyen las siguientes funciones:

a) **Descomponen residuos animales y vegetales.** Liberan ácidos orgánicos de esqueletos carbonados y NH_3 de los compuestos nitrogenados.

Dada la cantidad de glicoproteínas que conforman la necromasa del glucocáliz y de las paredes bacterianas y fúngicas, así como de exoesqueletos de quitina de insectos, ácaros y colémbolos, que colonizan cada suelo, y del mucus procedente de intestinos diversos, este proceso es de suma importancia. En general los ácidos (α -cetoácidos) formados son capaces de formar complejos órgano-metálicos, de gran interés edafogénico, y en nutrición vegetal, por su movilidad y capacidad del quelante, en competición con el fosfato, para ceder a los sistemas de captura radicular el anión portador.

b) **Participación activa en procesos de humificación y capacidad para generar sustancias melánicas.** Las bacterias en general, tienen muy activa, la vía metabólica del ácido Shikímico, generadora de aminoácidos fenólicos, (aunque sus enzimas no se encuentren asociados) a partir de Eritrosa 4P y fosfo-enol-pirúvico (metabolitos procedentes de distintos puntos de la degradación de la glucosa).

Ello hace que exista una gran abundancia de melaninas bacterianas por excreción del exceso generado, cuya evolución en el suelo, gracias a actividades exocelulares puede conllevar a polímeros húmicos. Lo curioso es que estos compuestos los producen éstas y otras bacterias para proteger a su único cromosoma (recuerdo que los actinomicetos están definidos como procariontes, es decir, células sin núcleo) que evitan mutaciones genéticas derivadas del exceso de radiaciones UV cuya energía es excesiva.

c) **Mineralización del humus** con la consiguiente liberación de principios útiles para la nutrición de las plantas. Ello ocurre cuando en el suelo no hay suficiente cantidad de MO fácilmente degradable.

El grupo de compuestos denominados fúlvicos, son extraordinariamente ricos en carbohidratos, pero además de su posible aparición por despolimeración de algunos tipos de componentes llamados húmicos, los actinomicetos tienen también capacidad para obtener energía de la degradación de anillos aromáticos, conformando, como en el apartado a) nuevos ácidos orgánicos con capacidad quelante. Quisiera recordar que estos ácidos, con capacidad quelante, pueden actuar sobre minerales como los fosfatos de Fe y de Al y sobre arcillas argilo-silicatadas.

d) Determinadas especies del género *Streptomyces* pueden **excretar de sustancias con capacidad antibiótica** como estreptomina, tetraciclina y otros, con el fin de producir equilibrios genéricos o antagonicos específicos hacia los componentes de la microflora bacteriana.

Algunos de estos antibióticos son capaces de llegar hasta el interior de la raíz, generando un pequeño pool capaz de responder a la presencia de determinados fitopatógenos que no ha sido capaz de frenar su entrada la planta. Además son capaces de generar ácidos volátiles que acumulan en unos orgánulos subcelulares denominados aerosomas los cuales se abren cuando llueve, dando ese característico olor a “tierra mojada”.

e) Por último, su propio micelio representa no solo una interesante materia prima para la síntesis de compuestos húmicos. La especial característica de una familia de proteínas, (llamadas **hidrofobinas** por su capacidad para que el micelio resista a la desecación derivada de la menor humedad del aire), es hoy motivo de nuevas investigaciones, dado que un componente de esa familia, la SC3, caracterizada por su alto contenido en residuos de cisteína, se han encontrado sintetizada en el ámbito neuronal, asociado al Alzheimer.

4.4.3. Bacterias planctónicas, biofilms y otras formas asociadas

A pesar de los esfuerzos dedicados a desenredar las raíces del árbol universal de la vida, el origen de su diversificación sigue siendo un misterio. Tampoco tenemos muy claro, los que somos edafólogos de cómo se encuentran las bacterias en el suelo, si como planctónicas (bacterias libres) o formando biofilms (asociadas a otros seres vivos, como los hongos...). Y anda que no planteamos problemáticas de competencia entre ambos grupos edáficos, y resulta que cohabitan dentro de los biofilms)

Dado que los microorganismos configuran una considerable fracción de la biomasa viva de la Tierra (*Whitman et al., 1998*) que en la superficie del suelo alcanza entre 10^3 y 10^4 kg/Ha (*Brady y Weil, 2002*), los ecólogos microbianos y los biólogos evolutivos tienen el reto de explicar no solo los orígenes sino las formas de coexistencia de al menos decenas de miles de especies bacterianas (*Roesch et al., 2007; Elshahed et al., 2008; Huse et al., 2010*), tal vez millones (*Curtis et al., 2002; Gans et al., 2005*) dentro de una misma comunidad y como no, de acomodar a aquellas dentro de las teoría ecológica y evolutiva.

Es cierto que los procariontes son los organismos vivos con más abundancia y diversidad genética, con manifestaciones contrastadas en su complejidad metabólica, siendo responsables, en su conjunto, de la mayoría de los procesos biogeoquímicos de relevancia en el ciclo de vida en el planeta.

Entre los grupos de microorganismos del suelo, las bacterias abundan en número, estimándose su presencia entre 10^3 y 10^7 el número de especies encontradas en una muestra individual (*Curtis et al., 2002*), aunque las arqueas, hongos y virus también alcanzan diversidad y densidades muy importantes (*Sylvia et al., 1998*). Entre sus procariontes capaces de oxidar al amonio, predominan las arqueas (*Leininger et al., 2006*).

4.4.3.1. Los biofilms

La “socio-biología ecológica” es un campo emergente que pretende enmarcar la evolución social en términos de adaptación ecológica.

Los socio-biólogos incluyen en la historia de la evolución el hecho de que a las formas planctónicas, llamando así a las formas libres, las bacterias adquirieron y desarrollaron la capacidad de formar biofilms, como estrategia universal de supervivencia, la más antigua que se conoce, capaces de colonizar ámbitos diversos, sin restricción y resistir presiones ambientales extremas.

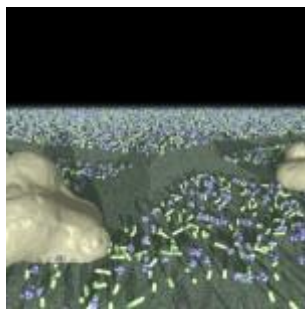
Así, estas organizaciones defensivas aparecen en medios desérticos, en aguas ácidas o superficies gélidas, junto a ámbitos más próximos como tuberías de aguas, superficie pulmonar, el estómago, etc. Pero la situación generada ha llegado a un punto en que las bacterias libres reciben el nombre de “planctónicas” **y no son la forma de existencia más corriente ni en el suelo ni en el intestino animal.**

La Edafología, habitualmente se afirma que la fase inicial de la formación de suelos ocurre gracias a las comunidades liquénicas, ignorando otras. Sin embargo Kubiena, miembro del Instituto de Edafología del CSIC de Madrid, mencionó en 1953 la existencia de “una fase, poco conocida, en la que los biofilms participan de forma decisiva en la aceleración de los procesos de alteración/erosión de las rocas, implicados en la formación de suelo, en todas las zonas climáticas naturales”. Posteriormente, Richards (1961) describe por primera vez, sobre ceniza volcánica estéril, la formación de ecosistemas biofilmicos colonizadores, y Schwabe (1972), describe a los actores particulares de estas comunidades como contribuyentes al desarrollo de la bio-erosión y bio-geo-morfogénesis primigenias.

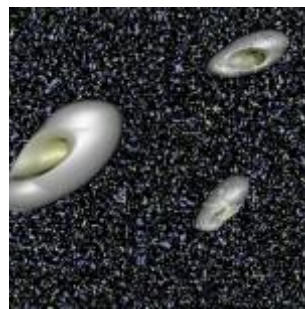
Pero, no solo está permitiendo ver formas biológicas asociativas (caso de los biofilms) sino también, las aproximaciones y distancias genéticas entre especies que permiten aquellas formas de asociación entre diferenciación de especies de microorganismos.

Los microorganismos, habitualmente no se encuentran en forma plantónica (libres). Los biofilms son una forma de subsistencia, por la que se liberan del ataque directo, mediante antibióticos, o por fagocitosis de muchos seres vivos de su entorno (Fig. 4.114) y posiblemente de las condiciones ambientales adversas.

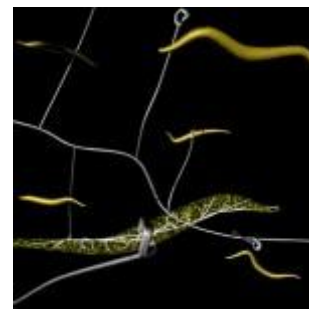
Los biofilms se forman superficies vivas e inertes (minerales). Las asociaciones que pueden generar las bacterias para defenderse son múltiples (con otras bacterias, con hongos, con flagelados, con microalgas...). Su tiempo de asociación es corto (15 a 20 días), tiempo suficiente para consumir las partículas alimentarias que engloban y multiplicarse suficientemente. Luego se deshace la película que las engloba y entran en situación planctónica (libre). El proceso de formación y liberación se repite continuamente. Así se degradan rápidamente las superficies líticas.



Ameba predando bacterias



Ciliados predando bacterias



Hongo predando nematodos

Fig. 4.114 Amebas y ciliados predando bacterias, hongos predando nematodos (<http://www.scivit.de/blog/?paged=3>)

La formación del regolito (roca fracturada) es la primera fase de formación de un suelo. Los biofilms endolíticos (ubicados en el interior de la roca) vienen condicionados por la los minerales constituyentes y sus productos de alteración.

Así por ejemplo, en roca granítica (ácida) las poblaciones que componen los biofilm se constituyen mayoritariamente por hongos. Su organización en hifas o microcolonias y su predominio sobre las bacterias viene controlado por la riqueza en elementos biodisponibles por la superficie de cada mineral, siendo la concentración de Ca libre quien regula selectivamente a los hongos y la del K, a las bacterias (Fig. 4.115)

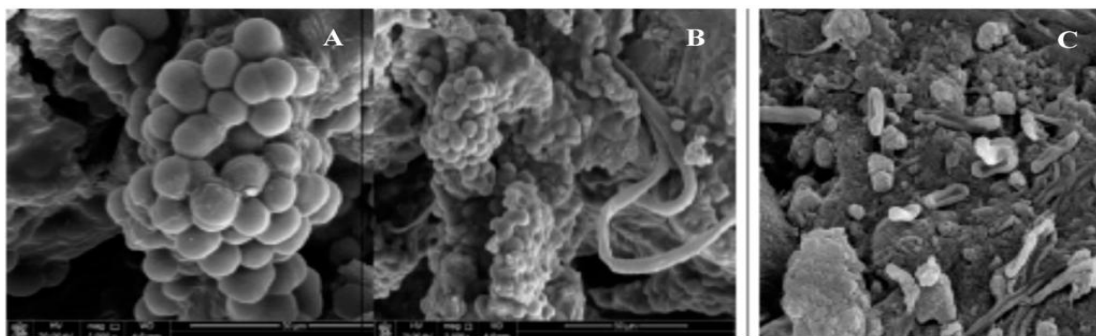


Fig. 4.115. Biofilms alterando una roca Microfotografías SEM del biofilm fototrófico (A) células de *Chroococciopsis*; (B) cyanobacterias unicelulares y filamentosas; y (C) bacteria heterotróficas. Al-Thani, R.F. (2014) *Hypolithic cyanobacteria colonization of quartz at south desert*. *Online J. Biol. Sci.* 14, 57–63

En los poros de calizas dolomíticas, los biofilms (Fig. 4.116 a y b) se configuran con cianobacterias y algas verdes, quimiotrofos no-pigmentados, arqueobacterias y amebas. En ambientes desérticos, predominan los hongos sobre las bacterias debido a su mayor capacidad de adaptación a temperaturas elevadas, junto con arqueobacterias halófilas, dada la elevada concentración de sales higroscópicas.

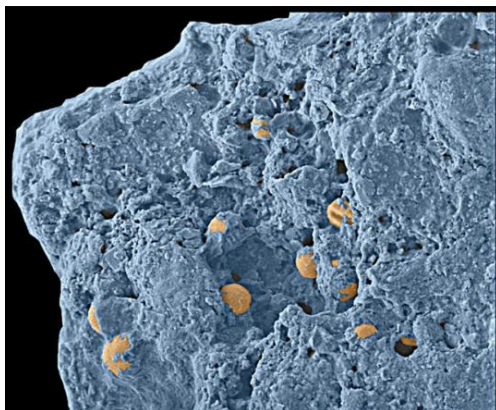


Fig. 4.116a Biofilm resistiendo en un refrigerador las bajas temperaturas ambientales(<http://fiererlab.org/wp-content/uploads/2014/09/dust-300x227.png>)



Fig. 4.116b Belleza arquitectónica de la biopelícula de un biofilms Foto cortesía de Vlamakis H. Biofilm de *Bacillus subtilis*

Los biofilms sub-aéreos sobre roca, ocupan una considerable superficie terrestre, estabilizan los suelos desérticos formando costras biológicas y desempeñan un papel crucial en el control de los ciclos de agua, materia y energía. En el suelo favorecen la retención de agua y la inmovilización de carbono fotosintético, fomentando la aparición de saprófitos y macroorganismos, y con el tiempo, sucesiones ecológicas en su seno. Sus residuos orgánicos (copro y necromasa), y sus productos (bio y neomasa) interactúan con los minerales, alterándoles, facilitando su dispersión con ayuda de cambios térmicos y de humedad, y su pérdida por erosión, con ayuda de la lluvia y del viento.

En la edafogénesis queda mucho por conocer siendo un tema de intenso debate, muy poco conocido. Optimizar la demolición de minerales, con actores biológicos preseleccionados, organizados en biofilms, tiene interés en fertilización. La biogénesis de minerales en el interior de biofilms conlleva deposición de sales, cristalizaciones y cambios de volumen que conduce a la exfoliación de las rocas. Hoy se sabe que en el interior de cada biofilm, las células organizan su aceptación, su actividad y su desarrollo gracias a agrupaciones moleculares de efecto positivo (quórum sensing), y de efecto negativo (quórum quering). En su conjunto, afectan a la estabilidad del glucocalix, consiguiendo su organización/desorganización y el asentamiento/desprendimiento de su soporte.

Las moléculas de quórum sensing afectan de inmediato al comportamiento inmuno-comunitario de las células, a la transcripción genética y a la síntesis de enzimas exo y endocelulares y de los productos de excreción destinados a formar la biopelícula. Su objetivo es que todo el biofilm actúe armónicamente al sincronizar la expresión genética de todos sus componentes ante una situación particular, como las condiciones ambientales o para proceder a un proceso de diferenciación poblacional. Así se incrementa la capacidad degradativa de partículas y compuestos orgánicos que entran por sus “canales de agua”, se modifica la velocidad de captación de nutrientes, y en definitiva la tasa de crecimiento del conjunto. La comunicación intercelular mediante estas moléculas de quórum y sus manifestaciones están universalmente aceptadas y algunas caracterizadas.

Se describen, parcialmente, tres sistemas QS, (Tabla 4.16) que parecen mostrar un nuevo código

bioquímico de señalización, en el seno de los sistemas de comunicación empleados por las bacterias (entre sí o con otros organismos).

Tabla 4.16. Sistemas de señalización QS en biofilms bacterianos

Sistemas QS	Biofilms formados por especies de bacterias
La acil-homoserín lactona (AHL)	Gram - diferentes,
Los pequeños péptidos	Gram + diferentes
Los AI-2 derivados de la 4,5- dihidroxi - 2,3 pentanediona	Gram- y Gram+ asociadas

Con su uso se generan respuestas bacterianas endógenas específicas, según quien sea la bacteria vecina, como si estuviéramos ante un código bacteriano universal. como si estuviéramos ante un código bacteriano universal.

Las AI-2, a menudo en conjunción con un acil-homoserín lactona o con un oligopéptido autoinductor, controlan una variado conjunto de manifestaciones, que va desde la bioluminiscencia en *Vibrio Harvey*, hasta el crecimiento en *Bacillus anthracis* o la virulencia del *Vibrio cholerae* y de otros muchos patógenos clínicamente relevantes.

También son capaces de regular la motilidad y la morfogénesis flagelar en *Helicobacter pylori* (potenciando el riesgo de sufrir adenocarcinoma gástrico y linfoma asociados a la mucosa del tejido linfoide del estómago).

La resistencia intrínseca a agentes antimicrobianos y/o biológicos o al estrés ante condiciones adversas de las células se incrementa entre mil y diez mil veces respecto a sus formas planctónicas.

Esto se debe a un cambio fenotípico en un biofilm (Figs. 4.115 a y b). Y eso afecta a la:

- composición exopolisacarídica de la biopelícula, y barrera de difusión física y química a la penetración de los antibióticos.
- limitación de nutrientes que ralentiza el crecimiento de las bacterias en el biofilm.
- gestación de un fenotipo específico del biofilm, como respuestas de estrés, que provoca cambios en la fisiología de la bacteria, disminuyendo su sensibilidad a los antibióticos.

Además, la viscosidad como propiedad del glucocalix ayuda a los componentes biológicos de cada biofilm a protegerse de una gran cantidad de enemigos, incluido el sistema inmunológico, los antimicrobianos y la mayoría de los bacteriófagos que infectan a las bacterias. Para perforar esta barrera, se han diseñado bacteriófagos con capacidad proteolítica, que facilite el acceso al interior del biofilm (Fig.4.117).

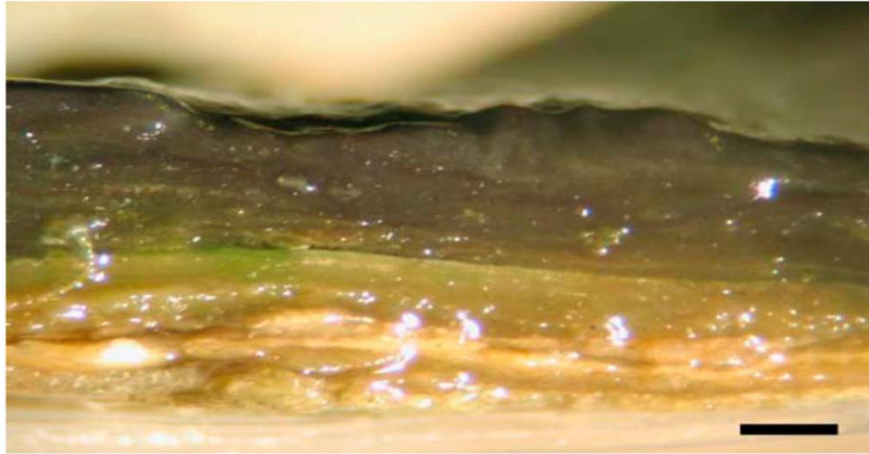


Fig. 4.117 Biofilm fototrófico sobre roca en la que se aprecia la estructura multicapa muy hidratada. Microfotografía óptica de un corte del biofilm. Bar = 1 mm. Roeselers, et al. (2007) Diversity of phototrophic bacteria in microbial mats from Arctic hot springs (Greenland). *Environ. Microbiol.* 9, 26–38.

Pero estos sistemas de comunicación son diferentes según el tipo dominante de bacteria formadora del biofilm. Si es Gram - las bacterias producen moléculas de quorum que actúan como elementos de comunicación intercelular, armonizando bioquímicamente y metabólicamente la asociación inter-especies. Estas bacterias G- inducen los sistemas Lux I/R que activan la síntesis de homoserín lactona acetilada, la cual permite la aceleración del ciclo de la S-adenosil-metionina (SAM) produciendo homoserinlactona.

Si la bacteria dominante es Gram +, los autoinductores son oligopeptidos modificados, que se aproximan a un sensor con histidin kinasa y generan la funcionalidad de un sistema que modificará la expresión genética del gen.

Las moléculas de quorum quenching, desorganizan la biopelícula y el desprendimiento de su soporte inerte. Cuzman, (2009) ya ha usado con éxito esta estrategia, en la limpieza de fuentes monumentales como la de Tacca en Florencia y del patio de Lindaraja en la Alhambra granadina tras investigar los conjuntos moleculares en los biofilms formados sobre mármol de Carrara.

A la rugosidad superficial, ya vista, se une la hidrofobicidad que condiciona la unión y la fuerza de adhesión entre un biofilm y su soporte. Las interacciones hidrofóbicas aumentan con el incremento de la naturaleza no polar de la superficie de la célula microbiana y/o la superficie del acondicionamiento. Esta secuencia, se desarrolla una vez superada la barrera de repulsión electrostática inicial entre ambas y a ello contribuyen los flagelos.

Dado que en la superficie de la pared bacteriana, aparecen sectores moleculares conformados por conjuntos hidrófobos, hoy se sabe que estructuras moleculares, como las proteínas de las fimbrias, con alto contenido en residuos de aminoácidos hidrofóbicos participan en la estabilidad de la adherencia, junto a otras, con contenidos variables en Lipopolisacárido A y antígeno O y la composición de la biopelícula.

En hongos como *Corynebacterium*, *Nocardia*, y *Mycobacterium*, la presencia de ácido micólicos aporta hidrofobicidad cuya cuantía se incrementa con la longitud de su cadena lateral. Las bacterias carecen de estos compuestos. Por ello, tratamientos con proteasas e hidrolasas, facilitan la desorganización del biofilm y el desprendimiento de sus biopelícula.

Los géneros que conectan más rápidamente a las superficies hidrófobas, no polares, tales como el teflón y otros plásticos y los materiales hidrofílicos, como vidrio o metales y que forman biofilms más rápidamente son: *Pseudomonas*, *Listeria*, *Enterobacter*, *Flavobacterium*,

Alcaligenes, *Staphylococcus* y *Bacillus*.

En la rizosfera, se encuentran abundantes biofilms de bacterias (incluidos actinomicetos) y de hongos así como de Bacterias + hongos. Estos biofilms se conforman con una o múltiples especies, y se forman tanto sobre superficies bióticas (Fig. 4.118) como abióticas (Sereviratne et al, 2008). En todos los tipos de biofilms se potencian las capacidades metabólicas de ambos grupos que se desarrollan de forma cooperativa. A veces se describen en la literatura como microcolonias, agregados y cluster (Morris y Monier, 2003). Cuando el biofilms se desarrolla sobre o en el interior de la planta, adquieren un comportamiento mutualista respecto a esta última, como es el caso de biofilms entre plantas y biofilms promotores del crecimiento.

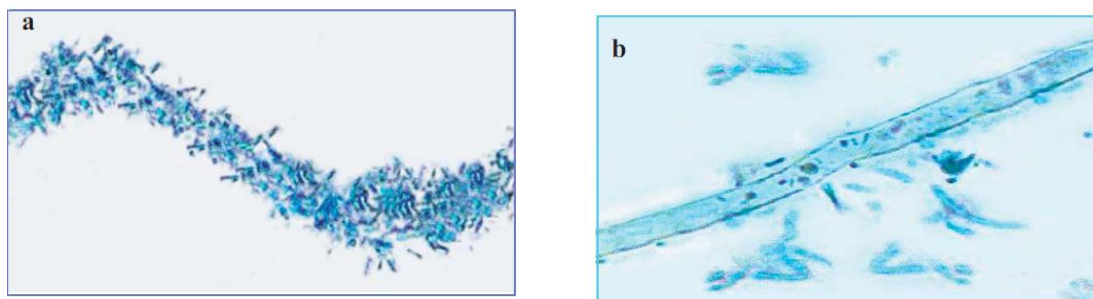


Fig. 4.118 Observaciones con microscopía de contraste de fase. Hifa formando biofilm con bacteria endofítica y las bacterias antes de formar biofilm.

La formación de biofilms se ve afectado por la concentración de ácido indol-acético y el pH del medio. A pH ácido la producción de IAA se elevan dando lugar a biofilms. Si las poblaciones de los componentes del biofilm se elevan gracias a las bacterias endofíticas aparece una nueva acción de lucha contra los patógenos vegetales, lo que beneficia a la producción del vegetal (Bandara et al., 2006).

4.4.3.2. Los tapetes, otra forma asociativa entre bacterias y algas monocelulares

La creciente evidencia de que la biodiversidad “per se” afecta positivamente las funciones emergentes de un ecosistema justifica más estudios sobre los mecanismos por los cuales los taxones coexisten (Loreau et al., 2001; Hooper et al, 2005).

Gran parte de esta teoría se construye sobre los datos de los eucariotas, principalmente debido a nuestra incapacidad para estudiar conjuntos de bacterias, arqueas y virus (en adelante microbiana) en sus ambientes naturales (Bell et al., 2005).

Más allá de un número de funciones conductoras de ciclos biogeoquímicos críticos, los microbios abarcan una enorme pool de biodiversidad no descrita en la tierra (Curtis y Sloan, 2004; Quince et al, 2008).

Censos de la diversidad microbiana se encuentran comúnmente con niveles de escalonamiento de la información genética y taxonómica, y que conducen a menudo al descubrimiento de nuevas funciones biológicas (Cowan et al., 2005).

En particular, los enfoques metagenómicos y de selección de genes aplicados a la ecología microbiana se pueden combinar para visualizar y comparar estadísticamente múltiples dimensiones de la biodiversidad dentro y entre las muestras ambientales (Tyson et al., 2004; Sogin et al., 2006).

A pesar de la importancia histórica de los tapetes microbianos, como su papel en la ecología de la Tierra primitiva (Des Marais, 2003), se han realizado pocos estudios moleculares de estas comunidades, y menos aun los que se centran en hábitats pantanosos salinos templado (Ley et al., 2006; Buckley et al, 2008; Kunin et al, 2008; Bolhuis y Stal, 2011; Burow et al, 2012 Seckbach y Oren, 2010).

Estas alfombras se forman en hábitats típicos y demasiado extremos para apoyar el crecimiento de las plantas, como los suelos hipersalinos, manantiales geotérmicos y planicies de marea.

Su aspecto laminado es debido a la segregación vertical de agrupaciones particulares de bacterias y diatomeas, que se ensamblan a escala milimétrica en respuesta a gradientes tanto en intensidad y potencial redox luz (Jørgensen *et al*, 1979; Revsbech *et al*, 1983; Van Gemerden, 1993) (Fig. 4.119).

En ambientes templados, la capa superior está dominada a menudo por las cianobacterias y algas eucarióticas oxigénica y adquiere un tono verde debido a su contenido de clorofila *a*.

Durante las horas del día, la concentración de oxígeno de esta capa es igual o mayor que los niveles atmosféricos y disminuye con la profundidad de rastrear niveles en los 5 mm. Por lo tanto, esta capa también es compatible con una rica comunidad de heterótrofos aerobios.

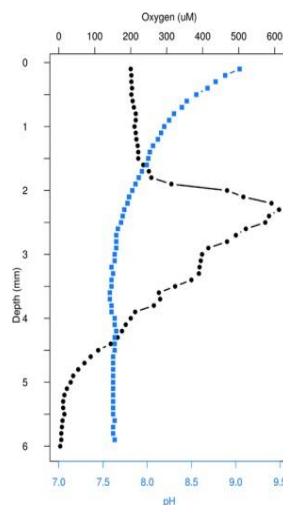


Fig. 4.119 Gran bloque de tapete microbiano de pantano salinizado mostrando su laminación típica. (Armitage *et al*, 2012)

El reconocimiento de las distintas edades se basa en:

- (1) sus diferencias cualitativas bandas de color verde suave vs capas multicoloreadas) (sedimento suelto frente a estabilizado. Tapete joven YM-10; viejo OM-10)
- (2) su gran proximidad (semejanza entre las características bióticas y abióticas).

Perfil de la concentración de O y del pH

La extrema estratificación biótica y los gradientes abióticos evidentes en los tapetes microbianos nos llevaron a predecir diferencias sistemáticas en la biodiversidad a microescala. Por ejemplo, dado que la luz, el O₂ y los gradientes de azufre en el tapete favorecen determinadas estrategias metabólicas, y dado que muchos de estas estrategias metabólicas (especialmente fotosintéticos) se conservan filogenéticamente, los taxones presentes dentro de cada capa debe estar más relacionadas entre sí de lo esperado por azar o por agrupaciones filogenéticas, cuando se mide la totalidad del dominio bacteriano. Bajo el supuesto de nicho filogenético conservador, si el filtrado basal es un rasgo específico como mecanismo dominante en el hábitat de la asociación comunitaria, los rasgos funcionales también deben de agruparse (Fig. 4.120).

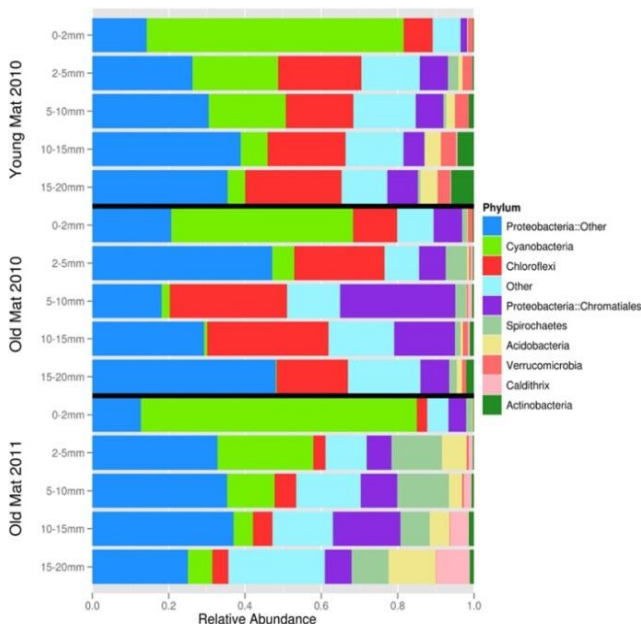


Fig. 4.120 Composición de un tapete:
(Armitage et al., 2012)

nivel filogenético de la comunidad en cada capa de un tapete

Proteobacteria: Otros órdenes que incluyen
 Syntrophobacterales, Rhodospirillales,
 Rhodobacterales, Desulfobacterales,
 Campylobacterales, Oceanospirillales,
 Myxococcales, Desulfovibrionales,
 Salinisphaerales y Rhizobiales.

Phyla en "Otras" categorías <1% abundancia relativa incluidos

Bacteroidae, Chlamydiae, Chlorobi, Firmicutes,
 Fusobacteria, Gemmatimonadetes, Lentosphaerae,
 Nitrospirae, Planctomycetes, Tenericutes, Thermi,

La producción de polisacáridos extracelulares (EPS) en las capas superiores, probablemente limita la eficacia de los herbívoros eucariotas más grandes en la captura de presas (Awramik, 1984). Sobrepasados los 3 mm de profundidad, luz se hace más difusa, grupos tales como bacterias púrpuras de azufre y las bacterias verdes del azufre, siempre que los agentes reductores apropiados estén disponibles, pueden conducir la fotosíntesis no oxigénica (Jørgensen y Des Marais, 1986; Pierson et al, 1990). A profundidades superiores a 10 mm, la luz está ausente en longitudes de onda <1 micras y la fotosíntesis no se produce. Aquí, la comunidad microbiana se compone principalmente de anaerobios sulfato-reductores, aunque esta forma de respiración también se produce en tapetes de zonas fóticas (Pierson et al, 1987; Risatti et al, 1994).

4.4.4. Archeal (Arqueas)

Las arqueas, son reino de microorganismos unicelulares, distinto del de las bacterias, con morfología procariota (sin núcleo ni, en general, organelos membranosos internos). Existen en una gran variedad de hábitats, son una parte importante de los ecosistemas globales (DeLong, 1998), con una representación de hasta un 20% del total de biomasa de la Tierra (DeLong EF, Pace, 2001). El conocimiento del dominio archaea está creciendo formalmente desde hace dos décadas (Woese et al., 1990; Bintrim et al, 1997; Buckley et al, 1998; Oline et al., 2006).

Aunque se tiene un conocimiento bastante desarrollado de su biología, diversidad y ecología, no ocurre lo mismo con las arqueas terrestres, pues solo se ha examinado en un número limitado de suelos, a menudo centrados en una sola categoría, suelos agrícolas (Buckley et al., 1998; Furlong et al., 2002; Gattinger et al, 2007) o suelos de ambientes extremos, como desiertos y lugares donde los glaciares se han retirado recientemente (Nicol et al, 2006; Pointing et al, 2009; Soule et al, 2009).

El estudio más exhaustivo de las poblaciones de arqueas hasta la fecha (Auguet et al., 2009) proporciona información valiosa sobre patrones ecológicos, a gran escala, exhibidos por el dominio archaea en general. El cuadro que emerge es que los suelos están dominadas normalmente por unos pocos grupos de Crenarchaeota, que contiene los miembros que son, posiblemente, los eslabones clave en la **nitrificación del suelo** (Leininger et al, 2006 Auguet et al., 2009; Nicol y Schleper, 2006).

4.4.4.1. Adaptación de las arqueas al medio

Existe una gran expectación acerca de los factores que influyen en las comunidades de arqueas que viven en el suelo, en su diversidad, abundancia relativa y el papel funcional que desempeñan.

Del análisis de las variables ambientales, o de la estructura de las comunidades de arqueas, lo que sugiere que estas comunidades pueden ser **influenciadas por el pH** (Nicol et al., 2008), altura o profundidad a la que viven (Zhang et al., 2009) o el clima y cubierta vegetal en que se desarrollan (Angel et al., 2009).

Existen numerosas evidencias que sugieren que las arqueas pueden funcionar eficazmente en la nitrificación del suelo (Treusch et al., 2005; Leininger et al., 2006; Nicol y Schleper, 2006).

Sin embargo, los análisis realizados (Nicol et al., 2004; Le Roux et al., 2008; Tourna et al., 2008; Di et al., 2009; Jia y Conrad, 2009; Offre et al., 2009; Schauss et al., 2009), han generado resultados divergentes en relación con la importancia global de arqueas.

La identificación de patrones ecológicos generales que rigen la estructura y la diversidad de las bacterias del suelo (Jones et al., 2009; Lauber et al., 2009) están permitiendo avanzar rápidamente, sobre todo en ámbitos como las relaciones tróficas con otros componentes de la micro, meso y macrofauna.

Gran cantidad de arqueas son **extremófilas**, y este tipo de hábitat, fue aceptado históricamente, como su nicho ecológico (Valentine, 2007). Presentan cuatro grupos fisiológicos principales: termófilos, halófilos, alcalófilos y acidófilos. (Pikuta et al., 2007).

Las Termófilas, prosperan a temperaturas por encima de 45°C, en lugares como aguas termales, y las hipertermófilas lo hacen a temperaturas superiores a 80°C. (Madigan y Martino, 2006).

Es frecuente encontrarlas por encima de 100°C, en los géiseres, chimeneas y respiraderos hidrotermales (Ehrhardt et al., 2007). La cepa 116 de *Methanopyrus kandleri* vive y se desarrolla a 122°C, (temperatura más alta registrada a la que puede vivir un organismo conocido) (Takai et al., 2008).

Como contrapunto, las Psicrófilas colonizan hábitats muy fríos. La temperatura no parece ser un impedimento para el desarrollo de las arqueas criófilas, comunes en ambientes oceánicos fríos como los mares polares (López-García et al., 2001).

Las arqueas Mesófilas viven en condiciones mucho más suaves y húmedas como los sedimentos de agua dulce (Schleper et al., 1997) o los suelos (DeLong, 1998) o los lodos de depuradora. Aún son más significativas las grandes cantidades de arqueobacterias que viven en todo el mundo en la comunidad planctónica (como parte del picoplancton) (Kamer et al., 2001) en cantidades extremadamente grandes (hasta un 40% de la biomasa microbial).

En los sedimentos que cubren el fondo marino, estos organismos forman la mayoría de células vivientes a profundidades de más de un metro dentro del propio sedimento (Teske y Sørensen, 2008; Lipp et al., 2008). Sin embargo, casi ninguna de estas especies ha sido aislada y estudiada en un cultivo puro (Giovannoni y Stingl, 2005).

En aguas altamente salinas, (halófilas) es representativo el género Halobacterium, que viven en lagos salados, sedimentos hipersalinos (Demergasso et al., 2004), superando a sus homólogos bacterianos cuando la salinidad supera al 20-25% (Valentine, 2007).

También existen arqueas especializadas en sobrevivir en medios muy ácidos o muy alcalinos (Pikuta et al., 2007). Un ejemplo de extremófila es *Picrophilus torridus*, a pH 0, lo que equivale a prosperar en ácido sulfúrico con una concentración molar de 1,2. (Ciaramella et al., 2005).

Respecto a su clasificación, en plena y constante reorganización, las características de los filamentos conocidos actualmente son:

- **Crenarchaeota o Eocyta:** Con características comunes. Generalmente son hipertermófilos, acidófilos, reductores y/u oxidantes del S y quimio-lito-heterótrofos.
- **Euryarchaeota:** Es el grupo más variado. 4 clases son metanógenas, 3 son termoacidófilas y 2 hiperhalófilas. También abundan en ambientes marinos.
- **Korarchaeota:** Son escasas y se encuentran en fuentes termales.
- **Nanoarchaeota:** Hipertermófilos o acidófilos muy pequeñas. Se considera que las nanoarqueas ARMAN con 300 nm de diámetro, son los procariontes más pequeños (Fig. 4.121).
- **Thaumarchaeota:** Son quimiolitotrofos nitrificantes de ambientes terrestres y marinos.
- **Aigarchaeota:** Propuesto en 2011, de características intermedias entre mesófilos e hipertermófilos. (Takuro Nunoura et al., 2011).

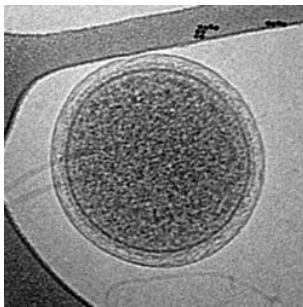


Fig. 4.121 La bacteria más pequeña conocida

La nanoarquea ARMAN (Archaeal Richmond Mine Acidophilic Nanoorganisms) una de las más pequeñas que se conocen.

De todas ellas las que se han estudiado con mayor intensidad en los suelos son las Crenarchaeota y las Euryarchaeota. Así hoy se conoce que dos filamentos de Crenarchaeotas además de ser las más abundantes en suelos naturales y agrarios, participan de manera fundamental en procesos edáficos en todo tipo de suelo: Oxidan el amonio fundamentalmente en suelos calcáreos (gracias a estar dotadas de amonio monooxigenasa (Treusch et al., 2005).

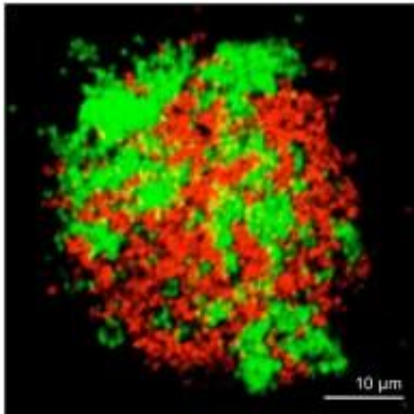


Fig. 4 122. Biofilm de Sulfolobus (arquea) (Sabrina Frols)

Esta Sulfolobus, arquea hipertermófila frente al daño ocasionado por las radiaciones UV. , responde formando comunidades multicelulares, lo que facilita la reparación del DNA al haber un mayor tipo de células con las que hacer intercambio genético.

Sin embargo, la estructura de las comunidades del suelo archaea y los factores que regulan su diversidad y abundancia siguen siendo poco conocidos (Fig. 4.122). La abundancia relativa de las arqueas, suponen un promedio del 2% a través de todos los suelos y varió de 0% a > 10% en ciertos suelos.

El patrón que relaciona la abundancia de arqueas con las características de los suelos nos indica que, por lo general hay **más Arqueas en suelos con baja relación C: N** (Tabla 4.17). Sin embargo, observamos que la relación C:N del suelo no fue la única variable correlacionada con abundancias relativas y arqueas; C:N sólo explica una parte de la variabilidad en la abundancia relativa de archaea en todas las muestras o subconjuntos de la muestra.

Como ocurre con casi todos los estudios que utilizan encuestas biogeográficas generales, es difícil determinar qué variables ambientales específicas están impulsando los patrones biológicos observados, porque muchas de las características del suelo y del sitio están correlacionados inevitablemente uno con el otro. Como C:N proporcionan un índice relativo de estado de los nutrientes del suelo, esta correlación puede sugerir la respuesta de las comunidades arqueas a los aportes de carbono del suelo.

Tabla 4.17 Correlación entre abundancia relativa de arqueas (como % de arqueas con secuencia completa de los genes de 16S rRNA y características de los suelos (Bates et al., 2011).

Propiedad / suelo	Coeficientes de correlación		
	Todos los suelos	Pradera	Bosque
Relación C:N	-0.43	- 0.55	-0.59
C orgánico total	-0.23	0.22	-0.27
N total	-0.10	0.32	-0.10
%limos + arcillas *	0,17	- 0.09	0.37

Sin embargo, es igualmente probable que estas poblaciones estén influenciados por una disponibilidad creciente de N, teniendo en cuenta el importante potencial papel de arqueas en la nitrificación del suelo, sugerida por la estrecha relación de nuestros filotipos arqueas dominantes para un gen putativo (54d9 clon) oxidante de amoníaco y estudios anteriores realizados por Leininger et al, (2006); y Nicol y Schleper, (2006).

El análisis específico vincula entre las abundancias relativas de arqueas y el nivel de N del suelo “in situ” de suelos con fertilización nitrogenada prolongada afecta a las poblaciones de arqueas, pues se encontró que los tamaños de las acerbos de N inorgánicos extraíbles (NH_4^+ y NO_3^-) mostraban una correlación significativa con la abundancia relativa de aquellas ($r = -0,39$, $p = 0,023$ y $r = -0,42$, $p = 0,015$, respectivamente) (Bates, et al., 2011) (Fig. 4.121).

Las arqueas y bacterias son bastante similares en tamaño y forma, aunque algunas arqueas tienen formas muy inusuales, como las células planas y cuadradas de *Haloquadra walsbyi*. (Fig. 4.123)

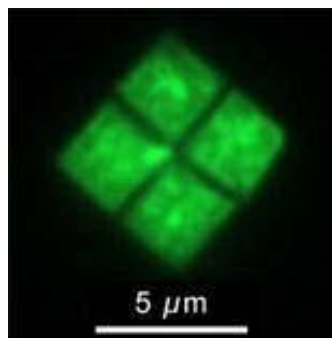


Fig. 4.123 Especie *Haloquadra walsbyi*.

Halofita rectangular, encontrada en la Península de Sinaí (1980). Tiene abundantes vacuolas intracelulares de gas, quizás para actuar como boyas y mantener su posición en una columna de agua. Es motil y tiene numerosos flagelos en superficie. Es el organismo hiperhalófilo que se conoce, Concentra sales de Mg. Tamaño entre 2 y 5 micras y 0,1 micras de grosor Walsby, A. E. 1980. A square bacterium. Nature (London) 283:69

Las arqueas extraen una variedad de recursos mucho mayor que los eucariotas, desde

compuestos orgánicos comunes como los azúcares, hasta el uso de amoníaco, (Baker y Banfield, 2003). Iones de metales o incluso hidrógeno como nutrientes. Las arqueas tolerantes a la sal (halobacterias) utilizan la luz solar como fuente de energía, y otras especies de arqueas fijan C, (Schimel 2004).

Sin embargo, a diferencia de las plantas y las cianobacterias, no se conoce ninguna especie de arquea que sea capaz de ambas cosas. Las arqueas se reproducen asexualmente y se dividen por fisión binaria, (Krieg, 2005), fragmentación o gemación; a diferencia de las bacterias y los eucariotas, no se conoce ninguna especie de arquea que forme esporas (Onyenwoke et al., 2004).

Hoy las arqueas ya se consideran una parte importante de la vida en la Tierra, jugando un papel importante en los ciclos biogeoquímicos de muchos elementos (C, N, P, S, Mn y Fe). No se conocen ejemplos claros de arqueas patógenas o parásitas, pero suelen ser mutualistas o comensales. Son ejemplos las arqueas metanógenas que viven en el intestino de los humanos y los rumiantes, donde asumen un papel primordial en los procesos de digestión.

En el ciclo del C, las arqueas metanógenas liberan H₂ y son importantes en la descomposición de la MO realizada por las poblaciones de microorganismos que actúan como descomponedores en los sistemas anaeróbicos, (depósitos de sedimentos, pantanos y en el tratamiento de aguas residuales) (Schimel, 2004). Sin embargo, el metano es uno de los gases de efecto invernadero más abundantes en la atmósfera terrestre, y constituye el 18% del total global. Es 25 veces más potente que el CO₂, como gas invernadero. Los microorganismos metanogénicos son la primera fuente de metano atmosférico, y son responsables de la mayoría de las emisiones de metano anuales mundiales. Como consecuencia, estas arqueas contribuyen a las emisiones de gases invernadero globales y al calentamiento global.

Las arqueas pueden llevar a cabo muchos de los pasos del ciclo del N, tanto reacciones desasimiladoras que eliminan N de los ecosistemas (como la respiración basada en nitratos y desnitrificación), como asimiladoras que introducen N, como la asimilación de nitrato y la fijación de N (Cabello et al., 2004).

La implicación de las arqueas en las reacciones de oxidación de amoníaco se descubrió en 2007. Estas reacciones son particularmente importantes en los océanos (Francis et al., 2007; Coolen et al., 2007). Las arqueas son también importantes en la oxidación aeróbica de amoníaco en el suelo, con producción de nitritos y consumo de O₂.

Otros microorganismos oxidan los nitritos a nitratos. Las plantas y otros organismos consumen este último (Leininger et al., 2006). En el ciclo del S, las arqueas que crecen oxidando compuestos de azufre liberan este elemento de las rocas, participando en la formación de precipitados. Otras arqueas como *Sulfolobus* producen ácido sulfúrico como producto residual, y el crecimiento de estos organismos en minas abandonadas.

Las arqueas presentan una gran variedad de vías o rutas metabólicas que son comunes a las de los otros dominios biológicos, pero utilizan variadas fuentes de energía. Así, las arqueas utilizan una forma modificada de la glucólisis (la ruta de Entner-Doudoroff), y un ciclo de Krebs completo o parcial (Kelman y Kelman, 2003). Estas semejanzas con el resto de organismos probablemente reflejan tanto la evolución temprana de estas partes del metabolismo en la historia de la vida, como su alto nivel de eficiencia (Romano y Conway, 1996). Todo ello permite agrupar a las arqueas en grupos nutricionales, según la fuente de la energía y de C. Algunas arqueas obtienen la energía de compuestos inorgánicos como el azufre o el amoníaco (litótrofos). Estas arqueas incluyen nitrificantes, metanógenos y oxidantes anaeróbicos de metano (Valentine, 2007).

En estas reacciones, se ocurren procesos redox entre compuestos, liberando energía de excitación electrónica, la cual se utiliza para satisfacer las necesidades metabólicas al generar ATP mediante la quimiósmosis (lo mismo que ocurre en las mitocondrias de las que las arqueas carecen (Schäfer et al., 1999).

Otras arqueas son fotótrofos, como las algas, protistas y bacterias, pero ninguna desarrolla una

fotosíntesis oxigénica, como las cianobacterias (Schäfer et al., 1999). Así, algunas utilizan el CO₂ de la atmósfera como fuente de C, en un proceso llamado fijación del C (son autótrofas). (Fig. 4.124)



Fig. 4.124 Bacteriorodopsina de *Halobacterium salinarum*. En el modelo se muestra el cofactor retinol y residuos implicados en la transferencia de protones (Subramaniam y Henderson, 2000).

En las arqueas, este proceso implica o bien una forma muy modificada del ciclo de Calvin, o una ruta metabólica recientemente descubierta conocida como ciclo del 3-hidroxi-propionato/4-hidroxi-butirato. Las *Crenarchaeota* también utilizan el ciclo de Krebs inverso (ciclo de Mifflin) y las *Euryarchaeota* también utilizan la ruta reductora acetyl-CoA. En estos organismos, la fijación del C es nutrida por fuentes inorgánicas de energía, en lugar de por la luz solar como es el caso de las cianobacterias. No se conocen arqueas que puedan llevar a cabo la fotosíntesis oxigénica.

Las fuentes de energía utilizadas por las arqueas para fijar el carbono son extremadamente diversas, y de la oxidación del amoníaco por parte de los *Nitrosopumilales* hasta la oxidación de H₂S o azufre elemental por parte de *Sulfolobus*, utilizando O₂ o iones metálicos como aceptor electrónico (Schäfer et al., 1999).

Las arqueas fotótrofas utilizan luz para producir energía química en forma de ATP. Las halobacterias presentan pigmentos de bacteriorodopsina o halorodopsina que al escitarse por determinadas radiaciones lumínica, provocan un flujo electrónico cuya energía facilita el funcionamiento de bombas de iones y la creación de gradientes de iones entre ambos lados de la membrana. La energía que se encierra en estos gradientes electroquímicos es posteriormente convertida en ATP por la ATP sintasa. Este proceso es una forma de fotofosforilación (Tabla 4.18).

Tabla 4.18 Tipos nutricionales del metabolismo de las arqueobacterias

Tipo nutricional	Fuente de energía	Fuente de carbono	Ejemplos
Fotótrofos	Luz solar	Compuestos orgánicos	<i>Halobacteria</i>
Litótrofos	Compuestos inorgánicos	Compuestos inorgánicos o fijación del C	<i>Ferroglobus</i> , <i>Methanobacteria</i> o <i>Pyrolobus</i>
Organótrofos	Compuestos orgánicos	Compuestos orgánicos o fijación del carbono	<i>Pyrococcus</i> , <i>Sulfolobus</i> o <i>Methanosarcinales</i>

Algunas *Euryarchaeota* son metanógenas y producen gas metano en ambientes anaeróbicos como pantanos y fondos marinos.

Este tipo de metabolismo evolucionó pronto, e incluso es posible que el primer organismo de vida libre fuera un metanógeno (Koch, 1998). Una reacción típica de estos organismos implica el uso de dióxido de carbono como receptor de electrones para oxidar hidrógeno. La metanogénesis implica una variedad de coenzimas que son únicos de estas arqueas, como la coenzima M o el (2-marcaptoetanosulfonato) (DiMarco, et al., 1990).

Otros compuestos orgánicos como alcoholes, ácido acético o ácido fórmico son utilizados como receptores de electrones por las metanogénicas. Ciertas de estas reacciones son habituales en las arqueas intestinales. El ácido acético también se descompone en CH₄ y CO₂ directamente, por

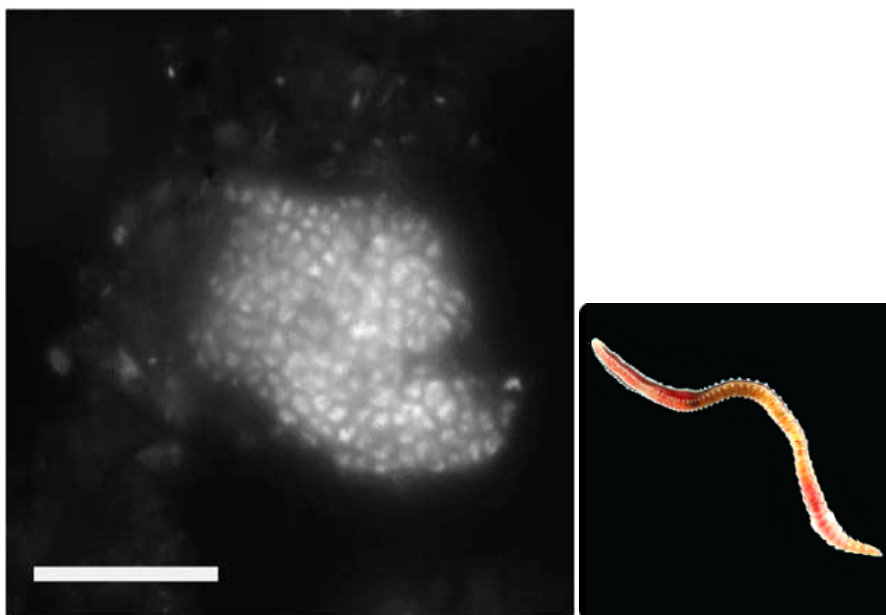
arqueas acetotrofas. Estas acetótrofas pertenecen al orden Metanosarcinales, y son una parte importante de las comunidades de microorganismos productoras de biogás (Klocke et al., 2008).

Las arqueas mantienen relaciones simbióticas con ciliados (van Hoek et al., 2000), esponjas (Preston et al., 1996) y rumiantes terrestres (Joblin, 2005).

En el fondo marino mantienen una forma doble de relación con poliquetos heterótrofos. Por un lado, las arqueas están presentes, desde la boca al ano de los poliquetos heterótrofos y consumen el metano que se produce en el fondo marino

Por otro, las arqueas sirven de alimento primario a los poliquetos como la *Dorvillea capitella* sp (Fig. 4.125) pues son fuentes de ácidos grasos de membrana, (específicos de hábitats con bajo nivel energético y alto grado de resistencia a la degradación ambiental), como el ac. pentametilicosano y el crotaceno, (moléculas similares escualeno, pero con diferente nivel de insaturación) con el que el animal puede usar la vía de síntesis de esteroides.

En los fondos marinos calizos se forman agregados anaeróbicos sintróficos de arqueas y bacterias, siendo las arqueas fuente primaria nutricional por la aportación en FAs, para su crecimiento y reproducción.



Dorvillea, capitella s.p. poliqueto marino que tiene una colonización de arqueas desde la boca hasta el ano y también las consume.

Fig. 4.125. Agregados de arqueas y bacterias sobre roca caliza, que sirven de alimento a *Dorvillea* poliqueto que está colonizado por arqueas desde la boca hasta el ano.

Agregados formados por arqueas que oxidan metano anaeróticamente ANMEs y δ -proteobacterias reductoras de sulfato. Consumen la mayoría del metano que se libera en los reservorios de las profundidades marinas a través de una oxidación anaeróbica.

Estos agregados sirven de alimento a poliquetos al poseer dos ácidos grasos poliinsaturados característicos de sistemas de bajo nivel de energía (crotaceno y pentametil-icosano y que en los anélidos actúan como el escualeno (con distinto grado de insaturación), siendo precursores de la vía de síntesis de esteroides) (Thurber et al., 2012)

4.4.5. Fungi (Hongos)

Eucariontes, aeróbicos y heterótrofos, los hongos, finalizan el proceso de degradación enzimática de las estructuras orgánicas. Para vivir se nutren captando moléculas simples de las que extraen su energía de enlace (mineralizándolas) para producir calor, ATP y quedando el resto de lo captado disponible para su metabolismo funcional, y para el desarrollo de estructuras propias que sirven de alimento a los fungívoros y para el desarrollo de agregados en el suelo.

En el paleozóico, los hongos fueron acuáticos. El primer hongo terrestre apareció, posiblemente, en el Silúrico, después de la aparición de las primeras plantas terrestres, aunque sus fósiles son fragmentarios. Los de mayor altura se desarrollaron hace 350 millones de años, (Devónico), los *Protaxites*, que alcanzaban hasta 6 m de altura. Quizás la aparición, poco después, de los primeros árboles provocó por competencia evolutiva y la desaparición de los hongos altos.

Con células microscópicas que normalmente forman largas hebras, (hifas), los hongos crecen entre las partículas del suelo, raíces y rocas, empujándolas y ordenándolas espacialmente. Las hifas, con unas pocas micras de diámetro, alcanzan una longitud muy variada, desde unas pocas células a muchos metros. Algunos hongos, como las levaduras, son células individuales.

Desde la antigüedad se dice de los hongos, vegetales, por su inmovilidad y la presencia de pared celular, a pesar de ser heterótrofos. No realizan la fijación de C, pero usan moléculas orgánicas de otros organismos, para su metabolismo. (Fig. 4.126). Hoy se sabe que están más cerca del reino animal (Animalia) que de vegetal (Plantae), y se agrupan en el mismo taxón monofilético (Opistocontos).

Fig. 4.126. Características que afectan a las setas (vulgar) o *Macromicetes* (científico).

- Carecen de tejidos diferenciados (talófitos)
- Poseen verdadero núcleo celular (eucariotas)
- Carecen de clorofila (heterótrofos)
- Presentan una alimentación por absorción (lisotróficos)
- Tienen reproducción sexual y asexual por esporas
- Desarrollan estructuras somáticas, ramificadas generalmente y filamentosas
- Sus paredes celulares contienen quitina y/o celulosa, manano y glucano

Sintetizan lisina: aminoácido con alta carga de N



Pero junto a estos, existen otras formas de tamaño más pequeño, con frecuencia microscópicas, los *Micromicetes*

A veces se consideran como hongos sólo a los que forman estructuras de buen tamaño,

macroscópicas, que en ocasiones tienen colores y formas llamativas, pero los micromicetos también desarrollan importantes funciones:

Los hongos son los seres más resilientes en el ámbito de los eucariotas porque:

- Prosperan sobre una gran variedad de compuestos
- Son capaces de ocupar hábitats, aparentemente inhóspitos, como el interior de los glaciares o las aguas ácidas.
- Algunos son extremófilos:
 - son poco sensibles a pH ácido, pero les afectan los alcalinos territorio de las bacterias
 - resistentes a altas concentraciones osmóticas (suelos salinos= halófitos de; (glucosa=en jaleas y mermeladas)
 - resistentes a umbrales térmicos fríos (inferiores a los de las bacterias) hay hongos típicos de los refrigeradores,
- Otros se asocian para sobrevivir generando los líquenes (con algas) para colonizar rocas y evitar la prelación de insectos, o a raíces (micorrizas)

Lo que permite la expansión territorial del vegetal o evitando la acción tóxica de algún macronutriente (caso del aluminio) que supera el dintel umbral de toxicidad debido a edafogénesis específicas.

Aspectos estructurales de los hongos.

- No todos los hongos son multicelulares, algunas levaduras son unicelulares. Los hongos multicelulares filamentosos se llamaban mohos
- Las células fúngicas tienen pared celular como las vegetales, pero son heterótrofas como los animales. Las células de la mayoría de los hongos tienen paredes celulares flexibles de quitina aunque la estructura de los hongos multicelulares, se mantuvo mucho más simple que la de las plantas superiores y animales.
- Los hongos no presentan tejidos u órganos verdaderos. Los organismos se conforman en filamentos llamados hifas (con excepción de las levaduras). La mayoría de las hifas están formados por cadenas de células individuales.
La estructura filamentosa proporciona una específica y amplia superficie para la absorber nutrientes: las hifas forman una estera entrelazada = micelio de filamentos individuales (= hifas).
- El micelio representa el organismo individual.
- Los hongos son organismos sin forma clara: siempre creciente y cambiante.
- La parte vegetativa de la mayoría de los hongos es el micelio, que se encuentra oculta en el interior de soporte trófico al que están atacando y del que capta nutrientes con sus hifas.

Cuando el espacio de crecimiento es limitado, el hongo asume la forma de su soporte trófico. Cuando espacio y recursos son muy grandes, el micelio puede alcanzar grandes dimensiones (Una *Armillaria ostoyae* (Estado de Washington) ocupa 2,5 millas cuadradas (abarca tres condados), probablemente tiene 1000 años de edad, un peso de 100 toneladas y puede ser el organismo más antiguo y grande de la Tierra.

4.4.5.1. Partes de un hongo: Hifa, conidióforo, fiálide, conidia y septos.

Los hongos pueden ser unicelulares o pluricelulares, aunque frecuentemente en la misma especie se observan fases de uno y otro tipo.

La pared celular es rígida, con un componente polisacaroídico (mananos, glucanos y quitina) asociado íntimamente con proteínas. Tienen una membrana plasmática (donde predomina el ergosterol en vez de colesterol como estabilizador), núcleo, cromosomas (generalmente los fungicos son haploides), y orgánulos intracelulares. Aunque ningún hongo es estrictamente anaeróbico, algunos pueden crecer en condiciones próximas a la anaerobiosis.

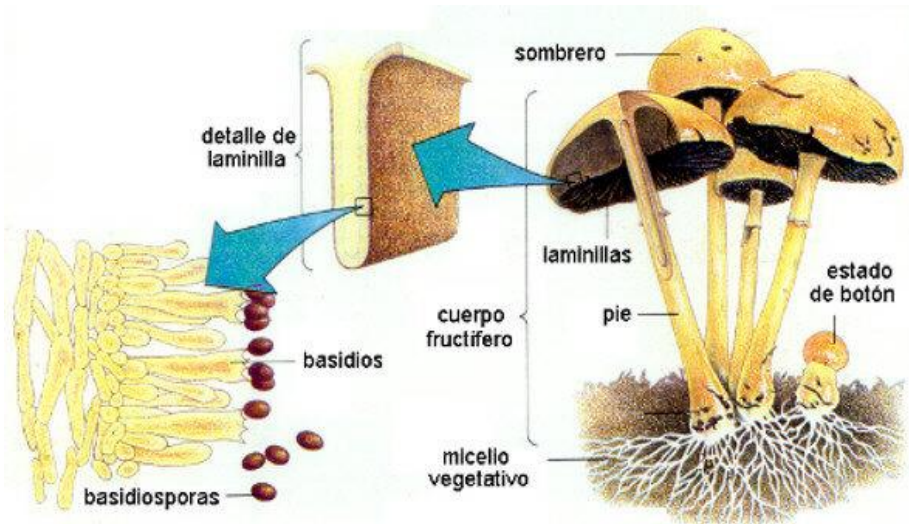


Fig.4.127. Partes que conforman un macromiceto. (www.hiperbiologia.net/fungi/fungiclas.htm)

Los hongos se presentan bajo dos formas principales: hongos filamentosos (antiguamente llamados "mohos") y hongos levaduriformes. Una característica, usada como escalón evolutivo, es la presencia/ausencia de paredes transversales (septos) en las hifas. En ciertos grupos de hongos, (los más primitivos), no se observan septos, excepto en la base de los órganos reproductores o para separar porciones viejas de las hifas. En estas formas no septadas, las hifas contienen numerosos núcleos en una masa común de citoplasma, por lo que se denominan cenocíticas.

El cuerpo de un hongo filamentosos tiene dos partes: reproductiva (condiciona su supervivencia) y vegetativa (capta, retiene y distribuye nutrientes). La vegetativa, (haploide y generalmente sin coloración), está compuesta por filamentos llamados hifas (usualmente microscópicas); un conjunto de hifas conforma el micelio (usualmente visible) (Fig.4. 127).

La hifa está formada por una pared delgada, transparente, tubular, llena o interiormente tapizada por una capa de protoplasma de grosor variable. Generalmente todo el cuerpo de un hongo está basado en filamentos uniseriados, ramificados. En los hongos superiores (Macromicetos) la parte recolectada no es más que el órgano de reproducción del hongo, llamado carpóforo (Deacon 1988).

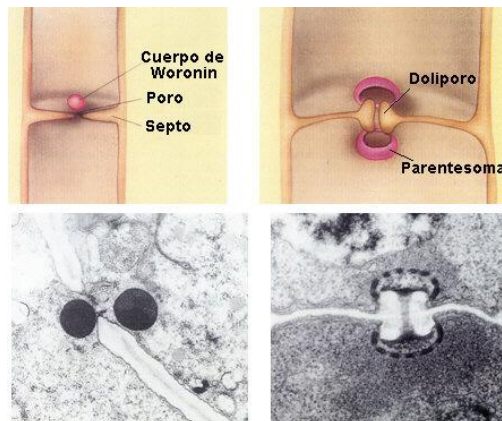
Los hongos levaduriformes (levaduras) son siempre unicelulares, de forma casi esférica, no pudiéndose hacer distinción entre el cuerpo vegetativo y el reproductivo (Fig. 4.128).



Fig 4.128. Colonias miceliares (www.unl.edu/harrislab/aspergillus2.jpeg)

Los septos (simples o complejos) se forman por crecimiento centrípeto. Algunos forman una placa continua, otros dejan un poro o varios. Cada poro establece una conexión entre células adyacentes por donde pueden pasar orgánulos. Los Ascomycetes exhiben normalmente un septo simple con un poro, a ambos lados del cual pueden observarse sendos "cuerpos de Woronin". Los Basidiomycetes también tienen septos con un poro, pero aquí el poro exhibe una prolongación en forma de barril, (doliporo) y generalmente a ambos lados de este, se observa una especie de capuchón, denominada "parentesoma" (Fig. 4.129).

Fig 4.129. Septo y parentesoma (www.biologia.edu.ar/fungi/image-hongo/septos.jpg)



El crecimiento de las hifas es apical. El ápice presenta gran número de vesículas citoplasmáticas que provienen inicialmente del retículo endoplasmático, pasan a los dictiosomas y luego son liberadas en el ápice, para fusionarse con la membrana plasmática y liberar su contenido hacia la región de la pared. En la mayoría de los casos el crecimiento es monopodial, con dominancia apical. También existen ramificaciones dicotómicas.

La mayoría de las estructuras fúngicas están formadas por agregación de hifas. Esta agregación puede dar lugar a los rizomorfos, comunes en Basidiomycetes, Ascomycetes y Deuteromycetes. Es una agregación paralela de hifas, generalmente indiferenciada, aunque en algunos casos puede distinguirse una corteza y una médula.

El micelio usualmente visible de los hongos superiores es el denominado micelio secundario, donde cada célula contiene dos núcleos haploides genéticamente distintos (dicarionte heterocariótico).

El micelio es dicariótico, y se distingue del micelio primario (monocariótico) que tiene segmentos con un solo núcleo, haploide (genéticamente idénticos entre células). También puede

haber micelio secundario dicariótico, pero con núcleos genéticamente idénticos, por lo que se lo llama micelio homocariótico.

Por último, también son agregaciones de hifas los cuerpos reproductivos más o menos masivos de los hongos superiores (Ascocarpus y Basidiocarpus).

4.4.5.2. Clasificación de Fungi

La taxonomía de los hongos se encuentra en un estado de rápida modificación, especialmente debido a los recientes conocimientos basados en comparaciones de ADN, que a menudo transfieren las asunciones de los antiguos sistemas de clasificación.

No hay un sistema único plenamente aceptado en los niveles taxonómicos más elevados y hay cambios constantes de nombres en cada nivel, desde el nivel de especie hacia arriba y, según el grupo, también a nivel de especie y niveles inferiores.

Hay lugares en Internet (Index Fungorum, ITIS y Wikispecies) que registran los nombres preferidos actualizados (con referencias cruzadas a sinónimos antiguos), que no siempre concuerdan entre sí.

REINO	DIVISIÓN	SUBDIVISIÓN	CLASE	ORDEN
Fungi	Eumycota	Basidiomycotina	Hymenomycetes	Agaricales
				Aphylophorales
				Tremellales
			Gasteromycetes	Hymenogasterales
				Lycoperdales
				Nidulariales
				Phallales
				Podaxales
				Tulostomatales
		Ascomycotina	Dyscomycetes	Heliotales
				Pezizales
				Tuberales
			Pyrenomycetes	Cordyceps
				Hypomyces
				Podostroma
Xylaria				
Daldinia				

Los hongos presentan una sorprendente variabilidad morfológica, dada no sólo por el aspecto sino por las dimensiones y características. Así, son hongos los protaxites de 6 m de altura, también lo son los mohos y levaduras, las setas (nombre que se da con precisión a los hongos macroscópicos comestibles que crecen sobre el suelo), las subterráneas trufas o los casi microscópicos, como el oidio o los de la tiña u otras micosis (ptiriasis, etcétera), la roya...

4.4.5.2.1. Clasificación clásica.

Hongos ameboides o mucilaginosos (grupo que más se aleja de los hongos, cuya posición taxonómica es aún muy discutida).

- **Mixomicotes** (división Myxomycota) (Fig.4.130)



Fig.4.130 Algunos Mixomicetos (Atlas of Soil Biodiversity)

- **Plasmodioforomicotes** (división Plasmodiophoromycota) (Fig.4.131)

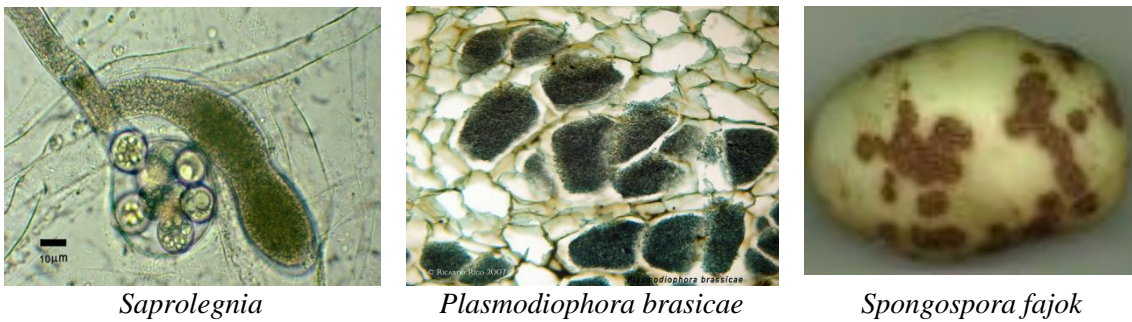


Fig.4.131 Algunos Plasmodioforomicetos(eussoils.jrc.ec.europa.eu)

Hongos lisotróficos o absorbotróficos:

- **Pseudohongos u oomicotes** (división Oomycota) (Fig.4.132).

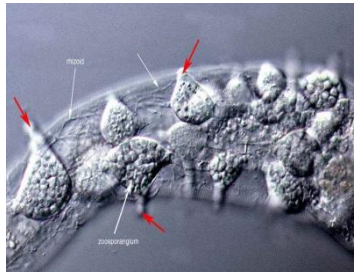


Fig.4.132 Algunos oomicetos(eussoils.jrc.ec.europa.eu)

- **Quitridios** (división Chytridiomycota) degradan quitina. Atacan insectos y nematodos (Fig 4.133)



Esporas móviles típicas



Catenaria anguillulae ataca nematodos



Physoderma maydis ataca a la hoja de maíz

Fig. 4.133 Algunos Chytridios(eussoils.jrc.ec.europa.eu)

Hongos verdaderos o eumicotes (división Eumycota):

- **Zigomicetes (clase Zygomycetes) (Fig. 4.134)**



Pilobolus longipes lanzador de esporas



Rhizopus stolonifer ataca a la fresa



Apophysinyces elegans acción lesiva en humano

Fig.4.134. Algunos zigomicetos(eussoils.jrc.ec.europa.eu)

- **Ascomicetes (clase Ascomycetes) Hongos del suelo (Fig. 4.135)**



Morchella esculenta



Sarcocypha coccinea



Fig. 4.135. Algunos ascomicetos(eussoils.jrc.ec.europa.eu)

- **Hongos imperfectos (clase Deuteromycetes)** Parasitan plantas y animales (Fig. 4.136)

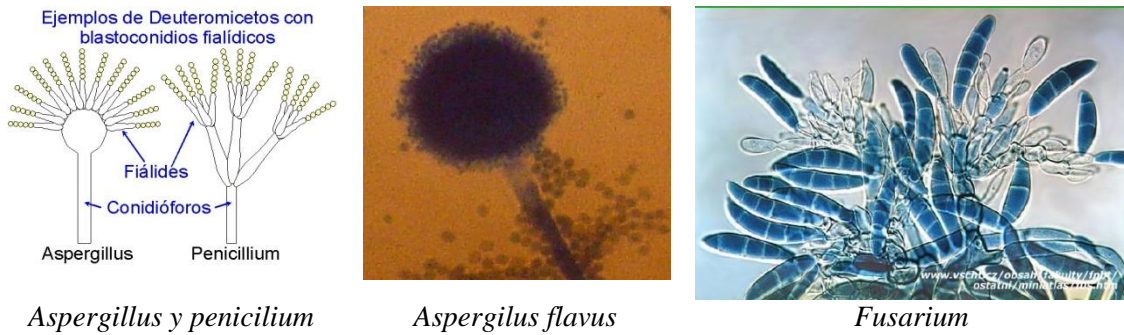


Fig. 4.136. Algunos deuteuomicetos(eusoils.jrc.ec.europa.eu)

- **Basidiomicetes (clase Basidiomycetes)** Hongos del suelo (Fig. 4.137)



Fig. 4.137. Algunos basidiomicetos(eusoils.jrc.ec.europa.eu)

Myxomycetes: Con los datos moleculares actuales, se engloban dentro del reino Protozoa. Su modo de reproducción es por esporas, y su pared celular bien diferenciada les sitúa con los hongos.

Su fase somática les dota de una estructura y fisiología típicamente animal que los aleja de ellos.

Presentan una fase vegetativa de forma ameboide. Pueden ser unicelulares, pluricelulares, pseudoplasmodiales o plasmodiales auténticos. (Fig. 4.138)

La nutrición la realizan por fagocitosis. Se les encuentra viviendo sobre materiales diversos: hojas, restos de ramas, madera podrida, etc., fagocitando pequeños organismos. Pueden formar:

- masas gelatinosas móviles (plasmodios),
- fructificaciones, frecuentes en la naturaleza y que sirven, junto a otros caracteres, para diferenciar las distintas especies.



Stemonitis axisifera

Exidia glandulosa

Arcyrlam denudata

Fig. 4.138. Algunos mixomicetos(eusoils.jrc.ec.europa.eu)

Si en las plantas se trata de seguir un orden natural, agrupándolas según las estructuras involucradas en la reproducción sexual, en los hongos también. Se aplican estos criterios para identificarlos y clasificarlos, siendo necesario contar con este tipo de estructuras; en caso contrario, al hallarse solamente estructuras relacionadas con la reproducción asexual, tradicionalmente se los clasificaba como Deuteromycetes.

Su ciclo de vida presenta una fase móvil y amorfa (mixameba). Según las condiciones de hidratación del medio pueden inter-convertirse con una fase flagelada (1 ó 2 flagelos) formando células en enjambre. Cuando las condiciones son óptimas pueden reunirse de a dos para formar un cigoto, que puede ser primero flagelado y luego ameboide. Luego este produce un plasmodio plurinucleado. Al llegar a la madurez se convierte en uno o más esporóforos típicos.

Oomycetes conforma el otro gran grupo, que también siempre resultó complejo para clasificarlo, pues tiene como principal diferencia la presencia de celulosa en sus paredes. Además en su ciclo (también atípico), aparecen esporas sexuales móviles con un par de flagelos: uno anterior en forma de cepillo y otro posterior en forma de látigo. No son verdaderos hongos, sino protistas con distintos parentescos cuyas adaptaciones hicieron confundirlos con hongos.

Hongos flagelados (Pseudofungi): La biología molecular permite incluirlos dentro del reino Chromista junto a varios grupos de algas como las diatomeas, los silicoflagelados y las algas pardas. Entre sus características se encuentra que:

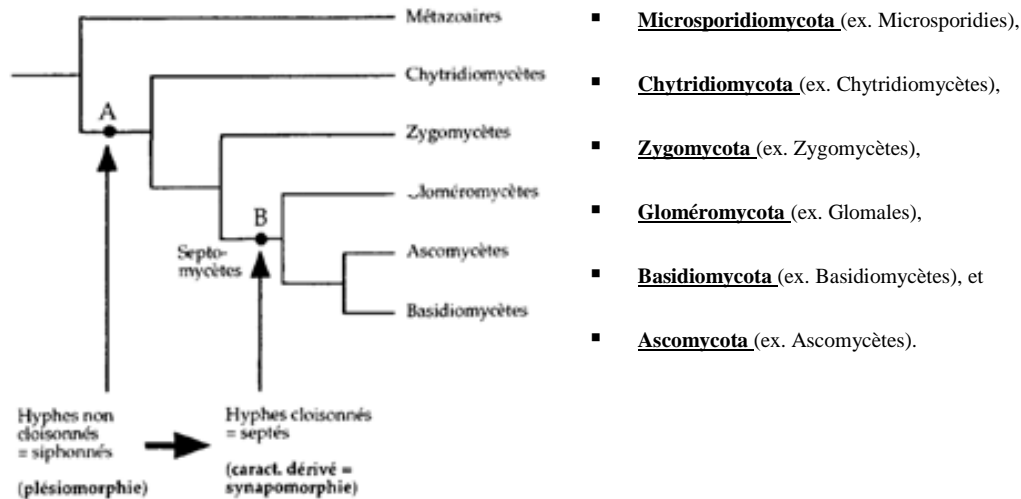
- Son organismos acuáticos y, en los representantes menos evolucionados, el talo es microscópico y uninucleado, mientras que en los superiores se halla más desarrollado, es ramificado y plurinuclear y constituye una estructura cenocítica (sifones).
- Algunos son parásitos obligados que pasan todo su ciclo de vida en un hospedante terrestre y dependen del viento para la diseminación de sus esporas o de sus esporocistos,
- Forman zoosporas con dos flagelos (a veces solo uno), las hifas todavía carecen de tabiques y las paredes celulares son de naturaleza celulósica.
- Son lisotróficos
- Son parásitos: producen enfermedades:
 - *Phytophthora infestans*, “podredumbre o tizón de la patata”
 - *Peronospora destructor* “mildiú de la cebolla”
 - *Plasmopara vitícola*: “mildiú de la vid”;

Los hongos Verdaderos (Fungi): Son organismos lisotróficos, con paredes celulares de quitina, hifas septadas tabiques más o menos complejos y, salvo excepciones, sin elementos móviles. Sus paredes celulares están compuestas principalmente de quitina.

4.4.5.2.2. Clasificación en base a los datos moleculares:

Por razones prácticas, como se hace aún en la bibliografía básica, se siguen considerando a "todos" los grupos tradicionales de "hongos", con su clasificación apenas modificada. También al referirse a los grandes grupos, es común que se continúe utilizando la terminología de Clase (V.g.: Ascomycetes, Basidiomycetes, Zygomycetes) incluyendo lo que ahora corresponde a los distintos Phylum. (Tabla 4.19).

Tabla 4.19 Clasificación de los hongos según su árbol genético



Chytridiomycota conservan todavía elementos con 1 flagelo.

- *Allomyces* presenta dos generaciones independientes: gametófito y esporófito. Su reproducción sexual no ha progresado hasta la oogamia,
- Otros tienen ciclos monogenéticos y son oógamos.

Zygomycota–(mohos), de hábitat casi estrictamente terrestres y su talo agrupa a los que presentan sifones.

- Sus elementos reproductores no son flagelados.
- Reproducción sexual por unión de gametocistes con formación de una zigóspora.
- Algunos sintetizan productos económicamente útiles como ácido fumárico, láctico, cítrico, etc.,
- Ciertas especies pueden:
 - vivir a temperaturas cercanas o inferiores al punto de congelación y se encuentran con frecuencia sobre carne u otros alimentos conservados a baja temperatura.
 - parasitar débilmente frutas y verduras almacenadas.
 - causar infecciones en humanos, afectando al sistema nervioso central, al pulmón o al intestino grueso, (*Mucor*, *Rhizopus* y *Absidia*...).

Basidiomycota: Caracterizada la formación, en la parte externa del Basilio, de una célula fértil llamada basidio. Normalmente se forman tetradas, por medio de un esterigma (prolongación del

ápice del basidio), desde donde son expulsadas violentamente, por lo que reciben el nombre de balistosporas. En Gasteromycetes esta expulsión violenta no ocurre, llamándose estatismosporas.

El predominio del estado diploide que en vegetales superiores y animales se debe a un sincarión (núcleo diploide), en los hongos se debe a un dicarión (dos núcleos haploides). Los verdaderos basidiomicetos (unas 22.000 especies) incluyen las formas que se conocen como setas, hongos en sombrilla, bejines, yesqueros, etc., así como los carbones, las royas y los hongos gelatinosos.

Como las ascosporas, las basidiosporas son el resultado de plasmogamia, cariogamia y meiosis. Estos dos últimos procesos se realizan en el basidio y en cada uno de ellos se produce un número determinado de basidiosporas, generalmente cuatro.

Ocupan todas las regiones del globo aunque prefieren las templadas y cálidas. Pueden ser parásitos, saprófitos, simbioses y algunos son coprófagos. Incluyen muchas especies dañinas, como los carbones y las royas, que son parásitas. Otras son útiles, apreciadas como comestibles, si bien para alimento sólo se cultivan unas pocas especies como el champiñón *-Agaricus bisporus-*. También existen setas venenosas.

El cuerpo principal del hongo es en realidad un micelio bien desarrollado que, por lo general, pasa inadvertido. Las hifas son microscópicas, pero en conjunto se las puede ver sin ayuda de lentes, formando un micelio que es generalmente blanco, amarillo vivo o anaranjado y que a menudo crece en forma de abanico. Presenta tabiques que llevan poros en forma de tonel y además existe una doble membrana curva a cada lado del tabique que se denomina parentosoma. Así, en conjunto, el poro es muchísimo más complejo estructuralmente que el que presentan los ascomicetos, que es un simple agujero del tabique. A pesar de esta complejidad, el poro permite el paso de los núcleos de unas células a otras permitiendo así su dicarionización completa.

Basidiomicetos: la mayoría de sus micelio pasan por tres estados de desarrollo:

- | |
|--|
| <ul style="list-style-type: none">• El micelio primario se desarrolla a partir de la basidiospora y cuando está formado es monocariótico, uninucleado, y puede multiplicarse por conidios o por oídios. |
| <ul style="list-style-type: none">• El micelio secundario se caracteriza porque es dicariótico y tiene en general restos de las hifas. Comienza cuando se fusionan los protoplastos de dos células compatibles uninucleadas sin que haya cariogamia. |
| <ul style="list-style-type: none">• El micelio terciario está representado por los “tejidos” especializados que se originan para formar los cuerpos fructíferos; sus células son también binucleadas. |

Las variaciones de la reproducción sexuada son numerosas y conciernen a los fenómenos de homo o heterotalismo, que se refieren a la posible compatibilidad entre micelios y a las modalidades de conjugación entre dos micelios o elementos compatibles. Para la reproducción, los basidiomicetos logran la fase dicariótica (por somatogamia o por espermatización, pues la mayoría carece de órganos sexuales); no hay gametos especiales ni gametocistes y las hifas somáticas y los oídios realizan esas funciones. No obstante, las royas presentan espermacios especializados e hifas receptoras cuya única función es la reproducción sexual.

En los grupos más evolucionados es probable que no se produzca la plasmogamia, como acabamos de señalar, pues las basidiosporas son binucleadas y al germinar, los dos núcleos pasan al tubo germinativo y se dividen conjugadamente dando lugar a un micelio dicariótico. De este modo el micelio primario ha desaparecido del ciclo de vida y con él las células que funcionan sexualmente en el proceso de la plasmogamia.

En contraste con esta desaparición del proceso sexual típico, (muy enmascarado a la vez morfológica y fisiológicamente), es preciso apuntar que las estructuras de fructificación llegan al más alto grado de complejidad y diversidad de formas en los hongos. Además, la eficacia

Llega a proporciones gigantescas. Por ejemplo un sólo carpóforo de *Fomes fomentarius* (hongo yesquero) produce durante un verano de 9 a 18 millones de basidiosporas; como vive al menos 20 años y su himenio se renueva cada año, forma durante su vida un total de 180 a 360 mil millones de basidiosporas a partir de un sólo proceso sexual inicial. Es sin duda la aparición de un estadio diploide independiente lo que ha hecho posible el desarrollo de los basidiomicetos superiores y mientras que el predominio del estado diploide en vegetales superiores y animales es debido a un sincarión (un núcleo diploide), en los hongos es debido a un dicarión (dos núcleos haploides).

Para asegurar la nutrición del estado dicariótico y, heterocariótico del micelio secundario, una buena parte de los Basidiomycetes presentan una estructura peculiar denominada fíbula, la cual asegura que cada célula hija resultante, tenga la combinación original de núcleos distintos y compatibles. También aquí encontramos organismos que pueden habitar los más variados ambientes y vivir como saprófitos, parásitos y simbioses.

Ascomycota: Son terrestres, y ocupan hábitats muy diversos durante la mayor parte del año. Se conocen unas 32.000 especies. En general, tienen dos fases distintas: la de formación del asco o estado sexual; también llamado estado perfecto y la conidial o asexual, designada como el estado imperfecto.

En el esporocisto (asco), principal carácter que distingue a este grupo, tiene lugar la división reduccional formándose las esporas meióticas (ascosporas). Presentan además el micelio septado, aunque el tabique sea estructuralmente sencillo y carezca de células flageladas.

Estructuras somáticas:

- algunos (levaduras) son unicelulares o producen un falso micelio.
- otros poseen micelio desarrollado, que se compone de hifas septadas, con alto % de quitina en sus paredes y células a menudo uninucleadas.
- Pueden formar estructuras más o menos compactas como las masas estromáticas y los esclerocios, o bien cuerpos fructíferos de morfología variada.

Según especie y condiciones ambientales la reproducción asexual puede realizarse por fisión o gemación (como en las levaduras). También por fragmentación accidental del micelio y la formación de oídios y clamidosporas, pero la mayoría forman conidios. El desarrollo conidial ha alcanzado su punto culminante en este grupo como lo indica la gran variedad de formas que producen.

La reproducción sexual se realiza por la unión de dos elementos compatibles, formación de células dicarióticas y ascósporas. Es muy frecuente que se formen cuerpos fructíferos que reciben el nombre genérico de ascocarpos o ascomas. En general presentan dos partes: una capa más o menos gruesa, estéril, constituida por las hifas monocarióticas, que recibe el nombre de peridio, y una zona fértil (himenio) donde se encuentran los ascos, mezclados por lo general con paráfisis, que son filamentos monocarióticos colocados entre ellos y que favorecen la diseminación de las ascosporas.

Si bien existen ciertos ascomicetos del tipo de las levaduras, que carecen de cuerpo fructífero, la mayoría presentan un ascocarpo desarrollado, del que pueden diferenciarse los siguientes tipos:

- Cleistotecio cuando es totalmente cerrado.
- Peritecio que es más o menos piriforme y provisto de un poro, el ostiolo, por el cual pueden quedar en libertad las ascósporas.
- Apotecio cuando es abierto, tiene forma de copa o plato y en el que el himenio está directamente en contacto con el exterior.

Generalmente los ascos son alargados, claviformes o cilíndricos y pueden ser pedicelados o sésiles; pueden originarse en fascículos y extenderse como un abanico o formarse a diversos

niveles dentro del cuerpo fructífero, entre otras variaciones. En general, se reconocen tres tipos de ascos:

- Prototunicados, cuya pared es delgada y sin estructuras especiales, liberando las esporas por rotura o delicuescencia,
- Unitunicados, con la pared relativamente delgada constituida por dos estratos que forman lo que parece ser una pared única y las esporas son liberadas por el ápice,
- Bitunicados, si presentan dos estratos distintos en la pared, uno externo rígido y otro interno elástico, de forma que en la madurez la pared externa se rompe cerca del extremo, la pared interna se estira y las ascósporas son arrojadas con fuerza al exterior.

Los ascos pueden presentar un opérculo, o un aparato apical que permita la salida de las ascosporas, lo cual sucede a través de un poro o una hendidura entre otras estructuras. Una vez liberadas las ascosporas, son transportadas por el viento, el agua o los insectos. Pueden variar, en tamaño (desde muy pequeñas hasta una longitud de más de mil micras), en la forma, (desde globosas hasta filamentosas), en el color, (desde incoloras hasta negras), y en el número de células, (desde una hasta muy numerosas). Las características de las ascósporas son importantes para la identificación de los diferentes géneros y especies.

4.4.5.2.3. Clasificación por su impacto económico, sanitario y medio ambiental

Unos son saprófitos y viven sobre el suelo o sobre los troncos en descomposición, produciendo cuerpos fructíferos grandes, de fácil observación; y unos pocos, son totalmente hipogeos. Participan degradando estructuras y macromoléculas.

Otros son parásitos vegetales, tan pequeños que sólo se ponen de manifiesto por los efectos que producen sobre ellas, como puede apreciarse con *Taphrina deformans* (endomicetos) que produce la “lepra o abolladura” del melocotonero y otros frutales de hueso. En cítricos el *P. italicum* (moho azul) o *P. digitatum* (moho verde); un buen número atacan telas y cueros; los esclerocios de *Claviceps purpurea* contienen alcaloides tóxicos que se emplean en farmacia.

Algunos tienen el interés de servir de condimento y alimento (morquetas, trufas, etc.).

Las levaduras tienen múltiples aplicaciones en procesos de fermentación. Mientras la levadura del vino (*Saccharomyces ellipsoideus*) se presenta también en estado silvestre en la uva, las de la cerveza (*S. cerevisiae* y *S. carlsbergensis*), con numerosas razas, sólo se conocen como “cultivadas” empleándose también en la panificación. Muchas de ellas se seleccionan y modifican genéticamente, para que realicen una fermentación orientada a conseguir un producto determinado. Así, algunos *Penicillium* se emplean en la fabricación de ciertos tipos de quesos (*P. roqueforti*, *P. camemberti*):

Por el contrario *Aspergillus flavus* y otras especies producen aflatoxinas (cancerígenas):

La sistemática actual es relativamente compleja pero siguiendo una ordenación más didáctica se consideran dos clases:

- Endomycetes (levaduras y afines), donde el micelio es escaso o no existe y no forman ascocarpos ni micelio dicariótico (excepto en Taphrinales)
- Ascomycetes, con cuerpos fructíferos de diferentes formas y tamaños. En los ascomicetos con cleistotecios las ascosporas sólo quedan en libertad cuando estos se desintegran. Muchos son parásitos de plantas superiores en las que causan enfermedades conocidas con el nombre de “mildeu pulverulento”, “cenicillas”, “polvillos”, etc., debido a la cantidad de oídios que producen en la superficie del hospedante.

Algunas especies se encuentran entre las más destructoras que se conocen como es el caso de *Uncinula necator* que ataca la vid y que, en condiciones propicias, puede ocasionar la destrucción de toda la cosecha de una región. Presenta el cleistotecio con unos apéndices uncinados, ganchudos en el ápice, claramente distintos de otros géneros que los tienen bulbosos en la base o ramificados en el ápice, como sucede en *Microsphaera*.

Deuteromycota, Hongos mitóticos o anamórficos con reproducción sexual no definida. Hongos imperfectos, unas 15.000 especies, la mayoría podría pertenecer a los ascomicetos y salvo algunas levaduras esporógenas incluidas en este grupo.

- No se sabe a ciencia cierta si no se ha observado aún la fase sexual o si el hongo ha perdido la capacidad de formar órganos reproductores para dicha fase.
- Puede suceder que ciertas especies nunca hayan tenido una reproducción sexual típica; de hecho existe en estos organismos un ciclo de reproducción “parasexual”, con meiosis ocasionales y varios tipos distintos de núcleos en su talo, tanto haploides como diploides.
- el talo de estos hongos está constituido por hifas bien desarrolladas, tabicadas y ramificadas.
- Se clasifican según se forman los conidios.
- Muchos son saprófitos, pero hay otros parásitos que causan enfermedades en plantas (*Fusarium*, *Botrytis*, etc.), animales y hombre. Algunos son alergénicos: *Alternaria* o *Cladosporium*...

4.4.5.3. Los hongos y sus formas de reproducción

En general, los hongos se reproducen sobre todo por medio de esporas, las cuales se dispersan en un estado latente, hasta que se hallan condiciones favorables para su germinación. Cuando esto ocurre, la espora germina, surgiendo de ella una primera hifa, por cuya extensión y ramificación se va constituyendo un micelio. La velocidad de crecimiento de las hifas de un hongo es verdaderamente espectacular: en un hongo tropical llega hasta los 5 mm por minuto.

Las esporas de los hongos se producen en esporangios, ya sea asexualmente o como resultado de un proceso de reproducción sexual. En este último caso la producción de esporas es precedida por la meiosis de las células, de la cual se originan las esporas mismas. Las esporas producidas a continuación de la meiosis se denominan meiosporas. Como la misma especie del hongo es capaz de reproducirse tanto asexual como sexualmente, las meiosporas tienen una capacidad de resistencia que les permite sobrevivir en las condiciones más adversas, mientras que las esporas producidas asexualmente cumplen sobre todo con el objetivo de propagar el hongo con la máxima rapidez y sobre la mayor extensión posible.

El micelio vegetativo de los hongos, o sea el que no cumple con las funciones reproductivas, tiene un aspecto muy simple, porque no es más que un conjunto de hifas dispuestas sin orden.

3-a) Una clasificación al uso, de los hongos del suelo por motivos morfológicos y reproductivos.

En cuanto a su clasificación, respecto a la forma de reproducción de los hongos presentes en el suelo, hay una amplia información sobre los géneros y especies. Aunque la micobiota dominante no es el total, la mayoría de los aislados en medios de cultivo sólidos son Hyphomycetes y Zygomycetes. Los Hyphomycetes generan esporas asexuales. Los géneros de esta clase, tienen micelio septado, sus conidios son esporas asexuales y se forman sobre estructuras llamadas conidióforos. Los Zygomycetes generan esporas tanto sexual como asexualmente. Los géneros frecuentes aislados en los suelos, con los métodos convencionales, son de importancia en la degradación y mineralización de la materia orgánica vegetal.

1. **Hyphomycetes.** No se conoce su estado sexual, forman un micelio con esporas en ramas especiales o esporóforos que **no producen esporas**, ejemplos: *Alternaria, Aspergillus, Botryotrichum, Botrytis, Cladosporium, Curvularia, Cyindrocarpon, Epicoccum, Fusarium, Fusidium, Geotrichum, Gliocladium, Gliomastix, Graphium, Helminthosporium, Humicola, Metarrhizum, Monilia, Myrothecium, Paecilomyces, Penicillium, Rhizoctonia, Scopulariopsis, Stachybotrys, Stemphylium, Trichoderma, Trichothecium, Verticillium.*
2. **Coelomycetes.** No se conoce su estado sexual, las esporas se ubican en **picnidios o acérvulos**. Ejemplo: *Coniothyrium, Phoma.*
3. **Zygomycetes.** Las esporas sexuales o **zigosporas** ejemplos: *Absidia, Cunninghamella, Mortierella, Mucor, Rhizopus, Zygorhynchus.*
4. **Pyrenomycetes.** Tienen esporas sexuales o **ascosporas**. Ejemplos: *Chaetomium, Thielavia.*
5. **Oomycetes.** Poseen células móviles biflageladas llamadas **zoosporas**, en el estado sexual son **oosporas** ejemplo: *Pythium.*
6. **Chytridiomycetes.** Poseen **zoosporas** uniflageladas (**oosporas**). Por lo común se les conoce como **chitridios**
7. **Hymenomycetes o basidiomicetos.** Las esporas sexuales se llaman **basidiosporas**.
8. **Acrasiomycetes.** Tiene una fase ameboide de vida libre la cual, al combinarse, forma un pseudoplasmodio.

Los hongos que forman setas comunes en bosques, pastizales, etc. tienen una actividad que se regula por la disponibilidad de C orgánico, la humedad y la temperatura. La investigación fisiológica de los hongos superiores en la mineralización de la lignina de la madera, en el suelo son: *Agrocybe, Ceratobasidium, Coniophora, Yphodontia, Marasmius y Pistillaria* (Bogan y Lamar, 1996; Cobb et al., 1997; Peña-Cabriales y Valdés, 1975; Hammel et al., 1986).

Los *Chytridiomycetes* se cultivan con cebos de queratina, quitina o celofán que favorecen el desarrollo de un número limitado de chitridios que tienen afinidad por estos compuestos. Los géneros comunes mas son: *Chytridium, Chytriomycetes, Karlingiomyces, Nowakowskiella, Olpidium, Rhizophyctis y Rhizophydium.*

Los *Acrasiomicetros* son hongos mucilaginosos multicelulares que conforman un grupo singular del suelo. En una etapa de su ciclo de vida existen como una amiba individual con semejanza con las verdaderas. Estas se unen formando un cuerpo fructífero en el cual el hongo genera esporas, que dan lugar a la amiba móvil en ambientes favorables. Para demostrar su existencia se utilizan bacterias; el medio de cultivo es una bacteria comestible, por este método se detectan los hongos mucilaginosos comunes en suelos forestales poco comunes en pastizales, pero si en los bosques de zonas templadas en las capas de MO, en las hojas.

El número de individuos detectado por la CVP, varía de 100 a 2.500/g de suelo, ocasionalmente se registra de 20.000/g en los suelos de bosques. Los géneros dominantes son: *Acrasis, Acyostelium, Dictyostelium y Polysphondylium.*

3-b). Número de esporas y sus formas de dispersión.

El número de esporas se producen con frecuencia son enormes: por ejemplo

- Hongo del carbón 25.000 millones/mazorca de maíz.
- Espiga de trigo (infección moderada de roya): 10.000 millones/acre.
- Hongos sobre madera podrida. La *Ganoderma applanatum*, produce 350.000 esporas/seg hasta 6 meses/año durante 10 años.

Las esporas se dispersan por:

- a) el viento (más común)
- b) proyección

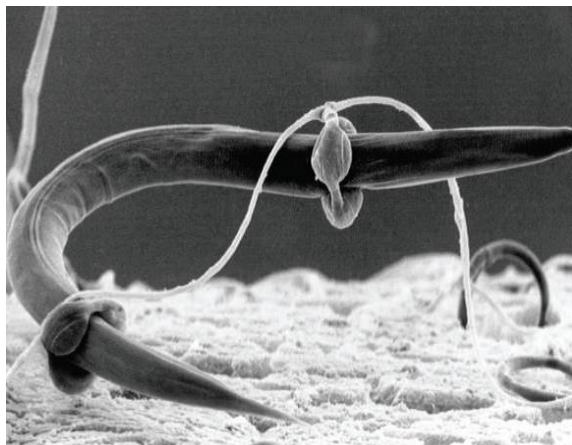
- c) lluvia
- d) insectos
- e) mamíferos
- f) chorro de agua (forma primitiva poco frecuente)

4.4.5.4. Formas especializadas de hifas:

Los hongos carecen de tejidos verdaderos, pero algunas hifas se han especializado.

Tabla 4.20. Tipos de hifas especializadas (Intagri, S.C.)

1. **Anillos y trampas.** De uso edáfico, los hongos depredadores las emplean para capturar la presa.
2. **Hifas parasitarias (haustorios)** Hifas terminales de hongos parásitos con las que invaden las células del huésped.
3. **Cuerpos fructíferos** en general es la parte más visible del cuerpo hongo. Produce las esporas, tanto asexuales como sexuales.



4.4.5.5. Comportamientos fúngicos de interés edafológico y agrario

5-a) Acción nematocida de los hongos.

La habilidad saprofítica/parásita de los hongos nematófagos, es importante en la relación de biocontrol de los nemátodos por hongos (Kerry y De Leij, 1992; Barron, 1992). Esto sugiere que poseen semejanzas que los habilitan para alimentarse de los nemátodos y sobrevivir en el ecosistema del suelo (Nordbring-Hertz et al., 1995, 2006). Las capacidades bioquímicas que condicionan el parasitismo y la predación de los hongos con los nematodos han evolucionado entre los distintos grupos de hongos del suelo (Gray, 1988). La función de estos hongos juega un papel en el control natural y también por el interés biológico y bioquímico asociado con los procesos de captura, penetración y digestión (Dackman et al., 1992; Barron, 1992).

Desarrollan hifas, ramificaciones, redes semejantes a una telaraña y protuberancias pegajosas, o bien forman anillos que pueden ser constrictores o no constrictores, con los que atrapan las larvas de nematodos (Dackman y Norbrenge-Hertz, 1992).

Según Jansson y López- Llorca, 2001, 2004, hongos como *Arthrobotrys* y *Monacrosporium* penetran la cutícula del nematodo por la trampa, formando el bulbo de infección en su interior. A partir de éste, las hifas tróficas crecen dentro del cuerpo y digieren su contenido.

También exponen que la depredación no se relaciona aparentemente con la densidad de

población del nematodo, a pesar de que la adaptación a los cambios en el componente orgánico del suelo conlleva un aumento de la población de nematodos libres; de hecho, el incremento del número de aportes orgánicos, en ciertos casos conduce a una reducción en la actividad depredadora de los hongos (Cook y Baker, 1983).

Esto sucede debido a la intensificación en la actividad de los microorganismos del suelo que compiten por los nutrientes, con los hongos predadores. Obviamente las interacciones complejas entre los predadores, que descomponen sustancias orgánicas, y el remanente de la población microbiana del suelo, determinan el número final de cada uno de ellos en el suelo.

Los conidios de hongos predadores de nemátodos son de mayor tamaño que la mayoría de los saprófitos del suelo, y tienen abundantes reservas de nutrientes que pueden ser utilizados para producir inmediatamente una o mas trampas de las que posteriormente dependerán, para así alimentarse y desarrollarse en un medio predatorio.

Las adaptaciones de las hifas que hacen trampas son comunes. Sin embargo, se ha mostrado recientemente que, especies que producen estas trampas o clavijas de infección que penetran en los nemátodos capturados, liberan una sustancia toxica que inmoviliza al nematodo casi inmediatamente. Además algunos de estos hongos tienen órganos que expulsan sustancias atractivas para los nemátodos (Jansson, 1982).

Los mecanismos de adhesión, las estructuras infecciosas del hongo y la competencia por la infección han sido investigadas (Barron, 1992). Después de la captura, los hongos desarrollan un aprensorio, el cual se ramifica y crece a lo largo del cuerpo. Las especies de este tipo de hongos pertenecen a los grupos de Zygomycetes, Deuteromycetes y Basidiomycetes que se relaciona con los estados larvarios.

De forma paralela, se empiezan a conocer aspectos metabólicos por parte del animal, que facilitan el acercamiento y la fijación de los hongos a la cubierta exterior de los nematodos a la (SC) del nematodo (que es la capa más externa de la cutícula, en contacto con el suelo, y que protege al nematodo de los patógenos microbianos)

Dado que los nematodos pueden cambiar rápidamente su composición superficial en respuesta a las señales de las plantas, que la composición de la superficie se puede cambiar dentro de una sola etapa del ciclo de vida durante el entrada de nematodos parásitos en un nuevo huésped y que las proteínas efectoras de nematodos puede estar presente en la SC, existe una creciente evidencia de que algunas de estas moléculas sirven como una defensa activa contra las respuestas de los huéspedes vegetales.

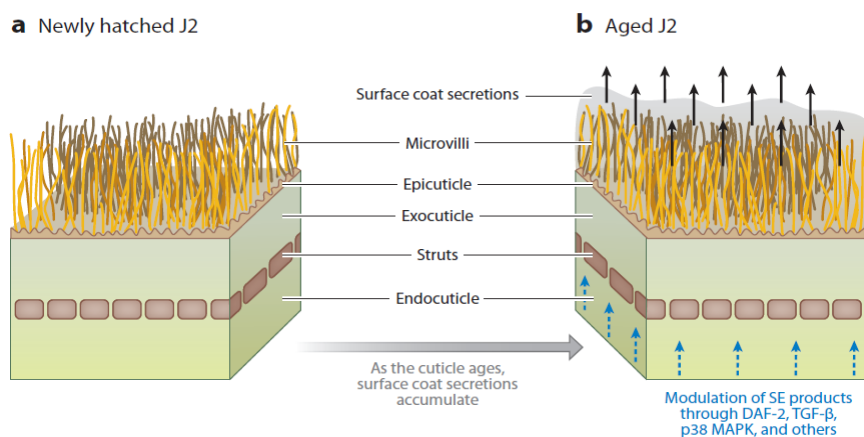
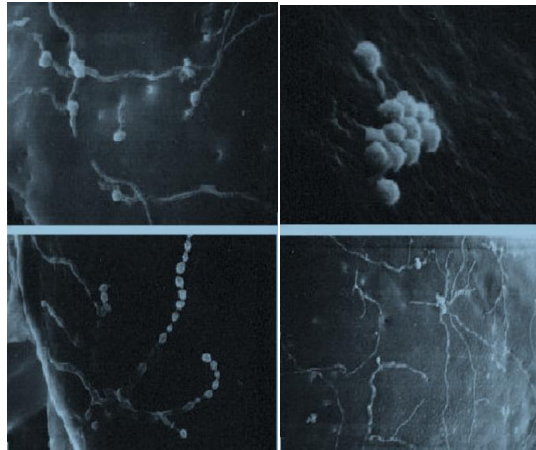


Fig. 4.139.- Modelo generalizado de la cutícula de nematodos infectantes juveniles

Consta de tres capas fácilmente definibles. La capa mas superficial se superpone a la epicutícula y es una estructura amorfa, difusa, rica en carbohidrato y que contiene mucinas y microvellosidades (Davies y Curtis, 2011). Con la edad disminuye la susceptibilidad a la fijación (infección) de la capa exterior de las formas juveniles frente a *Pasteuria endospora*.

Además, las formas J2 infectivas de *Meloidogyne spp* exhiben una amplia variación en la unión de endosporas del parásito *P. penetrans* a la cutícula, se revela una cierta forma de proceso de reconocimiento molecular en que la cutícula se modula (Fig. 4.139). Así, las esporas de los hongos se han adaptado y especializado en la captura y penetración de los nemátodos, posiblemente de acuerdo con la composición química específica conformada por las excreciones en las que se embeben las microvellosidades, lo que facilitará el tropismo positivo hacia los nemátodos, que manifiestan las zoosporas móviles de los hongos inferiores.

Y también el que la mayoría de las especies con zoosporas no móviles sean capaces de adherirse instantáneamente a las cutículas de los nemátodos transeúntes, justificando propiedades adhesivas especiales. Los experimentos preliminares sugieren que las secreciones en superficie de la capa se modulan a través de las vías de señalización, como la exposición a péptidos que inhiben IGF-1 de las células estimuladas, implicadas en la inmunidad innata que también reduce la unión de endosporas. Las capacidades nutricionales de los predadores del nematodo, siguen siendo un aspecto enigmático de su biología que permita comprender que es lo que inicia la actividad predatora y cuanto tiempo pueda durar.

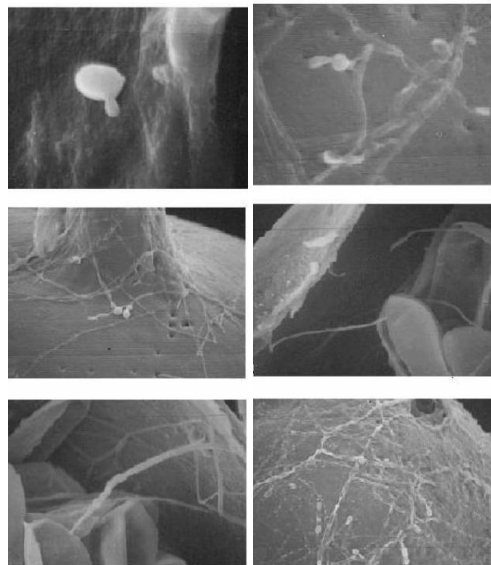


Grupo de esporas germinando. Micelio que se ha desarrollado sobre el corión del nematodo

Esporas en grupos germinativos inmersos y superficiales. Formación de conidióforos esporulando

Figura. 4.140 .*Paecilomyces carnei* infectando al nematodo *G. rostochiensis*. (Núñez Sánchez, 2002).

Diversos autores han clasificado a los hongos del suelo según el modo de infectar, o el estadio del nematodo que infectan los predadores o atrapadores de nemátodos, endoparásitos de huevos, parásitos de huevos, hembras y productores de toxinas (Núñez Sánchez, 2002). (Fig. 4. 141).



Germinación de espora. Micelio en desarrollo sobre corión Parte interna del corión con micelio Tubos germinativos Micelio en desarrollo sobre huevos Quiste recubierto de micelio

Figura 4.141. Infección de quistes de *G. rostochiensis* por *Phialophora malorum* (Núñez Sánchez, 2002)

Muchas especies tienen conidios que no toleran la desecación y por lo tanto no son el escenario en el cual la mayoría de los hongos sobrevive en condiciones adversas en el suelo, y también parecen ser fácilmente disueltas o destruidas por acción de las lisinas. Aparentemente, los conidios proporcionan un método de propagación a más corto plazo y podría ser la manera en que el hongo puede cambiar, según les convenga, de modo nutricional predadorio a saprofítico y viceversa. (Fig. 4. 140)

Hasta la mitad de la década de los setenta, no aparecieron registros de hongos que parasitaran a quistes de *G. rostochiensis*. Tribe, en 1980, demostró que la dificultad de encontrarlos, estribaba en la reducida apertura del cono vulvar y la presencia de una cutícula adicional, que funcionaban como barreras adicionales a la penetración de los hongos parásitos y depredadores.

5-b) Productores de toxinas fúngicas

El hongo más común de éste grupo es el descomponedor de madera *Pleurotus ostreatus* (seta yesquera) y otros *Pleurotus* spp. Cook y Baker (1983), indicaron, que la captura de los nemátodos por hongos podría ser un medio de actividad en microhabitats con sustratos fácilmente disponibles. Las hifas de estos hongos contienen una gota de toxina.

Tras ponerse en contacto con la toxina, el nematodo queda rápidamente inmovilizado y las hifas del hongo crecen dirigidas quimiotrópicamente a través de la boca del nematodo, que como en el caso de los anteriores hongos nematófagos, es digerido (Fig 4.142).



El hongo atrapa al nematodo después de 6 horas de interacción.

Ataque del hongo sobre la porción cefálica (blanco) y en medio del cuerpo (negro).

Figura 4.142 Proceso de interacción múltiple entre el hongo captor de nematodos *Duddingtonia flagrans* y las larvas del nemátodo *Ancylostoma* spp. (parásito de perros) (Maciel et al., 2009.)

También parece ser una buena evidencia, que las hifas asimilativas o austorios de los hongos predadores encontrados dentro del nematodo liberan un antibiótico que impide el desarrollo de microorganismos competidores, en el nematodo capturado (Barron, 1977). El contenido de los cuerpos de los nemátodos capturados es consumido, mientras permanece una cutícula llena de hifas asimilativas lisas.

5.c) Hongos endoparásitos

Más que hongos endoparásitos se les considera como específicos para desarrollarse sobre nemátodos (Barron, 1977; Bird, 1987). Han sido estudiados principalmente en laboratorio e invernadero. Se han hecho aplicaciones de este tipo de hongos sobre el suelo para el control de nemátodos, los resultados no han sido uniformes (Jaffee y Zehr, 1982; Jansson, 1982; Kerry, 1999; Schuster y Sikora, 1992; Sikora et al., 1990; Uziel y Sikora, 1992; Roessner, 1987; Morgan-Jones et al., 1986).

Los hongos que no forman hifas para atrapar nematodos, emplean sus esporas para entrar en contacto con la cutícula del nematodo o entran en su vía digestiva, germinando posteriormente en el esófago y desarrollando su micelio en el interior, hasta que las estructuras reproductoras del hongo rompen su pared debido a la esporulación. De esta forma se pueden parasitar larvas, hembras, quistes y huevos. Los grupos a los que pertenecen estos hongos son *Chytridiomycetes*, *Oomycetes*, *Zygomycetes*, *Deuteromycetes* y *Basidiomycetes*.

Estos hongos, que a menudo son parásitos obligados de nematodos, fuera del cuerpo infectado aparecen sólo como estructuras de diseminación. Las esporas de estos hongos pueden ser zoosporas móviles (como las de *Catenaria* spp.) que se enquistan sobre el nematodo adhiriéndose a él y penetrando la cutícula, conidios adhesivos (por ejemplo en *Drechmeria coniospora*) o conidios que son ingeridos (*Harposporium* spp.) por los nematodos bacteriófagos. *Arthrobotrys oligospora*, Corda) forma redes de hifas, *Monacrosporium cianopagun*, Oudem) desarrolla ramificaciones, *Dactylaria candida*, Sacc) produce protuberancias y también es considerada como un hongo constrictor. *Stylopaga* spp. y *Cytopage* spp. tienen hifas inmodificadas. Entre los formadores de anillos constrictores están *D. brochopaga* y *A. dactyloides*. En hongos endoparásitos los conidios muestran sofisticadas adaptaciones morfológicas para realizar su interacción con los nematodos (Tabla 4.21.)

Tabla 4.21.- Hongos predadores y endoparásitos de larvas de nemátodos (Barron, 1977)

Predadores	Endoparásitos
<i>Arthobotrys anchonia</i>	<i>Acrostalagmus goniodes</i>
<i>A. arthobotryoides</i>	<i>A. obocatus</i>
<i>A. conoides</i>	<i>A. zeosporus</i>
<i>A. dactyloides</i>	<i>Cephalosporium balanoides</i>
<i>A. fragans</i>	<i>Gonimochaete horridula</i>
<i>A. musiformis</i>	<i>Haptoglossa heterospora</i>
<i>A. oligospora</i>	<i>Harposporium anguillulae</i>
<i>Dactilaria candida</i>	<i>H. baculiforme</i>
<i>D. haptospora</i>	<i>H. crassum</i>
<i>D. megalospora</i>	<i>H. diceraeum</i>
<i>D. thaumasia</i>	<i>H. helicoides</i>
<i>D. brochopaga</i>	<i>H. sicyodes</i>
<i>Dactylella bembicodes</i>	<i>Meria coniospora</i>
<i>D. cionopaga</i>	<i>Nematoctonus leiosporus</i>
<i>D. gephyropaga</i>	<i>N. lectosporus</i>
<i>Nematoctonus ampylosporus</i>	<i>N. pachysporus</i>
<i>N. concurrens</i>	<i>N. tylosporus</i>
<i>N. haptocladus</i>	<i>Paecilomyces coccospora</i>

5.d) Hongos parásitos de huevos, hembras y quistes

Hongos parásitos de huevo infectan estadios no móviles (huevos) de nematodos. Producen apresorios (estructuras de infección en los extremos de las hifas que se adhieren a la cubierta del huevo). La cubierta del huevo es penetrada por el hongo y el contenido es digerido. Los géneros más comunes de este grupo son *Pochonia* (= *Verticillium*) spp. y *Paecilomyces* spp.

La mayoría de los hongos atacan a los huevos y parecen producir hifas internas bastante similares, y solo pueden ser identificados después del aislamiento y la subsecuente esporulación (Kerry y De Leij, 1992).

Goswami y Rumperhorst, (1978) encontraron que *Fusarium oxysporum* y *F. solani* junto a otros del género *Exophiala* (*E. jeanselmi*, *E. mansonii*, *E. pisciplila*) se asociaban a quistes de *G. rostochiensis*. Un selecto grupo de patógenos de nematodos patógenos enquistados que aparecen en quistes y en huevos de *Globodera*, *Heterodera* y *Meloidogyne* pertenecen al género de *Verticillium* spp. (Morgan-Jones y Rodríguez-Kábana, 1988).

4.4.5.6. Nutrición y fisiología de los hongos

Los hongos tienen una forma de nutrición característica y muy eficaz. Requieren compuestos orgánicos como fuente de energía y de carbono para su biosíntesis.

Las moléculas orgánicas más simples, como monosacáridos, aminoácidos y ácidos orgánicos, se captan a través de la pared fúngica y membrana plasmática. Sin embargo las moléculas más complejas que incluyen quizás muchos disacáridos, deben degradarse a monómeros en el exterior de la célula por medio de enzimas liberadas a través de las paredes o unidas a estas.

Como consecuencia, los hongos son actores degradadores primarios de la materia orgánica presente en los suelos (copro y necromasa) de animales, plantas y microorganismos en muchos ecosistemas. Los procesos de degradación son exoenzimáticos, se realizan en la solución del suelos y contribuyen de forma directa a la presencia de formas disponibles de los nutrientes en el suelo (Alexopoulos, 1985) tanto inorgánicos como orgánicos.

Los hongos captarán sus productos (moléculas orgánicas de bajo peso molecular,) resultantes de

la digestión a partir de la solución del suelo junto con elementos inorgánicos liberados del proceso de degradación o liberados de la matriz sólida mineral del suelo (si ha lugar). Sólo los mohos mucilaginosos escapan de este requerimiento fagocitando partículas alimenticias y haciendo lo propio en una vacuola fagocítica en vez de en el exterior.

Una forma alternativa a la degradadora estricta se basa en la capacidad de asociarse a otro ser vivo que le provea de los nutrientes orgánicos. Por ello, el "*alter ego*" de los hongos tendrá capacidad fotosintética (caso de algas, formando líquenes o plantas superiores, formando micorrizas) y recibirían sus formas asociativas la denominación de simbiosis. Si el hongo se asocia a otro ser vivo sin capacidad fotosintética esta asociación tendría carácter simbiótico cuando coopera en procesos digestivos, y carácter parásita, si solo adquiere nutrientes, sin contraprestación alguna.

Resumiendo los tipos de nutrición, los hongos han desarrollado cuatro sistemas de vida:

- 1) **Sapróbica**, descomponen residuos orgánicos para nutrirse. Este es el caso de los hongos comúnmente hallados sobre troncos muertos, como los "*Pleurotus*", e incluso el más conocido "champiñón".
- 2) **Sintrófica**, en el seno de biofilms (asociación con bacterias, protozoos, etc.) donde hacen la degradación enzimática de forma coordinada.
- 3) **Parásita**, cuando extraen sustancias de otro ser vivo sin contraprestación alguna o cediéndole catabolitos tóxicos. Así obtienen los nutrientes orgánicos que precisan, de un huésped al que debilitan, enferman y matan.
- 4) **Simbiótica**, extraen las sustancias orgánicas de un hospedador, pero que en contrapartida le procuran cierto número de ventajas. Los más conocidos son los "boletos" y las "trufas". Los más eficaces, tras conformar una estructura organizativa estable, son las micorrizas (hongo más vegetal) y los líquenes (hongo más alga). Los que más provenir ecológico tienen son los componentes del orden glomales asociado a una gran variedad de especies vegetales de interés agrario, por su interés, a su muerte, en el incremento de la MO del suelo (glomalin). La sistemática moderna considera el concepto de liquen como biológico y los clasifica dentro del gran reino de los hongos.

Los hongos son capaces de reciclar los esqueletos carbonados captados en moléculas características de su organización molecular. Si se les suministran glúcidos –preferiblemente glucosa o maltosa y aminoácidos o formas simples de nitrógeno junto a elementos minerales esenciales para su crecimiento - la mayoría de los hongos puede sintetizar sus propios componentes bioquímicos, tanto estructurales como metabólicos y de reserva. Hasta el momento, los estudios realizados en laboratorio han establecido que C, O, H, N, P, junto a K, Mg, S, B, Mn, Cu, Mo, Fe y Zn son requeridos por muchos hongos, probablemente por todos. Otros elementos como el Ca, son requeridos por algunos. Que el Ca sea también esencial para todos los hongos parece muy probable.

Se sabe poco sobre la síntesis de las enzimas extracelulares y de su liberación por el hongo; probablemente las enzimas sean liberadas por las hifas mediante la fusión de las vesículas citoplásmicas con el plasmalema y que la pared tenga, en ciertos lugares, poros de un tamaño suficientemente grande para permitir el paso de estas moléculas (con un peso molecular de alrededor de 50.000 Da en algunos casos). También hay pruebas sobre la precisa regulación de la síntesis enzimática; en varios casos las enzimas son inducidas por la presencia de sus substratos en el exterior de las hifas y su síntesis es reprimida por la presencia de productos finales u otros materiales fácilmente utilizables. Estos procesos aseguran el máximo de eficiencia en la naturaleza, pero sus bases moleculares no se conocen bien (Deacon, 1988).

4.4.5.6.1. El tipo de degradación exocelular tiene algunas consecuencias interesantes:

1.- Dado de que la digestión se lleva a cabo en el medio externo, los productos de degradación de los polímeros quedan potencialmente disponibles para todos los microorganismos. Algunas de las interacciones entre los hongos surgen como resultado de esto; por ejemplo, se piensa que algunos hongos que no pueden degradar polímeros viven en estrecha asociación con degradadores de polímeros.

2.- Para la difusión de enzimas y nutrientes se requiere una película de agua, por lo que el crecimiento de los hongos se limita a medios relativamente húmedos. Más aun, puesto que sus paredes deben permanecer permeables al agua, los hongos de crecimiento activo son particularmente sensibles a la desecación. Sin embargo, el crecimiento de los hongos parece depender menos de la presencia de agua libre que el crecimiento de las bacterias, ya que las hifas del hongo se extienden para colonizar nuevos medios, mientras que las bacterias deben diseminarse en las películas de agua.

3.- Las enzimas extracelulares se liberan en un medio no controlado, por lo que, al menos en teoría, las condiciones ambientales pueden limitar el crecimiento de los hongos restringiendo la actividad enzimática.

4.- Los hongos que degradan polímeros insolubles como la celulosa producen zonas de erosión enzimática o zonas de agotamiento de substrato alrededor de las hifas. Así que deben crecer continuamente hacia nuevas zonas a medida que decrece su eficiencia para obtener nutrientes de las zonas ya extraídas, y todo el citoplasma que queda en las zonas viejas se vuelve superfluo. Quizá esta sea la principal razón del crecimiento apical; se ha visto que el ápice crece mucho más rápido de lo que se puede explicar mediante su capacidad para sintetizar protoplasma nuevo, ya que el protoplasma se desplaza hacia delante en el ápice desde las zonas de agotamiento de substrato. El problema no es tan grave para un hongo que crece en un medio rico en nutrientes solubles, que se difunden hacia las células, en especial si se suministran continuamente estos nutrientes y si hay un movimiento neto de agua que los transporte a las células. Por lo tanto, los medios húmedos ricos en azúcares tienden a sostener poblaciones de levaduras; no hay una verdadera necesidad para el crecimiento direccional, sino más bien hay una ventaja en formar células individuales capaces de diseminarse.

Hay muchos compuestos orgánicos que son utilizados por unos hongos u otros como fuente única de carbono y de energía, aunque son pocos los hongos que son capaces de utilizar la lignina o los hidrocarburos. Los carbohidratos de origen vegetal constituyen la fuente de energía más abundante para los hongos en la naturaleza; casi todos utilizan glucosa, y la mayoría utilizan maltosa, sacarosa y almidón igualmente bien. Cualquier limitación al respecto puede deberse a la incapacidad para transportar estos compuestos a través de la membrana celular; un ejemplo clásico de esto ocurre en el caso del manitol, hay hongos que no pueden transportarlo a través del plasmalema a causa de que no expresan genéticamente la “permeasa” necesaria para su transporte.

Los principales polisacáridos de las paredes celulares de las plantas (en esencia la celulosa y las hemicelulosas) son utilizados por muchos hongos que de esta manera desempeñan una función importante en la recirculación de estos abundantes compuestos. La celulosa consta de un monómero, la glucosa, unido por un solo tipo de enlace, la molécula está formada por cadenas lineales de hasta 3000 unidades de glucosa. Para un polímero simple como este, los hongos necesitan la acción de tres enzimas para degradarlo y utilizarlo.

Los hongos pueden degradar compuestos elaborados por el hombre, pueden degradar algunos hidrocarburos, aceites para máquinas y plaguicidas. En general en estos compuestos:

- 1) al aumentar el nº de grupos de sustitución aumenta la dificultad para degradarlo.
- 2) las sustituciones amino, metoxi, cloro y nitro confieren resistencia al ataque, mientras que las sustituciones carboxi e hidroxilo lo hacen en menor grado
- 3) las sustituciones meta confieren más resistencia que las sustituciones orto y para.

Estos compuestos artificiales no se utilizan como fuente única de carbono o de energía, sin embargo son metabolizados por microorganismos en presencia de una fuente de carbono fácil de obtener como la glucosa. En general, un medio de crecimiento para un hongo debe presentar una relación C:N próxima a 20.

Con respecto a la nutrición nitrogenada, se puede generalizar que todos los hongos utilizan aminoácidos, la mayoría pueden utilizar NH_4^+ y unos cuantos pueden utilizar NO_3^- , sin embargo si se le suministra al hongo su conjunto, exhibe una marcada preferencia por el NH_4^+ .

Algunos hongos requieren aminoácidos preformados, pero este requerimiento se puede satisfacer suministrando un aminoácido común, como L-asparagina, L-glutamina o L-arginina. Sólo unos pocos hongos presentan requerimientos específicos de aminoácidos (especialmente los aminoácidos azufrados). La mayor parte de los hongos son capaces de utilizar iones SO_4^{2-} ; a los que no son capaces hay que suministrarles aminoácidos que contengan azufre.

4.4.5.6.2. Fisiología de los hongos

Los hongos producen una variedad de productos químicos distintivos. Algunos son importantes para su crecimiento y supervivencia, otros, productos de desecho metabólico:

- a. enzimas digestivas.
- b. micotoxinas.
- c. alucinógenos.
- d. productos químicos bioluminiscentes.

2.1. Enzimas digestivas y estrategias de actuación.

Se encuentran allí donde la materia orgánica está disponible pero crecen mejor en ambientes oscuros, húmedos. Los hongos muestran una variedad de estrategias de alimentación:

2.1.1. La mayoría son saprotrofos (= descomponedores)

Adquieren sus nutrientes de la necromasa, excretando una amplia variedad de enzimas que permitan hidrolizar las estructuras y macromoléculas orgánicas del soporte nutricional y liberando moléculas sencillas e iones (las cuales importan) con capacidad nutriente.

Su papel (natural y/o innovador) es importante en el reciclado de nutrientes en los ecosistemas y en la conservación de alimentos:

- Al descomponer casi cualquier molécula orgánica.
- Especialmente importante en el reciclaje de los árboles muertos.
- De especial interés en la degradación de telas, pinturas, cuero, aislamientos, etc.
- También crecen en los alimentos, granos, pan, frutas, verduras causando su deterioro

2.1.2. Algunos son biotrofos (parásitos).

Se nutren a costa de componentes orgánicos “ex novo” sintetizados por seres vivos. Algunos son parásitos de plantas y animales, incluyendo seres humanos (cerca de 300 agentes patógenos de los animales conocidos, y son la causa más importante de enfermedades de plantas agrícolas.

2.1.3. Algunos son incluso depredadores.

Los hongos son heterótrofos. Deben captar nutrientes del exterior (compuestos orgánicos e inorgánicos) de los que obtener energía y generar biomasa. Para liberar estos nutrientes se precisa realizar una “digestión externa” al hongo. Para ello segregan y depositan sobre el objetivo nutricional. Estos enzimas, que actúan sobre sus macro y microestructuras e hidrolizan macro y oligómeros, liberan así monómeros e iones simples, susceptibles de ser captados de forma específica por su micelio.

Dado que casi todos carecen de flagelos los hongos compensan la falta de movilidad con un rápido crecimiento de sus hifas en su fuente nutricional, que amplía la superficie de absorción y de exploración de nuevas fuentes de nutrientes cuando agota las anteriores. Esto lo hace con ayuda de un anillo de crecimiento de las hifas que recibe el nombre de "anillos de hadas" en el césped y empeines formas circulares en la piel.

2.1.4. Algunos viven como simbioses mutualistas

Se asocian con otro organismo con beneficio para ambas partes como es el caso de micorrizas y de líquenes.

Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre un hongo del suelo y las raíces de una planta. El hongo proporciona minerales, especialmente fosforo, y a veces agua y N fijado gracias a la gran extensión de suelo que exploran sus hifas. Las plantas proporcionan al hongo una parte significativa del fotosintato (hasta el 20%).

Hay dos tipos de micorrizas: Las endomicorrizas, cuando el hongo penetra en la raíz y forma vesículas y arbusculos intracelulares característicos (VAM o vesicular- arbuscular- mycorrhizas). Las ectomicorrizas, donde el hongo rodea a la raíz. El micelio de hongo transfiere a la raíz los nutrientes de la MO en descomposición (hojarasca).

Los **líquenes** son organismos formados por la asociación de un alga (fotobionte) y un hongo (micobionte). El cuerpo de un líquen está formado por un conjunto de hifas fúngicas y algunas células de algas (clorofita o cianofita). El hongo (heterótrofo) proporciona al alga CO₂, agua, minerales y protección. Los líquenes a menudo viven muy expuestos bajo intensidades de luz muy altas. El hongo produce compuestos coloreados (amarillos, rojos, naranjas, negros) para evitar daños en el aparato fotosintético del alga. (Fig. 4.143):

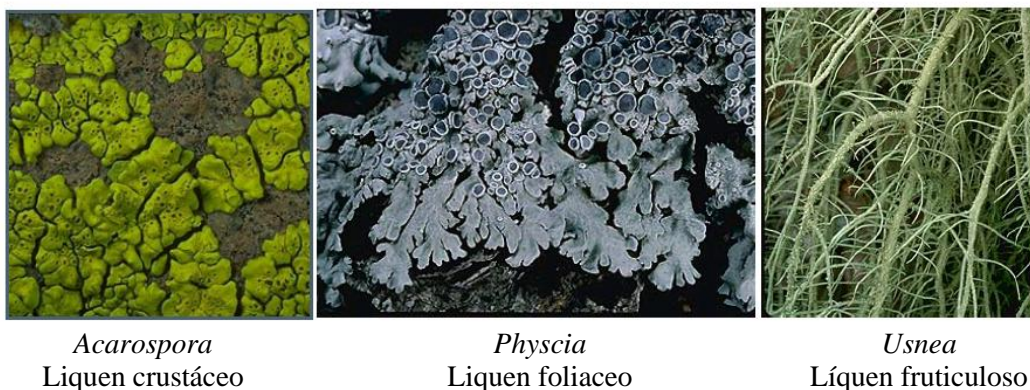


Fig. 4.143. Algunos líquenes (eussoils.jrc.ec.europa.eu)

2.2. Micotoxinas

Sustancias químicas producidas por hongos para proteger su fuente nutricional y/o marcar su espacio al inhibir el crecimiento frente a competidores y/o actuar como sistema defensivo frente

a las infecciones de bacterias y mohos

2.3. Alucinógenos

Algunos productos químicos (probablemente subproductos metabólicos) generados por hongos (unas 200 especies) tienen capacidad alucinógena.

1. La mayoría (unos 186) contienen psilocibina alcaloide psicoactivo, que los refiere a menudo como "hongos mágicos".
2. Otros contienen un conjunto diferente de alcaloides como el muscimol usado como tóxico en Siberia.
3. Otros contienen la Ergolina, de la que se deriva el LSD

2.4. Bioluminiscencia

- Algunos hongos son bioluminiscentes (> 40 especies de hongos emiten resplandor en la oscuridad). Se supone que en algunos casos puede mejorar o asegurar el éxito reproductivo.
- La bioluminiscencia atrae a insectos que ayudan a dispersar esporas cuando fructifican sus organismos bioluminiscentes.
- La bioluminiscencia atrae a los insectos puede atraer a animales como los nematodos que se comen estos hongos que y excretan las esporas no digeribles. Forman parte de la tradición (= fuego fatuo de la tradición) y se han utilizado para marcar los senderos de la noche, utilizados por las tropas para identificar al amigo del enemigo o para aclarar el cabello de "doncellas" en islas tropicales.

4.4.5.7. Ecología de los hongos en el suelo

4.4.5.7.1. Los hongos y los gases de su atmósfera vital.

Los hongos son aerobios estrictos, con algunas excepciones de géneros y especies, el O₂ (Cobb, et al. 1997) los estimula, sí las hifas tiene acceso al aire. Esta dependencia del O₂ explica el porqué los hongos se ubican a pocos centímetros de la superficie, y por el contrario, el O₂ es la causa principal de la ausencia de hongos en suelos no drenadas, en ciénagas y pantanos.

El efecto del CO₂ sobre la microbiota edáfica se divide en categorías, con base en su distribución vertical (Haemmerli et al. 1986; Hammel, et al. 1986; Hatakka, A. 1994):

- a) hongos comunes en todo el perfil,
- b) hongos numerosos en la superficie o mantillo superficial, y poco frecuentes en profundidad superior a 5 cm
- c) hongos raros en las regiones superiores y comunes a mayor profundidad.

Los hongos superficiales del grupo b) se inhiben por el CO₂ mientras que los hongos de las zonas subterráneas lo toleran. Los hongos del tipo a) y c) dominan debajo de la superficie por su tolerancia al CO₂ (Admon, et al. 2001). El crecimiento del micelio o la germinación de esporas de algunos géneros se inhiben por el CO₂, pero a otros géneros les estimula. El CO₂ es un agente de selección de los hongos de un sitio particular. La influencia de la profundidad sobre la abundancia y diversidad de géneros fúngicos, se relaciona con la concentración de materia orgánica y con la composición de los gases de la atmósfera del suelo (Barr and Aust, 1994; Bartha 1986; Braddock, et al. 1997).

La concentración de hongos en los horizontes superiores del perfil, es consecuencia de abundancia de materia orgánica aprovechable, lo que explica los cambios cualitativos en la comunidad de la microbiota en los horizontes, y se asocia con la capacidad de adaptación de un género específico de hongo para crecer a baja presión parcial de O₂ o elevada concentración de

CO₂ de los lugares profundos del suelo.

El dominio de uno u otro grupo fúngico depende del tipo de cubierta vegetal. Cierta micobiota está asociada con comunidades vegetales específicas, mientras que a otras especies no les afecta la vegetación.

Así, en suelos agrícolas, los hongos son más numerosos en la superficie del epipedón, donde aparece una amplia diversidad de géneros, que son diferentes a los detectados a mayor profundidad, y condicionan la micobiota dominante. Los suelos que se cultivan intensivamente con maíz o avena, indican que la avena tiene una acción selectiva sobre la micobiota del suelo, el género dominante con este cereal es *Aspergillus fumigatus*, mientras con el maíz, el género común es *Penicillium funiculosum*, ello depende de las excreciones específicas de las raíces, y de los componentes químicos de los tejidos en descomposición. En el perfil se observan con frecuencia cifras elevadas en el horizonte B de pastizales, incluso a profundidad de 1 m.

En suelos mineralizados y saturados, la densidad fúngica es reducida y su actividad biogeoquímica baja. Algunos hongos superviven durante largos períodos en esa circunstancia desfavorable, lo que está relacionado con síntesis de esporas. Si un suelo inundado se drena, los hongos aparecen rápidamente (Hatakka, A. 2001).

La estación del año tiene un impacto sobre los hongos del suelo, el calor/humedad de la primavera los estimula a crecer, pero la sequía en el verano o el frío del invierno reducen su número. Ciertamente, la disponibilidad de materia orgánica para los hongos es función de la estación, del tipo de carbono orgánico abundante en el otoño por raíces muertas y restos del cultivo agrícola, lo que justifique el que el número fúngico se eleva en el otoño y en la primavera, y disminuya en el período seco del verano. En ciertos suelos los hongos activos en el verano disminuye en regiones de inviernos fríos, con el clima cálido en primavera hongos son otra vez activos (Grayston, et al., 1999; Lynch, 1990; Lynch, and Whipps, 1990).

En general los géneros y especies de macromicetos del suelo son mesófilos, no siendo comunes los termófilos.

4.4.5.7.2. Estructuras de supervivencia de los hongos en el suelo.

Los hongos tienen estructuras de supervivencia de la población ante condiciones adversas. Cuando se establecen como parásitos, la hifa tolera las dificultades, con estructuras especializadas para la persistencia de la población: *conidias*, *clamidosporas*, *esclerotes*, *oosporas*, *esporangios*, *esporangiosporas*, *ascosporas* y *rizomorfas*.

En el cuadro adjunto (Tabla 4.22) se expone la duración, en el suelo, de algunos cuerpos de resistencia como la *clamidospora*, formada por células de paredes gruesas procedentes de células preexistentes en la hifa o en *conidias*, donde los *esclerotes* son duros, las *oosporas* tienen paredes relacionadas con las etapas sexuales de otros géneros. En contraste con las *conidias* son esporas asexuales generadas en los extremos o lados en las hifas, las *esporangiosporas* son esporas asexuales que se forman en esporangios de ciertos hongos. Las *ascosporas* se generan por meiosis en los *pirenomicetos*, estas estructuras son similares a sacos, las *rizomorfas* que sin cordones duros, largos, están compuestos por hifas no individuales, por ello los hongos fitopatógenos persisten en el suelo, mientras que la gravedad de las enfermedades que provocan se relaciona con la durabilidad de esas estructuras.

Los géneros de hongos que generan conidias son de vida corta y esporas asexuales, que pierden rápidamente viabilidad en el suelo. Así, un hongo que genera numerosas esporas después del crecimiento micelial, es difícil de aislar y cultivar después de semanas. Mientras que las conidias de otros géneros que superviven cierto tiempo en el suelo, persisten permaneciendo inactivas en el suelo seco y germinan cuando la humedad es suficiente, así como con MO agregada al suelo o las excreciones de radicales, que inducen la activación de esporas (Bezalel, et al., 1997; Barr and Aust, 1994; Alexander, 1997; Higson, 1991)

Tabla 4.22 Persistencia de estructuras fúngicas viables en el suelo (Bogan y Lamar 1996)

Estructura	Hongo	persistencia(años)
Clamidospora	<i>Tilletia</i>	>5
Oospora	<i>Aphanomyces</i>	>10
Esclerote	<i>Phymatotrichum</i>	>12
microesclerote	<i>Verticillium</i>	14

La supervivencia de la *clamidospora* en especial y de los hongos fitopatógenos en el suelo, donde existen independientemente de sus hospederos, es corta. Otros géneros compiten efectivamente por los nutrientes con los microorganismos nativos del suelo, lo que explica porqué las clamidosporas de las especies patógenas de *Fusarium*, las de *Phytophthora* y *Thielaviopsis* superviven después de la muerte de su huésped.

Es de importancia para los hongos fitopatógenos porque esa estructura de resistencia para invadir vegetales, aunque las clamidosporas de otros géneros no germinan en el suelo pero si en el agua, cerca de raíces y/o cuando se agrega MO (Haemmerli et al., 1986). Esta estructura al germinar le permite al hongo, dar lugar a hifas que invaden las raíces del huésped, susceptibles o de metabolizar nutrientes eficientemente.

Los esclerotes tienen un papel similar, en poblaciones fúngicas que toleran condiciones ambientales desfavorables. Los fitopatógenos liberan hifas cubiertas por una dura envoltura de resistencia como en géneros: *Botrytis*, *Phymatotrichum*, *Rhizoctonia*, *Sclerotinia* y *Sclerotium* que persisten durante meses o años, hasta haya una situación ambiental favorable para germinar y penetrar en tejidos vegetales. Los esclerotes de ciertos hongos son viables por largos periodos en humedad o sequía en otros, los esclerotes dependen del ataque microbiano cuando se rehidratan quedan sin protección contra las enzimas microbianas en suelos (Adrian et al. 2000).

Los géneros de *Aphanomyces*, *Phytophthora* y *Pythium* superviven en ausencia de las plantas por su capacidad para formar oosporas como las de *Pythium aphanidermatum* que son viables en el suelo por lo menos por 16 meses y germinan cuando se exponen a temperatura extrema (Hatakka, 1994); son viables por años e originan hifas activas. Las oosporas se producen sólo en determinadas épocas del año e incorporan al suelo con los tejidos vegetales, donde permanecen hasta que el ambiente le sea favorable para crecer.

Los esporangios de algunos hongos no son viables en el suelo, mientras que otros hongos generan estructuras idénticas que persisten por largos periodos de tiempo. hongos que comúnmente no producen esporangios en medio de cultivo artificial son inducidos hacerlo por las bacterias del suelo (Peña-Cabrales y Valdés, 1975). Pruebas indirectas indican que un alto porcentaje de hongos del suelo provienen de esporas, en realidad, de ascosporas que no germinan a menos que sean activadas por calentamiento. Las investigaciones sobre la supervivencia de tipos de esporas indican que los suelos contienen compuestos que inhiben la germinación de las conidias y esporas lo que se conoce como *fungistasia* que en el suelo previene o inhibe la germinación de las esporas de ciertos hongos. Existen hongos que evitan la fungistasia y las esporas germinan con compuestos orgánicos sencillos, los productos de la mineralización de restos vegetales, cuando una spora no germina, no es por compuestos fungistáticos sino porque la germinación requiere de energía derivada del metabolismo heterotrófico, que no es accesible para la spora.

Las conidias germinan en agua destilada por lo que sino germinan en el suelo es por toxicidad y no solo por falta de nutrientes. El grado de inhibición de la germinación de la spora está determinado por su abundancia a baja densidad de esporas no se reporta toxicidad (Barnett y Hunter, 1972). La naturaleza química de los agentes antifúngicos en el suelo son: el amonio en suelos alcalinos, los taninos del mantillo y el aluminio de ciertos suelos ácidos, estas sustancias

no explican totalmente la fungistasia en suelos donde su concentración es baja.

La sensibilidad de los hongos a la fungistasia del suelo es de importancia en sanidad vegetal, cuando los tubos de germinación que surgen de esporas e hifas, son tolerantes a lisis, el hongo que sobrevive en latencia, resistente a la actividad de los heterótrofos que destruyen los filamentos, persisten hasta que haya nutrientes, entonces proliferan en la MO o bien lo hacen en las raíces que invaden; los géneros de hongos saprófitos sensibles a la fungistasia crecen en vegetales en descomposición para formar nuevas esporas en ausencia de compuestos tóxicos, mientras que los hongos parásitos atacan la planta hospedera susceptible. La lisis es fácil de detectar entre los hongos a nivel microscópico. En la lisis las paredes de las células o filamentos se dirigen, por la actividad enzimática de las poblaciones microbianas vecinas. En la naturaleza, los hongos no son viables sin pared celular, ya que la membrana se rompe por diferencia de presión osmótica entre el contenido celular y la solución del suelo. Un tubo germinal que surja de una conidia o clamidospora, detiene su crecimiento por la lisis, el tubo se destruye. Algunos géneros producen fácilmente filamentos que se difunden en el suelo o en material vegetal carbonada en mineralización son susceptibles a la acción de los heterótrofos líticos.

Los géneros de hongos con hifas que resisten la digestión microbiana tienen esclerotes, clamidosporas o conidias. Su persistencia se debe a que en su superficie tienen un pigmento oscuro (melanina) o un polisacárido complejo. Los microorganismos que producen estas estructuras resistentes a la lisis tienen la gran ventaja de no ser eliminados en lugares donde se desarrollan actinomicetos y bacterias líticas

4.4.5.7.3. La actividad de los hongos en la fertilidad del suelo.

Los hongos son heterótrofos, usan el carbono orgánico para la síntesis celular. Sin embargo la micobiota es capaz de atacar a la materia orgánica compleja, entre las fuentes de carbono orgánico como: azúcares, ácidos orgánicos, disacáridos, almidón, pectina, celulosa, grasas, lignina particularmente resistente a la degradación microbiana. Obtienen el nitrógeno del amonio o nitratos también de proteínas, ácidos nucleicos y otros compuestos orgánicos nitrogenados. En el suelo, su actuación degradativa es proseguida en el suelo por su componente bacteriano, y su población es regulada por ácaros y colémbolos.

Algunos géneros son dependientes nutricionales pues requieren para su división celular determinados aminoácidos, vitaminas del complejo B, u otros factores de crecimiento, mientras que otros crecen rápidamente en medio de cultivo con un monosacárido y sales inorgánicas. Los hongos patógenos de plantas superiores y de animales, incluido el hombre, necesitan células vivas para reproducirse por su extrema dependencia nutricional (Bogan y Lamar, 1996; Atlas y Bartha, 1998; Bartha, 1986). La predación es común entre los hongos, existen protozoarios susceptibles a ciertos géneros, durante el ataque, las hifas penetran en el protozoario disminuyen su movimiento, luego lo digieren el contenido celular. La supervivencia de estos predadores depende de los protozoarios sus esporas no germinan hasta que haya protozoarios sensibles (Hammel, et al., 1986).

Los hongos también atacan a nematodos (*nematófagos*) que atrapan y devoran, mediante extensiones de las hifas. Los géneros edáficos más comunes son: *Arthrobotrys*, *Dactylaria*, *Dactylella* y *Harposporium*. Aunque no existe una función definida para las especies predatoras, participan en el balance edáfico poblacional, al limitar el tamaño de su número y la actividad de protozoos y nematodos. En la Tabla 4.23 se muestra la actividad del micelio en la degradación de moléculas complejas. Los hongos responden rápidamente a la adición de restos vegetales, de tejidos verdes o abonos de origen animal, en suelos con pH ácido. Los hongos degradan los constituyentes: celulosa, hemicelulosas, pectinas, almidón y lignina

Tabla 4.23. Respuesta de los hongos a la incorporación de materia orgánica vegetal en un suelo (Bumpuset al., 1985; Fokkema and Schippers, 1986). *UFC=unidades formadoras de colonias

Tratamiento del Suelo	*UFC hongos/g de suelo x 10 ³			
	7 días	21 días	35 días	49 días
Ninguno	7.90	7.55	4.06	4.74
raíces de trébol	70.0	68.0	64.4	43.2
tallo de trébol	-	-	48.0	43.0
raíces de alfalfa	70.0	61.0	60.5	47.0
tallo de alfalfa	-	-	72.5	36.8

En suelos forestales, durante el periodo de mineralización foliar, los hongos atacan los restos de las hojas recubriéndolas de una extensa red de hifas. Con frecuencia las transformaciones de la materia orgánica que realizan los hongos filamentosos en medio ambientes bien aireados son de mayor importancia que las reacciones que catalizan las bacterias pero se han hecho pocos intentos de calcular en forma cuantitativa las actividades relativas de estos dos importantes grupos microbianos en la degradación de compuestos orgánicos.

Un método, propuesto para tal fin, involucra el ensayo de la actividad metabólica de muestras de suelo modificadas

- con una sustancia química antibacteriana
- con una sustancia antifúngica
- sin antibiótico

Los resultados obtenidos mediante éste procedimiento indican que los hongos son dominantes, al menos, en el proceso de descomposición de algunos azúcares sencillos (Bogan et al, 1996).

Como consecuencia de su capacidad para utilizar las sustancias proteicas, los hongos participan activamente liberación de compuestos nitrogenados simples y en la amonificación. Muchos géneros y especies participan en el proceso de descomposición de las complejas moléculas que contienen nitrógeno.

El resto de los microorganismos se benefician con estas acciones debido a que el material proteico degradado les proporciona carbono y nitrógeno. Como contrapartida, bajo ciertas condiciones, los hongos compiten con las plantas superiores por el nitrato y el amonio, provocando una disminución en el contenido biodisponible.

Los hongos participan en la formación de humus a partir de restos orgánicos frescos al degradar residuos vegetales y animales y gracias a su capacidad para formar ácidos fúlvicos y melaninas específicas.

Algunas especies de *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Dematium*, *Gliocladium*, *Helminthosporium*, *Humicola*, *Metarrhizum* y otros géneros sintetizan sustancias que se asemejan a los constituyentes de la fracción orgánica del suelo (Higson, F.K. 1991).

Algunos hongos sintetizan carbohidratos en base a su capacidad de síntesis específica de monosacáridos como la fucosa y polímeros complejos de glicoproteínas específicas como las glomalinas. Su impacto en el suelo condiciona transformaciones en el estado de los componentes inorgánicos y orgánicos del suelo que concluyen en la formación de estructuras agregacionales estables en las que la unión mecánica de las partículas del estructurales del suelo se modifica sustancialmente. Esto conlleva un incremento en la capacidad de retención de agua, vital en la producción vegetal de cada suelo.

Otra propiedad, se asocia esta vez con los hongos fitopatógenos del suelo. Algunos géneros son saprófitos e invaden tejidos vegetales vivos como patógenos de plantas. Los parásitos

facultativos crecen en materia orgánica vegetal e intervienen en enfermedades de plantas.

Los parásitos verdaderos son inactivos en el suelo pero sobreviven en cualquier hábitat, cuando la planta hospedera no está. Los primeros son nativos del ambiente que crecen en la competencia microbiana, mientras los segundos son microorganismos alóctonos como los habitantes de las raíces que persisten en el suelo que no es un ambiente para su crecimiento, para estos hongos fitopatógenos su huésped es una fuente de nutrientes que no utilizan los otros microorganismos.

Aunque si la planta hospedera no está y los hongos compiten con residentes del ecosistema del suelo sobreviven por tiempo breve, disminuye la población o desaparece. Un 1% de los hongos que crecen en el suelo se asocian con enfermedades vegetales, pertenecen a los géneros: *Armillaria*, *Fusarium*, *Helminthosporium*, *Ophiobolus*, *Phymatotrichum*, *Phytophthora*, *Plasmidiophora*, *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Sclerotium*, *Thielaviopsis* y *Verticillium* (Bogan, et al., 1996; Atlas y Bartha, 1998).

4.4.5.7.4. Degradación de sustancias por los hongos saprofitos: procesos y mecanismos.

Los compuestos húmicos son sustancias orgánicas naturales representando la principal reserva de carbono de la biosfera; por tanto descubrir el papel de los organismos del suelo en la transformación y degradación de estos compuestos es crucial para entender el ciclo global del C. El papel de los hongos en este proceso no es bien conocido por ahora, además es diferente de unos hongos a otros, cambia según los diversos ambientes y depende también del sustrato (Grinhut T., 2007).

Las sustancias húmicas son extremadamente importantes en el medio ambiente debido a su papel fundamental en las reacciones de oxidación-reducción (Coates et al. 1997), en procesos de absorción, formación de complejos y transferencia de contaminantes, minerales y elementos traza (Simpson et al. 2003); son también importantes para sostener el crecimiento de las plantas, la estructura del suelo y el control del carbón orgánico en el ecosistema global.

Las sustancias húmicas se han formado por reacciones de síntesis secundarias en el proceso de descomposición y transformación de biomoléculas que provienen de plantas o de otros organismos muertos. La lignina y los productos de su degradación tales como polifenoles, melanina, proteínas y otros polímeros derivados son piezas importantes en el proceso (Stevenson, 1994).

En la naturaleza las sustancias húmicas (principalmente ácidos húmicos, fúlvicos y huminas) son extremadamente resistentes a la biodegradación. La estabilidad de las sustancias húmicas decrece con la profundidad y está altamente influenciada por los minerales del suelo y por las condiciones climáticas (Clapp and Hayes, 1999; Abakumov, et al, 2009). Otros estudios sugieren que mecanismos de protección física son los factores más significantes en el control de la estabilidad de la materia orgánica.

Según su solubilidad en ácidos y en álcalis las sustancias húmicas pueden ser divididas en tres fracciones principales: ácidos húmicos, que son solubles en álcalis e insolubles en ácidos; ácidos fúlvicos que son solubles en álcalis y en ácidos; y huminas que son insolubles tanto en ácidos como en álcalis. Las sustancias húmicas comprenden una extraordinaria y compleja mezcla de productos heterogéneos; la mayor parte de los datos indican que son estructuras formadas por una gran agrupación de diversas moléculas;

La estructura y propiedades precisas del extracto húmico depende del sustrato escogido y de las condiciones de la extracción, sin embargo las propiedades medias de los tres tipos de sustancias húmicas son parecidas, los componentes en todas ellas son principalmente aromáticos, fenólicos, alifáticos, quinónicos y nitrógeno-derivados los cuales están atados con enlaces C-C, C-O-C y N-C; tienen en abundancia oxígeno contenido en un grupo funcional (carboxilo, fenol, éster y éter) que domina sus propiedades y estructura. Suelen contener un 40-50 % de carbono y un 40-50% de oxígeno en el caso de los ácidos fúlvicos; mientras que los ácidos húmicos

suelen contener un 50-65 % de carbono y un 30-40 % de oxígeno. El contenido de hidrógeno está entre el 3-7 %; el contenido de nitrógeno entre 0.8-4.3 % y el contenido de azufre entre 0.1-3.6 % (Stevenson, 1994). No se conoce el peso molecular medio, algunos investigadores consideran que los ácidos húmicos son relativamente pequeñas moléculas que se ensamblan en un material de aparente gran peso molecular, permanecen juntas gracias a flojas fuerzas dispersivas como las de Van der Waals, π - π y CH- π interacciones (Sutton & Sposito, 2005). La mayor parte de los investigadores reclama sin embargo que se incluya a los ácidos húmicos entre las macromoléculas entre 5 y 100 KDa, y a los ácidos fúlvicos entre las que tienen menos de 10 Kda dada la posibilidad de dispersión de los primeros.

Se ha propuesto una nueva estructura de los ácidos húmicos del suelo basada en una larga serie de datos de análisis publicados: Peso molecular 6386 ; C 53,9 %, N 5 %, O 35,1 % , H 5.8 %, S 0,5 % , relación C/N: 10,7. Grupos funcionales en cmol/g : carboxilo- 376, fenol- 188 y acidez total 564.

La estructura 3D de las sustancias húmicas está influenciada por su estructura y también por las propiedades físicas y químicas del entorno tales como acidez, fuerza iónica y humedad. La estructura espacial influye también en su biodisponibilidad y por tanto también en su biodegradabilidad. Con las nuevas técnicas de análisis se ha avanzado mucho en el conocimiento de las sustancias húmicas; se han hecho estudios de la degradación de cada fracción húmica por separado, sin embargo en el campo las distintas fracciones no están separadas, están asociadas y enlazadas con otros compuestos como óxidos e hidróxidos minerales; por otra parte algunas fracciones pueden no estar disponibles para su degradación porque existan barreras o porque haya interacciones con otros compuestos.

4.4.5.7.5. El papel de los hongos en la degradación de la materia orgánica (necromasa).

Los organismos del suelo son los responsables de la formación, transformación, degradación y mineralización de las sustancias húmicas. Aunque las bacterias participan en estos procesos, su papel en la degradación de macromoléculas estables es limitado, son los hongos saprofitos los más eficientes degradadores, en el ecosistema natural al actuar como agentes primarios, secundarios y terciarios en su descomposición. Así, ellos reciclan grandes cantidades de carbono y de otros nutrientes, influyen en la estabilización del suelo siendo ésta una función de primera magnitud en el ámbito terrestre.

Los hongos activos en los procesos de descomposición incluyen principalmente ascomicetos y basidiomicetos que son comunes en la capa superficial del suelo de los bosques y de las praderas. Unas 8,500 especies de basidiomicetos son saprofitos capaces de degradar lignocelulosas, y de ellos la mitad aproximadamente se encuentran en suelos y sobre plantas muertas.

Hasta hace poco tiempo se consideraba a los basidiomicetos poco frecuentes en los suelos cultivados, sin embargo se ha descubierto gran diversidad de estos hongos en los suelos. Los suelos expuestos a elevadas concentraciones de CO₂ presentan una mayor abundancia de hongos y mayor actividad de las enzimas que degradan el carbono del suelo, dando mayor importancia al papel de los hongos en los procesos de las sustancias húmicas.

4.4.5.7.6. Degradación y transformación de las sustancias húmicas por basidiomicetos.

Debido a su gran tamaño, las macromoléculas de ácidos húmicos no pueden ser asimiladas por las células microbianas, por lo tanto hay que iniciar su degradación por enzimas extracelulares (Kastner & Hofrichter, 2001; Steffen et al., 2002). Muchos basidiomicetos pertenecen a los hongos de podredumbre blanca o a los descomponedores de desechos. Estos descomponen la lignina gracias a sus no específicos enzimas oxidantes: Mn-peroxidasa, lignín-peroxidasa y laccasa. Otros autores (Kersten y Cullen 2007), sugieren que algunos de estas enzimas extracelulares están implicadas no solo en la degradación de la lignina sino también en la formación de compuestos

inestables, los cuales pueden sufrir condensación y polimerización (humificación), o su degradación, incluso mineralización.

El camino seguido por cada compuesto resultante de la actividad de las enzimas va a depender probablemente, no sólo de las enzimas y sustratos implicados, sino también de las condiciones de la reacción tales como el pH, la humedad, porcentaje de oxígeno y conductividad eléctrica, además de la presencia de otros compuestos. El conjunto de enzimas que actúa difiere de unos hongos a otros, algunos tienen una capacidad mayor de degradar moléculas recalcitrantes. Los hongos de podredumbre blanca son los más eficientes degradadores de sustancias húmicas debido a la capacidad de sus enzimas oxidantes no específicos para reaccionar con una gran variedad de sustancias aromáticas.

En torno a 1960 se descubrió que los hongos de la podredumbre blanca eran capaces de degradar los ácidos húmicos originados en suelos podzólicos, por otra parte se dieron cuenta de que el nivel de descomposición estaba relacionado con la aireación. Otros estudios han confirmado que la decoloración de las sustancias húmicas se considera un indicador del grado de degradación, un color oscuro representaría una alta concentración de sustancias húmicas (Stevenson, 1994). *Trametes versicolor* y *Poria monticola* (hongos de podredumbre marrón) son capaces de degradar y solubilizar lignito, usando como agente solubilizante al oxalato amónico. Otros mecanismos de solubilización de carbón se han encontrado involucrados en la generación de productos metabólicos alcalinos, seguidos de la ionización de los grupos ácido, o en la generación de complejos quelantes capaces de secuestrar iones polivalentes del carbón llevando a su solubilización.

Ralph y Catcheside (1997) han sugerido que la metilación de grupos fenólicos y carboxílicos de las sustancias húmicas facilitaron su despolimerización por LiP (lignina peroxidasa), indicando la importancia de las propiedades de la sustancia húmica en el proceso de degradación. Posteriormente se ha estudiado la capacidad de otras especies de hongos para degradar esas sustancias húmicas del carbón; algunos fueron capaces de degradar ácidos húmicos a través de enzimas oxidantes no específicas, sugiriendo que MnP es el factor más importante en esta degradación. Willmann y Fakoussa (1997) observaron que dos tipos de basidiomicetos, RBS 1k y RBS 1b eran capaces de solubilizar lignito y que diferentes sustancias del lignito pueden afectar a la producción de enzimas no específicas. La producción de peroxidases extracelulares por el tipo RBS 1k fue inducida por la adición al medio de cultivo de polvo de lignito o por diferentes fracciones del lignito. Por otra parte se encontró que la actividad de la lacasa extracelular en RBS 1b era estimulada por la adición de ácidos húmicos solubles en agua, pero inhibida por la adición de polvo de lignito. Kabe et al. (2005) estudiaron la degradación de los ácidos húmicos del lignito por tres tipos de hongos de podredumbre blanca obtenidos sobre madera en Japón y encontraron una correlación positiva entre alta actividad de MnP y la degradación de ácidos húmicos.

Se detectó mineralización de ácidos húmicos naturales por hongos de la podredumbre blanca. Un estudio ecológico de Gramss et al. (1999) examinó la capacidad de 36 aislados de hongos (entre ellos 8 de podredumbre blanca, 7 basidiomicetos terrícolas, 10 hongos ectomicorrícicos y otros) y 9 aislados de bacterias para degradar extractos húmicos de un suelo forestal; mostraron que los llamados hongos degradadores de madera fueron los más eficientes. Sin embargo no se observaron correlaciones significativas entre la actividad de oxidoreductasas extracelulares y la degradación de ácidos húmicos. Por otro lado enzimas comerciales purificadas tales como laccasa y glucoxidasa acusaron una débil decoloración, mientras que la peroxidasa de rábano causó una notable decoloración de los ácidos húmicos. Catalasa y tirosinasa no decoloraron los ácidos húmicos.

En el trabajo de Steffen et al. (2002) estudiaron 37 hongos de bosques y praderas de Finlandia y 15 tipos más; 34 de ellos fueron capaces de decolorar ácidos húmicos del suelo de bosque en placas de agar. Los autores se centraron en el hongo que descompone materia vegetal muerta, *Collybia dryophila*, que puede degradar ácidos húmicos de un suelo de bosque y

mineralizarlos; más aun, en condiciones líquidas, la degradación dependía en gran medida de los niveles de la enzima MnP y de la presencia extra de iones Mn^{2+} . Sólo el hongo *Trametes sp. m23* decolora la leonardita, que es considerado el tipo más aromático y estable de materia orgánica natural (Granit et al. 2007).

La biodegradación de diferentes sustancias húmicas por diferentes hongos pone de manifiesto diferentes modelos en la producción de enzimas oxidantes no específicos implicados en el proceso. Por ejemplo, *Trametes versicolor* segrega laccasa como la más importante enzima extracelular, mientras que *P. chrysosporium* segrega fundamentalmente peroxidasas. Además, diferentes fuentes de carbono y de N, ratios C/N, diferentes propiedades y concentraciones de sustancias húmicas, y la adición de microelementos todo afecta a este proceso. Las diferentes condiciones influyen en el crecimiento del hongo y en la secreción de enzimas, afectando así al proceso de degradación.

4.4.5.7.7. El papel de los enzimas fúngicos oxidantes no específicas en la transformación de las sustancias húmicas.

La mayor parte de la investigación sobre estas enzimas se ha centrado en su papel en la degradación de la lignina, pero parece que también juegan un papel importante en entornos ricos en materia orgánica, en la formación, transformación y degradación del humus. Estas enzimas han sido estudiadas también en relación con su capacidad de degradar una gran variedad de compuestos orgánicos aromáticos contaminantes. Por evolución, los hongos han desarrollado diferentes combinaciones y propiedades de estas enzimas, y estas difieren en sus capacidades y mecanismos para la degradación de compuestos recalcitrantes como los ácidos húmicos; su fisiología, bioquímica y los aspectos genéticos de su producción han sido analizados intensivamente (Kersten & Cullen 2007).

Laccasas fúngicas (bencenodiol: oxígeno oxidoreductasa) es el más importante componente del sistema lignolítico de muchos hongos de podredumbre blanca. Aunque las sustancias húmicas son más complejas y amorfas que la lignina, hay evidencias del papel de las laccasas en su transformación, todavía no se conocen bien todos sus papeles en el entorno. Tienen diferentes valores óptimos de pH para su actividad, entre 2 y 8; diferentes sustratos tienen diferente óptimo de pH, en compuestos fenólicos está alrededor de 7 (Baldrian 2006). Esto puede afectar a la biodegradabilidad de las sustancias húmicas puesto que su carga y estructura espacial están también fuertemente afectadas por el pH. Los hongos de podredumbre blanca y descomponedores segregan un cierto número de isoenzimas con diferentes propiedades; por ejemplo, *Trametes gallica* se ha comprobado que segrega más de 20 isoenzimas de laccasa, y 17 genes de laccasa no alelos se encontraron en el genoma de *Coprinopsis cinerea* (Kilaru et al. 2006).

Estas propiedades pueden aumentar la capacidad de las laccasas para oxidar una gran variedad de sustratos. Así, Temp et al. (1999) observaron que *Pycnoporus cinnabarinus* (que segrega solo laccasa como fenol oxidasa extracelular) puede despolimerizar ácidos húmicos del lignito. Zavarzina et al. (2004) descubrieron que la laccasa purificada de *Panus tigrinus* puede transformar diferentes ácidos húmicos de diferentes maneras: ácidos húmicos originados en suelos chernozem fueron despolimerizados, ácidos húmicos de turba fueron polimerizados, y se observó una disminución en la fracción de alto peso molecular y un incremento en la fracción de bajo peso molecular de los ácidos húmicos originados en suelos podzólicos con agua.

Descubrieron también que todos los ácidos húmicos eran inhibidores competitivos de la laccasa, y esta inhibición se incrementaba cuando aumentaba la concentración de los ácidos húmicos; sugirieron que la hidrofobia eleva el efecto de inhibición.

Keum & Li (2004) observaron una fuerte inhibición por ácidos húmicos durante la degradación de policlorobifenilos, sin embargo se restauró la actividad de la enzima con la adición de 500 μM Cu^{2+} , sugiriendo que la inhibición inicial fue debida al agotamiento de Cu^{2+} en el lugar donde actúa la enzima. Hay que tener en cuenta también que los resultados obtenidos “*in vitro*” puede que no coincidan con lo que sucede en el medio natural.

Lignina peroxidasa. Hay una evidencia fuerte de que la LiP está involucrada en la degradación de sustancias húmicas, como se demostró al incubar *P. chrysosporium* con carbón moreno en un medio con LiP y MnP, se manifestó una gran decoloración por la actividad degradadora; además en el extracto de este medio se encontraron sustancias húmicas despolimerizadas.

Manganeso peroxidasa. Se descubrió que los hongos *N. fowardii*, *C. duseinii* y *Collybia dryophila* degradaban y mineralizaban sustancias húmicas que provenían de carbón moreno. Se ha sugerido que MnP es la enzima clave en la degradación y mineralización de los ácidos húmicos (Kabe *et al.* 2005). Se descubrió que macromoléculas solubilizadas de carbón moreno Morwell fueron despolimerizadas por MnP cuando eran incubadas bajo O₂ hiperbárico, sin embargo bajo nitrógeno o aire fueron polimerizadas; esto sugería que una neta despolimerización por Mn³⁺ requiere oxígeno molecular para inhibir el acoplamiento de radicales del carbón.

Por el contrario encontraron que solubilizados de carbón moreno inhibieron la actividad de las dos enzimas LiP y MnP. El acetato de Mn³⁺ sólo mostró que decoloraba ácidos húmicos extractados del suelo de bosque.

Aparte de estas enzimas hay otras enzimas involucradas en la degradación de la lignina: glyosal oxidasa, celobiosa deshidrogenada, etc. Recientemente se ha aislado una nueva enzima oxidante en *Agrocybe aegerita*, la peroxigenasa.

4.4.5.7.8. Cambios físicos y químicos en las sustancias húmicas durante la incubación con hongos de podredumbre blanca y degradadores de materia vegetal

Hay poca información de los cambios físicos y químicos sufridos por estas sustancias porque su compleja estructura hace que la detección analítica sea difícil. Además la secreción de enzimas y otros compuestos, y la posible absorción de sustancias húmicas por el micelio es posible que cause dificultades de interpretación. Se han utilizado diferentes métodos de cromatografía de exclusión por tamaño para mostrar que la decoloración de sustancias húmicas está asociada con la degradación. Sin embargo, la precisión del peso molecular de las sustancias húmicas y las determinaciones del tamaño han sido criticadas debido a los cambios que suceden con los diferentes métodos y condiciones. La mineralización de ácidos húmicos ha sido demostrada usando ¹⁴C marcado en ácidos húmicos sintéticos; lamentablemente estos ácidos húmicos no son representativos de los naturales.

Con un método más representativo se detectó mineralización de ácidos húmicos originarios de paja de trigo marcado con ¹⁴C. En un ensayo, Dehorter *et al.* (1992) incubaron *P. chrysosporium* y *T. versicolor* con ácidos húmicos que provenían de un suelo forestal no observaron ningún cambio en las propiedades de estos compuestos. Sin embargo, en un estudio contradictorio, la incubación del hongo de podredumbre blanca tipo RBS 1k junto con ácidos húmicos originarios de lignito dió como resultado un incremento de grupos carboxílico y de hidroxilados y metoxilados sobre compuestos alifáticos, junto con una disminución de los aromáticos. Un análisis elemental mostró un incremento del contenido de oxígeno y disminución del hidrógeno. Estudiada la influencia de las diferentes propiedades de los ácidos húmicos en la biodegradación, se halló que los ratios H/C y O/C y la aromaticidad estaban fuertemente correlacionados con el grado de degradación de los ácidos húmicos del suelo por el hongo *Coriolus consors*.

4.4.5.7.9. Degradación y transformación de las sustancias húmicas por Ascomicetos

Aunque en el suelo son frecuentes los ascomicetos, su utilización en los procesos que afectan a las sustancias húmicas ha sido menos estudiada que en el caso de los hongos de podredumbre blanca. Su capacidad para degradar compuestos estables como los ácidos húmicos es limitada en

comparación con esos otros hongos (Kluczek-Turpeinen *et al.* 2005), sin embargo son hongos comunes en entornos como bosques, praderas, suelos y compost y contribuyen a activar el ciclo de las sustancias húmicas.

De la misma manera que algunas especies de basidiomicetos, se ha investigado la capacidad de los ascomicetos para producir combustibles limpios y reservas de nutrientes a partir del carbón. Dos ascomicetos, *Fusarium oxysporum* y *Trichoderma atroviride*, se vió que eran capaces de solubilizar carbón a través de efectos sinérgicos de un gran número de mecanismos celulares. Parece que *F. oxysporum* solubiliza carbón incrementando el pH y con ayuda de sustancias quelantes inducidas durante el crecimiento. Parece que *T. atroviride*, en un pH alcalino y con alta actividad de quelación, usa al menos dos clases de actividad enzimática para atacar al carbón: La hidrolítica para solubilizar y la lignolítica para degradar a los HA (ácidos húmicos).

Numerosos estudios se han centrado en el papel de los ascomicetos en la formación del humus. *Epicorom nigrum*, *Eurotium echinulatum*, *Hendersonula turolidea* y *Aspergillus sydowi* se observó que sintetizaban ácidos húmicos a partir de diferentes materiales fenólicos. La polimerización estaba asociada con enzimas fenoloxidasas. La adición de diferentes fuentes de nitrógeno, además de los minerales de las arcillas realza el crecimiento, la síntesis de fenoles y la formación de polímeros fenólicos.

Durante el proceso de compostaje la humificación se produce de una forma acelerada si lo comparamos con lo que ocurre en el suelo; los productos intermedios y finales formados se parecen a los compuestos originados en la descomposición de la materia orgánica en un medio aerobio como puede ser la capa vegetal muerta en la superficie del suelo o el horizonte superficial. Por lo tanto el compostaje puede usarse como una infraestructura para investigar la transformación de HS (sustancias húmicas).

Chefetz *et al.* (1998) aislaron de los residuos sólidos del compost municipal durante su etapa termófila, al hongo productor de laccasa *Chaetomium thermophilum*. Incubada esta laccasa con la fracción húmica de la materia orgánica soluble en agua obtenida de esos residuos sólidos y con guayacol, el resultado fue su polimerización. Los autores sugieren que esta enzima está involucrada en el proceso de humificación durante el compostaje. Kluczek-Turpeinen *et al.* (2005) comprobaron que dos tipos de *Paecilomyces inflatus* aislados del compost son capaces de mineralizar el 5 % del C¹⁴ marcado en los HA sintéticos; además detectaron más de un 30 % de decoloración de los HA naturales del compost y un cambio moderado en la distribución de los pesos moleculares de las fracciones HA y de los ácidos fúlvicos. La actividad de la laccasa fue realzada en un medio que contenía HA, lo que indica que está implicada en las modificaciones de los HA. Parece que, en general, son más fácilmente degradados los HA que los ácidos fúlvicos.

La degradación y transformación de sustancias húmicas por hongos de podredumbre blanca tiene lugar solamente en presencia de otras fuentes de carbono fácilmente degradables. Los procesos son distintos de unos hongos a otros, cambian en diversos entornos y dependen del substrato. Quedan muchos aspectos por conocer todavía, tales como los subproductos del proceso, el papel de las enzimas que intervienen y otros. Por ejemplo, parece que hidrolasas y otras enzimas desconocidas estarían también implicadas.

Sin embargo un modelo básico ha quedado manifiesto, que tiene lugar la oxidación de sustancias húmicas y la formación de radicales inestables por enzimas oxidantes, esto conduce a dos caminos posibles:

- 1) degradación y mineralización parcial de sustancias húmicas
- 2) transformación y polimerización de las sustancias húmicas.

La aireación, los nutrientes y, probablemente el pH y la humedad están asociados en gran medida con estos procesos que parecen más complejos de lo que inicialmente se pensaba. Parece que los hongos de podredumbre blanca y los implicados en descomposición de la materia vegetal son mucho más activos en la degradación y mineralización de las sustancias húmicas, mientras que los ascomicetos influyen principalmente en la modificación y polimerización de materiales húmicos.

4.4.5.7.10. Acción lignolítica de los basidiomicetos en los suelos

La caracterización del sistema lignolítico de los basidiomicetos que causan podredumbre de la madera y el hallazgo de que las enzimas lignolíticas son capaces de transformar una amplia serie de compuestos orgánicos con estructuras similares a la lignina, han puesto en marcha las investigaciones orientadas hacia la aplicación de los basidiomicetos lignolíticos que viven sobre la madera en la biorremediación. El último objetivo de los estudios de biorremediación, dirigidos al uso de estos basidiomicetos para biorremediación in situ en entornos contaminados, lleva a la investigación sobre su crecimiento en el suelo (*Baldrian, 2008*).

Aunque la mayor parte de los estudios se han centrado en la metabolización de contaminantes orgánicos, la investigación sobre la biodegradación también ha enriquecido significativamente nuestro conocimiento de la ecología de los basidiomicetos saprofitos en los suelos. Esto ha ayudado a identificar la mayor parte de los factores ambientales relevantes que afectan a la colonización del suelo, los requerimientos nutricionales de los basidiomicetos lignolíticos, la fisiología de su producción de enzimas y la interacción con la microflora propia del suelo. Esto también ha tocado las cuestiones acerca del éxito de los hongos colonizadores de la madera en el suelo, que no es su ambiente propio, lo cual señala hacia sus diferencias fisiológicas con los basidiomicetos que viven en el suelo y/o descomponen la materia vegetal.

Recientes estudios sobre los basidiomicetos lignolíticos (WLB) y su papel en la biodegradación se han centrado sobre los aspectos aplicables de la degradación biológica (*Cabana et al. 2007*). Vamos a ver la ecología de los WLB en los suelos.

4.4.5.7.11. Crecimiento en el suelo de basidiomicetos lignolíticos que viven sobre la madera.

Cuando se introducen en el suelo estos hongos se encuentran con un entorno diferente de la madera en muchos aspectos. Los suelos generalmente contienen menos nutrientes que la madera, los nutrientes están presentes en diferentes formas y además el suelo es mucho más heterogéneo físicamente. Diferentes tipos de suelos difieren grandemente en sus propiedades físico-químicas, en el contenido de materia orgánica y de nutrientes inorgánicos, en la textura y en la cantidad de biomasa de origen microbiano.

El crecimiento de WLB en la mayor parte de los suelos es limitado debido a la baja cantidad de carbono y nitrógeno disponibles. Aunque los suelos ricos en compuestos orgánicos contienen suficientes nutrientes para sustentar el crecimiento de los WLB, es necesaria habitualmente la adición de sustrato traído de otro sitio. La adición de nutrientes inorgánicos habitualmente no es necesaria, pero si lo es la aportación de fuentes de C y N, preferiblemente en forma de lignocelulosa. Panojas de maíz, trigo, extracto de alfalfa, cortezas de madera o turba han sido utilizados con éxito para la introducción en el suelo de WLB inoculados en ese material (*Steffen et al. 2007*). Generalmente cuanto más grande es el inóculo de biomasa, más rápido y mejor es el establecimiento del hongo en el suelo.

Si está presente el sustrato adecuado, el crecimiento de los filamentos de los basidiomicetos formando cordones de micelios representa una ventaja significativa para su crecimiento en el suelo. A diferencia de las bacterias, los basidiomicetos saprofitos son capaces de proliferar a través de zonas de terreno pobres en nutrientes alimentándose en estas zonas a través de

nutrientes transportados por el micelio (Wells et al. 1995). En basidiomicetos degradadores de madera y de hojas muertas, el crecimiento micelial en el suelo representa una búsqueda de recursos basados en lignocelulosa y en la creación de una red interconectada que distribuya los recursos (Fricker et al. 2008).

Con la adición del apropiado inóculo o sustrato al suelo el problema del bajo contenido de nutrientes del suelo puede ser superado y entonces la mayor parte de los WLB son capaces de colonizar el suelo estéril. Esta colonización está influida por la textura del suelo, el contenido relativo de arena, limo y arcilla, y el pH. La temperatura generalmente aumenta el grado de crecimiento, a temperaturas por debajo de 10° el crecimiento es muy lento o no hay crecimiento. Aunque la presencia de componentes inhibidores parece ser un problema particular de los suelos contaminados que contienen usualmente un amplio espectro de compuestos potencialmente tóxicos, varias especies de WLB son tolerantes a altas concentraciones de metales pesados, hidrocarburos aromáticos policíclicos, pentaclorofenol y otros contaminantes orgánicos.

El principal factor que afecta a la colonización del suelo por los WLB es la presencia de organismos propios del suelo; apareció una gran diferencia en la colonización entre suelos estériles y no estériles, en el suelo no estéril el hongo tiene que pagar un coste adicional de interacciones las cuales traen como resultado una mayor demanda de sustrato. Esto se confirmó en un estudio sobre *Pleurotus ostreatus* que mostraba que es requerida una cantidad adicional de sustrato para la colonización de un suelo no estéril en comparación con el suelo estéril. Más aun, cuando la misma cantidad de sustrato colonizado por hongo fue añadida a suelos con diferente contenido de compuestos húmicos, la densidad de micelio decreció cuando se incrementaba el contenido de materia orgánica (cuando se incrementaba la biomasa de microflora autóctona).

Los resultados de los experimentos de la investigación han demostrado que diferentes especies de WLB difieren significativamente en su capacidad para colonizar suelo no estéril y todo un abanico de respuestas pueden presentarse, desde no crecimiento hasta crecimiento masivo (Machado et al. 2005); Steffen et al. 2007). La incapacidad para colonizar suelo no estéril ha sido frecuentemente expuesta en informes como resultado de la débil capacidad competitiva de algunas especies de hongos. Así algunos WLB pueden clasificarse como fuertemente competitivos como *Pleurotus* sp., *Phanerochaete* sp. o *Trametes versicolor* y otros como débilmente competitivos como *Ganoderma applanatum* y *Dichomitus squalens*. A veces incluso especies que habitualmente colonizan bien el suelo pueden fracasar, la capacidad de colonizar es variable para una misma especie, en parte dependiendo del tipo de suelo.

Las especies de WLB también difieren en la cantidad de biomasa que forman en el suelo. A medida que nos introducimos en el suelo la biomasa generada por los hongos habitualmente aumenta. La densidad de micelio en el suelo de WLB comprobado por Gramss et al. (1999) oscila entre 18 y 88 hifas por mm, cantidad menor que la que presentan la mayor parte de las especies que crecen sobre restos vegetales.

La introducción del hongo *Phanerochaete chrysosporium* incrementó la biomasa del suelo de origen fúngico en un 100 %, mientras que los hongos degradadores de materia vegetal la incrementaron más de un 800 %. Curiosamente la introducción de dos especies degradadoras de restos vegetales en un suelo forestal ya rico en biomasa de origen fúngico no originó un nuevo incremento de esta biomasa, a pesar de la masiva colonización de hifas por parte de los basidiomicetos introducidos (Snajdr et al., 2007).

Una vez establecidos en un suelo no estéril suplementado con el apropiado sustrato, los WLB pueden sobrevivir largos periodos. *Phanerochaete* sp., *Pleurotus ostreatus* y *Trametes versicolor* sobrevivieron en el suelo durante todo el tiempo que duraron experimentos de biorremediación, mas de 200 días. En el estudio sobre la biodegradación de explosivos, la biomasa de origen fúngico en *P. ostreatus* suplementado con tratamientos fue varias veces mayor que en los controles y duró los 140 días del experimento.

4.4.5.7.12. Interacciones entre los basidiomicetos lignolíticos que viven sobre la madera y los organismos del suelo

Como se ha mencionado antes, la interacción con la microflora del suelo es el principal factor que afecta al establecimiento de los WLB en el suelo. Los hongos, y sobre todo los basidiomicetos saprofitos son degradadores eficientes de compuestos orgánicos resistentes (lignina y polisacáridos de la pared celular de las plantas) mientras que las bacterias en el suelo tienen más éxito en la descomposición de sustratos simples. Debido a estas preferencias diferentes, las bacterias y los hongos ocupan diferentes nichos ecológicos. Por otra parte la presencia de hongos en el suelo origina una serie de nichos de bacterias que consumen los productos secretados o producidos por los hongos.

Las interacciones entre los WLB y las bacterias del suelo son muy combativas (la inhibición del crecimiento de WLB por los hongos del suelo y las bacterias es un fenómeno común en los cultivos en laboratorio y en el suelo) Los agentes más inhibidores fueron las *Pseudomonas fluorescens*, la inhibición del crecimiento se produce por la fabricación de derivados de la fenacina, un antibiótico antifúngico, o por micofagia.

El efecto de los WLB sobre las bacterias del suelo es específico, *Pleurotus ostreatus*, uno de los hongos competidores de más éxito, rompe las colonias de bacterias e impide a los microbios del suelo utilizar el sustrato de lignocelulosa añadido al suelo. Es también frecuente que disminuya el número de bacterias heterótrofas, en suelos colonizados por WLB, a la mitad o a la tercera parte. El nivel de inhibición depende del tipo de suelo y también de la composición de la comunidad de bacterias; en tres tipos de suelos la reducción varió entre el 10 % y el 90 %, y mientras estos hongos redujeron las colonias bacterianas en suelos agrícolas a los que se había añadido sustrato con lignocelulosa, no se produjo esta reducción en suelos a los que no se añadió este sustrato. El efecto de los WLB sobre las bacterias del suelo no está directamente relacionado con la capacidad de colonizar el suelo, *P. ostreatus* incrementa el número de bacterias en suelos contaminados desde antiguo.

Este efecto sobre las bacterias es confirmado por análisis PLFA de bacterias totales: *P. ostreatus* y *Phanerochaete chrysosporium* hacen disminuir el número de bacterias en el suelo en un 50-70 %; pero curiosamente basidiomicetos que crecen naturalmente en el suelo y sobre materia vegetal como *Hypholoma fasciculare*, *Stropharia rugosoannulata* y *Resinicium bicolor* incrementan su número en el suelo. Los WLB también afectan a la composición de las comunidades de bacterias; este efecto es probable que vaya a favor de las bacterias micoparásitas y oportunistas al incrementar los WLB a su alrededor la cantidad de compuestos orgánicos asimilables. Un estudio mostró que *Pseudomonas stutzeri* y *Paenibacillus lautus* crecieron en un suelo colonizado por *Pleurotus ostreatus*.

No se conocen los mecanismos de supresión de la bacteria por los hongos, ni lo que hace a una especie, competidora fuerte o débil. Sin embargo se sabe que los hongos lignolíticos responden habitualmente a la presencia de otros hongos y bacterias del suelo, con un incremento de la actividad de la laccasa (Baldrian, 2008), y esta enzima cataliza la formación de componentes antibacterianos en *Pycnoporus cinnabarinus*; los efectos directos de la laccasa sobre las bacterias del suelo no se han comprobado. Algunos hongos que colonizan madera producen radicales fenólicos, cuyos grupos hidroxilo son tóxicos para con la bacteria antagonista *Pseudomonas fluorescens* o con *Bacillus subtilis*; la producción de algún compuesto antibiótico por parte del hongo es otro mecanismo posible.

Las consecuencias de las interacciones entre hongos en el medio natural son diversas, desde cohabitación hasta sustitución. Aunque estas interacciones producen cambios en la actividad de las enzimas y son probablemente responsables de la liberación de nutrientes en los suelos (Woodward & Boddy 2008), estas interacciones han atraído poca atención. Puesto que el volumen de suelo ocupado por una especie de hongo depende del reparto de recursos con sus competidores, los WLB introducidos en el suelo tienen una ventaja al ser introducidos sobre un sustrato ya colonizado por el hongo. Es probable que estos hongos añadidos sean competidores

débiles y serán derrotados por hongos saprofitos del suelo; esto es además confirmado por el descubrimiento de que la adición del antibiótico benomyl al suelo (antifúngico) estimula el crecimiento de WLB resistentes al “benomyl” en un suelo contaminado. Probablemente la interacción se produce en parte a través de los compuestos que segregan los hongos que se añaden al suelo y que pueden estimular o inhibir a otras especies de hongos. Por otra parte los ensayos introduciendo a la vez varios WLB en el suelo no afectaron a la actividad total, mostrando que los costes de la interacción no son necesariamente altos.

Hay algunas interacciones entre WLB y los invertebrados del suelo; *Pleurotus ostreatus* ataca a los nematodos del suelo “*in vitro*”, pero los nematodos del género *Filenchus* fueron capaces de comerse el hongo y reproducirse en su micelio.

4.4.5.7.13. Producción de enzimas extracelulares.

Una de las características más específicas de los basidiomicetos saprofitos es su producción de una amplia colección de enzimas extracelulares para el aprovechamiento de nutrientes complejos. La producción de enzimas lignolíticas y su uso en biorremediación ha atraído la atención en el pasado. Los principales factores que afectan a la producción de enzimas lignolíticas son la disponibilidad y la forma química de los nutrientes, la temperatura, la presencia de inhibidores o de inductores y el efecto de interacciones específicas.

La síntesis de enzimas lignolíticas “*in vitro*” está regulada por el contenido en nitrógeno, pero mientras algunos hongos, incluyendo la especie más popular *Phanerochaete chrysosporium*, producen más Mn-peroxidasa y lignín-peroxidasa, cuando hay poco N, otras especies responden de manera opuesta. La síntesis de Mn-peroxidasa es inducida por la presencia de Mn, H₂O₂ y lignina; la síntesis de laccasa se induce por una gran variedad de compuestos fenólicos simples y por ciertos iones metálicos (Baldrian, 2008). La regulación en el suelo es muy compleja, pero un concepto básico es válido: la descomposición de materia vegetal muerta se incrementa con el contenido de Mn en los suelos (Berg et al. 2007).

La temperatura regula la producción, actividad y estabilidad de las enzimas lignolíticas *in vitro* y también en los suelos. Generalmente se incrementa la actividad al aumentar la temperatura e incluso un pequeño cambio de temperatura puede tener un efecto dramático en la producción y actividad de estas enzimas. Otro factor del que dependen estas síntesis enzimáticas. La producción de enzimas varía dependiendo del agua disponible (Fragoero, 2005). Estos dos factores tienen como resultado la estacionalidad de los procesos de descomposición y biodegradación en las regiones templadas.

En suelos contaminados los compuestos orgánicos liberados y los metales pesados con capacidad tóxica pueden afectar a sus actividades enzimáticas. Habitualmente los metales pesados reducen la actividad de las enzimas lignolíticas. Así concentraciones suficientes de mercurio, cadmio y plomo disminuyen la síntesis de éstos enzimas en suelos contaminados y llevan a la disminución de la eficiencia de biodegradación (Tuomela et al., 2005). Curiosamente algunos compuestos xenobióticos orgánicos aumentan dramáticamente la actividad de la laccasa al inducir una respuesta de estrés (debido a su semejanza estructural con los inductores orgánicos naturales).

Por lo tanto a menudo se afirma que la laccasa es una enzima de respuesta al estrés y otra evidencia de esto es que su producción se incrementa en las interacciones de los basidiomicetos con diferentes hongos y bacterias del suelo como consecuencia de la ocupación de un espacio común. Probablemente este fenómeno es general para la mayoría de los basidiomicetos productores de laccasa (Ferreira Gregorio et al. 2006). Puesto que la laccasa y sus productos no tienen un efecto directo sobre los hongos o sobre las bacterias del suelo, pero se liberan en éste, probablemente debe constituir una forma de defensa pasiva, por la formación de melaninas o compuestos similares o en la desintoxicación de los xenobióticos.

La colonización del suelo por WLB está habitualmente acompañada por la aparición o el incremento de las actividades de enzimas lignolíticas, y la transcripción de los correspondientes

genes. Además de las comúnmente producidas laccasa y Mn-peroxidasas también han sido detectadas en suelos colonizados por WLB la lignina peroxidasa y el enzima generador de H₂O₂, la aril-alcohol oxidasa. La producción de Mn-peroxidasas en suelos está regulada por la disponibilidad del sustrato, puesto que la adición de lignocelulosas al suelo incrementa su actividad en comparación con un suelo no aportado. La inducción de laccasa durante las interacciones inter-específicas en el suelo es difícil de evaluar, pero casi con toda seguridad ocurre, ya que la adición de suelo no estéril in vitro incrementa la actividad de este enzima, y su pico de actividad aparece al comienzo de la colonización del suelo por *Pleurotus ostreatus*.

De modo similar a la situación en otros sustratos que contienen lignocelulosa, las enzimas lignolíticas presumiblemente participan en la transformación de lignina en el suelo. El significado de este proceso no hay que buscarlo tanto en la captura de C sino en la de electrones (precisos para su metabolismo) que se liberan al romper los enlaces de anillos poliaromáticos. Las estructuras orgánicas liberadas pueden servir para bloquear altas concentraciones de metales de transición, formando fulvatos que enriquecen el suelo.

Además la polimerización de los mismos produce melaninas fúngicas, cuya capacidad de protección frente a las radiaciones UV son vitales, para la estabilidad de sus genes. La Mn peroxidasa es conocida por degradar sustancias húmicas del suelo y las laccasas son también capaces de reaccionar con sustancias húmicas del suelo. Esto está basado en el hecho de que los ácidos húmicos inducen la actividad de la lacasa y la expresión del mRNA.

La interacción de las laccasas con las sustancias húmicas lleva probablemente a la despolimerización de estas y a su síntesis a partir de precursores monoméricos, y el balance de estos dos procesos puede estar influenciado por la naturaleza de los compuestos húmicos (Zavarzina et al. 2004). Otra opinión se basa en la capacidad hormonal que poseen los ácidos húmicos en relación con los vegetales a los que se asocia. Puesto que el suelo contiene una gran variedad de compuestos fenólicos, la actividad de las enzimas lignolíticas en los suelos puede también en parte ser resultado de la inducción por compuestos que son estructuralmente similares a sus inductores que se encuentran en madera en descomposición.

La celulosa y hemicelulosas son habitualmente los principales recursos para el crecimiento de los WLB; la actividad de las enzimas celulolíticas extracelulares es por tanto esencial para el crecimiento. Por desgracia, sólo unos pocos estudios han tratado sobre la actividad de las celulasas en suelos colonizados por WLB (Snajdr & Baldrian 2007). En microcosmos con compartimentos separados de lignocelulosa y suelo, *Pleurotus ostreatus* produjo celulasa casi exclusivamente en el compartimento de la lignocelulosa.

La actividad de polisacárido-hidrolasas creció ligeramente solo cuando fue añadida al suelo lignocelulosa extra. Incluso entonces la actividad fue mayor en el microcosmos con microflora nativa donde *Pleurotus ostreatus* estaba ausente. Esto no es sorprendente puesto que la producción de hidrolasas por WLB es estrictamente regulada por la disponibilidad del sustrato (Baldrian, 2008). En suelos forestales ricos en lignocelulosa, la producción de polisacárido-hidrolasas se incrementa durante el crecimiento de basidiomicetos descomponedores de restos vegetales, mientras que el crecimiento en suelos con bajo contenido en carbono probablemente se basó en su mayor parte en la translocación de nutrientes desde suelos colonizados con lignocelulosa.

4.4.5.8. Homeostasis fúngica y la solución iónica del suelo disponible para los hongos: origen.

Todos los seres vivos, incluidos los hongos, dependen de los iones metálicos de la solución del suelo para el funcionalismo de sus órganos, tejidos y metabolismos en cantidades variables. Esta dependencia viene regida por un valor umbral denominado de necesidad y su falta genera una un cuadro carencial. Sin embargo, sobrepasar un nuevo valor (generalmente próximo en concentración, y denominado de toxicidad genera efectos nocivos para el individuo.

Sin embargo, los seres vivos se han ido dotando, desde el comienzo de la vida, de sistemas

homeostáticos que condicionan la “libre actuación” de estos iones dentro de cada individualidad celular, naciendo toda una gama de especies organo-metálicas, que condicionan su libertad de movimiento y de actuación dentro de los seres vivos, regulándose de esta forma la satisfacción de la necesidad, la ordenación de la disponibilidad, la manera de acumularse como forma de reserva o de bioacumularse sin dañar al ser vivo y finalmente a excretarse al entorno natural en el que la individualidad biológica se desenvuelve, cuando no puede quedar retenido bajo ninguna circunstancia.

De esta forma, los primeros colonizadores de la tierra (bacterias y hongos) pudieron sobrevivir a la ocupación de un nuevo ámbito (el terrestre) fuertemente impregnado de iones contaminantes que enriquecían el medio acuático.

Actualmente, la presencia de iones en la solución del suelo previa a su entrada en el ámbito biológico de cada ciclo biogeoquímico, es consecuencia de una variada gama de procesos que incluyen procesos de:

- alteración física, química, fisicoquímica, biológica y enzimática de los componentes minerales de la matriz sólida del suelo,
- degradación de los componentes orgánicos de la copromasa, biomasa, necromasa y neomasa, a los procesos de impregnación del suelo por aguas contaminadas en otros ámbitos superficiales o subsuperficiales,
- deposición de componentes inorgánicos desde la atmósfera y regiones superiores, procedentes de la actividad volcánica, el roce o la penetración de meteoritos y de las actividades antrópicas.

4.4.6. Microorganismos (Bacterieae, Arquea, Fungi Y Eucarieae). Un nuevo enfoque del estudio y enseñanza de los microorganismos del suelo

4.4.6.1. Desde la Taxonomía clásica a los términos “GO” en el super-reino de “UR” o una nueva forma de trabajo taxonómico

Una característica de la dinámica de poblaciones microbianas (la rareza de recombinación en bacterias, que se producen por lo general dentro de un orden de magnitud similar a la de la tasa de mutación) es que fomenta específicamente la cladogénesis (Vos y Didelot, 2009). Una población puede coexistir y diverger de forma indefinida en dos poblaciones ecológicamente distintas, sin evolucionar el aislamiento sexual (Cohan, 1994; Vos, 2011; Wiedenbeck y Cohan, 2011). Es decir, la divergencia adaptativa de las poblaciones bacterianas en diferentes nichos ecológicos no se ve obstaculizada por la rara recombinación entre ellos. Así, mientras que en las poblaciones animales de especies afines la divergencia requiere tanto de la divergencia ecológica como la sexual, (de Queiroz, 2005) en bacterias, la divergencia irreversible requiere sólo la divergencia de las características ecológicas y no requiere el aislamiento geográfico (Cohan, 2001; Cohan y Koepel, 2008; Vos, 2011). De hecho, existe una creciente información sobre de división simpátrica de linajes bacterianos en la naturaleza (Sikorski y Nevo, 2005; Coleman et al, 2006; Ward et al, 2006; Hunt et al, 2008; Koepel et al., 2008; Miller et al, 2009; Oakley et al, 2010) y en microcosmos en laboratorio (Rainey y Trivisano., 1998; Treves et al., 1998; Rozen y Lenski, 2000; Maharjan et al, 2006; Blount et al, 2008).

Pero hay muchas características de la dinámica de poblaciones bacterianas que contribuyen a la rápida evolución de las bacterias. Entre ellas se incluyen:

- el gran tamaños de sus poblaciones (Levin y Bergstrom, 2000),
- la promiscuidad de intercambio genético entre taxones (Cohan, 2001; Popa et al, 2011),
- el pequeño tamaño de los segmentos genéticos recombinados (Zawadzki y Cohan, 1995)
- la simplicidad y modularidad de su fisiología y desarrollo (Lawrence, 1999; Doyle et al, 2007).

Estas ventajas deben actuar para acelerar no sólo la velocidad de división a la que los linajes forman nuevas especies (Cladogénesis), sino también la velocidad a la que un linaje de especies mejora sus adaptaciones sin división (Anagénesis).

Teniendo en cuenta a los taxónomos, existe un acuerdo general, de la existencia de un muy pequeño número de especies bacterianas, reconocido y descrito actualmente, sobre todo debido a cuestiones controvertidas relativas concepto de especie bacteriana. Uno de los enfoques más aceptados, incluso hoy en día, es la taxonomía polifásica porque se basa en información diversa, obtenida a partir de la taxonomía clásica, sino también desde el nivel molecular. El desarrollo de nuevas técnicas moleculares, especialmente secuenciación rRNA genes conducidos a un concepto mejorado, que teníamos la intención de evaluar en esta revisión, y aún más, a la reconstrucción del árbol filogenético de cada grupo específico (Tănase, 2010).

Una de las razones de esta extrema diversidad es que nos podemos estar enfrentando a un proceso más simple en la especiación dado que, al contrario que en animales y plantas, pues las bacterias no requieren aislamiento, ni sexual ni geográfico, para que aparezca una nueva especie. (Koepfel, et al., 2013) proponen una nueva hipótesis sobre la extrema diversidad de las especies por la que la división bacteriana de una población en múltiples poblaciones ecológicamente distintas (cladogenesis) pueden ser tan frecuente como las mejoras adaptativas en el linaje de una única población (anagénesis).

Para conseguir demostrarlo (Koepfel, et al., 2013) utilizó un conjunto de microcosmos experimentales que permitían hacer frente a las tasas relativas de cladogenesis adaptativa y Anagenesis entre los descendientes de un clon de *Bacillus subtilis*, en ausencia de especies competidoras. El análisis de las trayectorias evolutivas de los marcadores genéticos indicó que, en por lo menos 7 de 10 comunidades de microcosmos réplica, la población original fundó uno o más nuevos ecotipos, (poblaciones ecológicamente distintas) antes de que un solo evento anagenético ocurriera dentro de la población original

Koepfel, et al., (2013) fueron capaces de apoyar estos hechos mediante la identificación de ecotipos putativos, formados en estas comunidades, a través de las diferencias en la asociación entre marcador genético, morfología de la colonia y asociación de microhábitats; posteriormente confirmó la distinción ecológica de estos ecotipos putativos en experimentos de competición. Las mutaciones adaptativas que conducen a nuevos ecotipos parecían ser un hecho casi tan común como los que mejoran la forma física dentro de un ecotipo existente. Estos resultados sugieren una paridad de las tasas de Anagenesis y cladogenesis en las poblaciones naturales depauperadas de la diversidad bacteriana.

Las cepas bacterianas se agrupan actualmente en especies basándose en la semejanza genómica global y en el intercambio de fenotipos que se consideren de importancia ecológica. Muchos creen que esta taxonomía polifásica precisa revisión, ya que carece de conexión con la teoría de la evolución, y los límites entre las especies son arbitrarios. Los esfuerzos recientes en taxonomía utilizan secuencias multiloci de mecanografía de datos (MLST) basadas en la identificación de los grupos filogenéticos distintos. Sin embargo, estos enfoques se enfrentan al problema de decidir el nivel filogenético en el que los clusters son representativos de unidades evolutivas o taxonómicamente distintas. Vos (2011) propone la clasificación de dos grupos filogenéticos como especies separadas sólo cuando estadísticamente la divergencia que muestran es significativa como resultado de la evolución adaptativa. Más de un método para la clasificación, el concepto de divergencia adaptativa se puede utilizar en un enfoque de "ecología inversa" para identificar linajes que están en el proceso de especiación o genes implicados en la divergencia adaptativa inicial.

A partir de cepas de *Bacillus subtilis* procedentes de suelos seleccionados a escala microgeográfica, se consiguió identificar tres grupos filogenéticos (ecotipos) ecológicamente distintos y tres fenotipos. Cada fenotipo está fuertemente asociado con un ecotipo diferente, lo que sugiere que por lo general presenta una respuesta no adaptativa para un ecotipo "sensible" a la señalización de otro. Cada ecotipo, sin embargo, contenía uno o más fenotipos minoritarios compartidos con el resto de ecotipos de *B. subtilis* y con taxones de especies más alejadas.

La diversidad fenotípica dentro de ecotipos es consistente con dos modelos: en primer lugar, un modelo por el que ferotipos minoritarios entran en una población a través de la transferencia

genética horizontal y aumenta su frecuencia a través de trampas de interacción social; y un segundo modelo de “ventaja ocasional”, de tal manera que cuando dos ecotipos presentan una densidad por debajo de sus densidades de quórum, pueden beneficiarse de escucharse unos a otros.

Las bacterias son profundamente diferentes de los eucariotas en sus patrones de intercambio genético. Sin embargo, la diversidad ecológica está organizado de la misma manera a través de toda la vida: los organismos individuales se dividen en varios clústeres menos discretos, sobre la base de sus características fenotípicas, ecológicas, y de secuencia de ADN.

Las principales divisiones de procariotas son enormemente diversas en sus capacidades metabólicas y arquitecturas de membrana. Estas diferencias, probablemente muy antiguas, tienen una fuerte influencia en los tipos de adaptaciones ecológicas que pueden evolucionar hoy.

Algunas transiciones ecológicas ocurrieron principalmente en un pasado distante: las asociadas a transiciones entre hábitats salinos y no salinos y aquellas acaecidas como consecuencia de la disminución de la temperatura ambiental.

A nivel de microevolución, la probable existencia de un billón de especies procariotas desafía a los microbiólogos para determinar lo que podría promover la especiación rápida en procariotas, y para identificar las dimensiones ecológicas sobre la que nuevas especies divergen y por los que puedan coexistir.

4.4.6.2. Los términos GO en el super-reino UR, o el punto común de la prediferenciación entre células de microorganismos, plantas y animales (Cohan y Koepfel, 2008).

Existe un '**super-reino**' conceptual cuya ubicación se encuentra en la raíz de la divergencia entre los organismos primitivos y bacterias, de las plantas y los animales. Aquí, el organismo madre, generado a partir del “fango primordial”, tenía un conjunto mínimo de genes 'ur' que fueron esenciales para todos los organismos, incluyendo los genes que codifican ARN ribosómico, la proteína ribosomal, enzimas y proteínas necesarias para la replicación del ADN, la transcripción del ADN y la traducción del ARN.

La más sorprendente de estos descubrimientos basados en la secuencia era que toda la vida celular se ajusta en tres 'urkingdoms' ('superreino' conceptual ubicado en la raíz del momento en que se realizó la separación entre los microorganismos plantas y los animales). Este superreino tenía un complemento mínimo de 'ur' o genes esenciales para todos los organismos, incluyendo los genes que codifican ARN ribosómico, la proteína ribosomal, enzimas y proteínas necesarias para la replicación del ADN, la transcripción del ADN y la traducción del ARN) con los grupos de bacterias y arqueas procariotas que comprende dos de ellos (Woese 1987).

Los expertos en sistemática se han acostumbrado al descubrimiento casi cotidiano de 'divisiones' bacterianas. Estas constituyen los taxones más grandes dentro de las bacterias, tales como las cianobacterias (las bacterias fotosintéticas productoras de oxígeno), las espiroquetas (bacterias en forma de sacacorchos), y los Firmicutes (incluyendo bacterias Gram-positivas), así como muchos recién descubiertos, pero sin cultivar, las divisiones 'candidatos' conocido sólo por una secuencia de ADN y una fotografía. La profundidad de la divergencia entre las divisiones bacterianas es mucho mayor que entre los filos animales, con la división evolutiva entre la mayoría de las divisiones pre-data el origen de los animales y muchos datan de antes del origen de los eucariotas (Giovannoni y Stintl, 2005).

Los procariotas parecen empequeñecer a los eucariotas en el número de especies. Las estimaciones de la diversidad eucariota total se encuentran en el intervalo de 10-50 millones de especies (May, 1988). Aunque se han descrito sólo alrededor de 9.000 especies de procariotas (Euzéby, 2008), los enfoques moleculares indirectos basados en la hibridación de ADN extraído del medio ambiente (sin cultivo) sugieren la existencia de un billón o más especies procariotas en

todo el mundo (Dykhuizen, 1998), y diez millones de especies dentro de un hábitat determinado (Gans, et al., 2005).

El reino de los procariotas atesora la mayor promesa para la obtención de los grupos biológicos previamente desconocidos y profundamente divergentes. En las últimas dos décadas, los ecólogos microbianos y los sistemáticos han buscado hábitats conocidos, algunos comunes (el agua de mar y el suelo de los bosques), y otros hábitats más exóticos, (aguas termales y respiraderos de aguas profundas), para descubrir la antigüedad divergente de las procariotas. El ritmo de los descubrimientos de los grupos de procariotas profundamente divergentes es trepidante, y no muestra signos de desaceleración en un futuro próximo (J. Tiedje, comunicación personal).

Las comparaciones de secuencias completas 16S ARN ribosomal se han utilizado para confirmar, refinar y ampliar conceptos anteriores de la filogenia archaea.

Las arqueobacterias caen naturalmente en dos ramas principales o divisiones,:

División I comprende arqueobacterias termófilas azufre-dependiente, con relaciones relativamente estrechas y fenotípicamente homogéneas de especies termófilas “azufre dependiente” que abarca los géneros *Sulfolobus*, *Thermoproteus*, *Pyrodictium* y *Desulfurococcus*.

División II, comprende arqueobacterias metanogénicas y sus familiares. Forman una agrupación menos compacta filogenéticamente, y también son más diversos en el fenotipo. Los tres de las (principales) grupos metanógenas se encuentran en la División II, al igual que los halófilos extremos y dos tipos de termoacidófilos, *Thermoplasma acidophilum* y *Thermococcus celer*.

Estas últimas ramas especies suficientemente ancladas en la línea de la División II para que se considere que representa una tercera División, separada. Sin embargo, tanto los halófilos extremos como el *Tp. acidophilum* derivan del grupo de metanógenos.

Los halófilos extremos están específicamente relacionados con el *Methanomicrobiales*, con exclusión tanto de la *Methanococcales* y los *Methanobacterales*. *Tp. acidophilum* esta relacionado periféricamente con el grupo *halophile-Methanomicrobiales*.

Por la medida de la secuencia 18S rRNA las arqueobacterias constituyen una agrupación filogenéticamente coherente (clado), que excluye tanto la eubacterias y las eucariotas - una conclusión que está respaldada por otras pruebas de secuenciación.

Hay propuestas alternativas para la filogenia archaeobacterial, basadas en otro tipo de pruebas, se están discutiendo y evaluando. En particular, las propuestas para reclasificar diversos subgrupos de las arqueobacterias, que no tiene apoyo experimental adecuado e introduce confusión taxonómica.

Los urkingdoms y las divisiones dentro urkingdoms no son sólo una cuestión de edad; pues muestran profundas diferencias en sus capacidades metabólicas. Por ejemplo, mientras que todos los eucariotas fotosintéticos utilizan la vía oxigénica (que fue adquirido de las cianobacterias), las divisiones fotosintéticos conocidos de procariotas utilizan tres vías fundamentalmente diferentes, con sólo el oxígeno cianobacterias produciendo (Madigan et. Al., 2000). Además, mientras que los eucariotas mitocondria que devengan sólo utilizan oxígeno como aceptor de electrones - en la vía de la fosforilación oxidativa, que fue adquirida a partir de bacterias aerobias - varias bacterias anaerobias utilizan nitrato, sulfato férrico, o aluminio (III) iones como receptores de electrones (Madigan, et. Al., 2000), mientras que algunos incluso se puede utilizar moléculas orgánicas, tales como trinitrotolueno (Esteve-Núñez et al., 2000). Estas diferencias metabólicas proporcionan oportunidades ecológicas para vivir en ambientes anóxicos que contengan diferentes agentes oxidantes.

4.4.6.2.1. Concepto de especie procarionte

El concepto moderno de especie atribuye a cada una ciertas propiedades dinámicas. Así:

Cada especie debe de tener alguna de estas propiedades (*de Queiroz, 2005*)

- debe ser un grupo cohesionado, cuya diversidad esté limitada por una fuerza evolutiva;
- que las diferentes especies estén irreversiblemente separadas;
- que las especies sean un grupo ecológicamente distinto;
- que cada especie esté fundada una sola vez.

Los esfuerzos por definir especies procariotas de acuerdo con estas propiedades han diferido más profundamente en qué fuerzas de cohesión se consideran más importante.

En el concepto ecotipo de especies, una especie procariotas (o ecotipo) es un clade cuyos miembros son ecológicamente similares entre sí, por lo que la diversidad genética dentro del ecotipo está limitada por una fuerza cohesiva, o bien la selección periódica o la deriva genética, o ambos (*Cohan, y Perry, 2007*). La selección periódica es la purga de la diversidad que se produce cuando la recombinación es rara, de modo que la selección natural favorece una mutación adaptativa expunge diversidad, de todo el genoma, dentro de un ecotipo. Alternativamente, en las poblaciones de bacterias de tamaño modesto (como con algunos patógenos, por ejemplo), la diversidad entre los miembros de un ecotipo se puede purgar principalmente por la deriva genética. Debido a la selección o deriva periódica, la diversidad dentro de un ecotipo, ecológicamente homogénea, es sólo efímera. La divergencia puede llegar a ser permanente cuando una mutación (o evento de recombinación) coloca un organismo en un nuevo nicho ecológico y funda un nuevo ecotipo.

Debido a que el nuevo ecotipo es ecológicamente distinto del ecotipo parental, ni la selección periódica ni la deriva producida por eventos dentro del ecotipo de los padres puede extinguir la diversidad dentro del nuevo ecotipo (*Cohan, y Perry, 2007; Cohan, 1994; Templeton, 1989*).

En procariotas, la especiación rápida está fomentada por algunas propiedades únicas de intercambio genético entre procariontes, incluyendo su propensión a adquirir nuevos loci de genes por transferencia genética horizontal, así como la rareza de su intercambio genético, que permite la especiación solo por la divergencia ecológica, sin un requisito específico para el aislamiento sexual. Las dimensiones ecológicas de especiación procariotas pueden ser identificadas mediante la comparación de la ecología de los más recientemente divergentes, y las poblaciones ecológicamente distintas (ecotipos) (*Cohan y Koeppl, 2008*)

Los programas de identificación de la especiación están limitados por la ignorancia acerca de las características fisiológicas y ecológicas que probablemente fueron responsables de la divergencia adaptativa entre ecotipos estrechamente relacionados en cualquier clado dado. El esfuerzo de integración requerirá hipotetizar sobre el desarrollo de enfoques universales de las demarcaciones de ecotipos, y para confirmar y caracterizar su distinción ecológica, sin previo conocimiento de la ecología de un clado dado. (*Cohan y Koeppl, 2008*)

4.4.6.2.2. El proyecto de Ontología Génica

El proyecto de **Ontología Génica** (en inglés *Gene Ontology* cuya sigla es *GO*), originalmente construido en 1988 por un consorcio de investigadores que estudiaban el genoma de tres organismos modelo), actualmente.

Normativa de clasificación:
<ul style="list-style-type: none">• proporciona un vocabulario controlado que describe el gen y los atributos del producto génico en cualquier organismo
<ul style="list-style-type: none">• Cada término GO consiste en un único identificador alfanumérico, un nombre común, con sinónimos (si son de aplicación), y una definición.
<ul style="list-style-type: none">• Cuando un término tiene múltiples significados dependiendo de las especies, el GO usa una etiqueta "sensu" para diferenciarlos entre ellos.
<ul style="list-style-type: none">• Los términos son clasificados en solo una de las tres ontologías, las cuales están estructuradas, cada una de ellas, como un grafo dirigido acíclico.
<ul style="list-style-type: none">• Cada nuevo término y/o anotación es sugerido por miembros de la comunidad científica de investigación.
<ul style="list-style-type: none">• Una vez publicada, es revisada por miembros del consorcio GO para determinar su aplicabilidad. Puede ser, en general, dividido en dos partes.

La primera es la ontología por sí misma; en realidad son tres ontologías, y cada cual representando un concepto clave en **biología molecular: la función molecular** de los productos génicos; **su rol en los procesos biológicos** de múltiples direcciones; y **su localización en componentes celulares**. Las ontologías se actualizan continuamente, y se dispone de nuevas versiones mensualmente.

La segunda es la anotación, la caracterización de los productos génicos usando términos de la ontología. Los miembros del Consorcio GO (*GO Consortium* en inglés) entregan su información y se hace disponible públicamente a través del sitio web GO. Este sistema GO está permitiendo reconstruir filogenias que describen la evolución de las funciones moleculares y la evolución de las especies directamente, a partir de definiciones de un censo genómico de ontología de genes (GO).

La naturaleza tripartita del mundo celular está bien establecida, con los organismos vivos dividen en tres formas de vida distintas: Archaea, Bacteria y Eukarya. Colectivamente, estos grupos también se conocen como los tres "dominios" o "super reinos" de la vida (*Woese y Fox, 1977; Woese, 1987*). Tanto Archaea como Bacteria son microbios unicelulares "akaryoticos" que generalmente carecen de un núcleo, mitocondrias, y algunos orgánulos unidos a la membrana encuentran comúnmente en las células eucariotas.

Pese a los considerables similitudes morfológicas entre arqueas y bacterias, están reconocidas como super-reinos distintos debido a la presencia de las proteínas ribosomales únicas (Lecompte, et al.,2002), las diferencias en la composición y estereoquímica de los lípidos de la pared celular (glicerol-éter en Archaea frente glicerol-éster en bacterias) (*De Rosa, et al., 1986; Valas y Bourne, 2011*), y un equipo de la replicación del ADN diferente (Leipe, et al., 1999)), los hábitats y las interacciones con otras células (*Cavichioliet al., 2003*).

Los miembros de la super-reino archaea se encuentran generalmente en ambientes extremos, tales como altas temperaturas y / o condiciones salinas (por ejemplo, *Methanopyrus kandleri* es decir, capaz de sobrevivir a 122 °C (*Takai, et al., (2008)*). En contraste, las especies bacterianas están más extendidos y son patógenos comunes.

El super-reino Eukarya incluye un grupo diverso de ambos organismos unicelulares y multicelulares que contienen muchos orgánulos unidos a la membrana (por ejemplo, el núcleo) y las estructuras citoplasmáticas complejas (por ejemplo, del citoesqueleto).

Además de los tres superkingdoms generalmente aceptados, estudios recientes también apuntan a la existencia de un cuarto "super-grupo", compuesto de virus con genomas medio-grande (por ejemplo, mimivirus y megavirus (Nasir, et al., 2012). Así virus gigantes podrían ser representantes de un modo celular antiguo de la vida que es distinta de las formas de vida celulares existentes (Nasir, et al., 2012).

A partir de 249 genomas de vida libre, que abarcan organismos en los tres super-reinos de la vida: Archaea, Bacteria y Eukarya, se utiliza la abundancia de los términos de GO como caracteres moleculares para producir árboles filogenéticos arraigados.

Los resultados revelaron un origen termófilo temprano de las Archaea, que fue seguido por los acontecimientos que condujeron a una reducción del genoma en los super-reinos microbianos.

Los genomas de Eucariontes muestran una extraordinaria diversidad funcional y se han enriquecido con cientos de actividades moleculares novedosas no detectados en las células microbianas acariotes. Sorprendentemente, la mayoría de estas nuevas funciones aparecieron bastante más tarde en la evolución, sincronizándose con la diversificación del superreino Eucarieae.

Es importante resaltar que todos los términos universales GO_{TMF} aparecen fácilmente en evolución, antes de la aparición del super-reino específico de los términos GO (leer más abajo). La lista indica que el último ancestro común universal tiene una célula origen con una maquinaria catalítica compleja todavía presente, como sugieren los estudios sobre los dominios protéicos y sus funciones moleculares (Kim y Caetano-Anollés, 2010, 2011, 2012).

Tabla 4.24: Lista de términos universales GO_{TMF} presentes en los 249 genomas muestreados, obtenidos de valores "nd" (ascendentes) (modificada por [Nasir y Caetano-Anollés, 2013])

GO Id	Nombre de GO	edad (nd)	Índice de distribución
GO:0005524	ATP binding	0	1
GO:0008270	zinc ion binding	0.005	1
GO:0000287	magnesium ion binding	0.009	1
GO:0005525	GTP binding	0.014	1
GO:0004222	actividad metalo-endopeptidasa	0.023	1
GO:0010181	FMN binding	0.028	1
GO:0030145	manganese ion binding	0.033	1
GO:0003924	actividad GTPasa	0.038	1
GO:0003887	actividad DNA-directed DNA polimerasa	0.042	1
GO:0004252	actividad serina-tipo endopeptidasa	0.047	1
GO:0003746	actividad factor translación-elongación	0.052	1
GO:0009982	actividad pseudouridina sintasa	0.056	1
GO:0004523	actividad ribonucleasa H	0.103	1
GO:0004826	actividad fenilalanina-tRNA ligasa	0.108	1
GO:0004821	actividad histidina-tRNA ligasa	0.127	1
GO:0004820	actividad glicocola-tRNA ligasa	0.127	1
GO:0004824	actividad lisina-tRNA ligasa	0.136	1
GO:0004831	actividad tirosina-tRNA ligasa	0.150	1
GO:0004618	actividad fosfoglicerato quinasa	0.169	1
GO:0004634	actividad fosfopiruvato hidratasa	0.174	1
GO:0004749	actividad ribosa fosfato difosfoquinasa	0.174	1
GO:0003952	actividad NAD+ sintasa (glutamina-hydrolyzing)	0.178	1
GO:0004815	actividad aspartato-tRNA ligasa	0.183	1
GO:0004807	actividad triosa-fosfato isomerasa	0.183	1
GO:0004813	actividad alanina-tRNA ligasa	0.188	1
GO:0003917	actividad DNA topoisomerasa tipo I	0.192	1

Un ejemplo de la importancia de esta nueva clasificación evolutiva que agrupa a Areacheae, Bacterieae y Eukarioteae nos lo encontramos con un listado de Términos Universales de GO_{TMF} presentes en los 249 genomas y totalmente analizados con un índice 1 de distribución (presencia

en todos los genomas).

La mayoría de estas funciones moleculares más antiguas se encuentran presentes universalmente (círculos rojos) con valores claramente altos (Fig. 4.142a). De hecho, un total de 26 términos GO_{TMF} tienen un valor igual a 1 lo que indica la presencia ubicua en todos los genomas que se han muestreado (Tabla 4.21).

Estos términos GO_{TMF} universales se corresponde con catálisis fundamentales y está asociado a actividades que son cruciales para la vida como:

- la formación de ATP [GO: 0005524],
- la replicación de DNA [GO: 0003887],
- ruptura de los híbridos de RNA-DNA [GO: 0004523],
- desenrollamiento de hebras DNA antes de la replicación y transcripción [GO: 0003917], actividades biosintéticas de aminoacyl-tRNA syntetasas [GO: 0004813, GO: 0004815, GO: 0004820, GO: 0004821, GO: 0004824, GO: 0004826, GO: 0004831], y
- otras referenciadas en la tabla 4.24.

En la Fig. 4.143 b se puede detectar que la capacidad de síntesis de ATP es la más antigua y universal de todas las actividades incorporadas a la “previda”

Fig. 4.144: Orden de aparición evolutiva de GO_{TMF} según los grupos Taxonómicos de Venn

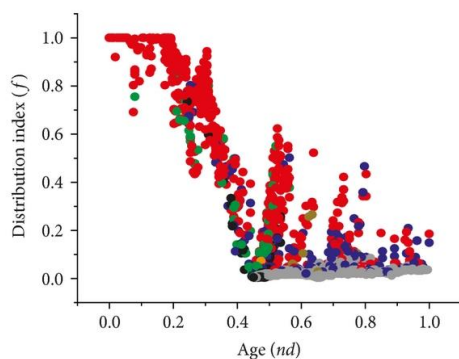


Fig. 4.144 a

Distribución de términos GO_{TMF} con respecto al tiempo de evolución (nd) y su distribución en los genomas.

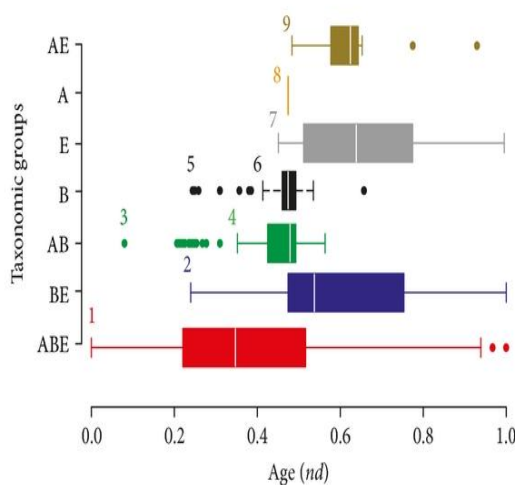


Fig. 4.144 b

b) Distribución de los términos GO_{TMF} con respecto al tiempo de evolución (nd) en los 7 grupos taxonómicos. El término GO_{TMF} más antiguo, en cada grupo (“ATP binding [GO: 0005524]”) está indexado con el n° 1. El 2, corresponde a “DNA replication origin binding [GO: 0003688]”. El 3 lo es a la “penicillin binding [GO: 0008658]”; El 4 a la actividad “2,3,4,5-tetrahydropyridine-2,6-dicarboxylate N-succinyltransferase [GO: 0008666]”; El 5, a la actividad “UDP-N-acetylmuramoyl-alanyl-D-glutamyl-2,6-diaminopimelate-D-alanyl-D-alanine ligase [GO: 0008766]”; El 6, a la actividad “chorismate lyase [GO: 0008813]”; El 7 a “CCR1 chemokine receptor binding [GO: 0031726]”; El 8, a la actividad “methylenetetrahydromethanopterin dehydrogenase activity [GO: 0030268]”; el 9, a la actividad “nicotinamine synthase [GO: 0030410]”.

Los experimentos llevados a cabo por Nasir et al. (2014) predicen un origen termófilo de la vida diversificada (también previsto por Stetter, 2006; Gaucher *et al.*, 2008; Brooks *et al.*, 2004. y

contradican a las teorías que atribuyen el origen de la vida en ambientes más fríos (por ejemplo, Boussau *et al.*, 2008).

Los resultados tampoco apoyan el origen de los eucariotas mediante la fusión o la interacción de dos células acarióticas (Martin y Müller, 1998; Rivera y Lake, 2004; Álvarez-Ponce *et al.*, 2013).

Por el contrario, muestran que la línea madre primordial fue enriquecida en actividades moleculares y dio a luz primero en las arqueas, después en bacterias, y finalmente Eucariontes (Fig. 4.145).

Los genomas de Eucariontes probable conservan muchas de las antiguas actividades moleculares que perdieron progresivamente de microbios acariontes.

Pero estos compensaron estas pérdidas mediante la adaptación a ambientes agresivos y disfrutar de ciclos de crecimiento rápido, posiblemente bajo la presión de las rapaces celulares y los RNA-virus (Forterre, 2013) El linaje Eucaria se diversificó mucho más tarde y posiblemente después de la endosimbiosis de especies bacterianas ya diversificadas.

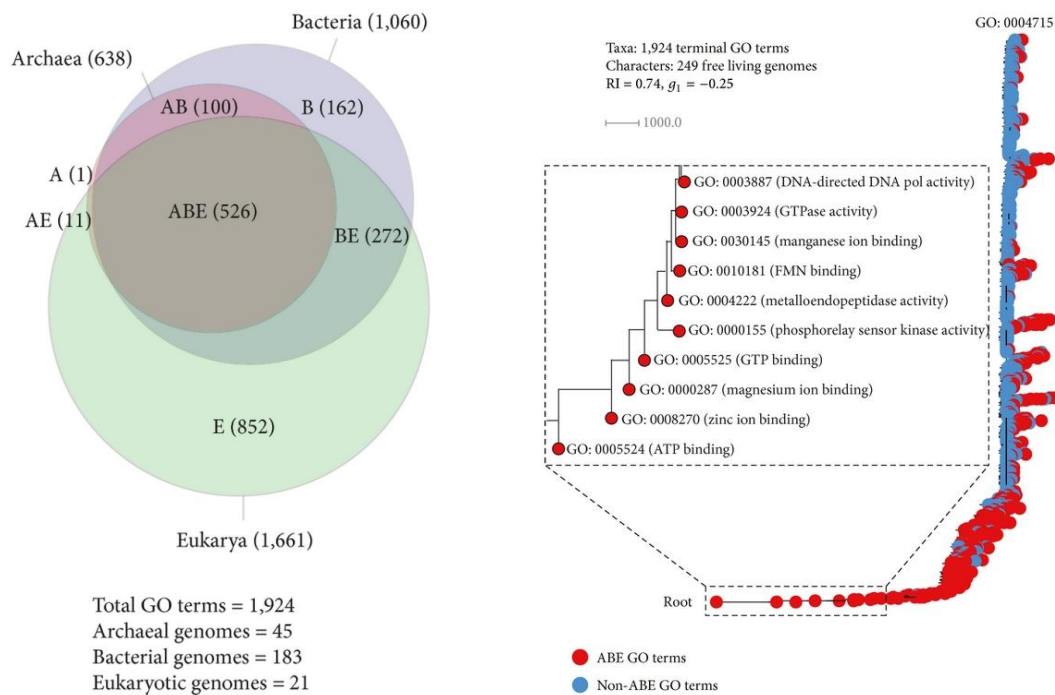


Fig. 4.145 Interconexión entre arqueas, bacterias y eucariontas (Nasir y Caetano-Anollés, 2013)

Los datos aportados por Nasir *et al.* (2014) son también incompatibles con la hipótesis que sugiere que los eucariotas se originaron dentro de Archaea (basado en secuencias de genes) (Cox, *et al.*, 2008); ver (Forterre, 2013).

A su vez, el nuevo ToL apoyó publico anteriormente análisis de tipo similar en el que el uso de estructuras de dominios de proteínas y RNA conservadores llevó a topologías que favorecieron un antiguo origen termófilo del superreino arqueas y la topología de tres dominios (Wang *et al.*, 2007; Kim y Caetano-Anollés, 2012).

Para conocer la diversidad funcional en los superreinos, nos sirve un diagrama de Venn donde se muestra el patrón de distribución de 1.924 GO_{TMF} términos (Figure 2(a)) (Nasir y Caetano-Anollés, 2013).

Incluye los términos GO_{TMF} que estaban presentes únicamente en un super-reino (i.e., A, B, y

E), fueron compartidos por dos superkingdoms (AB, AE y BE), o eran universales (ABE), lo que lleva a aceptar la existencia de siete posibles grupos taxonómicos de Venn.

Alrededor del 44% del total de términos GO_{TMF} se detectó únicamente en Eukarya (E), demostrativo de la masiva diversidad funcional de los organismos eucariotes (Tabla 4.25).

Por el contrario, solo el 8.4% y 0.05% de los términos GO_{TMF} era exclusivo de Bacteria (B) y de Archaea (A), respectivamente. (Figure 4.144).

La distribución de los términos de GO en super-reinos confirma que Archaea parece ser la forma más simple y más antigua de la vida celular, mientras que Eukarya es el más diversa y reciente (Nasir, et al., 2014).

Tabla 4.25: Lista de términos GO_{TMF} en los grupos taxonómicos que conforman el superreino "ur"

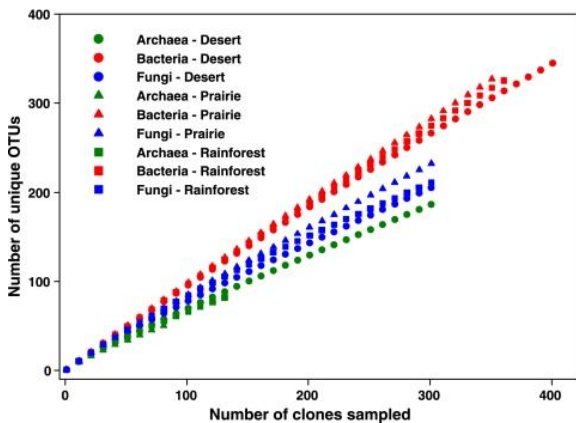
Arquea/Bacteria/Eucariota				
ABE	GO:0003810	actividad glutamina gamma-glutamyltransferasa	0.97	0.06
	GO:0004715	actividad non-membrane spanning protein tyrosine kinasa	1	0.18
Arquea/Bacteria				
AB	GO:0008658	penicillin binding	0.08	0.76
	GO:0015415	Actividad fosfato ion transmembrane-transporting ATPasa	0.21	0.85
	GO:0009030	Actividad tiamina-fosfate kinasa	0.21	0.69
	GO:0008966	Actividad fosfoglucoamin mutasa	0.22	0.76
	GO:0015412	Actividad molibdato transmembrane-transporting ATPasa	0.22	0.66
	GO:0019134	Actividad glucosamin-1-fosfato N-acetiltransferasa	0.23	0.66
	GO:0008881	Actividad glutamato racemasa	0.23	0.66
	GO:0008763	Actividad UDP-N-acetilmuramato-L-alanin ligasa	0.24	0.73
	GO:0008784	Actividad alanin racemasa	0.24	0.73
	GO:0008760	Actividad UDP-N-acetilglucosamina 1-carboxiviniltransferasa	0.25	0.61
	GO:0008965	Actividad fosfoenolpiruvato-protein fosfotransferasa	0.25	0.57
	GO:0008984	Actividad protein-glutamato metilesterasa	0.25	0.59
	GO:0000286	Actividad alanina dehidrogenasa	0.27	0.48
	GO:0016960	Actividad Ribonucleosido-difosfato reductasa, tio-redoxin disulfuro como aceptor	0.28	0.53
	GO:0008855	Actividad exodeoxiribonucleasa VII	0.31	0.72
GO:0009381	Actividad excinucleasa ABC	0.31	0.80	
Bacteria				
B	GO:0008766	Actividad UDP-N-acetylmuramoylalanyl-D-glutamyl-2,6-diaminopimelate-D-alanyl-D-alanine ligase	0.24	0.73
	GO:0008961	Actividad fosfatidil-glicerol-prolipoproteina diacilgliceril transferasa	0.25	0.64
	GO:0008832	Actividad dGTPasa	0.26	0.55
	GO:0009002	Actividad serine-tipe D-Ala-D-Ala carboxypeptidasa	0.31	0.60
	GO:0008882	Actividad [glutamato-amonio-ligasa] adenil-transferasa	0.36	0.41
	GO:0008914	Actividad leucil-transferasa	0.36	0.45
	GO:0019146	Actividad arabinosa-5-fosfato isomerasa	0.38	0.31
	GO:0019143	Actividad 3-deoxi-mano-octulosonato-8-fosfatasa	0.38	0.33
	GO:0004456	Actividad fosfogluconato dehidratasa	0.38	0.23
	GO:0008693	Actividad 3-hydroxydecanoil-[acil-carrier-protein] dehidratasa	0.38	0.22
	GO:0008918	Actividad lipopolisacarido 3-alpha-galactosil-transferasa	0.66	0.01
	GO:0030733	Actividad acido graso O-metiltransferasa	0.66	0.00
Arquea/ Eucariota				
AE	GO:0004579	Actividad dolicoil-difosfo-oligosacarido-protein glicotransferasa	0.77	0.10
	GO:0004965	Actividad G-protein acoplada al receptor GABA	0.93	0.05

De esta forma queda clara la importancia que presenta la evaluación de las actividades enzimáticas en los suelos, No solo para ver las capacidades de flujo de nutrientes en las redes

tróficas, sino también, y la medida en que estos conocimientos se desarrollen con más términos GO, en quienes son los grupos taxonómicos predominantes presentes en su seno.

Utilizando el programa Bellerophon basado en las técnicas de amplificación PCR se ha conseguido mostrar de forma alineada un gran número de secuencias genéticas incluidas en las librerías NAST (disponible en <http://greengenes.lbl.gov>) y ARB (disponible en <http://www.arb-home.de>).

Este es otro aspecto importante para poder preveer con que tipo de componentes biológicos nos enfrentamos a la hora de evaluar y clasificar a los agregados y quienes son los responsables microbianos de su conformación (Fig. 4.146). Bien entendido que ahora también tendremos que tener presente que los constructores de las organizaciones no son solo los microorganismos del suelo, sino que estos son una pequeña parte de la biodiversidad presente en cada edafón.



Curvas de rarefacción se generaron utilizando el programa EstimateS (version 7.5; R. K. Colwell, <http://purl.oclc.org/estimates>).

En las nueve bibliotecas, no hay una asíntota evidente en las curvas de rarefacción, lo que sugiere que las bibliotecas no abarcan la totalidad de la toda la riqueza de OTU en cada una de las comunidades con OTU definidos en el nivel de similitud de secuencias $\geq 97\%$. (Huber et al., 2004)

Fig. 4.146 Curvas de rarefacción de bacterias, hongos, y de las bibliotecas de clones archaeal construidas a partir de cada una de las muestras de suelo. (version 7.5; R. K. Colwell, <http://purl.oclc.org/estimates>)

4.4.7. Algas en el suelo

Hace 1.500 millones de años, aparecen en el mar los organismos fotosintéticos y con la fotólisis, el O₂ primero y el ozono, nos permiten respirar y nos protegen sobre la Tierra. Con la fotosíntesis se crea, de forma acelerada MO, que será alimento de transferencia para todos los heterótrofos que viven en el suelo y se cambia el CO₂ por el O₂ como gas dominante en la atmósfera (Fig. 4.147).

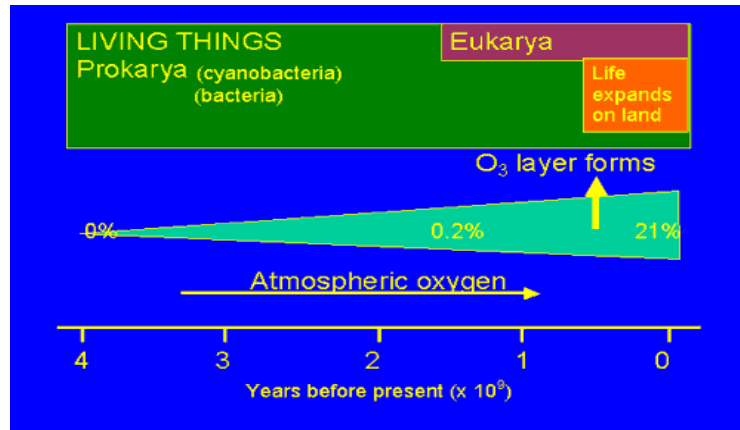


Fig. 4.147 La atmósfera: cambio lento, desde una anoxia estricta, (solo hay bacterias anaerobios estrictos), pasando por situaciones transitorias, de hipoxia, (momento de expansión de la aerobiosis facultativa), hasta que la atmósfera alcanza niveles en los que la aerobiosis se desarrolla definitivamente sobre la tierra (fotosíntesis acíclica). Se precisaron casi 4.000 millones de años para que este proceso, durante el cual primero apareció la fotosíntesis cíclica, y luego la no cíclica. En la ubicación correcta de la *Hollandita* conveniente recubierta de proteínas, responsable de la fotólisis se tardaron 1500 millones de años. <http://sci.waikato.ac.nz/evolution/images/localimages/earliestLandPlant.gif>

Y aparecen distintos pigmentos capaces de captar la luz a muy distintas longitudes de onda. Es decir, excitar electrones que están ubicados en orbitales moleculares, que cargados de energía, comienzan a circular a través de pares redox (moléculas orgánicas) y liberar de forma organizada la energía, de tal forma que no “queme” al sistema conductor” desorganizando al complejo molecular (Fig. 4.148).

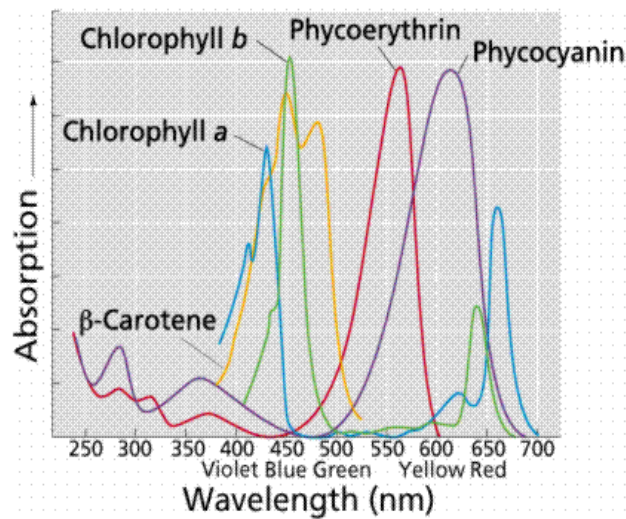


Fig. 4.148 Cada pigmento se excita con longitudes de onda diferentes, pues su composición química varía. En esta imagen se ven las distintas longitudes de onda a la que se excitan los diferentes pigmentos fotosensibles. Cuanto mas corta sea la longitud de onda mayor energía porta, y penetra más. No es desdeñable que en un principio, con una atmósfera sin ozono, que tuviera el rol principal de captación de energía fueran los carotenos. Cuando hay una floración algal, el color lo da el pigmento mayoritario (Curtis 2003)

De forma paralela se dió paso a la integración del sistema mitocondrial, en un largo proceso evolutivo que ha permitido el desarrollo de cadenas redox, cuyos portadores permiten la vida en base a “respirar” O₂ generado en la fotólisis del agua y captar la energía electrónica formando ATP. Este hecho permitirá la entrada de conjuntos biológicos que carecían de mitocondrias.

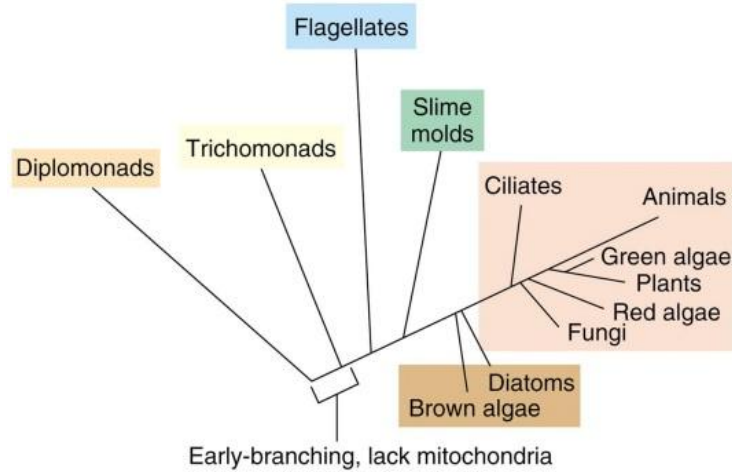


Fig. 4.149. Arbol filogenético de la vida obtenido al secuenciar el RNA ribosómico. Arqueas y bacterias (procariontes) son los primeros colonizadores, capaces de vivir anóxicamente. El receptor de electrones y protones era la CN por lo que a las cadenas de oxidorreducción, responsables de la producción de ATP, se las llamó cianuro-resistentes. Con la presencia de O₂, y del citocromo aa₃ se facilitó la aparición de la vida aerobia, tal como hoy se disfruta (bioold.science.ku.dk/)

Metabólicamente los procesos de obtención de energía también evolucionaron (Fig. 4.150):

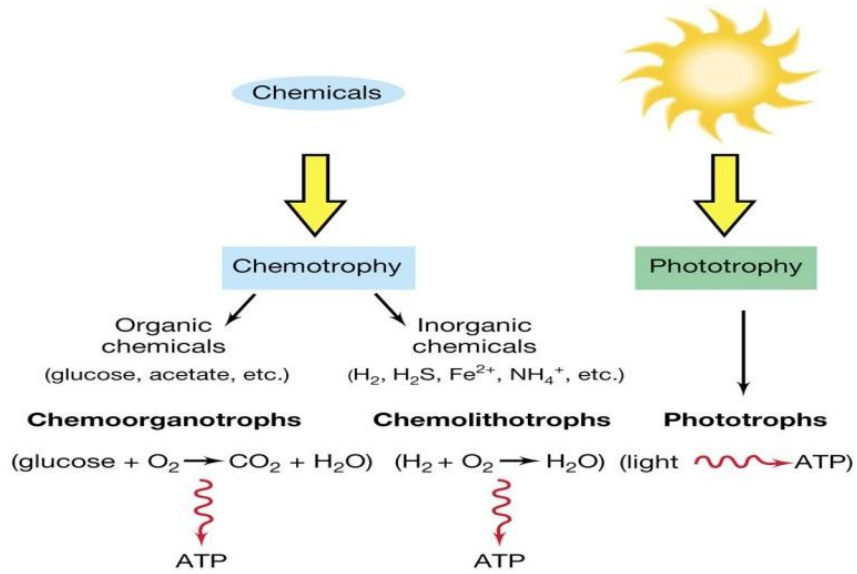


Fig. 4.150: Quimiolitotrofos Quimioorganotrofos Fototrofos

Los sistemas más primitivos de captura fotónica se denominan ficobilisomas, conformado por unos conjuntos moleculares en forma de antena (Fig. 4.151).

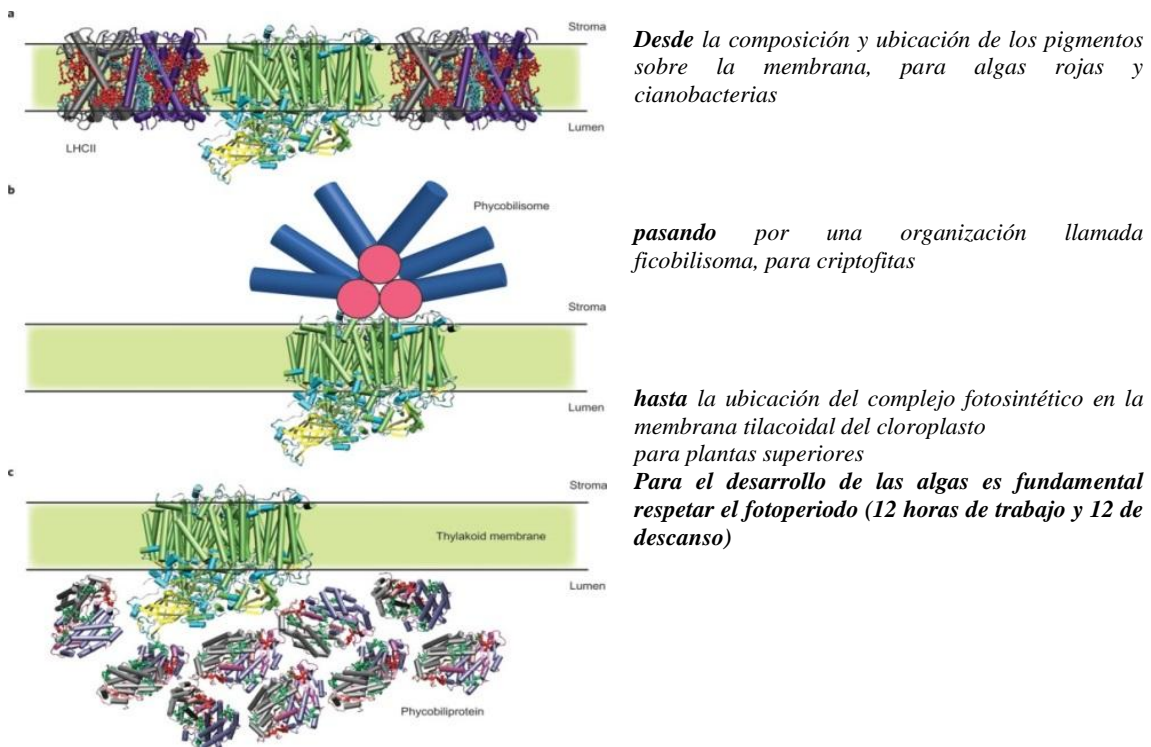
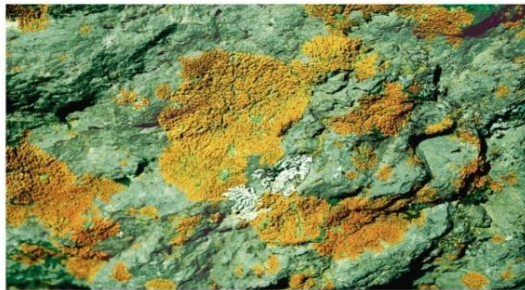


Fig 4.151 Distintos sistemas fotosintéticos (Scholes G.D. et al 2011)

Y también se asocian con los hongos formando líquenes (Fig. 4.152).



Liquen coloreado con pigmentos naranja



Liquen coloreado con pigmentos amarillos

Fig. 4.152 Algunos líquenes con diferentes pigmentos

4.4.7.1. Las algas como colonizadores y transformadores del suelo

Aunque el término "algas" se emplea de forma genérica para referirse a los vegetales acuáticos sin una clara definición, lo cierto es que comprende el conjunto más variado, complejo y plástico (morfológica, bioquímica y fisiológicamente) del Reino Vegetal, conformando una parte significativa y poco conocida de la edafobiota del suelo. Así, en este medio y en las aguas superficiales que soportan podemos encontrar (Fig. 4.148):

- o las microalgas eucariotas, unicelulares o filamentosas, de ambientes dulceacuícola, salobre y terrestre
- o las cianobacterias (procariontas), unicelulares o filamentosas, de ambientes, dulceacuícola, salobre y terrestre, incluyendo a las no fijadoras de N y a las

cianobacterias capaces de fijar N, tanto en simbiosis como libres.

La colonización de la Tierra por los habitantes del mar planteó muchos problemas evolutivos, Las microalgas fototrópicas son importantes productores primarios sobre sustratos de roca compacta (e.g. Karsten et al., 2007a; Horath y Bachofen, 2009). Microalgas eucarióticas y cianobacterias junto con hongos y líquenes se aceptan como importantes factores de alteración de rocas (Welton et al., 2003; Büdel et al., 2004; Gorbushina, 2007).

El sustrato rocoso proporciona unas condiciones ambientales adversas. La temperatura varía de forma severa decenas de grados entre el día y la noche, acompañada de una fuerte desecación (o congelación). Por ello la disponibilidad de agua se encuentra extremadamente restringida (Walker y Pace, 2007).

Por contra hay pocos estudios que usen los genes 18S rRNA. However, como marcadores filogenéticos de algas obtenidas sobre rocas como sustrato (Horath y Bachofen, 2009; Cuzman et al., 2010; Ragon et al., 2012).

También se conocen otros factores que afectan a la diversidad algal por lo que se puede determinar porqué no aparecen en variados lugares las comunidades algales. Es obvio que, además de la radiación, la comunidad algal se determina por otros factores. En los suelos el pH aparece como un factor determinante de los grupos dominantes de organismos fotoautótrofos (las cianobacterias prefieren suelos neutros o alcalinos (Shields y Durell, 1964; Brock, 1973), mientras que las algas verdes prefieren los suelos ácidos (Starks et al., 1981; Lukesova y Hoffmann, 1995). Además, las comunidades cianobacterianas y de algas verdes del suelo pueden estar influenciadas por el tipo de suelo (García-Pichel et al., 2001) y su uso (Zancan et al., 2006).

Ya se conoce que en las estructuras de las comunidades fototrópicas sobre distintos sustratos tiene menos influencia la disponibilidad de nutrientes que las radiaciones UV y el pH (Bellinzoni et al., 2003; Furey et al., 2007).

En etapas en reposo las microalgas y cianobacterias pueden resistir fácilmente condiciones ambientales adversas (por ejemplo, Häubner et al., 2006; Lennon y Jones, 2011). Estos estadios de descanso y al igual que otros tipos de propágulos pueden estar presentes como en un "banco de semillas" (Lennon y Jones, 2011), pudiendo revertir en activas cuando las condiciones ambientales lo permitan. Por lo tanto, se puede suponer que una multitud de organismos será detectable e incluso cultivable en hábitats con condiciones ambientales adversas, a pesar de estos organismos estén inactivos y sólo presentarse en bajo número, en su hábitat natural.

Hallmann, et.al., (2013), muestran que la composición de comunidades de fotótrofos de algas microbianas incluyendo cianobacterias difieren notablemente ante sustratos aparentemente similares. Esto es principalmente debido a diferencias en la exposición a la luz solar (y por tanto la disponibilidad de agua) y la presencia de costras de yeso. (Figs. 4. 153 a y b).

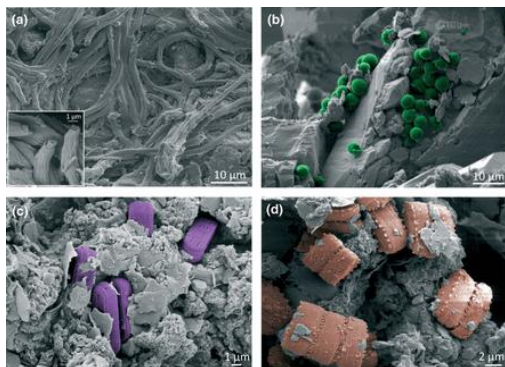


Fig. 4.153 a. Imágenes de algas microscópicas

- (a) Morfotipos filamentosos que recubren la cara interna de un biofilm denso
 - (b) Células de alga cocoide (verde) entre pequeñas láminas de arcilla
 - (c) Diatomeas (*Diadesmis contenta*) (color magenta) localizados entre poros abiertos.
 - (d) Cadenas de diatomeas *Achnanthydium minutissimum* (color naranja).
- (Hallmann, et.al 2013)

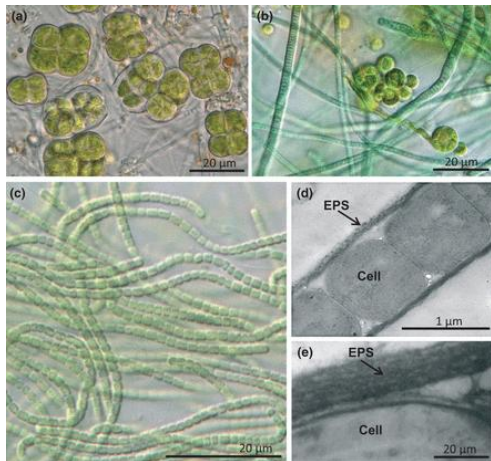


Fig. 4.153b Distintos morfotipos de cianobacterias y algas verdes

(a) cultivo crudo de células empacadas de *Prasiococcus calcarius*.
(b) cultivo crudo de algas verdes y cianobacterias.
(c) micrografía al microscopio óptico de preparaciones de una *Leptolyngbya* sp..
(d) Micrografía de un filamento de *Leptolyngbya*, obtenido por Microscopía electrónica de transmisión y
(e) secciones ultrafinas de la misma mostrando Exopolisacáridos extendidos en multicapas.
(Hallmann, et.al 2013)

Algas (eucarióticas y cianobacterias o verde-azuladas) ocupan una gran variedad de hábitats terrestres, incluyendo suelos, rocas y cuevas; siendo los más importantes habitantes del suelo en los ecosistemas no acuosos (Zenova et al., 1995). También colonizan los mantos de nieve y de hielo permanente, y también se pueden encontrar en los animales vivos y plantas (Hoffmann, 1989). Su capacidad fisiológica de adaptación a muy distintos ambientes lo permite (Colesie, et al., 2014) (Fig. 4.154)

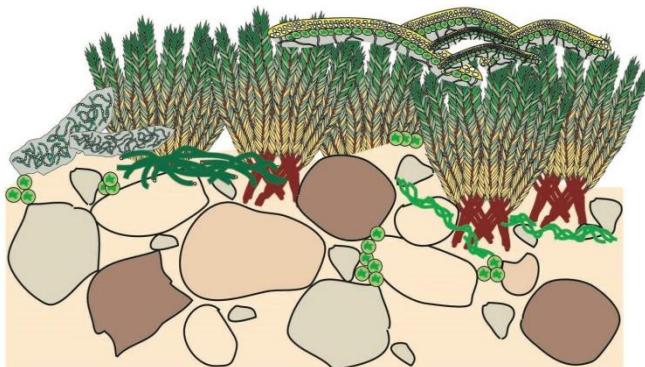


Fig. 4.154. Esquema de una costra biológica típica del hábitat antártico.

Hacia los 5 cm de espesor, las alfombras de musgo se recubren por cianobacterias y algas verdes y talos del líquen. En el suelo hay algas verdes y cianobacterias filamentosas que viven libremente.

los líquenes que dominan las costras del suelo producen cambios en la composición, intercambio de gases y ubicación de C orgánico ante las situaciones de stress a que están sometidos estos hábitats. (Colesie, et al., 2014)

Las costras biológicas de suelos son comunidades a pequeña escala que ensamblan desde microorganismos a algas, líquenes, invertebrados y musgos. Se forman en suelos de todas las regiones áridas y semiáridas del mundo.

La disponibilidad de compuestos de N, P y S dependen intensamente del sustrato y de otras fuentes de nutrientes, de su entorno inmediato, como por ejemplo la precipitación, los residuos de aves y las emisiones de volátiles (e.g. Karsten et al., 2003).

Se sabe, que en habitats extremos, la productividad de estos organismos es baja y está limitada (Johnston y Vestal, 1991). A pesar de estas adversas condiciones, el sustrato mineral puede ser colonizado en superficie (epilítico) o en el interior (endolítico) por un conjunto de comunidades, relativamente alto, de microorganismos fototróficos y heterotróficos fundamentalmente hongos y bacterias).

En otros casos pueden formar **biofilms** (epilíticos y endolíticos) lo que les permite, en asociación con bacterias y otros componentes microbiológicos del suelo, acelerar los procesos de degradación de minerales y materiales orgánicos estructurados. Cuando su actividad cesa por agotamiento de los nutrientes, la biopelícula se rompe y se liberan una cantidad importante de iones, enzimas y arcillas alteradas.

Ciertos estudios presentan diversas asociaciones de algas (según su morfología) con los distintos sustratos rocosos que las sustentan (e.g. Bellinzoni et al., 2003; Crispim et al., 2003; Uher, 2008; Macedo et al., 2009; Khaybullina et al., 2010) (Fig 4. 155).

Estos seres son eucariontes y autótrofos. Así pues, poseen clorofilas que les permiten realizar una fotosíntesis anoxigénica facultativa u oxigénica (dependiendo de la relación O_2/CO_2 del ámbito edáfico en que desarrollan su actividad). Ciertamente precisan de una elevada humedad en la superficie del suelo o estar inmersos en ella agua de forma permanente (humedales).

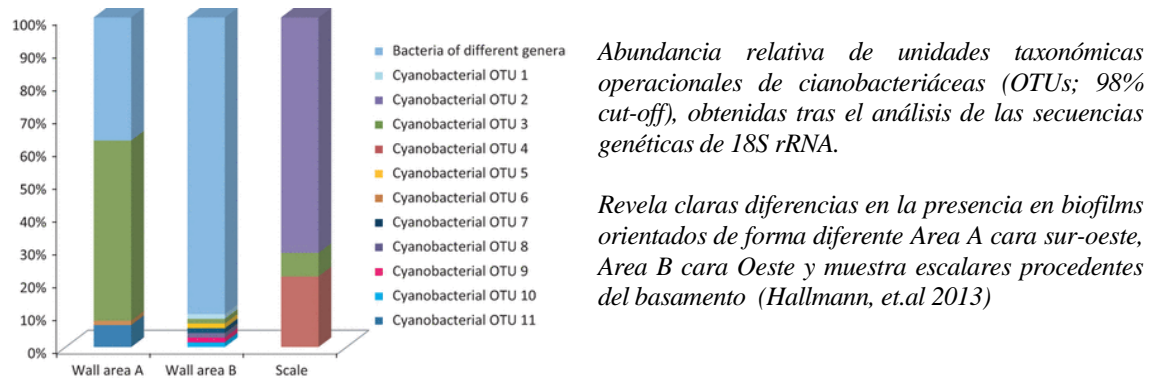


Fig. 4. 155 Distribución de biofilms alga-bacteria sobre piedras de monumentos

Las actividades de algas contribuyen a la formación del suelo, a su estabilidad cuando están maduros (Metting, 1981), y a los flujos de materia y energía en los ecosistemas, en base a la transferencia de masa (redes tróficas) o de moléculas orgánicas que permiten formar y estabilizar a los agregados del suelo (Kuz'yakhmetov, 1998a).

La actividad de microalgas en un suelo agrícola (bien y permanentemente humedecido) puede ser un factor muy importante (aunque muy poco valorado) en su edafogénesis y fertilidad, sobre todo por el efecto (Sorokin, 1999):

- **Estabilizador** de estructura, debido al efecto agregante de los mucopolisacáridos coloidales polianiónicos que continuamente son excretados al medio/suelo (sobre todo a un suelo arcilloso y pobre en materia orgánica).
- **Bioestimulante** del sistema radicular y de la planta en general (por citoquininas y oligosacéridos).

Otro aspecto importante de algas en el suelo es la fijación de nitrógeno. Las algas verde azuladas contribuyen al incremento del contenido de N del suelo a través del proceso de fijación biológica (Goyal, 1997).

Las algas son más activas y abundantes en los suelos húmedos. En el suelo seco, el film de agua que rodea a las partículas del suelo se vuelve demasiado delgada para que se muevan libremente. Dada su necesidad de luz para la fotosíntesis, las algas son más comunes en o muy cerca de la superficie del suelo.

Algunas algas generan asociaciones simbióticas con hongos formando **líquenes** que son importantes en la colonización de rocas desnudas y otros medios edafológicos con bajo contenido de materia orgánica (desiertos). Los grupos más comunes de algas presentes en el suelo son:

- 1) verdes.
- 2) de color amarillo-verdoso.
- 3) diatomeas

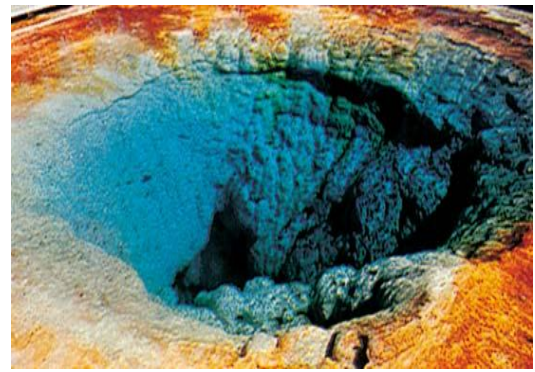
Además de producir una cantidad sustancial de materia orgánica fácilmente biodegradable (que

incrementa la fertilidad de los suelo) ciertas algas generan gran cantidad de polisacáridos que tienen efectos muy favorables sobre la agregación del suelo.

El organismo terrestre y acuático de mayor contenido proteico y mejor aminograma y digestibilidad es, probablemente, *Spirulina* (*S. maxima*, *S. platensis*), una cianobacteria filamentosa (de unas 150 micras) helicoidal, consumida en forma de tortas durante siglos por los aztecas (*tecuítlatl*) y por las tribus *Kanembou* del lago Chad (*dihé*) y, recientemente, por todos los centros de dietética y Bio de Occidente (Fig. 4.156).

Las poblaciones de algas verdes y verdes-azuladas en el epipedon de tierra vegetal superior son grandes y diversas, y prestan valiosos servicios para los ecosistemas edáficos (Metting, 1981; Starks et al., 1981) y para la agricultura (Rublo y Davis, 1988). Una de las principales ventajas de las funciones de algas en los hábitats terrestres como consecuencia de su nutrición fotoautotrofica, es la generación de grandes cantidades de materiales orgánicos (C y N) a partir de sustancias inorgánicas (Alexander, 1977).

También sirven como fuente de alimento para las bacterias e invertebrados, y los compuestos biológicamente activos producidos por algas puede afectar a otros componentes de las comunidades de suelo, incluyendo las plantas (Metting, 1981; Zenova et al, 1995).

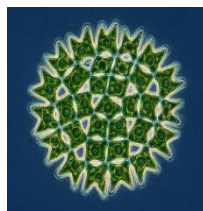


Algas verde azuladas en el Parque de Yelostown

Algas de ambientes extremos



Diatomea y alga verde azulada



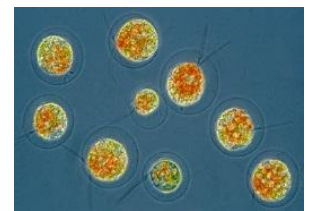
crisofitas



dinoflagelada



espirogira



Rodofíceea

Diversos tipos de algas



Algas sobre superficies sólidas, del lejos y de cerca

Fig. 4.156 Distintos tipos de algas en el suelo terrestre (www.semicrobiologia.org)

Las estimaciones de la biomasa de algas en suelos templados se expresan normalmente como el número de células por gramo de suelo seco, o como el número de células por metro cuadrado de suelo. En el primer caso, la biomasa de algas varía desde 0 hasta 10^8 células g^{-1} suelo (DW) (Ruble y Davis, 1988; Sukala y Davis, 1994; Wöhler et al., 1998; Lukesová, 2001), mientras que en segundo la biomasa oscila 0- 10^{11} células m^{-2} (Shimmel y Darley, 1985; Lukesova', 1993; Lukesová y Hoffmann, 1996). La biomasa de algas del suelo puede expresarse como kilogramos de biomasa por área de suelo. Boul et al. (1972) indicaron un valor medio de 10 kg ha^{-1} .

Las algas representan la primera comunidad colonizadora del suelo desnudo, (depósitos volcánicos y suelos no cultivadas de diversos orígenes), permitiendo de este modo el posterior establecimiento de comunidades de plantas superiores (Starks et al., 1981). El papel de las algas como organismos pioneros es particularmente importante en suelos desnudos susceptibles a la erosión (Booth, 1941). Algas del suelo, sobre todo ciano-bacterias, se sabe que son capaces de agregar las partículas del suelo por que producen polisacáridos extracelulares (Lynch y Bragg, 1985) y la formación de agregados estables al agua que reducen el impacto de la erosión eólica (Johansen, 1993).

La naturaleza de la flora de algas en diferentes lugares es el resultado de la influencia del complejo entre el tipo local de la vegetación, las propiedades del suelo y las condiciones climáticas (Metting, 1981; Starks et al., 1981; Lukesova', 1993), pero a menudo depende también de la entrada de las diásporas de algas por el aire (Brown et al., 1964). La interacción de la biota del suelo, por ejemplo, microorganismos, raíces, animales y las plantas se ve afectada, a veces significativamente, por las prácticas agrícolas y las actividades humanas. La gestión del suelo, la aplicación de residuos de plaguicidas, fertilizantes químicos y prácticas agronómicas afectan a las plantas, a la vida animal y a la comunidad de la estructura suelo (Paoletti et al., 1988).

La posibilidad de utilizar los polisacáridos excretados procedentes de microalgas (excluyendo polisacáridos de bacterias y hongos) como estructuradores de suelos (áridos) fue sugerida por Shields et al. (1957) y demostrada por primera vez por Bailey et al. (1973) Dichos autores demostraron un aumento significativo de la estabilidad (en seco y en húmedo) de los agregados generados tan solo a las seis semanas de la inoculación de suelos con *Chlorella*, *Oscillatoria* y *Nostoc*. Posteriormente Lewin (1977) y Meeting y Rayburn (1983) documentaron evidencias empíricas que sugerían la potencialidad comercial de las microalgas como acondicionantes de suelos agrícolas, y en 1987, Meeting publicó los resultados de un ensayo en campos de maíz, de tres años de duración, en los que demostró experimentalmente el aumento significativo de la estabilidad (en seco del 37% en húmedo del 12%) de suelos agrícolas ligeros inoculados con *Chlamydomonas mexicana* (a una densidad de 10^{11} - 10^{12} células en fase logarítmica/ha) mediante aspersores.

La hiperexcreción, estimulada por estrés, se estima en $500 \text{ kg polisacáridos/ha/año}$, ya que el

75% del peso seco de estas microalgas son polisacáridos extracelulares (el 12% de los cuales ácidos urónicos) El principal problema de esta aplicación de las algas radica en los intermitentes procesos de desecación del suelo, que conllevan a la reducción o muerte de las microalgas. Obviamente, este inconveniente es fácilmente subsanable en cultivos con riego por goteo automatizado y bajo invernadero (por demostrar).

A pesar de numerosos estudios sobre las algas del suelo (*Metting, 1981; Starks y Shubert, 1981; Starks et al., 1981; Johansen, 1993; Lukesová, 1993; Sukala y Davis, 1994; Lukesová y Hoffmann, 1996; Tsujimura et al., 2000; Lukesová, 2001; Neustupa, 2001*), todavía es difícil disponer de conclusiones generales sobre la diversidad de la flora y su influencia en funciones de los ecosistemas. Las estimaciones de biomasa de algas en el suelo poblaciones difieren en gran medida, porque no hay métodos normalizados respecto recuento o sobres el uso de medios de enriquecimiento por ejemplo (*Hoffmann, 1989; Tsujimura et al, 2000*).

Se acepta que los cambios en la gestión del territorio afecta a la biota según lo revelado por ciertos signos transitorios o permanentes detectable en el sistema de las comunidades biológicas bajo consideración (*Paoletti y Pimentel, 1992*). Estudios sobre el uso de bioindicadores han sugerido a la biodiversidad como un indicador básico de la calidad del paisaje y una herramienta fundamental para la evaluación del impacto y el éxito de procesos de remediación. Los límites a su viabilidad (usando la biodiversidad como un indicador) se deben a nuestro limitado conocimiento de los microorganismos que pueblan los ecosistemas (*Paoletti, 1999*).

4.4.7.2. Las algas y la fertilidad de los suelos

Para Zancan et al., (2006), las cianobacterias muestran una respuesta diferenciado a las distintas formas de gestión del suelo de los agrosistemas, de la misma manera que Paoletti (1999) usaba las lombrices de tierra con la misma finalidad bioindicadora.

El análisis de comportamiento de un mismo suelo, con parcelas cuya gestión agraria histórica fuera diferente permitió:

- (1) evaluar el efecto del uso de la tierra y la intensidad de la labranza en la densidad de algas del suelo, en su estructura y la composición de la comunidad;
- (2) evaluar las posibilidades de utilizar las algas como bioindicador para calidad del suelo bajo diferentes estrategias de manejo del suelo;
- (3) investigar la influencia de la temperatura del suelo y la humedad en las densidades de algas y composición del suelo.

Este tipo de trabajos abrió distintas propuestas técnicas de biofertilización con algas, y en particular la **Algalización** (Venkataraman, 1972), basada en la inoculación de cianobacterias fijadoras de nitrógeno no simbióticas (*Nostoc, Anabaena, Tolypothrix, Cyndrospermum, Scytonema, Plectonema*) tanto en suelos agrícolas anegados (para el cultivo del arroz) como no anegados dada su tasa de fijación de N₂ (en suelos no anegados las tasas de fijación se encuentran entre 50-100 kg N/ha, y en suelos anegados llega hasta los 90 kg N/ha/año).

La flora cianobacteriana del suelo es muy variable (Thomas *et al.*, 1998; Stellmacher y Reissner, 1999) y su biomasa en un suelo agrícola puede oscilar entre 200 kg a 16 tm peso fresco/ha y, dependiendo de la estructura de suelo, pudiendo alcanzar los 30 cm de profundidad por poca luz que llegue.

Así, los resultados de la técnica de algalización aplicada al cultivo del arroz (inoculación con 8-10 kg peso seco/ha de un cultivo denso de mezcla de los géneros *Anabaena-Nostoc-Tolypothrix*, a más de 2 millones de hectáreas de arrozales en India (Meeting en 1985 y Meeting *et al.*, en 1990), tuvieron como consecuencia el que la tasa de fertilización nitrogenada por estas técnicas era equivalente a la que aporta el sistema simbiótico tradicional de *Azolla-Anabaena* (i.e. suficiente para no generar carencias).

Los ensayos de algalización realizados en suelos no anegados (tanto en clima templado como

tropical) han demostrado la posibilidad de cultivar diversas estirpes (nativas o foráneas) de *Nostoc*, *Anabaena*, *Calothrix*, y *Tolypothrix* (Reynaud y Meeting, 1988), mientras el suelo se encuentre suficientemente humedecido (p.e.: La biomasa de *Nostoc* aumenta 395 veces, tras dos meses de inoculación al suelo, alcanzando hasta 79 kg peso seco/ha, Lo que representa más del 66% de la biomasa microalgal del suelo (Meeting *et al.*, 1988). Esta gran biomasa cae drásticamente a 3 kg/ha en cuanto el suelo se deseca.

La especie que plantea más ventajas parece ser *Anabaena azollae* debido a su:

- | |
|--|
| ○ elevada producción en tanques de cultivo (18 g/m ² /d), |
| ○ elevada actividad nitrogenasa (22 m mol C ₂ H ₄ /mg proteína/hora), |
| ○ amplio rango de tolerancia a pH (6-9) y temperatura (20-40 °C), |
| ○ elevada frecuencia de heterocistes, |
| ○ la frecuencia de heterocistes y actividad nitrogenasa no están afectados por salinidad (hasta el 1% NaCl) (Boussiba 1988). |

La técnica de algalización puede tener otras dos ventajas, añadidas a su efecto fertilizante por aporte de nitrógeno, debidas al aumento de la estructura de suelo y, por la emisión de bioactivadores naturales de crecimiento (la posibilidad de que fueran citoquininas las causantes del "excesivo" efecto beneficioso de la inoculación de cianobacterias al cultivo de tomate ya fue sugerida por Rodgers *et al.* (1979), siguiendo la línea argumental de los trabajos pioneros de Dadhich *et al.* (1969) y Mishustin y Shil'nikova (1971).

Dos nuevos aspectos de gran interés, tanto para la agricultura como para el funcionamiento de las redes tróficas en los suelos se relación con la peculiaridad que tienen las algas de generar.

Fitohormonas y reguladores (citoquininas, oligosacáridos, betaínas, fitoalexinas)

Biotoxinas, inhibidores y repelentes

Se conoce la presencia de hasta seis tipos de citoquininas y sus precursores en cianobacterias, microlagas y los tres tipos de macroalgas marinas (p.e.: cis- y trans- zeatin riboside, trans-zeatin, dihydrozeatin N6(isopentenyl) adenine y sus 9- β -ribosidos) en microalgas y en cianobacterias. También se conoce la presencia y actividad de betaínas y glicilbetaínas en algas pardas, rojas y verdes. De ellas se deriva su actividad osmorreguladora, de protección enzimática y semejanza de efecto, promueven una mayor resistencia al frío, a la salinidad y reducción de la senescencia. (Crouch y van Staden, 1993; Brain *et al.*, 1973; Blunden y Wildgoose, 1977; Meeting *et al.*, 1988; Mooney y van Staden, 1988; Zhang *et al.*, 1991).

También hay una amplia literatura científica que describe los efectos y, a veces, los compuestos, que confieren tanto a microalgas y cianobacterias (Patterson *et al.*, 1994) como a sus extractos, actividades biocidas o repelentes frente a infecciones fúngicas, bacterianas, vírica, de ácaros, insectos, nemátodos y poliquetos (Hoppe y Levring, 1982; Fenical, 1982; Muñoz Crego y López Cruz, 1992).

El aumento de resistencia que los extractos algales generan sobre plantas cultivadas frente a infecciones fúngicas, bacterianas, insectos, nemátodos y ácaros está bien descrita (Senn *et al.*, 1961; Driggers y Matucci, 1964; Aitken y Senn, 1965; Booth, 1966; Stephenson, 1966; Booth, 1969; Thangma *et al.*, 1991). Aunque en ningún caso se describe la acción biocida, los resultados muestran reducciones muy significativas (de hasta un 60% de araña roja (*Tetranychus urticae*) en cultivo de fresas bajo túnel al cabo de 30 días de pulverización, dos veces por semana a dilución 1:150 de Maxicrop Triple) (Hankins y Hockey, 1990).

Existen bastantes ensayos de campo (pero financiados por las empresas productoras de los extractos algales) que indican la reducción de la infestación por mosca blanca (*Bemisia tabaci*, *B. argentifolii*, *Trialeurodes vaporariorum*, vectores de virus de la cuchara del tomate,

TYLCV), menor incidencia de las infecciones por *Fusarium*, *Botrytis*, *Phytophthora* y *Oidium*. Estos resultados, no publicados en revistas científicas, tienen su lógica y su base científica.

La fertilidad del suelo mejorada con la MO (Fig. 4.155) producida por las algas (Mishra y Pabbi, 2004).

- Las algas del suelo **excretan** sustancias promotoras del crecimiento que afectan a otros organismos de muchas maneras (Roger y Reynaud, 1982; Wilson, 2006), tales como:
 - hormonas, vitaminas, aminoácidos, y ácidos orgánicos.
- La presencia de algas en los suelos también **estabiliza** su superficie del suelo y por lo tanto, reduce la erosión (Evans y Johansen, 1999; Hu et al., 2004).
- Los polisacáridos producidos por el aumento de las algas en el suelo **generan**:
 - porosidad, agregación, y la capacidad de retención de agua (Roger y Reynaud, 1982; Choudhary et al., 2007).
- Algas del suelo son también mejoradores en la recuperación de los suelos al mejorar:
 - solución del suelos de la salinidad y contaminación por metales (Rai et al., 1998; Whitton y Potts, 2000).

Diferentes estudios señalan que la inoculación de los suelos granja (Fig. 4.157) con algas aumenta el rendimiento de grano entre el 15 y el 25% (Yanni et al., 1992; Gurung y Prasad, 2005; Song et al., 2005). Las cianobacterias son preferidas, porque realizan dos procesos básicos: la fotosíntesis oxigénica y la fijación de nitrógeno (Relwani, 1963; Ernst et al., 1992). Las especies fijadoras de N más se utilizadas son de los géneros *Anabaena*, *Calothrix*, *Nostoc*, *Schizothrix*, y *Scytonema* (Kannaiyan., 1990; Rai et al, 2000).



Fig. 4.157. Tra Que es una localidad próxima al río De Vong, famosa porque desde hace 400 años que se fertiliza con algas (VietNam).

4.4.7.3. Servicios que proporcionan las algas

Sobre el suelo

- Corrector de acidez
- Corrector de carencias minerales (macro: Ca y K y todos los oligoelementos)
- Estabilizante de estructura // antierosivo // regenerador-detoxificador de suelos.
- Activador de la microfauna y microorganismos del suelo // micorrizas.
- Aporta macronutrientes y micronutriente // Quelante y acomplejante.
- Hidratante (aumento de capacidad de campo).
- Reductor de la salinidad

Sobre los parásitos y patógenos

- Vermífugo.
- Repelente de nemátodos y acción nematocida.
- Repelente de hongos de suelo y hongos de planta.
- Repelente de ácaros e insectos.
- Efecto sinérgico con tratamientos pesticidas convencionales

Sobre la planta, desde la rizosfera

- Estimulante de la germinación.
- Activadores del crecimiento y del crecimiento radicular.
- Mayor producción // tamaño de tubérculos // homogeneidad de frutos.
- Activador de defensas (estimulante de fitoalexinas radiculares).
- Mayor contenido en clorofila y capacidad fotosintética.
- Mejora la relación raíz/parte aérea de planta // mayor captación de nutrientes
- Retraso de la senescencia de las hojas.
- Mayor resistencia a la sequía, a la salinidad y al estrés.
- Antitranspirantes // menor gasto de agua.
- Antioxidantes

Sobre calidad de fruto, biomasa o semilla

- Estimulante de la floración y del cuajado del fruto.
- Aumenta el contenido en azúcares del fruto.
- Aumenta el contenido en AGPI en semillas.
- Aumento de perdurabilidad.
- Aumento de calidad del ganado que pasta en pienso tratado con algas.

5. LA EDAFO-QUIMIO-DIVERSIDAD, LA TRANSFORMACIÓN DE NECROMASA Y DE COPROMASA EN NEOMASA

5.0. Introducción

Actualmente, en el lenguaje edafológico, nos encontramos con que en la base de las clasificaciones de suelos, y referente a la MO, se hacen leves referencias a su origen y la composición inicial es genérica. Fundamentalmente se describe morfológicamente el estado evolutivo de cómo se encuentra en el suelo y la resistencia a la degradación. Y como consecuencia decimos:

"La MO del suelo" incluye todos los componentes orgánicos (más o menos evolucionados) ubicados en o sobre el suelo".

Partiendo de este concepto, el del Humus, precisa conocer su presencia, estado y concepto de formación, reconociendo la participación global de la edafobiota, para su síntesis, su transferencia de masa, su degradación, la conformación de nueva biomasa y su mineralización. Y ello dentro del concepto de red trófica.

Con una participación obligada y más o menos compleja, la biodiversidad, como factor biológico de Jenny, está sujeta a ciertos factores ambientales (que actúan como reguladores del proceso), y al resto, desde los geológicos, físicos, físico-químicos, químicos, toxicológicos, e incluso los enzimáticos.

Esta Tesis Doctoral incide en una forma diferente al referirnos a la "MO del Suelo", ya que respetando los datos vigentes, se realizan sustituciones de lenguaje, con las que se denominan muchos compuestos orgánicos, de modo que la transmisión del conocimiento adquirirá precisión.

Así, empleando este lenguaje, la palabra "humus" será el resultado de la intervención de un conjunto de procesos edafológicos, donde la edafobiodiversidad interviene de forma primordial en cada ámbito geográfico específico, generando una quimiodiversidad específica en cada suelo, de acuerdo con los conjuntos biológicos que predominen.

Se sigue haciendo incidencia en las acciones físicas para incrementar la superficie activa de las partículas orgánicas (de biomasa o necromasa). Se realiza por trituración con partículas minerales (lombrices de tierra, enquitréidos) o con mandíbulas (hormigas, termitas), lubricando su trabajo con una insalivación específica (rica en enzimas y glucósidos).

Posteriormente, se desarrolla una digestión exógena, en su estómago/intestino, mediante la participación de variados grupos de enzimas procedentes de bacterias, colémbolos y ácaros intestinales, especializados en acciones hidrolíticas específicas.

Ahora la masa a digerir debe de enfrentarse a dos problemas clave: la hidratación y la lubricación, que cada animal resuelve de forma específica, gracias a la aportación de fluidos corporales y de mucopolisacáridos de síntesis, para lo cual emplea un porcentaje muy elevado de la energía obtenida tras el metabolismo de los nutrientes.

De esta forma, el contenido intestinal puede ser digerido en un medio convenientemente hidratado, y removido del intestino sin causar daño físico, hasta ser eyectado en forma de bioestructuras que son específicas de cada especie.

En la Sección 7 se incluyen acciones de corte homeostático que desarrollan, no sólo en el intestino o en el suelo, los componentes arquea, bacteriano, fúngico o de ácaros y colémbolos que toman al intestino como nicho, que son responsables de la formación de microagregados.

La digestión también afecta a los conjuntos inorgánicos del suelo, no sólo por la fractura que sufren en la molleja por abrasión, y la hidrólisis en medio ácido, sino también por la acción de los quelantes. Además la acción continua de los ácaros y colémbolos permite el desarrollo, primero intestinal y luego edáfico de las heces que eyecta.

Este hecho permite definir la procedencia de potentísimas poblaciones microbianas con un rango de presencia de 10^{14} - 10^{17} , en microhábitats perfectamente organizados como son estas bioestructuras, donde el agua está bien retenida, la MO está fuertemente predigerida, y la renovación de gases está asegurada por sus bioporos, cuando, al secarse, lleguen a formar parte del suelo.

La intervención digestiva conlleva acciones químicas, que transforman organizaciones biológicas tanto grandes, como medianas y pequeñas, liberando macromoléculas que como tales definen una parte de la edafo-químio-diversidad, y acaban en monómeros e iones nutricionales, por acción combinada de múltiples enzimas de excreción, o manifiestan una nueva propiedad, la resiliencia, pues el sistema suelo no es capaz de degradarlas y quedan como tales o asociadas a partículas inorgánicas, conformando el pool del C, el cual se engrosa con múltiples catabolitos.

Acepta también procesos fisiológicos neoformadores de complejos órgano-metálicos, como una forma de homeostasia, que permite evitar que la ingestión de iones metálicos supere las tasas de toxicidad para un individuo determinado (bacteria, hongo, etc., incluso el hombre) y otras acciones de corte homeostático, como defensivo o agresivo. Por el lado orgánico, no hay duda de que los procesos de formación de compuestos polifenólicos o la formación de muchos conjuntos órgano-argílicos, argilo metálicos y argilo húmicos, está orientado a evitar la potente carcinogeneidad de sus monómeros fenólicos.

Al encontramos describiendo una pirámide trófica eminentemente degradativa, la trofalaxia adquiere carta de naturaleza en todo su contexto, dado que las deyecciones de cierta edeofauna, son eyectadas por unos y adquiridas por otros seres vivos, generando un camino continuo hacia la mineralización/neoformación, en la que cada paso que se da, se enriquece con aportes fisiológicos y metabólicos diferentes, que les son característicos y les diferencia de los niveles anteriores.

5.1. Componentes de la necromasa, copromasa y neomasa del suelo

5.1.1. Formas de denominación de la materia orgánica “MO”.

5.1.1.1. Según su estado o función. Los términos más habituales usados

- **La materia orgánica fresca** (bruta): Productos orgánicos procedentes de tejidos biológicos muertos, detritus y residuos que quedan en superficie, poco transformados.
 - Estos términos se refieren a plantas, animales u otras sustancias orgánicas que se han añadido recientemente a la tierra y sólo han comenzado a mostrar signos de deterioro.
- **Materia orgánica lábil**: se refiere a la MO, generalmente integrada en la solución del suelo, que se descompone y es consumida fácilmente por la edafobiota.
 - Se conforma con exudados de raíces y contenidos citoplásmicos: Azúcares solubles, aminoácidos y otros compuestos segregados por las raíces, o procedentes de microorganismos, cuando lisan, o de restos digestivos no asimilados por la fauna.
 - También incluye a las moléculas sencillas procedentes de hidrólisis enzimática que con capacidad quelante son utilizadas para generar formas disponibles (o bloqueadas) de iones metálicos, precisos en la nutrición de la edafobiota.
 - Una vez captadas, metabólicamente se mineralizan o integran rápidamente en biomasa.
- **Materia orgánica soluble**: agrupa a todos compuestos orgánicos que están o son susceptibles de encontrarse formando parte de la solución del suelo.
 - Así nos encontramos con monómeros de azúcares, aminoácidos, fracciones de ácidos nucleicos, alcoholes de bajo peso molecular, hormonas, vitaminas, quelatos etc.
 - En esta fracción aparecen órgano-fosfatados, órgano-azufrados, órgano-nitrogenados de bajo peso molecular. Todos son susceptibles de lixiviación.
- **Materia orgánica recalcitrante**: La MO difícil de descomponer como:
 - aquellos materiales orgánicos que contiene lignina y que pocos organismos del suelo (mayoritariamente hongos) pueden descomponer.
 - aquellos que se encuentran fuertemente protegidos por su afinidad a oxihidróxidos de Fe y Al.
 - aquellos que en las condiciones ambientales actuales no presentan movilidad, bien “per se” o bien porque la microbiota no es operativa. (Fig. 5.1)

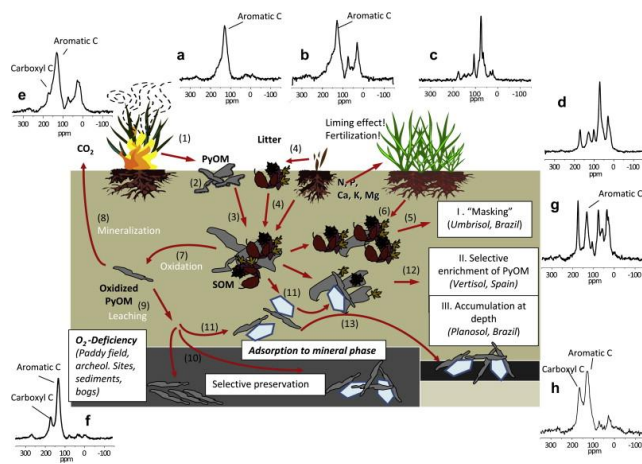


Fig. 5.1. Formas de reconocer el componente edafo-acumulado de C por su nivel de policondensación (H. Knicker / Quaternary International 243 (2011) 251-263)

- **Materia orgánica activa:** incluye los compuestos orgánicos que se pueden utilizar directamente como nutrientes por la edafobiota.
 - La fracción activa cambia más rápido que la MO total ante cambios de gestión.
 - Posiblemente aparecen en este grupo dos subfracciones:
 - **Materia Orgánica Particulada (POM) y fracción ligera de materia orgánica (LF):** Ambas tienen definiciones precisas de tamaño y peso.
 - Se cree que representan la fracción activa de la MO más difícil de definir. Debido a que POM y LF son más grandes o más ligeras que otros tipos de MO del suelo, pueden ser separados del suelo por tamaño (usando un tamiz) o peso (usando una centrífuga). Su ubicación organizada se presenta en Fig. 5.2.

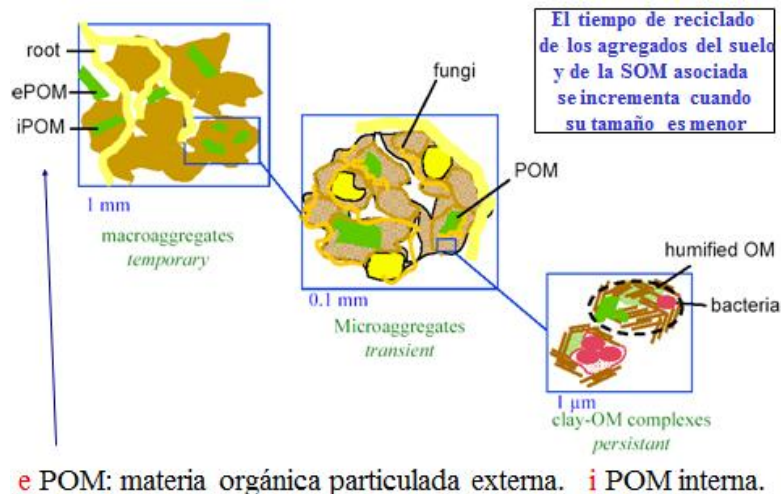


Fig. 5.2. Localización integrada de la MO en la matriz del suelo (Chenu et al., 2008)

5.1.1.2. Según su origen, estado y procedencia respecto del suelo

Este apartado sobre la edafo-quimio-diversidad orgánica (habitualmente MO) se inicia describiendo su aparición en el suelo, siguiendo las ideas del Profesor Director de esta Tesis Doctoral.

- Lugar de origen de la MO respecto al suelo:
 - **Endógena:** vegetal, animal o de microorganismos.
 - La MO se produce en el interior del suelo, por los seres vivos que colonizan los suelos con la excepción de los rizodepósitos, que incluidos en este apartado, se producen en la planta.
 - **Exógena:** vegetal, animal o antrópica.
 - Se produce en el exterior del suelo y se deposita habitualmente en las superficies, sufriendo todos los procesos evolutivos existentes (son los clásicos aportes).

2.a. Materia Orgánica de origen endógeno (biología del suelo)

- **Biomasa:** Se refiere a la que conforma la edafo-bio-diversidad viva (activa o latente). Microorganismos, (arqueas, bacterias y hongos), nematodos, protozoos, lombrices, artrópodos y raíces vivas.
- **Copromasa:** Se refiere a las deyecciones de los componentes de la edafo-biodiversidad depositan en el suelo, tras una acción degradativa (por procesos trituración, insalivación, y exo o endodigestión) de sus alimentos y de extracción selectiva de los nutrientes que precisan. Esta MO es muy rica en nutrientes no consumidos, **biomasa microbiana**, enzimas degradativas y polímeros orgánicos (exo-polisacáridos y glicoproteínas) con capacidad adherente, hidratante y lubricante.
- **Necromasa:** conjuntos macromoleculares que conforman las estructuras (paredes, membranas y fluidos) y dejan, al morir, todos y cada uno de los componentes de la edafo-biodiversidad. Su volumen está asociado al número y tamaño de los individuos.
- **Neomasa:** productos de degradación o agradación que ocurren en el suelo a partir de **evolución de la copro y necromasa** y aquellos que se forman tras la alimentación por **predación** (transferencia de masa).
- **Herramientas:** Conjuntos moleculares que excretan los seres vivos para su exo o endo digestión y/o para el mantenimiento de relación con otros seres de su entorno, con los que mantienen alguna clase de relación positiva o negativa.
 - **Edafo-enzimas** aportados directamente al suelo o exportados desde los sistemas de digestión de animales que poseen tracto intestinal, incluidos en la copromasa.
Son herramientas básicas para los seres que carecen de sistemas digestivos endógenos y precisan degradar estructuras y macromoléculas hasta el nivel de nutrientes o moléculas simples, para conseguir los nutrientes que precisan
 - **Señales de naturaleza orgánica** (generadas por la edafo-bio-diversidad) que en forma volátil (olores, aromas) o en solución, sirven para mantener algún tipo de relación (positiva o negativa) entre individuos de una misma o diferente especie (atracción sexual, toxinas defensivas, etc.).

2.a.1. Componentes estructurales básicos que aportan las arqueas/bacterias

2.a.1.a. Biomasa real y necromasa potencial de las arqueas

La necromasa de arqueas constituye un conjunto complejo que se describe en la Fig.5.3.

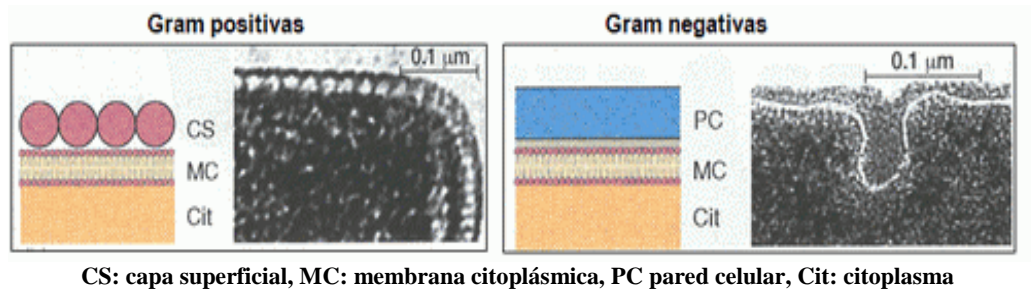


Fig.5.3. Paredes celulares de las arqueas Gram positivas y Gram negativas. Diferencias de las bacterianas
 En Gram + pueden estar formadas por:
 Heteropolisacáridos complejos similares al condroitin sulfato (*Halococcus* y *Methanosarcina*)
 Pseudomureina: NAG → b(1-3) → NAT (N-acetil-talosaminourónico) *Merhanobacterium*
 En Gram - puede ser similar a la capa S, de proteínas o glucoproteínas. (Koga y Morii (2007).

Además de su contenido citosólico, de elevada disponibilidad para la edafodiversidad y dada su importancia creciente, las arqueobacterias se diferencian en la composición de la membrana, poseen genes y ciertas rutas metabólicas que son más cercanas a las de los eucariontes, y hay que destacar enzimas implicadas en la transcripción y la traducción que son características de arqueas. Además estas arqueas presentan aspectos bioquímicos que las hacen únicas, como es la estructura de sus membranas celulares, conformadas por éteres lipídicos, en los que sus cadenas laterales de polímeros del isopreno, altamente hidrofóbicos. Este hecho es de suma importancia, pues en la composición de ciertos aportes, como los lodos de depuradora, las arqueas alcanzan el 25% de la biomasa total. (Fig. 5.4).

<p>Arriba, fosfolípido de arquea:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. cadenas de isopreno; 2. enlaces éter; 3. resto de L-glicerol; 4. grupo fosfato. 	<p>En medio, fosfolípido bacteriano o eucarionte:</p> <ol style="list-style-type: none"> 5. cadenas de ácidos grasos; 6. enlaces éster; 7. resto de D-glicerol; 8. grupo fosfato. 	<p>Abajo:</p> <ol style="list-style-type: none"> 9. bicapa lipídica de bacterias o eucariotas; 10. monocapa lipídica de algunas arqueas
--	--	--

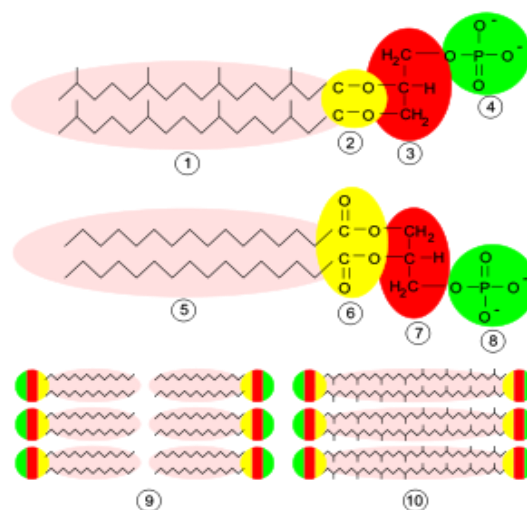


Fig. 5.4. Estructura molecular comparada de membranas(<http://ictwiki.iitk.ernet.in/wiki/images/Rg4.png>)

Hay que recordar que estos componentes orgánicos aparecen en cantidades masivas en

determinados aportes orgánicos, que se realizan al suelo:

- Compost de residuos agrarios y de la industria agroalimentaria
- Lodos de estaciones de depuración de aguas (Fig. 5.5)
- Residuos de vertederos
- Determinados sedimentos marinos

Presencia de arqueas en lodos de depuradora

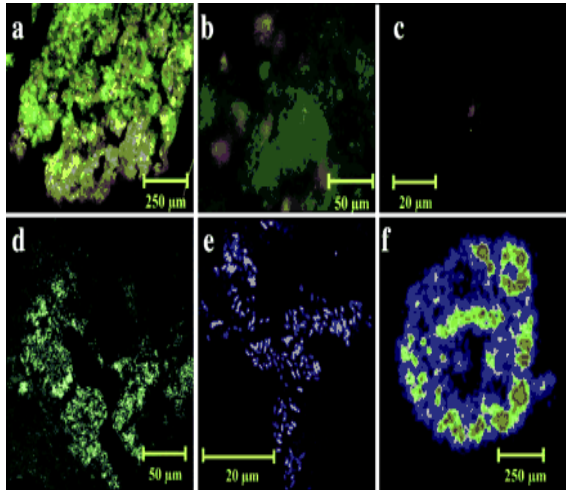


Fig. 5.5. *Crenarchaeota* en agregados de lodos de depuradora. (Collins et al., 2005).

(a) Archaea (rojo) y Bacteria (verde); (b) a la vez *Crenarchaeota* (rojo) y *Methanosaeta* (verde); (c) cluster de *Crenarchaeota* (rojo) rodeadas por *Methanosaeta* filamentosas (verde); (d) clusters de *Crenarchaeota* localizados en el borde del gránulo y alrededor de los canales y cavidades de los gránulos (e) células en forma de barra de *Crenarchaeota* en la periferia del gránulo (f) imagen que ilustra la absorción de acetato localizado en la superficie de un gránulo de lodo después de 8h a 15°C . Las crenarceas representan el 50% de las archeas y el 25% de la microbiota de los lodos de depuradora.

En todos los casos, algunos de estos productos contienen compuestos orgánicos de media/alta biorresistencia a la degradación, con una gran riqueza en arqueas, bacterias y virus (de los que se desconoce su impacto sobre la biodiversidad edáfica), e iones y sales (incluido el Na en lodos de EDAR y Residuos de vertederos) en cantidades muy significativas.

También aportan herramientas (enzimas y señales de naturaleza orgánica) dado que es frecuente su presencia en biofilms, y cuyo impacto apenas se conoce, desde el punto de vista del potencial degradativo del suelo o de la formación nichos ecológicos nuevos a partir de agregados órgano-minerales construidos “ex situ”.

2.a.1.b. Biomasa real y necromasa estructural de las bacterias

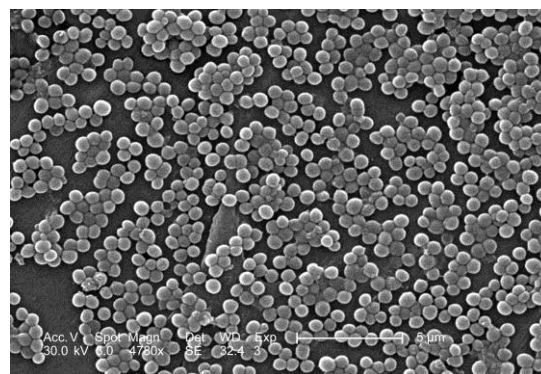


Fig. 5.6. Imagen del número de bacterias que ocupan 5 micras del suelo. Fuente: Lab Spaces

Los materiales estructurales de mayor interés que neoforman las bacterias tras la adquisición y metabolismo de los nutrientes, y nos dejan en el suelo en forma de necromasa son: Capa S, glucocáliz y paredes bacterianas de Gram positivas (Fig.5.6-5.9) y Gram negativas (Fig. 5.10).



Fig.5.7. Capa S (capa superficial paracristalina)

Estructuras resultantes del ensamblaje de unidades idénticas de proteínas o glucoproteínas siguiendo una simetría hexagonal, cuadrangular o binaria. Los componentes (laderanos) son de extraordinario interés en microelectrónica. Funciones: Tamiz molecular, Protección y en muchas arqueas, verdadera pared (da rigidez). http://depa.fquim.unam.mx/amyd/archivero/7aCapsula_26709.pdf

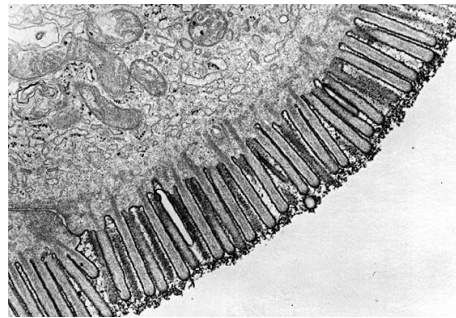


Fig.5.8. Glucocaliz.

Pared externa formada por **lipoproteínas** y **lipopolisacáridos**, que:

Evita daños físicos y químicos a la célula

Actúa como mensajero químico tanto para identificar a la célula como para identificar agentes perjudiciales externos, mandando información a la célula para que actúe.

<http://escuela.med.puc.cl/paginas/cursos/segundo/histologia/histologiaweb/paginas/fotosBig/Fotos/Fig18.jpg>

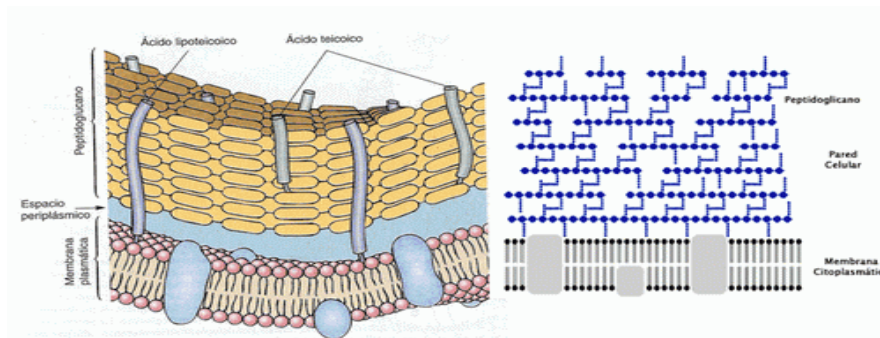


Fig.5.9. Pared celular de bacteria Gram positiva: (<http://datateca.unad.edu.co>)

Formada por:

Un peptidoglucano inmerso en una matriz que representa del 20 al 60% de la pared celular

Matriz compuesta por polímeros aniónicos: Ácidos Teicoicos, Lipoteicoicos y Teurónicos, que suministran cargas negativas, son receptores para bacteriófagos y tienen capacidad antigénica (son el antígeno O somático).

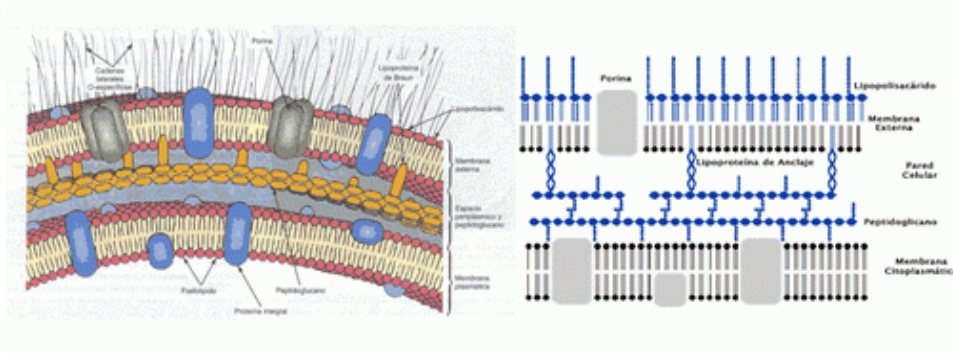


Fig. 5.10. Pared celular de bacteria Gram negativa: (<http://datateca.unad.edu.co>)

Presenta Membrana externa y periplasma, donde se sitúa el péptidoglicano.

La **lámina externa** contienen 60% de proteínas y 40% de lipopolisacárido (LPS) exclusivo de Gram negativas.

La **lámina interna** tiene fosfolípidos, lipoproteína de Braun, responsable de la unión covalente entre la membrana externa y el PG y proteínas (Porinas y otras)

Espacio periplásmico: compartimento acuoso donde hay: Proteínas hidrolíticas de transporte y quimiorreceptores.

Un regulador de la osmolaridad celular: ODM

2.a.2. Componentes estructurales de origen fúngico

Al igual que arqueas y bacterias, los hongos tienen una presencia fundamental en el aporte de glúcidos diversos, como componentes de la necromasa estructural que depositan anualmente en el suelo.

En su valoración hay que tener en cuenta el potencial de multiplicación, extremadamente elevado de los hongos, pero también el ser objeto de predación preferente, junto con las bacterias, tanto de sus esporas como de sus hifas.

2.a.2.1 Organización y composición de la pared fúngica.

La pared fúngica es multilaminada, y cada laminilla está formada por fibrillas con orientación diversificada (Aronson, 1965) y embebidas en una matriz mayormente proteica, en la que algunas de sus proteínas son enzimas (Sentandreu et al. 1983). Aunque los constituyentes químicos principales son polisacáridos, también se encuentran proteínas, lípidos y otras sustancias, que en su conjunto caracterizan a cada hongo (Martínez Cobo, 1989).

La cuantificación de estas moléculas pone de manifiesto que la composición de su pared es un criterio para establecer agrupaciones taxonómicas. La tabla de Bartnicki-García, (1969), ejemplifica esta tendencia. La quitina está presente en la mayoría de las paredes celulares de los hongos en proporción variable (que no supera el 10%). (Tabla 5.2)

Lin, Sicher y Aronson, (1976) nos la muestran en las paredes celulares de algunos *Oomicetes*, aun cuando durante mucho tiempo se creyó que estaba ausente de este grupo. Los componentes de esta pared, pueden variar a lo largo de su periodo vital.

En ella también influyen, factores externos, como la composición del medio edáfico, el pH y la temperatura, afectando a la composición de las paredes fúngicas (Fig. 5.11).

Tabla 5.2. Carbohidratos predominantes en paredes de hifas

Tipo	Composición de la pared	Grupo taxonómico	Géneros representativos
I.	Celulosa-glucógeno	Acrasiomicetes	<i>Polysphondylium, Dictyostelium</i>
II.	Celulosa-β-Glucano	Oomicetes	<i>Phytophthora, pythium, Saprolegnia</i>
III.	Celulosa-Quitina	Hifoquitridiomycetes	<i>Rhizidiomyces</i>
IV.	Quitina-Quitosano	Zigomicetes	<i>Mucor, Phycomyces, Migorhynchus</i>
V.	Quitina-β-Glucano	Quitridiomycetes	<i>Allomyces, Blastocladiella</i>
		Ascomycetes y	<i>Neurospora, Ajellomyces</i>
		Deuteromicetes	<i>Aspergillus</i>
		Basidiomicetes	<i>Schizophyllum, Fomes, Polyporus</i>
VI.	Mananos-β-Glucanos	Ascomycetes	<i>Saccharomyces, Candida</i>
VII.	Quitina-Mananos	Basidiomicetes	<i>Sporobolomyces, Rhodotorula</i>
VIII.	Galactosamina - Polímeros de galactosa	Tricomycetes	<i>Amoebidium</i>

Los principales polisacáridos de las paredes celulares de **las plantas** (celulosa y hemicelulosa) son utilizados por muchos hongos, que de esta manera desempeñan una función importante en la recirculación de estos compuestos.

La celulosa consta de un monómero, la glucosa, unido por un solo tipo de enlace, la molécula está formada por cadenas lineales de hasta 3000 unidades de glucosa. Para un polímero simple como este, los hongos necesitan la acción de tres enzimas, pero los degradan y utilizan sus productos.



Fig. 5.1. Variedad de estructuras que conforman los macromicetes (eusoils.jrc.ec.europa.eu)

Algunos de sus compuestos orgánicos, cuando están formando parte de las hifas jóvenes, son objeto preferente de predación, y pueden desaparecer casi por completo cuando las hifas se hacen más viejas, o pueden soportar depósitos de otros materiales enmascarando la presencia de los constituyentes iniciales.

En su organización poseen células con especialización funcional; no presentan cuerpos complejos con órganos, y carecen de sistema vascular; su cuerpo consiste generalmente en filamentos ramificados que generan esporas que de ordinario no son móviles (con excepción de las zoosporas, la movilidad de las esporas depende de factores extrínsecos).

A este conjunto molecular, ya descrito o referido, y como resultado de su metabolismo fisiológico habría que añadir:

a) **Elevadas cantidades de enzimas**, con capacidad degradante, que genera aportes de neomasa muy importantes y de componentes orgánicos solubles como resultado de la actividad catabólica, no solo de compuestos orgánicos naturales, sino también como consecuencia de la degradación de moléculas tóxicas de origen antrópico (plaguicidas, pesticidas etc.). Un ejemplo de esta última actividad se percibe en los “jardines de hongos” que desarrollan hormigas y termitas, ya descrito en la sección 4.

b) **Gran capacidad de formación de órgano-metálicos**, derivada de la captura y endotransferencia que manifiestan con respecto a la mayoría de los metales, que serían tóxicos, incluso para sus captores, al igual que para las bacterias, si no sintetizaran moléculas orgánicas, de modelos geométricos muy interesantes para conformar órgano metálicos, o produciendo acúmulos de metales, como el oro o el platino que se describirán en la última sección de esta Tesis Doctoral.

En el cuadro adjunto (Tabla 5.3) se muestra la duración de algunos cuerpos resistentes en el suelo

Tabla 5.3 Persistencia de estructuras fúngicas viables en el suelo (Bogan and Lamar 1996).

Estructura	Hongo	Persistencia (años)
Clamidospora	<i>Tilletia</i>	>5
Oospora	<i>Aphanomyces</i>	>10
Esclerote	<i>Phymatotrichum</i>	>12
microesclerote	<i>Verticillium</i>	14

2.a.3 Componentes orgánicos que aportan las algas a la necromasa del suelo:

- Polisacáridos matriciales (alginatos, carragenatos, agar, ulvanos, mucopolisacáridos, y sus oligosacáridos).
- Polisacáridos de reserva (manitol, fucoidan, laminarano, almidón florideo), y de pared (celulosa y hemicelulosa).
- Macronutrientes: N (aminoácidos) , K, Ca, Mg, P.
- Oligoelementos y grado de quelatación.
- Bioantioxidantes y activadores (polifenoles, xantofilas, carotenoides, enzimas).
- Fitohormonas y reguladores del crecimiento (citoquininas, oligosacáridos, betaínas).
- Biotoxinas, inhibidores y repelentes (compuestos aromáticos y terpenoides halogenados con actividad anti-fúngica,- bacteriana, -insectos,- ácaros, -nematodos).

Algunas microalgas, tanto acuáticas como de suelo, **son hiperproductoras** (hasta el 75% de su peso seco) de **mucopolisacáridos** (*Chlamydomonas*, *Porphyridium*) compuestos básicamente por arabinogalactanos, fucosa y ácidos urónicos (entre 10-15%) que son excretados continuamente al medio, confiriendo propiedades agronómicas similares a los ficocoloides de macroalgas (Meeting *et al.*, 1988). En la Fig. 5.12 nos da una idea de la diversidad.

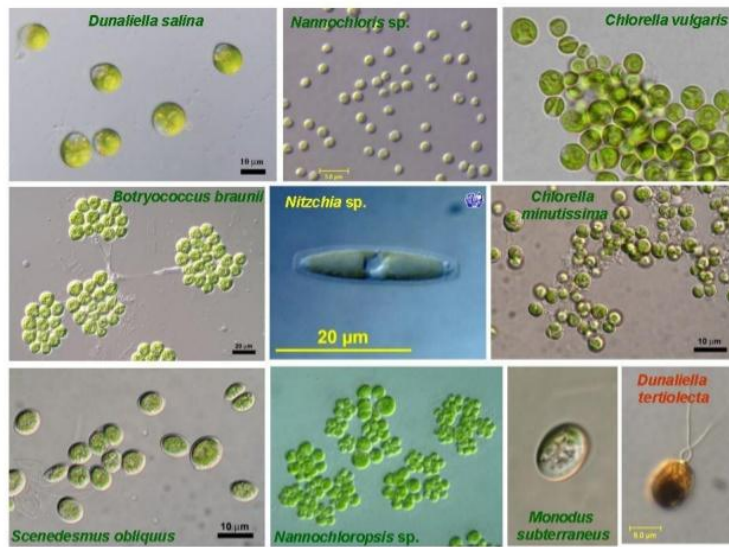
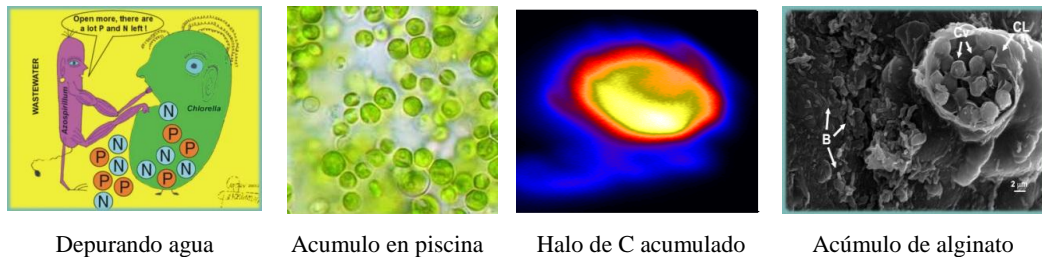


Fig. 5.12. Diversidad de algas encontradas en suelo y en aguas dulces
<http://cmappublic3.ihmc.us/rid=1K4VGS8G8-S2X9W-WH0/microalgas.jpg>

En ella aparece la Nitzschia, famosa por ser responsable de las floraciones algales más tóxicas. Ello está asociado a la Fig. 5.13 donde se describen la capacidad de la *Chlorella* para acumular C.



Depurando agua

Acumulo en piscina

Halo de C acumulado

Acúmulo de alginato

Fig. 5.13. Diferentes acciones de la *Chlorella* (Web libre)

Y las algas como la *Calyptrolithophora papillifer* generan también acúmulos minerales para protegerse de las radiaciones UV (Fig. 5.14)

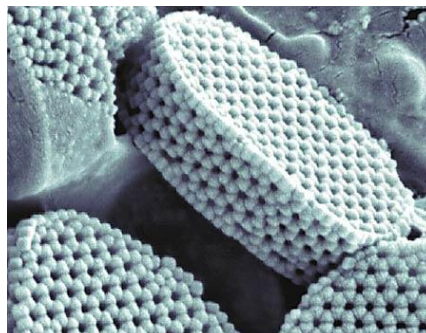


Fig. 5. 14. *Calyptrolithophora papillifer*. Alga que se encuentra protegida por una concha de calcita cristalina de dos capas (visible y oblicua) Se cree que la usa como protección contra el reflejo de las radiaciones UV. (www.dicyt.com/data/80/6580.jpg)

2.a.4 Componentes orgánicos que aportan los artrópodos: ácaros y colémbolos a la necromasa del suelo:

Si hasta el momento sólo se ha hablado de necromasa, cuando incorporamos a la descripción seres vivos dotados de intestino, debemos de añadir una información sobre la copromasa, pues en muchos casos, este es un aporte fundamental y necesario para arqueas, bacterias y hongos.

Dado que es el filo más diverso y abundante del planeta, (Hay entre 10.000 y 500.000 ácaros/m²), particularmente abundantes en suelos agrícolas y algo menos en suelos tropicales y templados. Su ciclo vital no supera los 30 días.

Con estos datos, su exoesqueleto (cutícula de **quitina**) cobra una gran importancia para el suelo, y su forma de crecimiento también, ya que se realiza por ecdisis (controlado por ecdisoma: hormona de la muda). En ese periodo de tiempo pueden poner centenares de huevos. Al almacenar Ca y otros nutrientes, sus tejidos pueden actuar como “sumidero” de iones. Sus pellets fecales pueden alterar la estructura del suelo.

Los **ácaros**, al modificar sus quelíceros pueden morder, cortar, raspar, despedazar, triturar, picar, succionar. Fragmentan residuos de hojas muertas y madera. Se alimentan de MO de origen vegetal, musgos, helechos, hojas, tallos, flores y frutos, de líquenes y de otros artrópodos y ácaros, de insectos y nematodos o de la sangre de aves y mamíferos. Además dispersan esporas microbianas sobre la superficie de su cuerpo, o internamente por excreción de esporas no digeridas. Mejoran la colonización por endomicorrizas.

Tienen un intenso metabolismo nitrogenado, y son uricotélicos. La excreción de N la pueden realizar por acumulación (de cristales de urato y de guanina) en los nefrocitos que se adosan a la cutícula y que se quedan en el suelo en el momento de la muda.

Los ácaros pueden ser saprófitos, depredadores (de microartrópodos y nematodos) y parásitos. Los gamasinos (Gamasidae) son ácaros depredadores que ejercen un control sobre las poblaciones de nematodos y otros microartrópodos edáficos.

Sin embargo, los prostigmados (Prostigmata), son dominantes en los suelos pobres en nutrientes y con bajos valores de carbonato de calcio, con bajo contenido de materia orgánica y poca humedad. En su gran mayoría son depredadores, con estructura frágil y pequeño tamaño, por lo que presumiblemente tienen una notable sensibilidad ante las fluctuaciones de las condiciones hídricas del sustrato. En la Fig. 5.15 se aprecia la complejidad estructural, y por ende, bioquímica.

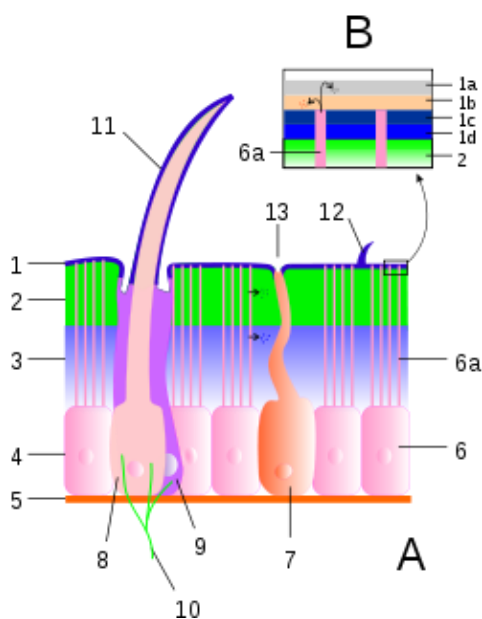


Fig. 5.15. Complejidad de la cutícula

- A: Cutícula y epidermis;
 B: Detalle de la epicutícula.
- 1: Epicutícula;
 - 1a: Cemento;
 - 1b: Ceras;
 - 1c: Epicutícula externa;
 - 1d: Epicutícula interna.
 - 2: Exocutícula;
 - 3: Endocutícula;
 - 2+3: Procutícula;
 - 4: Epitelio;
 - 5: Lámina basal;
 - 6: Célula epitelial;
 - 6a: Canal poroso;
 - 7: Célula glandular;
 - 8: Célula tricógena;
 - 9: Célula tormógena;
 - 10: Terminación nerviosa;
 - 11: Pelo sensorial;
 - 12: Pelo;
 - 13: Poro glandular

Los **colémbolos** representan entre el 1 y el 5% de la biomasa en ecosistemas templados, con una cierta humedad. Su densidad oscila entre 10^4 y 10^5 por m^2 en los primeros 10 cm de suelo, y significan el 33% de la respiración en ecosistemas en las primeras etapas de sucesión. Se multiplican a gran velocidad y crecen por muda.

Constituyen indicadores del pH del suelo y de la humedad; algunas especies son sensibles a los productos químicos, mientras que otras aumentan su densidad.

Algunas especies son carnívoras y se alimentan de nematodos, rotíferos e incluso de colémbolos, otras lo hacen a partir de micelio, esporas y bacterias y directamente de material vegetal ya que su hábitat preferido es la hojarasca del suelo. Como los ácaros, son agentes dispersantes de esporas de micorrizas vesículo-arbusculares. (Fig. 5.16)



Fig. 5.16. *Heces de colémbolos*
(http://i1299.photobucket.com/albums/ag74/k8_man/page-013/13-020_zpsxjzpkzg.jpg)

Sus deyecciones afectan de forma importante a la estructura del suelo. Así las Rendzinas alpinas presentan una profunda capa de humus de casi 20 cm de profundidad que está formada casi exclusivamente de heces de colémbolos. Estas heces, al descomponerse por los microorganismos, liberan lentamente los nutrientes. Aceleran el reciclaje de nutrientes en los pastizales. Pulverizan el material orgánico con sus quelíceros, acelerando entre 1,7 y 1,9 la velocidad de descomposición de la MO.

2.a.5. Componentes orgánicos de las estructuras de membrana de los nematodos.

Uno de los objetivos de predación y transferencia de masa por otros seres vivos son los quistes de nematodos. Las paredes del quiste de *G. rostochiensis* contienen principalmente proteínas (72%, $N \times 6.25$) muy sensibles a la degradación enzimática. En la hidrólisis ácida, alrededor del 77% de la pared del quiste entra en solución. Entre los 19 aminoácidos detectados glicina, prolina, alanina y ácido glutámico, conforman el 58% en peso de los aminoácidos totales siendo también abundante la hidroxiprolina. Todos ellos pertenecen a la serie L. La cutícula es un segregado de colágeno asociado a ácido hialurónico y condroitina-sulfato, integrado en muco-polisacáridos y pequeñas cantidades de lípidos (Lee et al., 2006).

Todo ello es exponente de un intenso metabolismo nitrogenado.

Además tiene una pequeña cantidad de glucosamina (1-5%), pero no se detectó quitina en las paredes quísticas. Otros conjuntos moleculares de estas paredes son los lípidos (2%), los carbohidratos (0-5%) y una pequeña cantidad de materia inorgánica (cenizas, 5%). Polifenoles (2% en peso de las paredes quísticas) aparecen en los hidrolizados ácidos. Los pigmentos oscuros de la pared del quiste no presentaban indol, que contienen las melaninas.

En los análisis lipídicos llevados a cabo en distintas etapas del quiste de *G. rostochiensis* según color vemos: en su etapa blanca (hembra grávida) posee un 4,2% (con huevos no desarrollados), en la amarilla un 4,8% (huevos con madurez variable) y en la marrón un 2,0% sobre gramo peso fresco (huevos totalmente maduros) y de forma más pormenorizada, la evolución de sus componentes (Tabla 5.4).

Tabla 5.4. Clases de lípidos en los tres estados de desarrollo de los quistes de la *Globodera rostochiensis* (Gibson et al., 1995). Los resultados se expresan como $\mu\text{g}/\text{mg} \pm \text{SD}$ de los lípidos totales.

Lípidos	blanco	amarillo	marrón
Estearil ésteres	27.4 ± 0.4	23.3 ± 2.1	77.8 ± 2.1
Triacilgliceroles	697.7 ± 34.2	748.2 ± 27.6	542.3 ± 20.9
Esteroles libres	45.2 ± 11.3	35.3 ± 9.6	27.9±6.2
Ácidos grasos libres	21.8 ± 4.0	20.1 ± 2.2	211.8±10.3
Cardiolipina	8.8 ± 0.1	12.5 ± 0.3	Trazas
Fosfatidil etanolamina	60.7 ± 2.4	48.1±0.4	50.9±0.5
Fosfatidil colina	151.5 ± 5.9	99.2 ± 1.0	77.5 ±0.8
Esfingomielinas	5.5 ± 0.7	13.2 ± 3.7	12,7 +0,7

En cantidad menor, aparecen, esteroles, ésteres de estearilo, esfingomielinas y cardiolipina, y mostraban cambios mayores que otras clases de lípidos, en función de la etapa. Estos datos obligan a reflexionar sobre la intensa participación de las lipasas en el intensísimo reciclado de triglicéridos+fosfolípidos de membrana y en la liberación de los ácidos grasos.

El brusco descenso de determinados ácidos insaturados revela, en el quiste marrón la intensidad de un metabolismo degradativo asociable tanto a procesos de adaptación como al uso de estos ácidos como reserva energética en los estadíos previos a la eclosión (Tabla 2.3).

No cabe duda de que la capa lipídica de la cáscara de huevo de la *G. rostochiensis* proporciona una barrera ante la desecación (Krusberg et al., 1973) y parece desempeñar un papel clave en la eclosión, en respuesta al rizodepósito de la patata (Clarke y Perry, 1977; Perry et al., 1982).

Tabla 5.5. Composición en ácidos grasos de los tres estados de desarrollo del quiste de *G. rostochiensis*, expresada como % relativo respecto al total de ácidos grasos (Gibson et al., 1995) % Peso ± SD

Ácidos grasos	Blanco	Amarillo	Marrón
C16:0	1.88 ± 0.02	1.98 ± 0.01	2.74 ± 0.01
C16:1 Δ9	0.44 ± 0.05	0.52 ± 0.01	0.65 ± 0.02
C18:0	7.97 ± 0.01	8.73 ± 0.10	8.73 ± 0.02
C18:1 Δ9	2.68 ± 0.05	2.35 ± 0.01	2.36 ± 0.06
C18:1 Δ11	13.31 ± 0.06	12.41 ± 0.11	13.89 ± 0.02
C18:2 Δ9 Δ11	2.63 ± 0.23	2.63 ± 0.01	2.78 ± 0.06
C18:3 Δ 6,9,12	3.41 ± 0.31	3.42 ± 0.04	2.20 ± 0.04
C20: 0	5.15 ± 0.11	5.08 ± 0.04	6.61 ± 0.05
C20:1 Δ 11	22.19 ± 0.61	22.95 ± 0.04	24.85 ± 0.03
C20:2 Δ 11,14	1.31 ± 0.11	1.47 ± 0.07	1.30 ± 0.11
C20:3 Δ 11,14,17	10.16 ± 0.02	8.95 ± 0.02	6.40 ± 0.24
C20:4 Δ 5,8,11,14	20.93 ± 0.08	23.33 ± 0.36	21.25 ± 0.04
C20:5 Δ 5,8,11,14,17	trazas	0.25 ± 0.03	Trazas
C22:0	1.99 ± 0.01	1.84 ± 0.04	1.82 ± 0.16
C22:1 Δ 13	0.63 ± 0.04	0.51 ± 0.02	0.47 ± 0.01
Otros	5.83 ± 0.48	4.08 ± 0.30	4.20 ± 0.02

Después de la eclosión, los lípidos de reserva son importantes para la supervivencia en etapas “sin alimentación externa” de los diversos nematodos parásito de plantas, y el agotamiento de reservas de lípidos se correlaciona con la reducción de la infectividad, la motilidad y el retraso en el desarrollo en juveniles (Robinson et al., 1987 a y b; Storey, 1983, 1984).

Es evidente que las esterasas que participan en este reciclado tienen que desinhibirse cuando el quiste alcanza la fase marrón. Hoy, mediante el sistema elaborador de los perfiles de sus ácidos grasos (FAME) se identifica directamente a las especies de nematodos fitoparásitos junto a

bacterias y hongos (Ruess et al., 2002; Sekora et al., 2009).

2.b Materia Orgánica de origen exógeno (biología sobre el suelo)

- **Copromasa.** La que deposita la biodiversidad animal viva sobre su superficie habitada tras una acción degradativa de sus alimentos y de extracción selectiva de nutrientes.

Esta MO se encuentra muy enriquecida en biomasa microbiana, enzimas degradativos y polímeros orgánicos (exo-polisacáridos y glicoproteínas) con capacidad adherente, hidratante y lubricante. (a veces con fragmentos minerales)

- **Necromasa** conjuntos macromoleculares que conforman las estructuras de origen vegetal, animal y microbiana al morir.

Al fallecer aportan ingentes cantidades de enzimas auto-hidrolíticos procedentes de los lisosomas y una gran cantidad de estructuras biológicas, macromoléculas y monómeros (de alta biodisponibilidad y reactividad).

- **Señales** conforman una gran diversidad de metabolitos secundarios (más de 200.000) que desempeñan diversas funciones: defensa frente a herbívoros, atracción de insectos polinizadores, dispersión animal de semillas o protección frente a radiaciones UV.

- **Residuos antropogénicos** generados por la actividad del hombre. Se pueden clasificar según su procedencia y su tratamiento, cuyo detalle se encuentra en la Legislación.

Respecto al suelo se incluyen obligatoriamente tres grandes grupos: agrícolas, industriales y urbanos a los que se aplican tratamientos que pretenden, además de reducir su volumen, evitar toxicidad para el propio hombre y proporcionar edafo-compatibilidad (que se da por supuesta cuando hablamos de la aplicación de los residuos agrarios y de la industria agroalimentaria, lo cual es mucho suponer, a no estar ni siquiera conocida).

2.b.1 Los aportes vegetales que más se ven y estudian (Necromasa y rizodepósitos)

La clasificación de los vegetales en herbáceas, arbóreas y leñosas procede de como a partir de un aminoácido, la **Fenilalanina**, es transformado por una ruta común, (Fig. 5.17)

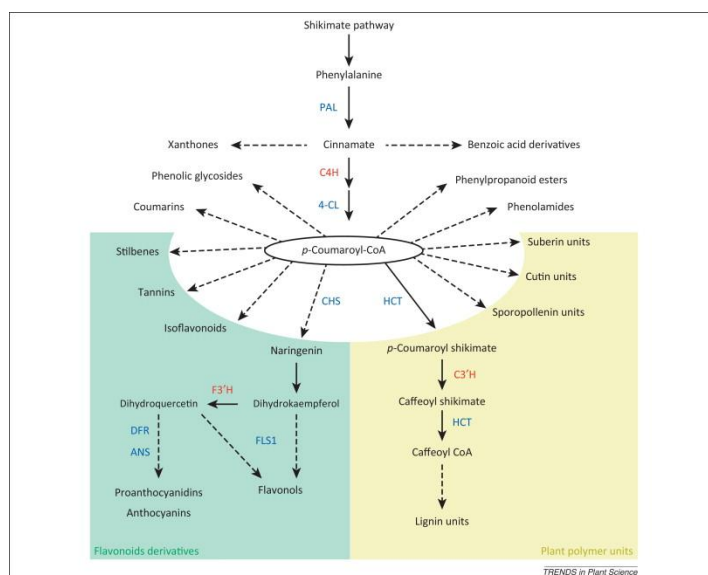


Fig.5.17 Moléculas que se derivan de la ruta metabólica del ácido cumárico (Laursen, et al. 2015) Trends in Plant Sciencie 20: 20-32.

Generando, según la opción elegida mayor o menor cantidad de lignina, y como buen gel, irá

embebiendo cantidades de celulosa en su interior (Fig.5.18). De esta forma, las fibras de celulosa se depositan o entretejen, incrementa su densidad y acaban excluyendo el agua conformacional.

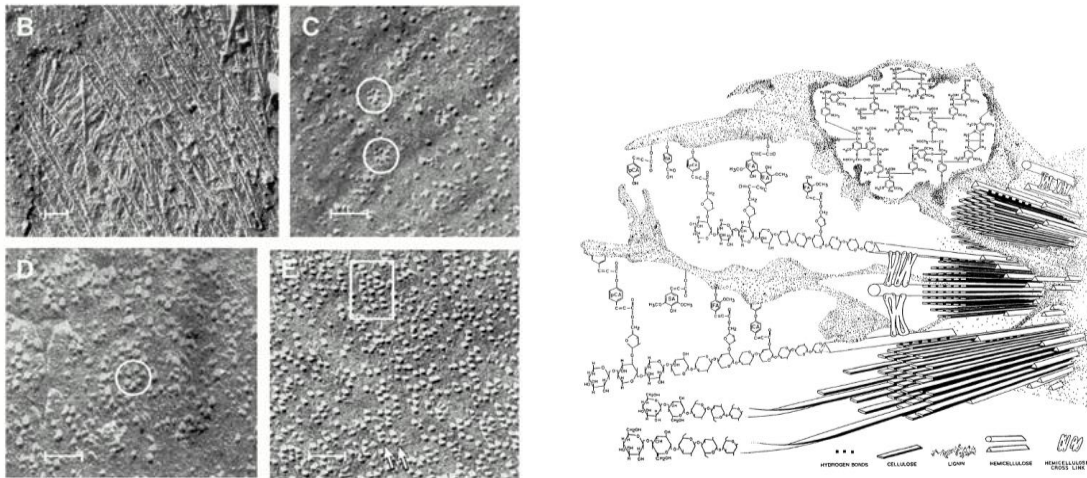


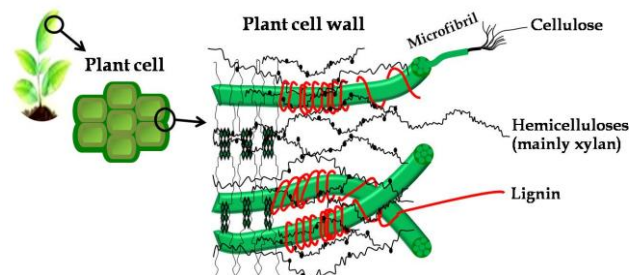
Fig. 5.18. Componentes vegetales: Complejidad de celulosa y lignocelulosa. (From: McCamm et al. 1990. Primary plant cell wall structure. *J. cell Sci.* 96:323-334) y from Bidlack et al, 1992)

El conjunto ligno-celulósico incrementa su densidad y con ella, la resistencia del tallo (pierde elasticidad) y la dureza de su madera. (Figs. 5.19 y 5.20).

Polímero lineal de β 1-4 D-glucosa (+ de 10.000 unidades)

La subunidad estructural es la celobiosa

Presenta regiones cristalinas con enlaces puente de H



5.19. Estructura y organización de la celulosa (adapted from Tomme et al., 1995).

Las fibras de celulosa se embeben en xilanos y ligninas adquiriendo diferentes estructuras, propiedades químicas y componentes enzimáticos.

Los xilanos se degradan por xilanasas. Las ligninas se degradan con ligninasas que requieren O_2 y sus productos inhiben a las celulasas

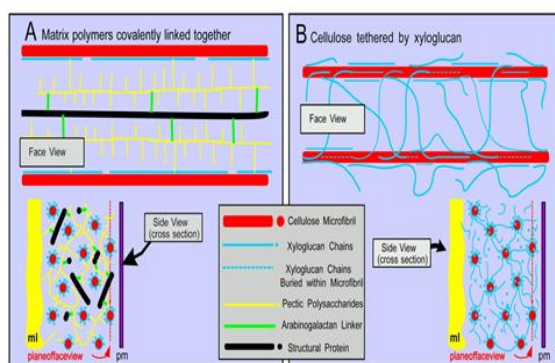


Fig. 5.20 Modelos de organización de la pared vegetal según el modelo de Alberheim (Cosgrove, 2001. In *Wall structure and wall loosening: A look Backwards and forwards. Plant Physiology* 125: 131-134.)

Dado que estos materiales son objeto preferente de los grandes grupos de edafo-biodiversidad, como son los gusanos de tierra, las hormigas, las termitas y los enquistados, es conveniente adquirir información para hacerse una idea de los aportes que recibe el suelo a efectos de formación de humus (Tabla 5.6) en un bosque de haya-roble y la tasa de conversión del material vegetal en formación de humus (Tabla 5.7).

Tabla 5.6 Aportación de materiales vegetales

Haya - roble		Cantidad de materiales que retornan al suelo	
Hojas	75%	Bosque de hoja caduca en clima templado	3-9 t/ha/año
Maleza	10%	Bosque de resinosa de clima templado	3-6 t/ha/ año
Frutos	10%	Bosque subtropical	20 t/ha/ año
Brotos y yemas	4%	Bosque ecuatorial	25 t/ha/ año
Flores	1%		

Tabla 5.7. Aportación de materiales vegetales y su significado en la formación de humus

	Tejidos vegetales (% de materia seca)	Humus %
Celulosa	20 a 50 %	2 a 10
Hemicelulosa	10 a 28 %	2 a 20
Lignina	10 a 30 %	35 a 55
Proteínas y compuestos nitrogenados	1 a 15 %	15 a 45
Grasas, taninos ceras, etc.	1 a 8 %	1 a 8

2.b.2 Rizodepósitos

Las plantas trasladan a la raíz entre el 30 y 70 % del C neto proveniente de la fotosíntesis, el cual invierte en el crecimiento radicular. Sin embargo, buena parte de él se libera en la rizósfera como C orgánico. El C restante, lo consume la planta en su respiración y crecimiento. El C liberado a través de los exudados radicales se conoce como rizodeposición (Figura 5.21 y 5.22)

Los exudados radicales son solutos de alto y bajo peso molecular (Tabla 5.8), liberados o secretados por las raíces.

Los componentes más importantes de los solutos de alto peso molecular son el mucílago y las ectoenzimas y en la fracción de bajo peso molecular están los ácidos orgánicos, azúcares, fenólicos, y aminoácidos (incluyendo fitosideróforos). Los lisados, generados a partir de la autólisis de las células epidérmicas y corticales se incluyen en la categoría de exudados

radicales.

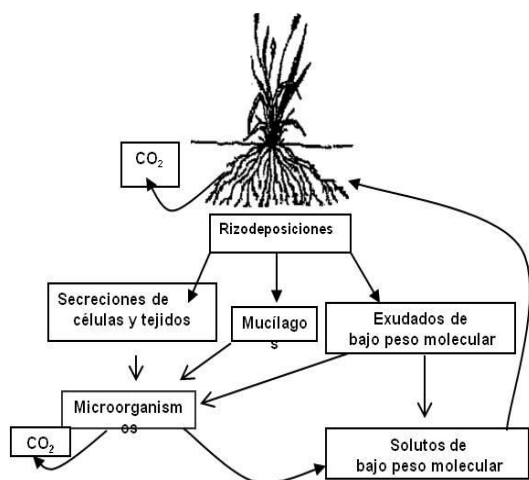


Fig. 5.21 Esquema de la rizodeposición
http://datateca.unad.edu.co/contenidos/302570/302025-lesson_40.html

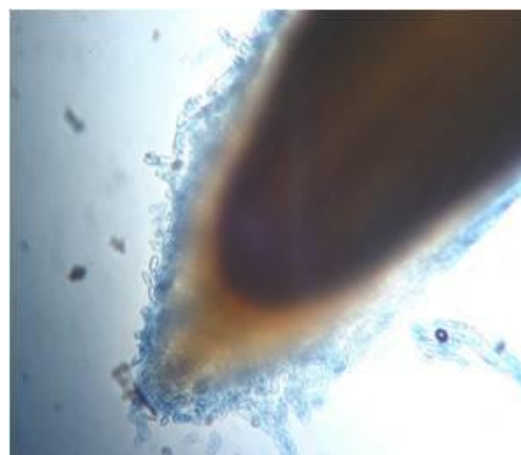


Fig. 5.22 Rizodeposición "in vivo" (Sánchez Mondragón y Ceballos, 2005)

La exudación radical es afectada por varios factores endógenos y exógenos, por las dinámicas de los nutrientes en la rizosfera y por la adquisición de nutrientes, pareciendo ser de particular importancia el estado nutricional vegetal y la impedancia mecánica del sustrato.

2.b.2.1 Mucílago y mucigel

Las superficies radiculares, particularmente en la zona apical, están cubiertas por materiales gelatinosos de alto peso molecular (*mucílago*), constituidos principalmente por polisacáridos con una riqueza de 20-50% en ácidos poliurónicos, según la especie vegetal que lo produzca. Lo segregan las células de la caliptra y también son liberados por las células epidérmicas.

La producción del mucílago se correlaciona positivamente con la tasa de crecimiento radical. Si el suelo no ha sido esterilizado el mucigel también incluye las sustancias producidas por la degradación bacteriana de las paredes celulares.

En plantas cultivadas en suelo, el mucílago está habitualmente invadido por microorganismos, y embebe a partículas del suelo tanto orgánicas e inorgánicas. A esta mezcla de material gelatinoso, microorganismos, y partículas del suelo se la llama *mucigel*.

El mucílago tiene una diversidad de funciones biológicas incluyendo la protección de las zonas radiculares apicales de la desecación, lubricación de la raíz cuando se mueve en el suelo como resultado del impulso del aire sobre la parte aérea, toma de iones (facilitación o restricción), interacción con partículas del suelo, y mejoramiento del contacto suelo-raíz, especialmente en suelo seco, y es responsable de la agregación del suelo en el ámbito rizosférico. El mucílago del maíz puede incrementar la proporción de los agregados estables suelo-agua desde cerca del 2% a casi el 40% y ciertamente contribuye a la correlación positiva entre la densidad de longitud radical y la proporción de agregados estables suelo-agua en plantas cultivadas en campo. Además es capaz de retener el agua condensada por la noche que se mueve lentamente sobre el tallo.

Bajo ciertas condiciones el estrecho contacto entre las partículas del suelo y la superficie radical vía mucílago puede ser de considerable importancia para la toma de nutrientes minerales. Esto es aplicable en particularmente para los micronutrientes, los iones de fósforo y también para metales pesados fitotóxicos y para el aluminio. En esta zona de transición mal definida en la interfase suelo-raíz (Fig.5.23) se llevan a cabo efectos que son diferentes de aquellos que

sucedan en el seno de la solución libre (“efecto bifásico”).

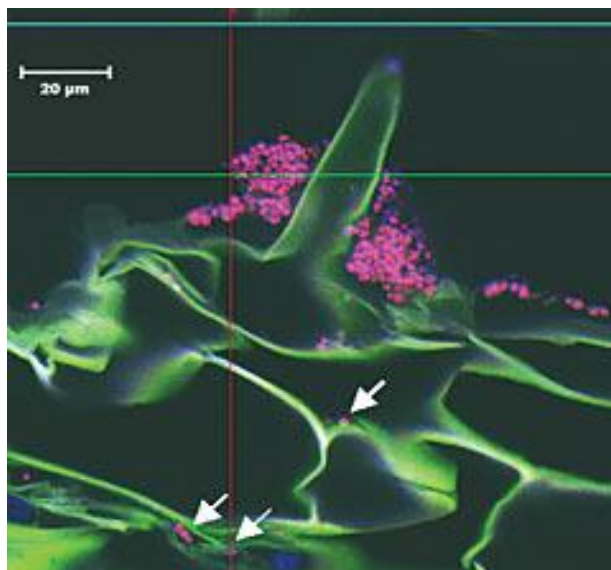


Fig. 5.23. Idea de acumulación heterogénea de bacterias en la rizosfera (Fuente: Maximum Yield)

Cuando el suelo es deficiente en P, las plantas lo captan del pool inmovilizado sobre la superficie de las arcillas, vía desorción de fosfatos gracias a la acción dequelante y transportador que ejerce ácido poligalacturónico del mucílago.

2.b.2 2 Ectoenzimas

En la mayoría de suelos agrícolas entre el 30 y 70% del P total del suelo está asociado a la MO del suelo (P_{org}). En suelos forestales la proporción de P_{org} puede elevarse al 95%. En la rizosfera, parte de este P_{org} es movilizado desde, o incorporado en, esta fracción por los microorganismos rizosféricos.

La hidrólisis del P_{org} es mediada por la fosfatasa ácida radicular, fosfatasa alcalina o ácida fúngica, y la fosfatasa alcalina bacteriana. Existe por lo tanto un notable gradiente en la actividad fosfatasa desde el suelo no rizosférico hacia la superficie radical como se muestra en la Fig. 5.24 para fosfatasa ácida.

En plantas asociadas a micorrizas el efecto de la fosfatasa ácida de la raíz se suma al de las fosfatasas producidas por el hongo y se genera la liberación de fósforo. La actividad de la fosfatasa ácida es muy alta en la zona más cercana a la raíz, hasta 1mm de distancia de ella. Otras enzimas como la polifenol oxidasa, necesaria en la biosíntesis de pared celular se localizan en las células epidermales del ápice de la raíz.

Las fosfatasas son enzimas adaptativas y por consiguiente la actividad fosfatasa ácida radical se incrementa en respuesta a la deficiencia de fósforo.

La fosfatasa ácida radicular determinada *in vivo* es una ectoenzima secretada, o está liberada por las raíces, particularmente en las zonas apicales. Las diferencias en actividad fosfatasa ácida entre las tres especies (Fig. 5.24) probablemente relacionan las diferencias en el estado nutricional del fósforo en las plantas.

Debido a la alta proporción de P_{org} en la solución del suelo no rizosférico y el alto recambio del P_{org} en los microorganismos rizosféricos, es evidente la importancia de la alta actividad fosfatasa ácida radicular para la adquisición de fosfato, particularmente cuando se cultivan en suelos bajos en este anión.

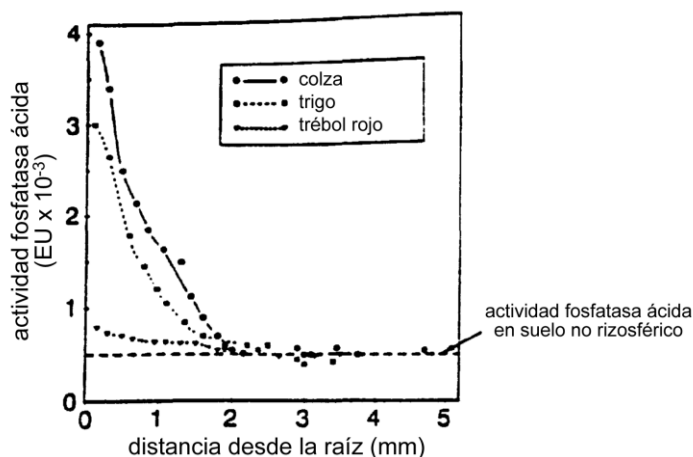


Fig. 5.24 Actividad fosfatasa ácida en la rizosfera de diferentes especies vegetales cultivadas en un suelo franco limoso. (Tarařdar y Jungk, 1987).

2.b.3 Funcionalidad de los exudados radicales.

Proveen en forma directa formas de C y N rápidamente asequibles para el crecimiento de los microorganismos y que luego de mineralizados, sirven como nutrientes de los mismos vegetales (Tabla 5.8).

Tabla 5.8. Caracterización de algunas rizodeposiciones

Compuesto	Características	Funciones
Exudados radicales	Diversos, propios de células vivas, con alto y bajo peso molecular	Movilización directa e indirecta de nutrientes, matriz de protección y lubricación que facilita la colonización de las raíces en el suelo. Modifican la estructuración y actividad biológica del suelo. Algunos de ellos constituyen base de fitohormonas y otros, por ejemplo las vitaminas, factores de crecimiento
Lisados	Resultantes de autólisis y degradación de células epidérmicas y corticales senescentes y por acción de metabolitos microbianos	Fuentes de materiales orgánicos para las poblaciones microbianas. Hacen parte de los exudados radicales
Secreciones	Compuestos de alto peso molecular que atraviesan las membranas celulares con gasto de energía (ATP).	Catalizan la degradación de los materiales orgánicos e inorgánicos presentes naturalmente en el suelo rizosférico o adicionados. Hacen parte de los exudados radicales
Mucílagos	Materiales gelatinosos, de alto peso molecular, como el ácido poli-urónico	Protegen y lubrican las zonas de crecimiento radical. Intervienen en la disponibilidad y absorción de minerales, en la formación de agregados en el suelo. Hacen parte de los exudados radicales
Mucigel	Comprende el conjunto de mucílagos naturales y/o modificados, células microbianas y/o sus productos metabólicos, minerales coloidales y MO, mezclados.	Protegen y lubrican las zonas de crecimiento radical. Influyen en la absorción de iones al mejorar el contacto raíz - suelo, y en la agregación de las partículas del suelo.
Compuestos Gaseosos	Compuestos volátiles de bajo peso molecular que pueden difundirse en el suelo	Afectan positiva o negativamente la actividad microbiana en la zona rizosférica y más allá de ella.
Nutrientes minerales	Presentes en los materiales rizodepuestos como P, N y K.	Contribuyen a la nutrición mineral de la planta y son muy importantes en condiciones de edafo deficiencia.

Los ácidos orgánicos, son importantes en el metabolismo celular, afectan al pH de la rizósfera y a la actividad microbiana. Muchas plantas son capaces de secretar vía raíz, sustancias - generalmente ácidos orgánicos - con acción secuestrante o quelante.

Algunos de ellos, de bajo peso molecular pueden movilizar directamente los nutrientes en la rizósfera, mientras que mucílagos y materiales degradados de las células y tejidos se constituyen en sustratos de carbono para los microorganismos - los cuales intervienen en la movilización de nutrientes minerales provenientes del suelo o de metabolitos de su propia actividad -.

De esta forma, mediante acción sobre el pH de la rizósfera y los agentes complejantes, los vegetales pueden aprovechar mejor los iones metálicos presentes en el suelo.

2.b.3.1 Exudados radicales de bajo peso molecular (LMW)

En esta fracción (Tabla. 5.9) se incluyen azúcares, ácidos orgánicos, aminoácidos, y fenólicos. Por lo general los azúcares son los compuestos predominantes. Sin embargo, no solo varían las cantidades totales sino también las proporciones de estos compuestos entre especies vegetales y el estado nutricional vegetal.

Tabla 5.9. Compuestos y moléculas orgánicas encontradas en los exudados de las raíces (rizodepósitos) de diferentes plantas. : Sánchez de P., 2006 citando a Curl y Truelove, 1986; Siqueira y Franco, 1988; Cardoso y Freitas, 1992; Wild, 1992; Dick y Tabatabai, 1992; Sánchez de P., 2000.

COMPUESTOS	TIPO DE MOLÉCULAS
Azúcares	Glucosa, fructosa, sacarosa, maltosa, galactosa, ramnosa, ribosa, xilosa, arabinosa, rafinosa, oligosacaridos, manosa, fucosa, deoxirribosa
Compuestos aminados	Asparagina, α - alanina, glutamina, ácido aspártico, leucina / isoleucina, serina, ácido aminobutírico, glicina, cistina /cisteina, metionina, fenilalanina, triosina, treonina, lisina, prolina, triptófano, β - alanina, arginina, homoserina, cistationina. Todos los aminoácidos de ocurrencia natural
Ácidos orgánicos	Tartárico, oxálico, cítrico, málico, acético, propiónico, butírico, succínico, fumárico, glicólico, valérico, malónico, láctico, galacturónico, glucorónico
Ácidos grasos y esteroides	Palmítico, esteárico, oléico, linoléico, linolénico, colesterol, campesterol, estigmaesterol, citosterol
Factores de crecimiento	Biotina, tiamina, niacina, pantotenato, colina, inositol, piridoxina, ácido p-amino-benzóico, ácido n-metil nicotínico, ácido indolacético, indol 3-carboxílico.
Nucleótidos, flavonoides	Flavonoides, adenina, guanina, uridina /citidina
Enzimas	Fosfatasa, invertasa, amilasa, proteasa, poligalacturonasa, esterases, trehalasa
Compuestos misceláneos	Auxinas, escopoletina, sustancias fluorescentes, ácido hidrociánico, glicosídeos, saponina, compuestos orgánicos de fósforo, factores de enquistamiento y de eclosión de nematodos, atrayentes de nematodos, estimulantes de crecimiento micelial de hongos, inhibidores de crecimiento micelial, atrayentes de zoosporas, estimulantes e inhibidores de germinación de esporas y esclerocios, estimulantes e inhibidores bacterianos, estimulantes de germinación de arvenses

En general, la exudación radical de compuestos LMW es superior en las zonas radicales apicales que en las basales. En el caso de azúcares y aminoácidos esto puede reflejarse en parte por su liberación por difusión desde las células y tejidos con altas concentraciones internas. En las zonas radicales apicales, los aminoácidos derivados del floema conducen a elevadas concentraciones de aminoácidos en el apoplasto y, a pesar de un efectivo mecanismo de recuperación por reabsorción mediante sistemas de toma enlazados a la membrana, no puede evitarse la liberación de aminoácidos en la solución externa. Lo mismo probablemente es cierto

para azúcares, mientras que para ácidos orgánicos, a altas tasas de exudación (e.g., bajo deficiencia de fósforo) la excreción está más probablemente acoplada con un cotransporte acoplado de H^+ .

Los azúcares solo tienen efectos directos menores en la movilización de nutrientes minerales. En este aspecto los ácidos orgánicos, aminoácidos y fenólicos juegan un papel mucho más dominante.

Algunas de las principales reacciones involucradas en la movilización de nutrientes minerales en la rizosfera debido a estos compuestos LMW son mostradas en la Fig. 5.25. La incrementada solubilidad del MnO_2 debido a la exudación radical se asocia principalmente a los ácidos orgánicos. El ácido málico es un componente importante de los exudados radicales. Durante la oxidación de 1 mol de ácido málico a CO_2 en la superficie del MnO_2 , son liberadas 6 moles de Mn^{2+} ; la quelación del Mn^{2+} evita su reoxidación e incrementa la movilidad rizosférica del Mn reducido (Fig. 5.25 A). Los fenólicos contribuyen a la realzada reducción del manganeso. Los ácidos orgánicos son de importancia general en la movilización en la rizosfera del Fe (III) escasamente soluble, y en respuesta a la deficiencia de hierro juegan un rol particularmente significativo las incrementadas tasas de exudación radical de fenólicos y aminoácidos (fitosideróforos).

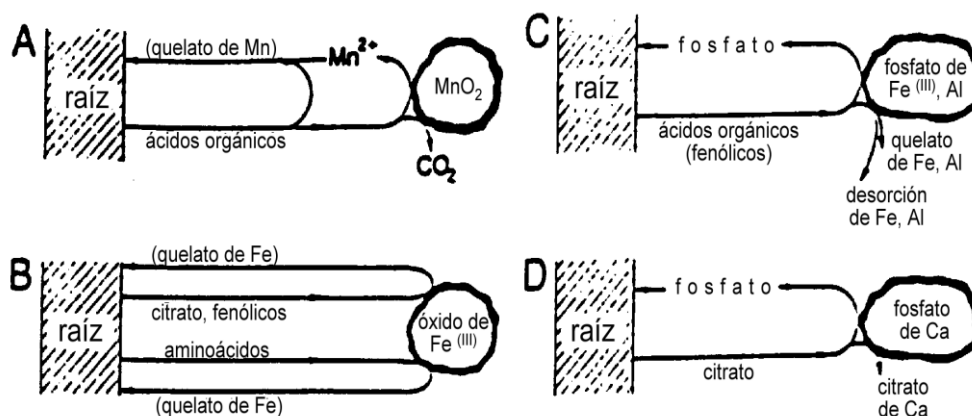


Fig. 5.25. Representación esquemática de varios mecanismos en la rizosfera para la solubilización de compuestos inorgánicos escasamente solubles mediante exudados radicales en relación a la nutrición mineral de plantas (Nutrición mineral en plantas superiores. Horst Marschener)

Los ácidos orgánicos, así como los fenólicos, en los exudados radicales son también importantes al traer fosfatos inorgánicos escasamente solubles a la solución. Los medios por los que los ácidos orgánicos movilizan el fosfato no están confinados a disminuir el pH rizosférico.

Algunos ácidos orgánicos de bajo peso molecular pueden movilizar directamente los nutrientes en la rizósfera, mientras que mucílagos y materiales degradados de las células y tejidos se constituyen en sustratos de carbono para los microorganismos de la rizósfera - los cuales intervienen en la movilización de nutrientes minerales provenientes del suelo o de metabolitos de su propia actividad.

El citrato, por ejemplo, desorbe los fosfatos a partir de superficies de sesquióxidos mediante intercambio aniónico (ligandos). Por lo general, una combinación de ambos desorción y quelación del aluminio y hierro es responsable de la movilización de fosfatos a partir de fosfatos de hierro y/o aluminio. Los ácidos cítrico y málico y los fenólicos, forman quelatos relativamente estables con el $Fe(III)$ y aluminio, incrementando por lo tanto la solubilidad y la tasa de toma del fósforo. Como un efecto colateral de la quelación del aluminio se alivian los efectos dañinos en el crecimiento radical ejercidos por las altas concentraciones de aluminio monomérico.

En ciertas especies vegetales adaptadas a suelos minerales ácidos con disponibilidad extremadamente baja de fósforo, como *Eucalyptus* spp y plantas de té, este mecanismo es de gran importancia en la nutrición del fósforo. La alta eficiencia en estas especies vegetales es presumiblemente una respuesta a la deficiencia del fósforo. Los ácidos orgánicos no son los únicos de importancia en la movilización del fósforo del suelo, sino también para los micronutrientes. El hierro, zinc y manganeso en los suelos calcáreos se incrementan en disponibilidad cualquiera al disminuir el pH en la rizosfera, o por la quelación de estos micronutrientes, y al disminuir la concentración de Ca^{2+} mediante la quelación y formación de sales escasamente solubles como el citrato de calcio (Fig. 5.25 D).

Los exudados radicales de bajo peso molecular también movilizan metales pesados como el cobre, plomo, y cadmio mediante la formación de complejos estables. Esto puede tener importantes consecuencias en las tasas de toma de metales pesados. Se ha demostrado que los exudados radicales de dos especies de tabaco y de maíz movilizan el cadmio desde los suelos en el orden (*N. tabacum* > *N. rustica* > *Z. mays*) lo que también refleja las diferencias en la toma de cadmio (“biodisponibilidad”) entre estas tres especies vegetales.

2.c. Señales de origen vegetal

Las plantas sintetizan una gran diversidad de metabolitos secundarios, (terpenoides, fenilpropanoides, flavonoides y alcaloides) y, hasta hoy, se han sido descritos más de 200.000, muchos de gran valor económico (Hartmann, 2007). Desempeñan diversas funciones tales como la defensa contra herbívoros, la atracción de insectos polinizadores y animales dispersores de semillas, o de protección ultravioleta (Wink, 1997). En las últimas décadas se han dilucidado sus vías metabólicas y su regulación y con las técnicas metabolómicas de alto rendimiento, permiten detectar muchos metabolitos y medirse en los tejidos vegetales (Patti et al., 2012). Sin embargo, la localización de los lugares de almacenamiento se está averiguando actualmente, así como el tamaño del almacén y su extensión, dentro del mundo vegetal natural y agrario.

Se conoce que algunos de estos metabolitos secundarios se acumulan en ciertos tejidos vegetales. Así, las antocianinas lo hacen en pétalos (hasta el 30%), los flavan-3-oles. en hojas de *Camellia sinensis* (L.) (hasta 7%) (Liu et al, 2009) o el glucósido cianogénico, “durhin”, en los brotes de *Sorghum bicolor* (L.) (hasta 30%) (Saunders, et al. 1977).

Una cuestión subyacente es la naturaleza de los compartimentos celulares, capaces de almacenar metabolitos secundarios, pues en tales concentraciones, es obligada la existencia de acciones que mantengan la homeostasis celular y particularmente intrigante en el caso de metabolitos tóxicos, y la glicosilación (modo generalizado de conjugación de compuestos hidrófilos), que juega un papel en la desintoxicación, que actúa controlando la compartimentación de los metabolitos (Gachon, et al., 2005), o el almacenamiento en recintos vacuolares (intermediarios).

Se ha usado una orquídea, *Vanilla planifolia*, como modelo de planta que almacena del 10-30% (en peso seco su fruto maduro) con 4-O- (3-metoxibenzaldehído) β -D-glucósido (Lapeyre-Montes et al., 2010) como un ejemplo de secuestro de compuestos fenólicos (Wagner, 1982) Fig. 5.26).

Este fenol-glucósido podría almacenarse en la vacuola (Odoux y Brilouet, 2009). Brillouet, et al., (2014), mediante la implementación de una técnica de imagen espectral in situ, han demostrado que este metabolito secundario se acumula en un nuevo orgánulo, derivado de los cloroplastos y llamado fenoplasto, en masas amorfas sólidas, que llenan todo su volumen plastidial. Por ello los autores proponen una nueva ruta de interconversión plastidial, que transforma cloroplastos activos en acumuladores de compuestos fenólicos. Este nuevo concepto se extiende a la función de almacenamiento plastidial de metabolitos primarios (amiloplastos, oleoplastos, proteoplastos) a metabolitos secundarios (cromoplastos, amiloplastos). Así aparece el fenoplasto es el único orgánulo subcelular que almacena fenil glucósidos en forma sólida.

Ya en 1987, Piechulla et al. encontraron que después del desmantelamiento de los tilacoides, con

una pérdida concomitante de la capacidad fotosintética, aparece una rediferenciación del desarrollo de los cloroplastos en cromoplastos durante la maduración de los frutos de tomate, seguida de una etapa transitoria con una proliferación prodigiosa de “loci” y de pequeños compartimentos de membrana una vez comenzado el almacenamiento del 4-O- (3-metoxi-benzaldehído) en forma de β -D-glucósido.

Estos hechos que conllevan una maduración de estos orgánulos de acumulación, permiten alcanzar una concentración alrededor de 300 μ M en fase acuosa (Odoux y Brillouet, 2009) y estas concentraciones si son significativas si llegan al suelo.

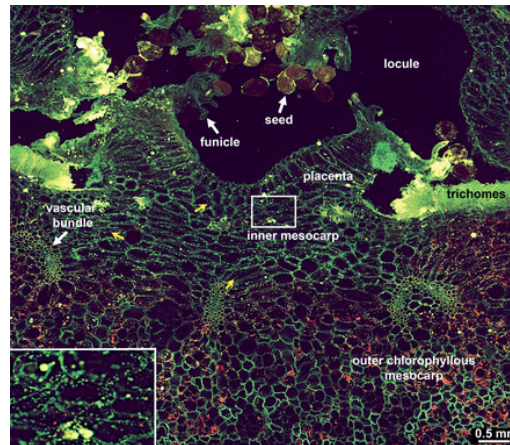


Fig. 5.26. Anatomía del fruto de vainilla. Las partículas verde-amarillentas pertenecen a un corte transversal donde se localizan los acumulos de β -glucosidasa (rojo). (Odoux et al., 2003 a y b).

Por lo tanto, a diferencia de la norma general de almacenamiento vacuolar preferencial de metabolitos secundarios, incluyendo glucósidos fenólicos (Saunders, et al. 1977; Wink, 1997).

Otro ejemplo de organización subcelular es el tanosoma, cuya capacidad operativa puede hacer variar los edafoprocesos asociados a los compuestos húmicos (Fig. 5.27). (Brillouet et al., 2014)

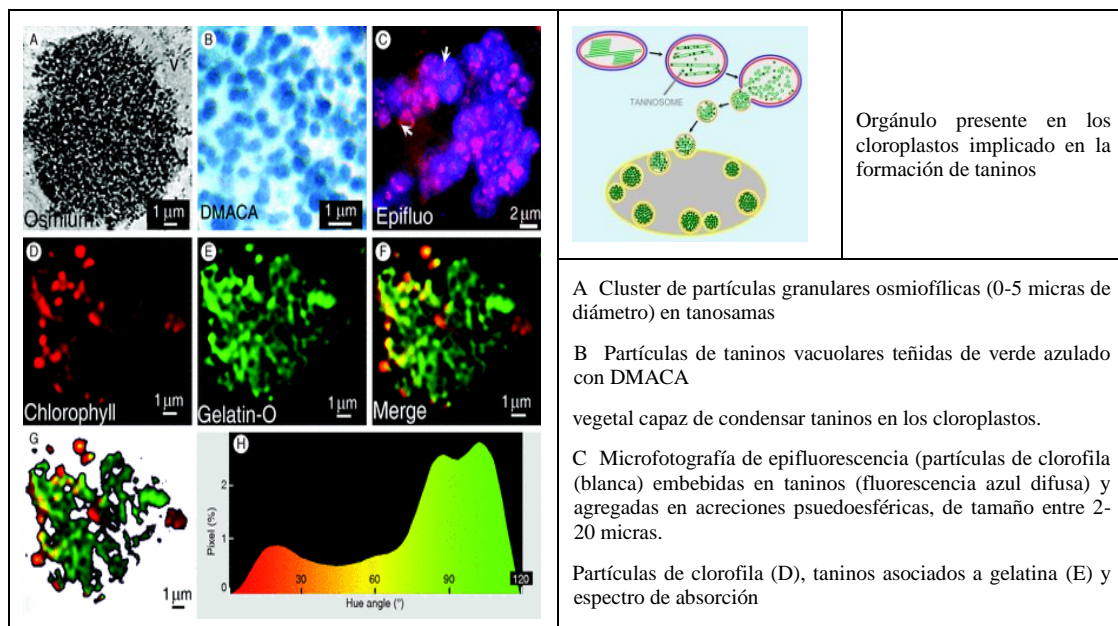


Fig. 5.27 Imágenes de un tannosoma (Jean-Marc Brillouet et al., 2014).

5.2. La trituración y descomposición de los materiales orgánicos depositados sobre el suelo

La descomposición es un proceso en cascada en el que la necromasa experimenta en el suelo una sucesión de transformaciones físicas y químicas que conducen a la mineralización de una parte del recurso y al depósito de compuestos resistentes en forma de humus, del resto (*Swift et al. 1979*).

5.2.1. Las funciones de los ingenieros del suelo (lombrices de tierra y enquistados, hormigas y termitas)

La distribución de seres vivos en un perfil del suelo con una vegetación tipo, establecen tres zonas ecológicas:

- **epigea** o de la vegetación
- **hemiedáfica**, donde la MO está íntimamente mezclada con el componente mineral (A/B)
- **uedáfica**, que comprende los horizontes más profundos del suelo.

Y como consecuencia de su tamaño, los componentes de la edafofauna se van a distribuir y actuar en ámbitos edáficos especializados que de mayor a menor tamaño, quedan organizados en: lombrices de tierra, enquistados, hormigas, termitas y nematodos. Cada uno tiene elementos de trabajo diferentes. Así, los dos primeros tienen una molleja (con piedras) donde realizan una acción física de ruptura por frotamiento. Los nichos edáficos son diferentes, y por lo que parece, excluyentes.

Las hormigas (sobre todo las cortadoras) tienen quelíceros que trituran y las obreras del interior del nicho tienen la capacidad de miniaturizar y mezclar con conjuntos enzimáticos muy potentes para degradar grandes estructuras orgánicas. Su actividad se parcela entre individuos de la misma especie, que adquieren responsabilidades distintas para con la colonia.

Las termitas, especializadas en materiales celulósicos, realizan un proceso de trituración y posterior digestión interna, ayudándose de bacterias metabólicamente multifacéticas, entre las que destacan las fijadoras de N, como en las lombrices de tierra.

La combinación hormiga/hongo la usan las primeras para degradar las macromoléculas y transformarlos su contenido en nutrientes, con los que los hongos crecen y sirven a su vez de alimentos a la colonia. Una estrategia similar, pero con distintos actores microbiológicos la desarrollan las termitas, que también desarrollan parte de su vida en el suelo, con una salvedad, la “búsqueda de celulosa”, con lo que repiten el comportamiento de las hormigas, con escalones diferentes (pues una vuelan y otras no).

Si la acción básica de la macro-edafofiota es la trituración, incrementando la superficie de ataque, la degradación la desarrollan los microorganismos asociados proporcionando como herramienta básica a las enzimas, responsables de la descomposición bioquímica de las estructuras y moléculas orgánicas, donde son abundantes, los gusanos (lombrices de tierra, enquistados, y nematodos) y las hormigas y termitas, como ingenieros del suelo son elementos clave del proceso e influyen en él a través de efectos directos e indirectos. La figura 5.28 se refiere a las lombrices, detallando la actividad de los tres grupos clasificados, con objetivos docentes

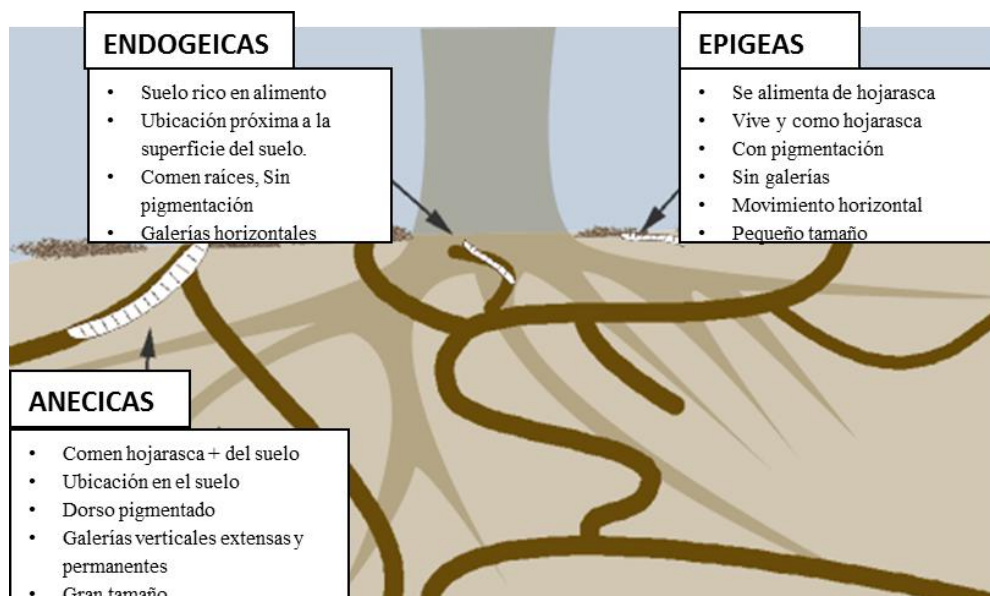


Fig. 5.28. Organización espacial de las lombrices de tierra (Great lakes Word match)

Son los principales desestructurantes de la necromasa, y sus excretas (neomasa), modifican la biomasa microbiana, y su actividad, de forma directa a través de la estimulación, digestión y dispersión de los microorganismos (bacterias y hongos) que crecen sobre estos materiales “ex novo” de MO neoformada e interactúan con otros componentes biológicos (artrópodos) del sistema del suelo, afectando en consecuencia a la estructura de las comunidades de la microflora y de la microfauna (Domínguez et al. 2003; Lores et al. 2006).

Los efectos indirectos derivan de los directos e incluyen procesos de envejecimiento y mezclado de materiales modificados por los gusanos, con otros sustratos orgánicos no modificados por ellos.

Como consecuencia de toda esta cascada de procesos, la MO del suelo conforma una matriz espacial y temporalmente heterogénea (neomasa) con características diferentes, resultantes de las distintas tasas de degradación que tienen lugar durante la descomposición (Moore et al. 2004).

Estos efectos se resumen en las Fig. 5.29 y 5.30.

La descomposición de la materia orgánica incluye dos fases diferentes en relación a la actividad de las lombrices de tierra.

- una fase activa o directa, durante la cual las lombrices procesan la MO, modificando sus propiedades físicas, su organización químico-espacial y los conjuntos microbianos que la colonizan (Lores et al. 2006).
- una fase de maduración o indirecta durante la que los microorganismos asumen el control de la descomposición del material tratado (Domínguez 2004). La duración de la fase activa no es fija, (depende de la especie y su densidad), así como de las tasas de ingestión y procesado de MO (Aira y Domínguez 2008).

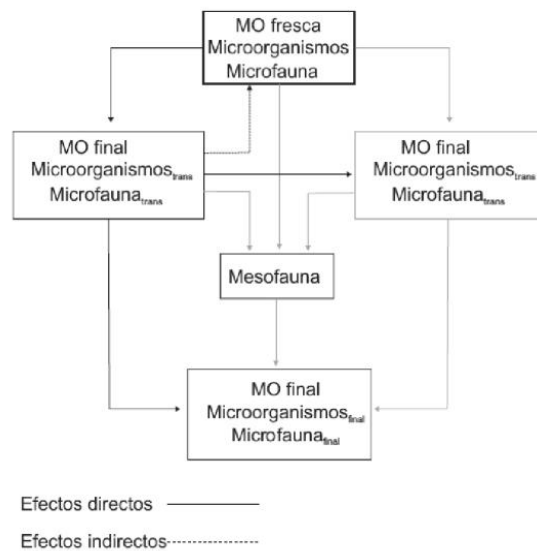


Figura 5.29

Efectos directos e indirectos de las lombrices de tierra en la descomposición de la MO. (J. Domínguez et al 2009)

Se muestran las dos rutas de interacción que funcionan durante el proceso: la ruta mediada por las lombrices (líneas negras) y la ruta microbiana (líneas grises). Ambas rutas incluyen estados intermedios de descomposición (aquí llamados transformados –trans-) que dan como resultado la materia orgánica final. Las líneas continuas representan los efectos directos y las discontinuas los efectos indirectos.

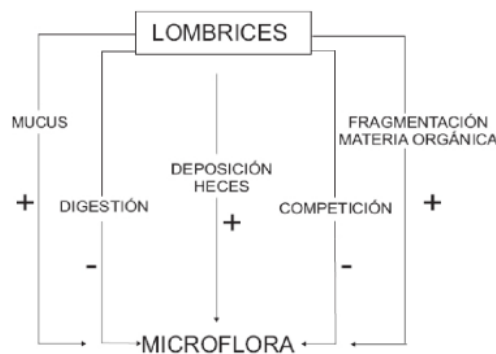


Figura 5.30.

Efectos positivos (+) y negativos (-) de las lombrices de tierra sobre los microorganismos (J. Domínguez et al.2009).

Los microorganismos son dispersados fundamentalmente a través de las deyecciones de las lombrices

Y así las lombrices de tierra:

- **Trituran, mezclan y entierran los residuos vegetales y sus deyecciones.** Plantas y restos de producciones se entierran gradualmente en el suelo, (una vez modificado gracias a los procesos asociados a su paso por el intestino animal (PAIs) y enriquecido por microorganismos y mucus intestinal), gracias a la fluidez del material coprológico (mucus intestinal) depositado en la superficie y el empuje generado por las lombrices sobre el material depositado en sus galerías.
- Estas modificaciones incluyen reducción del tamaño de partícula tras el paso por la molleja, adición de polisacáridos (mucus) y de otras sustancias que mantienen su hidratación y la modificación de sus poblaciones microbianas con endosimbiontes (capaces de degradar compuestos fenólicos) y de otros componentes de la microfauna.

Se genera una homogeneización del producto en que se han sustraído los nutrientes que precisa el animal y se han incluido catabolitos como la urea y el amonio, que no se precisan.

- **Alteran la composición de la MO y de SOM.** Existen opiniones contrapuestas respecto al efecto de las lombrices sobre el contenido en C del suelo. *Lachnicht et al.* (1997) afirman que la disminución en un 28% del contenido total de C encontradas por Desjardins et al. (2003) en parcelas inoculadas con lombrices e indican que la lombriz endógena *Pontoscolex corethrurus* afecta dramáticamente a la dinámica SOM, y la atribuyen a una rápida mineralización de la MO posterior al cultivo al ser capaces de mineralizar formas recalcitrantes de MO previa movilización desde SOM.

Las lombrices, al mejorar la mineralización mediante la fragmentación de MO y mezcla con SOM, partículas minerales y microorganismos, incrementando las superficies de contacto entre SOM y microorganismos (*Parmelee et al.*, 1998), como los artrópodos, que con su capacidad excavadora, favorecen la aireación y la intervención de aerobios bacterianos (*Domínguez*, 2004). Esta actividad es proporcional al número de lombrices de tierra activas (*Aira et al.* 2002; *Vetter et al.* 2004). Las lombrices anécicas incorporan material orgánico (cama) sobre el suelo mineral, haciendo así disponible para la red alimentaria del suelo (*Bossuyt et al.*, 2006).

Especies de lombrices endógenas, en contrastes, consumen principalmente suelo y OM humificado asociado en la capa superior del suelo mineral. Los microorganismos del suelo, (hongos y bacterias), son los principales responsables de la transformación de moléculas orgánicas, y su actividad es un factor clave en la dinámica de SOM (*Coq et al.*, 2007). El incremento de la superficie específica de los residuos vegetales por la trituración y degradación limitada, facilita el trabajo de hormigas y termitas, ácaros y colémbolos, lo que estimula la acción microbiana, que actúan sobre sus heces (mezclas de MO y partículas minerales) y libera nutrientes que también consumen facilitando la actividad e incremento de su número (hongos y bacterias), (*Coq et al.* (2007).

Aira et al. (2008) caracterizó los cambios en las poblaciones de hongos, nematodos bacterívoros comunidades y las propiedades bioquímicas de un sustrato orgánico en un corto (72 h) la exposición a cuatro densidades de la lombriz epigea *Eisenia fetida*. El ion calcio y la mineralización de N se incrementaron a la par que las lombrices de tierra.

La mineralización de nitrógeno está regulada básicamente por la disponibilidad de N orgánico disuelto y amonio, la actividad de los microorganismos y sus requisitos relativos de C y N. Las lombrices de tierra también tienen un gran impacto en las transformaciones del N a través de modificaciones de las condiciones ambientales y de sus interacciones con los microorganismos; así su actividad en los restos orgánicos produce condiciones que favorecen la nitrificación, que resulta en la conversión rápida del nitrógeno amoniacal en nitratos, aumentando la mineralización de nitrógeno (*Atiyeh et al.* 2000; *Domínguez* 2004; *Lazcano et al.* 2008; *Aira et al.* 2008; *Aira y Domínguez* 2009).

- **Mezclan y agregan el suelo.** Cuando la MO pasa a través de su boca, se fragmenta, gracias a las partículas minerales que acumula en la molleja (ubicada en el ámbito bucal) y en las distintas partes tracto gastro-intestinal, se inocula con microorganismos digestivos (enzimas exocelulares y catabolitos, y bacterias fijadoras de N₂), se hidrata y sobre todo, se recubre de mucus (mucopolisacáridos intestinales). Las partículas de MO y minerales, son excretadas como deyecciones, formando mezclas, junto con sus mudas, y conformando agregados específicos que quedan en el suelo.

Una gran proporción de suelo se transforma en agregados órgano-minerales en el intestino de las lombrices de tierra, afectando a los 15 cm primeros de suelo en diez o veinte años, aunque en ecosistemas no forestales esta labor la realizan los enquistados. Si esta labor no se continúa por la acción de hormigas, termitas, ácaros y colémbolos su

estabilidad no supera un año, hecho que puede ocurrir en el borde de los bosques.

- **Transfieren suelo de un horizonte a otro.** Ya, Charles Darwin calculó que las lombrices anécicas pueden mover grandes cantidades de suelo hacia los niveles por debajo del horizonte A y también, interiorizando la MO. Esta redistribución de MO depende de los grupos ecológicos de lombrices. Lombrices endogeas siguen moviéndose en el interior del suelo que se alimentan de MO del suelo (MOS), mientras que los anécicas alimentan de restos de plantas y residuos orgánicos en la superficie del suelo y tienden a permanecer en la misma madriguera (*Lavelle et al., 1997*). Especies epigeas, que consumen grandes cantidades de MO cruda tienen una amplia gama de capacidades enzimáticas, probablemente originarios principalmente de la microflora ingerida (*Curry et al., 2007*). Como discutió *Lavelle (1997)*, la estructura biogénica del suelo (mezcla de yeso, madrigueras, OM, etc.) creados por las lombrices que se denomina comúnmente la "drilosfera" (*Brown et al., 2000*). Esta bioturbación que genera posteriormente la lombriz de tierra se reflejará en perfiles de suelo Vg.: perfil perturbación del suelo, modificación de estructura del suelo, y la redistribución vertical y horizontal del suelo y la MO (*Zhang et al., 1995*) y las capacidades enzimáticas.
- **Estimulan la actividad microbiana. Al ingerirse suelo, en gran cantidad, sufre transformaciones intensas cuando** pasa a través del tracto digestivo, modificando su comunidad microbiana. La MO se digiere y tanto el pH y como la actividad microbiana de los contenidos intestinales aumentan (*Edwards et al, 1996; Lukkari et al, 2006*). Además, la producción de moco a las excreciones y el agua intestinal asociado también mejoran la actividad microbiana (*Barois, 1986*). Y cuanto mayor sea la mineralización, en las heces aparece una mayor concentración de compuestos lábiles (carbono soluble, lignina, etc.), que da paso a una mayor actividad microbiana, que también puede revertir ventajosamente en la nutrición de los gusanos (*Moody et al., 1995; Edwards, 2004*).

Existen claras evidencias de que las lombrices de tierra aceleran la tasa de descomposición de la materia orgánica (*Atiyeh et al. 2000; Domínguez et al. 2003; Domínguez 2004; Aira y Domínguez 2008, 2009; Aira et al. 2006a, 2007a, 2007b, 2008*). Aunque las lombrices pueden asimilar carbono de las fracciones más lábiles de los restos orgánicos, su contribución a la respiración heterotrófica total es muy pequeña debido a su baja capacidad de asimilación.

Las lombrices aceleran la mineralización del N sito en la MO, pero su efecto depende de la especie y su interacción con las características del suelo, la ubicación de la MO y la biota del suelo (*Butenschoen et al., 2009*). También aportan bacterias fijadoras de N instaladas en su intestino. El aumento de la actividad microbiana facilita el ciclo de los nutrientes de la MO y su conversión en formas biodisponibles por las plantas y otros componentes de la meso y microbiota.

- **Modifican la composición del suelo en bacterias y hongos, redirigiendo la humificación.** Especies de lombrices epigeas, pueden reducir intensamente la biomasa microbiana (*Flegel et al, 2000; Tiunov et al, 2000; McLean et al., 2006; Zhang et al. (2000)*) afectando intensamente a los procesos de descomposición (*Sampedro et al., 2008*) y modificar la composición bacteriana y fúngica de los suelos forestales (*McLean et al., 2000*). Generalmente, los efectos de las lombrices de tierra sobre la biomasa y actividad microbiana dependen de las condiciones del suelo (pH, humedad y temperatura) (*Shaw et al, 1986; Wolters et al, 1992, Lemtiri, et al., 2014*). Una vez finalizados los procesos asociados al intestino (PAIs) las deyecciones de las lombrices, es decir los materiales excretados por las mismas sufrirán los procesos asociados a las deyecciones (PADs), más relacionados con procesos de envejecimiento, con la acción de la microflora y la microfauna presente en el sustrato y con la modificación física de los materiales excretados; estos procesos pueden variar en duración de semanas a meses (*Aira et al.*

2005). Durante estos procesos los efectos de las lombrices son indirectos y derivados de los procesos asociados al intestino (PAIs).

- **Incrementan la infiltración.** Las lombrices, al moverse a través del suelo generando galerías, mejorando la porosidad. Estas persisten durante mucho tiempo después de morir el verme, convirtiéndose en importantes conductos de drenaje del suelo, cuando las lluvias son intensas. Consecuentemente, las madrigueras minimizan la erosión del agua por escorrentía superficial. Las galerías epigéicas y endogéicas (horizontales) generadas en la parte superior del suelo aumentan también la porosidad total y drenaje. Los microporos, los generan los tricoblastos, hormigas y termitas una vez trabajados los agregados que dejan las lombrices. Sin esta última actividad los suelos, si son arcillosos, se resecan y encostran.
- **Mejoran la capacidad de retención de agua.** La MO vegetal fragmentada (mayor superficie) y predigerida (más cantidad y componentes más hidratables) que conlleva la producción de pelet fecal, y ricas en partículas minerales y muco-polisacáridos intestinales ocupan las galerías generadas por la biota. La aposición de estos nuevos agregados que da lugar a los poros inter-agracionales y la actividad de los “compañeros de trabajo de las lombrices” los bioporos” y a su través, pasa el agua que penetre por percolación, ralentizando su tráfico y disminuyendo su caudal, en la medida en que los pelets se hidratan. Como consecuencia, la capacidad de retención de agua del suelo aumenta significativamente.
- **Proporcionan canales para el crecimiento de la raíz.** En los canales de las galerías profundas, hechas por las lombrices de tierra y llenas de nutrientes fácilmente disponibles, las raíces penetran profundamente y con más facilidad en el suelo. Ácaros y colémbolos generarán los bioporos que colonizan las raíces finas (tricoblastos).
- **Impulsan el flujo de CO₂** gracias a la comunidad microbiana y sobre todo de la microfauna que interactúa con sus deyecciones, las lombrices de tierra de forma espectacular. Estas mismas interacciones, asociadas al hecho de que en su interino habitan bacterias fijadoras de N, que aparecen en sus excreciones, también conduce a una mayor disponibilidad de N. *Das et al. (1977; 1979)* informaron de niveles más altos de N en las heces de *Lampato maurita* que en el suelo circundante. En el intestino de las lombrices de tierra, es posible que el mucus secretado por el epitelio intestinal proporcione una fuente de energía para los conjuntos bacterianos ya presentes en él y se estimule la fijación biológica de N en el suelo (*Lee, 1985*)
- **Impulsan el crecimiento de la planta** mediante el incremento de la disponibilidad de N (*Li et al., 2002; Ortiz-Ceballos et al., 2007*). *Cortés et al. (2000)* indicaron que la presencia de las lombrices de tierra, sea cual sea la categoría ecológica, aumenta la cantidad de N inorgánico en el suelo. E. Eugenia, genera un aumento del N total al liberar catabolitos nitrogenados a través de excrementos de las lombrices como la orina y mucoproteínas en (*Padmavathiamma et al., 2008*). Este hecho desarrollado en quitréidos aporta hasta el 80% del N que precisan los ecosistemas forestales.
- **Incrementan** el control de la presión de captura de los nematodos sobre los ácaros y hongos y bacterias presentes en cada suelo, y de las lombrices, que también se alimentan de ellas.

Se modifica tanto la configuraciones de las asociaciones biofilmicas de forma radical por acción de protozoos, nematodos, ácaros y colémbolos (captura específica de ciertas especies presentes en el suelo y liberación de otras propias de su contenido intestinal), lo que altera la composición de la biomasa, necromasa y copromasa, así como su velocidad y orientación de los procesos degradativos de la misma.

En definitiva y como dice *Lavelle (1997)*, las actividades desarrolladas por las lombrices de tierra afectan la producción de la biomasa vegetal tanto del área visible, como del área radical (no visible). La participación de ambos grupos en todo lo antedicho permite su uso como indicadores la fertilidad y la calidad del suelo. La morfología y el funcionamiento actual de cada suelo es el resultado de las interacciones pasadas y presentes entre procesos bióticos y abióticos. La abundancia y biomasa de poblaciones de gusanos de tierra y enquistados, parecen ser factores principales en la formación de la estructura agregacional de los suelos (*Didden, 1990; Edwards y Bohlen, 1996; Edwards, 1998; Lavelle et al., 1997; Makeschin, 1997*).

5.2.1.1. La función de los gusanos blancos: enquistados

Las diferentes especies de enquistados también presentan preferencias específicas respecto a la ubicación de su hábitat, por lo que se pueden dividir en **euedáficas** (especies que viven en el suelo) (*Achaeta sp. y Cernosvitoviella sp.*), que en general, se encuentran en las zonas más profunda del suelo en comparación con especies **epiedáficas** como *Mesenchytraeus glandulosus* y *Cognettia sphagnetorum*, que viven en la capa superior del suelo, aunque ocasionalmente, pueden encontrarse sobre el suelo (*Abrahamsen, 1972; Dozsa-Farkas, 1992*).

Los enquistados están involucrados directa e indirectamente en los procesos de descomposición y la mineralización de nutrientes (*Williams y Griffiths, 1989*). Directamente, mediante la ingestión y trituración previa de grandes cantidades de MO depositada sobre el epipedón (*Standen, 1978; Abrahamsen, 1990; Setälä y Huhta, 1991; Laakso y Setälä, 1999; Cole et al., 2000*), e indirectamente, mediante la formación de la estructura del suelo y por su capacidad de fagocitar microorganismos, lo que afecta a la actividad y el funcionamiento del comunidad microbiana (*van Vliet et al, 1993; Cole et al., 2000; Bardgett, 2005*).

Los enquistados se alimentan de distintos materiales, pero por lo general se dice que el 80% son microbivoros y el 20% saprovoros (*Didden, 1993*). Aunque ingieren restos vegetales mezclados con suelo, tienen una especial predilección por los hongos y bacterias. La acción mecánica/intestinal sobre grandes cantidades de restos vegetal, animal y mineral permite compensar su predación, estimulando el crecimiento de la flora microbiana. En todo caso, su participación en el proceso de descomposición, tanto directamente, para su propio consumo, su metabolismo y sus excretas, ricas en nutrientes, y especialmente de forma indirecta al estimular la actividad microbiana a través de pastoreo (*Didden 1993; Laakso y Setälä 1999; Cole et al. 2000*) favoreciendo la humificación en los suelos ácidos, y generando un humus parecido al de las lombrices, en menor escala, pero básico en suelos agrícolas, y en cuyo proceso los complejos húmico-arcillosos conforman agregados estables al agua.

El análisis de las deyecciones, da una idea de con qué se alimenta. En ocasiones pueden ser carnívoros y comerse a otros miembros de la fauna de menor tamaño (caso de los nematodos), y de entre ellos, prefieren a los parásitos de las plantas, posiblemente en sus primeros estadios en que están en el suelo y poseen un desarrollo incompleto, un tamaño menor y una gran riqueza nutricional.

Los que viven en el horizonte A, con predominio de humus, presentan una marcada tendencia a concentrar en sus excrementos los componentes fúngicos.

Como norma general el contenido de sílice aumenta en los excrementos como consecuencia de su nulo aprovechamiento, siendo un dato de su apetencia por gramíneas (que contienen éste elemento en la cutícula externa del tallo). Solo en un caso se observa una disminución, lo que es signo de una mayor selectividad en su ingesta, como ya se observaba en el caso de las habitantes del mantillo.

En cambio, las especies que habitan en las zonas más profundas del suelo, en la cima de los horizontes B, presentan unas excretas más ricas en Si como consecuencia de la mayor presencia mineral, una fuerte disminución de los restos vegetales, y un contenido fúngico es muy similar al del sustrato, los que es índice a partir de determinada profundidad “comen lo que pueden y

encuentran”.

La influencia de los enquitreidos son especialmente importantes en los ecosistemas ácidos y pobres en nutrientes, (como brezales de clima templado y bosques boreales), donde son el grupo faunístico dominante de la fauna del suelo en términos de biomasa (Cragg, 1961; Abrahamsen, 1972; Lundkvist, 1983; Setälä y Huhta, 1991; Swift et al., 1998). La especie dominante de enquitreido en este tipo de ecosistemas es *C. sphagnetorum* (Cragg, 1961; Lundkvist, 1982; y Laakso y Setälä, 1999) y está reconocido como una especie clave en estos ecosistemas (Laakso y Setälä, 1999; Setälä, 2002) porque probablemente se adaptó a un clima templado oceánico.

Es también predecible en entornos como suelos húmedos de páramos y bosques de coníferas (Lundkvist, 1982). *C. sphagnetorum*, que se encuentra en los bosques de pino silvestre se alimenta de todos los recursos alimenticios disponibles indiscriminadamente (Ponge, 1991), pero su preferencia alimentaria parece depender de lo que le ofrece el lugar en que se encuentra (Briones y Ineson, 2002).

5.2.2. El transporte de la MO en el suelo (Bioturbación)

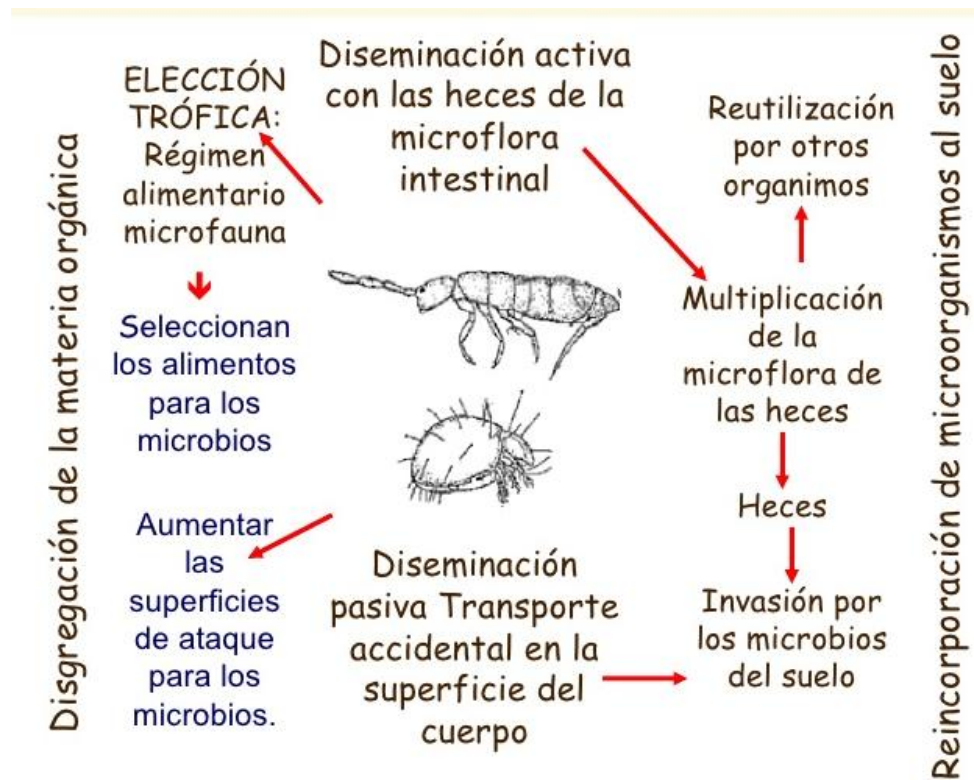


Fig. 5.31 Funciones de los enquitreidos y sus asociados

Jongerius, en su estudio sobre los compuestos del humus de tres perfiles diferentes, definió la actividad de los *Criptostigmados* en términos cuantitativos al mismo tiempo que determinó que son ellos los que tienen un papel preeminente en el transporte vertical de la MO, siendo éste más importante en un suelo con humus de tipo mor que cuando éste es de tipo mull; también observó que un apreciable volumen de excrementos de las formas más pequeñas se encontraba en la rizosfera a una profundidad de 7 a 12 cm y, por el contrario, los excrementos de las formas mayores estaban localizados en zonas más superficiales. Los *Criptostigmados* parecen ser importantes para la mezcla en profundidad de la MO; además, estos parecen intervenir activamente en la diseminación de las esporas de los hongos, pudiendo transportarlas bien en su

intestino o fijadas a la superficie del cuerpo.

También las especies xilófagas pueden ser importantes, pues parece ser que establecen relaciones simbióticas con microorganismos participando activamente en los procesos de descomposición.

5.2.3. La transferencia de masa en el suelo

5.2.3.1. Los protozoos: La capacidad de predación y sus consecuencias

No solo gusanos y enquistados, en el lado de los más pequeños, también los protozoos (animales unicelulares) que se alimentan principalmente de bacterias, pero también comen otros protozoos, MO soluble, y a veces hongos. Ellos son varias veces más grande que las bacterias - que van desde 5 a 500 micras de diámetro. Los protozoos necesitan de las bacterias para comer y agua en el que moverse, por lo que la humedad juega un papel muy importante en la determinación de los tipos de protozoos que estarán presentes y activos. Al igual que las bacterias, los protozoos son particularmente activos en la rizosfera, junto a las raíces.

Los protozoos (y nematodos) tienen una menor necesidad de N que el que contienen las bacterias que consumen vía predación (la relación de C:N de los protozoos es de 10:1 o más y desde 4:1 a 10:1 para las bacterias). Así pues, las bacterias capturadas por los protozoos contienen un exceso nutricional de N para compensar la necesidad de carbono adquirida, exceso que es excretado como amonio (NH_4^+).

Por lo tanto protozoos (junto con nematodos) son importantes en el aumento del N disponible por el sistema suelo, tanto para vegetales (lugar en que este proceso ocurre de forma intensa), como para otros miembros de la red trófica (Fig. 5.32).

Su alimento le obtienen de una de estas tres maneras: absorción, ingestión y envolvente.

Una vez incluidos en la vacuola (digestiva) rica en capacidades enzimáticas, los alimentos se digieren por estas, donde descomponen la MO y el protista capta los nutrientes que precisa. El proceso se puede desarrollar en aerobiosis o anaerobiosis. La acumulación del residuo no consumido (ahora vacuola fecal) se vierte al medio exterior, ya sea el suelo, el agua o el intestino de algún animal, cuyo seno coloniza.

Al proceso se le llama exocitosis. Obtienen su alimento a través de alguna forma de ingestión, seguida por una digestión intracelular. Ejercen desde heterótrofos, hasta mixótrofos (parcialmente autótrofos), pasando por fagótrofos, depredadores o detritívoros.

Sus hábitos alimentarios son también muy variados. A veces son algívoros (algas unicelulares o filamentosas) bacterívoros (controlan sus poblaciones) o fungívoros (hongos microscópicos). Algunos pocos son capaces de alternar entre la nutrición heterótrofa y autótrofa, dependiendo de los recursos disponibles, incluso de sus anfitriones.

Un lugar habitual es la rizosfera (muy rico en bacterias, alimento preferido de los protozoos) y su ritmo veloz de mineralización de nutrientes favorece al vegetal. Juegan un papel importante en muchas comunidades donde ocupan un rango de niveles tróficos. Normalmente, cuando las poblaciones bacterianas aumentan su población (después de las lluvias o riegos por inundación) los protozoarios también lo hacen (Fig. 5.33).



Se alimentan intensivamente de bacterias. Observe el tamaño de las bacterias, una mota respecto del protozoo ovalado y la gran partícula de arena angular. (Elaine R. Ingham)

Fig. 5.32 Los protozoos juegan un papel importante en el ciclo de nutrientes.

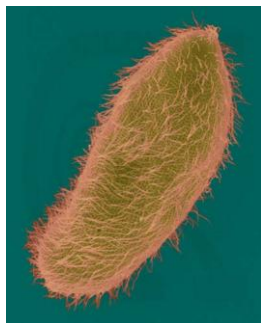


Soil Microbiology and Biochemistry Slide Set. 1976. J.P. Martin, et al., eds. SSSA, Madison, WI.

Fig. 5.33 Bacteria ingerida por una ameba.

Algunos protozoos reciben nutrientes procedentes tanto de la MO degradada como de la fotosíntesis, pues contienen clorofila. Estos protistas se consideran tanto algas como protozoos.

Otros desempeñan una regulación de las poblaciones de bacterias (Fig. 5.34 y 5.35). Cuando pastan a las bacterias, los protozoos estimulan el crecimiento de la población bacteriana. Exactamente, el por qué ocurre, no se sabe con certeza, pero el pastoreo puede mirarse como la poda de un árbol (y, a su vez, las tasas de descomposición y la agregación del suelo).



Son los más grandes y menos numerosos de los protozoos. Consumen hasta diez mil bacterias/día, liberando N disponible. Los ciliados utilizan la manta de cilios lo largo de su cuerpo como remos para desplazarse rápidamente a través de la solución del suelo. (Elaine R. Ingham)

Fig. 5.34 *Paramecium multimicronucleatum*
Protozoo ciliado



Los utilizan para empujar o tirar en su movimiento en la solución del suelo. Se puede ver que un flagelo que se extiende desde el protozoo de la izquierda. Las pequeñas motas son bacterias. (Elaine R. Ingham)

Fig. 5.35 Los flagelados tienen uno o dos flagelos

Los protozoos son también una fuente importante de alimento para otros organismos del suelo pues ayudan a suprimir la enfermedad al competir con o alimentarse de los patógenos. Protozoos y nematodos compiten por su fuente de alimento común: las bacterias. Algunos suelos tienen un alto número de nematodos o protozoos, pero no ambos. La importancia de esta diferencia a las plantas no se conoce. Ambos grupos consumen bacterias y liberan NH_4^+ .

5.2.3.2. Ácaros y colémbolos del suelo como recicladores de nutrientes

Dado que en condiciones normales, los ácaros son los microartrópodos más abundantes en el suelo, contribuyendo a la descomposición de la materia vegetal. Destacan los oribátidos, sobre los Mesostigmata y Prostigmata. Los ácaros son principalmente hemiedáficos, donde abunda la MO triturada y digerida, y a veces ya asociada a partículas minerales, aunque su distribución no

sea estática, y pueden extenderse a otras zonas. Se conoce su movimiento vertical no solo por existir variaciones de la humedad y saltos de temperatura dentro del perfil, sino también por los frecuentes pasos que efectúan los depredadores activos, *Prostigmados* y *Mesostigmados*, respecto a las formas sedentarias, *Criptostigmados*. En general estas últimas, numéricamente más abundantes en la mayor parte de los suelos, prefieren hábitats de bosques con humus de tipo mor donde se encuentre abundante hojarasca, y está el 75 %, de la fauna total de los ácaros. También se encuentran en los suelos con humus de tipo mull y cultivados, aunque más diseminados. Son responsables de la formación de los bioporos (Arroyo, 2003).

En el suelo, los ácaros macrofitófagos, son los descomponedores primarios. Se alimentan de necromasa vegetal, Debido a su elevado número y a su voracidad (pueden consumir hasta el 20% de su peso al día) y su papel es fundamental en el reciclado de sus componentes, al facilitar la actuación de las bacterias y hongos, tanto por trituración de la MO como por su modificación química, por lo que indirectamente son reguladores de los procesos tróficos del suelo. Por su parte, los microfitófagos actúan como “catalizadores” al estimular la actividad microbiana sobre las hifas fúngicas de las que se alimentan y dispersando esporas. También tienen un papel importante en la degradación del estiércol. Ambos grupos contribuyen directamente a la estructuración del suelo con la producción de “pellets” fecales.

Su vagar buscando zonas húmedas o cálidas, facilita el transporte favoreciendo la dispersión de la MO en el suelo. Sus trayectorias pueden seguirse por la presencia de sus deyecciones, de forma esférica (Figs. 5.36 y 5.37).

En cuanto a los efectos que los ácaros producen en el microambiente, por estudios efectuados sobre los *Criptostigmados*, que son los que más directamente utilizan las sustancias orgánicas, se ha deducido que su contribución a la fragmentación primaria y luego química de la hojarasca, que parece ser relativa si se compara a la acción indirecta que desarrollan sobre otras formas de vida del suelo.

En efecto, su participación en los procesos de degradación viene determinada al favorecer el crecimiento y la distribución de bacterias y hongos, y transportando los productos de descomposición desde los horizontes más superficiales a los más profundos y a las zonas en que se encuentran las raíces; y ello se establece al identificar sus excretas.



Fig. 5.36 En el espacio poral del suelo
www.eweb.unex.es/eweb/edafo/ECA/ImL628.JPG

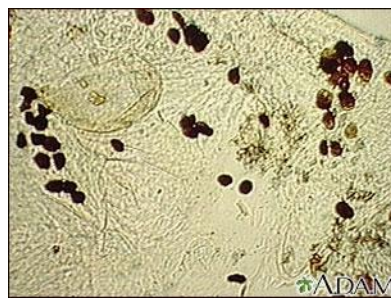


Fig. 5.37 En raspados de piel “arador de la sarna”
<http://smmhc.adam.com/graphics/images/es/1365.jpg>

5.2.3.3. La función de los nematodos como bioindicadores reconocidos.

Los grupos funcionales de nematodos del suelo se han caracterizado por el hábito de la alimentación (grupo trófico) y por las características del ciclo de vida expresada a lo largo de una escala colonizador-almacenador (cp) (Bongers y Bongers, 1998).

Los Gremios son indicadores de la ubicación en la red trófica (Web) de los restos de alimentos (basal, estructurado, enriquecido). Se designan y ponderan los gremios a lo largo de la estructura y las trayectorias de enriquecimiento que proporcionan, para la determinación del

índice de enriquecimiento (IE) y la estructura del índice (SI) de la cadena alimenticia.

El valor bioindicador de los nematodos tiene su origen en la evolución del índice de madurez (IM) propuesto por Bongers (1990).

A cada familia se le asigna un valor como colonizador-persistente (c-p) basado en rasgos de su historia vital. Los valores c-p menores se caracterizan generalmente por su capacidad de colonización secundaria, tiempos cortos entre generaciones, grandes fluctuaciones de las poblaciones, capacidad de supervivencia en escenarios con condiciones desfavorables, gónadas grandes, y producción de muchos huevos.

En todo caso la escala de colonizador-almacenador (cp) ubica a los taxones de nematodos del suelo y de agua dulce en una escala lineal del 1 al 5 (tabla 5.10) en función de sus características r y K, según se describe en el cuadro siguiente (Bongers, 1990).

Tabla 5.10. Clasificación de nematodos

Valor c-p	Base de clasificación
cp-1:	Tiempo de generación corto, huevos pequeños, fecundidad alta, principalmente bacterívoros, se alimentan continuamente en medios enriquecidos, actúan limitando drásticamente el n° de bacterias.
cp-2:	Tiempo más largo de generación y menor fecundidad que el grupo de CP-1, muy tolerantes a las condiciones adversas y puede llegar a ser criptobióticos. Deliberadamente acumulan alimentos en épocas de abundancia y pueden seguir así alimentando de sus reservas a medida que disminuyen los recursos. Principalmente, bacterívoros y fungívoros.
cp-3:	Mayor tiempo de generación, mayor sensibilidad a las condiciones adversas. Fungívoros, bacterívoros y carnívoros.
cp-4:	Tiempo más largo generación, menor fecundidad, mayor sensibilidad a las perturbaciones. Además de los roles tróficos, omnívoro menor de especies
cp-5:	Mayor tiempo de generación, los mayores tamaños corporales más bajo de fecundidad, mayor sensibilidad a las perturbaciones. Predominan los carnívoros y omnívoros

Los indicadores de la estructura y función de las webs alimentarias del suelo son herramientas útiles para el seguimiento y la comprensión de los efectos de las prácticas de gestión de la calidad o la salud suelo y en la recuperación de daños que se generan en los agroecosistemas (Rapport et al., 1997).

La adición de enmiendas orgánicas de diferente calidad alteran la composición de la comunidad de nematodos (Ferris y Matute, 2003). Los nematodos bacteriófagos (con alimentación bacteriana) se estimulan con aportes de material orgánico de alta calidad, mientras que los fungívoros se han mejorado con la adición de sustratos de calidad inferior (paja de trigo). Forje et al. (2005) mostraron que con la aplicación de estiércol, la abundancia de nematodos bacteriófagos y fungívoros se eleva a niveles equivalentes a la de aquellos suelos con 6 años de aplicación continua de estiércol.

Muchos autores han demostrado el impulso del potencial de mineralización del N y del reciclado de biomasa microbiana con el aumento de la acción de los nematodos predadores de bacterias y de hongos como fuente de alimentación (Griffiths, 1994; Ingham, 1985) existiendo una correlación positiva entre las concentraciones de P de hojas de manzano y la abundancia de nematodos oportunistas (Forge et al. 2005).

La posibilidad de aplicación del conocimiento del suelo a prácticas de producción bajo formas sostenibles depende de la capacidad de los organismos del suelo para generar procesos que

determinen el crecimiento del cultivo y la mantengan calidad del suelo (por ejemplo, disponibilidad de agua y nutrientes, supresión de patógenos y plagas, la mejora de la estructura del suelo, etc.).

En suelos cultivados los nematodos omnívoros y predadores no son abundantes, y se clasifican generalmente en el extremo superior de los colonizadores-persistentes (cp) y continuos dentro de los grupos de nematodos funcionales. Estos nematodos son más sensibles a las concentraciones de metales pesados que los de otros grupos c-p, y las razones que conducen, a un descenso del nº de nematodos con alto c-p y limitada sensibilidad a los productos agroquímicos son limitadas y poco conocidas.

Una guía para establecer criterios a futuro del uso de los suelos nos lo proporciona este esquema (Fig. 5.38) (Bongers y Bongers, 1998).

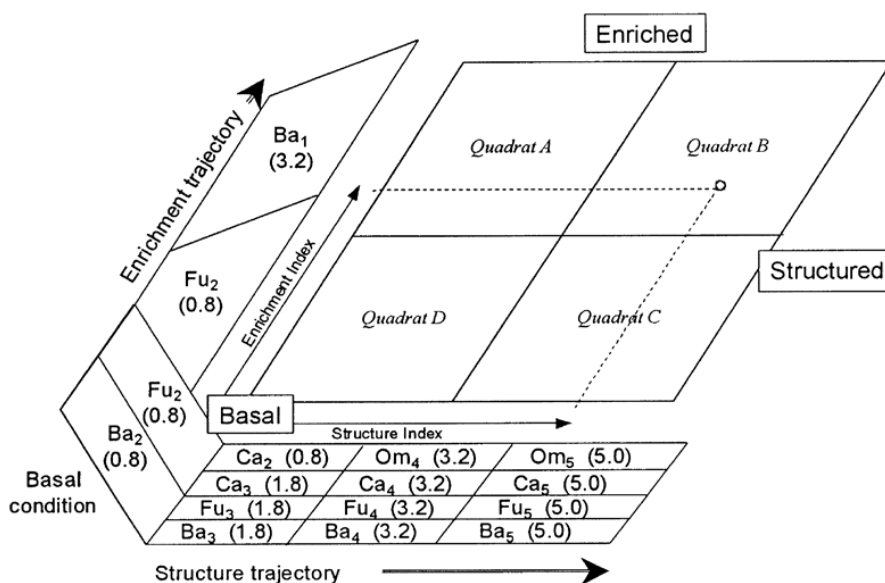


Fig. 5.38.- Grupos funcionales de nematodos del suelo caracterizados por el hábito de la alimentación (grupo trófico) y por las características del ciclo de vida expresada a lo largo de una escala colonizador-almacenador (cp) (Bongers y Bongers, 1998).

En él se nos orienta de la evolución de los suelos en dos direcciones:

- Enriquecimiento trófico del suelo, que permite incrementar las capacidades tróficas del mismo, orientadas hacia la producción vegetal y
- Reorganización espacial del suelo, conducente a la formación de estructuras agregacionales a partir de las texturales, que mejorarán sus condiciones físicas, químicas y biológicas y su estabilidad ante la erosión y con ellas a una mejora de la calidad y salud de los suelos.

De una visualización del esquema (Fig. 5.38) se infiere la ubicación de los distintos grupos biológicos y el **daño que la presión osmótica** (derivada de la aplicación de fertilizantes inorgánicos) ejerce sobre poblaciones incapaces de soportarla, al poder ubicar su intervención en la evolución nutricional edáfica y/o en su capacidad como estructurante agregacional (Tenuta y Ferris, 2004).

Los nematodos de vida libre (con un c-p entre 4 y 5) aceleran la descomposición de la materia orgánica (MO) del suelo (Abrams y Mitchell, 1980). Por ello, el nº de nematodos microbivoros de vida libre aumenta rápidamente tras una adición de fertilizantes orgánicos e inorgánicos (Marshall, 1977), y se acompaña de un descenso en el nº de nematodos fitoparásitos (Heald y

Burton, 1968; Tomerlin y Smart, 1969; Tello y Bello, 1994).

Los organismos que se asocian con las raíces de las plantas presentan previamente una fase de reconocimiento, atraídas por los rizodepósitos de las mismas. Incluso, la eclosión de algunos géneros de nematodos está afectada por la composición de estos exudados (Taylor y Sasser, 1983). Sin embargo los rizodepósitos de plantas hospedantes no tenían efecto sobre la eclosión de larvas de *Meloidogyne chitwoodi* (Inserra et al., 1985) siendo la temperatura del suelo el factor determinante de la eclosión y del establecimiento del nematodo.

El reconocimiento, establecimiento y eficiencia de una asociación micorrízica (hongo-raíz) dependen de factores como:

- a) tipo de hongo (y su tasa de crecimiento interior y exterior en la raíz),
- b) planta hospedante (como genotipo, rizodepósitos, geometría radical, presencia de pelos radicales y de raíces laterales) y asociación (Nehemiah, 1977).
- c) Factores bio-físico-químicos del suelo (pH, humedad, textura, espacio poral, fertilidad, tipo de microorganismos) (Graham et al., 1981; Estañol, 1987; Tester et al., 1987; Smith y Giaginazzi, 1988; Varela y Estrada, 1991).

Otro factor se centra en la detección de acumulaciones localizadas de polisacáridos insolubles en la pared celular y un incremento en la producción de ligninas en el xilema de plantas en

Algunos autores señalan que la presencia eficaz de un hongo micorrizantes reduce la invasión y reproducción de nematodos (Hussey y Roncadori, 1982; Roncadori y Hussey, 1982). Las asociaciones micorrízicas generan cambios fisiológicos en la planta que modifican el reconocimiento y establecimiento de los microorganismos que colonizan la rizosfera (Posta et al., 1995) y producir incrementos en la respiración de raíces micorrizadas (Kaspari, 1973).

Por su parte, Fries et al. (1996), al combinar *Glomus intraradices* con maíz, detectaron cambios fisiológicos importantes al inicio de la asociación. Durante el establecimiento de la misma se lleva a cabo la degradación sucesiva de arbusculos, lo que implica una actividad quitinolítica elevada, y conlleva en sí misma, la presencia de enzimas capaces de inhibir el establecimiento de otros organismos.

En el suelo, al morir la planta, aparecen glicoproteínas, capaces de englobar partículas arcillosas y de polimerizarse en el entorno de los tricoblastos, participando de esta forma en la transformación de las estructuras texturales en agregacionales, reordenación de las arcillas y modificación del espacio poral y la capacidad de retención de agua y nutrientes.

Los microorganismos del suelo son los responsables primarios de la descomposición de los componentes orgánicos de la red alimentaria y su actividad se desarrolla en el segundo nivel trófico (el primero son las plantas, las microalgas y las bacterias fotosintetizadoras).

Sus poblaciones afectan y son afectados por los nematodos pues estos últimos atacan a bacterias, hongos y raíces vegetales, entre otros. Cuando el n° de poblaciones de nematodos es bajo, la alimentación de los nematodos puede estimular el crecimiento microbiano o de la planta a través de la liberación de residuos ricos en nutrientes.

Según Yeates, (1999), los nematodos son heterótrofos, que en última instancia dependen de autótrofos, como las plantas superiores, por los recursos que les proporcionan (aportes de exudados de raíces y hojarasca).

Por ello, De Deyn et al. (2004) acabaron afirmando que la diversidad de especies de plantas y la composición vegetal probablemente afectan a la composición de los nematodos del suelo fundamentalmente a través de la complementariedad en la calidad de los recursos que aportan las especies vegetales presentes tanto o más que en un incremento en la cantidad total de recursos aportados.

La depredación nematológica de poblaciones bacterianas y fúngicas puede controlar el equilibrio de su número en el suelo.

De esta forma, la estructura de la comunidad de nematodos (nº, tipo y diversidad de nematodos) juega un papel importante en las vías de la mineralización y la inmovilización de los materiales orgánicos del suelo (Neher, 2001) y ha sido propuesto como un indicador útil de la calidad del sustrato y liberación de nutrientes (Griffiths, 1994; Ingham, 1985).

5.3. El humus como producto del trabajo combinado de la edafo-biodiversidad y del impacto de los factores ambientales

5.3.1. El humus: MO biológicamente transformada (Neomasa):

Cuando una persona se enfrenta por primera vez ante este concepto, o se habla con personas poco expertas en suelos, la conversación nos conduce a emplear un vocablo bastante común: el “humus” como sinónimo de materia orgánica (MO). Y esto ¿qué es o qué significa? en palabras de expertos. Veamos:

El Humus según Brêthes *et al.*, (1995) es la parte del suelo que está influenciada por la MO.

Las formas de humus consisten en MO parcialmente descompuesta, ubicada generalmente en lugares en, o próximos, a la superficie del suelo. Se corresponden a la fracción de la capa superior del suelo fuertemente influenciada por MO y compuesta de una secuencia de horizontes orgánicos y otro subyacente de órgano-minerales (Brêthes *et al.*, 1995; Green *et al.*, 1993).

Tras la palabra humus se reconoce la sede de la mayor parte de los procesos físico-químico-biológicos que son **esenciales** para el desarrollo del suelo y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. Este concepto se aplica a todo tipo de suelo donde a la parte superior se la reconoce como tierra vegetal, cuando no ha sido perturbado permanentemente por la actividad humana (es decir, todos los suelos no labrados).

Müller (1879, 1884, 1887, 1889), presentó las bases de una evaluación multifacética de las formas de humus, que abarca la edafología, la silvicultura, la biología, la geología y el clima. Kubierna (1953), medio siglo después, desarrolló esta forma de trabajo, al aplicarla a su clasificación de los suelos europeos, sobre la base de las interacciones que existen entre el suelo, la vegetación y la biodiversidad edáfica, como la fuerza motriz del desarrollo del suelo, en un contexto concreto de una geología local y un clima determinado.

El concepto de la forma de humus fue ideado por los morfólogos del suelo (Bal, 1970; Pawluk, 1987) para designar y clasificar la forma humificada de la MO en el suelo (**SOM**), también llamado humus en sentido químico (Kumada, 1988), que aparece y se separa del horizonte de material mineral a lo largo de los perfiles del suelo.

Ciertamente la morfología del humus varía según el ámbito en el que se desarrolla.

- En los medios forestales, el humus está constituido por capas de restos vegetales en descomposición superpuestos a los horizontes órgano-minerales A₁
- En los medios cultivados o en los medios herbáceos, el humus corresponde únicamente a los horizontes órgano-minerales A₁.
- Las capas de residuo vegetal (hojarasca en distintos grados de alteración) o faltan o son casi inexistentes. En este caso, los aportes de MO esenciales son de origen radicular.

El grosor del suelo forestal y de la estructura de horizontes órgano-minerales, que están bajo la influencia primordial de los ingenieros del ecosistema (Bossuyt *et al.*, 2005; Wironen y Moore, 2006),

varían en función de las especies vegetales forestales, de su edad (Bernier y Ponge, 1994; Chauvat et al., 2007; Godefroid et al., 2005), y de los procesos de sucesión vegetal (Scheu y Schulz, 1996) que si bien, en forma natural se someten a ciclos (siglos), también permiten la regeneración mediante sucesiones en tiempo menor (años) (Salmon et al., 2008).

Por ello, cuando el “mantillo orgánico” (estructuras orgánicas sin vida procedentes de los árboles y de la vegetación forestal) es rico en nutrientes orgánicos y minerales, favorece el que los microorganismos (arqueas, bacterias, hongos) o animales como las lombrices de tierra, sean capaces de utilizar rápidamente los nutrientes disponibles. Esta actividad favorece, a su vez, el crecimiento forestal y de vegetación diversa, lo que es típico en suelos forestales con varias capas de vegetación.

La calidad de la hojarasca, (Fig. 5.39) deriva de la composición característica de las agrupaciones forestales (Loranger et al., 2002) y de sus condiciones de crecimiento (Hättenschwiler et al., 2003; Northup et al., 1995) y ambas se ven afectadas por las formas de humus y la influencia de las redes tróficas preexistentes en el suelo (Davies et al, 1964; Nicolai, 1988; Ponge et al., 1999).

La selección natural de la vegetación forestal se realiza de forma local (filtrada entre los conjuntos regionales de especies presentes en los de suelo del bosque y las propiedades del humus del suelo superficial), y todo ello combinado con las interacciones que se desarrollan entre las especies vegetales forestales y de sotobosque (Daniel y Schmidt, 1972; Falkengren-Grerup y Tyler, 1993).

Finalmente, a su vez influyen en la actividad de las especies de plantas de organismos del suelo, y por lo tanto el desarrollo de formas de humus, a través sus restos y los efectos de la rizosfera (Bradley y Fyles, 1996; Emmer y Sevink, 1994; Miller et al., 2009).

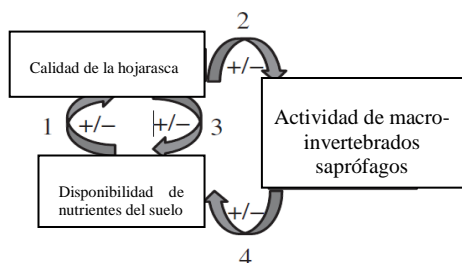


Fig. 5.39. Calidad de la hojarasca (FAO 2006)

Relaciones de retroalimentación entre calidad de la hojarasca, la disponibilidad de nutrientes del suelo y actividad macro-invertebrados saprófagos.

Los signos más y menos indican la dirección de cambio en la dinámica forma de humus (mor a mull y mull a mor, respectivamente) de acuerdo a las principales evaluaciones positivas (autoestimulación) del sistema de la planta / suelo.

Con todo ello, en el seno del perfil de humus, la edafobiodiversidad contenida y soportada, desarrollan unas relaciones de autorregulación entre las acciones positivas (fuerzas constructivas) y las estabilizadoras (negativas), en función de las posibilidades nutricionales que el humus les ofrece. Están basadas en relaciones reguladas por retrocontrol, que tienen lugar en el perfil de humus, y las recientes incluidas en la Base Referencial Mundial del Recurso Suelo (FAO, 2006).

5.3.2. El proceso de formación de humus: Humificación.

Estas tres formas principales de humus se han subdividido en varias versiones, de acuerdo a las clasificaciones que hay que armonizar en todo el mundo (*Green et al., 1993; Brethes et al., 1995; Broll et al., 2006; Zanella et al., 2011*) y las más afectadas por el componente biótico (cantidad de hojarasca y la calidad de las comunidades microbianas y animales, que habitan el suelo) y factores abióticos, (clima, tipo de roca, tipo de suelo) de acuerdo a una variedad de procesos clave.

Mientras que los factores abióticos como el clima y la geología regional no están influenciados por las formas de humus, al menos a corto plazo (*Marland et al., 2003*), los factores bióticos están estrechamente ligados a las formas de humus según los bucles de retro-alimentación (*Ponge et al., 1999*).

La descripción y estudio de las formas de humus, permiten seguir los cambios climáticos a corto plazo, ya que las formas de humus son más sensibles que los suelos a variaciones en el crecimiento de las plantas, la cubierta vegetal, especies y el manejo. (*Gobat et al., 2010; Ponge, 2003; Zanella et al., 2001*).

Ponge (2003) considera Mull, Moder y Mor como tres estrategias de los ecosistemas terrestres. Se corresponden a una escala decreciente de la disponibilidad de nutrientes y condiciones más frías, que tienen como consecuencia la disminución de la diversidad biológica y de la actividad en sustratos silíceos.

Por todo ello, es el momento de definir el humus y asociarlo a los principales procesos de formación, se hace de la siguiente manera:

- **Humus en sentido amplio:** El conjunto de productos frescos y evolucionados. Es una porción de MO que es muy estable (pero no absolutamente resistente a la descomposición) y su tiempo de residencia en el suelo es largo.

El humus se compone de partículas pequeñas, con una extraordinaria área superficial. Estas partículas tienen una gran capacidad para retener agua, servir de nicho ecológico y suministrar los nutrientes.

- **Humus en sentido estricto:** Productos orgánicos evolucionados. Son todavía compuestos orgánicos complejos que permanecen después de que muchos organismos hayan alterado y utilizado el material original.

El humus es importante en la unión de pequeños agregados del suelo y mejora de agua y nutrientes capacidad de retención. La protección física que le ofrecen aquellos, y su formulación química demasiado compleja hacen que su descomposición sea difícil, incluso para los actinomicetos.

Hoy, en la denominación de los subtipos tradicionales de "mor", "moder" y "mull" se emplean criterios morfológicos y, sobre todo, bioquímicos.

La evolución crece en el sentido de mor a mull, por lo que dentro de este grupo solo consideraremos el "mull carbonatado" cuya evolución está frenada por el exceso de caliza activa presente en el suelo, **que limita la actividad fúngica**.

Estos tipos de humus se alcanzan gracias a dos grandes procesos que permiten la evolución de la MO.

Humificación: designa la transformación de la MO Fresca en humus, en condiciones ecológicas normales: aerobias (aireación, humedad y edafo-químio-diversidad suficiente).

Según quien sea el actor principal y los procesos dominantes se producen distintos tipos de Huminas (formas orgánicas asociadas a la fracción mineral y difíciles de movilizar).

Mineralización: concierne a la última fase de la transformación. Se traduce habitualmente como la liberación a la atmósfera y al subsuelo de productos mineralizados biológicamente, como agua, el CO_2 , NO_3^- , NH_4^+ , sales minerales solubles (K^+ , ...).

Para el suelo, esta mineralización plantea dos facetas de actuación. La “mineralización primaria” se realiza en un medio aerobio y el suelo solo pierde formas inorgánicas oxidadas (H_2O , NO_3^- e iones) y “mineralización secundaria” (que ocurre en situaciones de hipoxia o anoxia) en la que el suelo emite a la atmósfera y disuelve en el agua compuestos orgánicos.

5.3.2.1. Agentes de la humificación

Microorganismos del suelo: Arqueas, Bacterias, Algas. Actinomicetos, Hongos cuya actividad produce distintas formas de humus en función de los factores edáficos (Tablas. 5.12 y 5.13)

Tabla 5.12. Fauna del suelo (macro, meso y microfauna)

Organismos	Nº por litro de suelo
Protozoarios	1×10^9
Nematodos	3×10^4
Ácaros	2×10^3
Anélidos (enquitréidos y Lombrícidos)	2
Colémbolos	1×10^3
Artrópodos (incluidos insectos) Miriápodos mamíferos	100

Tabla 5.13. Factores edafo biológicos y formación de distintos tipos de humus:

	Mor	Moder	Moder-mor	Mull activo
pH	Ácido	Próximo a la neutralidad		Tendencia alcalina
Importancia relativa decreciente 	Densidad bacteriana			
	Densidad de mohos			
	Ácaros y colémbolos	Ácaros, colémbolos y larvas insectos	Miriápodos e isópodos	Lombrices
	Larvas de insectos	Miriápodos y enquitréidos	Larvas insectos, lombrices y enquitréidos	Isópodos
	Anélidos	Anélidos e isópodos	Ácaros y colémbolos	Miriápodos, larvas insectos
	Isópodos			Ácaros y colémbolos
Contenido creciente de complejos órgano-minerales				

Y **ambientales**, como la combinación de la geología (el pH) y el clima (pluviometría y la temperatura), ayudan a explicar la variedad de formas de humus que se encuentran los suelos terrestres de Europa (Fig. 5.40).

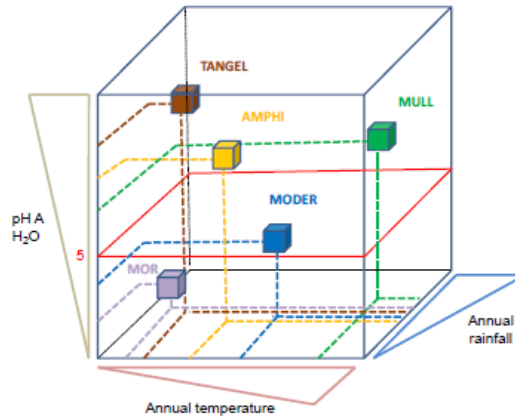


Fig. 5.40. Los cinco tipos principales de humus y las condiciones ambientales en que se forman en Europa . (J.F. Ponge y Sbrenna, G.)

Desde el punto de vista químico, los procesos generales que permiten la aparición de los horizontes Ah, la influencia de la presencia/ausencia de Fe o Ca (Fig. 5.41).

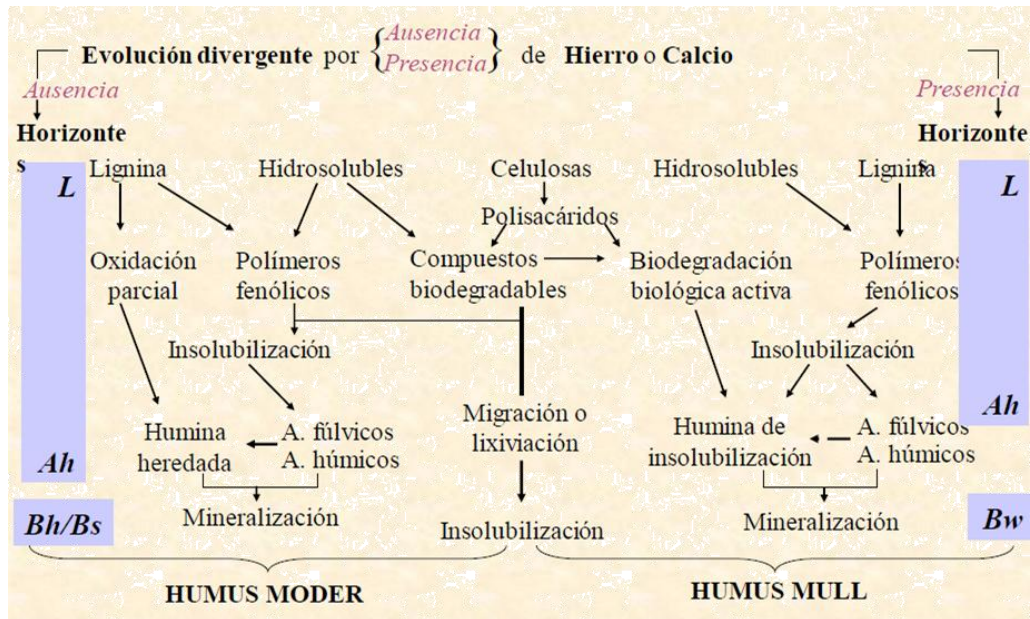


Fig. 5.41. Influxo de la MO del suelo en los horizontes identificativos del humus (Gallardo Lancho)

Las características de los procesos de identificación del Humus (Figs. 5.42 a,b,c,d)

<p>I.- Humus poco evolucionados: Herencia y transformación predominantes</p> <p>Fuerte proporción de materia orgánica con estructura organizada y de humina heredada. Producción de ácidos fúlvicos de movilidad muy variable</p> <p>1.- Débil incorporación de M. O. poco transformada Movilidad máxima de los A. F. MOR</p> <p>2.- Incorporación media de M. O. poco transformada Movilidad media de los A. F. MODER</p> <p>3.- Incorporación masiva de M. O. poco transformada Insolubilidad inmediata de los A. F. por CaCO₃ MULL CARBONATADO</p>	<p>II.- Humus evolucionados: Neoformación predominante</p> <p>Débil proporción de materia orgánica poco transformada y de humina heredada.</p> <p>Predominio de compuestos húmicos de insolubilización poco móviles.</p> <p>1.- Mineralización rápida de los compuestos húmicos Medio ácido: Predominio de huminas de insolubilización MULL ACIDO</p> <p>2.- Mineralización media de los compuestos húmicos Medio neutro (saturado en Ca⁺⁺): Compuestos de insolubilización de toda naturaleza MULL EUTROFICO</p> <p>3.- Mineralización lenta de los compuestos húmicos Medio rico en alofanos: Contenido elevado en compuestos de insolubilización extraíbles MULL ANDICO</p>
<p>III.- Humus evolucionados, con maduración bioclimática</p> <p>Presencia de compuestos húmicos estabilizados, de color oscuro</p> <p>1.- Coexistencia de formas lábiles y formas estabilizadas - Presencia de formas móviles Mull forestal boreal - Ausencia de formas móviles Mull chernosémico</p> <p>2.- Predominio de formas estabilizadas Mull vértico</p>	<p>IV.- Humus con evolución modificada por hidromorfía</p> <p>En conjunto, fuerte proporción de M. O. poco transformada: Esta proporción decrece de 1 a 3 Formas anaeróbicas</p> <p>1.- Evolución muy débil (formas: ácidas, mesotróficas, eutróficas) Turbas fibrosas (Fibrist)</p> <p>2.- Evolución media: Formación de humina heredada, con notable aumento de los A. F. y A. H. Muck o Saprist</p> <p>3.- Evolución acusada, ligada alternancias edafoclimáticas: Fuerte humificación y estabilización parcial por maduración. Anmoor</p>

Fig.5.42. Elementos de identificación de los distintos tipos de humus

Dada la importancia de las formas de humus en los ecosistemas (De Nicola et al., 2013), Jabiol et al., (2013) han publicado una nueva propuesta para la inclusión de la edafo-bio-diversidad en la Base Referencial Mundial del Recurso Suelo.

A este intento, se acompaña el criterio de que las formas de humus son el hilo conductor de los principales procesos que forman y estabilizan los ecosistemas. Ha surgido recientemente, y ha puesto de relieve la necesidad de una evaluación mejor y más universal de las características de diagnóstico de los diversos tipos de formas de humus (Ponge, 2003; Graefe y Beylich, 2006).

Para dar efectividad a la propuesta de clasificación, se ha relegado la forma basada en la caracterización química del humus (Tabla 5.14):

Tabla 5.14. Metodologías aplicadas para la caracterización de los distintos tipos de humus

C Orgánico (g kg ⁻¹)	CEC al pH suelo (cmol kg ⁻¹)	Acidez de cambio (cmol kg ⁻¹)	Textura
N total (g kg ⁻¹)	CEC a pH 7 (cmol kg ⁻¹)	Al ³⁺ de cambio (cmol kg ⁻¹)	Arena gruesa (g kg ⁻¹)
C/N	Ca de cambio (cmol kg ⁻¹)	H ⁺ de cambio (cmol kg ⁻¹)	Arena fina (g kg ⁻¹)
Carbonatos (g kg ⁻¹)	Mg de cambio (cmol kg ⁻¹)	Acidez total (cmol kg ⁻¹)	Limo grueso (g kg ⁻¹)
pH en KCl	K de cambio (cmol kg ⁻¹)		Limo fina (g kg ⁻¹)
pH en H ₂ O	Saturación de bases (%)		arcilla (g kg ⁻¹)

proponiendo otra basada en características morfo-genética de horizontes orgánicos y órgano-minerales de diagnóstico presentes en las formas de humus existentes en Europa, base de referencia de 2011 (Zanella et al., 2011b) en la que se busca la presencia de hasta 84 componentes para describir la composición de los horizontes Oa y A, que en buena medida determinan la

acción biológica que sufre su masa orgánica (Tabla 5.15).

Tabla 5.15. Componentes para describir la composición de los horizontes Oa y A

1 Acícula entera marrón de abeto	22 Hojas fragmentadas	43 Raíces finas pardas fragmentadas	64 Heces órgano-minerales de lombrices de tierra enecicas
2 Acícula entera verde de abeto	23 Base entera de la hoja de herbácea	44 Micorrizas pardas intactas	65 Heces de milpiés
3 Acícula entera de abeto con <i>Lophodermium</i>	24 Base fragmentada de la hoja de herbácea	45 Micorrizas pardas fragmentadas	66 Heces orgánicas de enquitreídos
4 Acícula entera de abeto con <i>Lophodermium</i>	25 Hojas de hierba intactas	46 raíces colapsadas pardas con micelio blanco	67 Heces organominerales de enquitreídos
5 Acículas enteras de alerce	26 Hojas fragmentadas de hierba	47 Raíces finas, blancas e intactas	68 Heces de ácaros
6 Acículas marrones de abeto	27 Tallos fragmentados de herbáceas	48 Raíces finas blancas fragmentadas	69 Heces rojas no identificadas
7 Acícula fragmentada de abeto, marrón	28 Hojas fragmentadas de herbáceas	49 Grandes raíces pardas intactas	70 Heces de insectos
8 Acícula fragmentada oscura de picea	29 Ramitas	50 Grandes raíces pardas fragmentadas	71 Gravas
9 Acícula fragmentada parda de picea con <i>Lophodermium</i>	30 Musgo intacto	51 Raíces blancas largas	72 Piedras
10 Acículas fragmentadas de alerce	31 Musgo fragmentado	52 Materia orgánica fina	73 Masa mineral
11 Acícula parda de abeto fragmentada	32 Corteza de árbol	53 Carbón	74 Mica
12 Acícula gris de abeto fragmentada	33 Flores intactas	54 Micelio blanco	75 Arena de cuarzo
13 Acícula de abeto blanco fragmentada	34 Flores fragmentadas	55 Micelio pardo	76 Lombrices epigeas
14 Acícula de abeto blanco entera y caída	35 Madera	56 Micelio amarillo	77 Caracoles
15 Acícula de abeto blanco con fragmentos colapsados	36 semillas intactas	57 Rizomorfos	78 Larvas de insectos
16 Acícula de abeto pardo totalmente colapsada	37 Semillas fragmentadas	58 Micorriza <i>Cenococum</i>	79 Ácaros
17 Acícula de abeto pardo caída y fragmentada	38 Piñas	59 Esclerocio <i>Cenococum</i>	80 Colémbolos
18 Acícula blanca de abeto caída y colapsada	39 Cono de picea	60 Micelio de <i>Cenococum</i>	81 Enquitreídos
19 Acícula de abeto parda, fragmentada y vacía	40 Polen	61 Fragmentos de carpóforos fúngicos	82 Partes de enquitreídos muertos por escisiparidad
20 Acícula blanca vacía y fragmentada con <i>Lophodermium</i>	41 Fragmentos vegetales no identificables	62 Deyecciones orgánicas de lombrices epigeicas	83 Mudas de Insectos
21 Hojas enteras	42 Raíces finas intactas pardas	63 Heces órgano-minerales de gusanos epigeicos	84 Mudas de ácaros

Esta batería de observaciones permitirá las siguientes afirmaciones docentes:

- El humus de **tipo mull** muestra que la actividad de los organismos está asociada con la biodegradación de pigmentos pardos por los gusanos anécicos de tierra y/o hongos de la podredumbre blanca y cuya actividad hace característica la brusca discontinuidad entre el horizonte Ao (hojarasca suelta) y el horizonte A₁, en el que la MO está fuertemente asociada con la fracción mineral (forma complejos argilo-húmicos) dando lugar a una estructura bien marcada.
- El humus de **tipo moder** manifiesta una situación de transformación progresiva de las capas de hojarasca (capas O_L, O_F, O_H) cuyo grosor varía entre 1 y varios cms y el horizonte A₁ (constituido por MO poco transformada, y rica en copromasa de enquistados y microartrópodos).
- El humus de **tipo mor**, se caracteriza por la presencia de las capas gruesas de O_L, O_F, O_H y la existencia de una discontinuidad neta en la capa O_H y el horizonte A₁. La MO presente en el horizonte A₁ es baja y corresponde al flujo permanente de la MO hidrosoluble que llega constantemente desde la capa O_H.
- El humus de **tipo amphi** es un indicador del calentamiento del cambio climático según De Nicola et al., (2014). Su edafofauna, específica, se caracterizan por la convivencia en hábitats dobles, lo que podría ser una respuesta del ecosistema al aumento de la temperatura del aire. En sustratos calcáreos, Amphi es una forma de humus gemelo que muestra caracteres de Mull (horizonte órgano-mineral migajoso) y Moder (acumulación de humus orgánico), debido a una alternancia estacional entre fases de la actividad biológica de alta y baja en entornos fuertemente estacionales alpinas y mediterráneas.
- El humus **tangel**, aún mal conocido desde un punto de vista biológico, expresa características particulares, pues se desarrolla a gran altitud y sobre rocas calcáreas duras, donde los residuos orgánicos, está fuera del alcance de la actividad descomponedora del suelo la mayor parte del año y los invertebrados no puede atravesar la roca madre. (Kögel et al., 1988; Galván et al., 2008; Tagger et al., 2008)
- Y además de permitir ver las principales características morfológicas y biológicas de Tangel, Amphi, Mull, Moder y Mor como una muestra de la variedad de formas de humus presente en Europa, plantea las posibles combinaciones de anélidos (lombrices, oligoquetos enquistados), cuya actividad es de suma importancia para la construcción de la estructura agregacional del suelo (Brown, 1995) y finalmente ha permitido establecer que Amphi descrita por Graefe, (2007) y Galván et al, (2008) y Tangel, son el resultado de diferentes "estrategias" de los ecosistemas terrestres (Ponge, 2003).

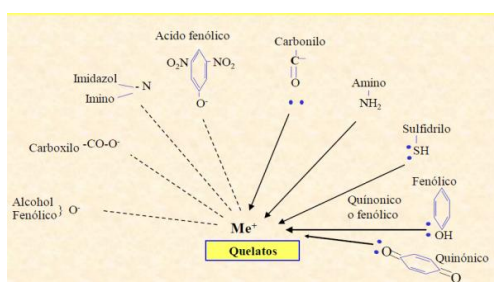


Fig. 5.43 Grupos funcionales del humus (Gallardo Lancho)

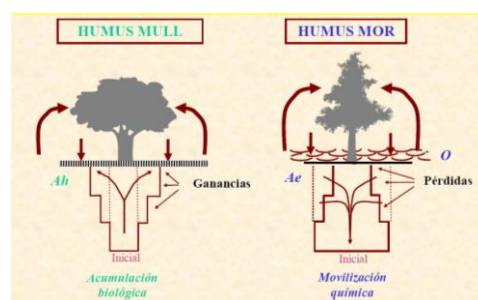


Fig. 5.44 Dinámica edáfica motivada por las formas de humus (Gallardo Lancho)

5.3.2.2. Descripción morfológica de los distintos tipos de humus

La ordenación en Mull, Moder, y Mor, realizada en su momento, se corresponde con una secuencia en escala descendente respecto a la disponibilidad de nutrientes y nivel del régimen térmico, lo que avoca una disminución de la biodiversidad y la actividad químico -metabólica-enzimática que está más marcada en el salto de Mull a Mor, sobre todo cuando se forma sobre

soportes silíceos.

En lo que concierne al humus de suelos cultivados o de medios herbáceos (pastizal), no se puede hacer su caracterización más que sobre el horizonte A1. Se denominan mull al humus de un horizonte A1 bien estructurado (bio-macro-estructurado) y la MO se encuentre asociada a los minerales arcillosos y con una fuerte actividad de los gusanos de tierra. El humus moder se corresponde con MO que ya está yuxtapuesta a los granos minerales (granos fecales de enquitreídos y microartrópodos).

La Fig 5.45 muestra de las formas más clásicas de humus más a menos evolucionado.

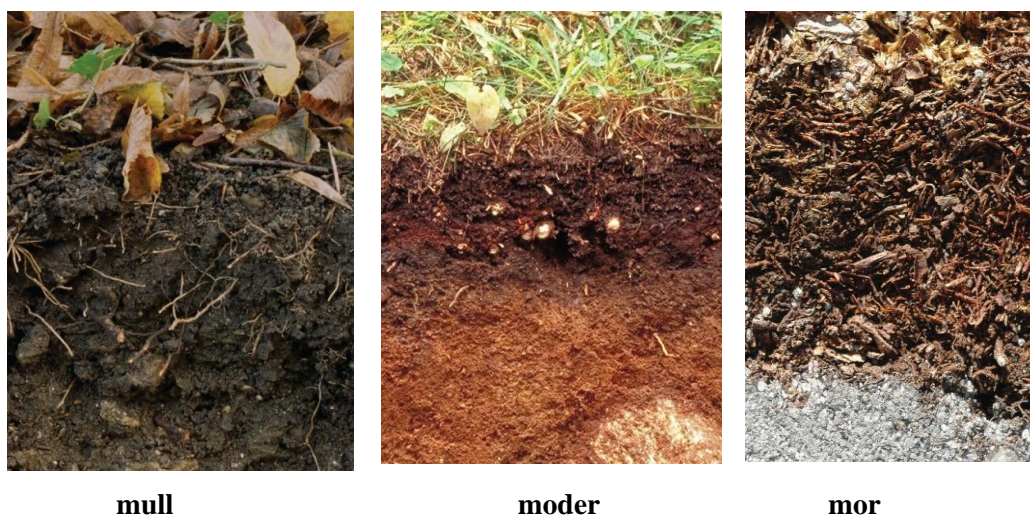


Fig. 5.45. Formas clásicas de humus, de más a menos evolucionado (J.F. Ponge)

- Mull, mezcla íntima entre MO (bien humificada) y el componente mineral (resultado de la actividad de las lombrices y de artrópodos, hongos y bacterias). No se aprecian restos vegetales identificables. Es un horizonte migajoso A1 de complejos órgano-minerales estables, rico en nutrientes, en cuya formación participan conjuntamente raíces (Velázquez *et al.*, 2007), hongos de la podredumbre blanca (Wilde, 1951), excretas de animales artrópodos y bacterias y arqueas (Brêthes *et al.*, 1995), termitas (Garnier-Sillam y Toutain, 1995), hormigas (Baxter y Hole, 1967) y enquitreídos. Participan los colémbolos intensamente, tanto respirométricamente como depositando sus deyecciones. Le afectan negativamente las perturbaciones mecánicas (Olchin *et al.*, 2008). Es característico de suelos como las rendzinas. Predomina la vegetación de gramíneas, relación C/N es siempre baja próxima a 10. Tiene la capacidad de creación de complejos órgano-minerales estables.

La gama más amplia posible de las formas de humus estaba cubierto, desde el sur hasta el norte de Europa, desde la costa a la alta montaña, de ambientes secos a húmedos (Zanella *et al.*, 2009) La Fig. 5.46 ejemplifica el concepto de Mull como un atractor para las formas de humus terrestres en entornos forestales, y su desviación en condiciones ambientales más duras. (Fig. 5.41)

pobres en lignina, que se renueva anualmente). C/N entre 10 y 15, pH entre 5 y 6,5. Buena CEC. Es el humus que se encuentra en las praderas. Climas templados, bosque de hoja caduca, mineralización rápida. No hay horizonte Oh (solo OL y/o OF).

La hojarasca (+ árboles, vegetación forestal) es rica en nutrientes y se favorece la actividad de los microorganismos (bacterias) y animales (lombrices) cuya actividad contribuirá a favorecer el crecimiento de árboles y el desarrollo de una vegetación diversa, que es típico de los bosques de varias capas (Fig. 5.47 y 5.48).

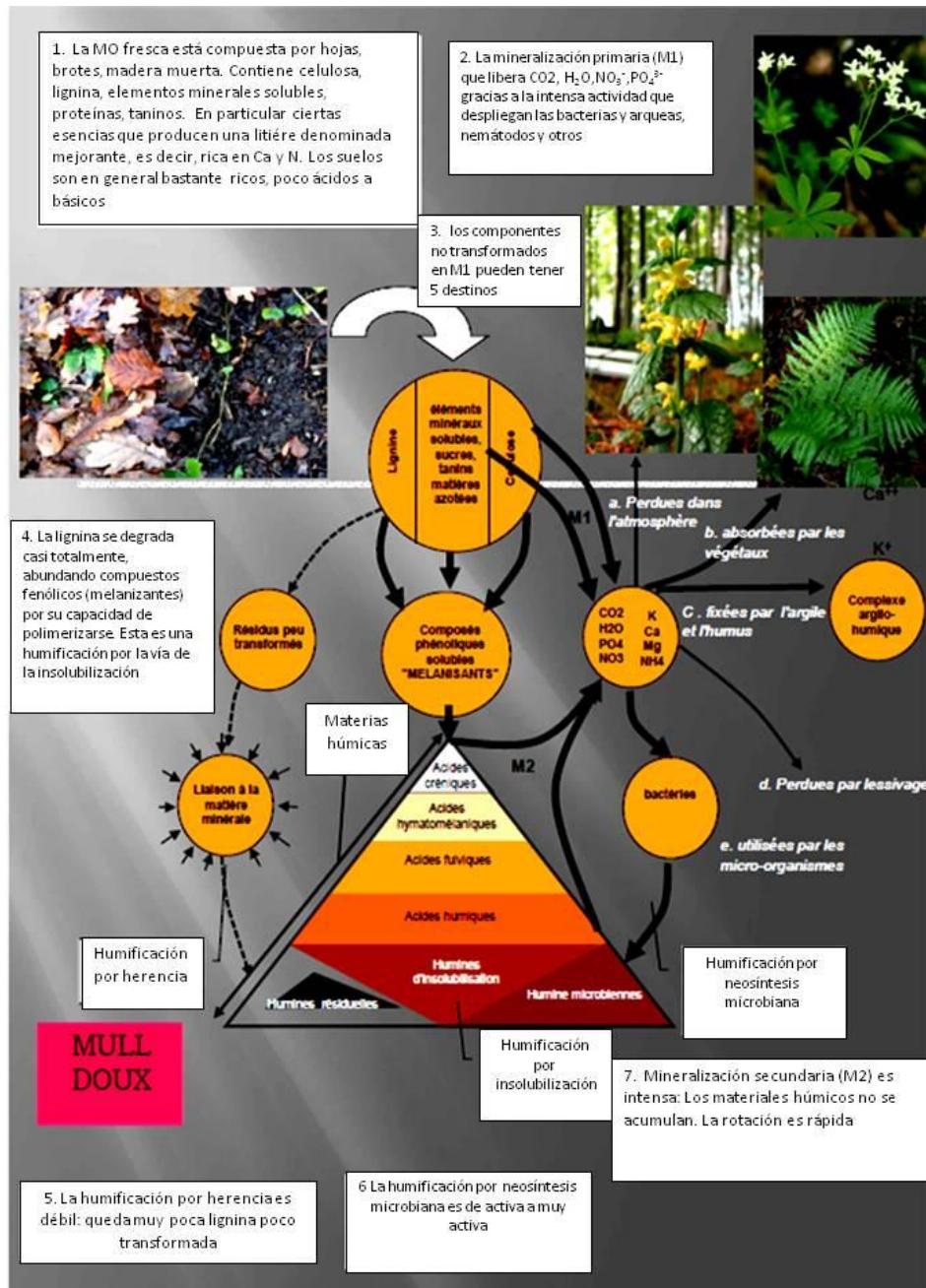


Fig. 5.47 Esquema del flujo de procesos evolutivos y destino de los productos en un proceso generador de humus tipo mull forestal (www.jymassenet-foret.fr/cours/pedologie/pedo3.pdf)

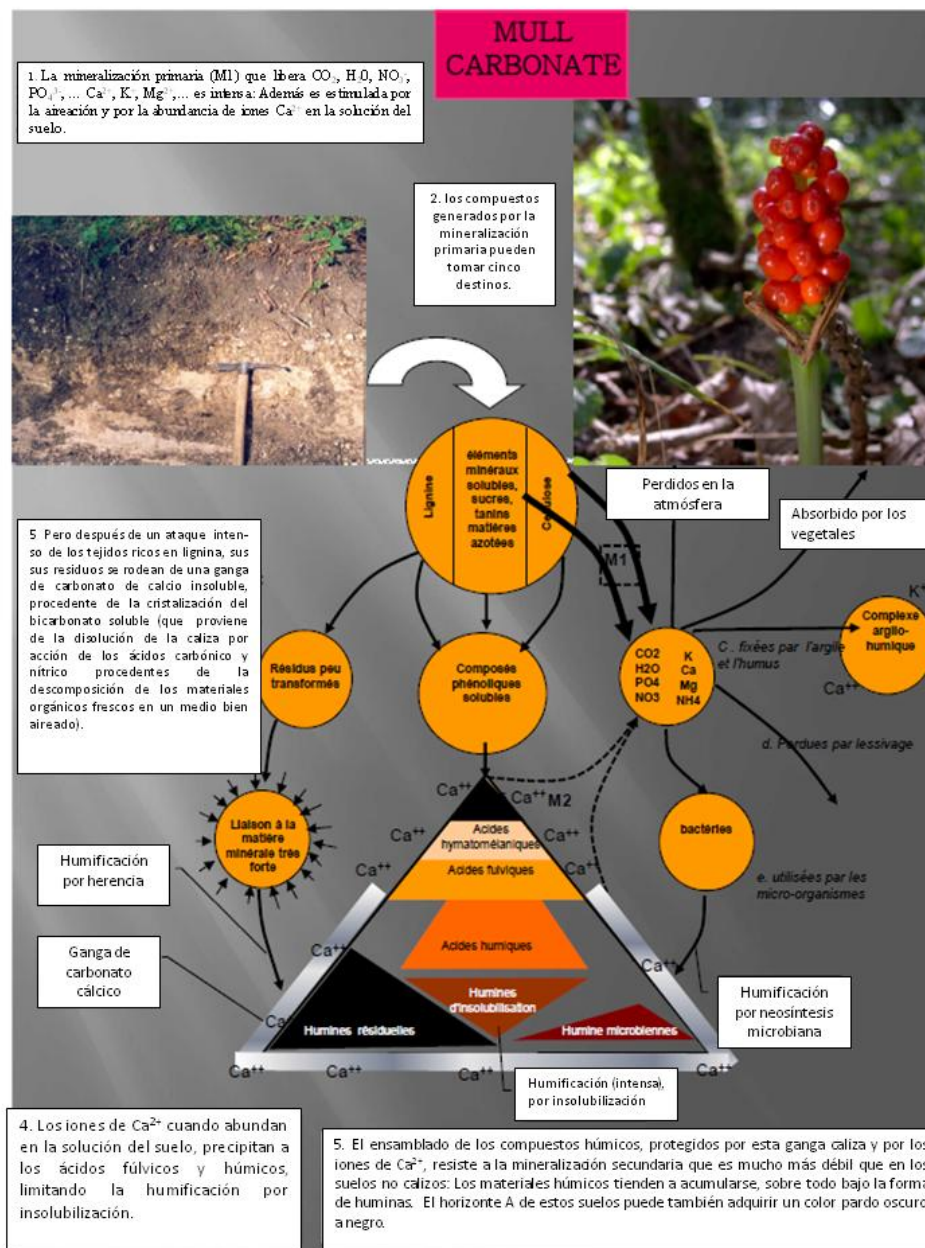


Fig. 5.48 Esquema del flujo de procesos evolutivos y destino de los productos en un proceso generador de humus tipo mul cálcico (Adaptada de Soltner, 1992)

- Moder se caracteriza por una transformación menos rápida de un lecho de vegetación muerta en la que habitan hongos y pequeños animales, y da lugar a una acumulación de humus orgánico en o cerca de la superficie del suelo. Visualmente hay una separación brusca entre el horizonte orgánico O, rico en micelios de hongos y excrementos de fauna de diferentes tamaños, y el A1, hecho de partículas minerales que están yuxtapuestas a los excrementos de fauna, (Pauluk, 1987; Brethes et al, 1995). En estos suelos predominan las coníferas, Cuando aumenta la actividad biológica aparece este tipo de humus. Su pH es bajo y su relación C/N es todavía muy elevada pero no suele pasar de 20; en estas condiciones las sustancias más abundantes son los precursores

- **Mor** o humus bruto se dice cuando la MO se encuentra muy poco humificada, la hojarasca se transforma lentamente y se acumulan restos vegetales descompuestos, mostrando analogías con la turba de *Sphagnum* como en su descripción original por Müller (1884). Hay una brusca transición a un horizonte E mineral o a la roca madre (Brethes et al., 1995). El mismo ciclo de causas y consecuencias se explica en Mor, pero a la inversa, pues es más pobre en actividad microbiológica, la fauna y las especies de plantas y caracteriza estos los ecosistemas son menos productivos pero más conservadores. La estructura de los complejos órgano-minerales es bastante pobre y estructura tiende a ser laminar y no grumosa.

De zonas muy frías, propio de los suelos de tundra donde la vegetación dominante son los musgos y los líquenes. Muestra claramente los horizontes L,F. y H. Presenta una relación C/N alta, en general mayor de 20. También en bosques de coníferas. Cuando esta relación super. a el valor de 30 el humus es inactivo y su evolución muy difícil. El mor activo puede evolucionar hacia un moder.

Abundan hongos acidófilos (micelios blanquecinos). En la degradación de residuos la actividad de invertebrados es baja. El pH es muy bajo por la abundancia de precursores húmicos de elevada acidez. Los suelos que presentan este tipo de humus son tan poco evolucionados como él y su desarrollo es muy pequeño. Cuando su espesor no supera los 25 cm se encuadran en los Leptosoles húmicos y si pasan de ese valor pertenecen a los Umbrisoles.

Basándose en el conocimiento actual sobre las relaciones entre las características físico-químicas de las formas de humus morfología, y la ecología de la edafo-bio-diversidad, se han hecho varios intentos para clasificarlos en base a caracteres discernible a simple vista, en el campo, y derivar de ellos propiedades a nivel de ecosistema (evaluación de la calidad del lugar). Entre muchos otros queremos citar Delecour (1980), Green et al. (1993) y Brethes et al. (1995), este último concepto de humus y formas horizontes de diagnóstico que se incluyen en el 'Référentiel Pédologique' de Baize y Girard, (1998).

- **Amphi** es un humus formado sobre sustratos calcáreos, con características similares al del Mull (horizonte organo-mineral migajoso) y Moder (humus orgánico acumulado), debido a la contrastada alternancia estacional entre las fases de alta y baja actividad biológica que es propia de ambientes mediterráneos. Tiene una rica fauna en enquitreidos y macro y microartrópodos en los horizontes orgánicos superficiales primordialmente en el OH, periódicamente muy secos. Las lombrices de tierra (endogea y anécica) predominan en gruesas capas órgano-minerales, protegidas de la sequedad y dependen unas de otras en una intrigante supervivencia mejorada (Sheehan et al. (2007) aunque ocupan nichos ecológicos separados, (Galván et al., 2008). Los microartrópodos, parecen influir indirectamente en la mineralización de N mediante la regulación de la población de enquitreidos (Sulkava et al., 1996) siendo más activa en un ambiente seco o durante la estación seca (Persson, 1989). (Fig. 5.50 a).
- **Tangel**, aún poco conocido biológicamente, presenta caracteres particulares, debido a la altitud donde se forma, sobre rocas calcáreas duras, donde no hay hojarasca la mayor parte del año, la actividad biológica degradativa, y es muy difícil que los invertebrados lleguen a través de la roca madre. (Fig. 5.50 b).



a) Amphi



b) Tangel

Fig 5.50. Distintos tipos de humus en horizontes influenciados por la presencia de MO (G.Sartori)

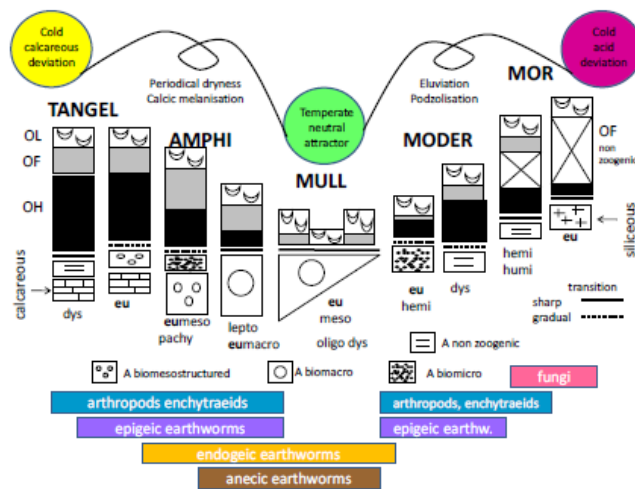
5.3.2.3. Nuevos criterios para la clasificación de las agregaciones presentes en los distintos tipos de humus

Dado que las formas de Humus son indicadores del estado de conservación de un ecosistema (Topoliantz y Ponge, 2000), en particular para los lugares sometidos a un largo periodo de perturbación que afecta a la capa herbácea (Klinka et al., 1990), el grupo europeo del Humus, (fundado en 2003) nos muestra nuevas formas de humus terrestres, como Amphi (Graefe, 2007; Galván et al, 2008), mientras que otros reeditan los humus Mor y Tangel, además de admitir que los organismos del suelo fueron reconocidos como agentes principales de la estructura del suelo (Fig. 5.46) (Graefe y Beylich, 2006).

A partir de 2006, Graefe y Beylich, reconocen que los organismos que componen la edafo-bio-diversidad de cada suelo y ecosistema son los principales gestores de su estructura órgano-mineral.

La Fig. 5.51 propone el concepto de Mull como referencia para las formas de humus terrestres en ámbitos forestales, y su desviación en condiciones ambientales más duras

Fig. 5.51. El humus mull como un centralizador de las formas de humus en los ambientes terrestres (J.F. Ponge y Sbrenna, G.)



De acuerdo con la nueva clasificación del humus, cada capa superficial de estos suelos contiene mayoritariamente: O_L Restos vegetales incorruptos, D_E residuos fragmentados, O_H materiales humificados y A una mezcla subyacente de materiales orgánicos y minerales. Los prefijos como 'eu' (normal, perfecto) y 'dis' (atípica, degradado) se utilizan para caracterizar las formas de humus en un nivel subordinado de la clasificación, una vez que se han definido los actores biológicos responsables de las principales formas de humus.

El tamaño de los agregados (heces de invertebrados) se indica con el prefijo de 'micro' (<1 mm), "meso" (4.1 mm) y 'macro' (> 4 mm).

La presencia o ausencia de rastros de actividad de la fauna en los horizontes se describe con los sufijos 'zo' y 'noz', respectivamente.

Esta clasificación de los horizontes y perfiles ricos en humus es aún flexible, pues permite aceptar una amplia variedad de formas de humus todavía no descritas.

Basándose en el conocimiento acumulado sobre las relaciones entre las características morfológicas, biológicas y físico-químicas de las formas de humus, se han hecho varios intentos para clasificarlos en la base de caracteres discernibles a simple vista directamente en el campo, y para derivar de ellos propiedades a nivel de ecosistema (evaluación de la calidad del sitio).

Entre muchos otros se desea citar a *Delecour (1980)*, *Green et al. (1993)* y *Brethes et al. (1995)*, este último concepto de formas de humus y horizontes de diagnóstico que se incluye en el “Référentiel Pédologique” (*Bayeta y Girard, 1998*). Desde ese momento, surgió la necesidad de un sistema de clasificación común a nivel europeo, lo que podría ser compatible con la Base Referencial Mundial del Recurso Suelo (FAO, 2006).

Las diversas formas de humus se han mostrado como buenos indicadores de las condiciones climáticas presentes y pasadas, y podrían servir como una herramienta que prediga el cambio climático global (*Egli et al., 2009, 2010*).

Principales características morfológicas y biológicas de Tangel, Amphi, Mull, Moder y Mor se resumen en la Fig. 5.52 que muestra que la variedad de formas de humus conocidos en Europa puede atribuirse a las posibles combinaciones de anélidos oligoquetos (lombrices, enquitréidos) cuya actividad es de vital importancia para la construcción de la estructura del suelo (*Brown, 1995*). Hojarasca incorrupta, fragmentada, humificada y la mezcla subyacente de MO y mineral se llaman actualmente OL, DE, OH y A, respectivamente. Los prefijos como 'eu' (normal, perfecta) o 'dis' (atípico, degradado) se utilizan para caracterizar las formas de humus en un nivel subordinado de clasificación una vez que se han definido los actores de las principales formas de humus.

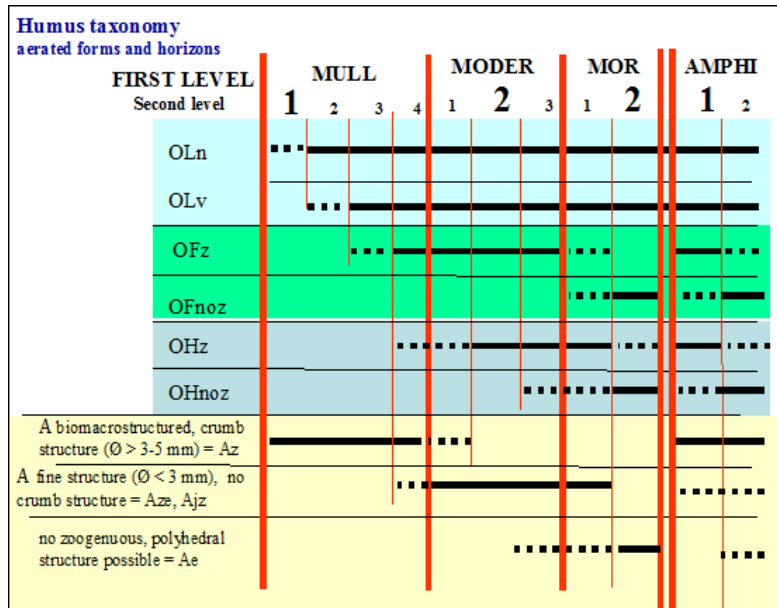


Fig 5.52. Taxonomía del Humus

La diferenciación de las formas se basa en los caracteres del horizonte diagnóstico OL, OF, OH y A, los tres primeros se subdividen en dos categorías, el último en tres. OHz = OH zoogenico, generado principalmente por gusanos y artrópodos epigeos, generalmente con un diámetro de grumos fecal < 3 mm; OHnoz, OHm = OH no zoogénico, son producto de la actividad de los hongos: hifas o invisible a simple vista en el primer caso, y claramente visible en la segunda ; • Az = zoogenico, de gusanos, biomacroestructurado (diámetro de los glomérulos > 3-5 mm); Azj = zoogenico formado por yuxtaposición, por artrópodos, de estructura fina (diámetro del grumo < 3 mm); Aze = zoogénico mixto con la podzolización incipiente; Ae = no zoogenico, de podzolización inicial. Jabiol B, et al (2004)

HORIZONTE	PEDOFAUNA	TANGEL		AMPHI		MULL		MODER		MUR	
		OTROS	EU	OTROS	EU	OTROS	EU	OTROS	EU	OTROS	EU
OL OFzo OHzo	Lombrices epigeas y/o artrópodos y/o enquitréidos										
OFnoz OHnoz	No zoogénico	---									
micro A	Lombrices epigeas y/o artrópodos y/o enquitréidos			---	---						
meso A	Épigeas (epi-endógeas, epi-anécicas) Endógeas (polihúmica, mesohúmica, endo- anécica, oligohúmica)			---	---						
macro A	Endógea (endo- anécica, oligohúmica) Lombrices anécicas earthworms					---	---				
Anoz	No zoogénico	---									

Fig. 5.53. Participación edafobiológica en la formación de distintos tipos de humus.

El tamaño de los agregados (heces de invertebrados) se indica con el prefijo de 'micro' (<1 mm), "meso" (4.1 mm) y 'macro' (> 4 mm). La presencia o ausencia de rastros de actividad de la fauna en los horizontes se describe mediante sufijos 'zo' y 'noz', respectivamente. Esta clasificación flexible de los horizontes y perfiles permite una amplia variedad de formas de humus que se describirá y etiquetado, incluso cuando nuevas para la ciencia. (J.F. Ponge y Sbrenna, G.)

5.3.2.4. Funciones del humus en los ecosistemas.

<ul style="list-style-type: none"> • Es un factor importante para la agrupación de especies: <ul style="list-style-type: none"> ○ Aporta los nutrientes, refugio, contenido de agua, para la mesofauna edáfica, los organismos simbióticos etc. ○ Es banco de semillas permanente del suelo, y en consecuencia para las comunidades vegetales (Aubert et al., 2005; Mobaied et al, 2012; Morris y Blackwood, 2007; Ponge 2009, Ponge et al, 2010).
<ul style="list-style-type: none"> • Forma parte de la memoria bosque ya que conserva la información durante mucho tiempo con respecto a la capa de campo (Bardgett et al., 2005; Galvan et al., 2008; Ponge et al, 1999);
<ul style="list-style-type: none"> • Contribuye al reciclado de la MO (Horwath, 2007; Ponge et al., 2006; Stevenson, 1994).
<ul style="list-style-type: none"> • Permite establecer la conformación de redes tróficas: El suelo sostiene una red trófica muy compleja cuyo funcionamiento resulta en último término en el reciclaje de la MO y el ciclo de nutrientes. Así establecemos que: <ul style="list-style-type: none"> ○ Los consumidores primarios de esta red trófica son los microorganismos (bacterias y hongos) que descomponen y mineralizan sustancias orgánicas complejas (ver Gallardo et al. 2009). Los microbios son con gran diferencia los miembros más abundantes y diversos de esta red trófica, (Torsvik et al. 2002). ○ Los consumidores secundarios y de niveles superiores son los protozoos y muchos animales de tamaño variado que cohabitan con los microbios, alimentándose de ellos y dispersándolos a través del suelo. La manera más simple de clasificar a los animales del suelo es hacerlo en función del tamaño de su cuerpo. ○ La microfauna incluye a los invertebrados más pequeños (ancho del cuerpo < 0,2 mm), fundamentalmente nematodos y la mayoría de los ácaros, que o bien ingieren microorganismos o metabolitos microbianos o forman parte de redes tróficas de microdepredadores. ○ La mesofauna (invertebrados de tamaño medio, con una anchura corporal entre 0,2 y 10 mm) muy diversa taxonómicamente (incluye muchos anélidos, insectos, crustáceos, miriápodos, arácnidos y otros artrópodos) que funcionan como transformadores del mantillo vegetal, e ingieren una mezcla de MO y microorganismos. Además de digerir parte de este material generan importantes cantidades de heces que sufrirán un ataque microbiano posterior debido a las condiciones favorables de humedad y al mezclado intenso que tuvo lugar durante su paso a través del intestino. Posteriormente, otros invertebrados pueden reingerir estas deyecciones (coprofagia) además de asimilar una nueva serie de sustratos que han quedado disponibles como consecuencia de la reciente actividad microbiana. En ocasiones estos depósitos fecales pueden acumularse y llegar a formar el horizonte H de algunos tipos de humus. ○ Por último la macrofauna, formada por los invertebrados más grandes (ancho corporal > 1 cm), incluye fundamentalmente a las lombrices de tierra, junto con algunos moluscos, miriápodos y distintos grupos de insectos.

Todos estos organismos ocupan varios niveles tróficos, de forma que algunos se alimentan fundamentalmente de microbios (microbívoros), otros de MO en descomposición (detritívoros), otros de una mezcla de MO y microbios (microbi-detritívoros), mientras que otros son carnívoros o pueden ocupar distintos niveles tróficos (Sampedro y Domínguez 2008).

Algunos autores han propuesto que en las redes tróficas detriticas existe un rango continuo de estrategias de alimentación que va desde la microbivoría pura hasta la detritivoría pura (Scheu 2002), aunque su estructura trófica y la utilización específica de los recursos en ellas todavía no se conocen bien. Por ejemplo, todavía no sabemos con certeza dónde obtienen la energía las lombrices (MO en descomposición, microorganismos, microfauna o una combinación de todos

ellos).

Las lombrices pueden utilizar diferentes estrategias de alimentación, desde mecanismos no selectivos en los que engullirían todo el suelo, hasta estrategias selectivas de apacentamiento (*grazing*), y parece que tienen la capacidad de obtener energía tanto de fuentes de carbono vivas como muertas (Domínguez et al. 2003; Aira et al. 2008).

5.3.2.5. Beneficios de la materia orgánica del humus

<ul style="list-style-type: none"> El humus puede retener el equivalente de 80-90% de su peso en agua, y permite:
<ul style="list-style-type: none"> El mantenimiento de la capacidad del suelo para soportar las condiciones de sequía y las inundaciones,
<ul style="list-style-type: none"> Satisfacer la necesidad de agua de sus poblaciones colonizadoras
<ul style="list-style-type: none"> Regular la concentración iónica y la capacidad osmótica de la solución del suelo, evitando que alcancen niveles de toxicidad metabólica y/o de actividad osmótica negativas tanto de componentes inorgánicos como orgánicos solubles.
<ul style="list-style-type: none"> El humus, al tener un comportamiento coloidal conjunto, aumenta la capacidad del suelo para almacenar nutrientes y reducir su lixiviación por lluvia o riego.
<ul style="list-style-type: none"> Los procesos de transformación y mineralización que convierten la MO en un conjunto de compuestos relativamente estables (humus), permite la alimentación (en su caso) y la nutrición simultánea de todas las poblaciones que conforman la edafo-bio-diversidad de cada suelo, manteniendo a sus poblaciones con un n° alto y niveles de actividad saludables en el suelo. En la medida que se cambia parcialmente esta característica nutricional universal, se inician procesos de sucesión entre especies y de formas asociadas (biofilms, líquenes, micorrizas...).
<ul style="list-style-type: none"> Durante el proceso de humificación, las bacterias, los hongos y los intestinos animales aportan compuestos (glicoproteínas, exo y mucopolisacáridos etc.) y abandonan estructuras (glomalin) y contenidos citosólicos (melaninas), algunas con capacidad adherente, que permite la organización y estabilidad de las partículas órgano-minerales del suelo en agregados. Esto le da al suelo una buena estructura y permite una mejor circulación y recambio de gases y retención y movilidad del agua capilar (descendente y ascendente).
<ul style="list-style-type: none"> El color oscuro de humus (generalmente de color marrón oscuro o negro) ayuda al calentamiento de los horizontes superficiales de suelos fríos en la primavera (no más allá de 10 cm) y a la refrigeración de los mismos cuando sube la temperatura, al facilitar el movimiento ascendente del agua por capilaridad, ya que su cambio de estado (de líquido a vapor) genera un descenso térmico de 4 °C.
<ul style="list-style-type: none"> La estructura y el espacio poral derivado, permiten que los cambios térmicos día/noche faciliten la renovación de gases y la adecuación de la relación O₂/CO₂, que condiciona la oxia, hipoxia o anoxigenia de cada ámbito de colonización del suelo, lo que permite la distribución de especies, diferenciadas metabólicamente.
<ul style="list-style-type: none"> Las sustancias tóxicas como metales pesados pueden enlazar a humus lo que impide una redistribución mayor en el conjunto del ecosistema más amplio.

6. LA ESTRUCTURA TEXTURAL DEL SUELO: NUEVO PUNTO DE PARTIDA

6.1. Introducción: Evolución del concepto de “Estructura”

En 1964, Brewer establece el término estructura como “la constitución física del material del suelo expresado como el tamaño, la forma, organización y grado de desarrollo de las partículas primarias y los espacios vacíos, en unidades estructurales formadas natural y artificialmente” *Brewer, (1964)*. *Henin, (1976)* la generaliza como “la organización espacial de los constituyentes del suelo”, y *Dexter (1988)* la complica “es la heterogeneidad espacial de los diferentes componentes y propiedades del suelo”, definición que se acomodaría a los diferentes aspectos de la estructura, que se manifiestan en las distintas escalas espaciales. Así observa la organización de las partículas coloidales de arcilla en un flóculo, la organización de los terrones en la superficie del suelo y la variabilidad de la compactación del suelo en distintos puntos.

Avnimelech (1986) considera a la estructura como una función compleja que implica cohesión y adhesión entre las partículas y que supone también una disposición y orientación geométrica de estas, así como su estabilidad bajo condiciones variables de humedad y compactación. La Soil Taxonomy, por su parte, establece que el término estructura es “la agregación de las partículas primarias en partículas compuestas o agregados, que se encuentran separados de otros agregados adyacentes por superficies de debilitamiento”. Sin embargo, estructura y agregación son cosas diferentes.

Otro enfoque de la estructura hace referencia a la geometría de los espacios porosos (*Greenland y Hayes, 1978; Hamblin, 1985*) dada la importancia que tiene la forma de asociación de las partículas, sobre todo las de mayor tamaño, en la organización del espacio poral. Esta concepción permite la creación de un sistema jerárquico de organización basado en las formas de agregación de los suelos.

Ahora bien, si el término estructura abarca el hecho agregacional, a los tres criterios de caracterización establecidos por *Martin et al (1955)*:

- a) **Tamaño y forma** de los agregados individuales.
- b) **Configuración y organización** de los agregados “in situ”.
- c) **Estabilidad.**

Por lo expuesto anteriormente se deberían de añadir al menos, un cuarto, relacionado con la presencia de la quimio-diversidad orgánica (cuando esté presente) y un quinto, asociado a la participación biológica que permite convertir a estas formas agregacionales en un ecotopo, o al menos, en un nicho biológico.

Ambos añadidos aceptan que todos los seres vivos que desarrollan su actividad en el suelo, utilizan el espacio poral como una suerte de refugio para sus predadores específicos de tamaño mayor, permitiendo de esta forma, entre otras cosas, la acumulación de enzimas específicos localizados en torno a sus productores, y de los nutrientes resultantes de la degradación de la MO bruta que precisan, y también, de una forma cercana, la resiliencia biológica.

Es por ello que, dada la extraordinaria edafo-quimio-diversidad participante en la agregación, responsable de alguna forma del mantenimiento de la edafo-bio-diversidad, la construcción de agregados, repercutirá de forma directa en la naturaleza, propiedades y comportamiento de cada tipo, que será específico de la comunidad biológica que la genere.

De esta forma la presencia de agregados formados por actores específicos, facilitará los procesos de asociación entre ellos, y también modificará el concepto de “pasividad” y “direccionalidad” de los procesos que las leyes físicas y químicas imponen (comúnmente aceptadas), al intervenir seres vivos, cuya actividad viene gobernada por otras leyes, cercanas a la biología, ecología y medioambiente.

Si además, agregación y estructuración no son sinónimos y sus diferencias son de concepto, no de matiz, la enseñanza de la Edafología, debe de participar en una renovación y clarificación de este concepto tan importante, de tal forma que atienda a las diferencias que tienen sus componentes, tanto en su origen como en su composición y propiedades, e incrustar en este proceso, y de forma decidida, la participación activa del factor biológico de formación de suelos.

6.1.1. Concepto de estructuras textural y agregacional

Si se establece como concepto básico del proceso de estructuración (que conduce a la formación de estructuras en el suelo) se contemplan dos mecanismos de desarrollo:

- con fundamento físico y químico, y factores ambientales a partir exclusivamente de componentes texturales e iones inorgánicos, que da lugar a estructuras texturales,
- con fundamento órgano-biológico, donde además de los componentes y estructuras texturales de pequeño tamaño, participa la edafo-bio-diversidad con su actividad (fisiológica, metabólica y enzimática) y con los compuestos orgánicos (edafo-químio-diversidad) derivados de su organización y sus propiedades funcionales intrínsecas, que da lugar a lo que llamaremos estructuras agregacionales o bio-estructuras.

Son pues, dos procesos con fundamentos distintos, aunque no excluyentes, en los que participan distintos componentes y generan consecuentemente productos diferenciados, como se aprecia claramente en la Fig. 6.1.



Fig. 6.1 Visualización de las diferencias morfológicas de las estructuras texturales y agregacionales

En este mismo sentido Gobat (2013) ya apoya la existencia de dos tipos de estructuras diferenciadas: las **mecánicas**, que se generan bajo la acción de factores abióticos (ciclos de humectación/desección, gelificación/coagulación) y las **construidas**, que lo son por factores bióticos (raíces, fauna...).

Ciertamente, los agregados presentes en un suelo, son el resultado de la combinación de ambos tipos o categorías de factores, pero por fines didácticos y de Innovación Educativa se separarán, en esta Tesis Doctoral, ambas estructuras (textural y agregacional) y serán presentadas en apartados separados para dar al proceso de agregación el sentido biológico y el respeto ingenieril que se merecen.

En este sentido, la estructura del suelo, en sus dos vertientes, se considera un indicador que proporciona información acerca de la capacidad de este medio para funcionar en su calidad de componente básico del ecosistema. El suelo, como cuerpo poroso, interviene en el transporte de líquidos, gases, calor; además, influye en procesos físicos, como la infiltración, aireación y erosión (Topp *et al.*, 1996). Las formas de estructuración del suelo, integran propiedades edafológicas (físicas, químicas y biológicas) que sin ser fáciles de medir, son sensibles a variaciones del clima y gestión; detectan cambios en el suelo como resultado de la degradación antropogénica (Seybold y Herrick, 2001).

Así expuesto, la estructura, en su doble vertiente, es una excelente herramienta para evaluar la calidad del suelo (Cammerraat e Imeson, 1998). El estudio de la variabilidad espacial de la estructura del suelo, forma parte de unidades integrales que involucran en su formación, patrones homogéneos de clima, suelo, vegetación y geomorfología (Boix-Fayos *et al.*, 2001).

En una primera fase nos introduciremos en el ámbito de las formas de asociación menores, en las que no participan ni la MO, ni la biodiversidad, quedando excluidas sus propiedades y capacidades asociadas. Estas se incluirán en la sección 7, junto a las organizaciones mayores, que dan forma definitiva a la estructura agregacional tal y como funcionalmente se contempla en su primera figura (Fig. 7.1).

6.1.2. ¿Qué se entiende por estructura del suelo?

Brewer (1964) define la estructura como “constructo físico del material del suelo” expresado por el tamaño, la forma, organización y grado de desarrollo, a partir de las partículas primarias y los espacios vacíos, en unidades de estructura, formadas natural o artificialmente.

La forma de ensamblaje en que las partículas individuales (primarias) de arenas, limos y arcillas se asocian (reordenación y organización) dando paso a una configuración específica que se llaman partículas “compuestas” migas o “crumbs” (Fig.6.2) que dan paso a "las estructuras más básicas del suelo" (estructuras texturales) las cuales, a su vez, son capaces de generar nuevas asociaciones mayores (peds) y apodando al proceso como de estructuración textural.

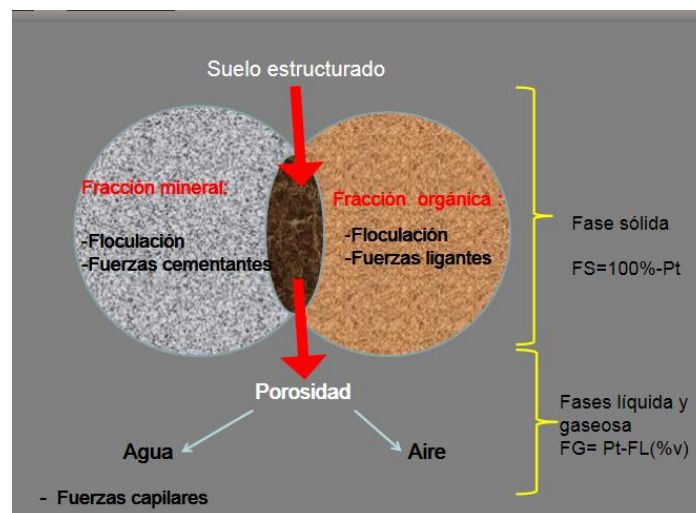


Fig. 6.2. Las migas o crumbs son partículas estructurales individuales de arenas, limos y arcillas, que se agrupan y unen formando granos esféricos pequeños. Se encuentran normalmente en el horizonte A del perfil de un suelo. Las estructuras texturales se conforman en los horizontes B- La porosidad asociada a estas estructuras permite la renovación de gases y el paso del agua (regulado por fuerzas capilares).

Avnimelech (1986) considera la estructura como una función compleja que implica cohesión y adhesión entre partículas argílicas, conlleva una disposición y orientación geométricas, y produce una estabilidad específica, dependiente de las condiciones variables de humedad y

compactación.

Dado que la litología y el relieve influyen en numerosas características edáficas y micro-climáticas, determinantes en la agregación del suelo (textura, humedad, exposición, inclinación), es necesario, para el estudio de esta variable, considerar unidades relativamente homogéneas, en términos edafo morfogénicos.

Ya, al nivel de estructuras texturales (o mecánicas) (Fig.4.2), se las considera como el resultado de un proceso edafológico, que contribuye a la fertilidad, pues reduce la erosión del suelo y media en el intercambio y renovación de gases, la infiltración de agua y el ciclo de nutrientes (Oades, 1984; Six et al, 2004; Spohn y Giani, 2011).

También bajo el prisma ecológico, “el mantenimiento de una estructura, aunque sea textural, es condición “sine qua non” para un adecuado crecimiento de las plantas, aunque la experiencia nos diga que los enarenados son también un excelente soporte productivo y no precisan de esta condición edafo-estructural y la formación de costras impide la emergencia de las plántulas.

Pero hagamos oídos sordos a los conocimientos derivados de la Química Agrícola.

Dexter (1988) define la estructura como la heterogeneidad espacial de los diferentes componentes o propiedades del suelo. Para dicho autor, esta definición se acomodaría a los distintos aspectos de la estructura del suelo que se manifiestan en diferentes escalas.

Por lo tanto, la organización de las partículas coloidales de arcilla en flóculos, la organización de terrones en la superficie del suelo, las cavidades formadas por disolución, las grietas producidas en verano en los vertisoles y la variabilidad de la compactación del suelo en distintos puntos, son aspectos de la estructura textural.

Si aceptamos por principio, que éstas se forman por acciones abióticas, y sus agregados, a partir de componentes de la fragmentación o gelificación de un material geológico masivo, los procesos de asociación de las partículas dependerán de una variedad de agentes de unión que interactúan, estructurando, simultáneamente a diferentes escalas espaciales (Tisdall y Oades, 1982; Six et al, 2004; Bronick y Lal, 2005).

Estas estructuras se pueden apreciar a simple vista en los suelos secos. Su composición y organización van a depender básicamente de la abundancia relativa de las partículas y de las propiedades de sus minerales arcillosos.

Para definir la estructura del suelo, lo normal es usar los términos de:

- **grado** (grado de agregación),
- **clases** (% de tamaño)
- **tipo de agregados** (forma).

La conformación **estructuras texturales**, al ser un proceso que responde a acciones específicamente químicas o físico-químicas, tienen lugar preferentemente en los horizontes B de los suelos naturales y se da en el epipedón de muchos suelos agrícolas mal manejados.

En un mismo suelo se pueden encontrar diferentes clases de estructuras texturales, que se tendrán que describir de forma separada.

En los párrafos siguientes se explican brevemente los diferentes términos que se usan más comúnmente para describir los tipos de estructura textural.

Para visualizar lo anteriormente descrito, en suelos inorgánicos, apreciamos (Fig.6.3)

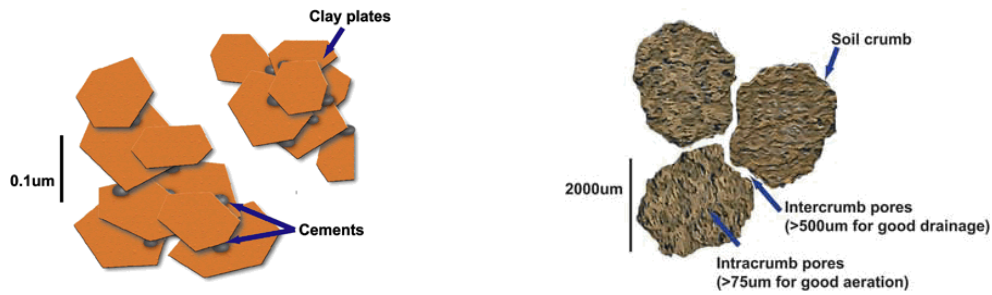


Fig. 6.3. Partículas minerales libres y asociadas (crumbs)

De la estructura del suelo se dice que su desarrollo ocurre (o puede ocurrir) en un marco de tiempo geológico y/o agrario. De forma natural, la estructura textural formada es dura, pero frágil, y se ve afectada por los cambios en el clima, la vegetación, la actividad biológica y la manipulación antrópica.

En comparación, las acciones que conducen a la formaciones de estructuras agregacionales, en sí mismas o derivadas de la actividad metabólica y de la actividad biológica, incluida la vegetación y la edafofauna, no cumplen con esa premisa de marco de “tiempo geológico”.

Estaremos hablando de tiempos cortos, propios del ciclo de vida de los seres vivos que conforman la edafo-bio-diversidad o de fracciones de los mismos: tiempo de retención de los alimentos en el tracto intestinal, desarrollo de hifas, formación y desaparición de biofilms, periodo de actividad radicular (rizodeposición) en plantas, etc... Su trabajo temporal y trabajoso (Fig. 6.4), y su muerte conllevan también una degradación de la misma.

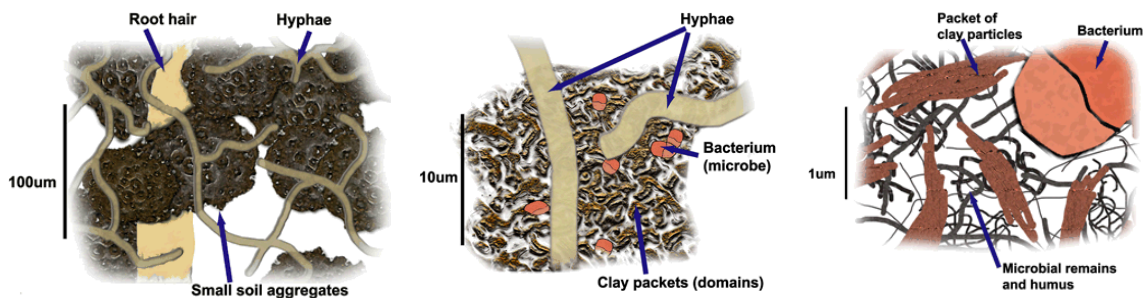


Fig.6.4. Variadas formas de colonización y tiempos biológicos, variables según quien sea el ser vivo que interviene.

6.2. La alteración de la roca madre.

A la hora de describir en el campo la morfología de un perfil, la primera de las propiedades que se determina es la textura de los diferentes horizontes del mismo (a veces mm. a mm. dentro de un mismo horizonte), que es una característica que no cambia significativamente con el tiempo (propiedad).

Como tal, proporciona al científico una idea de los diferentes factores y los procesos que han dado lugar a su formación, cuyas líneas maestras se describen en la Fig. 6.5.

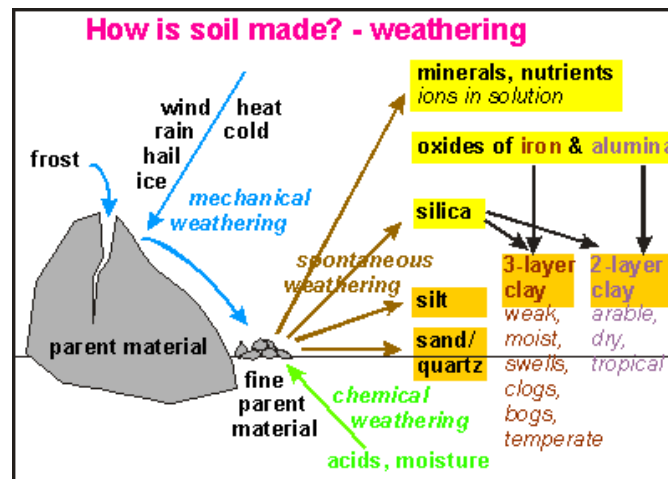


Fig. 6.5. Alteración de la Roca Madre (J Floor Anthoni (2000))

Las grandes fracciones de la roca madre se fracturan por infiltración del agua de lluvia, que cuando forma hielo, incrementa su tamaño y rompe. También por la contracción y dilatación de los materiales que la componen y la acción erosiva de las partículas transportadas por el viento (alteración mecánica). Así aparecen fracciones de variados tamaños que componen el material parental, a partir del cual se puede formar un suelo

Las acciones físicas que determinan la **fragmentación** del suelo son:

- **Tensiones** generadas por la desecación: son acciones físicas asociadas a los fenómenos de hinchamiento y contracción de arcillas del tipo esmectítico.
 - Cuando se seca el suelo, aparecen tensiones, por contracción de las mismas, que van a producir la ruptura de aquellas cuando son más fuertes que las uniones entre los elementos que las mantienen unidas entre sí.
 - De esta forma aparecen grietas.
 - Con el tiempo aparecen en el suelo agregados minerales de bordes bastante angulados cuya formación se consigue por alternancia de periodos de humectación (hinchamiento) y desecación (contracción) (Fig. 6.6).
- **Gelifractura:** Ocurre en la superficie del suelo cuando se solidifica la solución acuosa (en forma de gel) y hace estallar a las agrupaciones de partículas.
 - Ese estallido conduce a la formación de agregados más pequeños e independientes.
- **Labor agrícola:** Los utensilios de labranza fragmentan el suelo, dando paso a reorganización del componente mineral y con ello a nuevos agregados.

Es también muy activo en este proceso de fragmentación el *Sistema radicular* (correspondiente al factor biológico de formación de suelos): Durante el desarrollo vegetal las raíces generan fuerzas de presión que comprimen a su entorno edáfico. Estas interfases suelo/raíz sufren ciclos de humectación y deshidratación, que generan tensiones y rupturas.



Fig. 6.6. Imagen de estructuras texturales formadas por hinchamiento y contracción de las arcillas

6.2.1. Los resultados de la fragmentación, la génesis de las partículas minerales.

Según el tamaño de las partículas liberadas por los procesos asociados a la meteorización de la roca madre (R), reciben el nombre de arenas, limos y arcillas, y su distribución porcentual en peso seco define la textura del suelo (la cantidad en % de arcilla, limo o arena que están presentes en un suelo, horizonte o capa).

Por alteración, fundamentalmente química, y mediada por otros factores ambientales que impiden alcanzar situaciones de estado estacionario, las arcillas sufren una pérdida total o parcial de sus componentes químicos, que, o dan paso a los oxihidróxidos de Fe, Al y Mn y/o conforman sus mezclas en la solución del suelo (si son solubles), por evolución química. Como componentes predominantes nos encontramos con los indicados en las Figs. 6.7. y 6.8. Estas partículas, mineralógicamente o morfométricamente son:

Fig 6.7. Clases de minerales principales en los fraccionamientos texturales

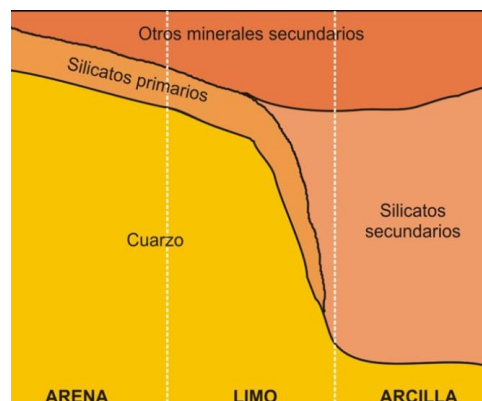


Fig. 6.8. Imagen de las fracciones y su tamaño
(www.online-sciences.com/wp-content/uploads/2014/07/The-soil-type.jpg)

Tras todo lo expuesto se da paso a una descripción somera de cada fracción, recalcando a los

alumnos que los componentes texturales son agrupaciones generadas según el tamaño de partícula, y no otra consideración física o química:

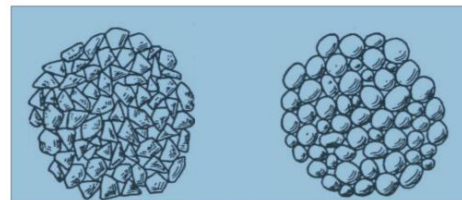
a) 0,02 mm < Arenas < 0,2 mm

El tamaño de partícula de esta fracción varía entre 0,02 mm y 0,2 mm (arena fina) y entre 0,2 mm y 2,0 mm (arena gruesa). Su tamaño varía dependiendo del tiempo de exposición a la intemperie. Generalmente son de forma angular y, como consecuencia, tienden a encajar de forma semejante a su disposición natural.

Debido a su tamaño, las arenas son visibles a simple vista, y tienen un tacto áspero. Al manifestar pocas fuerzas de atracción entre los granos individuales, las partículas de arena conforman en el suelo un empaquetamiento suelto y con huecos de gran tamaño.

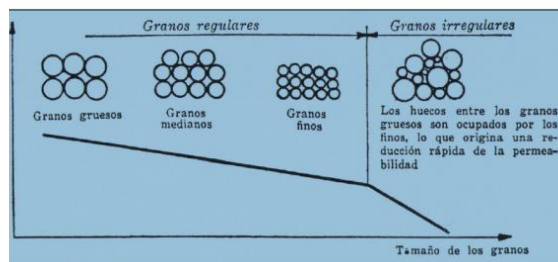
Los granos más gruesos suele contener varios minerales, aunque, en general el mineral dominante sea el cuarzo (SiO₂). Estos granos individuales no presentan mucha actividad superficial (medida en capacidad de intercambio catiónico y/o adsorción de agua y gases) (Fig. 6.9) dado su bajo nivel de superficie específica.

Fig. 6.9. La forma de los granos permite establecer el comportamiento probable de la arena. Las arenas presentan granos de formas esférica, angulara e irregular, dependiendo de la intensidad de la erosión por rodamiento.



Por ello, el agua pasa fácilmente a través del perfil de un suelo arenoso (Fig. 6.10). En otras palabras, un suelo con textura arenosa o franco-arenosa ofrece un drenaje bueno y profundo. Esto puede ser particularmente problemático en las zonas de regadío. Cuando las arenas se asocian con arcillas, la infiltración se reduce claramente al obstruirse parcialmente los poros.

Fig. 6.10. Se dice que un material es permeable si deja pasar a su través una cantidad apreciable de fluido en un tiempo dado, e impermeable si la cantidad de fluido es despreciable. La porosidad que presentan las arenas depende de la forma, el tamaño y la disposición de las mismas en un horizonte de suelo. Cuando hay mezcla de tamaños, (con presencia de arenas muy finas), la permeabilidad se reduce rápidamente.



La arena debe de ser cohesiva hasta un grado de unión suficiente. Tanto el contenido de agua como el de arcilla afectan a la propiedad de cohesión.

La hidratación y deshidratación del espacio inter-laminar son propiedades de moldeo y su importancia es crucial en los distintos usos industriales.

La absorción de agua en el espacio inter-laminar tiene como consecuencia la separación de las láminas, dando paso al hinchamiento. Este proceso depende del balance entre la atracción electrostática catión/lámina y la energía de hidratación del catión.

A medida que se intercalan capas de agua y la separación entre las láminas aumenta, las fuerzas que predominan son de repulsión electrostática inter láminas, lo que contribuye a que el proceso de hinchamiento pueda disociar completamente unas láminas de otras.

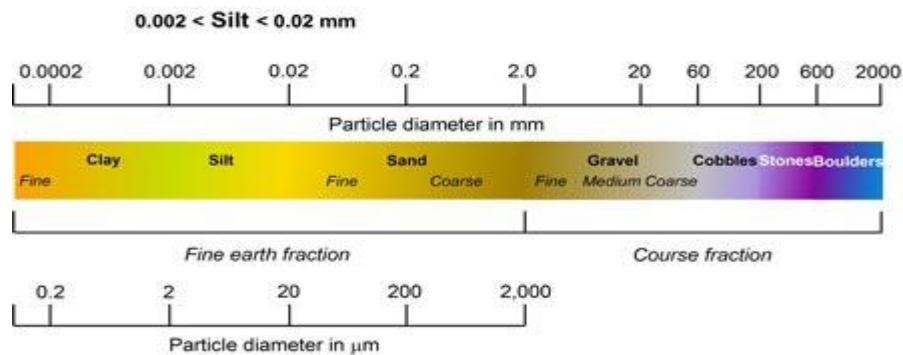
En resumen, la naturaleza relativamente inerte de granos de arena plantea tres consecuencias:

- a) Se consideran no cohesivas y por tanto no se pegan entre sí, pero se adhieren a otras partículas del suelo.
- b) Pueden retener muy poco de agua, (muy baja superficie activa) por lo que las texturas arenosas (por ejemplo, arena limosa) son sensibles a la sequía.
- c) Las partículas de arena tienen una baja capacidad para retener nutrientes inorgánicos por lo que en los suelos agrícolas se precisa de grandes cantidades de fertilizantes.

Sin embargo, las arenas calizas tienen la posibilidad de entrar en solución, a un pH que es coincidente con el agua de lluvia (en torno a 5).

b) 0,002 mm < Limos < 0,02 mm

La distribución del tamaño de partícula de la fracción de limos se encuentra entre 0,002 y 0,02 mm. En este rango de tamaño se encuentra un conjunto de minerales silicatados similar al de la arena. Como tal, estos sedimentos son llamados microarenas en el ámbito constructivo.



Estas partículas de suelo, de tamaño mediano, tienen una mayor capacidad para retener el agua dentro de los espacios vacíos más pequeños que existen entre las partículas de limo tamaño individual. Así, el cieno presenta una mayor capacidad de almacenamiento de nutrientes vegetales.

La capacidad de los sedimentos para contener más nutrientes es atribuible al hecho de que muchas partículas de limos son minerales primarios. Debido a su tamaño, más pequeño, y mayor área de superficie activa que las arenas, los minerales de tamaño de limo son más fácilmente alterables.

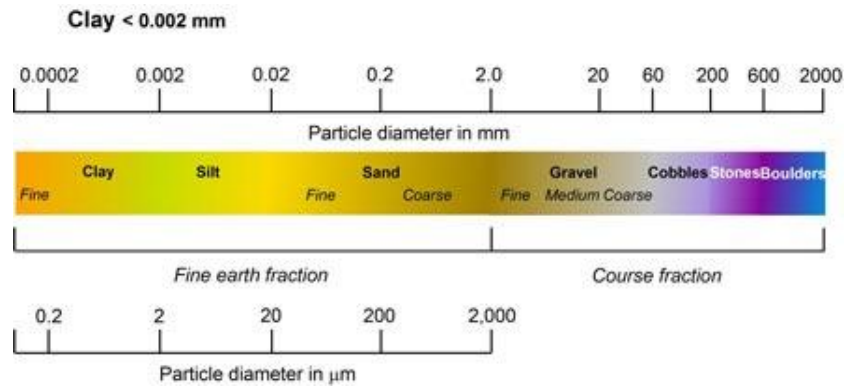
Otro subproducto de meteorización es la transformación de los minerales primarios (es decir, partículas de tamaño de limo) en partículas de inferior tamaño (arcilla y minerales de silicato secundarios). Estos minerales de silicato secundarios (por ejemplo, caolinita, esmectita, illita) tienen una mayor capacidad de retención de nutrientes y almacenamiento de agua (ver Fig. 6.7).

El tamaño y la fertilidad latente de partículas de tamaño de limo, son las principales razones por las que el limo es un componente ideal de un suelo de cultivo. El limo en el suelo hace que sea suave o "harinoso" al tacto en los suelos con roca madre caliza.

Cuando los geles de oxihidróxidos de Fe y Al sufren una desecación parcial también forman fracciones de limos, en un proceso edafológico de agradación.

c) Arcillas < 0,002 mm

Su rango de tamaño de partícula es inferior a 0,002 mm. Con partículas de menos de 0,0002 mm considerado como arcilla fina. Su tamaño, las confiere un comportamiento coloidal y tienen una gran capacidad para absorber agua y retener nutrientes.



La fracción de arcillas abarca a las micas, minerales secundarios aluminico-silicatados (caolinita, esmectita, ilita) y otros minerales secundarios como los sesquióxidos (oxihidróxidos de Fe y Al).

El tipo de mineral arcilloso, encontrado en un suelo dado, está condicionado por los factores formadores de suelo, fundamentalmente el material parental y el clima. Con respecto al clima, los silicatos o arcillas aluminico silicatadas se localizan principalmente en altitudes medias, (Fig. 6.11) mientras que los sesquióxidos y oxihidróxidos e hidróxidos de Fe y Al lo hacen mayoritariamente en zonas tropicales.

El lavado que sufren las arcillas, para separarse por los métodos habituales de reconocimiento de la textura, pueden dar lugar a cambios en el aspecto y en el comportamiento físico-químico de las mismas. (Fig. 6.12)

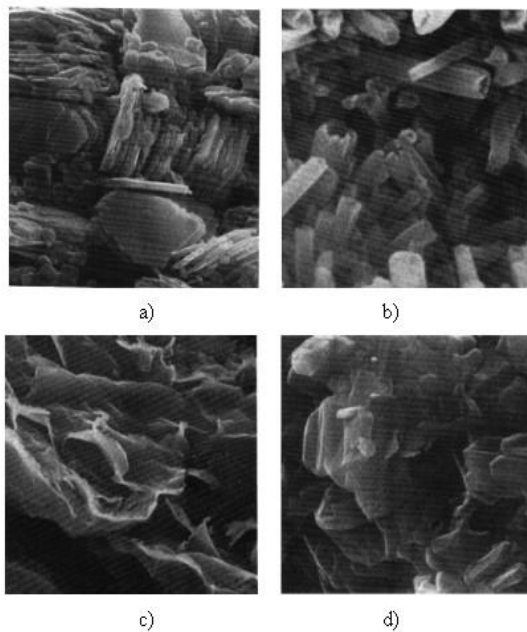


Fig. 6.11. a) Caolinita. b) haloisita c) montmorillonita d) ilita (Mitchell, 1993; Torvey, 1971)

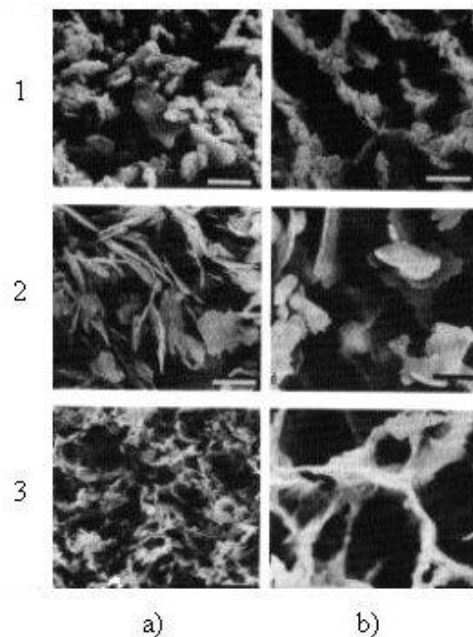


Fig. 6.12. Estructuras comparadas de 1) caolinita, 2) illita y 3) montmorillonita, tras: a) su sedimentación en agua destilada b) después de aplicar una solución de 0.5N NaCl. (Osipov y Solokov, 1978).

Es conocido que la aparición de estas partículas está dentro del contexto de los denominados procesos de alteración, en los que factores climáticos, como los ciclos térmicos y de humedad tienen mucho que ver. Este proceso, en el que la meteorización es su referente, nos permite clasificar a los suelos en jóvenes, maduros y envejecidos. De la misma manera se puede hacer un seguimiento de la presencia de los óxidos de Fe y Al, como consecuencia de la alteración

total de un conjunto de minerales, y viene determinada su magnitud particular por la sensibilidad o resistencia de aquellos a los procesos de alteración bajo unas condiciones determinadas (Fig. 6.13).

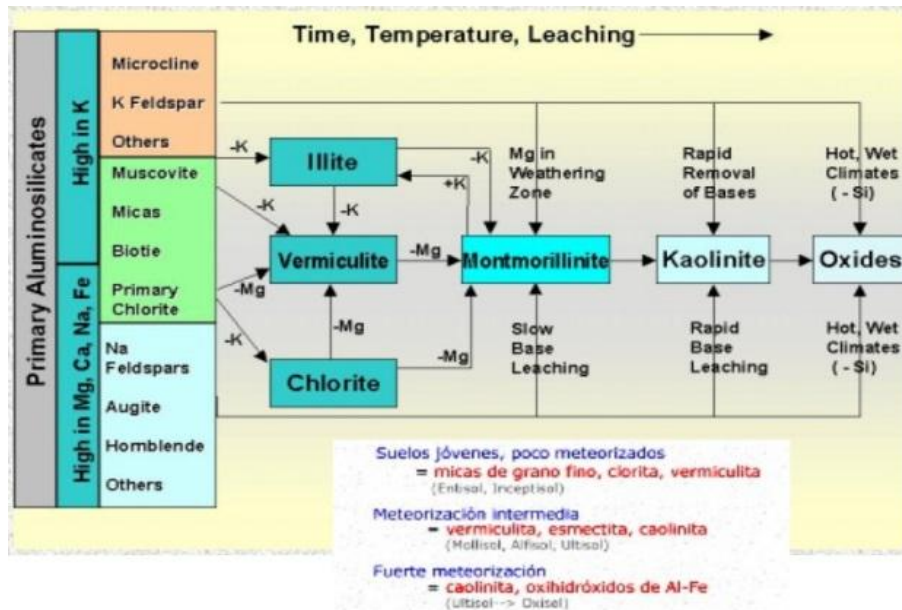


Fig. 6.13.. Proceso de alteración y procedencia de los óxidos
(<http://faculty.plattsburgh.edu/robert.fuller/370%20Files/Week6Mineralogy/clayformation.JPG>)

d) Óxidos de Fe y Al

El origen de las cargas de estos coloides cuya acumulación conduce a la formación de suelos con “carga variable” se relaciona en la tabla 6.1.

Tabla 6.1. Fuentes de la carga en los coloides del suelo (arcillas y óxidos)

<p>Cargas constantes (procedentes de sustitución isomórfica)</p> <p>Cargas negativas:</p> <p>Sustitución de iones de carga menor por otros de carga más alta (Mg²⁺ por Al³⁺) (Al³⁺ por Si⁴⁺)</p> <p>Cargas positivas:</p> <p>Sustitución de iones de carga mayor por otros de carga más baja (Al³⁺ por Mg²⁺) (Al³⁺ por Fe²⁺)</p>
<p>Carga Variable, dependiente del pH (asociada con grupos -OH)</p> <p>Cargas negativas:</p> <p>>Al-OH + OH⁻ ↔ Al-O⁻ + H₂O (el OH también puede proceder de un compuesto orgánico).</p> <p>Cargas positivas:</p> <p>>Al-OH + H⁺ ↔ Al-OH₂⁺</p>

La presencia de óxidos e oxihidróxidos de hierro y aluminio son consecuencia de los procesos de alteración “a término” de las arcillas aluminico silicatadas, y neoformación subsiguiente, e influyen de forma decisiva en los suelos donde el proceso ocurre. Estos minerales se presentan en partículas muy pequeñas (cristalizadas o no) y se pueden agregar, dispersar a través del suelo o revestir a otros minerales.

Los óxidos de hierro y aluminio son productos de neoformación proveniente de la alteración de rocas y suelo, debido a que no se encuentran unidos química o estructuralmente a los silicatos, éstos se encuentran en la forma de óxidos libres.

El hidróxido férrico, $\text{Fe}(\text{OH})_3$, es el resultado directo de la oxidación del hierro ferroso y precipitado que, con el tiempo, es mineralizado. En sentido genético, es importante la correlación de las formas de hierro con distinto grado de cristalización; entre éstas las que se encuentran mayoritariamente en el suelo están en la Fig. 6.14.

Distinguen a los oxisoles: “suelos viejos que se encuentran sobre superficies muy viejas” y a los suelos rojo mediterráneos. Si hay más óxidos que aluminosilicatos y MO, el suelo tendrá carga positiva. Retendrá aniones y estos no serán ni lixiviables ni disponibles.

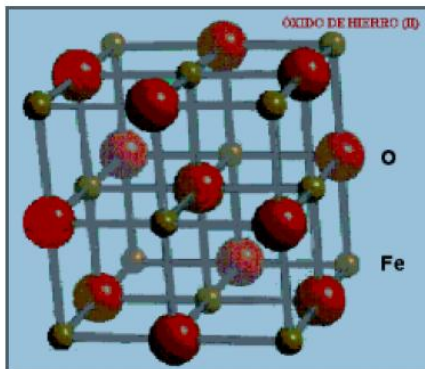


Fig. 6.14. Formas minerales de oxihidróxidos de Fe en suelos (Acevedo et al. 2004)

- oxihidróxido férrico amorfo ($\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot n\text{H}_2\text{O}$)
- maghemita (\bullet - Fe_2O_3)
- lepidocrocita (\bullet - FeOOH)
- hematita (\bullet - Fe_2O_3)
- goethita (\bullet - FeOOH).

Se diferencian entre ellos únicamente en el arreglo espacial de la unidad estructural básica: el octaedro $\text{Fe}(\text{O},\text{OH})_6$ (Lindsay, 1985).

De forma paralela se exponen los óxidos de aluminio (Fig. 6.15)



Fig. 6.15. Formas minerales mayoritarias de oxihidróxidos de Al en suelos (<http://edafologia.ugr.es/rocas/fotos2/bauxi55a.gif>)

Y lo mismo diremos de los derivados pseudomórficos de Al procedentes de la degradación de la biotita (Fig. 6.16).

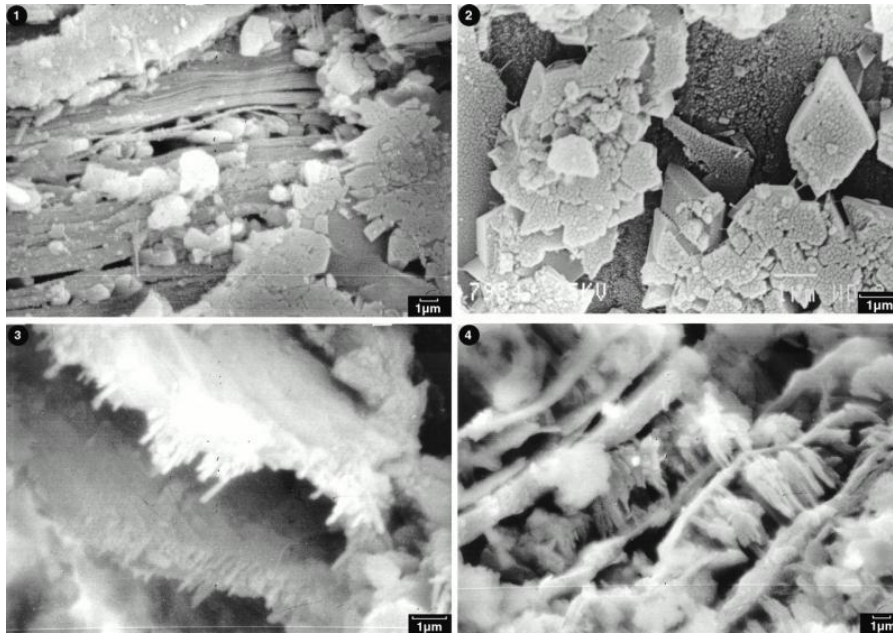


Fig. 6.16. Muestra de los productos pseudomorfos de la alteración de biotita en saprolita (1) productos de alteración en lugares de la superficie y de la intercapa (2) productos prismáticos de alteración en las caras (3) Haloisita tubular que se forma en los bordes de los planos de la biotita al alterarse (4) formación de pseudomorfos de caolinita-gibsitita a partir de la alteración de la biotita (Jolicoeur et al. 2000).

Llama la atención las imágenes obtenidas por microscopía electrónica que nos muestran que ambos óxidos (hematite y haloisita) Fig. 6.17 y Fig. 6.18 por la gran superficie específica que presentan.

También es evidente la semejanza que se observa entre la hematite (Fig. 6.17) y Caolinita e illita (Fig.6.23) y está claro que en situaciones de hidratación su comportamiento elástico es muy similar



Fig. 6.17. Imagen de Hematite al microscopio electrónico

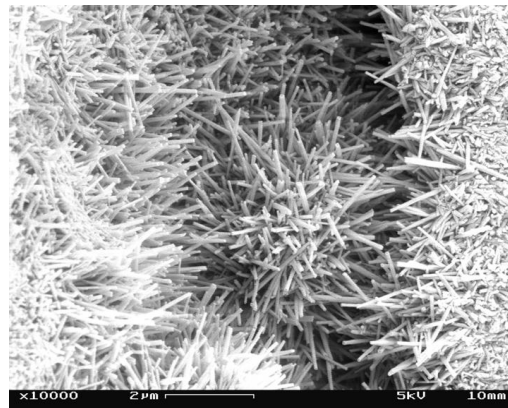


Fig. 6.18. Haloisita (alteración hidrotermal de la andesita)

Fe y Al son los cationes más adecuados para unirse a las cargas negativas de la MO y de las arcillas. Pero Fe y Al tienen el problema de manifestar una elevada capacidad de hidrólisis de sus iones en múltiples formas: policaciones, hidroxidos, oxihidróxidos y óxidos (Theng y Scharpenseel, 1975; Theng, 1976) liberando protones y acidificando el medio.

Los óxidos de Fe predominan en el suelo sobre otros óxidos de metales (Schwertmann y Taylor, 1989). Como consecuencia son los máximos responsables de la carga variable (pH dependiente) en los suelos tropicales y de más del 40% de las arcillas recubiertas por ellos.

La agregación estable en suelos oxidados puede atribuirse a una asociación entre óxidos de hierro y arcillas silicatadas. En general, estas uniones no pueden ser destruidas por fuerzas dispersivas, porque se requiere de una disolución de los óxidos de hierro.

Para la agregación se requiere un contenido de óxidos de hierro muy bajo; estos óxidos reaccionan con las partículas del suelo a través de las fuerzas de Coulomb y no Coulomb. La carga permanente negativa de los silicatos puede interactuar con la carga variable positiva de los óxidos de hierro, facilitando la capacidad de recubrimiento de las arcillas (Fig. 6.19).

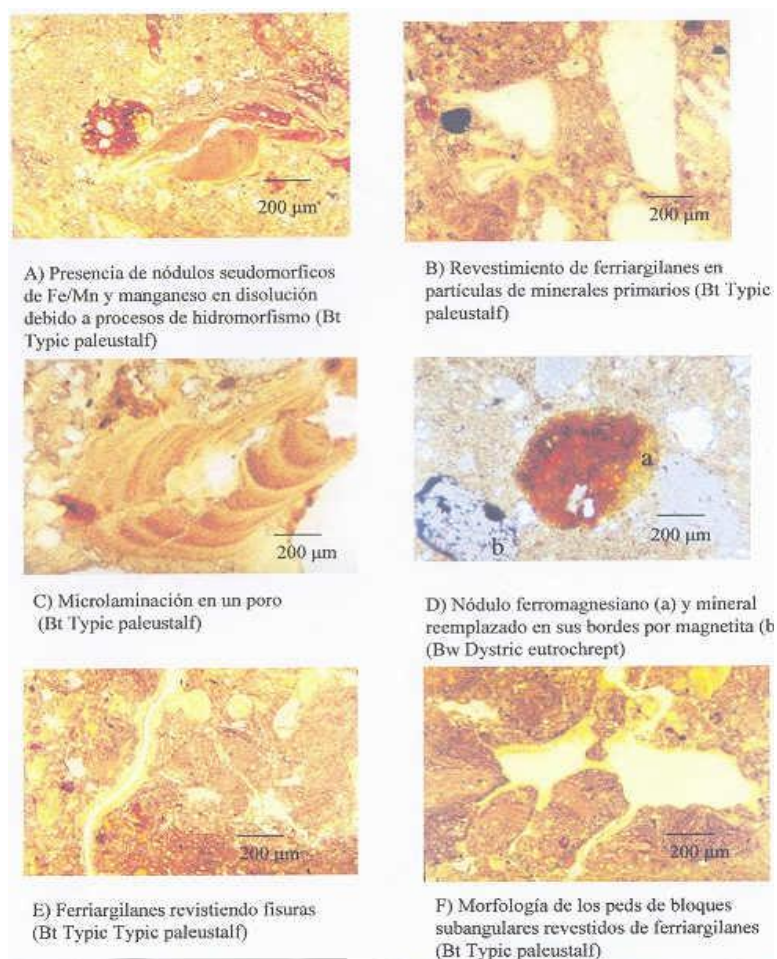


Fig. 6.19 Rasgos micromorfológicos con presencia de óxido de Fe. (Acevedo-Sandoval et al. 2002)

La presencia de los óxidos de hierro en el suelo, en especial depositados como cubierta de las partículas minerales o infiltrados en agregados de arcilla, altera la carga eléctrica, modifica las propiedades de superficie e incrementa la capacidad amortiguadora o tampón del suelo.

Los hidróxidos e hidroprotóxidos de hierro poseen amplia superficie, por lo tanto, en un medio ácido pueden absorber complejos de microelementos y, en un medio alcalino, cargas positivas adsorben aniones

La variación del pH influye en el sistema, directamente en la agregación al incrementar el área superficial de los óxidos de hierro (ferrihidrita > goethita) al disminuir el pH. Sin embargo, policones pequeños de hidróxido de hierro, con carga positiva alta son particularmente efectivos, aunque algunos cationes son estables únicamente a pH bajos.

Se ha demostrado que se requiere de una mayor cantidad de óxidos de hierro en la cementación que en la agregación.

En cementación, los óxidos de hierro desarrollan cristales entre la matriz de las partículas, donde este inter crecimiento del cristal puede conducir a una matriz estable y no dispersa (Childs et al., 1990).

Quizás sea la razón por la que en los estudios sobre estabilidad agregacional se enfatiza más la

influencia de los óxidos de Fe que a los de Al. Pero no parece correcto este énfasis, ya que cuando los óxidos de Al y Fe se encuentran en igual molaridad son los de Al los que agregan más rápido y mejor (*El-Rayah y Rowell, 1973; El-Swaify y Emerson, 1975; Goldberg, 1989; Goldberg y Glaubig, 1987; Krishna Murthi y Richards, 1974*).

Posiblemente el mayor crítico de los óxidos de Fe fue *Deshpande et al. (1964, 1968)*. En 1964, descubre que en suelos que contenían más del 15% en óxidos de Fe, la estabilidad de los agregados en suelos tratados y no tratados era similar y en 1968 añade que los óxidos de Fe eran agentes ineficaces para mantener la estabilidad de los agregados porque aparecen como partículas discretas o libres en los suelos. También indica, en esta línea, que los valores de correlación entre la estabilidad agregacional y el contenido en óxidos de Fe no tenían una significación demasiado elevada, a pesar de que se pueden observar muchas superficies argílicas estuvieren recubiertas por ellos.

La inspección visual es necesaria debido a que los óxidos de Fe tienen la tendencia a formar partículas discretas (*Greenland et al., 1968*), y si se forman agregados pueden no ser estables o continuos (*Quirk, 1978*).

El efecto de agregación de los óxidos de Fe es controvertido y varía con los diferentes suelos. Además, las variaciones están causadas por la diferente cantidad y naturaleza de los óxidos presentes en cada suelo y también por la distinta naturaleza y condiciones en que se desenvuelve su edafogénesis.

Este punto lo ilustra bien *Greenland et al. (1968)* al puntualizar que los suelos investigados por *Deshpande et al. (1968)* eran viejos, fuertemente alterados y bien oxidados, pues contenían óxidos de Fe libre y pequeñas cantidades de Fe activo. Esto explicaría el insignificante efecto de los mismos observado por *Deshpande et al. (1968)*, y sugiere que sus conclusiones no se pueden extender a todas las situaciones.

Los efectos de los óxidos de Fe han sido demostrados por diferentes vías. (*Schwertmann y Taylor, 1989*), por:

- | | |
|----|--|
| a) | La significación de las correlaciones entre el porcentaje de agregados estables al agua y los óxidos de Fe, (<i>Arca y Weed, 1966; Kemper y Koch, 1966; Krishna Murthi y Huang, 1987</i>), |
| b) | Observaciones al microscopio electrónico de los depósitos de óxido de Fe sobre superficies de caolinita (<i>Fordham y Noorish, 1983; Kitagawa, 1983</i>), |
| c) | Dispersión de agregados del suelo, después de extraer los óxidos de Fe con agentes reductores (<i>McNeal et al., 1968</i>), y |
| d) | El efecto de agregación de óxidos de Fe sintéticos aportados. (<i>Kuron y Walter, 1964; Blackmore, 1973</i>). |

Los óxidos de Al se cree que son mejores por tener una estructura planar, más adecuada que la esférica de los óxidos de Fe, (*Goldberg y Glaubig, 1987*), y una estabilidad química mayor (*El-Swaify y Emerson, 1975*).

Los óxidos de Al y Fe estabilizan a los minerales de arcilla por descenso de las concentraciones críticas de coagulación, dispersión y expansión de las arcillas (*Goldberg, 1989*).

La interacción de los óxidos de Al y Fe con las arcillas depende del pH de la solución del suelo:

- | | |
|---|---|
| ➤ | Con bajos pHs, los óxidos precipitan sobre la superficie de las arcillas, y una vez formadas estas asociaciones, se estabilizan a altos pH. |
| ➤ | Con altos pHs, la precipitación por el contrario, separa a las arcillas y a los óxidos como partículas discretas. |

Los óxidos de Fe se precisan más para la cementación en agregados (*Shadfan et al., 1985*). En

cementación, los óxidos de Fe crecen como cristales entre la matriz de las partículas. Esta forma de crecimiento de los cristales da lugar a asociaciones muy estables y no dispersables entre las matrices de partículas (Shadfan et al., 1985). Dado que los óxidos de Al y Fe abundan en suelos y presentan una amplia gama de cristalinidad y tamaño de partícula, plantean un bajo valor de correlación entre sus contenidos y la agregación existente, lo que aparentemente indica que no contribuyen a la agregación (Hsu, 1989).

Solo para interpretar las propiedades de los óxidos, que por tamaño pueden tener propiedades de arcillas se expone el origen de su carga de estar partículas (Tabla 6.2) y

algunas de las **propiedades de los oxihidróxidos:**

- Los óxidos son bastante estables y más resistentes a la intemperie.
- La superficie específica de los óxidos de Fe es extremadamente intrincada y elevada.
- Los óxidos de hierro tienen una alta capacidad de intercambio de aniones (CCA) y cationes (CEC).
- Los óxidos pueden actuar como un pegamento y mantener juntas a otras partículas del suelo.
- La superficie de los óxidos de Aluminio es lisa.
- Los óxidos de aluminio pueden retener nutrientes, como el fosfato y englobar en atmosfera limitada de O₂ a otras partículas (tanto orgánicas como minerales y agua: (Tixotropía), limitando a mínimos su evolución bioquímica).

Tabla 6.2. Bases del orden de afinidad de los cationes por un sólido.

Disminución de la afinidad por el sólido → →					
1.69	1.48	1.33	0.95	0.60	Radio Iónico (A)
0.592	0.676	0.752	1.053	1.667	Potencial Iónico
Cs ⁺ >	Rb ⁺ >	K ⁺ >	Na ⁺ >	Li ⁺	CATION
3.29	3.29	3.31	3.58	3.82	Radio Iónico "hidratado" (A)
0.304	0.304	0.302	0.279	0.262	Potencial Iónico "hidratado"
Disminución de la afinidad por el sólido → →					
Disminución de la afinidad por el sólido → →					
1.35	1.13	0.99	0.65		Radio Iónico (A)
1.481	1.77	2.02	3.08		Potencial Iónico
Ba ²⁺ >	Sr ²⁺ >	Ca ²⁺ >	Mg ²⁺ >		CATION
4.04	4.12	4.12	4.28		Radio Iónico "hidratado" (A)
0.495	0.485	0.485	0.467		Potencial Iónico "hidratado"
Disminución de la afinidad por el sólido → →					

6.2.2. Estructura textural (Estructuras mecánicas del suelo según Gobat, 2013)

Como se ha expuesto anteriormente, estas estructuras se generan mediante la acción de factores abióticos (ciclos de humectación/desecación, gelificación/coagulación).

El componente constructivo, se deriva directamente de la alteración de la roca, y el suelo queda definido como un constructo formado por componentes sólidos entre los cuales se encuentran espacios (espacio poral), ocupados por gases y/o la solución del suelo. De este apartado se excluirán específicamente aquellas organizaciones en las que participe de una manera directa o indirecta, la MO o la actividad biológica de la biodiversidad edáfica.

Ciertamente, las estructuras a las que nos referimos corresponderán a aquellas que se desarrollan en los horizontes B. El análisis textural necesario para encuadrar a estas organizaciones (estructuras texturales) afecta únicamente a tamaños (diámetro) de las partículas minerales, pero nunca a su forma, composición química o naturaleza mineral de las mismas. Su procedencia puede ser “in situ” o transferida desde otro lugar donde se desarrollen procesos de alteración, se realice el transporte (erosión eólica, hídrica o por movimiento de masa tras colapso) y se ubiquen los sedimentos.

Si consideramos a las arenas (finas o gruesas) y a las gravas, su superficie específica (activa) es insignificante. En el otro extremo, 1 g de arcilla puede mostrar una superficie activa de hasta 110 m². Si consideramos su comportamiento físico-químico, solo limos y arcillas responden a un comportamiento coloidal y sujeto a su régimen de propiedades asociadas. (Tabla 6.3).

Tabla 6.3. Dos criterios de medida de las partículas de suelo

USDA		ISSS	
Fracción Suelo	Diámetros (mm)	Fracción Suelo	Diámetros (mm)
Arena muy gruesa	2-1	Arena gruesa	2 - 0,20
Arena gruesa	1-0,50		
Arena media	0,50-0,25		
Arena fina	0,25-0,10	Arena fina	0,20 - 0,02
Arena muy fina	0,10-0,05		
Limo	0,05-0,002	Limo	0,02 - 0,002
Arcilla	< 0,002	Arcilla	< 0,002

6.2.2.1. Características texturales.

El tamaño, la densidad y el comportamiento coloidal de las partículas pequeñas (arcillas) condicionan su movilidad tanto horizontal, como vertical y lateral, y con él, una modificación del reparto de las partículas que será distinta en cada en el suelo y en sus distintos horizontes.

Ya de forma espontánea su sedimentación, en condiciones de laboratorio queda claramente diferenciada en las imágenes de la Fig. 6.20.

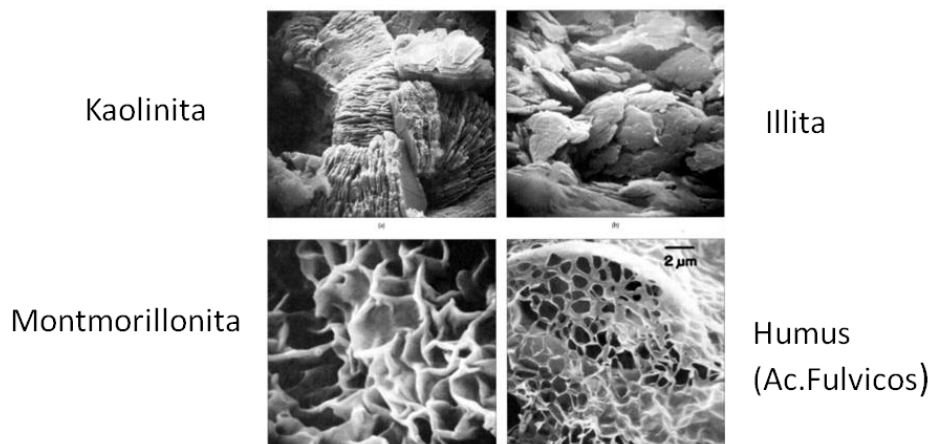


Fig. 6.20. Diferencias estructurales de asociación simple en caolinita (arcilla tipo 2:1 no expandible), illita, (arcilla tipo 1:1 no expandible) montmorillonita (arcilla tipo 2:1 Expandible) y el liofilizado de una fracción de humus, definida como ácido fúlvico.

Por ello, el predominio porcentual de unas u otras partículas en cada suelo confiere un nombre diferente que internacionalmente se incluye en las Clases Texturales.

Así, cuando predominan partículas minerales de tamaño (diámetro > 2 mm) el suelo se denomina gravoso, o arenosos (0.05 mm < d < 2 mm); Sin embargo, cuando predominan partículas minerales más pequeñas, de carácter coloidal el suelo se asocia al ámbito arcilloso (d < 0.002 mm).

Desde este punto de vista, los suelos son, en definitiva, una combinación de gravas, arenas limos y arcillas, y para determinar su clase se usa el Triángulo de Texturas (Fig. 4.14).

Las clases texturales son agrupaciones de suelos basados en las proporciones relativas según tamaño, de los componentes minerales que las conforman. Así, los suelos con textura fina se llaman arcillosos, mientras que los que presentan una textura más gruesa, arenosos. Pero en un suelo que tiene una mezcla equilibrada de arenas, limos y arcillas el nombre que recibe es el de textura “franca” y muestra propiedades de cada uno de los grupos de partículas que contiene.

Como consecuencia, para conocer a que clase textural de un suelo, horizonte o capa determinado, se deben de conocer los porcentajes de arcilla, limo y arena (mediante análisis de laboratorio), y aplicar los valores obtenidos a un triángulo de textura (*Brady y Weil, 1999*) (Fig. 6.21 y Tabla 6.4).



Fig. 6.21 Triángulo textural y localización de clase de textura. (Fuente: testudines.org)

ARENOSO	<ul style="list-style-type: none"> Arenoso Arenoso Franco 	Gruesas
FRANCO	<ul style="list-style-type: none"> Franco Arenoso Franco Franco Limoso Franco Arcilloso Franco Arcillo Limoso Franco Arcillo Arenoso 	Medias
LIMOSO	<ul style="list-style-type: none"> Limoso 	Finas
ARCILLOSO	<ul style="list-style-type: none"> Arcillo Arenoso Arcillo Limoso Arcilloso 	

Tabla 6.4 Nombre del suelo, clase textural y tamaño de partículas.

Existen diferencias fundamentales entre los suelos que contienen grandes cantidades de arena y aquellos con predominio de arcilla. Esa diferencia reside en la superficie de las partículas, en una misma masa de suelo

Para poner esta idea en perspectiva, imagine un solo cubo con 6 caras. Este cubo representa una partícula de arena. Ahora, imagine que rompe este cubo hasta en 100 cubos más pequeños, que representan 100 partículas de arcilla. Estos 100 cubos tienen cada uno 6 lados. Esencialmente, mediante la ruptura del cubo más grande, se ha generado una mayor superficie expuesta. La superficie total de una determinada masa de arcilla es más de mil veces la superficie total de las partículas de arena con la misma masa la superficie que corresponde al suelo arcilloso superando en varios en más de mil veces al que presentan los suelos arenosos. Esta superficie real recibe el nombre de superficie específica y se asocia a cada tamaño.

Su aumento tiene una importante implicación en la gestión de nutrientes, ya que las partículas del suelo proporcionan muchos más lugares donde retener y distribuir el agua y los nutrientes (tales como Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} , fósforo). Entre los tipos de partículas muy pequeñas que se pueden encontrar en un suelo aparecen:

- Los minerales de arcilla más comunes se llaman arcillas aluminico-silicatadas en capas, o filosilicatos. Hay diferentes tipos de arcillas tales como caolinita, haloisita, montmorillonita, y vermiculita.
- Minerales amorfos, tales como; alofana, imogolita, y ferrihidrita, se pueden encontrar en los suelos que se desarrollaron a partir de cenizas volcánicas. Al igual que las anteriores, estos minerales tienen un área superficial muy alta. Como resultado, los suelos con minerales amorfos almacenan grandes cantidades de agua y nutrientes, en función del grado de meteorización que presentan.
- Los óxidos de Al y Fe se encuentran normalmente en los suelos tropicales altamente meteorizados. Proceden de la degradación intensa de minerales de arcilla, por procesos de aluminización y fersialitización. En el proceso las arcillas liberan silicio y acidifican al medio. A su vez la acidificación acelera la velocidad de ambos procesos. Lo que queda en el suelo son óxidos de aluminio y hierro. Gibbsita es un ejemplo de un óxido de aluminio, de color grisáceo y tono blanquecino. Goetita es un ejemplo de un óxido de hierro, que aporta un color rojizo al suelo.

Las arcillas aluminico-silicatadas tienen propiedades y morfología diferenciadas según su organización cristalina (Figs. 6.21 y 6.22 y tablas 6.5 y 6.6)



Fig. 6.22. Características generales de las arcillas

Tabla 6.5 Comparación entre arcillas minerales

	Caolinita	Illita	Vermiculita	Esmectita
Tetraedros T	0	20% Al ³⁺	10% Al ³⁺	2.5 Al ³⁺
Octaedros O	0	0	15% Mg ²⁺	15% Mg ²⁺
CEC me/100 g	3-15	30	150	80-150
Contracción /Expansión	baja	no	Moderada/ alta	Alta
Fuerza de enlace entre capas	Puentes H	K+ fijado	CEC	CEC
Origen	Recristalización bajo intensa alteración ácida	Alteración pequeña de micas	Alteración intermedia de micas	Recristalización bajo moderada alteración básica

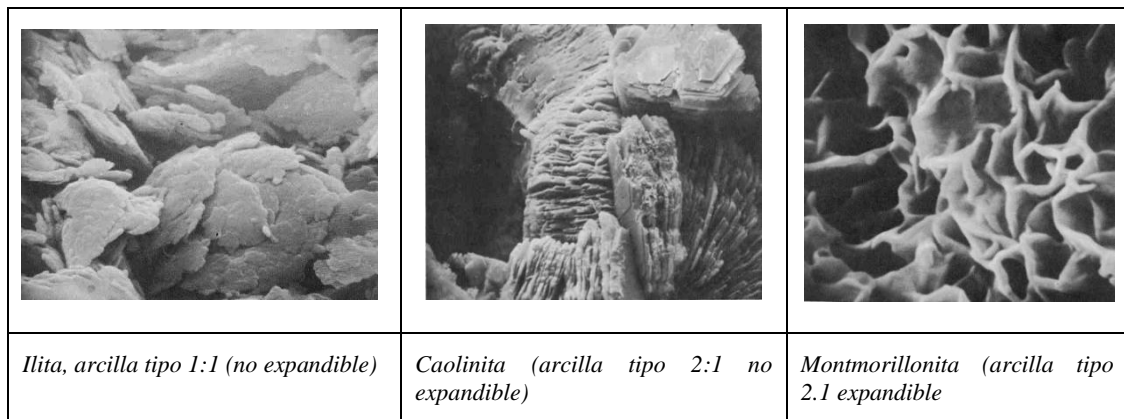


Fig. 6.23 Imágenes al microscopio electrónico de las arcillas más comunes representantes en el suelo.

Tabla 6.6. Comparación de las arcillas aluminico-silicatadas más comunes

Propiedad	Caolinita	Esmectita	Grano fino de mica
Clase general	1:1 TO	2:1 TO	2:1 TOT
Deslizamiento	bajo	alto	Poco o nada
Capacidad de intercambio iónico	bajo	alto	Moderado
Localización origen de la carga	Sin sustitución isomórfica. Solo en los bordes	Capas octaédricas	Capas tetraédricas
Tipo de enlaces	Puente de H (fuerte)	Fuerzas de Van der Waals (débil)	Iones de potasio (fuerte)

Esquemáticamente se muestran las características morfométricas de los principales tipos de arcillas (Fig. 6.24), para a continuación mostrar algunas comparaciones entre ciertas propiedades de las mismas, relacionadas con su organización cristalina (Tabla. 6.6) y se explica el proceso de expansión cuando entran en la intercapa cationes hidratados (Fig. 6.25) y se justifican los procesos de acción osmótica que ejercen los cationes ubicados en la interfase, cuando se hidratan, desarrollando una actividad expansiva, que deriva en hechos de corte osmótico (Fig.6.26) en un desarrollo que pretende homogeneizar las concentraciones iónicas en el interior, respecto al exterior, de la intercapa de láminas argílicas. Como consecuencia de la circulación de esta agua, las láminas de arcillas se orientan (Fig. 6.27)

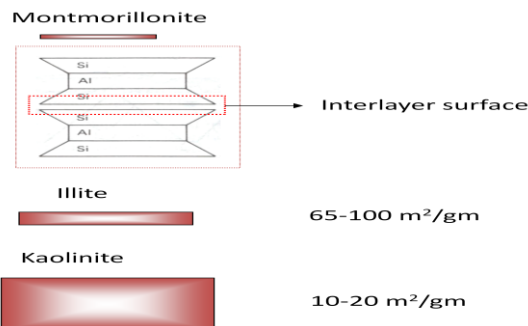


Fig. 6.24. Valores típicos de montmorillonita, illita y caolinita (Oxtoby et al.1994)

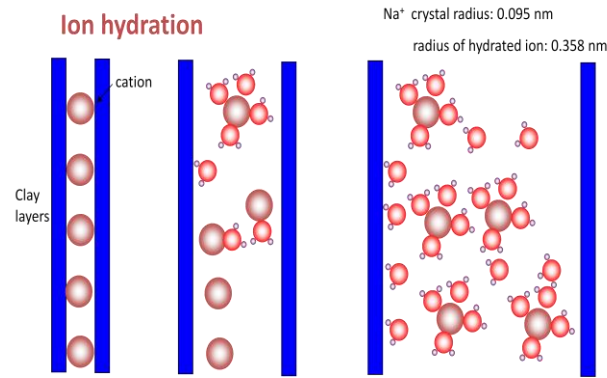


Fig. 6.25. Forma de Hidratación: Sin agua, moléculas de agua en la intercapa, el catión, totalmente hidratado produce fuerzas repulsivas y expande las láminas de arcilla (energía de hidratación) .(Oxtoby et al.1994)

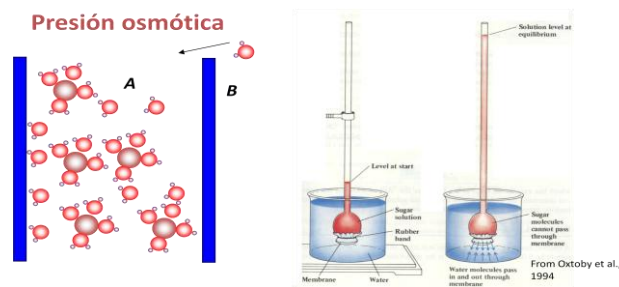


Fig. 6.26. Interacción arcilla-iones-agua. La concentración, en las intercapas, de iones hidratados es alta (A) comparada con la de la solución (B) debido a las superficies electronegativas de la arcilla. Por causa de esta diferencia de concentración, las moléculas de agua tienden a difundirse en el interior de la intercapa, intentado igualar la concentración. Ello genera una acción osmótica.(Oxtoby et al.1994)

Algunos autores coinciden en que la estructura de los flóculos de las arcillas pueden separarse y orientarse, debido a las presiones osmóticas que son generadas y eliminadas por el incremento o pérdida de agua en el suelo, lo que concluye que el agua, con la carga de sus iones orienta a las láminas de arcilla en sus bordes.

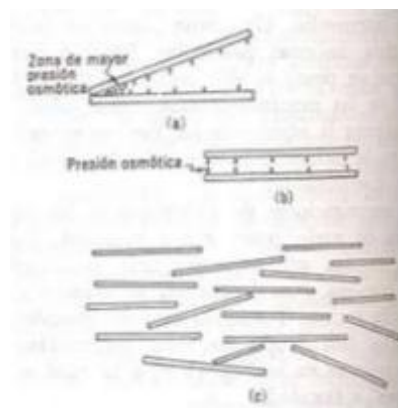


Fig 6.27. Acción osmótica del agua en el interior de las arcillas genera expansión, debido a la energía de hidratación de los cationes

6.2.2.2. Clases, grados y tipos de estructura textural del suelo

Cuando se está estudiando un perfil de suelo para determinar el grado de la estructura, hay que asegurarse de examinar un perfil fresco. La estructura característica de un suelo se puede reconocer mejor cuando está seco o ligeramente húmedo (Fig. 6.28).



Fig.6.28. Dominios y clusters:

Grupos de partículas de arcilla unidos hasta un tamaño de 1-5 μm . La unión de varios dominios origina los clusters o flóculos. Siempre y cuando predominen las fuerzas de atracción entre las partículas coloidales sobre las de repulsión, tendremos floculación de los coloides. No siempre que exista floculación de los coloides se forman agregados, pero la floculación es condición previa para la formación de una adecuada estructura en el suelo. Los iones calcio (floculante) y sodio (dispersante) Siempre que predomine el calcio en el complejo coloidal, prevalecerán las fuerzas de atracción entre los coloides y éstos se mantendrán floculados (infoagro)

Lo más frecuente para definir la estructura del suelo es usar los términos de clase (% de tamaño), grado (grado de agregación) y tipo de agregados (forma). En algunos suelos se pueden encontrar diferentes clases de agregados, que habrá que describirlos de forma separada.

2.a) Clases de estructuras mecánicas

Por definición, la **clase** de estructura describe el tamaño medio de los agregados individuales. Por lo general, pueden reconocerse cinco clases distintas en relación con el tipo de estructura del suelo del que provienen y son:

- **Muy fina, Fina, Media, Gruesa y Muy gruesa.**

2.b) Grados de estructuras mecánicas

Hadas, en (1987) revisa los modelos de agregación que se establecen, dependiendo de los niveles jerárquicos en que se encuentren desarrollados en el suelo. Su sencillez y compatibilidad con un gran número de modelos la hizo conocida y aceptada.

El primer nivel se describe de acuerdo con la morfología de las partículas de arcilla, (Rengasamy et al., 1984; Oades, 1986; Murray y Quirk, 1987) que en 1987 ya son observadas directamente al microscopio electrónico por Eswaran. En este nivel jerárquico inferior, aparece únicamente la combinación simple de láminas de arcillas asociadas en planos. Es un tipo básico y particulado de compuestos, que puede presentarse en forma de flóculos o en un dominio de arcillas (Dexter 1988).

El siguiente orden jerárquico abarca a un conjunto de partículas más amplio como pudiera ser

un “cluster de dominio”.

Así, cuando los cluster se combinan para formar microagregados se obtiene el siguiente orden jerárquico, y así sucesivamente.

Este modelo permite que falte alguno de los órdenes de jerarquía en un suelo determinado (Tabla 6.7).

Tabla 6.7. Descripción de los niveles estructurales, caracterizado por la morfología de las arcillas

Nivel	Tamaño	Denominación	Caracterización
1 ^{er}	1-2 µm	Cuasi cristales de montmorillonita	Minerales de arcilla del tipo Montmorillonita-Ca, 80% de la superficie de las láminas en íntimo contacto. Son flexibles, se doblan por hinchamiento y contracción
		Dominios Cuasi cristales de Illita	Minerales de arcilla del tipo Illita-Ca, 20% de las láminas en íntimo contacto.
		Ensamblajes Cuasi cristales de Caolinita	Minerales de arcilla del tipo Caolinita, menos del 10% de las láminas en íntimo contacto.
Nivel	Tamaño	Denominación	Caracterización
2 ^o	2-20 µm	Cluster o dominio	Partículas de arcilla, o bien “cuasi-cristales, Dominios y ensamblajes” unidos por sustancias mucilaginosas de origen biológico (Turchenek y Oades, 1978)
3er	20-250 µm	Microagregados	Compuestos por partículas del tamaño de “cluster”
4 ^o	>250 µm	Agregados	Se observan directamente en el suelo
	>25 mm	Terrones	Se observan directamente en el suelo

En este modelo de jerarquías, los microagregados, niveles superiores de *Baver (1956)*, *Tisdall y Oades (1982)*, y de *Elliott (1986)* son las piezas de construcción cuyo ensamblaje da lugar a los macroagregados (participe o no la MO).

Además, y como veremos en la sección 7, también se ajusta al modelo propuesto por *Edwards y Bremner (1967)* en el que la base de agregación se define como C-P-OM (C representa a una arcilla, OM es la materia orgánica y P es un catión polivalente).

Cuando floclula esta unidad aparecen uniones que generan otra unidad superior (C-P-OM)s, de mayor tamaño, y así sucesivamente hasta dar lugar a los macroagregados.

Todos estos los niveles jerárquicos no se presentan simultáneamente en el suelo. La variabilidad real del modelo comporta un sentido dinámico de su estudio. Es por ellos el que podemos visualizar distintos estados de estructura (aislada, dispersa y floclulada) que nos muestran las posibilidades de asociación de estas partículas, dando idea de las posibilidades estructurales que presenta el conjunto.

Este modelo de jerarquía agregacional está parcialmente de acuerdo con la teoría fractal (*Mandelbrot, 1982*) que ha sido aplicada a los estudios de agregación por *Bartoli et al., (1991)*; *Perfect et al., (1992)* y *Rasih et al., (1992, 1995)*.

En ella se establece que una estructura se puede construir por repetición continua, utilizando en mismo mecanismo, partiendo de una misma estructura simple o unidad. Entonces los grandes agregados serían similares a los pequeños.

En otras palabras, si un agregado se rompiera en 100 piezas, cada una (si se observara al microscopio) debería tener un aspecto similar al resto y al agregado inicial. Sin embargo, los agregados de diferente tamaño pueden parecer similares a simple vista, su composición es diferente.

En todo caso, si los macroagregados se construyen a partir de microagregados, la composición de estos últimos tendrá una gran influencia sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos, incluyendo las características morfológicas de los mismos (*Voronin y Sereda, 1976*).

Se han encontrado (y realizado hipótesis) sobre las diferencias existentes entre los agregados de distinto tamaño o niveles de jerarquía. Así:

➤ partículas de los niveles jerárquicos inferiores tienen mayor densidad que los de jerarquías superiores debido a carecer o tener menos espacios porales entre partículas, que en el nivel superior (Currie, 1966; Dexter, 1988).
➤ los órdenes jerárquicos inferiores son más resistentes que los superiores (Braunack et al., 1979; Hadas, 1987) y
➤ se precisa progresivamente más energía para romper a un agregado, cuanto más pequeño sea éste (North, 1976).

Ante estas afirmaciones, *Hadas (1987)* y *Dexter (1988)* hipotetizan que la destrucción de los agregados de una jerarquía dada, conlleva la destrucción automática de las jerarquías superiores, siendo la dispersión de las arcillas el último eslabón de la destrucción de los agregados. Como consecuencia, con una energía determinada se pueden romper agregados, digamos de 1 mm entonces esta energía sería suficiente para romper a los agregados de tamaño superior, y como consecuencia, los agregados superiores a 1 mm podrían llegar a destruirse, pero no los más pequeños, los cuales persistirían.

Pero, *Oades y Waters (1991)* y *Stevenson (1982)*, vieron que en Oxisoles fuertemente alterados, esta clase de destrucción no se produce y sí en los Alfisoles y Molisoles. Esto se debe a que el modelo de jerarquía agregacional es aplicable cuando la MO conduce el proceso de agregación (Alfisoles y Molisoles tienen un gran contenido en MO) y explica el caso de los Oxisoles (en los que no se puede aplicar esta teoría, ya que la agregación es conducida por los oxihidróxidos de Fe (componente predominante).

Ésta afirmación es rechazada por investigadores como *Greenland et al., (1992)*, *Sánchez, (1976)*, y *Moormann, (1981)* quienes afirman que sugerir o aceptar que la MO aportada a suelos tropicales, es poca y de mala calidad, respecto la aportada en climas templados (*Greenland et al., 1992*) no es aceptable, ya que muchos Oxisoles rojos tienen un contenido en C más alto que los Vertisoles negros de climas templados (*Gabriels y Michiels, 1991*).

Para caracterizar la estructura, en 1951, *el Soil Survey Staff USA*, además de la forma y el tamaño de los agregados denominados “Peds” (*considerados como un elemento estructural, o como un agregado natural, siempre que pueda ser descrito morfológicamente en el campo por su tamaño y forma*) introduce el carácter de grado, definido como *el mayor o menor desarrollo de la estructura*, basándose en la “agregación”, es decir, en la proporción de “elementos estructurales” que se observan en la descripción morfológica del suelo “in situ”.

• **Hoy, el grado de estructura** es el nivel de estabilización, en estructuras superiores, que expresa el diferencial entre la cohesión (dentro de los agregados) y la adhesión (entre los agregados).

○ Como estas propiedades varían con el contenido de humedad del suelo, el grado de la estructura se debe determinar cuando el suelo no está ni demasiado húmedo ni demasiado seco.

Docentemente hay cuatro Grados Principales de Estructura nominados del 0 al 3:

0 Sin estructura no presenta una agregación, observable o no, de una disposición ordenada definitiva de las líneas naturales de debilidad, tales como:

- **Estructura Masiva** (coherente) cuando la totalidad del horizonte aparece cementado en una masa;
- **Estructura de grano - simple** (no-coherente) cuando las partículas individuales del suelo muestran una tendencia a mantenerse unidas, como si fueran arena pura;

1 Estructura débil los agregados están mal formados y apenas se distinguen in situ. Cuando se extrae del perfil, el material del suelo se descompone en una mezcla de muy pocos agregados enteros, muchos agregados rotos y la cantidad de material no agregado;

La estructura textural del suelo: Nuevo punto de partida

- *en suelos arcillosos y limosos* el epipedón agrícola es denso formado por terrones grandes; raíces sólo en las grietas; top 6 cm tiene agregados angulares; densa abajo 6 cm.
- *en suelos arenosos* las estructuras son casi de un solo grano; poca cohesión; se encuentra colapsado en la capa superficial (muy delgada, pero efectiva al impedir la emergencia de las plántulas y la infiltración de agua) y compactado en la capa inferior.

2 Estructura moderada está bien formada a partir de agregados diferenciados que son moderadamente durables y evidentes pero no diferentes, en suelo no alterado. Cuando se extrae del perfil, el material del suelo se descompone en una mezcla de muchos agregados enteros distintos, algunos agregados rotos y poco material agregado;

- *en suelos arcillosos y limosos* el epipedón agrícola (parte superior) tiene sus agregados grande, pero porosos, a partir de 7 a 8 cm aparecen pequeños bloques pequeños y porosos; por debajo los bloques son más densos.
- *en suelos arenosos* baja cohesión de las partículas; agregación moderada y algunos colapsos

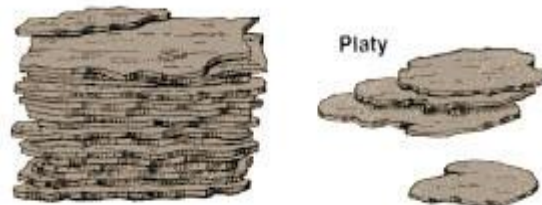
3 Estructura fuerte está bien formada a partir de agregados diferenciados, que son duraderos y muy evidente en suelos no alterados. Cuando se extrae del perfil, el material de suelo se compone en gran medida de los agregados enteros y rotos incluye unos queridos y poco o nada de material no agregado.

- *en suelos arcillosos y limosos* la estructura del epipedón agrícola (capa arable) es migajosa y principalmente porosas, con pocos agregados densos.
- *en suelos arenosos* todo el epipedón agrícola (capa arable) tiene estructura migajosa y es estable. Hay pocos agregados densos.

2.c) Tipos de estructura textural (sin intervención de la MO).

Los tipos de estructura que pueden observarse en “in situ” cuando se refiere a aquellas que se construyen únicamente con componentes minerales. Se agrupan en 3 grandes categorías:

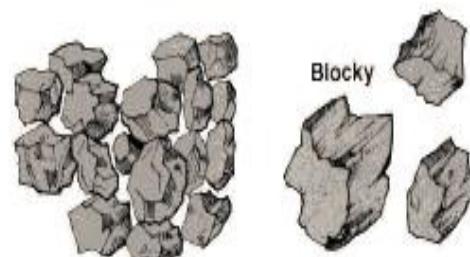
Estructuras laminares, formadas cuando las partículas de suelo se agregan en placas finas u hojas que se apilan horizontalmente (dos direcciones horizontales). Las placas superpuestas, limitan la circulación vertical del agua. Es frecuente encontrarlas en suelos de bosque en parte en los horizontes E y en suelos con arcillas recubiertas.



Estructuras prismáticas y columnar cuando las partículas de suelo conforman columnas verticales o pilares separados por grietas verticales muy finas, pero bien definidas. El agua circula con mucha dificultad y el drenaje es pobre. Se encuentran en los horizontes B donde las arcillas se han acumulado.



Estructuras en bloques y bloques sub-angulares: las partículas que se unen en bloques casi cuadrados o angulares, tienen bordes más o menos nítidos. Los bloques, relativamente grandes indican que el suelo resiste la penetración y el movimiento de agua. Generalmente, se encuentran en el horizonte B, donde se acumula la arcilla;



Además, existe una cuarta clase: La granular o migajosa en cuya construcción puede participar o tener la MO y la actividad biológica del suelo (aquí nos referiremos a cuando no hay MO):

Estructuras granular o migajosa conformada por partículas individuales de arena, limos y arcillas, que se agrupan y unen formando granos esféricos pequeños (de < 2,0 cm de diámetro llamados “crumbs”) Los gránulos apenas tienen poros en su interior, en las migas sí. El agua circula fácilmente a su través. Se encuentran normalmente en el horizonte A del perfil de epipedones agrícolas degradados.



Cuando las partículas están totalmente separadas, la estructura es completamente suelta y tales suelos están etiquetados como solo grano. Cuando se embeben en grandes bloques de cohesión, la estructura se llama masiva. Ambas carecen de características estructurales visibles.

Entre estos dos extremos, las partículas de los suelos, se organizan en forma de agregados o peds (Fig. 6.29).

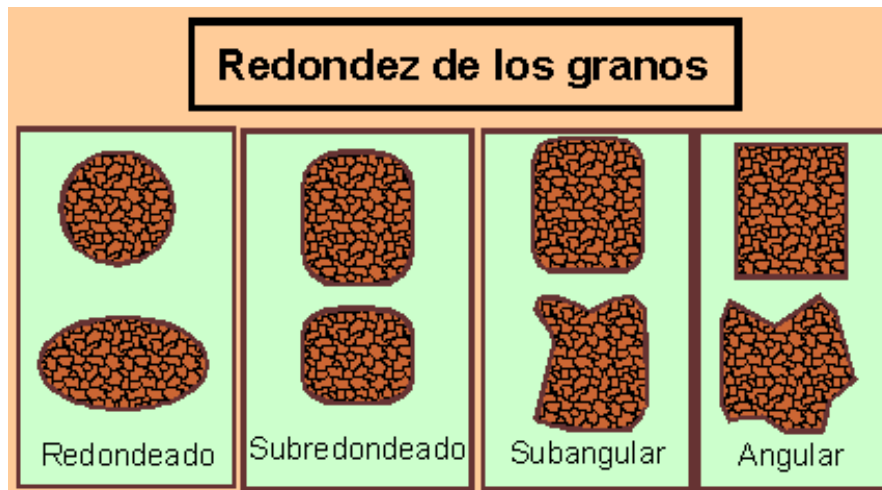


Fig 6.29. Tipos de asociación estructural íntima de los componentes texturales (www.geovirtual2.cl)

2.d) Propiedades derivadas de las estructuras texturales

De la naturaleza tamaño y composición de partículas formadas en el suelo por un proceso llamado de alteración (y en su caso transporte y sedimentación) se condicionan distintas propiedades de interés:

- **La mineralogía de arcillas presentes en un suelo** genera diferentes tipos de agregación y en algunos (como en el caso de la esmectita) precisa ser manejado con cuidado debido a la susceptibilidad para dispersarse cuando está mojado.
- **La forma de estructurarse, que condiciona la permeabilidad** que se representa por la infiltración, el drenaje y la respiración del conjunto del suelo.
- **La estabilidad de las estructuras** expresa la resistencia de los agregados individuales a las fuerzas desestabilizadoras, (mecánica, viento y erosión eólica e hídrica; congelación/descongelación; humectación/secado y el atrapamiento de gases). Las consecuencias de su destrucción se manifiestan en la formación de costras del suelo, sellado de la superficie, generación de polvo, etc.
- **La resistencia del suelo** que representa a la dureza y se asocia a la resistencia de las estructuras texturales y agregacionales.
- **Vinculación y la agregación** (representan cómo utilizar conjuntamente el grupo de sólidos juntos como los materiales de construcción)
- **Friabilidad, labranza y transitabilidad** (representan al comportamiento de los suelos frente a una perturbación mecánica).

El interés particular de las arcillas deriva de su tamaño (muy pequeño), la elevada área superficial en relación a su peso que llevan una carga negativa en la mayor parte de su superficie, el tipo de cubierta catiónica que rodea las partes negativas de su superficie lo que las permite acercarse (agruparse), con capacidad de formar poros, o repelerse (dispersarse) entre sí actuando entonces como partículas independientes y finalmente alterarse, liberando su contenido iónico. Además afecta a propiedades que tienen trascendencia sobre la biodiversidad (tabla 6.8)

Tabla. 6.8 Propiedades físicas y químicas del suelo afectadas por su estructura textural

Textura del suelo	Diámetro de la partícula (µm)	Infiltración del agua	Capacidad de retención del agua	Intercambio iónico	Aireación	Laboreo	Penetración radical
Arena	20-2.000	Buena	Pobre	Pobre	Buena	Bueno	Buena
Limo	2-20	Media	Media	Medio	Media	Medio	Media
Arcilla	< 2	Pobre	Buena	Bueno	Pobre	Pobre	Pobre
Marga (*)	variable	Media	Media	Medio	Media	Medio	Media

(*) Los suelos margosos o francos contienen arena, limo y arcilla en unas proporciones ideales para la agricultura.

6.2.2.3. Evolución temporal de las estructuras texturales en distintas edafogenias. Ubicación de los procesos formativos.

Un estado estructural determinado y su variabilidad en función de la profundidad, se originan y evolucionan por la acción de diferentes factores edafogenéticos. *Jeny (1941)* relaciona clima, litología, relieve y organismos vivos. Conjugando sus variables se crean perfiles edáficos característicos y se desarrollan perfiles estructurales típicos. En la génesis de su estructura el clima (rangos en que oscilan la temperatura y precipitación), y el tiempo que interactúan, juegan un papel indiscutible.

Ya *Baver (1934)* muestra cómo la agregación de un horizonte superficial difiere, cuando las condiciones climáticas cambian, presentando curvas específicas de agregación en función de la precipitación, estando casi bajo mínimos de formación en condiciones áridas, pero creciendo en la medida en que aumenta la humedad del suelo, hasta unos máximos en los que ésta comienza a desarrollar efectos erosivos.

Jenny y Leonard (1934) lo justifican en base a que el incremento de humedad en el suelo incrementa los procesos de meteorización y formación de arcillas, y en consecuencia la capacidad de formación de agregados. *Baver et al. (1972)* cuantifican la argilogénesis máxima en suelos de pradera húmeda y chernozems y la mínima en suelos podzólicos y aridisoles.

Los aumentos de temperatura, en regiones húmedas, la agregación se incrementa en un 25% en los horizontes superiores de suelos podzólicos (fuertemente lavados y consecuentemente, ácidos). Ante unas mismas condiciones climáticas, la litología condiciona fuertemente la agregación, pues esta conlleva una mineralogía parental típica, y la liberación de sales como el CaCO_3 y el MgCO_3 , junto a algunos iones como el Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} que pueden influir en ciertas configuraciones laminares y cementaciones nodulares.

Si el relieve no es un factor “sensu stricto” como condicionante de la estructura de un suelo, si ejerce una acción indirecta, puesto que modifica el carácter climático general de una zona y generando el denominado edafoclima o pedoclima, cuya influencia en la edafogénesis y en la biodiversidad está reconocido. *Gerrard (1981)* ya analiza la interacción entre el edafoclima y los factores formadores, desde el punto de vista de su estabilidad, por su importancia en la erosionabilidad de cada pendiente.

Desde el punto de vista edafogenético, la intensidad de los procesos de alteración física y química del material, con desarrollo de horizontes diagnóstico, como el horizonte cámbico, en suelos incipientes. (así, la filosofía de formación de este horizonte consiste en diferenciar al estructura edáfica de la estructura del material parental).

Si atendemos al Ca^{2+} y el proceso de lavado y precipitación que puede sufrir, ante materiales parentales como son las rocas sedimentarias y un régimen de humedad xérico, nos encontramos con que este catión no es eliminado totalmente del perfil y se acumula a una profundidad próxima al nivel donde llegan las aguas de percolación.

La repetición de este proceso da lugar a suelos policíclicos, en donde la parte superior puede ser descarbonatada, frente a niveles de acumulación de CO_3Ca , que llegan a formar horizontes donde este conforma desde, en formas pulverulentas hasta en formas fuertemente cementadas de tipo nodular o laminar.

El lavado de total de bases, motivado por una pluviometría o riego muy elevados, conlleva un reemplazo de Ca^{2+} y Mg^{2+} por $(\text{H}_3\text{O})^+$, ayudado por una litología pobre en bases, lo que conducirá a una acidificación que pone en marcha otros procesos de alteración de minerales (aluminitización y fersialitización), conformando gran cantidad de arcillas desaturadas, de tipo caolinítico, que generan una estructura dispersa y da paso a otros procesos de degeneración del suelo tales como la argi-eluviación/iluviación.

Cuando estas arcillas llegan a horizontes inferiores donde se dan condiciones de floculación de las arcillas, asociado a la repetición poli-cíclica de las condiciones climáticas, aparece un nuevo proceso edafológico denominado Planosolonización. Con formación de un límite estructural abrupto entre los horizontes A o Ae (superficiales) y el Bt, que habitualmente muestra condiciones de hidromorfía clara.

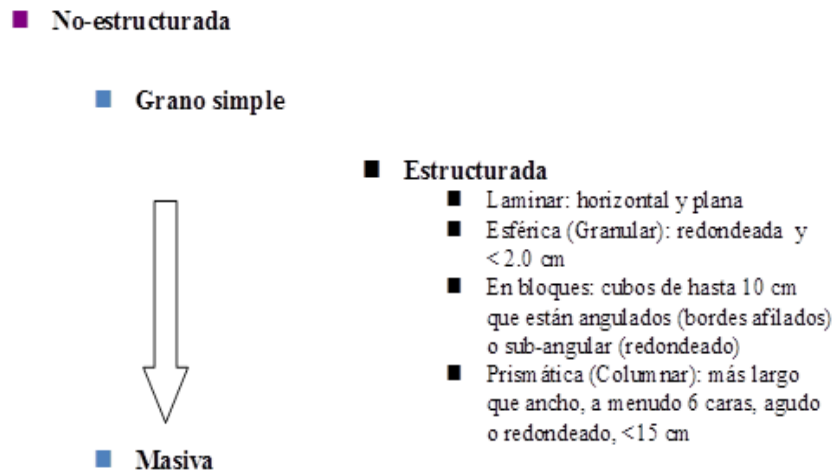
En áreas donde existen condiciones alternas de humectación y desecación, sobre materiales decalcificados, aparece un proceso muy acusado de enrojecimiento irreversible (rubefacción). Su estabilidad estructural, estudiada por *Lisanti y Ruggiero (1973)* en suelos rojos de Italia, concluye que el 29% de los mismos tenían buena estructura, el 42 % discreta, el 22% media y el 7 % era inadecuado.

Quizás los problemas de estabilidad de la agregación son graves o muy graves cuando hablamos de su salinización o simplemente de su alcalinización, pues si en el primero de los casos afecta negativamente a la floculación, el segundo con la dispersión de las estructuras agregacionales. Ambos problemas conducen a la formación de estructuras que van desde la prismática a la columnar típicas.

Finalmente la formación de costras duras y/o quebradizas en periodos de sequedad depende del grado de cementación y del material cementante y su estabilidad frente acciones mecánicas o ante el agua. Entre los materiales cementantes se encuentran el carbonato y sulfato cálcicos, la sílice, los óxidos y oxihidróxidos de Fe y Al que dan lugar a una serie de caracteres de diagnóstico que sirven para la clasificación de los suelo.

En muchos casos, a este proceso se le considera la fase final a que conducen algunos procesos que como el lavado parcial del Ca y su precipitación, la salinización, la podzolización. La acumulación de cementos a que conducen y a una fuerte deshidratación, abren paso a situaciones de irreversibilidad.

Un resumen de todos estos hechos edafo-evolutivos de la estructura se esquematizan en el orden evolutivo de las distintas estructuras texturales, de la siguiente forma:



6.2.2.4. Mecanismos de formación de las estructuras texturales.

La organización de las estructuras texturales es dinámica y compleja y no muy bien comprendida (Lal y Shukla, 2004).

En 1988, Dexter, teniendo en cuenta el sistema jerárquico de la estructura, desarrollado por Hadas un año antes, propone dos tipos de mecanismos principales en el desarrollo de la estructura a un determinado nivel:

- por combinación de elementos estructurales de nivel jerárquico más bajo.
- por fragmentación de elementos estructurales de nivel jerárquico más alto.

Y aunque estos mecanismos son de naturaleza diferente, pueden darse de forma simultánea.

6.2.2.4.1. Combinación o unión

Los procesos de combinación o unión se pueden agrupar en: Coagulación, Flocculación, Agregación y Cementación. El que realiza el proceso a la inversa, Dispersión.

Las relaciones entre las tres fases del sistema suelo son debidas a reacciones físico-químicas y biológicas que dependen tanto de las propiedades propias inherentes a cada fase, como de los factores externos. Así, la fase sólida está conformada por el componente mineral (minerales individuales o primarios de los que se dice “minerales separados texturalmente) y en su caso, la quimio-diversidad, derivada del componente biológico biodiverso y de sus herramientas catalíticas (enzimas y capacidades químicas de los compuestos orgánicos) que necesariamente hay que asociar a la evolución edáfica de su copromasa, necromasa, y partículas y compuestos orgánicos particulados y la presente en solución (al que nos referiremos en la sección 7 de esta Tesis Doctoral).

1.a) Los mecanismos de enlace en la formación de estructuras (Harris et al 1965):
I. Dominio arcilla- dominio arcilla
1 Cara del dominio – cara del dominio
Un metal di o polivalente actúa de puente entre caras negativas: es común al que emplean las arcillas para orientarlas y formar placas
Cara Arcilla ^{poli-} ----- x Me ⁿ⁺ ----- cara arcilla ^{poli-}
2 Borde de dominio – cara de dominio
<i>El borde de un dominio (electropositivo) con cara de dominio electronegativo</i>
Borde electropositivo ----- Al(OH) ₂ ⁺ ----- cara arcilla ^{poli-}
II. Dominio Cuarzo (Silicio, coloides inorgánicos) – Dominio Cuarzo
a) <i>Enlaces químicos establecidos entre la sulfatos de Al hidratado superficie de cuarzo y grupos activos de otros polímeros constituyentes de otros agregados.</i>
b) <i>Granos de cuarzo presentes en la matriz de limos y arcillas estabilizados primariamente por:</i>
1 Partículas de arcilla orientadas
2 Silicatos irreversiblemente, deshidratados de sexquióxidos o complejos humo-sexquióxidos.
Dominio de arcilla se define como un conjunto de cristales de arcillas orientados de forma estable por un catión o por puentes de H orientados de tal forma que conformen una unidad
M ⁿ⁺ Metal polivalente o superficie de oxihidróxidos de metal cargado positivamente

Partiendo del supuesto de considerar al suelo como un sistema disperso, los mecanismos de unión o combinación, se han intentado explicar cómo fenómenos de floculación, agregación y cementación, cada uno con un fundamente teórico distinto.

1.b.) Floculación:

Unión de partículas sólidas de tamaño coloidal (arcilla-arcilla) en un medio líquido, pasándose de una fase discontinua (dispersa) a una fase continua. De esta unión se obtienen partículas de mayor tamaño denominadas **flóculos**, con un tamaño del orden de 2 a 20 µm.

El proceso de floculación no es sinónimo de agregación aunque ayude a realizarla (Bradfield, 1936). Es principalmente electrocinético y no hay que confundirlo con el formador de unidades estructurales, que con igual tamaño Dexter, (1988) nos indica que generan “clusters” y pertenecen al segundo nivel estructural (Tabla 6.8) (Fig.6.28.) a partir de la unión de otras partículas compuestas del primer nivel como "Cuasy-Cristales", aunque también se puedan formar por la unión de compuestos mucilaginosos de origen microbiano o vegetal y partículas arcillosas.

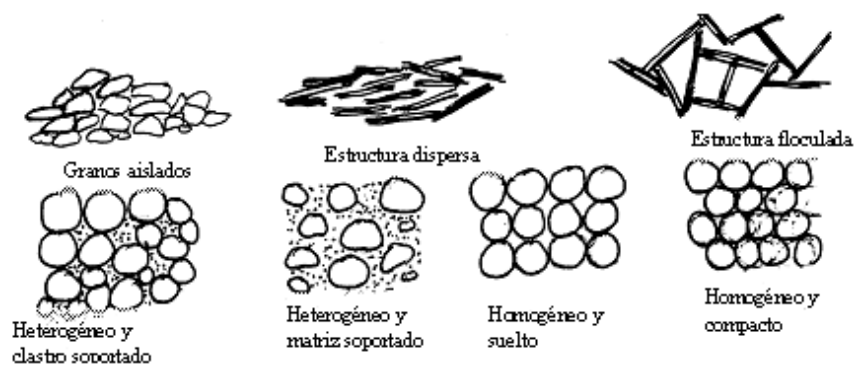


Fig. 6. 30. Forma en que se encuentran los componentes estructurales y las estructuras (Peds) que pueden generar

Aceptando que **floculación no es sinónimo de agregación**, y para comprender el fenómeno

debemos de considerar tanto la base teórica sobre la que se sustenta la “floculación” y su contrapunto, la “dispersión”, esto es la teoría de la doble capa eléctrica y su comportamiento en el suelo y la teoría DVLO desarrollada por el físico, premio Nobel (1962) que se combina con el efecto de las fuerzas de Van der Waals (Fig. 6.31).

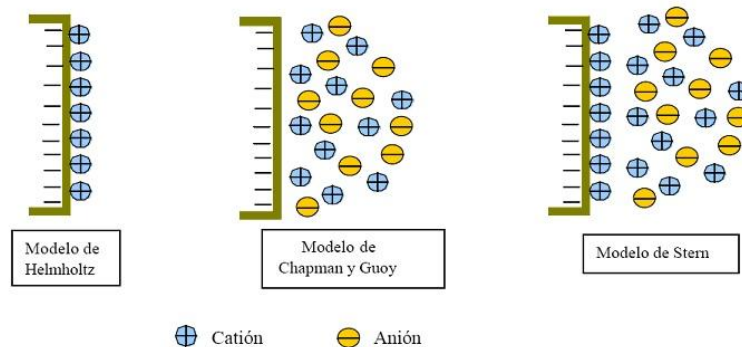


Fig. 6. 31. Modelos de organización de los iones delante de una superficie mineral (no biológica). Jaramillo (2002)

La teoría explica la agregación de dispersiones acuosas cuantitativamente y describe la fuerza entre superficies cargadas que interactúan a través de un medio líquido. Combina los efectos de la atracción de van der Waals y la repulsión electrostática debido a la denominada doble capa de contraiones. La parte de la interacción electrostática DLVO se calcula en la aproximación de campo medio en el límite de potenciales superficiales bajos - que es cuando la energía potencial de una carga elemental en la superficie es mucho menor que la escala de energía térmica, $k_B T$.

Para dos esferas de radio α cada uno con una carga Z (expresada en unidades de la carga elemental) y separadas por una distancia r de centro a centro, en un fluido cuya constante dieléctrica es ϵ_r y que contiene una concentración n de iones monovalentes, el potencial electrostático toma la forma de fuerzas de Coulomb o repulsión “Yukawa” que describe la intensa fuerza nuclear entre los distintos “clústeres” de nucleones (partículas que conforman el núcleo atómico) (Fig. 6.32).

En sus inicios la doble capa difusa fue ideada para explicar las relaciones de equilibrio entre los cationes de cambio entre la fase líquida y la solución del suelo. Su aplicación, desde el punto de vista de la estructura, parte de un hecho observado y comprobado empíricamente, sobre las malas condiciones físicas de los suelos alcalinos “dispersos” en comparación con los suelos salinos “floculados”.

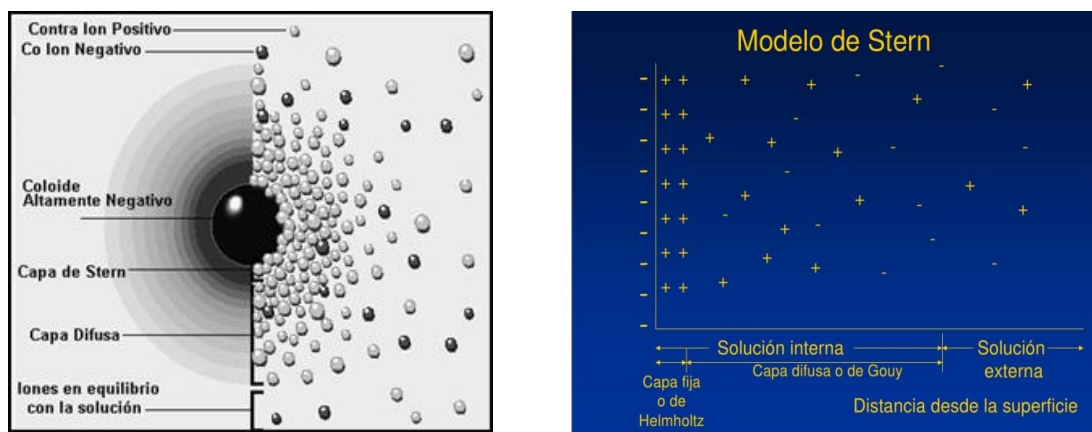


Fig. 6.32. Dos formas de visualizar la Doble Capa. La izquierda muestra el cambio en la densidad de carga en torno del coloide. La derecha muestra la distribución de iones positivos y negativos en el entorno del coloide cargado.

Principalmente se debe a que “la permeabilidad de un suelo al agua depende tanto del % de Na de intercambio como de la concentración de sales solubles en la solución del suelo, la cual

tiende a decrecer, con el aumento del PSI y a disminuir con la concentración electrolítica de la solución” (Quirk y Schofield, 1955; McNeal y Coleman, 1966; Coleman et al., 1968).

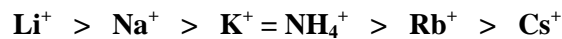
Esta tendencia general, exige conocer, por un lado, cuales son los límites reales de concentración electrolítica y alcalinidad y su influencia en la conductividad hidráulica, y por otro, en la velocidad de infiltración. Así, Shainberg (1984), al revisar estos criterios, establece que la respuesta del suelo a las condiciones de salinidad y alcalinidad no dependen sólo de la conductividad eléctrica y del índice SAR o valor de ESP, sino también de otras propiedades del suelo como la velocidad de flujo de agua y el método de aplicación de la misma.

A nivel práctico, la controversia suscitada para conocer y establecer los límites reales de dispersión y floculación, surge de los límites de aplicabilidad de la teoría de la doble capa difusa de Gouy (1910) y Chapman (1913). Esta doble capa no solo consiste en un exceso de iones de signo contrario (contraiones) en la parte difusa, sino también una deficiencia iónica en la parte próxima a la superficie de igual signo que la partícula, dado que estos se encuentran repelidos por la propia superficie (Fig. 6.33).

Stern (1924) asocia el tamaño de los iones, su hidratación y valencia con la posibilidad de liberación de los cationes de intercambio, en la superficie de la arcilla. Así, la liberación de cationes adsorbidos dependería de la valencia y la facilidad de reemplazo según un orden bien conocido:

Monovalentes > divalentes > trivalentes > tetravalentes

Donde el orden de los cationes monovalentes es:



Independientemente de que el Li sea retenido con mucha menos fuerza que el Cs, hay que tener en cuenta que los iones pequeños se hidratan en solución más que los grandes y lo que cuenta a efectos de desplazamiento de unos con respecto a otros es el radio efectivo (radio iónico del ion hidratado) pues en esta situación todos los cationes se encuentran hidratados.

Si la principal fuente de cationes en la solución del suelo son de meteorización mineral (es decir, minerales primarios), la desorganización de la MO y la adición de mejoradores del suelo (es decir, cal, yeso, etc.), la acumulación de hidrogeniones (H_3O^+) ocurre cuando la reserva del catión está limitado, desaparece por lixiviación y no puede ser sustituido. Esto conduce a la acidificación de la solución del suelo en primer lugar y finalmente a la matriz. También aumenta la tasa de erosión de los minerales arcillosos primarios (vg.: feldspatos) y secundarios (vg.: caolinita).

Por lo tanto, el intercambio de cationes se define como el intercambio entre un catión en la superficie de cualquier partícula cargada negativamente (arcilla) y la solución del suelo. Los cationes de intercambio de mayor importancia son (Fig. 6.33).







					
Calcio (Ca^{2+})	Magnesio (Mg^{2+})	Potasio (K^+)	Sodio (Na^+)	Hidrógeno (H^+)	Aluminio (Al^{3+})

Fig. 6.33. Tamaño relativo de los cationes de intercambio en los suelos

La fuerza de atracción entre cationes y coloides disminuye rápidamente al aumentar la distancia entre superficie y catión. Este fenómeno se conoce como la "doble capa difusa". Literalmente se

trata de un "doble capa" porque hay dos capas de carga (es decir, negativos y positivos) y "difusa", porque la capa externa de cationes no está bien definida.

La fuerza de atracción entre las partículas cargadas negativamente y los cationes se reduce rápidamente al aumentar la distancia. Su resultado diferencial, se describe en la Fig. 4.34.

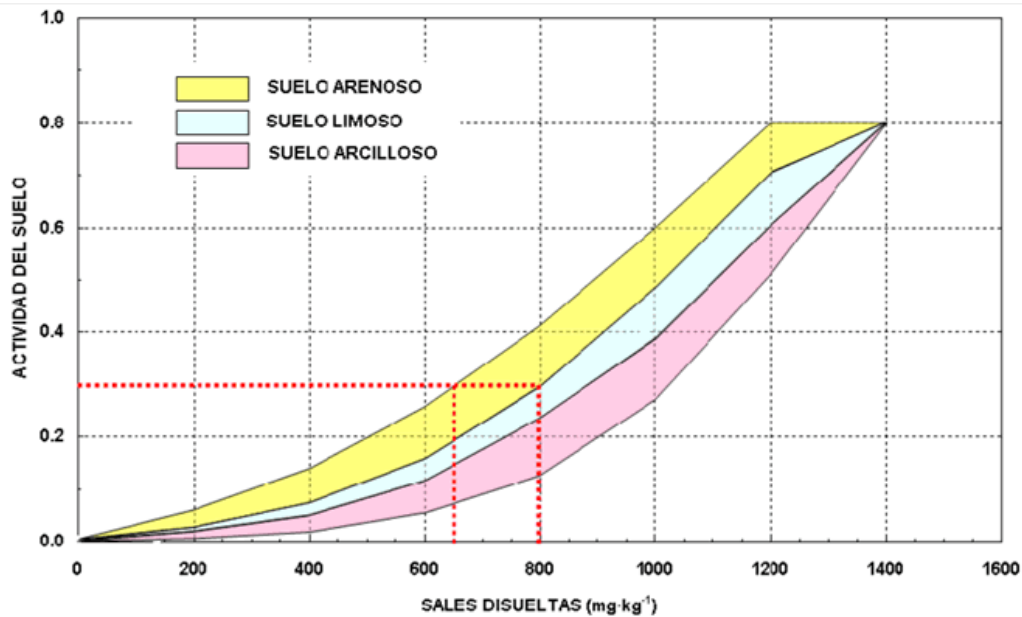


Fig. 6.34. Actividad de la textura de un suelo mineral en función de las sales disueltas presentes en su solución, y que varía con las condiciones climáticas (pluviometría, temperatura y permeabilidad (www.infoagro.com))

El proceso de sustitución se reconoce con intercambio catiónico y ocurre cuando un catión con mayor densidad de carga y más pequeño de la solución del suelo se introduce en el hemisferio de la superficie de la partícula, desplazando a otro de menor densidad de carga (Fig. 6.35).

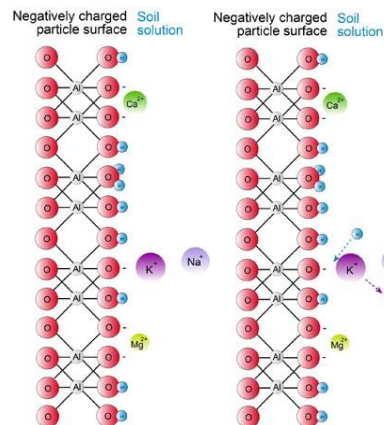


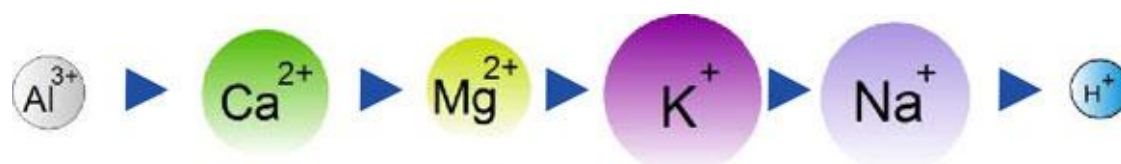
Fig.6.35. Movilidad potencial (adsorción/desorción) de cationes sobre una superficie argílica (UNSW 2007)

El que los cationes se encuentren adsorbidos por las superficies argílicas está influido por el comportamiento de los suelos arcillosos. Esto se debe a que la fuerza vinculante de los cationes individuales es una función de varios factores, incluyendo,

- Carga del catión (valencia)
- Tamaño de catión hidratado (radio iónico)
- Concentración de la carga
- Espesor de la doble capa sobre la superficie de las partículas de arcilla.

En el primer momento, cuanto un catión es atraído con más fuerza a la superficie de intercambio mayor es la probabilidad de adsorción. Esto se conoce como la energía de adsorción y es una función de la valencia (es decir, carga) del catión. Por ello, los cationes trivalentes (3^+) como el Al y cationes divalentes (2^+) como el Ca y el Mg, tiene una energía de adsorción, casi tres o dos veces superior, respectivamente, a la de los cationes monovalentes (1^+) como el K^+ o el Na^+ .

Como consecuencia, los cationes de intercambio (Al^{3+} , Ca^{2+} o Mg^{2+}) cuando se mantienen cerca de la partícula de arcilla, no interfieren con la cohesión entre partículas agregadas. De hecho, en el suelo estos cationes actúan como iniciadores del proceso de floculación/agregación de las partículas y la valencia de un catión intercambiable determina, por lo tanto, el espesor de la doble capa. Así que, cuanto mayor es la valencia del catión intercambiable dominante, la doble capa es más delgada. Sin embargo, las diferencias en el espesor de ésta todavía pueden existir incluso cuando los cationes sean de carga o valencia equivalente. La influencia combinada de estos dos criterios se puede resumir en general, por la serie lisotrópica (Fig. 6.36.) en la que de izquierda a derecha se indica la fuerza de adsorción decreciente de los cationes incluidos.



aluminio > calcio > magnesio > potasio, amonio- NH_4^+ > sodio > hidrogeno

Fig. 6.36. Serie lisotrópica de cationes

Cuando la valencia de los cationes es igual (vg.: de carga 1) el radio más pequeño de cada catión hidratado se adsorbe más fuertemente. En el caso de los cationes monovalentes (K y Na), el K queda más fuertemente adsorbido ya que tiene un radio de hidratación más pequeño y por lo tanto está más fuertemente adsorbido en el sitio de la carga negativa. Como contrapunto, el ion Na con un radio de hidratación mayor se dispersará más fácilmente en la solución del suelo.

Tabla 6.9. Diferencia de radio iónico entre cationes no hidratados y después de la hidratación

Radio	Unidad	Na^+	K^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}	Al^{3+}
No-hidratados	nm	0.095	0.133	0.066	0.099	0.050
Hidratados	nm	0.360	0.330	0.430	0.410	0.480

Esto se repite con cationes divalentes (Ca y Mg). Debido a que el tamaño del ion Mg hidratado es mayor que el del calcio, el primero se retiene más débilmente y se comporta en algunos casos como el sodio, cuando la concentración del Ca en el suelo es baja.

La carga y el tamaño del catión hidratado esencialmente gobiernan las preferencias de los equilibrios de intercambio catiónico. En resumen, los cationes altamente cargados tienden a unirse con más fuerza que los cationes con menos carga y en segundo lugar, los cationes con un pequeño radio hidratado se unen más fuertemente y son menos propensos a ser extraídos del complejo de intercambio. (Tabla 6.9)

Como se visualiza en la Fig. 6.37, los cationes retenidos con menos fuerza se encuentran más lejos de la superficie de los coloides y son más propensos a ser lixiviado a mayor profundidad y más rápidamente en el perfil. Por el contrario, los cationes más fuertemente adsorbidos tenderán a moverse por lixiviación más lenta a través del perfil.

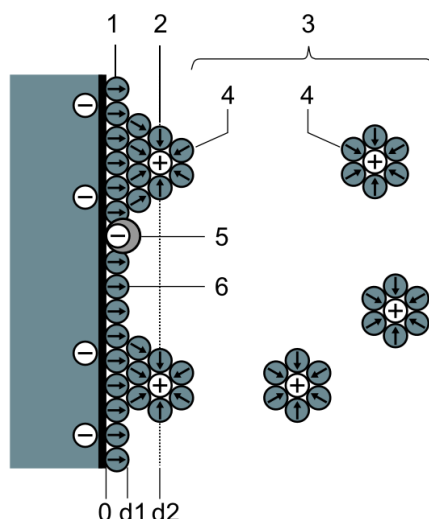


Fig. 6.37. Representación esquemática del modelo de doble capa en una interfase electrodo-solución.

1. Plano interno de Helmholtz (PIH), 2. Plano externo de Helmholtz (PEH), 3. Capa difusa, 4. Iones solvatados (cationes), 5. Iones adsorbidos específicamente, 6. Moléculas del solvente electrolítico (Ttosaka 2008)

También afecta a la adsorción la energía media de enlace con la que un ion se fija a una superficie (diferente para cada catión) y que se define como la cantidad de trabajo necesario para llevar a un ion adsorbido en la superficie de la arcilla al estado de disociación completa.

Dado que un catión divalente puede reaccionar en dos sitios negativos de la superficie, la energía de enlace debe de ser doble que para un catión monovalente. El catión con mayor energía de enlace ocupará un mayor número de sitios de intercambio que otro de energía menor.

Así, la energía de enlace del K es más alta que la del Na, excepto donde mayor cantidad de K que de Na ocupa el complejo de intercambio (caso del 75% de K y 25% de Na). El aumento del % de Na, con disminución del % de K eleva progresivamente la energía de enlace del K.

La carga de la superficie de una partícula individual de arcilla (o un coloide orgánico), es negativa (-). Su origen ya se presentó en la Tabla 4.5. Consecuentemente, sus superficies atraerán y absorberán mayoritariamente iones con carga positiva (cationes). Cuando se añade agua al suelo, los cationes pueden moverse en solución, tras formar un halo de hidratación, sin embargo, y todavía se sienten atraídos por las superficies argílicas y los coloides orgánicos.

La naturaleza de los minerales de arcilla también afecta a la energía de enlace del catión adsorbido. Así **para los sistemas de Ca se sigue el orden:**

Beidellita > Illita > Caolinita > Montmorillonita

Los valores de energía de enlace para el Ca en arcillas de tipo 2:1 es más bajo en la montmorillonita, debido principalmente a que las cargas negativas surgen por sustituciones isomórficas en la capa octaédrica de aluminio, y ocurre cuando las energías más altas se generan si estas sustituciones ocurren en la capa tetraédrica de Si (Baver, 1972).

El tamaño del catión y su esfera de hidratación influyen en la distribución de cationes entre la capa de Stern y la zona difusa de la doble capa (Baver, 1972).

En los suelos, los mecanismos de adsorción y desorción son importantes, a pesar de que menos de 1% de los cationes participará. De los cationes separados de estas superficies se dice están disponibles para las plantas (son exportables y hay que reponerlos), por su movilidad y lixiviación potencial. Sin embargo, cuando se adsorben a las partículas del suelo, se reduce la misma y su movilidad se asocia al conjunto particulado, de tal forma que si pretende revertirlos a su condición de disponibles para la planta deberán de someterse a procesos de desorción química. Estos cationes de intercambio, son fácilmente retirados de la solución del suelo y desorbidos de las superficies argílicas por la actividad sustitutiva de los hidrogeniones (protones

hidratados).

La proporción y el tipo de cationes adsorbidos sobre partículas minerales del suelo es también una función de la concentración de cationes en la solución del suelo. Si la concentración de un catión en la solución del suelo es alta, hay una mayor probabilidad o tendencia para ser adsorbido.

Esta es la razón por la que disuelve el yeso (CaSO_4) se añade para mejorar un suelo sódico. En este caso, la adición de yeso disuelto aumenta la concentración de calcio en la solución del suelo y esto conduce a un aumento de los iones de calcio en el complejo de intercambio a expensas de sodio intercambiable.

Esta teoría de la doble capa es válida también para superficies electropositivas propias de los bordes de las arcillas. Sus fuerzas son de tipo coulombico, y originan floculación (Fig. 6.38)

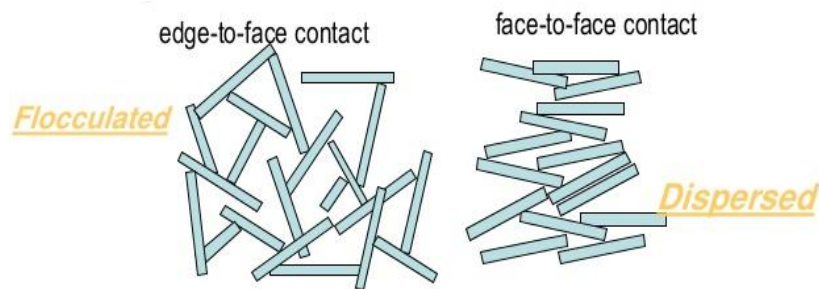


Fig. 6.38. El término “Fabrica” se usa para describir la ordenación de las partículas. Floculación y dispersión son dos situaciones extremas. Los floculados de fábrica tienen la mayor rigidez y fuerza de unión entre partículas. El ambiente electroquímico (pH, acidez, temperatura y tipo y cantidad de cationes hidratados) presente durante el tiempo de sedimentación influye en los constructos argílicos de fábrica. Las partículas de arcilla tienden a alinearse perpendicularmente (Harraz, H.Z.)

En todo caso, cuando las partículas de la fase dispersa de un sistema coloidal se encuentran homogéneamente dispersas en el medio dispersante, el sistema se denomina “SOL” y si la fase dispersa se encuentra en estado coagulado, al sistema se le denomina “GEL”. En la mayoría de los casos los sistemas coloidales son parcialmente reversibles, es decir, que pueden pasar de sol a gel y viceversa, dependiendo de las condiciones del medio.

Por regla general, las partículas cargadas negativamente pueden neutralizarse por adición de cationes. Las partículas coloidales cargadas positivamente pueden unirse por adición de aniones al sistema. En el momento en que se neutraliza la carga de las partículas, se pierde la capa de hidratación y pueden acercarse y ocurre el fenómeno de coagulación o floculación. Este tipo de reacción quiere decir que la estabilidad de un “sol” depende de las siguientes condiciones del medio (Fig. 6.38) dejando una estructura rígida, compacta y con gran fuerza de unión entre partículas, sin capacidad para retener agua en su interior.

Esta forma de floculación está muy mediatizada por la presencia de MO (Fig. 6.39), pues sus componentes orgánicos son capaces de retener agua en el seno de cada una de sus organizaciones moleculares y floculadas, aunque es más fácil de perder esta organización:

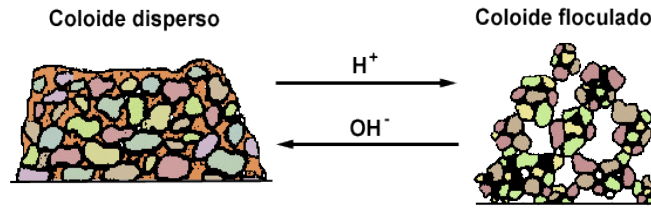


Fig 6.39. El proceso depende de la acidez del medio y del contenido en materia orgánica (<http://www.eweb.unex.es/eweb/edafo/ECA/ImL520.gif>)

El valor de pH del medio, valencia y grado de hidratación de los iones en el medio (si el grado de hidratación de los iones en el medio es alto), el efecto de neutralización de ion respecto a la superficie de arcilla con carga negativa es débil, la partícula de arcilla, por lo tanto retiene una cantidad relativamente alta de su carga y por esta razón repela a otras partículas de arcilla, y no ocurre la coagulación.

La fuerza, de acuerdo con la teoría DVLO que considera la aproximación de las partículas laminares, como si fueran placas paralelas cargadas y separadas por una distancia $2d$ de forma que las partes difusas de las doble capas se interpretan de acuerdo con la Fig. 6.40.

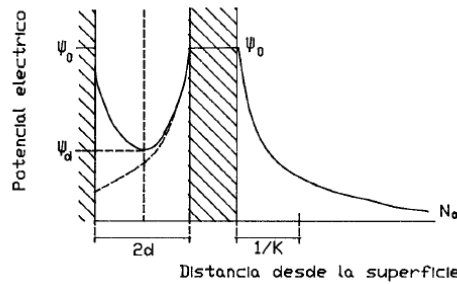


Fig. 6.40. Distribución del potencial eléctrico de la superficie de dos láminas de arcilla separadas por una distancia $2d$ (Greenland y Mott, 1978)

El total de la energía de interacción se obtienen mediante la suma de energías de atracción y de repulsión, tal y como se muestra en la Fig. 6.41.

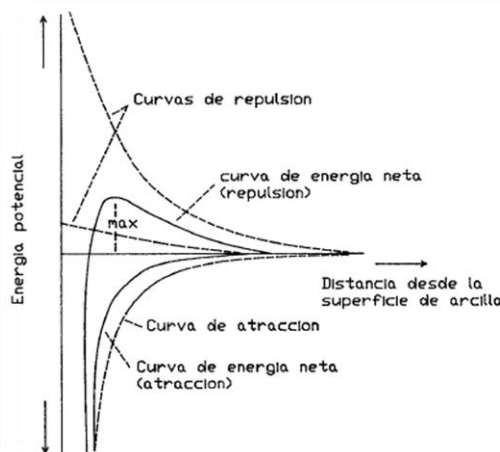


Fig. 6.41. Total de energía neta obtenida a partir de la suma de energías de atracción y repulsión entre partículas durante los procesos de fábrica (Greenland y Mott, 1978)

De acuerdo con ésta teoría DVLO la energía de interacción neta entre partículas, para tres concentraciones electrolíticas distintas, se muestra en la Fig. 6.42.

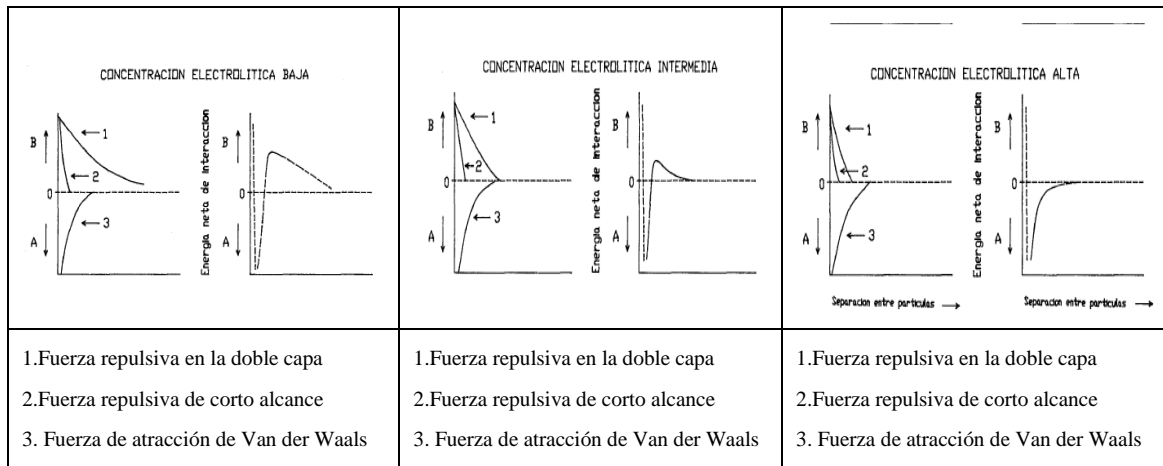


Fig. 6.42. Separación entre partículas en función de la Fuerza de atracción (A) / fuerza de repulsión (B) (Greenland y Mott, 1978)

A medida que aumenta el potencial Z y aumenta el espesor de la doble capa difusa, las fuerzas de repulsión entre las partículas de arcilla, se incrementa y se favorece la dispersión. Esta dispersión se debe a fuerzas coulombicas de largo alcance.

Por el contrario con los efectos de repulsión del potencial Z y la doble capa difusa, las fuerzas de atracción entre bordes positivos y caras negativas de las superficies de arcillas podría ocurrir y estas fuerzas, que también son de tipo coulombico, originen la floculación.

Fuerzas de corto alcance, como las Van der Waals podrían provocar floculación, pero en general se cree que estas son de una importancia limitada, ya que actúan a una distancia muy corta, aunque algunos autores indican que la presencia de electrolitos hace disminuir el espesor de la doble capa difusa, hasta el punto en que las asociaciones tipo cara-cara y borde-borde pudieran generarse debido a este tipo de fuerzas de Van der Waals (Fig.6.43).

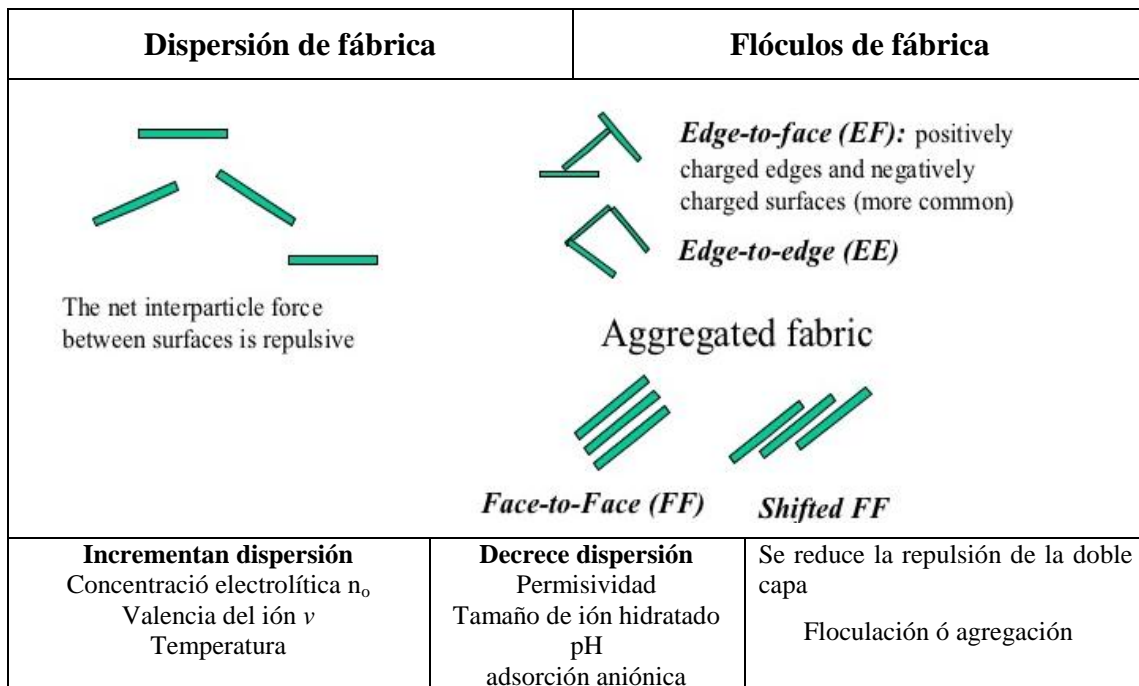


Fig. 6.43. Interacciones entre las partículas de arcillas: Dispersión, floculación y agregación de fábrica

6.2.2.4.2. Causas de la agregación entre partículas minerales

Son diversas las hipótesis formuladas para explicar la unión de partículas formando agregados de mayor tamaño y con cierta estabilidad, en equilibrio con las condiciones del medio que han permitido su formación.

Si un sistema disperso se deseca, se forma una costra continua, con ciertas fisuras o grietas. En el momento en que se vuelva a humedecer, esta se destruye y las partículas de arcilla vuelven a pasar a la dispersión.

Este ciclo de humectación y secada puede ocurrir cíclicamente, sin que se produzca agregación, a menos que las partículas se reorienten durante el proceso, o exista un cambio en la concentración electrolítica del sistema, de manera que pueda darse una cierta floculación y a posteriori una cierta agregación que implique la irreversibilidad del sistema.

Russell (1934, 1935) explica este mecanismo debido a que la desecación ocurre en un medio polar, como es el agua, y que durante la desecación se produciría una orientación entre los cationes del medio, los dipolos del agua y las partículas de arcilla (Fig.6.44)

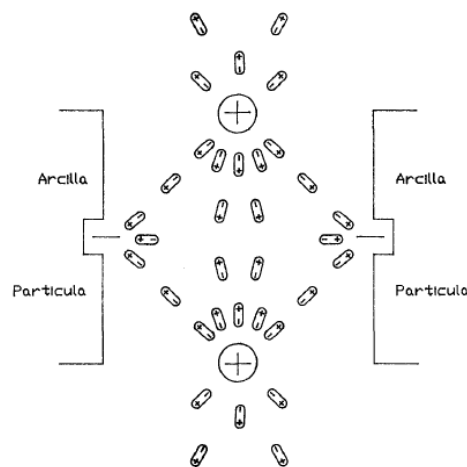


Fig. 6.44. Unión de partículas de arcilla mediante cationes a través de una orientación de dipolos de agua. Cualquier proceso que conduzca a la orientación preferente de las partículas de arcilla, respecto a sus adyacentes, incrementa la estabilidad de los agregados de arcilla, y por lo tanto, agregados cuyo origen se encuentra en la precipitación de arcilla dispersa en vez de arcilla floculada, son mayores y más estables, ya que las partículas adyacentes tienden a encontrarse dispuestas de una forma orientada (Greenland y Mott, 1978)

Posteriormente, otros autores como Rengasamy *et al.*, (1984a) y Oades (1986) explican el mecanismo de agregación por unión directa entre arcilla-cation (divalente Ca)-arcilla. De esta forma se produce el primer nivel de agregación, denominado “cuasi-cristales”, “dominios” o “ensamblajes” de entre 1-2 μm , en los que la diferencia entre uno y otro tipo de agregados depende de la morfología de las arcillas.

En el nivel de 2-20mm, además, ocurre el mecanismo de floculación, con desecación posterior en un medio polar (agua).

El ordenamiento de las partículas elementales consiste en la interacción entre formas simples de partículas a nivel individual de arcillas limos o arenas o interacción entre pequeñas agrupaciones de partículas de arcillas o partículas asociadas de limos y arenas.

El ensamblaje de las partículas. Las cuales son unidades de organizaciones de partículas que tienen límites físicos definidos y funciones mecánicas específicas. El ensamblaje de las partículas consiste en una o formas de partículas elementales ordenadas en el espacio, o pequeñas partículas ensambladas. El espacio poral presente en el interior y entre las partículas ordenadas y/o ensambladas

Los suelos cuyas superficies posean una doble capa eléctrica favorable tienden a regenerar los

agregados y producir una estructura favorable.

Los suelos que contienen proporciones altas de sodio en la doble capa eléctrica tienden a permanecer dispersos y los agregados no se regeneran por medio de procesos naturales, por lo que tales suelos tienen una capacidad estructural deficiente.

La formación de agregados en suelos estables y buenos requiere que el material coloidal sea primeramente floculado y luego estabilizado o cementado.

Cuando se combinan con los cationes apropiados en el complejo del suelo. La MO, los silicatos y las arcillas forman los ingredientes básicos de los cementos, aunque también bajo ciertas condiciones, los hidróxidos de hierro y aluminio pueden cementar partículas y unir las. En algunos suelos calcáreos, el carbonato de calcio mantiene juntas a las partículas.

Cuanta más arcilla haya en un suelo, se tendrá mayor número de agregados porque une a las partículas de tamaños mayores para formar agregados. En ausencia de coloides la formación de agregados estables no se realiza en arenas y limos.

El efecto agregante de la arcilla se debe a su acción cementante y a su propiedad de hinchamiento y contracción con los cambios de humedad. La caolinita flocula más rápido que la montmorillonita debido a su pequeño potencial electrocinético. El aumento del potencial electrocinético hace que las partículas se repelan entre sí.

El ion calcio (Ca^{2+}) y en mucho menor grado el ion magnesio (Mg^{2+}), inducen la floculación de la arcilla y, al mismo tiempo, son importantes en la nutrición y favorecen el crecimiento de las raíces y microorganismos en el suelo. Generalmente los iones calcio tienen efecto peptizante. Un suelo sin materia orgánica no se agrega fácil y rápidamente. Para agregarle precisa del ion calcio.

En general, las masas de arcillas floculadas sólo alcanzan el tamaño de las partículas de limo, esto significa que la arcilla floculada es un medio desfavorable para el crecimiento de la planta, a menos que posteriormente se formen agregados. El ion sodio (Na^+) tiende a deflocular la arcilla y a crear una reacción en la que muchos de los nutrientes presentes no pueden ser aprovechados, por lo que disminuye el crecimiento de raíces y microorganismos, causando una mala aireación en el suelo.

Los principales cementantes inorgánicos son los sesquióxidos de Fe y Al, que forman coloides irreversibles o muy lentamente reversibles, y que ayudan a formar agregados estables a la acción del agua. Este efecto se nota en los latosoles de los suelos tropicales que, aunque tienen altos contenidos de arcillas ácidas, están generalmente bien agregados. Los tamaños menores de los agregados son del tamaño de la arena fina, por lo que forma poros de tamaño suficiente para permitir una percolación rápida del exceso de agua. El carbonato de calcio que se precipita alrededor de las partículas de suelo también actúa como cementante. El exceso de sales provoca la floculación de las arcillas aun en suelos saturados de sodio.

El agua participa en diferentes procesos de formación y destrucción de la estructura textural del suelo en varias formas:

- Hinchamiento (expansión) y contracción de los coloides provocados por el humedecimiento y secado del suelo.
- Incremento de la tensión superficial entre las partículas (cohesión).
- Cambio de comportamiento por congelación y descongelación (fusión) del agua.
- Participa en la formación de electrolitos en el suelo y al aumentar el potencial electrocinético de la arcilla se dispersará debido a la dilución.

6.2.2.4.3. La relación entre estructura textural, porosidad y contenido en agua del suelo.

Ya se ha indicado que la porosidad se corresponde con el espacio no ocupado por las partículas minerales, agregadas o no (sólido), que se encuentra lleno de agua y aire (Fig. 6.45).

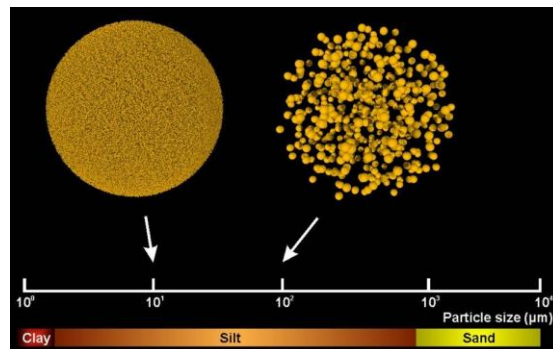


Fig. 6.45. El espacio no ocupado por los componentes texturales se encuentra lleno de aire y de agua (www.scivit.de)

Interesa que las estructuras texturales y agregacionales que son capaces de formarse en cada suelo sean estables contra la lluvia, el movimiento del agua y la presión superficial. Los agregados que se degradan en el agua o se desmoronan cuando las gotas de lluvia les golpean, liberan las partículas individuales que los componen, las cuales pueden sellar la superficie del suelo y obturar los poros. En superficie, estas partículas libres crean costras que cierran los poros y otras vías de agua, y limitan la entrada y salida de aire en el suelo y restringen la emergencia de las plántulas de un suelo.



Fig. 6.46. Arenosoles son suelos desarrollados in situ, sobre arenas residuales, después de intemperizarse con el tiempo. Materiales de suelo o roca, usualmente ricos en cuarzo y desarrollados en arenas recientemente depositadas como ocurre en los desiertos y en las playas. Duna muy estratificada. Laterita es una roca que se forma por alteración, en climas tropicales

Las condiciones óptimas se corresponden con una distribución adecuada de tamaño de los poros. Es decir poros grandes entre los agregados y poros más pequeños dentro de los agregados. (Fig. 4.46).

El espacio poral entre los agregados es esencial para el intercambio de agua y de gases. Este espacio poral proporciona zonas de debilidad a través del cual las raíces de las plantas pueden crecer.

Si la masa de suelo tiene una densidad aparente baja o presenta grandes espacios porales entre partículas individuales, la agregación pierde parte de su importancia (caso de los suelos arenosos, donde el agua y las raíces se pueden mover fácilmente entre sus partículas minerales).

3.a El tamaño, distribución y tipos de poros del suelo

Los poros varían en diámetro desde unos pocos milímetros hasta en sólo una fracción de una micra (es decir, la milésima parte de un milímetro) (Fig. 6.47).

Un índice conocido como el diámetro medio de peso (X) basado en el tamaño y la distribución del peso de los agregados se deriva pesando la masa de los agregados dentro de las respectivas clases de tamaño, y la caracterización de la distribución global del tamaño.

$$(MWD) X = \sum x_i w_i$$

donde x_i = diámetro medio w_i = masa seca de cada fracción

La distribución de los agregados por su tamaño también influye en la distribución del tamaño de poro:

- | |
|--|
| • Macroporos: Cavidades entre agregados que influyen en la infiltración, el drenaje y la aireación. |
| • Microporos: Capilares en el interior de los agregados importantes para la retención de agua y de solutos. |
| • Mesoporos: Intermedio. |

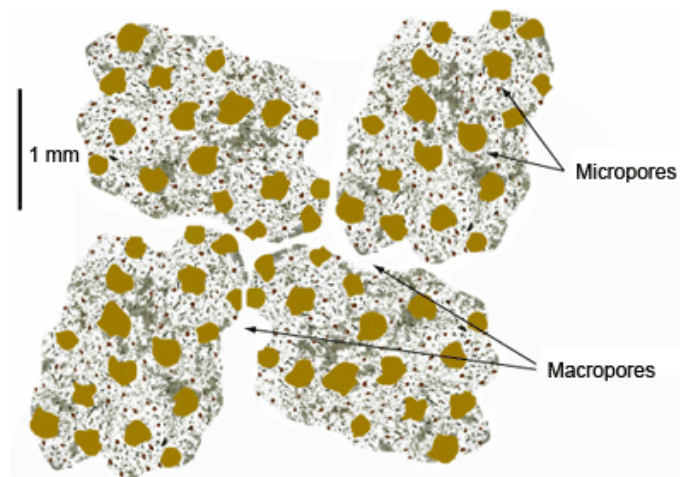


Fig. 6.47. El espacio poral contiene y controla a la vez, la mayor parte de las funciones del suelo. No es sólo la cantidad total de espacio de poros lo que es importante. La distribución del tamaño de los poros y la continuidad entre los mismos determina la función y el comportamiento de los suelos. (posibilita la aireación, capacidad de almacenamiento de agua, punto de marchitamiento de planta y drenaje). ([http://vro.depi.vic.gov.au/dpi/vro/vroimages.nsf/Images/soilhealth_another-soil-structure-model/\\$File/soilhealth_pore-model.gif](http://vro.depi.vic.gov.au/dpi/vro/vroimages.nsf/Images/soilhealth_another-soil-structure-model/$File/soilhealth_pore-model.gif))

Rowel *et al* (1994) nos muestran una clasificación algo más completa con algunos detalles de este rango.

Tabla 6.10 Tamaño de los poros en el suelo Indica que los distintos poros actúan de maneras muy diferentes. Es conveniente agruparlos en términos de comportamiento

Diámetro (µm)	Naturaleza del poro según Rowell, 1994.
20.000	Una grieta de 20 mm
4.000	Un canal de lombriz de tierra (4 mm)
300	El diámetro de una raíz de hierba
60-30	El poro más pequeño que se llena de aire a capacidad de campo
10	A hifa fúngica.
2	El tamaño de una célula bacteriana. La partícula de arcilla más grande. El poro más pequeño a partir del cual una planta puede obtener fácilmente el agua.
0.2	El poro más pequeño que permite ascender el agua a la presión de succión ejercida por una raíz de la planta. Es el tamaño de poro que corresponde al punto de marchitez permanente.
0.003	El más grande de los poros llenos de agua en un suelo "seco". El tamaño de poro es de aproximadamente diez veces el diámetro de una molécula de agua

3.b. Tipos de Poros en el suelo

- **Poros de transmisión** (macroporos) son los grandes poros que permiten el crecimiento de la raíz, el movimiento del aire y el movimiento del agua.

- Se ven a simple vista, o con una lente de mano, y su rango se encuentra entre 30 y 60 micras.
- El volumen de un suelo ocupado por los poros de transmisión debe ser > 10% si las raíces de la planta son para obtener el O₂ adecuado.
- Los suelos arenosos, de textura gruesa, y los bien estructurados, con una gran cantidad de actividad biológica, tienen una gran proporción de poros de este tipo.

- **Poros de almacenamiento** retienen el agua (es decir, no drenan por la fuerza de la gravedad), lo que permite estar disponible para su uso de la edafo-fauna y edafo-flora.

- La proporción de estos poros en un suelo controla la capacidad de agua disponible.
- Ellos (junto con los poros más pequeños o bioporos) se denominan microporos, tienen un diámetro entre 0,2 y 60 micras.
- El volumen ocupado por ellos puede variar de <10% en una arena arcillosa a > 20% en un buen marga.

- **Poros residuales**, retienen el agua con tanta fuerza que no puede ser extraída por las raíces o los organismos del suelo - que están a menos de 0,2 m de diámetro.

- Suelos de textura o arcillosos finos tienen la mayor proporción de sus poros en esta clase.
- Una arcilla pesada bien podría tener un 25% de su volumen como los poros residuales.

6.2.3. Propiedades derivadas de las partículas texturales y su efecto sobre el suelo:

De los suelos ricos en arcilla se dice que pueden identificarse fácilmente en el campo, cuando son pegajosos y si están mojados, se adhieren a las botas y mancha las manos.

Cuando abundan las arcillas, su asentamiento, en un suelo, genera un espacio poral pequeño, por lo que los movimientos de agua y aire se encuentran significativamente reducidos. Cada uno de estos minerales aporta diferentes características al suelo en el que se encuentran. Entre ellas se encuentran la capacidad de expansión y contracción, de retención de agua en forma disponible para la planta y sobre todo la capacidad del suelo para retener nutrientes y amortiguar los cambios de pH del propio suelo (capacidad tampón).

Si las arcillas son del tipo 2:1 expandibles y se mojan se expansionan, dada la capacidad que tienen las moléculas de agua de ubicarse en el interior de intercapas con una distancia superior a 14 Å. Cuando el agua está por medio, las partículas arcillosas pueden adherirse, deslizarse y/o mantenerse juntas adquiriendo una formación ordenada, gracias a la capacidad que tienen sus superficies de usar fuerzas de van der Waals y de generar puentes de H, y se ejerce una presión adecuada (la que ejercen las raíces).

Sus propiedades se presentan en el siguiente diagrama docente (Fig. 6.48) y cuyo interés en ingeniería constructiva es indudable.



Fig. 6.48. Propiedades de las arcillas aplicables en ingeniería

6.2.3.1. Consistencia del suelo, actividad de las arcillas y propiedades derivadas.

Este conjunto de propiedades se encuentran reguladas por la presencia de la solución del suelo. (Fig. 6.49).



Fig. 6.49. Conjunto de propiedades del suelo asociadas al contenido de agua (<http://4.bp.blogspot.com>)

La consistencia de un suelo mineral es la resistencia a ser deformado o amasado (remoldeado o roto). Está gobernada por fuerzas físicas de adhesión y cohesión, las cuales dependen del porcentaje de humedad del material, y por ello la consistencia se expresa en términos de seca, húmeda y mojada.

Cohesión y adhesión del suelo permiten comprender:

- El comportamiento con respecto a la gravedad, presión y tensión.
- La tendencia de la masa del suelo de adhesión a cuerpos extraños o sustancias.
- Las sensaciones que son evidenciadas y sentidas por los dedos del observador.

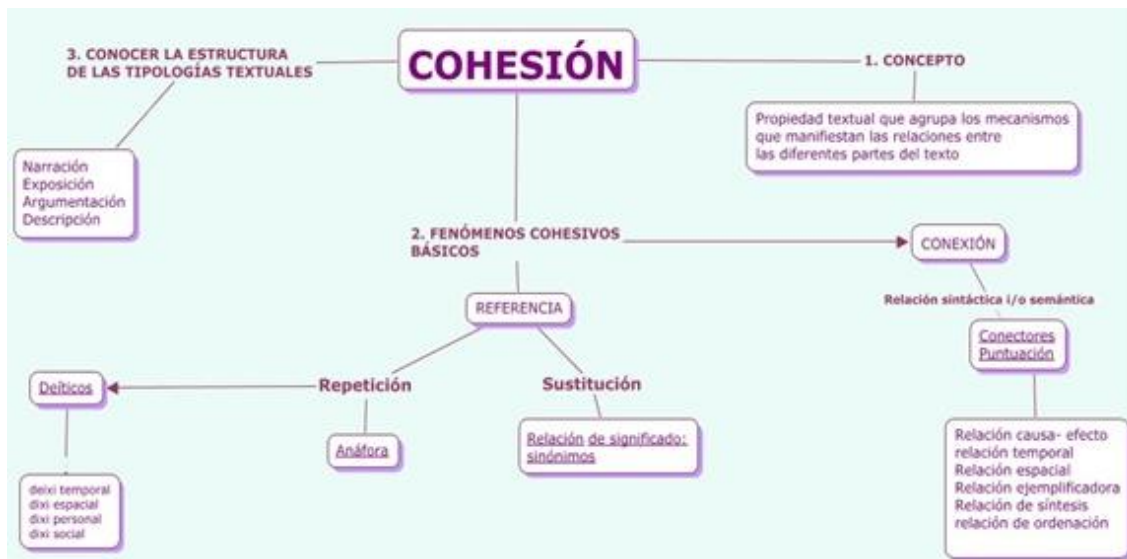
6.2.3.1.1. Cohesión de un suelo

Es la atracción entre partículas de la misma naturaleza

Esta fuerza es debida a atracción molecular en razón, a que las partículas de arcilla presentan carga superficial, por una parte, y la atracción de masas por fuerzas de van der Waals, por otra (Gavande, 1976).

Además de estas fuerzas, otros factores tales como los compuestos orgánicos, carbonatos de calcio y óxidos de hierro y aluminio, son agentes que integran el mantenimiento conjunto de las partículas. (Tabla 6.11).

Tabla 6.11 Mapa conceptual de la enseñanza de la cohesión



6.2.3.1.2. La adhesión en el suelo

Es la atracción entre partículas de distinta naturaleza

Se debe a la tensión superficial que se presenta entre las partículas de suelo y las moléculas de agua. Sin embargo, cuando el contenido de agua aumenta, excesivamente, la adhesión tiende a disminuir. El efecto de la adhesión es mantener unidas las partículas, por lo cual depende de la proporción agua/aire. De acuerdo a lo anterior, la consistencia del suelo posee dos puntos máximos; uno cuando se encuentra en estado seco debido a cohesión y otro cuando está húmedo que depende de la adhesión.

Las fuerzas intermoleculares que enlazan moléculas similares entre sí, (por ejemplo puentes de hidrógeno) son llamadas fuerzas cohesivas, y las que enlazan una sustancia a una superficie se llaman fuerzas adhesivas.

6.2.3.1.3. Coherencia del Suelo.

Se refiere a la cohesión entre las partículas sólidas

Las fuerzas de la cohesión y coherencia explican la unión de las partículas entre sí en los distintos estados de consistencia. El número de películas de agua depende del contenido de coloides. Los suelos arcillosos exhiben por lo tanto mayor cohesión que los arenosos. Las partículas laminares producen mayores efectos cohesivos que las esféricas

6.2.3.1.4. Pegajosidad de los Suelos

Representa el contenido de humedad en el cual el suelo no se adhiere más a un objeto extraño.

Es generalmente determinado pasando una espátula a través de una masa húmeda y amasada de suelo. El contenido de humedad es regulado hasta que se alcance el punto en que el suelo no se adhiere a la espátula. En suelos altamente plásticos, el punto de despegado se encuentra levemente por debajo del límite superior. En suelos levemente plásticos, el punto de despegado se encuentra por encima del límite superior. Los efectos de la arcilla y la materia orgánica en el punto pegajoso son semejantes a sus influencias en los límites inferior y superior de plasticidad.

6.2.3.1.5. Friabilidad del Suelo

Es la facilidad de desmenuzar un terrón de suelo.

El rango de humedad en el cual los suelos están friables, es también el rango de humedad en el cual la condición es óptima para la labranza o excavación, ya que se minimiza el efecto de cementación. Por otro lado, no hay suficiente agua presente para causar la formación de distintas películas de agua, alrededor de los contactos de partículas para producir la cohesión que existe en el rango plástico.

Los agregados están unidos, al menos en parte, por la orientación de moléculas de agua (bipolo) entre partículas individuales.

Los límites de Atterberg o estados de consistencia de un suelo, se determinan en muestras completamente amasadas, por lo tanto deben tomarse como una medida del comportamiento de los suelos después de destruir completamente su estructura original.

La friabilidad se caracteriza por la facilidad de desmenuzamiento de un suelo húmedo. Las condiciones de humedad que determinan la friabilidad son aquellas que mejor se adaptan a las condiciones de mecanización porque el suelo es suave y la cohesión apropiada.

La adhesión se refiere a la atracción de la fase líquida sobre la superficie de la fase sólida, mientras la cohesión es la unión entre partículas debido a las fuerzas de atracción mutua que surgen de mecanismos físico - mecánicos, o sea, la fuerza de cohesión varía inversamente con el contenido de humedad y aumenta con el contenido de las arcillas

6.2.3.1.6. Plasticidad de un suelo

Propiedad de algunos suelos para deformarse sin agrietarse.

Es el efecto resultante de una presión y una deformación. Permite a las arcillas cambiar de forma cuando están sujetas a una fuerza deformante superior a las fuerzas cohesivas, y mantener esa forma cuando la fuerza deja de ser aplicada. A un contenido de humedad determinado, está dada por la distancia que las partículas pueden distanciarse, sin romperse los enlaces entre ellas.

A muy bajos contenidos de humedad, el agua próxima a las partículas adquiere gran coherencia y viscosidad y se estima que la viscosidad debe ser cercana a la del hielo. A mayores contenidos de humedad, el suelo se vuelve plástico y pegajoso, esto es, exhibe características de flujo. Las propiedades de viscosidad del suelo se vuelven similares a la del agua en estado líquido.

Los suelos plásticos pueden clasificarse como arcillas o limos. Arcillas son aquellos suelos de tamaño menor a dos micras y que su composición química obedece a la fuerzas de atracción molecular de los átomos de Alúmina y Sílice y que sus partículas son de forma laminar.

Dado que la plasticidad esta función de las fracciones más finas del suelo, cada suelo tendrá diferente plasticidad de acuerdo con la cantidad de arcilla que contengan. Russell indica que el número de plasticidad es una función lineal del contenido de arcilla (partículas menores de 5μ). Y así, un incremento en el porcentaje de arcilla produce un aumento en ambos límites de plasticidad en la escala de humedad y consecuente aumento en el número de plasticidad y un descenso conlleva rápido descenso del límite superior de plasticidad con consiguiente disminución del número de plasticidad. Por ello, los suelos que contengan menos del 20% de partículas menores de 5μ , generalmente no muestran plasticidad.

En todo caso, se necesita un mayor contenido de humedad para obtener plasticidad en un suelo con alto contenido de arcilla que en otro con menos contenido de arcilla.

La plasticidad guarda una estrecha relación con la estructura laminar de las partículas y el agua siendo responsables de su alta compresibilidad y baja permeabilidad (Fig. 6.50)

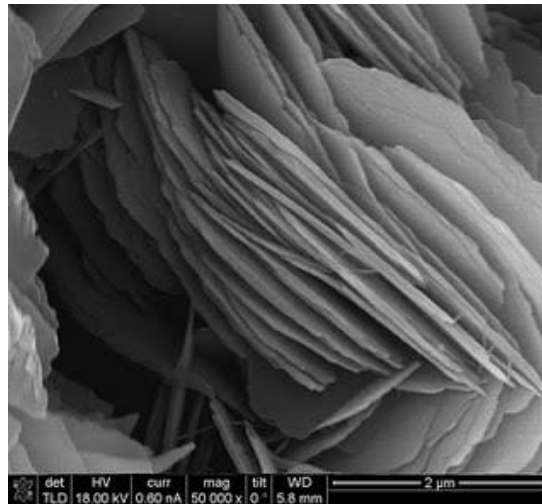


Fig. 6.50. Importancia de la estructura laminar de las partículas.

Los minerales que carecen de estructura laminar (cuarzo y feldespatos), muestran plasticidad solo si son pulverizados. Talco, moscovita, biotita y otros minerales (con forma laminar) presentan plasticidad. Son pocos los suelos que contienen suficiente cantidad de minerales primarios como para afectar la plasticidad, El hecho de que las arcillas secundarias tienen estructura laminar, ayuda a explicar la plasticidad de los suelos. En algunos casos la presencia de mica en la fracción limo puede causar plasticidades más altas que la que son de esperar debido al contenido de arcilla solamente. (<http://4.bp.blogspot.com>)

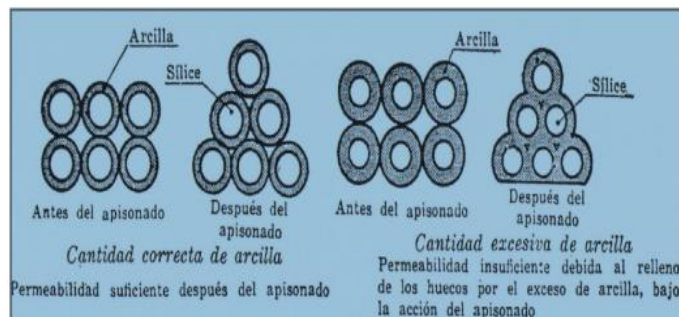
El comportamiento plástico de los minerales de la arcilla se debe principalmente a su estructura laminar y a su tendencia a rodearse de numerosas moléculas de agua, que se fijan a la superficie mediante puentes de hidrógeno, además de hidratar los numerosos cationes intercambiables que se encuentran en torno a éstas.

Esto hace que, como respuesta a un esfuerzo dado, los materiales arcillosos respondan deslizando unas láminas con respecto a otras y tiene lugar a favor de las superficies de discontinuidad definidas a lo largo de los espacios inter-laminares que existen entre dichas láminas.

La presencia de agua en estos espacios favorece la separación de las láminas y, por consiguiente, la disminución de la energía de enlace entre ellas, con el consiguiente deslizamiento relativo.

Sin el agua no existiría la plasticidad, pues las partículas no podrían deslizarse unas sobre otras. (Fig. 6.51).

Fig. 6.51. Esta propiedad se debe a que el agua forma una envuelta sobre las partículas laminares, lo que produce un efecto lubricante, que facilita el deslizamiento de unas partículas sobre otras, cuando se ejerce un esfuerzo sobre ellas. La elevada plasticidad de las arcillas es consecuencia de su morfología, tamaño de partícula extremadamente pequeño (área superficial elevada) y alta capacidad de hinchamiento.



La composición de los minerales de arcilla depende de la forma y el grado de meteorización (física y química) de los feldespatos como ortoclasas y plagioclasas y algunas micas (por su tamaño reducido y su forma aplanada).

Hay tres grupos principales de minerales arcillosos:

- Caolinitas: (incluyen caolinita, dickita y nacrita) formada por la descomposición de la ortoclasa feldespática (e.g. en el granito); la caolinita es el principal constituyente
- Illitas: (incluyen illita y glauconita) son los minerales de arcilla más comunes; están formados por la descomposición de algunas micas y feldespatos; predominantes en arcillas y conchas marinas.
- Montmorillonitas: (esmectitas) (incluyendo montmorillonitas -Ca y -Na, bentonita y vermiculita) formadas por la alteración de rocas ígneas básicas que contienen silicatos ricos en Ca y Mg; los débiles enlaces de los cationes (e.g. Na^+ , Ca^{2+}) dan lugar a un elevado potencial de expansión/contracción.

Las propiedades físico-químicas de la arcilla varían con la relación sílice/sesquióxidos. La capacidad de adsorción de la superficie coloidal para los cationes y las moléculas de agua decrece cuando la relación se vuelve menor.

- Los suelos con baja relación sílice/sesquióxidos se vuelven plásticos con un contenido de humedad menor que los suelos con relación sílice/sesquióxidos más altas.

- Dado que el agua adsorbida y la cantidad de humedad requerida para producir un film es menor en suelos de baja relación sílice/sesquióxidos, es evidente que el límite inferior de plasticidad será menor para estos suelos.

- Cuando hay suficientes películas para desarrollar efecto plástico, y se rebasa su número, la cantidad de agua necesaria para aumentarlos permite encontrarnos con un “líquido viscoso”.

- Esto indica que los minerales caoliníticos se vuelven plásticos con un contenido de humedad menor que los tipos montmorilloníticos.

- Debe de tenerse en cuenta que este argumento explica la destrucción de las lateritas verdaderas, que encierran grandes cantidades de óxidos y oxihidróxidos de Fe Al.

- El tipo de catión adsorbido tiene mayor influencia en minerales de alta plasticidad (montmorillonita) que en minerales de baja plasticidad (caolinita).

- El incremento de la valencia del catión hace disminuir el valor del límite líquido de las arcillas expansivas, pero tiende a aumentar los valores del límite líquido de los minerales no expansivos.

- La haloisita hidratada tiene un alto límite plástico poco habitual mientras que tiene un índice de plasticidad bajo.

- Existe una gran variación entre los límites de Atterberg de un mismo mineral arcilloso aún con el mismo catión de cambio.

- Gran parte de esa diferencia hay que atribuirla al tamaño de las partículas y a la perfección de los cristales: Cuanto más pequeñas sean las partículas y cuanto más imperfecta su cristalización, más plástico será el suelo (Tabla 6.12).

Tabla 6.12 Combinaciones de partículas y límites líquido y plástico

Tamaño de Partícula (µm)	Constituyentes predominantes	Constituyentes comunes	Constituyentes raros
0,1	Montmorillonita-Beidellita	Mica intermedia	Illita
0,1-0,2	Mica intermedia	Caolinita-Montmorillonita	Illita-cuarzo
0,2-2,0	Caolinita	Illita-Mica intermedia Micas Halosyta	Cuarzo Montmorillonita Feldespato
2,0-11,0	Micas Illitas Feldespatos	Cuarzo Caolinita	Halosyta Montmorillonita

Composición mineral de partículas de diferentes rangos de tamaño. J.K. Mitchell

Mineral ^a	Límite líquido (%)	Límite plástico (%)
Montmorillonita (1)	100-900	50-100
Nontronita (1)(2)	37-72	19-27
Illita (3)	60-120	35-60
Caolinita (3)	30-110	25-40
Halosyta hidratada (1)	50-70	47-60
Halosyta deshidratada (3)	35-55	30-45
Atapulgita (4)	160-230	100-120
Clorita (5)	44-47	36-40

Valores de los límites de Atterberg para minerales de arcilla. J.K. Mitchell [7]

- (1) Varias formas iónicas. Valores más altos para monovalentes; más bajos para di y trivalentes.
 (2) Todas las muestras contienen un 10% de arcilla y un 90% de arena y limo. (3) Varias formas iónicas. Valores más altos para formas di y trivalentes; más bajos para monovalentes. (4) Varias formas iónicas.
 (5) Algunas cloritas no son plásticas.

6.2.3.1.7. Pegajosidad y Plasticidad de Suelos Arcillosos

Un suelo plástico y pegajoso pierde estas propiedades, cuando su contenido de agua decrece. Entonces adquiere características de friabilidad y es suave al tacto. Si la pérdida de agua se incrementa, el suelo pasa al estado seco volviéndose firme y más aún, duro.

Según la **clasificación de Atterberg**, los suelos, sin incluir el estado viscoso, se han dividido en cuatro estados de consistencia (Fig. 6.52 y 6.53).

- **Pegajosa:** característica de adherencia a los objetos.
- **Plástica:** característica para ser moldeado.
- **Suave:** caracterizado por la friabilidad.
- **Firme:** caracterizado por su dureza

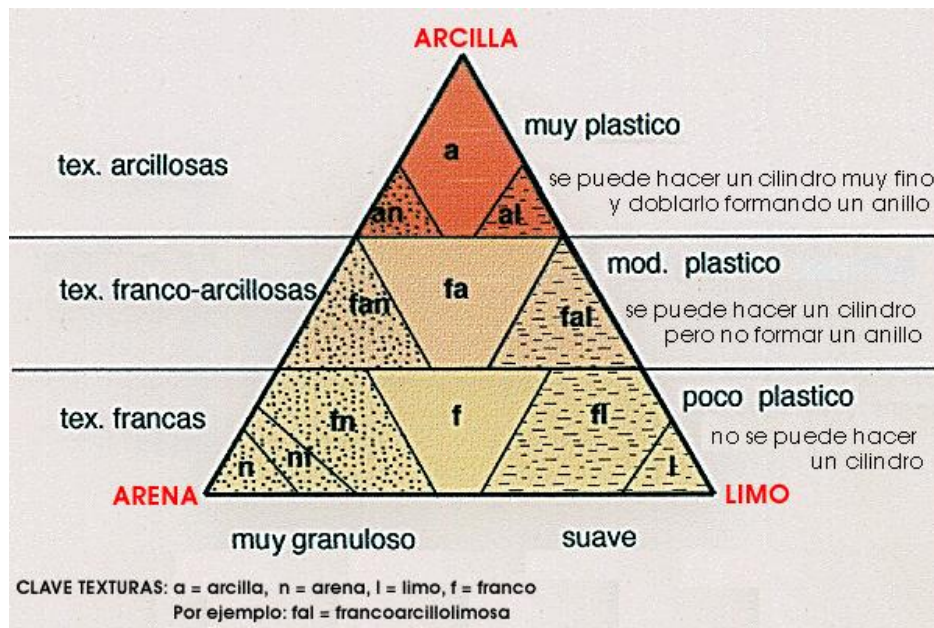


Fig. 6.52. Triángulo de textura asociado a los estados de plasticidad (www.edafologia.net)

En este contexto, el límite plástico podría considerarse la proporción de agua suficiente para hidratar todas las partículas, ya sea por adsorción directa a la superficie o por hidratación de los cationes de cambio que se encuentran en torno a ellas. Por encima de este valor, las partículas presentarán un comportamiento plástico gracias a la formación de películas de agua que permite el deslizamiento de unas con respecto a otras.

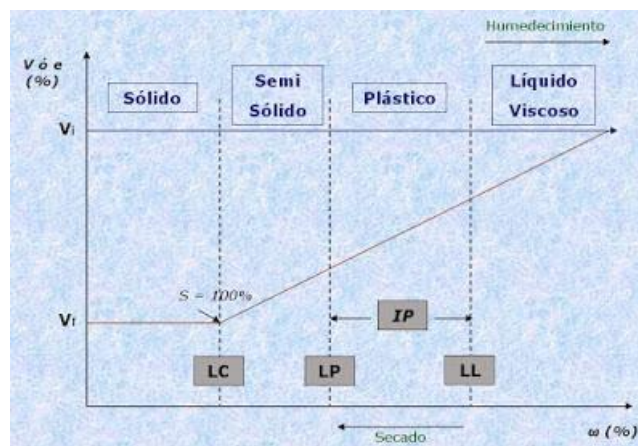


Fig. 6.53. En Geotécnica, los límites más importantes de Atterberg son los que definen la plasticidad y se cuantifican mediante la determinación de los índices de Atterberg (límite líquido, límite plástico y límite de retracción). Sus valores marcan una separación arbitraria entre los 4 estados o modos de comportamiento de un suelo (sólido, semisólido, plástico y semilíquido o viscoso).

El grado máximo de consistencia se alcanza en el rango seco debido a las fuerzas de cohesión; mientras que el máximo de adhesión se localiza dentro del rango húmedo. (<http://geotecnia-sor.blogspot.com>)

En este contexto, el límite plástico podría considerarse la proporción de agua suficiente para hidratar todas las partículas, ya sea por adsorción directa a la superficie o por hidratación de los cationes de cambio que se encuentran en torno a ellas. Por encima de este valor, las partículas presentarán un comportamiento plástico gracias a la formación de películas de agua que permite el deslizamiento de unas con respecto a otras.

Técnicamente, una arcilla es más plástica cuanto más agua absorbe. De aquí se desprende el

concepto de **agua de plasticidad**, esto es, el % de agua necesaria para que cualquier tipo de arcilla posea la flexibilidad requerida para ser trabajada con un método concreto. Se necesita un contenido de agua diferente si se tornea, modela, se usa para moldes a presión, para vaciar, etc. Por otra parte, todas las hojas de datos técnicos de los yacimientos de arcilla deben de incluir las cantidades de agua de plasticidad que admite



Fig. 6.54. Hay 4 reglas que no se deben de olvidar:

Después de preparar la arcilla debemos dejarla en reposo unos días, manteniéndola con la humedad adecuada. El envejecimiento hace más plástica la arcilla. El correcto amasado ayuda a aumentar la plasticidad. Se puede corregir la plasticidad agregando bentonita al 2% del total del peso en seco de los materiales (<http://geotecnia-sor.blogspot.com>)

La frontera convencional entre los estados semisólido y plástico se llama límite plástico, (Fig. 6.54.) que se determina alternativamente presionando y enrollando una pequeña porción de suelo plástico hasta un diámetro al cual el pequeño cilindro se desmorona, y no puede continuar siendo presionado ni enrollado. El contenido de agua a esta condición se anota como límite plástico.

El índice de plasticidad (IP), es el rango de contenido de agua para el cual el suelo se comporta plásticamente. Numéricamente es la diferencia entre el límite líquido y el límite plástico del suelo alternativamente presionando y enrollando una pequeña porción de suelo plástico hasta un diámetro al cual el pequeño cilindro se desmorona, y no puede continuar siendo presionado ni enrollado. El contenido de agua a esta condición se anota como límite plástico. (Fig. 6.55).

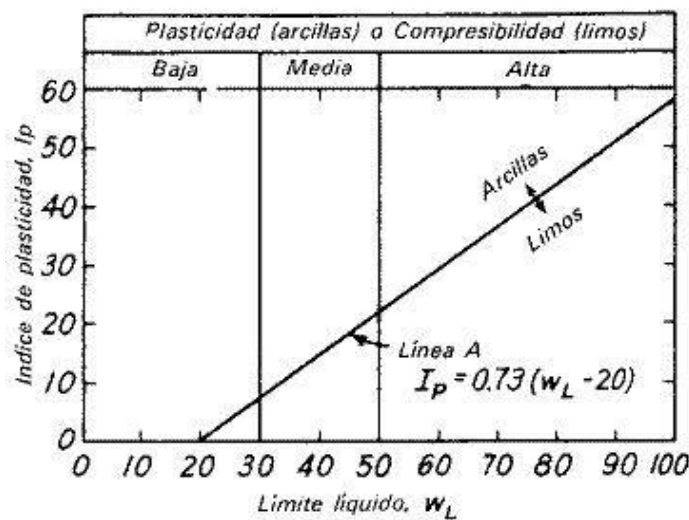


Fig. 6.55. Índice de plasticidad o compresibilidad en función del límite líquido (<http://geotecnia-sor.blogspot.com>)

6.2.3.1.8. Expansividad de los Suelos

El hinchamiento es el proceso opuesto a la consolidación. Consiste en la expansión de un material arcilloso por efecto de una reducción de presión y una entrada de agua en los poros que rodean a las partículas.

Se puede clasificar la expansividad de una arcilla (Skempton, 1953) por medio del número de actividad (A), que representa la relación del índice de plasticidad de un suelo entre el porcentaje por peso de las partículas que poseen un diámetro equivalente menor que 0.0002 mm. Si el número de expansividad es mayor que 1, la arcilla es de alta expansividad.

La mayor parte de los suelos esmectíticos muestran un comportamiento plástico a lo largo de un amplio rango de humedades. Este comportamiento surge de la capacidad de los minerales de contener una gran cantidad de agua entre las partículas y todavía conservar su estructura coherente gracias a las fuerzas eléctricas existentes entre ellas.

Así mismo, la diferencia entre los suelos orgánicos e inorgánicos puede realizarse llevando a cabo dos ensayos para determinar dos valores de límite líquido con el mismo material; una con suelo húmedo secado al aire y otra con el suelo secado al horno.

El suelo secado al horno produce cambios irreversibles en los componentes orgánicos y producen un límite líquido significativamente inferior al realizado con el suelo secado al aire. Si la muestra secada al horno es inferior a 0.75 veces al de la muestra secada al aire, el suelo puede clasificarse como orgánico.

La frontera entre el estado sólido y semisólido se llama límite de contracción o encogimiento, (Fig. 6.56) y a la frontera entre el límite plástico y líquido, se llama límite líquido, y es el contenido de agua que se requiere adicionar a una pequeña cantidad de suelo que se colocará en una copa estándar, y ranurará con un dispositivo de dimensiones también estándar, sometido a 25 golpes por caída de 10 mm de la copa a razón de 2 golpes/s, en un aparato estándar para límite líquido; la ranura efectuada deberá cerrarse en el fondo de la copa a lo largo de 13 mm.

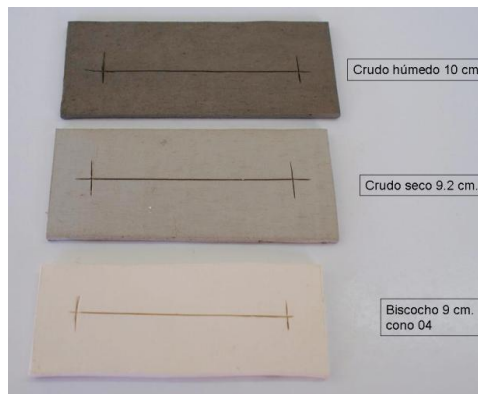


Fig. 6.56. Contracción o encogimiento, propiedad de interés técnico (en cerámica).

Cuanto más agua tenga una arcilla, más encoge. Es decir, las arcillas y pastas muy plásticas encogen más que las muy magras. Aunque una arcilla no se considera completamente seca sino hasta cuando alcanza los 100° C. Es decir, cuando pierde el agua física. El agua química la pierden las arcillas al llegar a los 500° C. y, por último, cuando ha llegado a su temperatura de cocción, la arcilla se vuelve dura y compacta, produciéndose un cambio irreversible en su estructura y mostrando, por lo tanto, la fase de encogimiento final

6.2.3.1.9. Consistencia del suelo

Es la manifestación de las fuerzas físicas de cohesión y adhesión que actúan dentro del mismo bajo, varios estados de humedad, o sea, resistencia a la deformación o ruptura cuando se aplica una fuerza.

La estructura textural del suelo: Nuevo punto de partida

Varía con la textura, cantidad y naturaleza del material coloidal hasta cierto punto con la estructura y especialmente con el contenido de humedad.

Su clasificación se hace con el suelo seco, húmedo y muy húmedo. Así, cuando el suelo está:

- **seco** se dice que es blando, suave, duro, muy duro o cementado,
- **húmedo** se describe como muy friable, friable o poco friable,
- **muy húmedo**, (por encima de la capacidad de campo) se distinguen dos condiciones: plasticidad y pegajosidad.

Así, se habla de suelos poco plásticos, plásticos, muy plásticos y suelos poco pegajosos, pegajosos y muy pegajosos. Pueden darse condiciones combinadas como de alta plasticidad y poca pegajosidad, dependiendo de los tipos de arcillas, sus cantidades y de sus cationes adsorbidos.

El concepto de *consistencia del suelo*, incluye algunas propiedades tales como la resistencia a la compresión, la friabilidad, la plasticidad, y la viscosidad (Tabla 6.13).

Tabla 6.13. Estado de humedad y formas de consistencia del suelo (geotecnia-sor.blogspot.com)

INCREMENTO DE LA HUMEDAD	FORMAS DE CONSISTENCIA	
Seco	Duro	Formación de terrones
Húmedo	Suave y friable	Óptimas condiciones para laboreo
Muy Húmedo	Plástico y pegajoso Viscoso y pegajoso	Amasamiento con agricultura Suelo rueda fácilmente

Observaciones de campo y de laboratorio, han llevado a la conclusión de que la consistencia del suelo varía con propiedades como: la textura, el contenido de MO, el total de materia coloidal, la estructura (en cierto grado) y el contenido de humedad. La relación entre la tensión que se aplica y la deformación obtenida nos proporciona las curvas de esfuerzo (Fig. 6.57) y sus límites (Fig. 6.58)

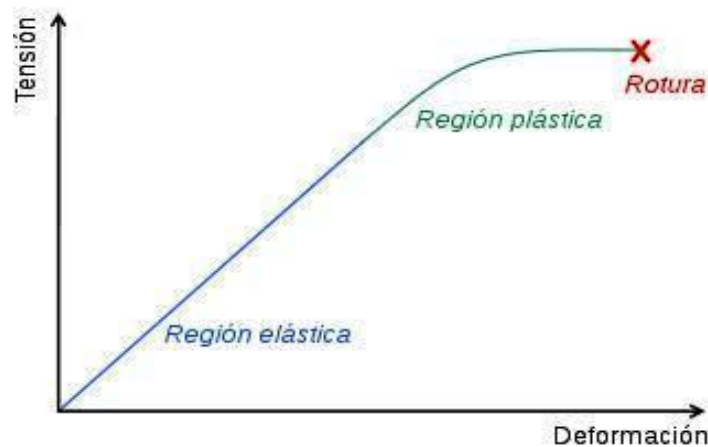


Fig. 6.57. Curva Esfuerzo-Deformación para un material plástico (geotecnia-sor.blogspot.com)

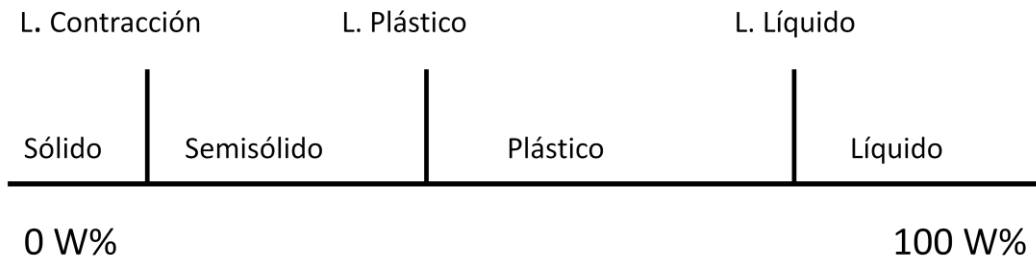


Fig. 6.58. Límites de consistencia de Atterberg

1.) Consistencia de suelos secos

Un suelo seco con una compactación normal generalmente exhibe una extremada dureza o coherencia. La medida de esta coherencia va a variar con la estructura del suelo, ya que, la porosidad determina el número de partículas por unidad de volumen.

La coherencia de suelos secos, por lo tanto, debe ser visualizada como dependiendo de la cantidad de contactos superficiales por unidad de volumen de la masa del suelo y la magnitud de las fuerzas atractivas en la superficie; se da en ausencia de moléculas de agua en la superficie y por la atracción entre las partículas sólidas (Fig. 6.59 y 6.60).

- **Suelo suelto:** Se utiliza en aquellos horizontes que carecen de estructura o que aquella es particular. No existen agregados y las partículas del mismo no están unidas entre sí. Los horizontes que la presentan están muy bien aireados y son muy penetrables, pero las raíces tienen poco contacto y la retención de agua es muy débil.
- **Suelo blando:** Los agregados se rompen entre los dedos. Su consistencia se asocia a estructuras migajosas o granulares. El suelo está bien aireado, es fácil de penetrar y ofrece buen contacto a las raíces. Su retención de agua es, buena y se laborea bien. Es conveniente que presente una pequeña humedad para que no destruya a los agregados.
- **Suelo duro:** Los agregados son difíciles de romper con la mano, y en algunos casos es necesario recurrir al martillo. La aireación es escasa y las raíces penetran con mucha dificultad en los agregados y suelen crecer a través de las fisuras. Retiene gran cantidad de agua aunque el drenaje puede resultar escaso.



Fig. 6.59. Los Puntos de Máxima Consistencia son:

- En estado seco debido a la cohesión.
 - En estado húmedo debido a la adhesión
- (<http://www.monografias.com/trabajos15/suelos-consistencia/Image2346.jpg>)



Fig. 6.60. Cuadro resumen de los tipos de consistencia del suelo en función del agua (<http://geotecnia-sor.blogspot.com.es/>)

2.) Consistencia en húmedo

- **Suelo Suelto:** Se corresponde con el término análogo en seco y presenta un comportamiento semejante.
- **Suelo Friable:** El término deriva de "friare" que significa desmenuzar. Se desmenuza con cierta facilidad. En seco, suele ser "blando" o algo "duro" y su comportamiento es el equivalente a ellos.
- **Suelo Firme:** No se desmenuza con facilidad. En seco suele ser duro o muy duro y con un comportamiento semejante. Puede ser muy proclive a la formación de suelas de arada.

Usualmente hay correspondencia entre la consistencia en seco y en húmedo, si bien en esta situación los agregados se desmenuzan con mayor facilidad.

3.) Consistencia en mojado

- **Suelo Adherente:** Se utiliza para indicar que la tierra se pega a las manos. Suele ir asociada a suelos duros en seco y poco friables o firmes en húmedo. Cuando el suelo es muy adherente es debido a la presencia de partículas finas no coloidales que no se unen unas a otras para constituir agregados. La presencia de este limo hace que, al no estar adherido, el suelo húmedo se vuelva resbaladizo y se enfangue.
- **Suelo Plástico:** Tiene la capacidad de poder ser moldeado. La plasticidad se mide formando un cordón y estableciendo lo largo y fino que se hace antes de que se rompa. Está en función del contenido y tipo de arcilla. Cuando a la plasticidad se añade la presencia de arcillas expansibles que provocan grandes cambios de volumen, pueden ocasionar deslizamientos.

Un ejemplo de cada uno de los casos se presenta en la Fig. 6.61



Fig. 6.61. Resumen de ejemplos prácticos de reconocimiento, asociados al uso del suelo. (<http://geotecnia-sor.blogspot.com.es/>)

6.2.3.1.10. La Capilaridad del Suelo

Propiedad física del agua mediante la cual puede avanzar a través de un canal vertical de menor diámetro (desde unos milímetros hasta micras) siempre y cuando, el líquido se encuentre en contacto con ambas paredes del canal y estas paredes se encuentren cercanas.

La cohesión, la adhesión y la tensión superficial causan la capilaridad (movimiento de agua hacia arriba de un capilar). La distancia del movimiento a través del capilar, se debe a la atracción que ejerce la periferia de la superficie polar del capilar (adhesión) sobre el agua y a la tensión superficial del agua, que tiende a minimizar el área superficial.

6.3. El Agua o la solución del suelo y la estructura textural

En el suelo, el agua se almacena en las superficies de las partículas minerales y en los poros que surgen de la agregación física de partículas (arcilla, limo y arena). Cuando hay MO el agua queda retenido en el entramado molecular, y la edafobiota lo incorpora como agua constitucional. De esta manera se acumulan sustanciales volúmenes de agua. Se estima que a una profundidad de 1 m., el suelo, a capacidad de campo, puede contener aproximadamente 800.000 litros de agua o ese valor en kg.

En general, el agua puede hacer que las partículas minerales del suelo se expandan, se contraigan y se adhieran entre sí. De esta manera se puede iniciar el proceso de agregación estructural. También está íntimamente involucrado en numerosas reacciones químicas que sufren los minerales alterados de arcillas primarias y secundarias (e.g. hidrólisis), la liberación consecuente de nutrientes químicos en la solución del suelo y la generación de acidez.

Sin embargo, el almacenamiento de agua del suelo nunca es permanente, mostrando una variación sustancial en el espacio y el tiempo. Esta renovación es particularmente intensa en la proximidad de la superficie del suelo, donde los stocks naturales se renuevan gracias a la precipitación natural o a través de sistemas de riego. Al mismo tiempo el agua que penetra en el suelo puede transferirse rápidamente a las plantas vía sistema radicular. El agua se elimina en forma gaseosa (por transpiración y evaporación) y en forma líquida por drenaje profundo.

La movilidad del agua en el seno del perfil da lugar a procesos edafogénicos (eluvación, iluviación y lixiviado) acompañada de iones y partículas. Las pérdidas de agua del sistema suelo permiten drenajes que alimentan a las capas freáticas (colgadas o profundas), la formación de masas de agua, sin contar con procesos de hidratación de masas geológicas como las calizas y la formación de horizontes farinosos de calizas bajo costras petro-cálcicas. Técnicamente se utiliza el riego para eliminar el exceso de protones tras un encalado o un abonado de lujo.

Cada molécula de agua es eléctricamente neutra. Sin embargo, la distribución de carga total en cada molécula es asimétrica (Fig. 6.62). Es decir, la carga negativa que llevan los electrones del átomo de O no se distribuyen de forma uniforme debido a su tamaño (mayor) y a la densidad de carga positiva, que ejerce una atracción más fuerte sobre estos electrones. Los electrones, por lo tanto, pasan más tiempo al final de oxígeno de la molécula de agua. Como resultado, el extremo de oxígeno de una molécula de agua es parcialmente negativo (δ^-) y el extremo de hidrógeno parcialmente positivo (δ^+) (Fig.6.63)

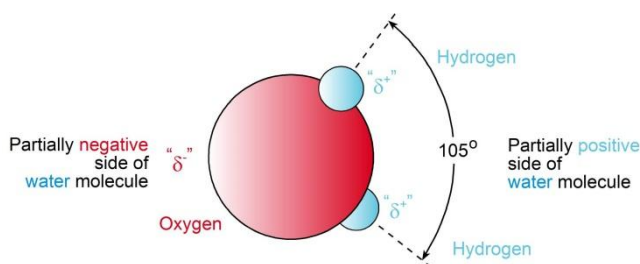


Fig.6.62. La molécula de agua se comporta como un dipolo, electronegativo en el lado del átomo de O y electropositivo en el lado de los H (UNSW 2007)

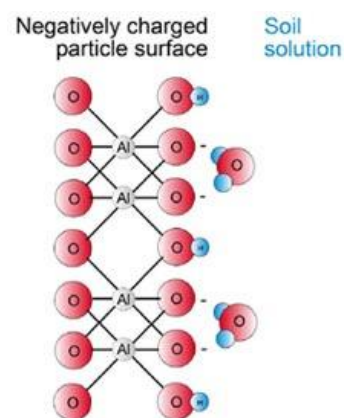


Fig.6.63. La superficie de las arcillas atrae de forma orientada a las moléculas de agua. (UNSW 2007)

Esto es muy importante a la hora de poder atravesar las aquaporinas (transportadores de agua)

de las membranas biológicas.

Estas características de dipolo de la molécula de agua tienen dos ramificaciones importantes:

En primer lugar, muchas partículas minerales del suelo tienen superficies electro-negativas (producto de los procesos de sustitución que sufren) y atraen al agua, por el lado electro-positivo de sus moléculas dipolares. Esta atracción se traduce en la formación de pequeñas pero fuertes fuerzas adhesivas (son aditivas). Es el **agua de adherencia**. El grado de adhesión hace que este agua no esté disponible para su absorción por los seres vivos.

En segundo lugar, las moléculas de agua se atraen entre sí, y forman puentes de hidrógeno (H). Este tipo de unión se llama cohesión y hace que las moléculas de agua puedan adherirse entre sí. (es el **agua de cohesión**). Este agua es ligeramente más móvil y está generalmente disponible para los seres vivos. Pero sus moléculas, no están tan bien orientados como el agua de adherencia.

La combinación de adhesión y cohesión logra películas de agua de espesor considerable, que se localizarán sobre la superficie de las partículas del suelo. Debido a que las fuerzas que mantienen el agua sobre estas superficies son ambas atractivas, cuanto mayor sea la superficie específica de un suelo, mayor será la cantidad de agua adsorbida. A efectos prácticos, los suelos argílicos, los ricos en oxihidróxidos de Fe y Al y los orgánicos puede contener mucha más agua que los arenosos.

El agua restante del suelo está situada en los poros de aireación y generalmente se retira por drenaje debido a la fuerza de la gravedad. Normalmente no es disponible para las plantas, ya que la velocidad dentro del perfil es demasiado rápida, y no da tiempo a los seres vivos para su captura (lo mismo que el agua de riego intenso).

Cationes intercambiables como el Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ y Na^+ , y las superficies de arcillas y humus, también son atraídos por el extremo electronegativo de la molécula agua. De esta forma, los cationes pueden ser retirados de la matriz sólida de las partículas del suelo y permanecer en la solución hasta su consumo por los seres vivos (Tabla 6.14). Así, en la solución del suelo, el estado normal de los cationes, es el encontrarse rodeados por una “nube” de moléculas de agua orientadas, diciendo de ello que son cationes hidratados. El número de moléculas de agua asociadas con un catión (es decir, radio hidratación) es una función de la carga iónica y el tamaño del catión (Fig. 6.64).

Tabla 6.14. Iones de intercambio no hidratados e hidratados ordenados por su radio iónico

Radio	Unidad	Na^+	K^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}	Al^{2+}
No-hidratadas	nm	0.095	0.133	0.066	0.099	0.050
Hidratadas	nm	0.360	0.330	0.430	0.410	0.480

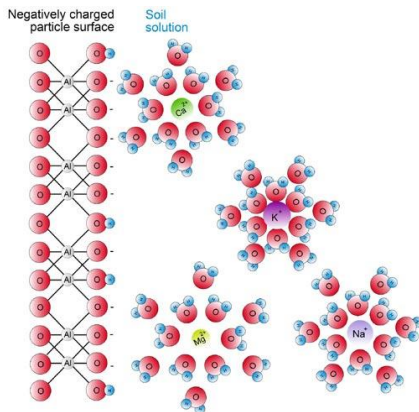


Fig.6.64. Nube de hidratación de los cationes y aproximación selectiva a una superficie cargada electronegativamente (arcilla). (UNSW 2007)

No olvidar que las superficies biológicas también están cargadas electronegativamente, pero ellas absorben iones, generalmente hidratados, mientras que las arcillas solo les adsorben.

6.3.1. El flujo de agua

El suelo contiene una gran distribución de tamaños de poros y canales a través de los cuales fluye el agua. El flujo de agua (líquido) en el suelo es importante para los cálculos de balance de agua y la redistribución de solutos y energía dentro del sistema suelo-planta-atmósfera. El agua líquida fluye a través de los poros del suelo y en las películas de agua recubren superficies de las partículas del suelo. El caudal de agua depende de los gradientes de potencial hídrico del suelo (Ψ_m) causados por las diferencias en la altura, la presión, los solutos disueltos y humedad del suelo.

Velocidad de flujo depende también de obstáculos; fricción entre superficies de agua y partículas, así como constricciones de poros y otras interrupciones en la vía de flujo.

En general se acepta la existencia de tres tipos de movimiento de agua en el suelo (Fig.4.65):

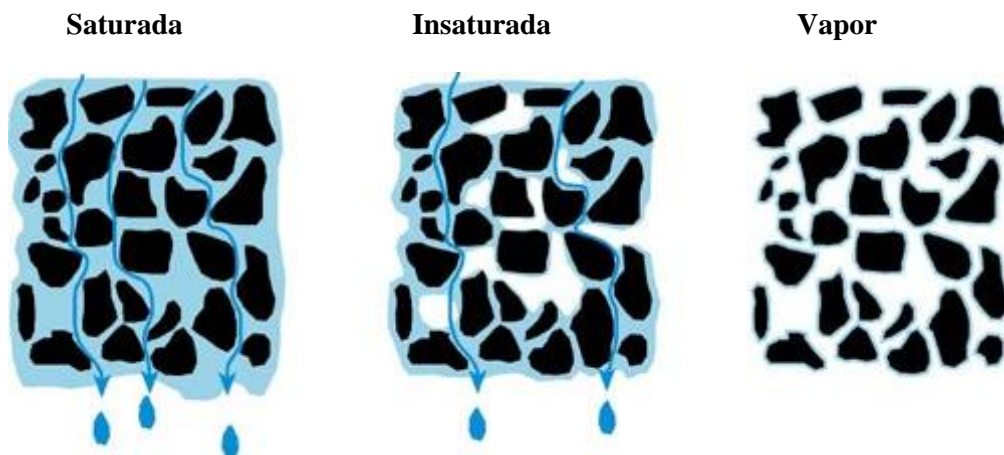


Fig. 6.65. Tipos de movimiento de agua en el suelo (unsw.edu.au)

6.3.1.1. Conductividad hidráulica a saturación (K_{sat})

El flujo saturado se produce cuando los poros del suelo se llenan completamente con agua ($\Psi_m > 33 \text{ J/Kg}$). El flujo saturado, en el suelo con grandes poros continuos, es rápido si está impulsado por grandes diferencias en gravedad y la presión.

En general se puede decir que el flujo de agua es más rápido en los poros mayores que en los menores y en los films de agua más gruesos que en los más finos. Esto es porque hay menos fricción y la atracción a las superficies y el flujo de agua está menos interrumpido en el suelo mojado. Por lo tanto, el suelo más húmedo presenta mayor libertad de movimiento.

Las condiciones de flujo saturados se producen en acuíferos (en agua portadora de sedimentos y en capas de roca), en suelos inundados y en los horizontes inferiores del suelo con drenaje limitado. Los horizontes superiores de un suelo bien drenado, con capas superiores de arcilla estratificadas también pueden saturarse inmediatamente después de una lluvia densa o riego. Cuando el agua gravitacional drena en parte, por los grandes poros llenos de agua, y el agua se sustituye por aire, y la tasa de flujo de agua se reduce considerablemente.

También hay que tener en cuenta que el agua apreciablemente no fluye desde los pequeños poros llenos de agua a los grandes poros llenos de aire. El caudal de agua de una capa de textura fina (franco arcilloso) hacia otra de textura gruesa (arenoso) es lento, excepto cuando los potenciales de agua están cerca de la saturación (flujo de libre de agua)

El flujo insaturado de agua ocurre cuando los poros más grandes en el suelo están llenos de aire, y son los poros más pequeños los que mantienen y transmiten agua. La fuerza impulsora para el flujo de agua en estas condiciones se debe al gradiente de potencial mátrico (Ψ_m). Ahora, el espesor de la humedad se reduce a la de un film delgado de agua. Por lo tanto, el movimiento será en la dirección del suelo húmedo al seco y de la humedad de los suelos con grandes poros a la capacidad de transferencia de humedad mediante sus películas delgadas.

El flujo no saturado es generalmente rápido a través de arena fina o margas bien agregadas (poros de tamaño medio) y más lento a través de partículas muy pequeñas y mal agregadas suelo arcilloso (poros muy pequeños).

Flujo de vapor se produce sólo en un suelo relativamente seco, donde las diferencias de presión de vapor son significativas

Valores indicativos de conductividad hidráulica saturada (K_{sat}) para diversas clases de textura del suelo se muestran en la tabla 6.15.

Tabla 6.15. Clase de textura del suelo

	K_{sat} (mm/hr)	clase de K_{sat}
Arenoso grueso	360	Muy rápido
Arenoso	208	Rápido
Areno arcilloso	61	Rápido
Marga fina arenosa	36	Moderadamente rápido
Franco arenosa	26	Moderadamente rápido
Franco arenoso fino	19	Moderadamente rápido
Marga	13	Moderado
Franco limoso	7	Moderado
limo	7	Moderado
Arena franco arcilloso	4	Moderadamente lento
Franco arcilloso	2	Moderadamente lento
Franco limo arcilloso	1.5	Moderadamente lento
Areno-arcilloso	1.2	Lento
Limo arcilloso	0.9	Lento
Arcilloso	0.6	Muy lento

6.3.1.2. Potencial de agua en el suelo (Ψ)

- La mayor parte de los temas sobre el agua en el suelo se relacionan con su estado de energía y su movimiento (por ejemplo, la evapotranspiración y drenaje profundo). La física clásica reconoce su cinética (movimiento) y su energía potencial (posición). Como en el suelo, el agua no se mueve rápidamente, la energía cinética es despreciable. Por lo tanto, en el suelo, el agua se mueve constantemente en la dirección que marca la energía potencial (de húmedo a seco), por lo que el gradiente de la energía potencial con la distancia es la fuerza que causa el flujo.

- Una indicación de la tendencia al movimiento del agua en el suelo se expresa por el potencial hídrico del suelo (Ψ) que se define como el trabajo que el agua desarrolla para hacer que se mueva de su estado actual al estado de referencia.
- Así, el estado de referencia es la energía de un charco de agua pura a una altura definida y que por definición es cero. En el suelo, el estado de referencia es el nivel de energía del agua en el suelo al estado de saturación. Es decir, cuando todos sus poros están llenos de agua. En este punto, el potencial hídrico del suelo (Ψ) es nominalmente cero (~ 0). Sin embargo, en la mayoría de casos, el potencial de agua en el suelo (Ψ) es menor que cero. Esto se indica dando potencial hídrico del suelo (Ψ) un signo negativo (-ve).
- En términos prácticos, a medida que el suelo se seca, el potencial hídrico del suelo (Ψ) disminuye y se vuelve cada vez más -ve. Así que cuando el potencial hídrico del suelo (Ψ) es "alto" significa Ψ es menos -ve y por lo tanto muy próximo a 0. Cuando el potencial hídrico del suelo (Ψ) es alto significa agua del suelo se mueve libremente, se encuentra muy disponible para transferirse a otro lugar.
- Hay tres componentes importantes que afectan al potencial total de agua en el suelo (Ψ_t):

$$\Psi_g \text{ Gravitacional} \quad \Psi_o \text{ Osmótico} \quad \Psi_m \text{ Mátrico.}$$

- La relación general entre el potencial total de agua del suelo (Ψ_t) y sus componentes se expresa como:

$$\Psi_t = \Psi_g + \Psi_o + \Psi_m$$

La fuerza de la gravedad actúa sobre el agua del suelo como lo hace en todos los demás cuerpos. En el perfil de un suelo el potencial gravitacional (Ψ_g) de agua cerca de la superficie es siempre mayor que en el subsuelo. Como consecuencia, con precipitaciones fuertes o irrigación, la diferencia en Ψ_g hace que el flujo descendente del agua profundice más en el interior del perfil.

El potencial osmótico (Ψ_m) se asigna a la atracción entre una molécula de agua y diversos iones (Vg. Cationes o sales) y solutos (Vg. Como moléculas orgánicas con capacidad osmótica, la glucosa, la urea) presentes en la solución del suelo. La existencia de grandes cantidades de sales y solutos solubles da lugar a que los potenciales osmóticos (Ψ_m) reduzcan el potencial hídrico del suelo. Esto hace que sea difícil para las plantas y para el resto de la edafobiota extraer el agua del suelo, aunque esta puede encontrarse presente. Se conoce como la sequía fisiológica y explica por qué las plantas se marchitan y aparezcan atrofiadas en perfiles de suelos salinos o porqué determinados componentes de la edafobiota, migren o mueran.

Finalmente, la adhesión (atracción) de agua a la matriz del suelo, proporciona una fuerza matricial (es decir, adsorción y capilaridad), que reduce la energía de las partículas de agua cerca de las superficies. Ello afecta a la adsorción superficial sobre la capacidad del agua para trabajar. Por ejemplo, el agua adsorbida en el suelo ocurre en los poros capilares mediante enlaces puente de H. En suelos saturados, el agua fluye libremente, y Ψ no es un factor y su valor es 0.

De la exposición anterior, se deduce que estos potenciales hídricos del suelo no actúan de la misma manera; y que sus gradientes por separados pueden no ser igualmente eficaces en la determinación del flujo de agua. Sin embargo, la ventaja de usar Ψ_t es que proporciona una medida unificada mediante la cual se puede expresar el estado del agua en el suelo.

Más importante aún, si bien estas fuerzas y presiones son significativas, en situaciones específicas de campo, el potencial mátrico (Ψ_m) es el más importante en suelos no saturados, porque la interacción entre el suelo y el agua es omnipresente. El movimiento de agua y su disponibilidad para moverse en todo el perfil está determinado principalmente por Ψ_m .

6.3.2. Humedad del Suelo Clasificación:

En relación con la gestión del agua del suelo, la clasificación del potencial de agua del suelo Ψ_m se basa en la disponibilidad de agua para las plantas en el ámbito edáfico (Fig. 4). Los términos utilizados para describir esto incluyen:

- Saturación (agua gravitacional)
- Capacidad de campo
- Punto de marchitez permanente

6.3.2.1. Capacidad de agua disponible

A saturación

Capacidad de campo

Punto de marchitez



Fig. 6.66. Tipos de humedad en el suelo (unsw.edu.au)

a) A saturación

En esta situación se dice del suelo que se encuentra en su máxima capacidad de retención de agua. Es decir, todos los poros del suelo están llenos con agua. Esto ocurre generalmente durante cortos períodos de tiempo, ya sea durante periodos de lluvias fuertes o cuando se está irrigando. El Ψ_m está cercano a cero (es decir, ~ 0) y es casi igual al del agua pura.

En la saturación, el contenido de humedad volumétrico (θ - theta) corresponde con el volumen de agua contenido en los poros del suelo. El suelo con el mayor espacio poroso sería un suelo arcilloso bien aglomerado.

El suelo se mantiene en situación de saturación, siempre y cuando el agua se está infiltrando, pues, de lo contrario, el agua en los poros dilatados drenará libremente bajo las fuerzas de la gravedad. Después de dos días de drenaje libre del suelo se dice que tiene el agua de la capacidad de campo.

b) A Capacidad de Campo (F.C.)

La capacidad de campo (FC) se aproxima a la cantidad de agua que se mantiene en el suelo después de haber sido completamente empapado y toda el agua gravitacional se ha perdido. En la práctica, se alcanza la capacidad de campo uno o dos días después de haber cesado las fuertes lluvias o el riego. La capacidad de campo se alcanzará mucho más rápidamente en un suelo de textura más gruesa (por ejemplo, arena limosa) que en un perfil de suelo de textura fina (por ejemplo arcilla pesada). La capacidad de campo es útil, ya que es donde inciden una serie de procesos importantes. Así, en situación de capacidad de campo, el suelo posee la cantidad máxima de agua que puede ser almacenada y puede ser utilizada por las plantas.

Además, existe suficiente aire en el espacio poral como para permitir una disponibilidad suficiente de O_2 para desarrollar la actividad microbiana y el crecimiento radicular de forma aeróbica. El agua, que sobrepasa la capacidad de campo, drena de forma rápida y reduce la aireación. Desde el punto de vista del laboreo, el suelo es inviable, pues se convierte en barro

por encima de la capacidad de campo.

La capacidad de campo se corresponde a un potencial hídrico del suelo (Ψ_m) entre -10 a -33 J/kg m. En la práctica se utiliza un valor de -33 J/kg. Ello se debe a que las fuerzas que mantienen el agua son fuerzas de superficie atractiva, el área de mayor superficie de un suelo donde se encuentra la mayor cantidad de agua adsorbida. A efectos prácticos esto significa que un suelo rico en arcilla y MO (arcilloso) puede contener mucha más agua que el suelo arenoso. (Tabla 6.16 y Fig. 6.67).

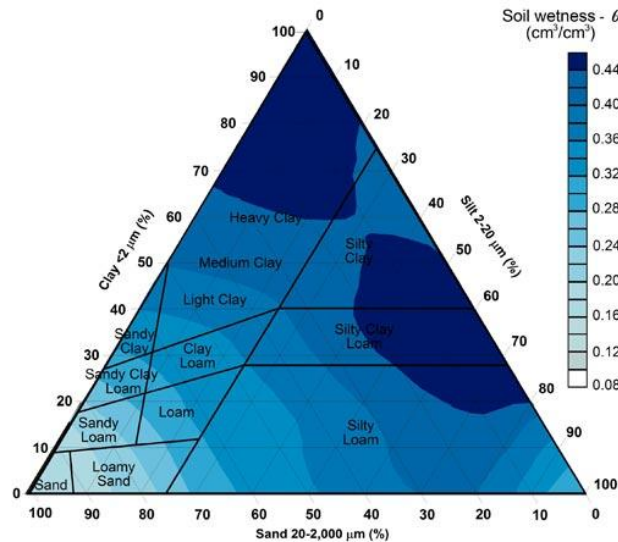


Fig. 6.67. Triángulo de textura asociado a los límites de la capacidad de campo (unsw.edu.au)

Tabla 6.16

Clases de textura del suelo	θ_v
Arenoso	0.07-0.17
Areno-arcilloso	0.11-0.19
Franco arenoso	0.18-0.28
Franco	0.20-0.30
Franco limoso	0.22-0.36
Limoso	0.28-0.36
Franco arcillo - limoso	0.30-0.37
Arcillo - limoso	0.30-0.42
Arcilloso	0.32-0.40

c) Punto de marchitez permanente.(PMP)

Cuando el agua del suelo, que está siendo utilizado por las plantas, comienza a faltar, las plantas se marchitan durante el día para conservar el agua y recuperar la turgencia de la noche, (cuando el agua no se pierde a través de las hojas). Así, la actividad de las raíces, se adecúa a la demanda de la planta. Sin embargo, las plantas mostrarán marchitez permanente cuando las raíces no puedan generar potenciales de agua lo suficientemente bajas como para extraer el agua fuertemente unido a través de fuerzas adhesivas alrededor del suelo. Del suelo se dice entonces

que se encuentra en el punto de marchitez permanente.

Punto de marchitez permanente (PMP) se define como el mínimo de humedad del suelo al cual las plantas marchitan y ya no pueden recuperar su turgencia. En el campo, el suelo, en el punto de marchitez permanente (PMP) aparecerá polvoriento y seco. Sin embargo, el agua está todavía presente en microporos y formando películas muy delgadas alrededor de las partículas del suelo. El agua en el suelo, sin embargo, se mantiene con fuerza por las fuerzas de adhesión (es decir, alrededor de 10 moléculas de espesor) y generalmente no está disponible para su uso por las raíces ni por los microorganismos.

El suelo rico en arcillas puede contener mucha más agua que suelo arenoso, pero es capaz de retenerla con más fuerza (Tabla 6.18 y Fig. 6.68).

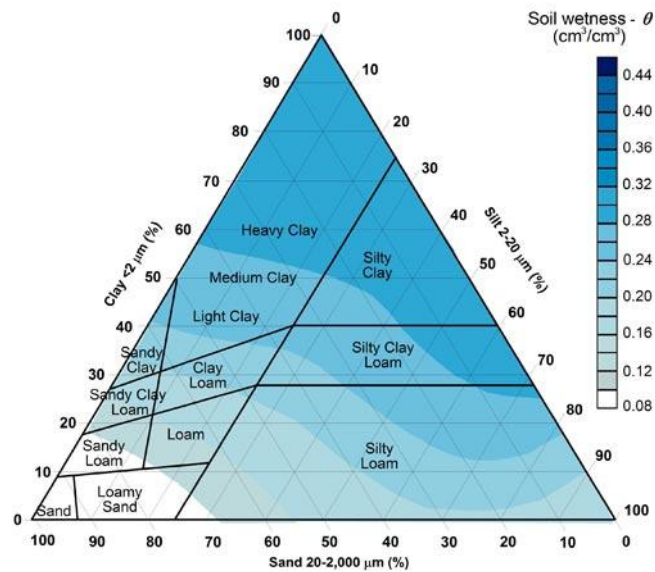


Fig. 6.68. Triángulo de textura asociado a los límites del punto de marchitez permanente (unsw.edu.au)

Tabla 6.17

Clases de textura del suelo	θ_p
Arenoso	0.02-0.07
Areno-arcilloso	0.03-0.10
Franco arenoso	0.06-0.16
Franco	0.07-0.17
Franco limoso	0.09-0.21
Limoso	0.12-0.22
Franco arcillo - limoso	0.17-0.24
Arcillo - limoso	0.17-0.29
Arcilloso	0.20-0.24

En este estado, el suelo se encuentra en fase de punto de marchitez permanente, y por acuerdo se toma como cantidad de agua retenida por el suelo cuando el potencial hídrico del suelo (Ψ_m) es -1.500 J / kg .

d) Contenido de agua disponible (C.D.D.)

La cantidad de agua retenida entre C.C. y P.M.P. se denomina el "Contenido de agua disponible" (C.A.D), y es una medida de la cantidad de agua en el suelo que es "potencialmente" disponible para las plantas y para la edafobiodiversidad propia de cada suelo en su ámbito vital (Tabla. 6.18).

Tabla 6.18

Clases de Textura del suelo	θ_v
Arenoso	0.05-0.10
Areno-arcilloso	0.08-0.09
Franco arenoso	0.12-0.14
Franco	0.13-0.13
Franco limoso	0.11-0.15
Limoso	0.14-0.14
Franco arcillo - limoso	0.13-0.13
Arcillo - limoso	0.13-0.13
Arcilloso	0.12-0.16

6.3.3. Aplicación del conocimiento a la Permeabilidad del suelo en Ingeniería agronómica/constructiva

Didácticamente, muchos factores afectan la permeabilidad del suelo. A veces están muy localizados, tales como grietas y agujeros, lo que hace difícil calcular los valores representativos de la permeabilidad de forma que las medidas sean reales.

Un buen estudio de los perfiles de suelo proporciona un control esencial en este tipo de mediciones.

Observaciones sobre la textura del suelo, estructura, consistencia, color / moteado, capas, poros y la profundidad visibles a las capas impermeables como el lecho de roca y arcillas compactadas, forman la base para decidir si es probable que las mediciones de permeabilidad realizadas sean representativas.

¿Por qué es importante para determinar la permeabilidad del suelo?

La permeabilidad es la propiedad que reconoce como se transfieren la solución del suelo y el contenido en gases del espacio poral en el suelo y los intercambios que se realizan con la atmósfera.

Está claro que el suelo se compone de una serie de horizontes, y por lo general, cada uno de ellos tiene diferentes propiedades físicas y químicas.

Para determinar la permeabilidad del suelo, cada horizonte debe ser estudiado por separado.

6.3.3.1. La permeabilidad del suelo se refiere tanto a la estructura textural como a la agregacional.

El tamaño de los poros del suelo tiene una gran importancia al estudiar la tasa de **infiltración** (movimiento del agua en el suelo) y la tasa de **percolación** (movimiento del agua a través del suelo). Tamaño y número de poros están íntimamente relacionados con la textura y estructura del suelo, y también afecta a la permeabilidad del mismo.

6.3.3.1.1. Variación de la permeabilidad según la textura de los suelos.

Fig. 6.69. El suelo se organiza generalmente en horizontes y la calidad del suelo a menudo varía enormemente de un horizonte a otro. Es importante conocer la posición relativa de horizontes permeables/ impermeables. El diseño de un estanque debe planificarse para evitar que una capa permeable en la parte inferior de lugar a pérdidas excesivas de agua en el subsuelo por la filtración. (FAO.org)

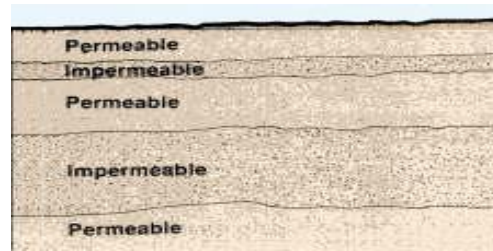
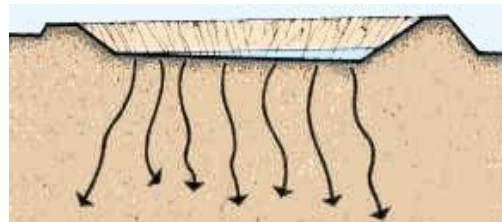


Fig. 6.70. Un estanque construido sobre un suelo impermeable perderá poco de agua por la filtración (FAO.org).



Fig. 6.71. Cuanto más permeable es el suelo, mayor es la filtración. Algunos suelos son tan permeables y la filtración es tan grande que no es posible construir un estanque sin técnicas especiales de construcción. (FAO.org)



Los diques de una presa pequeña o de un estanque deben construirse con tierra que garantice una buena retención de agua. Una vez establecida su calidad, el suelo tendrá que ser revisado constantemente, como por ejemplo una piscifactoría.

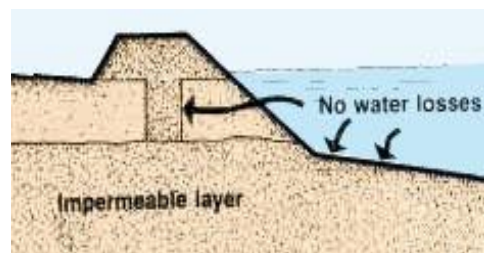
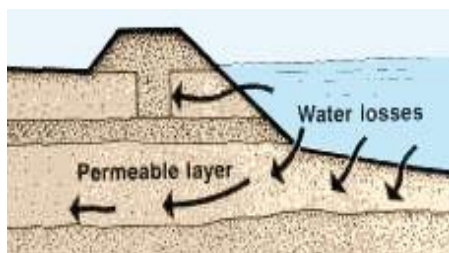


Fig. 6.72 Forma de construir un dique o pequeña presa (FAO.org)

Normalmente, un suelo con la textura más fina, tiene una permeabilidad es la menor: En las tablas 6.19 y 6.20 se incluyen cuadros de información sobre los tipos de suelo y clasificación textural que nos dan ideas del uso que podemos hacer de los mismos en Ingeniería Agraria.

Tabla 6.19 Textura, suelo y permeabilidad

Suelo	Textura	Permeabilidad
suelos arcillosos	Fina	De muy lenta a muy rápida
suelos limosos	Moderadamente fine	
	Moderadamente gruesa	
suelos arenosos	gruesa	

Tabla 6.20 Valores de permeabilidad para distintos tipos de textura en cm/hora

<i>Arenoso</i>	<i>5.0</i>
<i>Areno-limoso</i>	<i>2.5</i>
<i>limoso</i>	<i>1.3</i>
<i>Limo: arcilloso</i>	<i>0.8</i>
<i>Arcillo: limoso</i>	<i>0.25</i>
<i>arcilloso</i>	<i>0.05</i>

6.3.3.1.2. Variación de la permeabilidad según la estructura textural del suelo
Estructura puede modificar en gran medida las tasas de permeabilidad que se muestran arriba:

Tipo de Estructura		Permeabilidad ¹
Planar	- alta superposición	Flujo: de muy lento a muy rápido
	- baja superposición	
En bloques		
Prismática		
Granular		

¹ Puede estar de acuerdo con el grado al que la estructura se desarrolla.

Una práctica común para reducir la permeabilidad, alterar la estructura del suelo, por ejemplo, en la agricultura de regadío a través del encharcamiento de los campos de arroz y por la compactación mecánica del suelo con maquinaria pesada.

6.3.4. Clases de permeabilidad del suelo

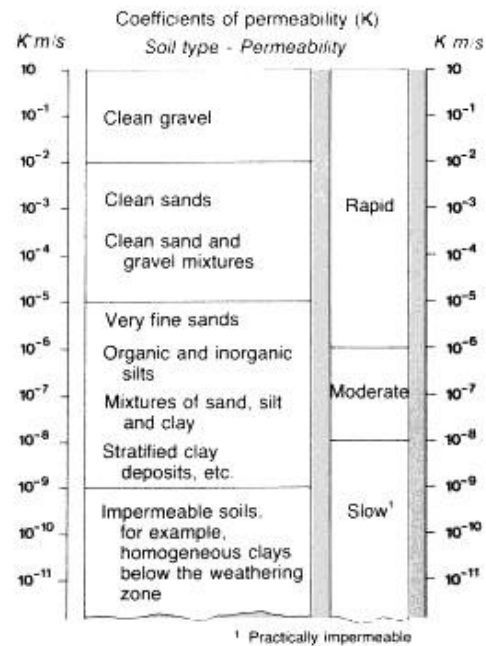
Fig. 6.73 La permeabilidad se mide habitualmente en términos de la tasa de flujo de agua a través de un suelo en un período de tiempo determinado. (FAO.org)

Habitualmente se expresa como una tasa de permeabilidad en cm/h, milímetros por hora (mm/h), o centímetros por día (cm/d), o como un **coeficiente de permeabilidad k** en metros por segundo (m/s) o en centímetros por segundo (cm/s).

Ejemplo

Para la agricultura y la conservación de usos del suelo, las clases de permeabilidad se basan en las tasas de permeabilidad,

Para la ingeniería civil, las clases de permeabilidad del suelo se basan en el coeficiente de permeabilidad (ver Tablas 6.20 y 6.21).



Para la producción piscícola, se utilizan generalmente dos métodos para determinar la permeabilidad del suelo:

- El coeficiente de permeabilidad;
- La tasa de filtración.

Para la ubicación de los estanques y la construcción de diques y presas pequeñas, el coeficiente de permeabilidad se utiliza generalmente para calificar la idoneidad de un horizonte particular de suelo:

- Los diques sin ningún núcleo de arcilla impermeable pueden ser construidos a partir de suelos que tienen un coeficiente de permeabilidad menor de $K = 1 \times 10^{-4}$ m/s;
- El fondo de los estanques pueden ser construidos en suelos que tienen un coeficiente de permeabilidad menor de $K = 5 \times 10^{-6}$ m/s.

Para el manejo de estanques, la tasa de filtración que se utiliza generalmente:

En el cultivo comercial en estanques, una tasa promedio filtración de 1 a 2 cm/d se considera aceptable, pero se deben tomar medidas correctoras para reducir la permeabilidad del suelo cuando existen valores más altos, sobre todo cuando llegan a 10 cm/d o más.

6.3.5. Medida de la permeabilidad del suelo en laboratorio

Cuando se toma una muestra no perturbada, para medir la permeabilidad en un laboratorio, se coloca una columna de suelo bajo condiciones específicas, tales como la saturación de agua y carga de agua constante. El resultado se dará ya sea como una tasa de permeabilidad (Tabla 6.19 cuadro 15), o como un coeficiente de permeabilidad (ver Tabla 6.20).

TABLA 6.20 Clases de permeabilidad del suelo para la agricultura y la conservación del suelo ¹ Muestras saturadas bajo una carga constante de agua de 1.27 cm

Clases de permeabilidad	Tasas de permeabilidad ¹	
	cm/hora	cm/día
Muy lenta	Menos de 0.13	Menos de 3
Lenta	0.13 - 0.3	3 - 12
Moderadamente lenta	0.5 - 2.0	12 - 48
Moderada	2.0 - 6.3	48 - 151
Moderadamente rápida	6.3 - 12.7	151 - 305
Rápida	12.7 - 25	305 - 600
Muy rápida	Más de 25	Más de 600

TABLA 6.21 Clases de permeabilidad del suelo para la ingeniería civil

Clases de permeabilidad	Coeficiente de permeabilidad (K en m/s)	
	límite inferior	límite superior
Permeable	2×10^{-7}	2×10^{-1}
Semi-permeable	1×10^{-11}	1×10^{-5}
Impermeable	1×10^{-11}	5×10^{-7}

7. ESTRUCTURAS BIO-ORGÁNICAS Y AGREGACIONALES

La teoría ecológica ayuda a describir el marco de los hábitats microbianos (*Head y Prosser, 2007*). Los ecólogos teóricos proponen patrones espaciales a diferentes escalas para describir las relaciones entre los organismos y su medio ambiente, y así poder explicitar la heterogeneidad de los organismos del suelo (*Ettema y Wardle, 2002*).

Además de los entornos inmediatos de los organismos individuales, los efectos de las raíces, las partículas (orgánicas y minerales) y la estructura del epipedon y el horizonte de suelo pueden describirse como un conjunto anidado a los efectos de escala de la trama, que a su vez lo está en un macrosistema (el perfil, la topografía y las condiciones bioclimáticas) (*Ettema y Wardle, 2002*).

Desde el nivel de micra (biofilms y microporos) hasta el ámbito macroscópico, influyen otros factores (topografía y sistema de vegetación), siendo cada vez más obvio que la evaluación espacial de las bacterias en el suelo es dependiente de la ecología a escala (*Wimpenny et al., 1984; Franklin and Mills, 2003; Izquierdo y Nüsslein, 2006*).

La mayoría de los estudios sobre los entornos microbianos ignoran la organización natural de los componentes del suelo, incluido el estado de la materia orgánica y los procesos que ha sufrido, lo que condiciona los diversos patrones de la estructura que presenta cada suelo. La disposición estructural de los componentes texturales, ya se ha dicho que, por definición, son una propiedad fundamental de cada tipo de suelo, resultado de la génesis de cada horizonte, que están organizados y en funcionamiento a través de la agrupación de las partículas individuales en unidades secundarias de agregados y peds (*Ettema y Wardle, 2002*).

Consideran que, bajo el criterio de uso, el suelo es un soporte y la biodiversidad un estorbo. Los suelos forzados a producir de manera intensiva o extensiva, con ayuda de fertilizantes, maquinaria, manejo (en muchos casos excesivo), además de recibir una ingente cantidad de agroquímicos contaminantes, tienen alteradas sus estructuras de una manera intensa y eliminan muy buena parte de su edafobiodiversidad, (soporte de aquellas), quedando bien visibles los “agregados minerales”.

Y por ello, el suelo cambia de color, mostrando la belleza cromática de los típicos “rojos mediterráneos” los amarillos de los oxihidróxidos y los blancos de una caliza potente, bien alejados del oscuro que griegos y romanos usaban como criterio para definir sus suelos buenos, agrariamente hablando.

Y para compensar, si el suelo no tenía suficiente agua, se desarrolló el “regadío eficiente”; si no tenía MO propia, se aplicaron masivamente los compost y las enmiendas; y sin embargo seguía perdiendo componentes, y es que, en el camino, se habían perdido los agentes que lo retenían, (los edafobiocomponentes). En estas circunstancias, hablar de una organización mínimamente homogénea y estable, es una utopía.

Como consecuencia, la ausencia del factor biológico de Jenny, sin contemplar ni su biomasa, ni, como aporte, los productos que genera (copromasa, necromasa y neomasa) desarrollados por muy diversas estrategias y en muy distintas circunstancias, conduce obligadamente a estructuras texturales o agregados minerales o mecánicos ya presentadas en la sección 6 de esta Tesis Doctoral

Se ha dicho de la estructuración que es el proceso que conducen a la formación de los agregados del suelo mediante el "ensamblaje de partículas elementales (arcillas, limos y arcillas)". En esta sección 7 se hace necesario completar este concepto de la siguiente forma: "ensamblaje de partículas elementales (arcillas, limos, arcillas, y los componentes biológicos activos que se

generan y regeneran de forma continua (bio, copro, necro y neomasa) procedentes del entorno que habitan sobre y en cada suelo.

Ya en 1996, Christensen definió los complejos órgano-minerales como la “estructura primaria de los suelos que define la textura del suelo”. Sin embargo, el conocimiento de esa parte orgánica del complejo ha avanzado extraordinariamente, quedando muy atrás su clasificación en ácidos húmicos, fúlvicos y huminas, y también las entidades biológicas que producen esos componentes orgánicos y los nichos de producción de estas asociaciones.

Si para Christensen los complejos órgano-minerales primarios son una mezcla de partículas primarias y microagregados, veinte años después se tendrá que hablar del origen del componente orgánico, de su origen biológico, (tan variable como condicionado), lo que nos lleva a enfrentarnos con los componentes biológicos y los mecanismos de síntesis de tal ingente cantidad de compuestos.

Hoy se debe de incorporar los procesos de formación de las estructuras biogénicas que realizan, los ingenieros del suelo, el trabajo metabólico de transformadores de los componentes orgánicos sobre las deyecciones de la biodiversidad y analizar las distintas formas y estrategias de desarrollo de los procesos, tanto endo como exo digestivos, para poder evaluar quienes son los acompañantes orgánicos de los complejos organominerales del suelo.

Bajo este enfoque, la estructura del suelo ejerce una importante influencia sobre las condiciones edáficas en las que se desenvuelven los seres vivos, y las ambientales, y viceversa, que condicionan su presencia y su trabajo.

Ciertamente, las estructuras del suelo son el resultado de la reordenación, floculación y cementación de las partículas y moléculas orgánicas. Ahora empezamos a decir que están mediadas por la “calidad” del C orgánico del suelo (SOC), la biota, los puentes iónicos, las arcillas, los carbonatos, los oxihidróxidos, los iones y el agua. La compleja interacción de estos agregantes es sinérgica o perjudicial para el proceso de agregación y debiéramos de añadir, de la estabilidad del agregado.

El ensamblaje de las partículas tiene que variar desde el nivel menor al mayor en las unidades secundarias. Si el suelo no contiene unidades secundarias, la estructura presenta una organización particular, con alta porosidad, caso de suelos arenosos. En contraste, en ausencia de unidades secundarias (suelos limosos) se genera una estructura masiva, sin macroporos y con una relación O_2/CO_2 muy alta (USDA, 1975).

El tamaño de las partículas de arcilla se asocia comúnmente con la agregación por lo que afecta a su reordenamiento y floculación, aunque las arcillas expandibles cuando se hinchan, pueden perturbar agregados.

La **morfología de los ensamblajes**, de los componentes del suelo, en unidades secundarias, permite mostrar cinco tipos en función de los procesos del suelo:

- estructuras biogénicas, cuya degradación libera microagregados, compuestos por agregados organominerales.
- agregados (migas y unidades granulares), cuya estabilidad la asociaremos con la naturaleza del mucus intestinal
- bloques (grandes terrones), en los que las secreciones salivares tienen una gran importancia
- plaquetas (resultantes de proceso de sellado), que responde a la concepción edafológica clásica
- estructura prismática (en suelos sódicos), condicionada por la concentración iónica de la solución del suelo.

Además **también, en la capa arable** de suelos en cultivo, se han definido la estructura interna de los terrones de tamaño centímetro (Curmi et al., 1996), conformando dos formaciones:

- | |
|---|
| <ul style="list-style-type: none">• “d” terrones, resultantes de compactación reciente en condiciones de humedad, |
| <ul style="list-style-type: none">• “G” terrones, resultantes de la tensión cohesiva de los componentes del suelo que implica coloides y principalmente debido a la desecación. Estos terrones predominan, excepto después de arar, y presentan fracturas irregulares con varios macroporos (Curmi et al., 1996). |

Las unidades secundarias más beneficiadas de la estructura del suelo son los **agregados y las migas**. Los agregados de tamaño entre de 50 y 4 mm (*Jocteur Monrozier et al., 1991*), con resistencia de cohesión y durabilidad (*Cosentino et al., 2006*) dependen del tamaño y actividades biológicas. El crecimiento de las raíces y la fauna del suelo también contribuyen a la estructuración del suelo (*Oades, 1993*) dependiendo de la textura y el manejo del suelo.

Merecen consideración este tipo de organizaciones (migas, agregados y terrones), pues son elementos determinantes para la especialización de la microbiota del suelo, aunque rara vez se utilicen para definir la distribución espacial de los hábitats microbianos.

Por lo general, la estructura de las comunidades de bacterias del suelo se investiga en alícuotas al azar de macro-muestras (>100 g) o en distintas micro-muestras, que también se promedian. Dado que tales métodos de muestreo ignoran la estructura del suelo, podría no contarse con el hábitat específico de las diversas comunidades, y ni siquiera el origen real de la ingente biomasa bacteriana.

Una estrategia de muestreo más relevante podría basarse en las unidades de una estructura natural de la matriz del suelo que podría encarnar el hábitat natural de las bacterias telúricas. En este contexto, los agregados inconexos podrían presentar más variabilidad que las comunidades bacterianas que viven en estructuras conectadas como los terrones. Tampoco se contempla, la velocidad de renovación de la misma, que es necesaria tanto desde el lado de la predación (reconocida) como por el de la multiplicación en recintos cerrados (los intestinos animales, con especial atención a nematodos, ácaros y colémbolos, y biofilms).

Por lo general, los agregados más estables se encuentran en la rizosfera de plantas, específicamente especies de gramíneas, donde exudados vegetales y productos microbianos proporcionan los agentes de agregación (*Kandeler y Murer, 1993*). La desecación por evapotranspiración refuerza la estabilidad de los rizoagregados en el suelo, en la rizosfera de gramíneas.

Para probar la posible relación entre estas unidades estructurales y el hábitat bacteriano, se utilizan muestras de suelo en un cultivo de gramíneas, *Zea mays*, que tiene una elevada capacidad para la extracción de agua. Su modelo proporciona ciertas ventajas que facilitan establecer relaciones entre unidades estructurales del suelo y de comunidades bacterianas.

Siguiendo con el maíz nos encontramos con que forma raíces adventicias y seminales, que difieren en su papel en el intercambio de nutrientes y el agua con el suelo (*Walker et al., 2003*). Además el número de raíces seminales finas y activas se aumenta al inocular semillas con cepas del género *Azospirillum*. La razón de la mejora en la proliferación de la raíz, se atribuye a las fitohormonas liberadas por el inóculo (*Okon y Labandera-Gonzales, 1994; Dobbelaere et al, 1999*), y colateralmente aumenta el nivel de agregación en la proximidad de las raíces activas.

Pero si bien todo el mundo acepta que el mantenimiento de la biodiversidad microbiana se realiza gracias a la transferencia de nutrientes orgánicos procedentes de la degradación de la MO, nadie hace referencia a los grandes nichos que mantienen y multiplican poblaciones específicas de los mismos. Es decir, los intestinos de la macro, meso y microfauna, que de una forma continuada generan descargas bacterianas de grandes proporciones, específicas y diferentes según quien sea la especie animal, con una perdurabilidad microbiana dependiente de factores controlables, pero no controlados hasta el momento.

El SOC se origina, no solo en el interior de los seres vivos (plantas, animales y microorganismos), pues solo hablaríamos de la transición bio/necromasa y nos limitaríamos

únicamente a estudiar su evolución química o enzimática que los transformarían en neomasa. Su copromasa y sus señales (excreciones y exudados, respectivamente) son parte fundamental del SOC.

La participación de mucus intestinales, de glomalinas fúngicas, de exopolisacáridos bacterianos y un largo etc. mezclado con las bacterias intestinales son responsables de la eficacia del SOC en la formación de agregados estables y su estabilidad está relacionada con la velocidad de descomposición de cada uno de estos componentes, que a su vez está influida por su protección física y química de las configuraciones espaciales que forman al asociarse con las fracciones minerales.

Lentamente se acepta que en la formación de estructuras agregacionales es fundamental la actividad biológica, fuente de adherentes y presente como C orgánico (SOC), de nueva biomasa, fuente continua de copromasa y neomasa, y a su muerte, de ingentes cantidades de necromasa y renovadora biomasa bacteriana. Y todas ellas interaccionarán sobre los componentes argílicos, alterándolos, regenerando puentes obsoletos entre los materiales orgánicos, las arcillas y los carbonatos, al actuar SOC y biomasa como un agentes de unión y como un núcleo en la formación de agregados. La biota y sus productos orgánicos contribuyen, pues, al desarrollo de la estructura del suelo; que a su vez ejercerá un control significativo sobre la dinámica del SOC. El tiempo de residencia del SOC y la tasa de descomposición son los factores clave que influyen en su eficacia, en el aumento de la agregación y también en su acumulación.

El carbono inorgánico (SIC) del suelo también aumenta la agregación en entornos áridos y semiáridos, y la formación de carbonatos secundarios se ve afectada por la presencia de SOC y Ca^{2+} y Mg^{2+} . La liberación de CO_2 por la biota del suelo y la formación subsiguiente de SIC aumentan la disolución de carbonatos primarios, mientras que los cationes aumentan la precipitación de los carbonatos secundarios. La presencia de oxihidróxidos, fosfatos y carbonatos aumentan la agregación.

Cationes tales como Si^{4+} , Fe^{3+} , Al^{3+} y Ca^{2+} estimulan la precipitación de compuestos que actúan como agentes de unión para partículas primarias. Las raíces y las hifas pueden enredar y mantener juntas las partículas, mientras las realinean en el seno de mucus, a la vez que aparecen compuestos orgánicos (rizodepósitos, mucus animales y glomalinas fúngicas) que mediante su capacidad adherente, forman nuevas partículas, o permiten crecer en tamaño a las existentes, siendo este un proceso con un impacto positivo en el secuestro de C por el suelo. Óxidos e hidróxidos metálicos cristalinos y amorfos son agregantes/cementantes importantes. Los iones metálicos forman puentes entre las partículas minerales y órgano-minerales. Las arcillas también actúan como agregantes, uniéndose entre sí e influyendo en la descomposición y en el volumen de SOC reciclado.

*La estabilidad, a largo plazo, de los agregados se relaciona a menudo con la presencia de (C_R) de **compuestos recalcitantes** e iones metálicos.*

Por ello, para canalizar el desarrollo de la segunda parte de esta sección, se va a exponer la responsabilidad de los grupos edafo-faunísticos, ya que en su intestino se engendran, e incluso dan forma, una multitud de formaciones pre-agregacionales o bio-constructos que depositan de forma continuada, y a veces muy intensa en el suelo que colonizan (apartado 7.2.2) y terminar con las acciones que se atribuyen a la microbiota con sus consecuencias en la formación de los agregados órgano-humo-minerales como una forma de participación de los microorganismos (arqueas, hongos y bacterias) orientada hacia la conservación de las fracciones más resilientes de la MO.

En este punto es conveniente decir que las estructuras bioorgánicas, deyecciones, se convierten en microagregados/agregados tras un proceso de pérdida de agua (secado) y de fractura o degradación del mucus intestinal que actúa como cemento entre los distintos constituyentes de las heces.

7.1. Las aportaciones clásicas del conocimiento a la agregación

Para Hillel, (1982) la estructura del suelo es la expresión de la agregación, orientación y organización de las partículas primarias del suelo en agregados de mayor tamaño. De los tres componentes texturales, las arcillas son el factor más importante de estabilidad agregacional (Payne, 1988). Con el contenido de estas partículas se incrementa la estabilidad. (Fauck, 1972; Pieri, 1989).

Las arcillas, producto de alteración de rocas, raramente solas en un suelo, interactúan tanto con sustancias inorgánicas como orgánicas y tienen, a partir de su pequeño tamaño (< 2 mm), su comportamiento coloidal (Hayes, 1990), su gran área de superficie específica y su carga permanente negativa, una responsabilidad sobre todas las propiedades del suelo.

Los suelos precisan como mínimo un 20% de arcillas para empezar a manifestar sus propiedades derivadas: cohesión, capacidad de hincharse y contraerse, descenso de la permeabilidad (ya enunciadas en la sección 6ª). Su capacidad para formar estructuras agregacionales parte de su posibilidad de unión a otros constituyentes del suelo, incluida la MO. Hayes, (1990) y Likewise, Horn et al. (1994) especifican que para formar la estructura de un suelo se precisa al menos un 15% de arcillas. Sin embargo, las partículas de limo, a menudo olvidadas, pueden ser muy importantes en este quehacer, (Soong, 1977, 1978; Voronin and Sereda, 1976).

Estamos acostumbrados a hablar de estructuración, y la palabra responde correctamente al criterio de “orientar”, “asociar” y “estabilizar” partículas “libres” contenidas en un determinado ámbito, que se organizan espacialmente de una determinada manera. Y a esto nos referimos cuando establecemos las “clases texturales”. Se estudian en su composición, formas de unión y propiedades. Pero no se olvida que nos referimos a componentes minerales y sus herramientas de unión son geles y cationes inorgánicos únicamente. Sistemáticamente se obvian los “orgánicos”, que incluimos dentro del vago concepto de “materia orgánica”, a pesar de ser una realidad compleja y variable en su origen, composición y tiempo de vida media.

Sin ser consciente de lo antedicho, Koorevar et al., (1983) afirmaban que todos estos procesos fisicoquímicos permiten reorientar las partículas minerales más finas del suelo y acercarlas de forma tal que, cuando pierden agua, se crean uniones extraordinariamente firmes (Allison de 1968). Pero, la estabilización de los agregados del suelo ocurre gracias a la acción cementante de materiales inorgánicos y orgánicos, carbonato cálcico y oxihidróxidos de Fe y Al, que permiten la unión de las partículas próximas de arcillas aluminico-silicatadas, lo que conlleva la construcción de estructuras de hasta un tamaño de 10 mm y permitiendo el desarrollo de una propiedad muy especial para el suelo: el espacio poral.

Los suelos arcillosos, arenosos y limosos raramente presentan una estructura ideal. Se puede siempre mejorar incorporando enmiendas.

Tal vez, un cambio de forma de pensar se deba a la importante acumulación de MO en las fracciones limosas, descubierta por Ahmed (1981), Ahmed y Oades (1984), Anderson y Paul (1984), y McGill y Pablo (1976). Y es que estos investigadores trabajaban con fracciones de limos en lugar de las partículas de limo primarias, en suelos en que estas últimas partículas abundaban.

En estas circunstancias, los factores ambientales y su influencia sobre los seres vivos, responsables de la génesis, deposición y transformación, y sobre su actividad, cobran suma importancia. Los responsables de los ciclos de humectación y secado, congelación y descongelación y de los cambios de temperatura, afectan, no sólo a los procesos físicos y químicos que ocurren en el suelo (como habitualmente se dice), sino también a toda la edafobiodiversidad, que con su biomasa y sus ciclos de actividad aporta un componente básico: “materia orgánica”, que ha conformado ya la sección 5ª de esta Tesis Doctoral bajo la denominación de “edaf-químio-diversidad orgánica”.

Por todo ello tiene interés conocer lo tipos y formas de enlace químico que se establecen entre los componentes orgánicos y minerales. Y así, en 1965, en un contexto de clasificación de los

tipos, formas y participantes potenciales formadores de enlace, responsables de la génesis de estructuras, se definen dos conjuntos de dominios en los que participan compuestos orgánicos:

I. Dominio arcilla - Polímero Orgánico - Dominio arcilla

a) El borde de un dominio (electropositivo) con polímero orgánico (dominio)

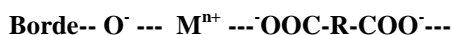
1. Intercambio aniónico: borde con terminal carboxílico electropositivo



2. Puente de hidrógeno entre hidroxilo del borde de dominio y carbonil o amina del polímero orgánico:



3. Puente catiónico entre el borde argílico negativo y el grupo carboxil del polímero orgánico:



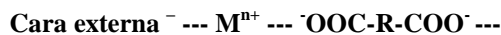
4. Fuerzas de Van der Waals de atracción entre borde y polímero

b) Cara del dominio - polímero orgánico (dominio)

1. Puente de hidrógeno entre hidroxilo del polímero y Oxígeno de la capa de silicatos de la cara externa e interna (en el caso de arcillas expandibles)



2. Puente catiónico entre cara de dominio externo de arcilla y carboxil (u otro grupo aniónico polarizable del polímero orgánico



3. Atracción de Van der Waals entre cara y polímero

II. Dominio Cuarzo (Silicio, coloides orgánicos e inorgánicos) - Cuarzo

c) Enlaces químicos establecidos entre los sulfatos de Al hidratados, superficie de cuarzo y grupos activos de otros polímeros constituyentes de otros agregados.

d) Granos de cuarzo presentes en la matriz de limos y arcillas estabilizados primariamente por:

- 1 Partículas de arcilla orientadas
- 2 Silicatos irreversiblemente, deshidratados sexquióxidos o complejos humo-sexquióxidos.
- 3 Materiales húmicos irreversiblemente, deshidratados
- 4 Microagregados de limos estabilizados con humatos de sexquiósidos complejos
- 5 Coloides orgánicos y dominios de arcillas estabilizados según mecanismos descritos en I y II

Dominio de arcilla se define como un conjunto de cristales de arcillas orientados de forma estable por un catión o por puentes de H orientados de tal forma que conformen una unidad

Mⁿ⁺ Metal polivalente o superficie de oxihidróxidos de metal cargado positivamente

R- polímero orgánico con el eje molecular en posición horizontal o vertical respecto a la superficie del dominio argílico.

En el modelo de Emerson (1959), Mokhtaruddin y Norhayati (1995) hipotetizan que son necesarias pequeñas cantidades de arenas y limos, junto con las arcillas para formar y estabilizar los agregados. Pero esto no es totalmente cierto. Mbagwu et al. (1993), demuestran lo contrario al trabajar con suelos diferentes (Alfisol, Entisol, Inceptisol y Ultisol) y descubre que cuando los suelos contenían altas cantidades de arenas finas y limos, dispersaban fácilmente, mientras que

los suelos estables se relacionaban con la suma de arenas gruesas y arcillas. *Soong (1977)* encuentra que las arenas finas se correlacionaban negativamente con la estabilidad agregacional.

Solo se manifiesta una visión clara sobre el concepto de complejos órgano-minerales, cuando hablamos exclusivamente de moléculas simples o de compuestos poliaromáticos (compuestos húmicos) generalmente de origen vegetal o microbiano, unidos a arcillas, para introducir el hecho de que en su estructura hay “materia orgánica”, quedando, sin saber el porqué, el componente animal apartado de esta acción.

Y para encuadrar este hecho, dentro del concepto de formación de suelos, establecemos el horizonte A o el B_n, pero a los efectos de evaluar técnicamente sus estructuras, se actúa como que si no tuvieran esos componentes orgánicos.

Y esto ocurre hasta tal punto que en los protocolos de análisis textural con interés agrario, hay una fase que se titula de cómo eliminar la MO por diversos procedimientos.

Las estructuras agregacionales se organizan en partículas secundarias a partir de la combinación de partículas minerales con compuestos orgánicos y organometálicos, para conformar organominerales.

Sobre la dinámica de la agregación interaccionan factores como los ambientales, los de manejo del suelo, las influencias de la planta y propiedades del suelo tales como composición mineral, textura, concentración de SOC, procesos pedogenéticos, actividades microbianas, intercambio de iones, reservas de nutrientes y disponibilidad de agua (*Kay, 1998*).

Sin embargo, queda sin especificar donde y como se forman los componentes iniciales, atribuyendo el hecho a una actividad más del suelo.

Si las grandes estructuras texturales son unidades secundarias o conjuntos estables de partículas de suelo enlazadas o cementadas por sustancias inorgánicas (cationes, geles y cementos inorgánicos) se tendrá en cuenta que la textura es una propiedad innata a los suelos (apenas varía), por lo que la predictibilidad de los resultados, si bien es interesante en las ingenierías constructivas, no lo es en las ingenierías verdes (agronómica y forestal), salvo que el suelo carezca de MO.

Tal vez, la cuestión aquí no reside en la combinación de quienes son las partículas primarias, sino más bien del tamaño de las partículas del compuesto que es más importante para la estabilidad de los agregados y cuáles son los lugares de formación.

Dexter (1988) observó que muchos aspectos del comportamiento suelo está fuertemente influenciados por estas partículas que integran compuestos orgánicos, en lugar de las partículas primarias de las cuales están compuestas.

En el esquema conceptual de las asociaciones entre tamaño agregacional, microagregación, estabilidad al agua, y parámetros texturales que nos presentan *Boix-Fayos et al., (2001)* se observa este reduccionismo clásico, por el que a los procesos de génesis de estructuras edáficas construidas no se le concede papel alguno a la edafo-biodiversidad, con las honrosas excepciones atribuidas a las bacterias, los hongos y sobre todo a los actinomicetos (acciones físicas) y a las raíces (por aquello de que en la rizosfera aparecen constructos diferentes a los que se les atribuye responsabilidades nutricionales para el vegetal) (Fig. 7.1).

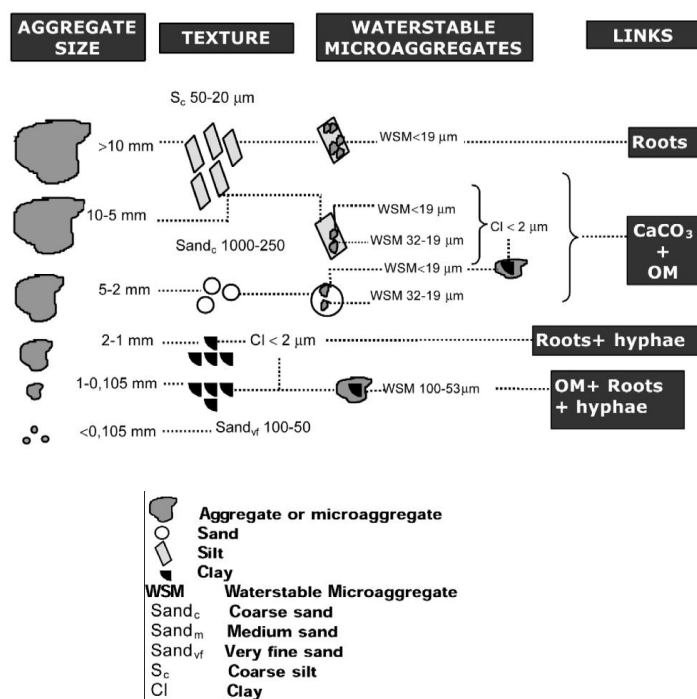


Fig. 7.1 Esquema conceptual de las asociaciones entre tamaño agregacional, microagregación estable al agua, y parámetros texturales. (Boix-Fayos et al.,2001)

Curiosamente, ya en 1955, Martín et al., indicaron que la agregación del suelo era un hecho natural, por el que las partículas se mantenían agrupadas entre sí por fuerzas más fuertes que las que atraen a los agregados adyacentes. Dado que, como veremos más adelante, los agregados del suelo se forman inicialmente y se estabilizan posteriormente por procesos biológicos, físicos y químicos (Allison, 1968; Lynch y Bragg, 1985; Tisdall, 1994), en un recinto primario biológico/animal, y en el denominado ámbito rizosférico, por lo que de alguna forma habrá que reconocer la importancia de la intervención biológica en la formación de estructuras agregacionales..

En el caso del proceso biológico es importante la actividad de los organismos, por ejemplo: excrementos de mesofauna, atrape de partículas por parte de las raíces y pegamentos producidos por hongos y bacterias; los agregados que se forman son en general estables en agua y también los procesos evolutivos que den lugar a los coloides orgánicos (humus).

Se daba por hecho que participaban los seres vivos, sobre todo bacterias y hongos, pero la investigación de sus capacidades se han estudiado durante mucho tiempo desconectadas de la realidad bioedafológica. Hoy, la exclusión de la edafobiodiversidad de sus responsabilidades constructivas no es aceptable, cuando a algunos de sus componentes incluso les denominamos “ingenieros del suelo” y con la posibilidad edafológica de que el ensamblaje de los agregados, sea una forma de estudio de cada horizonte del suelo, al darnos información adicional sobre aspectos ecológicos y evolutivos de suma importancia histórica y ambiental.

7.1.1. De los modelos fisicoquímicos de organización de estructuras agregacionales

A lo largo de la historia de la Edafología hay muchos **modelos de agregación**. Ya en los modelos de Baver (1956), Tisdall & Oades (1982), y de Elliott (1986) se afirma que los microagregados son las piezas de construcción cuyo ensamblaje da lugar a los macroagregados. Este modelo también se ajusta al muy conocido y propuesto por Edwards y Bremner (1967) basado en la **teoría**

jerárquica de la agregación en donde la base de agregación se encuentra en la capacidad que tienen los microagregados C-P-OM (C representa a una arcilla, OM es la materia orgánica y P es un catión polivalente) de unirse entre si por floculación (aparecen uniones que generan otra unidad superior (C-P-OM)s, de mayor tamaño), y así sucesivamente hasta dar lugar a los macroagregados. Las uniones dentro de los microagregados son más fuertes que los lazos entre micro-agregados debido a la participación de material húmico aromático recalcitrante que se asocia con compuestos amorfos de Fe y Al, por lo que tienen mayor influencia sobre las propiedades físicas y químicas del suelo (Voronin y Sereda, 1976); en contraste, los macroagregados son menos estables por la participación de raíces, hifas y polisacáridos de plantas y microorganismos, los cuales están fuertemente influenciados por los factores del suelo.

Voronin y Sereda, (1976) resumen este proceso de agregación, de izquierda a derecha con la siguiente expresión:



Incluye la reversibilidad del proceso (de derecha a izquierda) por dispersión.

Este modelo jerarquía agregacional está parcialmente de acuerdo con la teoría fractal (Mandelbrot, 1982) que ha sido aplicada a los estudios de agregación por Bartoli et al., (1991); Perfect et al., (1992) y Rasiah et al., (1992, 1995). En ella se establece que una estructura puede construirse por repetición continua, utilizando en mismo mecanismo, partiendo de una misma estructura simple o unidad. Entonces los grandes agregados serían similares a los pequeños. En otras palabras, si un agregado se rompiera en 100 piezas, cada una (si se observara al microscopio) debería tener un aspecto similar al resto y al agregado inicial, y esto no es cierto. Pero aunque los agregados de diferente tamaño pueden parecer similares a simple vista, su composición es diferente.

Una de las razones por las que ha tenido tanta aceptación el modelo C-P-OM de Edwards y Bremner (1967), se debe a que asocia a dos constituyentes mayoritarios: la MO y las arcillas y ambos configuran el lugar de reacción del suelo (Brady, 1990) influyendo, de manera directa o indirecta en sus reacciones físicas químicas y biológicas (Brady, 1990; Stevenson, 1982). Sin embargo no se repara en que las siglas OM abarca un sinnúmero de moléculas con, tamaño, forma y composición extraordinariamente variable (con peso molecular y propiedades determinables para cada molécula).

Si los macroagregados se construyen a partir de microagregados, la composición de estos últimos tendrá una gran influencia sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos, incluyendo las características de los macroagregados (Voronin y Sereda, 1976).

Se han encontrado (y realizado hipótesis) sobre las diferencias existentes entre:

Los agregados de distinto tamaño o niveles de jerarquía. Por ejemplo:

- Las partículas de los niveles jerárquicos inferiores tienen mayor densidad que los de jerarquías superiores debido a carecer o tener menos espacios porales entre partículas, que en el nivel superior (Currie, 1966; Dexter, 1988).
- Los órdenes jerárquicos inferiores son más resistentes que los superiores (Braunack et al., 1979; Hadas, 1987)
- La energía que se precisa para romper un agregado, es inversamente proporcional a su tamaño (North, 1976).

Posiblemente el modelo de jerarquías de agregación propuesto por Hadas (1987) y revisado por Dexter (1988) sea el más interesante debido a su sencillez y compatibilidad, con un gran número variantes. En el suyo, el orden jerárquico inferior es la combinación simple de láminas

minerales, asociadas en planos. Es un tipo básico y particulado de compuestos, que puede presentarse en forma de un flóculo o un dominio de arcilla (*Dexter, 1988*). El siguiente orden jerárquico abarca a un conjunto de partículas más amplio como pudiera ser un “cluster de dominio”. Cuando los cluster se combinan para formar microagregados se obtiene el siguiente orden jerárquico, y así sucesivamente. Este modelo permite que falte alguno de los órdenes de jerarquía en un suelo determinado y los grandes agregados son el resultado del ensamblaje de agregados más pequeños, los cuales a su vez se unen según las propiedades de estos últimos.

Ante estas afirmaciones, *Hadas (1987)* y *Dexter (1988)* hipotetizan que la destrucción de los agregados de una jerarquía determinada conlleva la destrucción automática de las jerarquías superiores, por lo que la dispersión de las arcillas sería el último eslabón de la destrucción de los agregados. Si esto es así con una energía dada se podrían romper agregados, digamos de 1 mm con lo que esta energía sería suficiente para romper a los agregados de tamaño superior, y como consecuencia los agregados superiores a 1 mm podrían llegar a destruirse, pero no los más pequeños, los cuales persistirían.

Sin embargo, *Oades y Waters (1991)* y *Stevenson (1982)*, mostraron que en Oxisoles fuertemente alterados esta clase de destrucción no se produce y sí en los Alfisoles y Molisoles. Esto se debe a que el modelo de jerarquía agregacional es aplicable cuando la MO conduce el proceso de agregación (Alfisoles y Molisoles tienen un gran contenido en MO) y explica el caso de los Oxisoles (en los que no se puede aplicar esta teoría, ya que en la dirección del proceso de agregación la MO es sustituida por los oxihidróxidos de Fe (componente predominante).

Ésta afirmación fue rechazada por *Greenland et al., (1992)*, *Sanchez, (1976)* y *Moormann, (1981)* quienes afirmaron que la MO aportada a suelos tropicales, es poca y de mala calidad, respecto a climas templados (*Greenland et al., 1992*) y es cuando menos un mito, ya que muchos Oxisoles rojos tienen un contenido en C más alto que los Vertisoles negros de climas templados (*Gabriels y Michiels, 1991*).

Para interpretar el problema de por qué no es universalmente aplicable el concepto de destrucción automática a todos los suelos hay que diferenciar el hecho de que el modelo que describe la formación y organización de la agregación, puede no ser el mismo que defina estabilidad de los agregados resultantes. En este sentido *Allison (1968)* pensaba que el proceso de agregación difiere del proceso de estabilidad agregacional ya que en este último son las fuerzas internas del agregado las que responden respecto a las fuerzas externas que actúan sobre el sistema suelo. Este investigador afirmó que para romper un agregado hay que aplicar una fuerza que supere a las fuerzas de unión que operan en el seno del agregado y *Voronin y Sereda (1976)* descubren que las fuerzas de adherencia en los diferentes tamaños de agregados son idénticas. Sin embargo, cuando un agregado incrementa su tamaño, su masa crece menos rápidamente que su superficie de área (es el cuadrado del radio), y el volumen crece con el cubo del radio.

Por lo tanto, las fuerzas contrapuestas de gravedad y de adhesión, están en proporción a la masa del agregado. Es decir, cuando crece el tamaño del agregado, las fuerzas de adhesión permanecen constantes pero las fuerzas que las contrarrestan, se incrementan. Consecuentemente, cuanto mayor sea el tamaño de los agregados, su estabilidad será menor (*Brady, 1990; Tisdall and Oades, 1982*).

Todo ello hizo prever que las diferencias de estabilidad entre los agregados de diferentes tamaños se deben a factores diferentes. Así, en un determinado suelo, la estabilidad de los microagregados es insensible a cambios en el contenido en MO o a las prácticas de manejo (*Tisdall y Oades, 1982*). Esta estabilidad ahora es atribuible a la existencia de uniones fuertes entre las arcillas, el orgánico aromático (compuesto húmico) y los óxidos amorfos de Fe y Al.

Por otro lado, los macroagregados varían su estabilidad de acuerdo a los cambios en el contenido de MO o las prácticas de manejo de suelo. Esta es la causa por la que los macroagregados se estabilizan, temporal o permanentemente, por agentes como las raíces, las hifas, los microorganismos y los polisacáridos rizodepositados.

La MO decrece con el descenso de tamaño de los agregados (*Cambardella y Elliott, 1993; Elliott, 1986; Gupta y Germida, 1988; Puget et al., 1995*). La MO de los agregados de pequeño tamaño es la más antigua, menos libre y más resiliente de todo el suelo (*Elliott, 1986; Gupta y Germida, 1988; Paul, 1984; Parton et al., 1983; van Veen y Paul, 1981*). *Monreal et al. (1995)* afirman que la estabilidad de los macroagregados se correlaciona con muchos tipos de estructura, tales como lípidos, esteroides, dímeros de lignina, alquilaromáticos.

La teoría concéntrica de la agregación sugiere que las capas externas están construidas bajo ese esquema sobre la superficie externa del agregado, con C más joven y se distribuye en capas desde el exterior al interior de tal forma que en los agregados interiores tiene más edad (*Santos et al., 1997*).

La precipitación de oxi-hidróxidos, fosfatos y carbonatos aumenta la agregación. Cationes tales como Si^{4+} , Fe^{3+} , Al^{3+} y Ca^{2+} estimulan la precipitación de compuestos que actúan como agentes de unión para las partículas primaria. Los cationes también forman puentes entre las partículas de arcilla y SOM resultantes en la agregación. Compuestos orgánicos disueltos (DOC) pueden formar complejos con Fe^{3+} y Al^{3+} , a pH bajos formando compuestos órgano-metálicos móviles, que pueden precipitarse en el suelo en otros lugares. La formación de complejos disminuye el acceso a SOC microbiano y a su mineralización.

En este sentido, en 1999 *Brady y Weil*, demuestran que en los procesos de estructuración agregacional además de los cementos orgánicos también se emplean de óxidos de hierro, carbonatos, arcillas o sílice y son el resultado de factores y procesos, que regulan la alteración de las arcillas (componente textural) presencia de bio, necro, copro y neomasa cuya producción depende de su actividad y forma de trabajo, humedad del suelo, condiciones climáticas e impacto de las actividades del hombre en el suelo.

Las estructuras agregacionales se producen en una variedad de maneras, tamaños y formas, según los actores edafodiversos que intervienen y la actividad que desarrollan. Aun así, estos se agrupan clásicamente por su tamaño: macroagregados ($> 250 \mu\text{m}$) y micro-agregados ($< 250 \mu\text{m}$) (*Tisdall y Oades, 1982*). Además difieren en propiedades tales como los agentes de unión o la distribución de C y N.

Los **micro-agregados** ($< 250 \mu\text{m}$) se forman a partir de moléculas orgánicas ya descritas como participantes en los procesos biológico adaptativos, además de los que se producen en los procesos de humificación de las ligninas (OM) unidas a las arcillas (C) y cationes polivalentes (P) para formar partículas de compuesto (C - P - OM), que, a su vez se unen con otras partículas (C-P-OM) para formar macroagregados $[(\text{C} - \text{P} - \text{OM})_x]_y$ (*Edwards y Bremner, 1967; Tisdall, 1996*).

Las posibles formas de configuración de los microagregados dependen de las características de la solución del suelo:

1. Si predominan cationes divalentes los (C-P-OM) tiene dos posibilidades y fases de formación: la unión previa de la arcilla con el metal y posterior asociación con OM (ácida) con mayor posibilidad de formación en la solución del suelo de la primera fase y su unión al ácido orgánico en momentos en los que la solución del suelo se acidifica. En general primero se realiza la formación de un complejo órgano-metálico y luego su asociación con la arcilla.
2. Otra forma de conformación de microagregados es posible si se incluyen los aniones. Es fácil encontrar moléculas orgánicas unidas a aniones di o trivalentes (sulfatos, fosfatos) como consecuencia de procesos de demolición de las estructuras vegetales o lisis celulares.

En la matriz edáfica, en relación con la solución del suelo, la Capacidad de Cambio Catiónico permite una forma de modulación de los procesos de estructuración, dada la posibilidad que proporciona la incorporación a la solución del suelo, de los cationes (mono, di y trivalentes) procedentes del complejo CIC. Así:

- los cationes monovalentes impiden la formación agregados estables con compuestos orgánicos.
- los di o trivalentes, ubicados en su superficie, permiten la unión a moléculas orgánicas asociadas a aniones polivalentes.

Y las interacciones (C - P) + (A-OM) darían lugar a microagregados, pero, distintos según la valencia del catión, lo cual tiene consecuencias en su tamaño:

- Con aniones divalentes: (C - P - A-OM) y
- con aniones trivalentes y cationes di o trivalentes [(C - P - A-OM)_x]_y.

Durante la transformación microbiana de los residuos orgánicos dentro de los microagregados estables, las partículas de MO fragmentada (PMO) se incrustan gradualmente junto con la arcilla en el mucílago microbiano, lo que da lugar a microagregados estables, (los que presentan una descomposición más lenta que los macroagregados y están mejor protegidos contra la degradación microbiana) (Pulleman, et al., 2005). Esta deposición y posible protección del material orgánico del suelo, dentro de los agregados estables, puede ser un mecanismo importante, biológicamente regulado, para la acumulación y el mantenimiento de la MO (Beare, et al., 1997).

Alternativamente, se pueden depositar, alrededor de macroagregados, partículas de materia orgánica (POM). Cuando esta se descompone y los microorganismos liberan sus exudados, el macro-agregado se vuelve más estable, la relación C:N disminuye, y forma micro-agregados en su interior. En todo caso, los microagregados formados internamente contienen los compuestos orgánicos más recalitrantes del suelo (Plante y McGill, 2002a; Beare et al., 1994). Cuando en el suelo se usan más los compuestos orgánicos de C lábil, más rápidamente se reduce la actividad microbiana, y simultáneamente disminuye la su cantidad de exudados, con lo que se pierde la estabilidad de los macroagregados, hasta romperse y liberar micro-agregados más estables (Jastrow et al, 1998; Six et al., 1999).

Al igual que para las estructuras texturales, los coloides inorgánicos (oxihidróxidos de Fe y Al) actúan también como intermediarios, interaccionando mediante adsorción con la superficie de las partículas minerales, proporcionando así un efecto estabilizador similar al de los polisacáridos (Cheshire y Hayes, 1990). Pero los suelos ricos en sesquioxidos manifiestan una estabilización mucho más fuerte que con los polisacáridos (Payne, 1988).

La presencia de MO plantea un **modelo de agregación**, donde el tamaño de los agregados depende del agente cementante que se emplea (Boix-Fayos, et al., 2001; Zang, et al., 2006).

- | |
|--|
| <ul style="list-style-type: none">• Agregados >2000 µm son sostenidos por una fina red de raíces e hifas, en suelos con altos contenidos de carbono orgánico >2 %. |
| <ul style="list-style-type: none">• Agregados entre 20 y 250 µm consisten mayormente en partículas entre 2-20 µm de diámetro, unidos por varios materiales cementantes como compuestos orgánicos, óxidos cristalinos y aluminosilicatos. |
| <ul style="list-style-type: none">• Agregados estables en agua de 2-20 µm consisten en partículas >2 µm de diámetro, unidas fuertemente entre sí por agentes orgánicos. Tienen una asociación entre células de bacterias vivas y partículas de arcilla. |

De acuerdo con este modelo jerárquico de organización de los agregados, los macroagregados (>0.25 mm) están promovidos por raíces e hifas en la mayoría de los casos, mientras que en la formación de microagregados (<0.25 mm) intervienen los compuestos húmicos.

En un resumen muy somero de lo expuesto, la estabilidad de los macro-agregados se asocia positivamente con el contenido en MO. Los suelos por debajo de un umbral mínimo de ésta, (caso los suelos de los ámbitos con extremos más áridos) no experimentan aumentos en su estabilidad. En los agregados con contenidos de MO entre 4% y 6%, su estabilidad está

controlada de forma más directa por el contenido en carbonato cálcico. Polisacáridos y óxidos de Fe participan de manera muy intensa en la agregación. Los suelos con macro-agregados, que contienen una tasa elevada en micro-agregados, son estables en agua, presentan también una alta estabilidad, especialmente en condiciones de suelo húmedo.

Pero todas estas consideraciones no acaban de ser validadas sin tener presente a la biodiversidad que coloniza el suelo.

La cohesión entre las partículas argílicas, mediada por las sustancias húmicas utilizando cationes polivalentes juega un papel muy importante en la estabilidad de los microagregados (Krishna Murthi et al., 1977; Monreal et al., 1995).

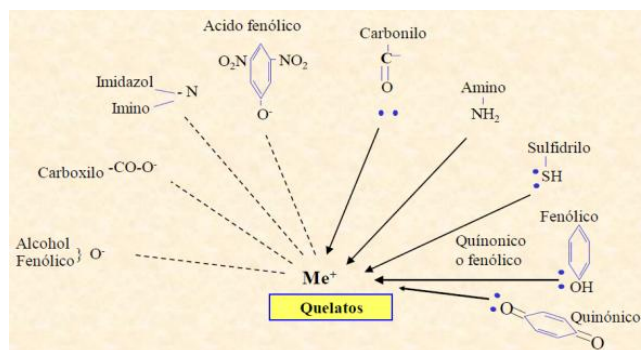


Fig. 7.2 Grupos funcionales de los compuestos húmicos (Gallardo Lancho)

Pero, la aplicación de sistemas de correlación múltiple a suelos con diferentes edafogénesis, permite apreciar que la estabilidad de los microagregados depende en primer lugar, de la mineralogía de cada suelo, ocupando la MO un plano secundario (Nwadialo y Mbagwu, 1991). Y eso a pesar de la cantidad y variedad de grupos funcionales con capacidad quelante que muestran los compuestos húmicos de gran tamaño.

Más recientemente Durodoluwa, et al., (1999) ó Rillig, et al., (2004) siguen afirmando que el proceso de agregación del suelo es complejo y está jerárquicamente estructurado, pero ahora entran en juego numerosos organismos y agentes cementantes que desarrollan papeles específicos, y también los factores abióticos (los ciclos de sequía, humedad, congelamiento, etc.). Todos estos procesos son capaces de orientar las partículas finas del suelo y atraerlas de tal forma, que las fuerzas físicas que se desarrollan las mantienen firmemente unidas entre sí (Boix-Fayos, et al., 2001). Y en este juego las propiedades biológicas del suelo son esenciales para su sostenibilidad, convirtiéndose en indicadores importantes de la calidad (Green, et al., 2005).

Las diferencias en el tamaño de estos agregados han sido asociadas a la acción de diferentes prácticas de manejo (Hevia et al., 2007), aunque hay insuficientes referencias sobre su uso en la evaluación de su efecto sobre la estabilidad de los agregados del suelo (Eynard, et al., 2004; Martens, 2000) y el secuestro del carbono en estos agregados (Holeplass, et al., 2004).

Ya en 1962, Quirk y Panabokke encuentran que no es la MO “per se” la que incrementa la estabilidad estructural, sino su disposición (distribución) en el interior del suelo. Y decían:

“Para incrementar la estabilidad agregacional, la MO debe ubicarse en una determinada clase de poros asociándose a la pared de los mismos”

Y sin embargo se sigue afirmando que la agregación se produce cuando las partículas se mantienen juntas por la gravedad, las fuerzas electrostáticas, diversos “pegamentos químicos” (tales como óxidos de hierro), materiales “fibrosos orgánicos” y una amplia gama de geles y adherentes. Por lo tanto la agregación es el resultado de la interacción de:

- Diferentes arcillas, que producen muy diferentes tipos de agregación.

- Algunos como la caolinita producirán la unión bastante estable y conservar su integridad a través de muchos ciclos de humedad y secado, incluso con una considerable perturbación mecánica.
- Otros como la esméctica son muy susceptibles a la dispersión por humectación (y "de trabajo") y deben ser utilizados y administrados con cuidado.

- Arena o tierra limosa (con bajo contenido de arcilla) presenta, por lo general, agregados débiles, mientras que en un suelo rico en arcillas se forman grandes agregados.

Para Boix-Fayos, et al., (2001) **la estabilidad de los macroagregados va a depender de:**

Los **agentes cementantes** y los clasifica en **tres grupos** dependiendo del tiempo de actuación:

- **transitorios** (son materiales orgánicos que se descomponen rápidamente por los microorganismos: el grupo más importante son los polisacáridos, el efecto de estos puede durar semanas).
- **temporales** (son raíces e hifas, particularmente provenientes de hongos micorrízicos arbusculares, que persisten por meses o años y son afectados por el manejo)
- **persistentes** (materiales húmicos, glomalinas, peptidoglicanos, mureinas asociados con hierro amorfo, aluminio y aluminosilicatos).

Ciertamente, la porosidad está directamente relacionada con la estabilidad agregacional ya que ciertos poros actúan como conductos o líneas de desarrollo del proceso de agregación (Quirk y Panabokke, 1962). Cada rotura o crecimiento de los agregados se realiza por esas líneas o conductos. Las paredes de estos poros se van estrechando mediante una estratégica ubicación de la MO, de tal forma que la estabilidad de los agregados se incrementa. Quirk y Williams (1974) y Carr y Greenland (1972) indican que para ser más efectiva la MO en el incremento de la agregación, los poros en los que se debe de ubicar deben tener un tamaño entre 15-50 μm respectivamente. Es muy posible que donde entonces se decía MO hoy haya que decir organometálicos, fitoquelatinas, sideroforos, mureinas, glomalinas etc, y compuestos polifenólicos (ácidos húmicos) como ya se indicará en 7.1.3.

La utilización de cronosecuencias de suelos limosos templados, puestos en cultivo, en los que se había cuantificado y descrito previamente la MO libre y asociada de la fracción densimétrica $< 2 \mu\text{m}$ y caracterizada por ME de transmisión y análisis de imagen mostró que (Fig. 7.3).

- La fracción de componentes orgánicos libres $< a 2 \mu\text{m}$ eran muy poco abundantes y estaba más afectada, degradativamente hablando, quizás por la puesta en cultivo del suelo, que la de aquellos compuestos que conformaban COM. De esto deducen que la fracción de COM se degrada más lentamente que la MO libre.
- La fracción de MO $< a 2 \mu\text{m}$ es muy heterogénea y presenta una gran abundancia de microagregados primarios órgano-argílicos del tamaño nanométrico / micrométrico (¿porqué?).

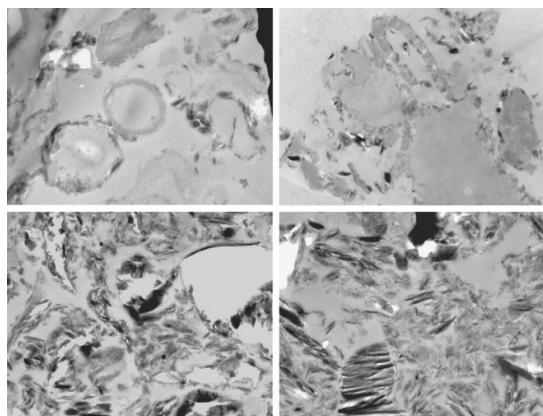


Fig.7.3 Microfotografías con el TEM del tamaño de las arcillas y densidad de las fracciones. Fracciones de MO libre ($< 1.6 \text{ g cm}^{-3}$) aislada de (a) suelos forestales y de bosque, y (b) suelos cultivados, y fracciones órgano-minerales c $\frac{1}{4}$ placas de arcilla, om $\frac{1}{4}$ MO, w $\frac{1}{4}$ pared celular, $\frac{1}{4}$ microorganismos *Chenu y Plante, (2006)*

Esto permite ahondar sobre el tiempo de vida media de los componentes orgánicos que participan en la formación de las estructuras agregacionales del suelo.

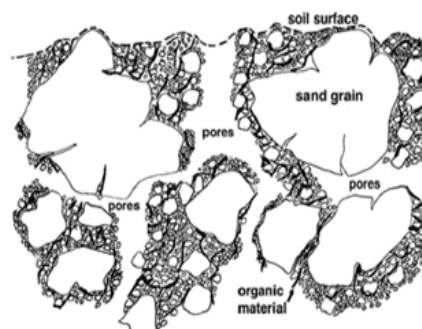
Generalmente se atribuye una velocidad de renovación lenta de la MO a las fracciones granulométricas texturales $< 2 \mu\text{m}$ cuando interacciona con los minerales. Cuantificar la proporción de MO de las fracciones orgánicas asociadas a los minerales supone cuantifica la cantidad de C retenido y describir estas asociaciones. En este sentido, ya se ha indicado el hecho de que la MO asociada a las partículas minerales era más resistente a la biodegradación que la definida como MO libre $< 2 \mu\text{m}$.

Habitualmente, el análisis de la estabilidad de los agregados de los suelos se mide de forma independiente a su tamaño individual. Normalmente se evalúan los macroagregados de tamaño superior a $250 \mu\text{m}$ (*Dormaar, 1983; Voronin y Sereda, 1976*), al considerar que el trabajo que se precisa para analizar cada uno de los grupos de agregados, de acuerdo con su tamaño, es demasiado. Con esta concepción y forma de análisis, asumen que todos los agregados del suelo (independientemente de su tamaño) tienen propiedades similares.

Sin embargo, *Garey (1954)* ya mostró que las propiedades químicas de los agregados son diferentes y varían con su tamaño en los suelos naturales. También observa que los agregados más pequeños ($0.15\text{-}0.42 \mu\text{m}$) tienen una CEC mucho más alta y el mayor contenido en arcillas y MO de todo el suelo y *González Carcedo et al., (1981)* observan que actividades enzimáticas específicas (ureásica, deshidrogenasica, fosfatásica y β -D glucosidásica) se acumulan en los microagregados de forma específica y estas no pueden proceder más de los seres vivos, bien sean animales, vegetales o microbianos (bacterianos, de arqueas o fúngicos) (*Fig. 7.4*).

Fig. 7.4. La cantidad, distribución y disposición de los poros determina la capacidad de retención de agua, la infiltración, la permeabilidad, la penetración de las raíces, y, su ritmo respiratorio. Es en estos espacios donde se desarrolla la actividad (el agua se almacena, viven los organismos, la MO y los nutrientes se acumulan o/y son captados por los seres vivos.

El diagrama (ampliado 20 veces) muestra cómo los sólidos y los poros pueden organizarse en el suelo para dar una porosidad de 50%. Se incluye MO. *Chenu y Plante, (2006)*



Ante esta situación, *Chenu y Plante, (2006)* sugieren que los complejos órgano-minerales (COM) primarios no describen bien la realidad, siendo más bien entidades conceptuales, y también que los microagregados observados son los lugares mejores para la estabilización de los compuestos

orgánicos, tanto por adsorción sobre los minerales como por oclusión de los mismos. Hasta aquel momento no se indicaba cómo se realiza la participación biológica en la conformación de COM y estructuras superiores, y se seguía incluyendo a las estructuras con participación orgánica, hecho que en esta Tesis Doctoral ya han quedado separadas (estructuras granular y migajosa) del conjunto de las estructuras texturales, al presentar propiedades físicas, químicas, biológicas, enzimáticas, funcionales y composicionales diferentes.

7.1.2. De la participación del humus en la formación de las estructuras agregacionales en el suelo

Desde un punto de vista práctico, la determinación de la textura del suelo es una de las variables más importantes del suelo, debido a que tiene mayor impacto en la gestión agronómica o constructiva del suelo, en relación con la determinación del:

- El uso potencial del suelo,
- La capacidad de retención de nutrientes,
- Capacidad para retener el agua para las plantas,
- Facilidad de cultivo,
- Propiedades hidráulicas del suelo,
- Estimación de cal necesaria para elevar el pH del suelo,
- En las zonas de regadío, la selección de sitios adecuados para presas agrícolas, canales y desagües.

Y la evaluación de la estructura del suelo constituye un importante índice genético-agronómico y tiene una gran significación en la evaluación de la fertilidad.

Para *Rillig et al. (2004)* y *Chenu y Plante, (2006)* la estructura del suelo se refiere al tamaño, forma y disposición de sólidos y espacios vacíos, haciendo referencia a la:

- continuidad del espacio poral,
- capacidad para retener y transmitir fluidos y sustancias orgánicas e inorgánicas,
- estando relacionados los regímenes hídricos, aéreos y de nutrientes de los suelos (*Hernández, et al., 2006*).

Las estructuras agregacionales favorables dan estabilidad en la lucha contra la erosión hídrica y eólica (*Brady y Weil, 1999; Lupwayi, 2001*). Al incrementarse la agregación, la capacidad de retención de agua, la CEC a la par que la fertilidad, la permeabilidad del aire y la circulación de agua y nutrientes (*Whalen, et al., 2006*), y descender la densidad aparente, y la erodabilidad. Todo este conjunto favorece el crecimiento vigoroso de la raíz y el desarrollo de las plantas (*Wright, 2001; Hillel, 2006*), aumenta la productividad agronómica y la edafodiversidad.

La evaluación del estado de las estructuras agregacionales es un indicador sensible de la degradación del suelo (*Cerdá, et al., 2000*). Su incremento y estabilidad son parte de la lucha contra la erosión hídrica y eólica (*Brady y Weil, 1999; Lupwayi, 2001*).

Oades y Waters (1991) introdujeron en los suelos el concepto de jerarquía de agregados donde los componentes orgánicos controlan la estabilidad de agregados. En estos suelos, los agregados se fracturan en distintas fases quedando asociadas partículas y clusters de diferentes tamaños durante el proceso. En este caso incluye explícitamente el papel de raíces, hifas por su acción física de atrapamiento y microorganismos, por su capacidad de secreción de biopolímeros.

La jerarquía fue creada por distintas agrupaciones físicas de partículas unidas por raíces e hifas que viven en el interior de los macroagregados de diámetro $>250 \mu\text{m}$. La degradación de los macroagregados crea otros agregados de aproximadamente 20 a $250 \mu\text{m}$ de diámetro que son

considerablemente más estables que los precedentes.

Un material inferior a 20 μm de diámetro se libera durante la siguiente fase de desagregación. Para agregados $<20 \mu\text{m}$ parece existir una mezcla aleatoria de microestructuras de arcilla, biopolímeros y microorganismos.

Boix-Fayos et al., (1998) evaluaron la variación espacial de la agregación, en diferentes posiciones y orientaciones de taludes, y la variación temporal de la agregación a lo largo de un año.

Anteriormente, *Lavee et al. (1996)* habían analizado el efecto de la humedad del suelo y la temperatura en la estabilidad de agregados a lo largo de un transecto climatológico, concluyendo que ambos parámetros ejercen un fuerte control sobre la estabilidad de los agregados del suelo, de tal forma en que **un aumento de la aridez provoca una disminución de la estabilidad de los agregado por alteración de las propiedades adherentes de los biopolímeros.**

La Fig.7.5 nos muestra la cohesión de las partículas que integran un agregado en función de la humedad. Sin embargo hay que tener en cuenta la cantidad y naturaleza de las partículas argílicas y la capacidad de retención de agua de las moléculas orgánicas que conforman los cementos.

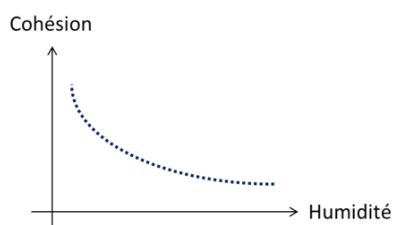


Fig.7.5. Cohesión en función de la humedad

En la práctica, la cohesión varía en función del contenido en arcilla: cuanto más arcilla está presente mayor es la cohesión de las partículas.

Cuando ocurre la desagregación de los agregados en la superficie del suelo, se generan degradaciones físicas tales como el encostramiento, el deslizamiento, o la erosión del suelo (Rillig, 2004)

A lo largo de un transecto climatológico, se realizaron análisis de las relaciones entre la estabilidad de macro y microagregados, su distribución por tamaño de agregado y otras propiedades del suelo, en diferentes estaciones, concluyendo que su tamaño y estabilidad se pueden utilizar como un indicador de la condición del suelo o de su estado degradativo, aunque hay que tener en cuenta su historia de uso que se debe de superponer el patrón de situaciones climatológicas (*Boix-Fayos et al. 2001*).

Es difícil creer que la adición de MO a un suelo pueda tener un efecto adverso sobre la estabilidad de los agregados en tanto en cuanto el C orgánico del suelo (SOC) y la biomasa microbiana, actúan como agentes de unión importantes para la agregación (*Oades, 1984; Gupta y Germida, 1988; Six et al, 2004.; Bronick y Lal, 2005*), y más recientemente, las glomalinas, polímeros glicoprotéicos termoestables, producidas por hongos micorrízicos arbusculares (HMA), y excretadas a la muerte de la planta, también se incluyen como agentes agregantes de unión, debido a la estabilidad que confiere a agregados (*Wright y Upadhyaya, 1998; Rillig, 2004*).

En una reciente revisión (*Baize et al., 2013*), plantean la hipótesis de que los agregados son el resultado de absorciones sucesivas de distintos materiales orgánicos por partículas minerales ($<250 \mu\text{m}$) las cuales se combinan para dar macroagregados ($>250 \mu\text{m}$).

En todo caso, deben de participar los componentes bióticos de alguna forma, aunque no se excluye la incidencia de los factores abióticos (ciclos de humectación/desecación, gelificación/coagulación), tanto en su estabilización como en su desestabilización. Posiblemente, los agregados presentes en cada suelo sean el resultado de la combinación de ambos tipos de acciones (bióticas y abióticas).

Sin embargo, la MO puede dispersarse y dispersar arcillas floculadas. (*Emerson 1983; Oades, 1984*). La desestabilización de las suspensiones de arcilla se produce a través de procesos de coagulación y/o floculación.

Los términos "coagulación" y "floculación" han sido a menudo utilizados indistintamente en

química coloidal. (Ya se aclaró en la sección 6ª que esto no es así) Sin embargo, estos dos procesos pueden actuar individualmente o en concierto para afectar a la sedimentación de arcillas y por lo tanto son fundamentales para las etapas iniciales de agregación.

7.1.2.1. Los límites en la adición de MO al suelo.

El proceso de agregación del suelo es complejo y jerárquicamente estructurado, en el cual numerosos organismos y agentes cementantes juegan su papel (*Durodoluwa, et al., 1999; Rillig, et al., 2004*) así como también los factores abióticos (los ciclos de sequía, humedad, congelamiento, etc.). Todos estos procesos son capaces de orientar las partículas finas del suelo y atraerlas de tal forma, que las fuerzas físicas que se desarrollan las mantienen firmemente unidas entre sí (*Boix-Fayos, et al., 2001*). Y en este juego las propiedades biológicas del suelo son esenciales para su sustentabilidad, convirtiéndose en indicadores importantes de la calidad (*Green, et al., 2005*).

Las diferencias en el tamaño de estos agregados han sido asociadas al efecto de diferentes prácticas de manejo (*Hevia et al., 2007*), aunque pocas referencias existen sobre su uso en la evaluación de su efecto sobre la estabilidad de los agregados del suelo (*Eynard, et al., 2004; Martens, 2000*) y el secuestro del carbono en estos agregados (*Holeplass, et al., 2004*).

El humus es una porción de materiales orgánicos de origen vegetal poco transformados (mayoritariamente resistentes a la descomposición) que permanece en el suelo durante largo tiempo. Se compone de partículas pequeñas, con un área superficial específica extraordinariamente elevada. Algunas de estas partículas tienen una gran capacidad para retener agua y nutrientes (las celulósicas) pero otras no (las lignicas) como ejemplo de casos extremos.

La agregación se produce cuando las partículas se mantienen juntas por la gravedad, las fuerzas electrostáticas, diversos pegamentos químicos (tales como óxidos de hierro), materiales "fibrosos orgánicos" y una amplia gama de geles y adherentes. Por lo tanto la agregación es el resultado de la interacción de:

- Diferentes arcillas producen muy diferentes tipos de agregación. Algunos como la caolinita producirán la unión bastante estable y conservar su integridad a través de muchos ciclos de humedad y secado, incluso con una considerable perturbación mecánica. Otros como la esméctica son muy susceptibles a la dispersión por humectación (y "de trabajo") y deben ser utilizados y administrados con cuidado.
- Arena o tierra limosa (con bajo contenido de arcilla) presenta, por lo general, agregados débiles, mientras que en un suelo rico en arcillas se forman grandes agregados.

Ya en 1962, *Quirk y Panabokke* encuentran que no es la MO "per se" la responsable de la estabilidad estructural, sino su disposición (distribución) en el interior del suelo. Y decían:

"Para incrementar la estabilidad agregacional, la MO debe ubicarse en una determinada clase de poros asociándose a la pared de los mismos"

En consecuencia, la porosidad está directamente relacionada con la estabilidad agregacional ya que ciertos poros actúan como conductos o líneas de desarrollo del proceso de agregación (*Quirk y Panabokke, 1962*). En consecuencia, cada rotura o crecimiento de los agregados se realiza por esas líneas o conductos.

Las paredes de estos poros se van estrechando mediante una estratégica ubicación de la MO, de tal forma que la estabilidad de los agregados se incrementa. *Quirk y Williams (1974)* y *Carr y Greenland (1972)* indican que para ser más efectiva la MO en el incremento de la agregación, los poros en los que se debe de ubicar deben tener un tamaño entre 15-50 μm respectivamente.

Si lo antedicho se refería a la génesis y evolución de la MO endógena, los aportes antrópicos pueden generar problemas dado que los suelos también **discriminan a la MO**. El efecto de la MO es mayor en los suelos peor estructurados que cuando la agregación es buena. Como dicen *Fortún et al., (1989)* y *Mbagwu et al., (1993)* la adición de MO a suelos poco estables o arcillosos

genera agregados pero disminuye la estabilidad de los ya existentes.

Los efectos beneficiosos de la MO en cada suelo dependen de la cantidad y tipo de MO añadida (Greenland, 1971, 1981; Hamblin y Greenland, 1977). Greenland et al. (1975) trabajando con suelos ingleses y galeses descubrieron que la **cantidad de MO “crítica” que se podía añadir sin generar dispersión de los agregados era del 4%**.

En el suelo la necromasa vegetal y los exudados y rizodepósitos son fuente primaria de la MO. La biomasa tanto de seres vivos como las raíces puede comprender hasta el 15% de la MO total. Los buenos niveles de MO (especialmente de la fracción de humus) dan resistencia a los agregados del suelo. Sin embargo los suelos tienen una **capacidad limitada de admisión y acumulación de MO** (Allison, 1973).

Si su origen es animal (deyecciones) o microbiano su actividad aparecerán en el suelo muchos subproductos con capacidad adherente que ayudará a formar y estabilizar los agregados.

Y en ello andamos cuando se estudia el efecto del pH sobre la estabilidad de la estructura del suelo “in situ”, que en principio es indirecta. La adición al suelo de MO “es novo” reactiva procesos degradativos y movilizaba compuestos resilientes de origen microbiano, guardados en la estructura primaria del suelo. Es una repetición de proceso, pero esta vez dependiente, en su potencia, de la cantidad de MO.

Acidificación y basificación son fases por las que pasa el proceso degradativo que conlleva situaciones de dispersión (acidificación) y floculación (basificación) de la MO aportada y también de la asociada a los agregados.

Esto que ocurre en la intimidad de los agregados, también afecta en parte a la estructura superficial del suelo, específicamente, el tipo de agrietamiento que se manifiestan, al menos temporalmente. Si además, estas acciones de expansión afectan a los poros > 0,05 mm que permiten que el exceso de agua drene lejos, el agua quedará retenida y aparecerán procesos anaeróbicos.

El modelo conceptual más universalmente utilizado para conocer la relación entre la MO y la estabilidad estructural es el presentado por Tisdall y Oades (1982). Cada paso del modelo intenta mostrar los agentes de unión y su integración en los agregados, según su tamaño.

Los **agentes persistentes** son responsables de la estabilidad de los microagregados. Su permanencia es relativa y no se afectan por los en el contenido de MO o las prácticas de manejo de suelo. Son estos agentes los que se probablemente se incluyen en los complejos de C-P-OM descritos por Edwards y Bremner (1967).

La utilización de microscopía electrónica de scanner confirma que los agregados del suelo se estabilizan por incremento de presencia de grandes unidades orgánicas de todo este grupo de agentes de unión (Waters y Oades, 1991). En el modelo se proponen tres tipos de agentes cementantes, que operan a diferentes etapas:

✓ Agentes procedentes de la actividad de microorganismos y plantas. Son derivados polisacaroidicos que se descomponen rápidamente.
✓ Agentes temporales que incluyen a raíces, hifas (especialmente micorrizas)
✓ Agentes persistentes como materiales aromáticos asociados a oxihidróxidos amorfos de Fe y Al así como cationes de otros metales polivalentes.

Es evidente que entre ellos no aparece ninguno relacionado con la actividad animal, a pesar que de entre ellos se dan como de mayor importancia:

Los polisacáridos se producen rápidamente (Harris et al., 1966), y son responsables del incremento inicial de la estabilidad agregacional al poco tiempo de ser añadidos a los suelos (Bonneau y Levy, 1979; Guckert, 1973). Sin embargo estos compuestos se degradan rápidamente por la intervención de los microorganismos.

Raíces e hifas de hongos y micorrizas, por su tamaño, pueden estabilizar a los macroagregados por su capacidad de crecimiento a lo largo de los poros del suelo (*Jackson, 1975; Marshall, 1976*). Hoy diríamos que las raíces y las hifas se enmallan y a su muerte liberan compuestos orgánicos que actúan como pegamento para mantener juntas a las partículas.

Durante el enmallado, las partículas pueden reordenarse, mientras que los ciclos de humectación-secado ayudan a estabilizar a los agregados. Los microagregados bacterianos forman como colonias bacterianas y sus exudados en base a exopolisacáridos de la cápsula rodean las partículas de arcilla, las empujan y alinean y estabilizan en los ciclos de secado y la contracción.

Estos mismos autores proponen cuatro niveles o estados en la jerarquía de agregación según su concepto de tamaño:

✓	< 20 μm Microagregados son arcillas microestructuradas en las que no se observa ninguna entidad orgánica
✓	20-90 μm Microagregados donde no es posible distinguir ninguna entidad orgánica organizada como consecuencia del ataque biológico y los agregados en este nivel empiezan a mostrar la morfología de las arcillas
✓	90-250 μm Microagregados tienen un núcleo de restos vegetales reconocibles que están incrustados sobre componentes inorgánicos.
✓	>250 μm . Macroagregados se estabilizan por raíces e hifas.

Este orden jerárquico de agregación no se opone al presentado por *Hadas (1987)*. Sin embargo mejora a los anteriores, no solamente porque relaciona la agregación de las partículas argílicas hasta formar progresivamente los agregados, sino también porque relaciona la unión de las partículas minerales con los componentes orgánicos e inorgánicos. Sin embargo, hasta que no se han conocido los mecanismos de estabilidad, los investigadores han buscado durante décadas una relación fuerte y consistente entre la MO y la estabilidad de los agregados.

Algunos, como *Chaney y Swift, (1984)* y *Christensen, (1986)* encontraron correlaciones significativas entre la MO y la estabilidad agregacional. Otros como *Dormaar, (1983)*, *Hamblin y Greenland, (1977)*; *Hamblin y Davies, (1977)* observaron que solo determinadas fracciones de MO (sólo una pequeña parte del total) tenían significación para la estabilidad agregacional.

Hubo diferentes opiniones para determinar quiénes son los constituyentes de la MO responsables de la estabilidad agregacional y en la medida que siguen apareciendo, las hay. Para *Acton et al. (1963)* y *Mehta et al. (1960)* son los polisacáridos, para *Chaney y Swift (1984, 1986)* los ácidos húmicos y para *Fortún et al. (1989)* son mezclas de ácidos húmicos y fúlvicos las más incrementan esta estabilidad. En suelos malayos los ácidos fúlvicos son más efectivos que los húmicos (*Soong, 1980; Tajuddin, 1992*). La importancia relativa entre ambos hoy ha quedado invertida, siempre que entre los polisacáridos se engloben también las glicoproteínas, los glicolípidos y un largo etc.

Entre las formas de describir una estructura se pueden elegir los términos de Grado (de agregación) clase (tamaño) y tipo de agregación (forma). Si en un mismo suelo hay distintos tipos de estructura, hay que describirlas por separado.

Ahora, por definición, el grado de la estructura es el grado de agregación, expresando diferencias clave entre cohesión (en el seno de los agregados) y adhesión (entre agregados). La unión y agregación de los materiales sólidos, y da lugar a poros y fisuras.

La estructura del suelo permite la disposición de los poros y fisuras (porosidad) dentro de una matriz de materiales sólidos (partículas minerales y MO). Los poros pequeños dentro de los agregados proporcionan almacenamiento y refugio a cierta biodiversidad. Los poros más grandes (y fisuras) entre los agregados son las rutas para líquidos, gases, raíces y organismos.

7.2. Las aportaciones de la edafobiodiversidad a la agregación

7.2.1. Origen y génesis biológica de las unidades básicas de las estructuras agregacionales: Procesos, componentes, y factores

Como paso previo de este apartado, tiene interés exponer tres procesos fundamentales que afectan a la nutrición y la homeostasia de todos los seres vivos:

1° Biocaptura. El paso de todos y cada uno de los iones y moléculas (incluida el agua) a través de todas las membranas biológicas exige de la presencia de transportadores específicos.

De naturaleza proteica, están fuertemente regulados por retrocontrol específico y respuestas metabólicas. En caso de carecer o estar dañados (temporalmente) estos transportadores específicos, el ion o molécula en cuestión no atraviesa la membrana.

Es un proceso energético dependiente de la actividad ATPásica acoplada al transportador.

A veces es muy selectivo, como en el caso del Fe exige su reducción a ion ferroso, con NAD oxidorreductasas acopladas también al transportador.

2° Bioacumulación. Todos los iones o compuestos adquiridos por una célula tienen múltiples sistemas de acumulación.

Desde la asociación a un anión, como el K que se une a un ácido orgánico como es el ácido pirúvico, o a un quelante como es el caso del Cu, etc..

Si este ion o molécula es necesario, lo utiliza directamente el metabolismo o lo traslada al órgano adecuado (en los vegetales, a la vacuola) donde espera su turno de uso.

Si este ion o molécula se encuentran en exceso, las células y organismo lo bioacumulan.

Los lugares de acumulación y estrategias empleadas son múltiples, y se encuadran como un primer paso de la homeostasia del sistema biológico del que tratemos.

- Así, los excesos de Al a nivel radicular, se amortiguan al participar en su neutralización el fosfato acumulado en los tricoblastos, pues este ion se hace tóxico y abunda en los suelos ácidos.
- En algas, musgos y otras plantas colonizadoras, el metal puede ser atrapado en la pared vegetal, mediante reacción con los poligalacturonanos u otro tipo de polisacárido que participe en la conformación de esa estructura.
- Una tercera forma de neutralización conlleva la acumulación en vacuolas, que con la repetición del impacto se convierten en orgánulos específicos para esa función, como se verá más adelante para el caso del amonio, entre otros.

3° Biom mineralización. Es un proceso que desarrolla la homeostasia de cada ser vivo y facilita la tolerancia biológica al estrés, generador de múltiples componentes orgánicos o metálicos de interés en la formación de estructuras agregacionales.

Desarrolla el proceso denominado de bio-mineralización. Proceso muy extendido y poco conocido, apareció hace 750 millones de años de tal forma que en cada uno de los seis reinos hay organismos vivos incluido el hombre, capaces de formar minerales (hasta 200 identificados en el hombre), y proceso que en Edafología recibe el nombre de **diagénesis**. Puede generar desde nanopartículas hasta minerales, cuya formación cristalográfica está dirigida por moléculas proteicas que quedan interiorizadas en el producto.

7.2.1.1. La homeostasia de la edafobiota en la formación de complejos órgano-metálicos y órgano-minerales.

Dos procesos, la tolerancia y la osmoregulación respecto de iones y moléculas osmoactivas con potencialidad tóxica (metales esenciales y no esenciales, pequeñas unidades orgánicas) forman parte de lo que se viene a definir como homeostasia (resultado de un proceso evolutivo que confiere a cada especie biológica la capacidad de crecer y desarrollarse en ambientes con concentraciones elevadas de elementos con potencialidad tóxica) (Linhart y Grant 1996; Hall 2002).

Los cambios que permiten esta tolerancia se producen gracias a una serie de mecanismos eficientes y específicos (procesos adaptativos) que permitieron incorporar y mantener en su citosol, elementos esenciales y pequeñas moléculas orgánicas, en concentraciones permisibles fisiológicamente, y/o de generar la capacidad para inactivar metabólicamente a aquellos que por su concentración (mínima o máxima) representan un riesgo para la integridad celular (Linhart y Grant, 1996; Cai y Ma 2002).

Como consecuencia, en el suelo, los materiales orgánicos que configuran la bio, necro y copromasa podrán presentar acumulaciones puntuales de metales y MO, que en muchos casos pueden superar a la concentración del medio edáfico. Estos acúmulos estarán a disponibilidad de la edafobiodiversidad que se responsabilizará de la limitación de su eficiencia tóxica, junto con la CEC de las arcillas.

Curiosamente gracias a la heterogeneidad de la distribución de los metales pesados en la rizosfera se descubrió la existencia de las glomalinas, como agente de captura interna de aquellos, por un hongo simbiótico, generador de las mismas.

Schat *et al.* (2000) clasificaron a la tolerancia en dos tipos, de acuerdo con el conjunto de mecanismos moleculares o bioquímicos de que ya hoy se dispone, en:

- **Co-tolerancia:** resultado de un mecanismo específico que confiere una tolerancia a diversos metales
- **Tolerancia múltiple:** en la que la tolerancia es generada por una serie de mecanismos independientes para cada metal o metales que interactúan de manera conjunta para evitar el daño.

De estas dos ideas, las evidencias sugieren que la tolerancia múltiple es el tipo que se presenta en la mayoría de las plantas (Macnair *et al.*, 2000).

El desarrollo de la tolerancia múltiple ha permitido que las plantas desarrollen tres estrategias básicas para establecerse en suelos con niveles tóxicos de metales.

- **Exclusión:** estrategia que consiste en una limitada acumulación de metales en las partes aéreas de las plantas e involucra una acumulación preferente en el sistema radicular;
- **Indicación:** estrategia caracterizada porque las plantas acumulan metales en sus tejidos cuya concentración es reflejo de los niveles de metales presentes en el suelo;
- **Hiperacumulación:** estrategia que se caracteriza por la capacidad de la planta para bioacumular muy altas concentraciones de metales en sus tejidos, principalmente en las partes aéreas (Baker, 1981; Baker y Walker, 1990; Vogel–Mikus *et al.*, 2006).

Considerando el criterio de tolerancia múltiple vegetal, los posibles mecanismos, de extraordinaria repercusión edafológica, se agrupan de la siguiente forma (Hall, 2002):

- **Mecanismos de tolerancia externos:**
 - **Hongos micorrizógenos;**
 - Reducen la transferencia de iones del sistema radicular hasta el tallo, por precipitación intracelular con PO_4^{3-} del metal en las raíces,

- Inmovilizan extracelularmente los metales con ácidos orgánicos (AO).
- Localizan por adsorción los iones metálicos en la pared celular de diferentes estructuras fúngicas (hifa, esporas, micelio extra-radicular)
- Retienen el metal en la mico-rizosfera al producir glicoproteínas específicas (p. ej. glomalina) (Zhu et al., 2001; Tullio et al., 2003; González-Chávez et al., 2004).

Distintos autores (Guo et al., 1996; del Val et al., 1999; Joner y Leyval, 2000), agrupan los factores que afectan a la tolerancia a metales en el seno de asociaciones HM-planta en:

• Especie de planta y de hongo participante,
• Tipo de metal y su disponibilidad,
• Condiciones edáficas,
• Condiciones de cultivo de la planta
• Densidad del sistema radicular

○ **Mecanismos de tolerancia internos:**

- **Componentes de la pared celular:** Lignina y celulosa forman enlaces covalentes con los metales, ubicándolos en el apoplasto (Carrier et al., 2003; Marmiroli et al. 2005) afectando a metales como el Zn, Cu, y Cd (Ederli et al., 2004; Wójcik y Tukiendorf, 2005); en la raíz de *Phragmites australis* y *Zea mays*, incrementan la lignificación de la raíz.
 - En *Algae*, con paredes celulares conformadas por numerosas capas microfibrilares de carbohidratos, como celulosa, poligalacturonanos (ricos en grupos carboxílicos) y alginatos (polímeros gelificados ricos en grupos sulfatos) que constituyen entre el 20 y 40% de su biomasa en forma de geles, confieren una alta capacidad de bioadsorción de metales (Lodeiro et al., 2005).
- **Exudados radicales** formados principalmente por ácidos orgánicos de bajo peso molecular, generados principalmente a partir del ciclo de ácido tricarbóxicos (Young et al., 1998)
 - permiten la tolerancia al Al con ácido oxálico en *Fagopyrum esculentum* (Zheng et al., 1998) y en *Spinacia oleracea* (Yang et al. 2005), y facilitan además el desarrollo morfovertical de las raíces de los árboles en andosoles.
- **Quelación** de metales en el citosol por diversos ligandos (fitoquelatinas, metalotioneínas y aminoácidos).
 - La abundancia de ácidos cítrico, málico y oxálico en las raíces laterales, estimula la formación de complejos de AO-metal en la rizosfera, facilitando la absorción y la retención intracelular de los metales en el sistema radical, así como el transporte a vacuolas de los tejidos por medio de proteínas de membrana del tonoplasto (Ma et al., 2005; Callahan et al., 2006).
- **Precipitación y procesos de oxido-reducción** en la rizosfera, (caso de Fe, Mn)
- Incorporación a **materias humificadas** que conforman su microhábitat microbiano por mecanismos ya indicados (ácidos fúlvicos, húmicos, glomalinas etc.).
- Incorporación a la superficie externa y/o interna de **partículas argílicas** y geles inorgánicos que conforman su microhábitat microbiano (montmorillonitas, zeolitas etc.).

- **Actividad microbiana en la rizosfera**, que afecta a sus propiedades físicas (ordenación y compactación de arcillas, formación de agregados esféricos) y a la dinámica de crecimiento de la raíz (Marschner, 1995).
- Presencia de proteínas de estrés térmico
- **Acumulación en la vacuola.**

Así, en plantas micorrizadas de *Pinus sylvestris*, se genera una reducción de Zn en su sistema radicular al ser inoculados con *Paxillus involutus*; no obstante, al emplear *Thelephora terrestris* (otra especie de HEM) se genera un efecto contrario (Colpaert y Van Assche 1992). Además, en otras especies de HEM como *Suillus bovinus* y *T. terrestris*, se encuentra que ambos organismos protegen al hospedador del Cu, pero varían en su capacidad de retención del metal (Van Tichelen et al., 2001).

La respuesta biológica ante los excesos de iones puede manifestarse en formas menos radicales que la cristalización. La formación de moléculas como los sideróforos, las metalotioleínas, y las fitoquelatinas son herramientas que permiten la presencia necesaria, pero no en exceso, de iones metálicos dentro del citoplasma o de un tejido vegetal o animal, evitando así su acción tóxica. Además, cada ser vivo tiene organizaciones estructurales específicas muy variadas, que permiten la retención, de forma temporal en el citosol y la descarga, de forma permanente, de estos metales en las vacuolas foliares, en un tejido o en una organización específica.

Cuando estos componentes lleguen al suelo como aporte natural (necromasa o copromasa), nos encontraremos con estos instrumentos de homeostasia y con sus acúmulos formados, lo que tendrá repercusión en la calidad de las estructuras agregacionales edáficas primarias ya conformadas y dispuestas para su asociación con las arcillas.

Óxidos e hidróxidos metálicos cristalinos y amorfos son agregantes importantes receptores de estos acúmulos organometálicos de origen biológico. Los iones metálicos formarán puentes entre las partículas minerales y órgano-minerales. Las arcillas, que también actúan como agregantes al unirse entre sí, podrán emplear nuevos iones disponibles y de forma paralela poder establecer enlaces con estas moléculas orgánicas explicitadas anteriormente, influyendo en la composición química de nuevos organometálicos y órgano-minerales así conformados y en el volumen de SOC reciclado.

La estabilidad, a largo plazo, de los agregados se relaciona a menudo con la presencia de (C_R) de **compuestos recalcitrantes** e iones metálicos. La formación de carbonatos secundarios en las regiones áridas y semi-áridas también está vinculada a la dinámica de agregados. Para hablar en términos comprensibles de MO biodegradable en el suelo, así actúan los polisacáridos que conforman las paredes de algas o musgos, y las vacuolas y fitolitos en las hojas o simplemente la celulosa o lignocelulosa en la madera del tronco del árbol, aunque sea mucho más frecuente su acumulación en las propias raíces y en su rizosfera.

La quelación, es un proceso homeostático, común a toda la edafobiodiversidad. Se puede definir como la capacidad de una molécula para formar un complejo con un metal y así formar un nuevo compuesto con propiedades químicas diferentes del original.

En la quelación participan dos tipos de moléculas que contribuyen a la desintoxicación, a la vez que mantienen estable la concentración de iones de metales en el citosol (Clemens, 2001; Hall, 2002). De la misma forma que en la solución donde también se mueven y abundan:

- **transportadoras**, encargadas de transferir iones específicos de metales desde el citosol a organelos particulares como las vacuolas, los cloroplastos y las mitocondrias que los requieran;
- **ligandos** de alta afinidad, como las fitoquelatinas, las metalotioneínas, los ácidos orgánicos, las proteínas de choque térmico y los aminoácidos.

Un quelato es un complejo soluble entre un metal y un agente complejante. Normalmente no se disocia fácilmente en solución, formando un complejo inerte. Sin embargo, en los complejos lábiles el ion metálico puede intercambiarse fácilmente. Los complejos metálicos de elementos de transición se conocen bien, la quelación se realizan con la mayoría de ellos. Los agentes

quelantes que vuelven solubles los metales complejados se llaman agentes secuestrantes.

Un quelante, al menos tiene dos grupos funcionales, capaces de donar un par de electrones al metal objeto de captura, tales como = O, -NH₂ o -COO⁻. Los agentes quelante están ampliamente difundidos en todos los sistemas vivos y en los edafosistemas y tienen una gran importancia en el metabolismo celular y edáfico.

Entre ellos controlan continuamente la biodisponibilidad de metales en el suelo:

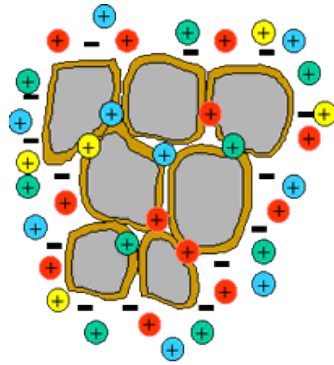


Fig.7.6. Control homeostático de los metales en el suelo por complejantes (Hirata et al., 2005)

- Humatos (ácidos fulvicos y húmicos), compuestos fenólicos
- Polisacáridos incluidos lipopolisacáridos y peptidoglicanos y los fosfato derivados
- Ácidos orgánicos con más de un grupo de coordinación
- Lípidos, Esteroides
- Aminoácidos y compuestos relacionados. Péptidos
- Nucleótidos, Tetrapirroles, Ferrioxaminas
- Ionóforos, como la gramicidina, monensina, valinomicina

Los hechos que ocurren respecto a una entrada de nutrientes en la célula tienen, en su interior una variada forma de regulación, usando las vacuolas u otros recintos celulares para regular su disponibilidad interior:

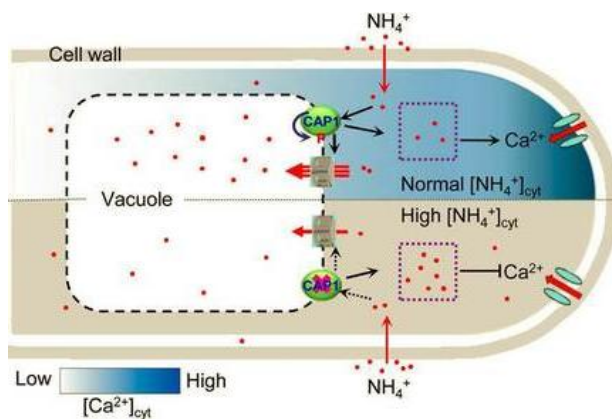


Fig.7.7. A los microorganismos (bacterias, hongos, algas y levaduras) se les reconoce una gran tolerancia y capacidad de acumulación de metales pesados.

Los mecanismos de bioadsorción que están implicados en el proceso pueden ser: intercambio iónico, co-ordinación, complejación, quelación, adsorción, micro-precipitación, diffusion a través de paredes y membranas celulares.

Estos procesos difieren en su participación dependiendo de las especies investigadas, el origen y procesado de la biomasa y el estado en que se encuentran en la solución del suelo (Kerkeb y Krämer, 2003).

Otro ejemplo gráfico atañe al Zn. Su homeostasia en bacterias, hongos, levaduras y plantas obliga a generar múltiples adaptaciones de forma continuada, con concentraciones muy variables. La vacuola de regulación recibe el nombre de Zincosoma (Choi, y Bird, 2014) Fig. 7.8.

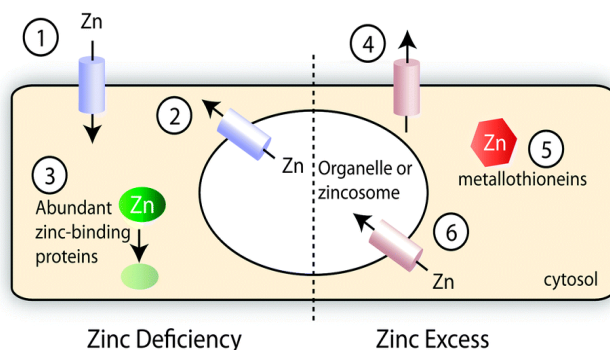


Fig. 7.8. Además de las proteínas de unión (Metalotioneínas) presentes en el citosol, y del orgánulo de acumulación (Zincosoma) (Choi, y Bird, 2014)

Las cambiantes concentraciones de Zn responden a una serie de factores de transcripción, presentes en todos los reinos, por medio de sus activadores transcripcionales: *ZntR*, *SczA*, *Zap1*, *bZip19*, *bZip23*, y *MTF-1* y los represores transcripcionales *Zur*, *AdcR*, *Loz1*, y *SmtB*. (Choi y Bird, 2014)

Una segunda muestra docente de la riqueza molecular y su complejidad metabólica y fisiológica de los procesos que se usan que permiten superar las situaciones de stress y tolerancia a las variaciones de la concentración iónica, y que son específicos de según la especie, se presenta en la Fig. 7.10. Gracias a algunos de ellos se sintetizan nanopartículas

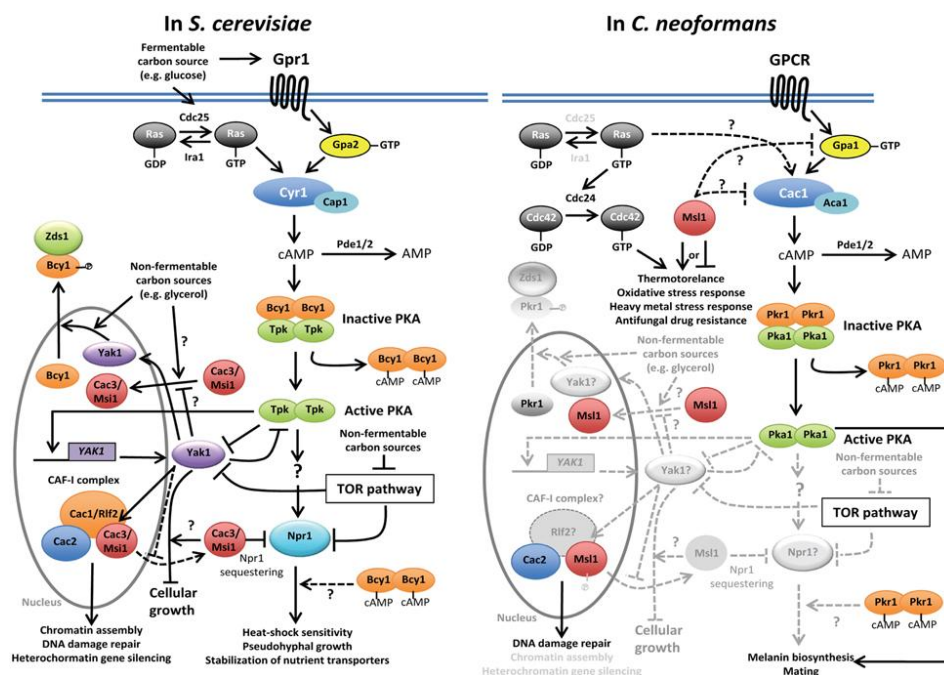


Fig. 7.10. Riqueza y diversidad molecular de *Streptomyces cerevisiae* y *C. neoformans* frente al stress y la tolerancia. (Dong-Hoon Yang, Shinae Maeng, and Yong-Sun Bah, 2013)

7.2.1.2. Resultados sobre la biodensificación de metales:

a) Formación de NPs (nanopartículas) metálicas con núcleo orgánico

Se definen como partículas naturales o manufacturadas de dimensiones inferiores a 100 nm. (Directive 2006, UE). Sus propiedades únicas (electrónicas, térmicas, ópticas y fotoactivas) se deben exclusivamente a su tamaño (Grassian, 2008; Abbas, et al., 2008; Rao, et al., 2002; Jolivet, et al., 2004; Zhao, et al., 2007) y se aplican fundamentalmente en tecnología de la información, catálisis y medicina (Zhang, et al., 2010; Liu, et al., 2009; Zhang, et al., 2008; Petosa, et al., 2010; Tiede, 2009).

La reactividad química y la actividad y especificidad de la catálisis se incrementan en la medida que la partícula es más pequeña (Rao, et al., 2002; Jolivet, et al., 2004; Zhao, et al., 2007; Bian, et al., 2011).

En este rango de tamaño se encuentran algunas de origen natural como las partículas ultrafinas del humus coloidal (Ryan y Elimelech, 1996; Lead y Wilkinson, 2006), otras, de emisión atmosférica (Englert, 2004), y es conveniente recordar que entre las NPs naturales se encuentran los coloides del suelo, resultado de la actividad de los procesos de alteración de minerales.

Las nanopartículas ambientales (incluidas las presentes en el suelo) se forman por:

- | |
|--|
| <ul style="list-style-type: none"> • alteración de productos minerales y acumulación de iones o microminerales |
| <ul style="list-style-type: none"> • formación biogénica asociada a los microorganismos y vegetales, |
| <ul style="list-style-type: none"> • las artificiales por crecimiento de un núcleo en condiciones de fluido sobre-saturado (Wigginton, et al., 2007). |

Y se introducen en el sistema suelo, en gran medida, por la aplicación de lodos de depuradora, cuyo proceso de tratamiento las concentra de forma espectacular.

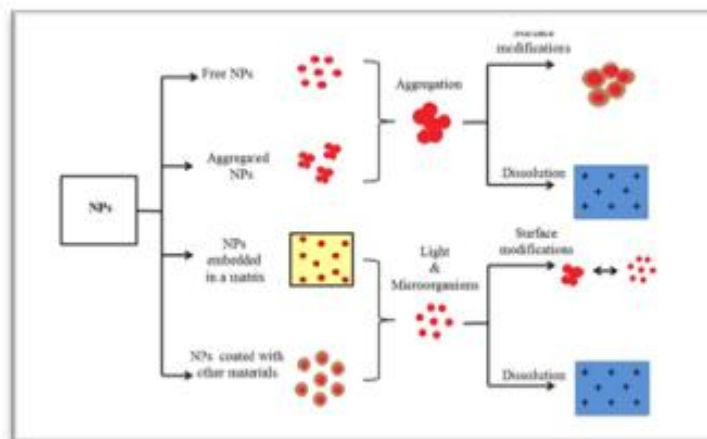


Fig. 7.11. Algunas claves de las NPs artificiales cuando se liberan en el ambiente (Lead y Wilkinson, 2006).

La manufactura de NPs está asociada al uso de nanopolvo de partículas inorgánicas y de sales metálicas asociado a CdS (Quantum dots) y a compuestos químicos orgánicos y polímeros (dendrimeros) (Nel, et al., 2006).

La nanociencia, ya nos había expuesto que hongos como *Aspergillus fumigatus* eran capaces de conformar nanopartículas de plata (NPs Ag) convirtiendo a sus hifas en bio-nanofactorias, y a ciertas proteínas específicas de muy bajo peso molecular, en responsables de la organización espacial de los átomos, óxidos y sales.

En la bio-mineralización controlada los minerales normalmente se forman, sobre o dentro de matrices o vesículas orgánicas, en el interior de la célula.

El organismo ejerce un control significativo sobre el proceso de nucleación y crecimiento del mineral y, por lo tanto, sobre la composición, tamaño, hábito, y localización intracelular de las partículas (Bazylinski y Frankel, 2003).

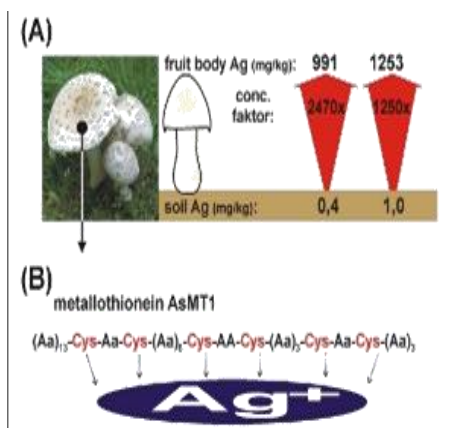
El mineral que se forma, se aísla primero del ambiente exterior por una barrera a través de la cual los iones no pueden difundirse libremente (Wilbur y Bernhardt, 1984; Simkiss, 1986). Las bicapas lipídicas, tanto en las membranas celulares como en vesículas localizadas dentro o fuera de las células, son las más utilizadas para delimitar estos espacios.

Otros materiales útiles para este propósito son las macromoléculas insolubles, como proteínas y/o polisacáridos que forman láminas impermeables.

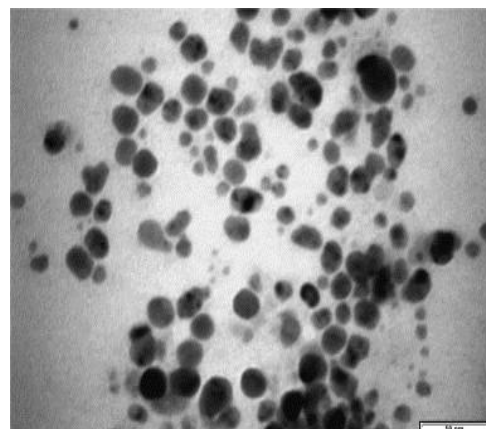
Este tipo de biomineralización es más común en los organismos superiores que en las bacterias, en los que se producen varios minerales diferentes con unas funciones muy específicas, entre ellas la formación de conchas, esqueletos, cáscaras de huevo...

En muchos hongos (macro y micromicetes, eucariontes) es posible la formación de nanopartículas como un ejemplo de máxima biodensificación.

La *Amanita strobiliformis* fue la primera, en mostrar esa capacidad hiperacumuladora del ión plata. Utiliza una metaloproteína específica (AsMT1) para alcanzar este fin (Fig. 7.12).



Amanita strobiliformis es el primer eucarionte conocido capaz de hiperacumular Ag
 Toda el ion plata intracelular de cuerpo es secuestrada por una metaloproteína .
 El género *Russula* hace lo mismo con el catión Zn



Micrografía TEM de NPs de plata, sintetizadas sobre superficie de Silicio por *A. fumigatus* (scale bar: 50 nm).
 Berger M. (2006) Fungus as bionanofactory for synthesis of silver nanoparticles Nanowerk LLC.

Nanopartículas usadas como desodorante en tejidos acrílicos y en pesticidas

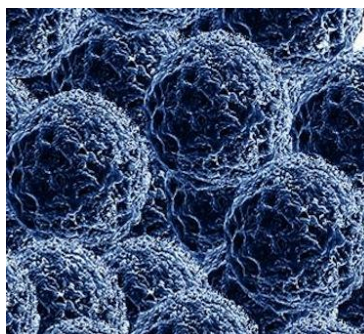


Fig. 7.12 Esquema docente de bioacumulación y depósito de Ag en forma de órgano nano partículas de Ag < 50 nm NPs de Ag se acumulan en los suelos de ecosistemas Árticos. Se legisla sobre fabricación y uso (Ostiguy et al., 2014)

Su abundancia de NPs_{Ag} en suelos del Ártico y su capacidad de matar a la lombriz de tierra *Eisenia Fetida* está obligando a la regulación legal de producción y uso de estos productos industriales (Ostiguy, et al., 2008). Recientemente se ha visto que NPs Ag de 3 a 8 nm afectan a la supervivencia y reproducción de *Folsomia cándida* también presente en suelos árticos, con una LC₅₀ de 284 mg de NPs deAg/Kg de suelo seco, pero sus valores EC10 y EC50 se encontraban entre 47,5 y 99,5 mg de NPs de Ag/kg suelos seco respectivamente, y ello independientemente de que para defenderse de este tóxico pueda eliminarlo en forma de AgNO₃

Hechos paralelos ocurren con el Au (Fig.7.13) y su uso se está extendiendo rápidamente en medicamentos oncológicos, telefonía móvil, sensores de azúcar para diabéticos o en procesos de producción de H₂.

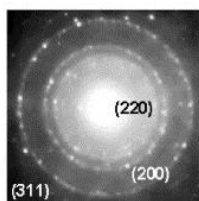
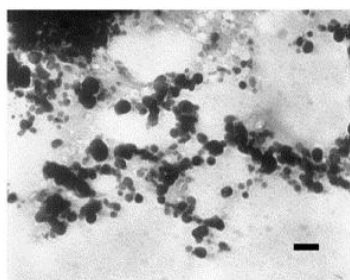
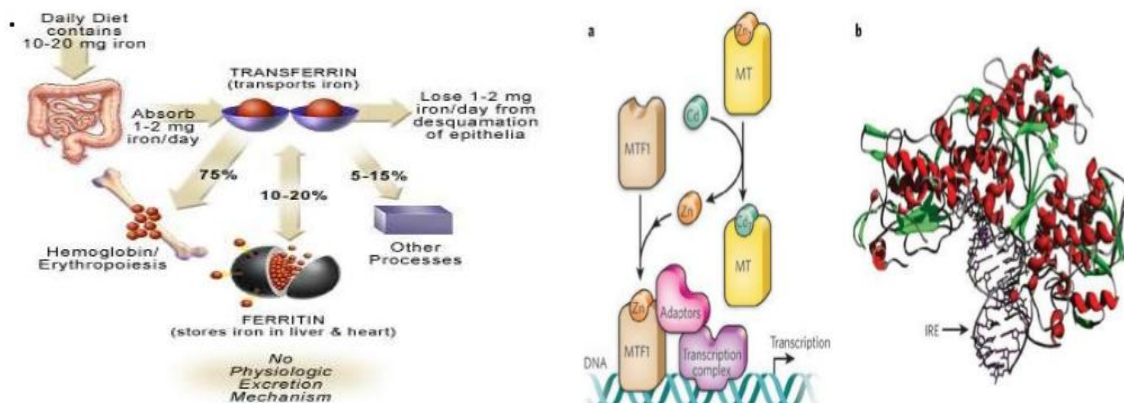


Fig. 7.13 TEM micrographs de nanopartículas de oro formadas a partir de una solución de ácido cloroaurico con biomasa de *F. oxysporum*
 (D) Imagen del espectro de difracción de una partícula nanopartícula de oro.
 (Ahmad, et al., 2003)

Siendo el Fe el elemento de transición mas abundante, (implicado en muchas actividades

biológicas como transporte de O₂, el transporte electrónico y en multitud de enzimas), tiene mecanismos de almacenamiento y resistencia que evitan su toxicidad por hiperacumulación. (Fig. 7.14) Pprácticamente en todos los conjuntos biológicos aparecen como almacenadores moléculas como la ferritina y las metalotioneinas (incluido el Hombre).



Ferritina: es el almacén más grande de almacenamiento de Fe (Navajas, Hospital de Cruces Baracaldo, 2005).

Metalotioneinas, implicada en el almacen y detoxificación además del Fe, del Zn²⁺, Cd²⁺, Cu⁺ por terminales de cistena (Navajas, Hospital de Cruces Baracaldo, 2005)

Fig. 7.14 Moléculas que usan los seres vivos para permitir la movilidad y almacen del Fe dentro de las células

Además, para adquirir el Fe del suelo, bacterias, hongos y plantas usan agentes quelantes llamados sideróforos (pequeñas moléculas, que liberan al exterior, que complejan el Fe³⁺ solubilizándolo para su intercambio y utilizan como ligandos el catecol y el ácido hidroxámico), estando las metalothioninas presentes en cianobacterias, hongos, plantas, insectos y vertebrados.

El Fe extracelular tiene que reducirse de Fe³⁺ a Fe²⁺ para solubilizarse y poder realizar el transporte a través de la pared/membrana para lo cual emplea ferrireductasas.

Si el medio extracelular es básico forma parte del pool de Fe(OH)₃ y se mejora sensiblemente su solubilidad con la acidificación. Para ello emplea quelantes. (en griego, presa similar a la que hacen las pinzas de un cangrejo) (Fig.7.15).

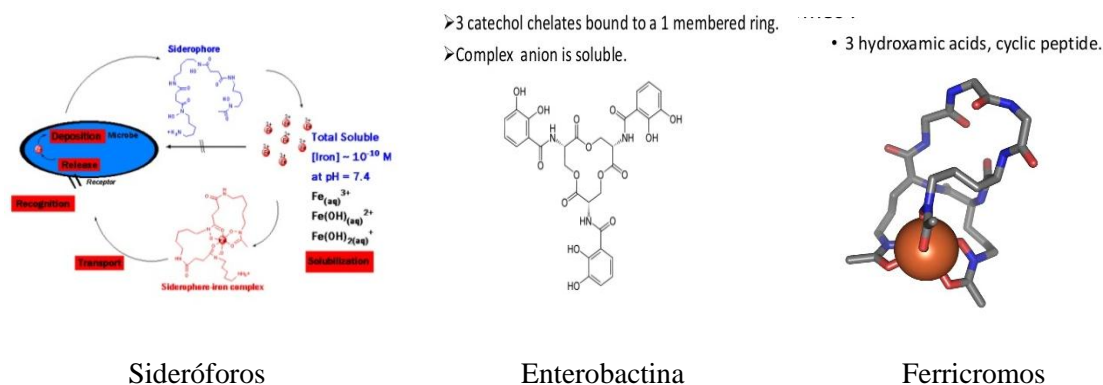
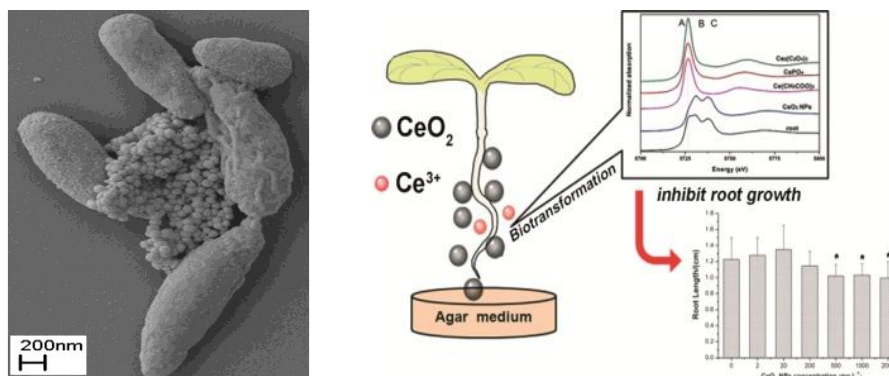


Fig. 7.15 Moléculas orgánicas que usan los seres vivos para captar y transportar Fe (Navajas, Hospital de Cruces Baracaldo, 2005)

b) Formación de NPs de óxidos, con núcleo orgánico



Pseudomonas putida fabricando NPs de ZnO (Cui, D. et al. 2014) Plántula de *Lactuca sativa* fabricando NPs de CeO₂ (Cui, D. et al. 2014)

Fig. 7.16 Otros fabricantes de nanopartículas (bacteriano y vegetal)

La Fig. 7.16 nos muestra la formación de NPs ZnO bacterianas y de NPs de CeO₂ en la lechuga. En los microorganismos, un ejemplo de biodensificación masiva específica, se desarrolla con un uso adaptado de los óxidos de Fe que conlleva la formación de magnetosomas por bacterias magnetotácticas (grupo de microorganismos que fabrican minerales magnéticos, como magnetita o greigita, que les permite responder al campo magnético terrestre para situarse) (Fig. 7.17).

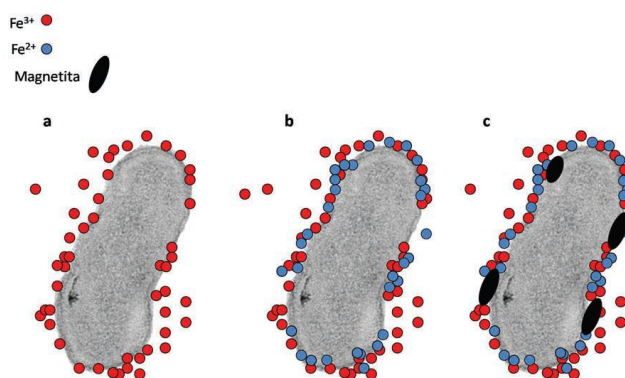


Fig. 7.17 Formación de NPs de magnetita inducida por *Shewanella oneidensis*.

a) El Fe³⁺ está presente en el medio por disolución de minerales amorfos de Fe³⁺ (p.e. ferrihidrita) añadida al medio de cultivo. Este Fe³⁺ se ubica en las zonas cargadas negativamente de la pared celular bacteriana.
 b) La bacteria reduce parte del Fe³⁺ a Fe²⁺ gracias a los citocromos presentes en su superficie, usando el Fe³⁺ como aceptor final de electrones, en un proceso de respiración anaerobia. Este Fe²⁺ se concentra en las zonas cargadas negativamente de la pared celular
 c) La concentración de Fe²⁺ y Fe³⁺ en zonas concretas de la pared celular bacteriana crea condiciones de sobresaturación con respecto a la magnetita en esas zonas, induciendo la formación extracelular de este mineral. (Pérez-González, Teresa et al 2004)

Las propiedades superficiales de las NPs son uno de los factores más importantes que gobiernan su estabilidad y movilidad como suspensiones coloidales, su agregación en el seno de grandes partículas y su deposición en los sistemas acuáticos (Navarro, et al., 2008).

Para el TiO₂, el comportamiento agregacional de las nanopartículas depende extraordinariamente del pH y de la fuerza iónica del medio. También especies aniónicas y catiónicas o la presencia de ácidos húmicos o glomalinas afecta a la estabilidad de las NPs de TiO₂ (Ottofuelling, et al., 2007) y a la solubilidad de CuO protegiendo, los ácidos fúlvicos, al maíz

de su toxicidad (Peng, et al., 2015).

También se ha sugerido que la agregación puede llevar asociadas nuevas formas de toxicidad, hecho que sería contrario al interés metabólico del propio ser vivo que lo genera (Jansson, 2003).

Ello se relaciona con la extraordinaria sensibilidad al pH, y los cambios que este sufre por voluntad fisiológica en cada uno de sus recintos, así como la posibilidad de evitarse por la capacidad de control del pH, que tienen todos orgánulos celulares gracias a sus especiales membranas.

En todo caso la solución a una gran parte de esta problemática pudiera estar relacionada con la integración de estas nanopartículas, que diera lugar a otras organizaciones superiores, aunque bien es cierto, de crecimiento mucho más lento y coevolutivo como veremos más adelante.

Como en otras ocasiones, las biosíntesis de las nanopartículas de SiO₂ y de TiO₂ (Fig.7.18)

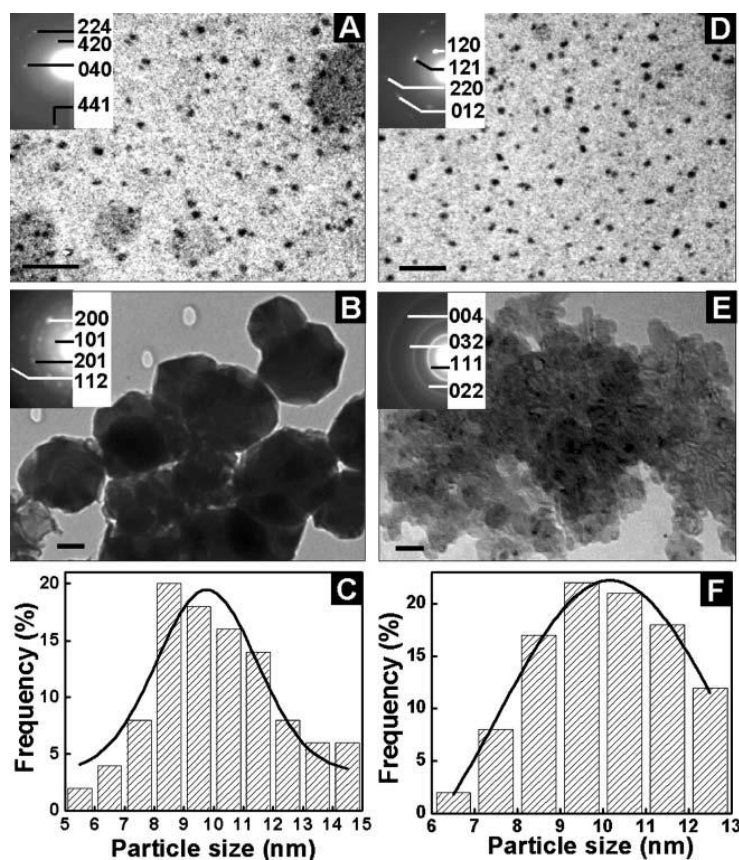


Fig. 7.18. A, B, y C: bio-NPs de SiO₂. D,E,F, bio-NPs de TiO₂.

Su formación, organización y estabilización está dirigida por pequeñas proteínas.

Su hidrólisis desestabiliza la formación biogénica (Bansal, et al., 2005)

Se ha demostrado la capacidad tóxica para nanopartículas de TiO₂, ZnO, CuO, Al₂O₃, SiO₂, Fe₂O₃ y ZrO₂, sintéticas y para el polvo de los residuos de producción (Fig. 7.19). Esta toxicidad es diferente según el tamaño de su partícula.

Teniendo en cuenta que alguna de estas NPs es muy tóxica para los enquistados, los efectos en el proceso de humificación pueden verse afectados, sobre todo para los que se alimentan de macroagregados.

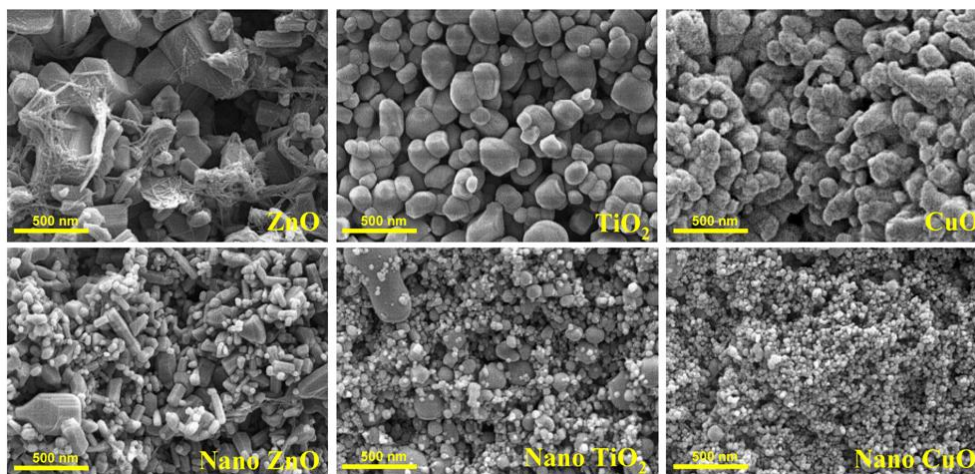
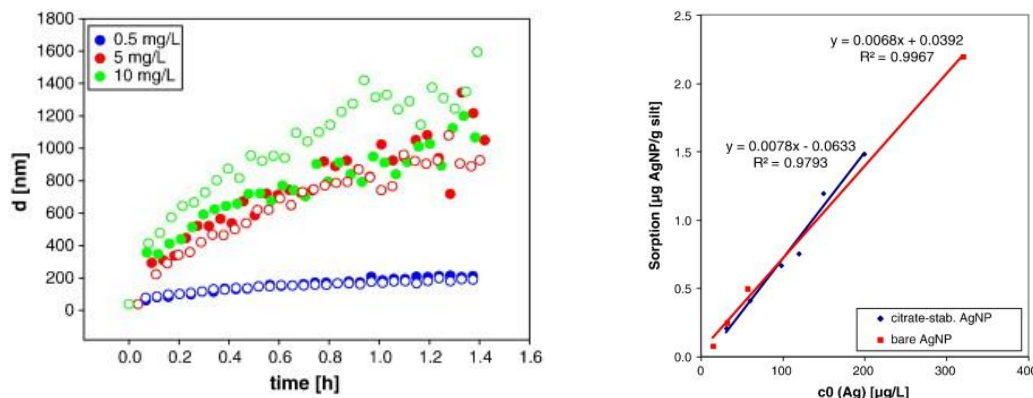


Fig. 7.19 NPs sintéticas de ZnO, TiO₂ y CuO:

tamaño entre 25-70 nm para nano TiO₂; 50-70 nm para nano ZnO; unos ~30 nm para nano CuO. (Kahru, A. et al., 2008)

Las NPs-Ag se someten a diversos procesos con las partículas del suelo y con la solución del suelo. Así, la disolución de las NPs permite la liberación de sus componentes tóxicos (Batley et al., 2013). La liberación de Ag⁺ de las NPs-Ag se observa en medios acuosos bien definidos, con diferentes pH, concentraciones de MO natural y agua marina (Liu y Hurt, 2010). Por el contrario, la exposición de NPs-Ag a la solución del suelo, disminuye la liberación de Ag iónico, debido posiblemente a los revestimientos de MO (Cornelis et al., 2012).



Diámetro de partículas de NPs-Ag estabilizado con citrato estabilizado con una solución de 1.5 mM/l Ca²⁺ (símbolos abiertos) y en la solución del suelo (símbolos cerrados) con concentraciones iniciales de Ag NP en función del tiempo.

Sorción de NPs-Ag desnuda y estabilizada con citrato (imitando a la rizosfera) en función de la concentración inicial de Ag

Fig. 7.20 Cinética de formación y crecimiento de NPs-Ag en distintas condiciones de cultivo (Liu y Hurt, 2010)

Desde que Liu y Hurt (2010) encontraron que liberación de Ag⁺ era más alta cuando el pH era ácido (pH 4) y que esto ocurría en ausencia de MO natural, se acepta que la oxidación NPs-Ag en soluciones neutras quedaba relegado a un papel menor. Los iones de Ag oxidados pueden adsorberse en las superficies de las NPs-Ag (Liu y Hurt, 2010), desde donde pueden difundirse a la solución poco a poco (Borm et al., 2006).

Si la MO natural puede inhibir la oxidación de NPs-Ag (Liu y Hurt, 2010), la presencia de cationes promovería la oxidación de la Ag ya que puede desplazar a los iones Ag⁺ de la superficie de la partícula, mejorando la oxidación (Li et al., 2010). Hasta el momento, no está claro, en qué medida los iones Ag⁺ oxidados por los componentes de la solución del suelo se liberan (Borm et al., 2006), es decir, qué fracción queda adsorbida en la superficie de NP como un

ion intercambiable, con lo que la superficie de las NPs actuaría un sumidero de iones Ag^+ .

La removilización de la Ag a partir de sus NPs, que ocurre primordialmente cuando se encuentra en la fase coloidal ($>3\text{kD}<0,45\text{ nm}$), se consigue en laboratorio por adición de citrato (imitando a los rizodepósitos) y nitratos, siempre en pequeñas cantidades (Navarro et al., 2014).

Los análisis de biocumulación, que expresan ecotoxicidad son verdaderamente gráficos (Fig.7.21). El TiO_2 afecta a bacterias, hongos, crustáceos microalgas, peces y plantas. ZnO y CuO a bacterias y crustáceos y el Al_2O_3 , a embriones de peces como aprecia en los resultados ecotoxicidad.

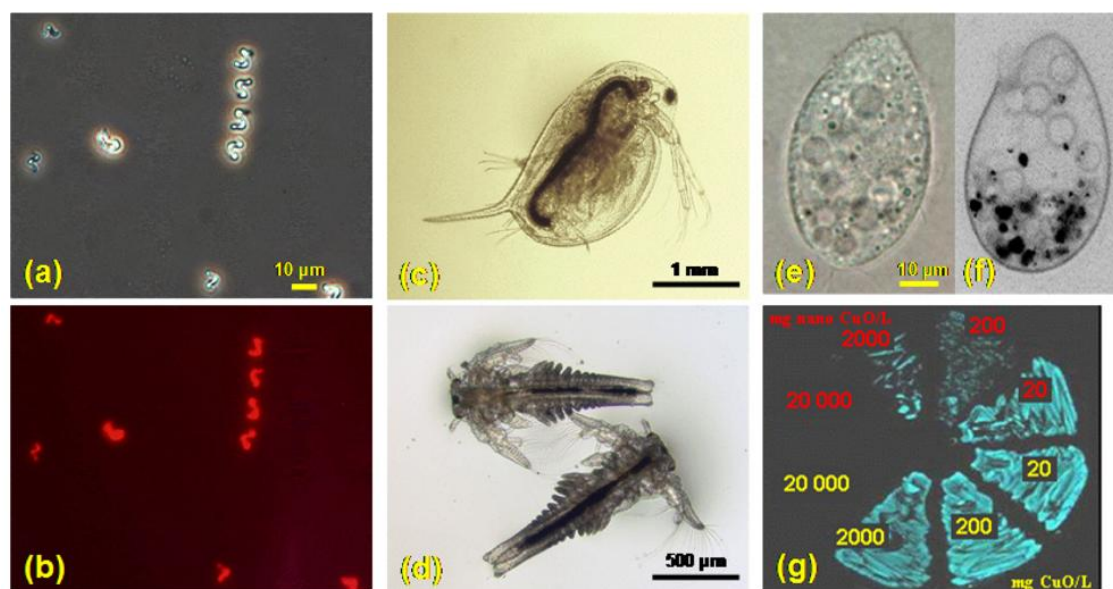


Fig. 7.21 Test de nanoecotoxicidad. Se utilizan seres vivos: células del alga *Pseudokirchneriella subcapitata* vistas bajo microscopios de contraste de fase (a) y de fluorescencia (b); nanoacumulación de CuO visible en intestino del crustáceo *Daphnia magna* (c) *Thamnocephalus platyurus* (d) después de su exposición a nano CuO ; el protozoo *Tetrahymena thermophila* antes (e) y después (f) de su exposición a nano CuO ; luminiscencia natural de la bacteria *Vibrio fischeri* (g) crecimiento de la bacteria sobre agar después de preincubar en una suspensión de nano CuO y natural CuO , durante 8 h. (Klitzke et al., 2014).

Una deducción inmediata es que bacterias y hongos son capaces de bioacumular NPs de CeO_2 , Fe_3O_4 y SnO_2 y como consecuencia estar expuestas a su toxicidad y tenemos herramientas para visualizarlo. Al ser esta diferente para hongos y bacterias, el resultado es que en el suelo pueden modificarse las relaciones entre los dos grupos, con una repercusión desconocida en el proceso de formación de estructuras agregacionales, frente a las texturales.

Tanto por FTIR (espectrofotometría de infrarrojo) como microscopía electrónica (ESEM-EDS) han sido detectadas acumulaciones de NPs en los pequeños microagregados ($2-53$ y $<2\ \mu\text{m}$) (Antisari et al., 2013), también con repercusiones ignoradas al desconocer cuales son los niveles de adaptación que hongos y bacterias presentan ante esta NPs y cómo afectan a la biomasa total y a las cadenas tróficas reseñadas en secciones anteriores de esta Tesis Doctoral.

Dado que las aplican EINPs (nanopartículas inorgánicas sintéticas) en fertilizantes y fotoprotectores, electrónica y multitud de productos, de los que apenas tenemos conciencia (caso de su uso de NPs-Al para eliminar el olor en las prendas de abrigo), ¿cómo afectan al proceso de formación y permanencia de las estructuras agregacionales del suelo? Y teniendo en cuenta la toxicidad acumulativa que manifiestan la NPa-Ag, donde acaba su impacto?.

Como punto de partida, además de la capacidad de los microorganismos del suelo para generar NPs con muchos elementos, es conveniente conocer que una de las mayores fuentes de aporte de nanopartículas se realiza al aplicar a los suelos, de lodos de depuradora. Y muy poco se sabe

de la capacidad de síntesis que tienen las arqueas, pero se intuye, importante.

La adsorción de partículas por el suelo considera a la *carga superficial* como un parámetro capaz *para dirigir la heteroagregación* (Cornelis et al., 2013) y se supone que la adsorción de las NPs sobre las capas de silicio decrece con la carga negativa de las partículas (Thio et al., 2012).

Dada la ecotoxicidad expuesta para con las pNPs-Ag, el interés económico de las NPs-Au y la capacidad de dirección antedicha de todas las NPs, se cree de interés para el estudiante hacer un seguimiento específico de cómo se desarrolla su proceso de estabilización, adsorción y agregación en el seno del suelo.

En primer lugar, *el comportamiento de las NPs (y su estabilidad) dependen de si su superficie se encuentran recubierta o no, por la MO disuelta del suelo.*

Tras la entrada en el suelo, las NPs interactúan en primer lugar con la solución del suelo, y posteriormente, con la fase sólida (móvil y estacionaria). Y ello afecta a su estabilidad, cuyos cambios están sujetos a la composición química de la solución y a los diversos procesos y factores ambientales.

Por lo tanto, las NPs sufrirán modificaciones debido en primer lugar a la composición de la NPs (dependiendo del metal) y de la reactividad y tamaño molecular de las moléculas de MO disuelta con las que entre en contacto, conformando su recubrimiento, afectado por las condiciones específicas de la solución, que potencian su situación coloidal y su solubilidad y/o su adsorción posterior por las partículas edáficas (Klitzke et al., 2014).

De esta forma, las NPs artificiales y las generadas biológicamente, cuando se liberan en ambientes naturales, interactúan con la MO natural (NOM), (componentes de distinta naturaleza y grado de polimerización -ácidos húmicos/fúlvicos en particular-) pudiendo modificar su destino y el comportamiento del transporte. Las predicciones cuantitativas de los efectos de la NOM son difíciles debido a su heterogeneidad y variabilidad.

El recubrimiento de las NPs por MO disuelta influye en la estabilidad de las NPs (Lecoanet et al., 2004). La adsorción de ácidos fúlvicos y húmicos del suelo, aumentan la estabilidad de las NPs-Ag, como tales (Li et al., 2010; Huynh y Chen, 2011).

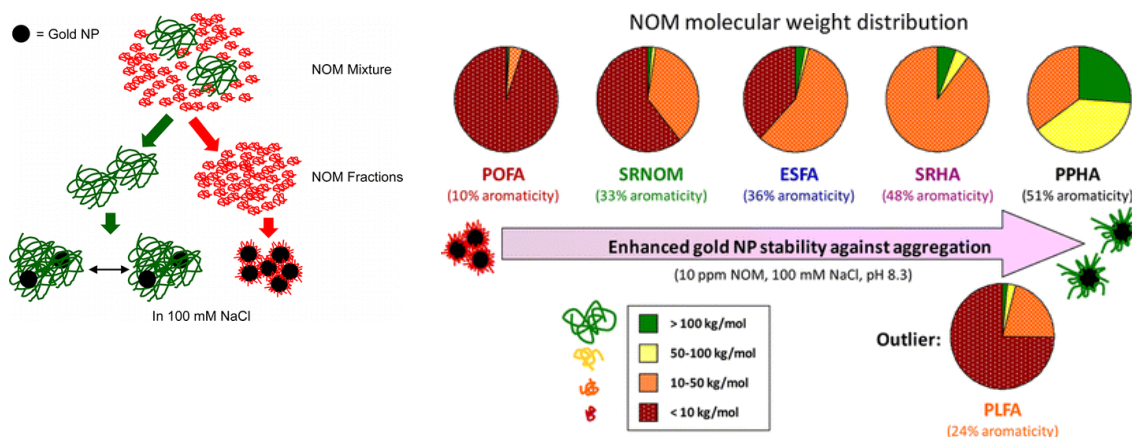
Por el contrario, los cationes divalentes, que disminuyen la estabilidad de los coloides edafogénicos, (floculándoles), hace extensible este efecto a las NPs, al generar una pantalla iónica sobre la carga superficial de las partículas, y facilita así la agregación (Klitzke y Lang, 2009, Klitzke et al., 2012).

A pesar de estos dos procesos contrapuestos (la estabilización gracias a la absorción de MO disuelta y la agregación inducida de cationes), se acepta que las reacciones que se producen en los suelos podría aumentar la estabilidad de las NPs y por lo tanto mejorar su movilidad (Darlington et al., 2009 y Nel et al., 2006) y ampliar su transferencia potencial (y su toxicidad potencial) a un mayor número de seres vivos.

Entonces la MO disuelta es adsorbida por las NPs-Ag desnudas, incrementando su estabilidad como componente coloidal de la solución.

Pero la existencia de concentraciones, aunque en concentraciones pequeñas, de compuestos humificados de alto peso molecular, genera procesos de desplazamiento dada la preferencia de las superficies de las NPs por componentes orgánicos complejos ricos en cadenas aromáticas (ácidos húmicos), respecto a aquellos que portan radicales de cadena corta (ácidos fúlvicos) con lo que el proceso de estabilización de las NPs se sustituye por el de agregación.

En un esquema Stacey et al, (2015) muestran del comportamiento adsorción/desorción de las NPs en relación con su grado de aromaticidad. (Fig.7.22)



La estabilidad (verde) de las NPs afecta al riesgo de solubilización de iones, y su riesgo de toxicidad.

La agregación (roja) afecta al grado de asociación de NPs, afecta a su movilidad e interactúa con los iones presentes en la solución del suelo.

Mejora de la estabilidad de las NPs frente a la agregación (NPsAu) según el % de aromaticidad (M_w) de los materiales orgánicos naturales presentes en la solución de distintos suelos (Stacey et al., 2015).

Fig. 7.22 Proceso de formación de NPs-Au en presencia de compuestos humificados de distinto tamaño molecular.

En un experimento sencillo, Stacey et al, (2015) también nos muestra, a la par que esta preferencia antedicha, la influencia de la carga iónica de las soluciones, que en el suelo pueden cambiar con los ciclos de humectación y secado:

10 ppm de NOM_r proporcionan a las NP una estabilidad agregacional significativamente mayor que 10 ppm de NOM disuelta en una solución de 100 mM NaCl debido a los efectos estéricos de la sal. La presencia de MO natural no fraccionada, de importancia relativa respecto a los dos componentes, dependía del método de concentración. En bajas concentraciones (10 ppm) de MO natural no fraccionada por tamaños moleculares, ambas fracciones contribuían a los efectos de MON; pero a altas concentraciones (560 ppm), la estabilidad de las NP estuvo controlada por las (10 ppm) de MO natural “de gran tamaño” más que por las otras 550 ppm restantes.

En ambas situaciones (estabilizada y agregada), la capacidad de liberación de metales como Au y Ag está limitada en el suelo, ante la presencia habitual de compuestos poliaromáticos. Sin embargo, la adsorción de solutos como el ion Ca^{2+} a partir de la solución del suelo disminuye la estabilidad de las NPs-Ag, mientras que el efecto estabilizador de la MO disuelta depende de la concentración y siendo muy importante cuando la concentración de NPs-Ag es alta.

Los efectos estabilizadores de la MO solamente se manifiestan cuando la concentración de NPs-Ag es grande. La solución del suelo inhibe la liberación de iones Ag^+ , quizás debido a los revestimientos de MO. La adsorción de partículas de limo es muy similar para los dos tipos de partículas, lo que sugiere que la carga superficial no controla la adsorción de NPs-Ag. Además, la adsorción era mucho menor que con superficies de arena.

Resumiendo: La estabilidad coloidal de las NPs-Ag se incrementa gracias a la adsorción de la MO disuelta, presente en la solución del suelo, que inhibe la agregación.

La presencia de MO disuelta en suelos desnudos suprime la oxidación de la Ag y con ello reduce la cantidad de Ag^+ intercambiable adsorbida sobre la superficie de la NPs-Ag. La carga superficial de las NPs-Ag gobierna su adsorción sobre las partículas de suelo. Las NPs-Ag desnudas muestran una mayor adsorción sobre las partículas de suelo que sobre las NPs-Ag recubiertas, las cuales se estabilizan gracias a cargas adicionales. Es fácil aceptar que el envejecimiento de la MO en el entorno de los suelos disminuye el riesgo ecológico de NPs-Ag al mantenerse estables las NPs-Ag.

c) Formación de nanopartículas cristalinas de sales con anión producido y regulado metabólicamente

Los aniones de bicarbonato, citrato, oxalacetato y oxalato se producen metabólicamente. El nitrato se capta del exterior. Las proteínas “modulares” son responsables de la forma cristalográfica que adquieren las nanopartículas, en este caso las formaciones cristalinas (Fig. 7.23)

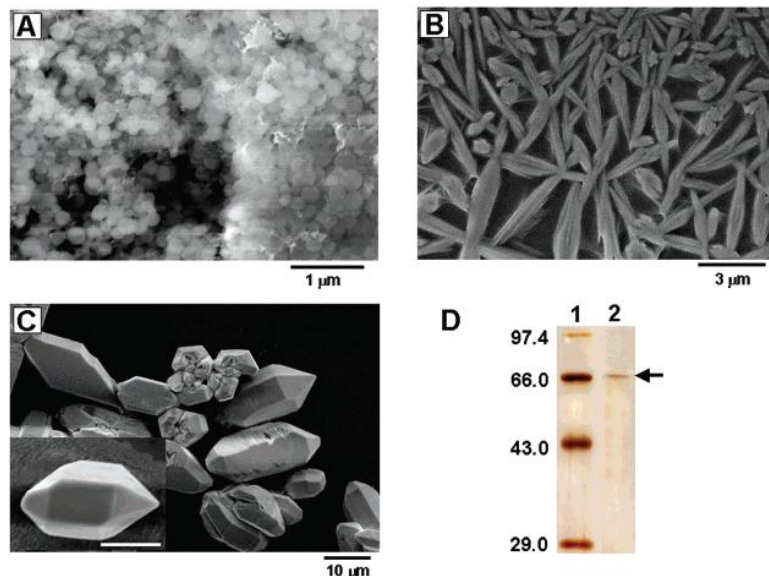


Fig. 7.23. (A) y (B) cristales de $CdCO_3$ que crecen utilizando fracciones proteicas 1 y 2 respectivamente, extraídas del hongo *Fusarium oxysporum* (C) microfotografía SEM de cristales de $PbCO_3$ obtenidos por reacción del $Pb(NO_3)_2$ con la proteína de la fracción 2. Son proteínas modulares, de 68 kDa, que conducen la cristalización. (Jiménez- López et al., 2010)

d) La biomineralización inducida biológicamente y la participación de estructuras biológicas :

Cuando determinados minerales, sintetizados endógenamente, se depositan sobre los tejidos, endureciéndoles, a estos últimos se les denomina como mineralizados. La posibilidad de selección también se ejerce entre la edafo-químio-diversidad, ya que algas y diatomeas, en su biomineralización usan silicatos, muchos invertebrados carbonatos, y los vertebrados, entre los que se encuentra el Hombre, oxalatos, uratos, fosfatos y carbonatos (hasta 200 formas diferentes).

La formación del biomineral ocurre como consecuencia de:

- cambios en la sobresaturación del sistema ocasionados por la captación o la excreción de diferentes metabolitos (mecanismo activo; *Lowenstam, 1981*)
- debido al aporte de núcleos de cristalización tales como superficies celulares (pared celular, membranas, orgánicos, restos celulares y de lisis) que favorecen la precipitación (mecanismos pasivos; *Lowenstam, 1981*).

La mayoría de exopolímeros y superficies celulares están cargadas negativamente, lo que provoca la unión de cationes por interacciones electrostáticas inespecíficas. Esta unión, además de incrementar localmente la sobresaturación del sistema, también ayuda a estabilizar las superficies de las partículas minerales que se están formando. Gracias a la presencia de estos mecanismos pasivos, la tasa de mineralización puede incrementarse en varios órdenes de magnitud respecto a una situación en la que no estuvieran presentes estas superficies (*Beveridge, 1989; Konhauser, 1998; Bazylinski et al., 2007*).

Los minerales formados por mineralización inducida se depositan, prácticamente siempre, en el

exterior del organismo que los induce. Por tanto, en general, la mineralización ocurre en un ambiente abierto, y no en un espacio intracelular delimitado para este propósito y no existe una maquinaria celular o macromolecular especializada con un papel específico en el proceso de biomineralización. Un hecho característico es que la mineralogía de la fase sólida resultante depende en gran medida de las condiciones ambientales en que un organismo vive y capta nutrientes inorgánicos. De esta manera, un mismo organismo, en distintas condiciones ambientales, puede dar lugar a distintos minerales (*Lowenstam y Weiner, 1989*). Los minerales formados suelen tener tamaño y morfologías indistinguibles de minerales formados en procesos puramente inorgánicos en condiciones físicoquímicas similares. Es común, además, la presencia de cristales con distintas morfologías en el mismo experimento (*Jiménez-López et al., 2010*). Sin embargo siempre portan la huella proteica de las proteínas modulares, (que está rindiendo unos resultados espectaculares en otras ramas de la ciencia, como la Oncología)

La mineralización inducida biológicamente parece el proceso dominante entre los procariontes y en algunos eucariotes, destacando hongos, algunos eucariotes unicelulares (*Lowenstam y Weiner, 1989*) y algas, en las cuales es frecuente la formación de carbonatos como resultado de un proceso de mineralización inducida (*Borowitzka, 1982*).

También ocurre mineralización inducida en animales, aunque es un proceso menos frecuente si lo comparamos con los procariontes. Ejemplos de mineralización inducida en animales son los cristales de calcita formados en el esqueleto axial de los *Pennatulidos* (*Ledger y Franc, 1978*) y los cristales de weddelita y brucita que se forman entre las capas de depósitos de calcita de la mandíbula o del pico del *Nautilus* (*Lowenstam et al., 1984*).

Los procesos de mineralización inducida en bacterias están ampliamente extendidos entre los diversos Phyla del dominio Bacteria, siendo también muy amplio el número de biominerales generados en todo tipo de ambientes: óxicos, anóxicos e interfase óxica-anóxica (OAI). Los biominerales más comunes son los óxidos (fundamentalmente magnetita, goethita, hematita, ferrihidrita y óxidos de manganeso), carbonatos, fosfatos, sulfatos y sulfuros (*Konhauser, 2007*). La formación de minerales carbonatados es un proceso muy común.

Este proceso de biomineralización es enormemente interesante en muy diferentes aspectos, desde en la formación de estromatolitos en sedimentos Precámbricos (*Altermann, 2004*), en ambientes marinos Palaeozoicos and Mesozoicos (*Riding, 2000*), sedimentos modernos (*Riding, 2000*), e incluso en ambientes extremos (*Kempe y Kazmierczak 1990*), pasando por aspectos clínicos como causante de periartrosis, osteoartritis y síndrome de Milwaukee (*Molloy y McCarthyl, 2003*), hasta aspectos prácticos como el uso de la capacidad carbonatogénica de bacterias presentes en piedra ornamental deteriorada y de otros cultivos inoculantes para la consolidación de piedra ornamental alterada o para proteger piezas nuevas de calcarenitas usadas para sustituir piezas gravemente dañadas (*Tiano et al., 1999; Rodríguez-Navarro, 2003; Jiménez-López, 2007, 2008*). Es especialmente interesante el proceso de formación de dolomita y vaterita por microorganismos (*Wright y Wacey, 2005; Rodríguez-Navarro et al., 2007*).

Con relación a la formación de fosfatos, también hay una gran cantidad de microorganismos capaces de inducir la formación de apatito (*Streptococcus salivarius, Actinomyces naeslundii y Bacterionema matruchotti* (*Rizzo et al., 1962*) y estruvita (*Staphylococcus aureus* (*Beavon y Heatley, 1963*), *Bacillus pumilus* (*Nelson et al., 1991*), *Pseudomonas calciprecipitans* (*Shinano y Sakai, 1975*) y *Myxococcus xanthus* (*González-Muñoz et al., 1996, 2008*).

La formación silíceo en diatomeas/esponjas va precedida de una hidrólisis del ácido silícico por proteínas como la silicateinas y péptidos policatiónicos llamadas silaffinas (Fig. 7.24) que produce SiO₂ (sílice) que vierten desde sus vesículas especializadas (SDVs) de producción y almacenamiento, sobre la pared vegetal. Estas SDVs contienen las proteínas básicas de las matrices orgánicas que controlan la formación de los recubrimientos de biosilíceo que está conformado por nanopartícula de sílice. El proceso se puede seguir en la Fig. 7.24.

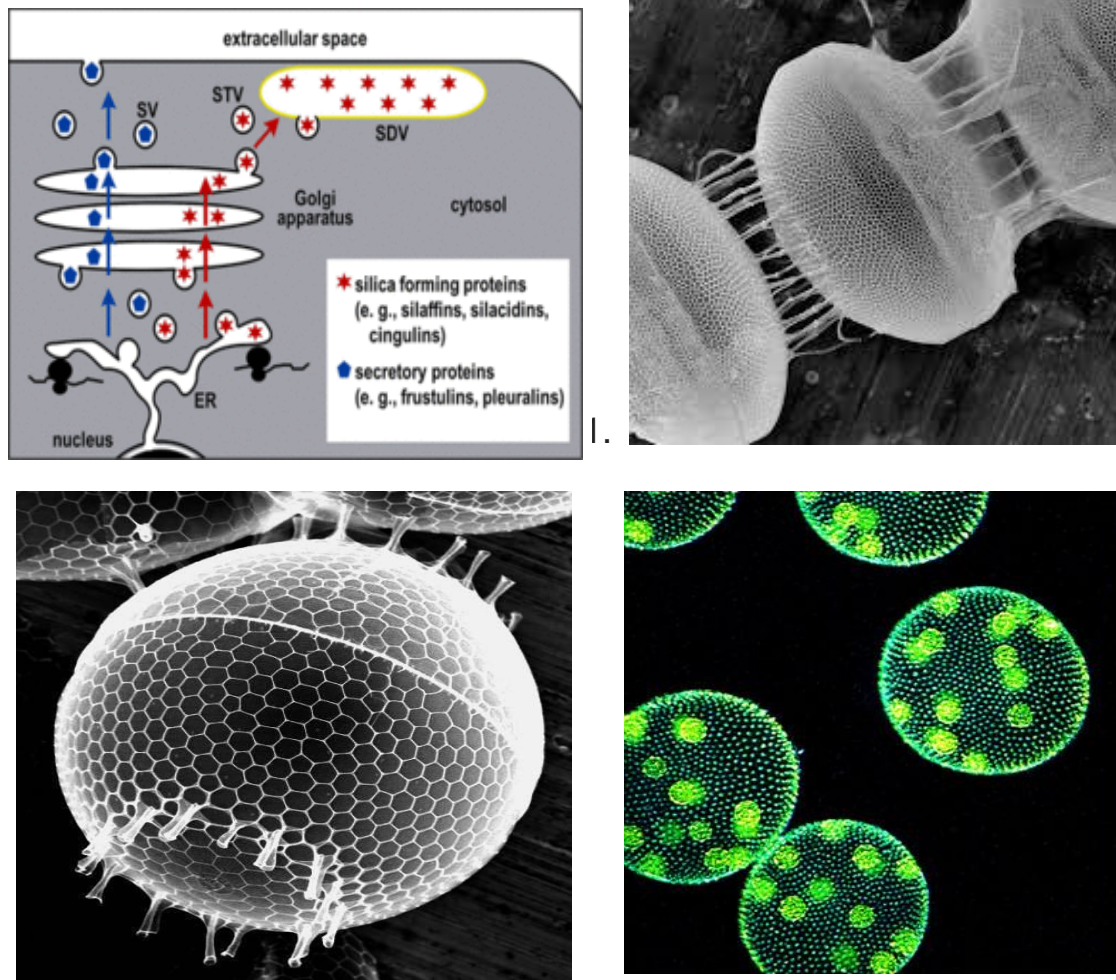


Fig. 7.24 Biomining:

Las diatomeas son un grupo de microalgas eucariontes monocelulares, cuyo SiO_2 (sílice) formado en vesículas intracelulares (SDV) y se deposita sobre la pared celular, en forma de biosílice en nanopartículas (bloques orgánico / inorgánico). En la matriz orgánica de biosílice dominan las Silafinas (fosfoproteínas que participan en la morfogénesis de las nanopartículas) (Poulsen et al., 2013)

La biología está repleta de ejemplos de una exquisita jerarquía de ensamblaje de estructuras inorgánicas, órgano-metálicas y organominerales, que una vez sintetizadas que respuesta a una serie de situaciones a las que los seres vivos se expusieron durante siglos. Y siempre es consecuencia de la necesidad de apartar de su “medio ambiente” determinados elementos químicos que lo compartían y que ponían en riesgo su viabilidad.

En esta jerarquía podemos encontrar bacterias capaces de usar el componente más básico, el CO_2 respiratorio, que en un pH adecuado, puede formar iones de bicarbonato y posteriormente con cationes como el Ca puede precipitar. Sí, pero el proceso de precipitación de distintas sales de carbonato, al igual que el de las nanopartículas anteriormente citadas, está regido por unas proteínas de choque térmico (HSP) de un peso molecular que oscila entre los 20 y los 80 kD, siendo esta HSP la que decide la forma cristalográfica que alcanzará.

Existen numerosos ejemplos de bacterias carbonatogénicas. Así, bacterias de los género *Pseudomonas* (Baskar et al., 2006), *Bacillus* (Castanier et al., 2000), *Vibrio* (Rivadeneira et al., 1993) y *Streptomyces* (Cañaveras et al., 1999), bacterias reductoras de sulfato y cianobacterias (Wright, 1999), *Myxobacteria* (González-Muñoz et al., 1996) y *Halobacillus* (Rivadeneira et al., 2004).

Y esto se repite en la formación de biominerales como los óxidos (magnetita, goethita, hematita, ferrihidrita y óxidos de manganeso), carbonatos, fosfatos, sulfatos y sulfuros.

No hay duda que de que sino una parte, en todos estos procesos de fábrica participan componentes órgano-metálicos presentes en el suelo, que posiblemente tengan importantes responsabilidades en la construcción de las unidades básicas de organización de las estructuras agregacionales finales. Y sin embargo, seguimos hablando de la MO.

Si los grandes componentes de la edafo-bio-diversidad aportan al suelo, de una forma constante “mucus y muchas bacterias intestinales” y los más pequeños (arqueas, bacterias y hongos), además de la consabida herramienta exodigestiva, ceden al suelo exopolisacáridos de muy variada composición, resistencia a la degradación, y capacidad de interacción con las arcillas y otros componentes minerales, por qué no se incide sobre sus actividades, la mesofauna actúa como un eslabón intermedio, reduciendo el tamaño de estructuras y macromoléculas orgánicas, a un elevado ritmo (que justifica su elevado número de participantes) siendo el responsable de al menos un 30% de la respirometría total del suelo. De esta forma se estaría realizando un acercamiento, respecto de la sección 6 y el proceso de la estructuración del suelo adquiriría un sentido completo y correctamente organizado.

Y por ello, en esta Tesis Doctoral hablaremos de éstas últimas teniendo en cuenta que sus materiales de partida, sus mecanismos de formación, de enlace químico entre sus componentes y de propiedades físicas, químicas, bioquímicas y edafo-funcionales, además de su ubicación en el perfil, que son claramente diferentes a las que presentan las estructuras texturales o agregados minerales, aunque no excluyentes, respecto a los componentes minerales, que la geología y geoquímica nos proporcionan.

e) Formación nódulos. Biomineralización inducida ¿Un proceso edafológico o simplemente geoquímico? Argumentación reflexiva y conclusión edafológica.

En los suelos existen dos tipos de formaciones nodulares, según su morfología:

- **nódulos concéntricos** (concreciones) con delgadas capas concéntricas con un centro de referencia del nódulo (como una cebolla) (*Stiles et al. 2001; Singh y Gilkes, 1996*)
- **nódulos de matriz cementada.**

Con la excepción (Santa Cruz, en Costa Rica) aportada por *Kemp et al. (1998)*, normalmente no se encuentran simultáneamente ambas morfologías en un mismo suelo. La mayor parte de los nódulos más grandes examinados (> 4 mm) no presentan una morfología interna con un núcleo interno friable y una corteza exterior dura, descritos por *Cornu et al. (2005)*.

Se ha realizado un esfuerzo para incluir la morfología de los nódulos del suelo como el resultado de un **proceso de formación** que permitiera realizar comparaciones. Usando una medida de la paleo-precipitación como herramienta asociable a la formación de nódulos en base a las relaciones de Fe/Mn en nódulos (<2 mm) (*Stiles et al. 2001*) únicamente permitió concluir que en los nódulos existe más Fe total cuanto mayor volumen de precipitación hubo durante el periodo de formación estudiado. Sin embargo también concurría el hecho de que en las terrazas las concentraciones de Fe en los nódulos eran más altas, en las terrazas más antiguas. Ello que permite considerar la acumulación de Fe como una consecuencia del envejecimiento. También hay un efecto orográfico, sin embargo, de más precipitaciones en las terrazas de más edad (mayores) en estos sitios (*White et al., 2009*).

Aunque existe la tentación de aplicar las conclusiones de *Stiles et al. (2001)* a otros sitios, los nódulos descritos por *Stiles et al. (2001)* sin embargo tenía morfología concéntrica, se formaron bajo un clima diferente, tenía un mayor contenido de Mn, y probablemente están formados a partir de diferentes procesos que la matriz cementado nódulos costarriquenses.

Kovda et al. (1998) describieron subdivisiones morfológicas similares de **nódulos de matriz cementados** y **nódulos concéntricos** como procesos de formación diferentes. El hecho de que se hayan encontrado nódulos de suelo con capas concéntricas y nódulos cementados de matriz en suelos ubicados en posiciones distintas del paisaje dentro de una misma área geográfica (*Phillippe et al, 1971; Singh y Gilkes, 1996; Palumbo et al., 2001; Gaiffe y Kubler, 1992*) está obligando a

que la comunidad científica comience a interpretar la aparición de nódulos como una realidad química en la que el propio suelo sea factor ambiental determinante, lo que conlleva establecer comparaciones entre los sitios con los datos de morfología de los nódulos internos.

Parece probable que los **procesos** formadores de nódulos cementado de matriz en los suelos sean **diferentes** de los que forman nódulos concéntricos. Además, puede haber distintas maneras de formar nódulos con morfología similar. Nódulos de matriz cementado, como las que se encuentran en la terraza suelos de Santa Cruz, se han documentado de muchos lugares y no todos tienen procesos similares de formación. Así, *Johnson (1972)* y *Lindbo et al. (2000)* han propuesto tanto la formación de nódulos de matriz de cementado a partir de la desintegración de material denso en el horizonte B.

Lindbo et al. (2000), con nódulos de Fe en suelos de loess del valle bajo del río Mississippi, demostraron que eran un producto de la degradación de un horizonte fragipán y no concebido a partir de las fluctuaciones redox del medio. En este sentido, los nódulos encontrados en la isla de San Miguel (California), también se ha interpretado que su formación derivada de la desagregación de un horizonte B denso (*Johnson, 1972*), al demostrar que esos nódulos se formaron a partir de masas de arcilla clorítica derivados del horizonte argílico expuesto a la intemperie.

Y aún más, en la formación de las concreciones de Fe-Mn de Baviera (Alemania), que presentan una morfología de matriz cementada parece que los ciclos de humectación-secado tuvieron importancia en la formación de sus nódulos (*Schwertmann y Fanning, 1976*).

Sin embargo, la idea de que un componente biológico pudiera ser responsable de la concentración de Fe y la formación de nódulos está tomando forma.

Las bacterias son un componente conocido dentro de los procesos naturales de reducción y oxidación de Fe-Mn en los suelos, y los investigadores han buscado procesos bacterianos de concentración de Fe-Mn y la formación de nódulos. *Babanin et al. (2000)* propusieron una fuente bacteriana para la fracción magnética de los nódulos del suelo que en esta Tesis Doctoral ya se ha mostrado su existencia.

En nódulos y suelos se han comparado los recuentos de bacterias reductoras de Fe (*Babanin et al., 2000*), llegando a la conclusión de que la reducción de Fe^{3+} se produjo en microloci en las superficies celulares bacterianas porque los potenciales redox medido en suelos no eran suficientemente bajos para la reducción de Fe^{2+} .

Chan et al. (2004) ilustran cómo los biofilms bacterianos se pueden convertir en modelos para la cristalización de óxidos de Fe, lo que apunta a la participación bacteriana en la formación en los suelos de nódulos Fe-Mn pero también muestran que la oxidación bacteriana no es probable que sea el único proceso en cuestión (Fig. 7.25).

Así, *He et al. (2008)* encontraron que la concentración de bacterias cultivables dentro del suelo era 103 veces mayor que dentro de los nódulos de Fe. En ese estudio, ya sea que las bacterias no estaban involucradas en la formación de nódulos o que las bacterias en el nódulo no han podido cultivarse por métodos estándar.

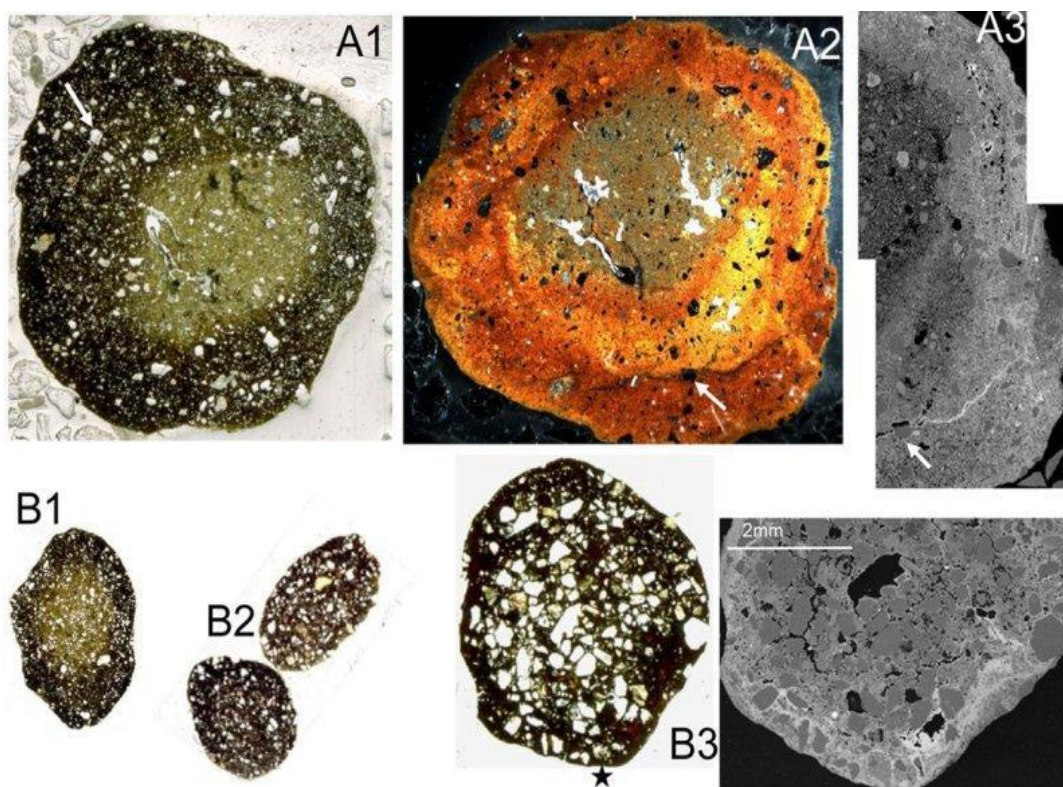


Fig. 7.25. Nódulos abiertos a distintas profundidades del suelo para ilustrar la morfología interna. Todos los nódulos tienen una corteza que es más dura que el centro.

La morfología interna de nódulos no magnéticos es heterogénea, mostrando la morfología compuesto con inclusiones de nódulos más pequeños, dobles cortezas, nódulos con centros friables y nódulos masivos.

Los nódulos más pequeños tienden a tener una estructura interna macroscópicamente indiferenciada o masiva.

Los nódulos magnéticos tienen un color rojo ladrillo más oscuro y generalmente tienen la morfología interna masiva.

La muestra estrellada tiene una doble corteza parcial. Hay que tener en cuenta que el sedimento está atrapado entre las cortezas de interior y exterior. (Chan et al. 2004)

Si hasta ese momento sólo se pensaba en un escenario bacteriano, un nuevo componente de la biodiversidad parece participar en estos procesos. Se trata de las estructuras fúngicas, que dominan en la terraza nódulos Santa Cruz.

Un gran grupo de investigadores (Zauyah y Bisdorn, 1983; Abreu, 1990; Arocena y Pawluk, 1991; Zhang y Karathanasis, 1997; Kovda et al., 1998; Palumbo et al., 2001) indica la presencia de rastros fúngicos en ciertos nódulos edáficos de Fe-Mn y se conoce la capacidad de los hongos de precipitar óxidos metálicos. Y así, Golden et al. (1992) y Thompson et al. (2005) nos indican la existencia de hongos capaces de precipitar Mn y Feldmann et al., (1997) extiende esta capacidad, para oxidar y precipitar Fe. (Además, científicamente se acepta que las estrategia para la movilización de Fe y la absorción mediante exudados no es exclusiva de las bacterias, los hongos del suelo también la han desarrollado (Robin et al, 2008; Winkelmann, 2007).

Arocena y Pawluk (1991), después de encontrar hifas de los hongos en los nódulos en Alberta, Canadá, midió el contenido de ergosterol (medida usada para estimar el crecimiento de hongos) de los nódulos y la matriz del suelo observando que los nódulos tenían casi el doble del ergosterol de forma paralela que la matriz del suelo. Ello coincidía con los resultados obtenidos en suelos de Costa Rica con alta concentración en nódulos de Fe (Dawson et al., 1985; Kovda et al., 1998; Cornu et al., 2005). Sin embargo, otros autores afirman que los nódulos del suelo ricos en Fe no están formados por los mismos procesos. En ciertos suelos saturados su formación se atribuye a la elevada intensidad de los procesos de oxidación y reducción de Fe. En otros se atribuye a la ruptura de un fragipán u horizonte B denso. Pero siempre se han observado hongos abundantes en los nódulos de Fe del suelo. En conjunto, todo ello presagiaba que los hongos

participan en el proceso de formación de nódulos suelo.

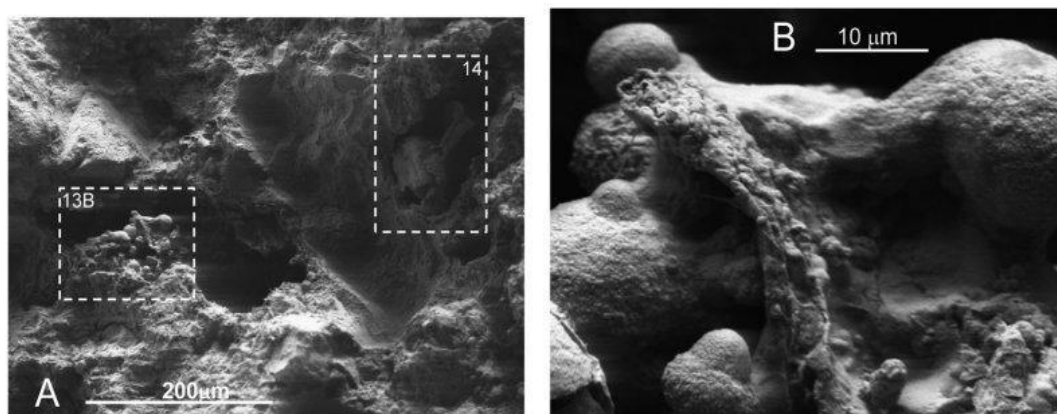


Fig. 7.26 Imágenes de microscopio electrónico de barrido de un nódulo de SCT1 (bajo voltaje): (A) el "cuadro grande" -nótese los granos minerales incrustados en óxidos de Fe y huecos donde los granos minerales han sido arrancados por la preparación de muestras, una aglomeración de vesículas enredadas en micelio es visible en el área de caja; (B) una ampliación del área de caja de la derecha en A. Cuando se analizó mediante espectroscopia de dispersión de energía, todas estas características contenían Fe y Carbono (Chan et al. 2004).

Ahondando en el tema, en Costa Rica no hay regolito subyacente. Los nódulos eran de goetita microcristalina con un subconjunto de los nódulos maghemita. Tienen una ligera transformación de hematita con el tiempo. La ME de barrido ha revelado que los nódulos de las hifas, tienen estructuras orgánicas vesiculares incrustadas con óxidos de grano fino ricas en óxidos de Fe, cuya naturaleza microcristalina se determinó por espectroscopia Mössbauer (Fig. 7.26). Por todo ello se afirma que los responsables la precipitación del Fe fueron un consorcio de hongos y bacterias o un cúmulo de biofilms formados como una estrategia para secuestrar granos minerales primarios para la extracción de nutrientes.

Las estructuras fúngicas probablemente quedaron fijadas por los ciclos de humedecimiento y secado. Las estructuras orgánicas fueron compactadas y la mineralogía del óxido de Fe modificada por la degradación del C fúngico con el tiempo. Si esto fue así, y se hace posible el cultivo de hongos con capacidad de precipitación de óxidos de Fe los hongos, estos se podrán aplicar en la biorremediación de metales traza con una fuerte afinidad por los óxidos de Fe.

Quizás falte por aceptar la existencia de biofilms en la que pudieron convivir tanto bacterias como hongos con capacidad para realizar el proceso de precipitación y acumulación de estos metales.

7.2.2. El Factor biológico de Jenny : Intervención biológica y su participación en las estructuras biogénicas y agregacionales

La estructuración, es un "proceso edafológico" que implica la generación de "constructos o estructuras". Considerar la participación del factor biológico significa establecer criterios de cómo la edafo-bio-diversidad participa en el proceso y qué factores, internos y externos, afectan al mismo. Sin embargo, no hay que olvidar la existencia de los agregados texturales cuya conformación se deben a acciones meramente físicas y químicas.

La mayor parte de la biodiversidad es aerobia (salvo importantes excepciones entre microorganismos) y, como consecuencia precisan O₂ en cantidad suficiente y renovada; precisan agua y excretan catabolitos y CO₂, la estructura que ocupen o la que posteriormente modelen debe de presentar un espacio poral adecuado y permita que:

- | |
|--|
| <ul style="list-style-type: none"> • los animales que conformen una comunidad, quepan en un espacio habitable |
| <ul style="list-style-type: none"> • estén seguros de sus predadores. |
| <ul style="list-style-type: none"> • puedan canalizarse entradas de agua, aire y alimentos (en su caso). |
| <ul style="list-style-type: none"> • puedan evacuarse agua contaminada, gases, catabolitos y tóxicos. |

Dado que todos los seres vivos precisan de agua (el suelo se desertifica) resulta clave que esta se encuentre en cantidad suficiente, lo que implica la existencia de un espacio poral adecuado.

Microorganismos y animales se encuentran en casi todos los suelos de la tierra, incluida la Antártida (Fig. 7.27). Las diferentes especies requieren diferentes condiciones para crecer y sobrevivir, pero casi toda la edafo-bio-diversidad (excepto los quimiolitotrofos) requiere una cantidad significativa de C y nutrientes, humedad adecuada, oxígeno y un pH y temperatura óptimas. Los niveles de temperatura, O₂ y pH óptimo varían entre las especies.

Algunos organismos no sobreviven en condiciones secas o muy frías, pero pueden dejar en el suelo formas de resistencia como huevos, esporas, o encapsularse, como las bacterias, que eclosionan cuando las condiciones sean más favorables.

Otros permanecen en el suelo en un estado de latencia y se activan de nuevo cuando las condiciones son favorables. Los animales del suelo de mayor tamaño, como las lombrices de tierra, las hormigas o los enquitreidos, pueden vivir más profundamente para protegerse de las condiciones desfavorables y de los predadores presentes en su superficie.

Ya se ha expuesto ampliamente, en el apartado 3 de esta Tesis Doctoral, que los animales del suelo son un grupo muy diverso de organismos y que estos se agrupan, más o menos, de acuerdo con su tamaño.



Fig. 7.27. Algunos pequeños animales del suelo (Atlas of Soil Biodiversity)

Los animales del suelo contribuyen directamente al reciclado de nutrientes en el suelo cuando liberan sus residuos intestinales (contenido intestinal, riqueza iónica, enzimática, bacteriana y de glicoproteínas intestinales o mucus, o excedentes metabólicos), en forma de estructuras biogénicas (**copromasa**). También lo hacen cuando al morir liberan sus contenidos citosólicos y sus estructuras morfológicas y citológicas (**necromasa**). Sin embargo, muchas de sus contribuciones son indirectas, por:

- | |
|--|
| <ul style="list-style-type: none"> • Pastoreo en la biomasa microbiana, (transferencia de masa) lo que altera la velocidad de acumulación de la MO, que no transformación, y se mineraliza. |
| <ul style="list-style-type: none"> • Fragmentación de la MO y el aumento de su superficie para el ataque de microorganismos, |
| <ul style="list-style-type: none"> • El control de la presión de pastoreo de los nematodos sobre los microorganismos, |
| <ul style="list-style-type: none"> • La mezcla del material edáfico con la MO. |
| <ul style="list-style-type: none"> • La introducción de microorganismos en la materia orgánica fresca |

Los animales del suelo desarrollan ciertas **funciones** que son **vitales en todos los ecosistemas**, incluyendo los agrícolas:

<ul style="list-style-type: none"> • Generan un trabajo de desarrollo de la estructura poral (poros/canales capilares, bioporos, redes, etc.) con lo que desarrollan un autocontrol del grado de circulación de agua o de la permeabilidad.
<ul style="list-style-type: none"> • Degradan la MO, captan nutrientes, generan biomasa y dejan excedentes nutricionales. Además mineralizan parte de los nutrientes captados, transformándoles en CO₂.
<ul style="list-style-type: none"> • controlan las poblaciones de patógenos.
<ul style="list-style-type: none"> • Generan y mantienen la estructura del suelo.
<ul style="list-style-type: none"> • Mueven y mezclan la MO del suelo en sentido vertical (tanto sólidos como en solución) gracias al transporte que ejerce el agua (gravedad o capilaridad) y al espacio poral.
<ul style="list-style-type: none"> • Los suelos pueden ser no estructurados (como la de grano individual o la masiva) o consistir en unidades formadas naturalmente y llamadas edafológicamente agregados o peds.

Los agregados del suelo son "grumos o agrupaciones" de partículas del suelo que se mantienen unidas por la arcilla húmeda, la MO (por ejemplo, raíces), los compuestos orgánicos (a partir de bacterias y hongos) y por hifas de los hongos.

Los agregados varían en tamaño desde 0,002 mm hasta los 2 mm de diámetro, aproximadamente y se componen de partículas de diferentes tamaños. Algunas de estas partículas se ajustan estrechamente entre sí y otras no, y esto crea espacios de diferentes tamaños en el suelo.

Estos espacios o poros, dentro y entre los agregados del suelo son esenciales para el almacenamiento de agua y el aire, los microbios, los nutrientes y la materia orgánica. Los suelos con muchos agregados se dice "bien agregados". Estos suelos son más estables y menos susceptibles a la erosión (Fig. 7.28).

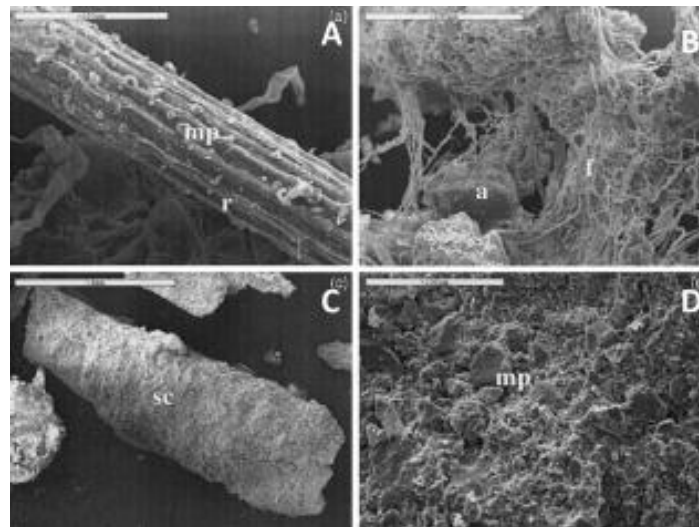


Fig. 7.28 Desde la partícula al suelo: Ejemplos de uniones entre las partículas del suelo debidas a la actividad biológica.

A) Fragmento de raíz y partículas minerales aisladas;

B) Pequeños agregados atrapados en filamentos fúngicos.

C) restos vegetales de una membrana vegetal.

D) Horizonte del suelo conformado por partículas minerales (Parry et al., 2000)

Tricoblastos y otras formaciones radiculares, son vía de adherencia de las partículas del suelo debido a los polisacáridos que rodean a las raíces.

La mesofauna y microfauna, que degradan la materia orgánica fresca del suelo, la transportan, la mezclan e incorporan con partículas inorgánicas en sus heces. Un ejemplo es la formación de agregados de los excrementos las lombrices de tierra. Las bacterias, arqueas y hongos gracias a

Estructuras bio-orgánicas y agregacionales

su actividad y la producción de mucus microbiano e hifas fúngicas, también asocian entre sí a las partículas elementales del suelo.

Estas edafo-estructuras son pues el resultado de la interacción entre:

<ul style="list-style-type: none">• El componente textural (tipos, cuantía y nivel de organización textural alcanzada por los minerales (arcillas y amorfos) constituyentes de un suelo.
<ul style="list-style-type: none">• Los iones que conforman la solución del suelo (cuáles y en qué concentración) y qué papel desarrollan.<ul style="list-style-type: none">○ Nutriente: vegetal, animal y microbiano.○ Formador: de estructuras texturales como floculante, coagulante, agregante o cementante.○ Controlador del pH: acidificante, basificante del medio.○ Controlador de la presión osmótica: adaptaciones o exclusiones de seres vivos.
<ul style="list-style-type: none">• La MO (origen, variedad molecular, complejidad estructural, resiliencia).
<ul style="list-style-type: none">• La edafo-bio-diversidad.
<ul style="list-style-type: none">• Cementos químicos por alteración geoquímica y síntesis biológica, cuya acumulación depende tanto de factores medioambientales, como de la actividad y abundancia de los seres vivos.
<ul style="list-style-type: none">• Condiciones climáticas y medio-ambientales, que desplazan en el tiempo la actividad animal y microbiana.

Que en su construcción se complementan con determinadas actuaciones como:

<ul style="list-style-type: none">• La atracción entre partículas del suelo (minerales y orgánicas) mediante fuerzas electrostáticas.
<ul style="list-style-type: none">• La acción de los oxihidróxidos como pegamentos uniendo a las partículas minerales, muy común en oxisoles y latosoles.
<ul style="list-style-type: none">• La acción de rizodeposición y excreción radicular. Excretan polímeros que ayudan a unir partículas (minerales y orgánicas) en la rizosfera.
<ul style="list-style-type: none">• La acción de las hifas, que se extienden en las partículas minerales manteniéndolas unidas, que se complementa con mucoproteínas específicas, que actúan como adherentes.
<ul style="list-style-type: none">• Los microorganismos del suelo excretan sustancias que actúan como agentes cementantes y unen las partículas del suelo, juntándolas.

La agregación afecta al movimiento de agua, y al crecimiento de las raíces de las plantas. Interesa que los agregados sean estables contra la lluvia y el movimiento del agua.

Los agregados que se desmoronan por acción de la lluvia o del viento, liberan las partículas individuales de que se componen, las cuales pueden sellar la superficie del suelo y posteriormente volverse a agregar.

Como consecuencia, estas partículas generan costras que :

<ul style="list-style-type: none">• Cierran los poros y otras vías de agua,
<ul style="list-style-type: none">• Limitan la entrada y salida de aire en el suelo
<ul style="list-style-type: none">• Restringen la emergencia de las plántulas de un suelo.

Biológicamente, las condiciones óptimas de la agregación se corresponden con una distribución adecuada de tamaño de los poros. Es decir poros grandes entre los agregados y poros más pequeños dentro de los agregados.

El espacio poral entre los agregados es esencial para el intercambio de agua y de gases. Este espacio poral proporciona zonas de debilidad a través del cual las raíces de las plantas pueden crecer y la mesofauna y microorganismos desarrollar sus estructuras organizativas y de crecimiento, sin grandes problemas.

Si la masa de suelo tiene una densidad aparente baja o presenta grandes espacios porales entre partículas individuales, la agregación pierde parte de su importancia (caso de los suelos arenosos, donde el agua y las raíces se pueden mover fácilmente entre sus partículas minerales).

Bachelier en Chauvel et al., (1987), observaron que en sus 40 primeros cm, los suelos, sufren a menudo de una verdadera labranza biológica. Otros (Brewer, 1964, Jongerius y Heintzberger, 1975; Bal, 1982; Eschenbrenner 1988; Fitz-Patrick, 1990; Kooistra 1991) han descrito estructuras biológicas en el del suelo. Su cambio de densidad aparente “lo levanta”.

Las hifas (estructuras filiformes largas) participan en la agregación física y química. La agregación en el suelo es directamente proporcional a la longitud de hifas, las cuales envuelven y establecen enlaces cruzados con las partículas del suelo. Químicamente los geles de glicopolisacáridos que micro-gotean de estas hifas permiten adherencia entre aquellas partículas minerales. Además, los hongos micorrizantes segregan glomalina (Fig. 7.29). Es la primera fase de la formación colonizante de evolución de las estructuras texturales hacia estructuras agregacionales.

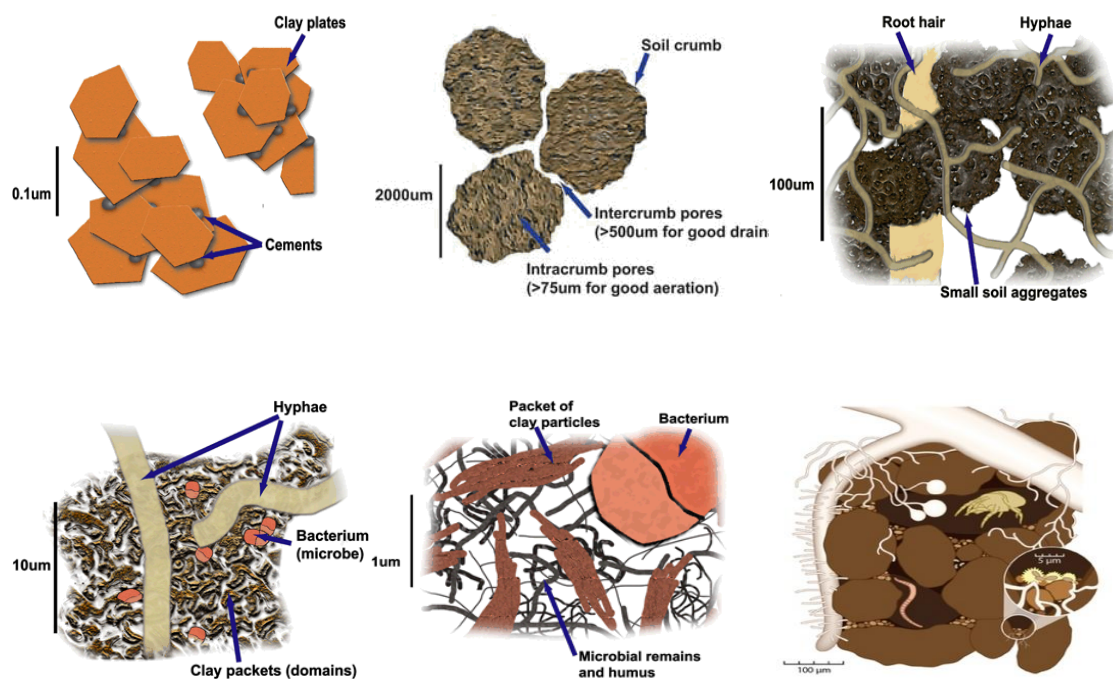


Fig. 7.29 Desde las estructuras texturales a las agregacionales (2012 Nature Education)

Los organismos desarrollan inicialmente una acción mecánica (fragmentación, trituración) y bioquímica intensa (microbiológica, fundamentalmente bacteriana y de arqueas, con selección de nutrientes y génesis de deyecciones), y una mezcla con mucopolisacáridos intestinales que impregnan íntimamente e hidratan el bolo intestinal, para que este pueda fluir y ser excretado en forma de heces fecales. El cemento que une las partículas inorgánicas ingeridas y las partículas orgánicas digeridas es fundamentalmente orgánico.

7.2.2.1. Formación de estructuras biogénicas:

La conservación de la biodiversidad del suelo es básica para la agricultura (Stockdale et al., 2006). si se desea un funcionamiento sostenible del suelo. En 1881, Darwin fue uno de los primeros científicos que señalaron a las lombrices que colonizaban la capa superior del suelo, poniendo de relieve su importancia en los procesos de pedogénesis (complejo órgano-mineral del suelo).

Así, indicaba que la población de lombrices construye galerías e ingiere grandes cantidades de MO y mineral, modificando así la porosidad y la agregación del suelo.

El papel de la macrofauna en la estructura del suelo se ha demostrado bajo diferentes condiciones edafoclimáticas (Kooistra, 1991; Blanchart, 1992; Oades, 1993). Distintos estudios micromorfológicos muestran el papel de las lombrices de tierra en la formación de galerías y agregados (Kretzschmar, 1987; Kooistra, 1990; Babel y Kretzschmar, 1994) así como la participación de las termitas (*T. macrothorax*, especies *humivorous*) en la génesis de la microestructura y las modificaciones de las características hidrológicas del suelo (Elkins et al, 1986; Mando y Miedema, 1997; Garnier-Sillam et al. 1991) y demostrado que el trabajo de las termitas da lugar a un aumento del volumen total de poros.

En las zonas del Sahel y sudano-sahelianos, los experimentos de Mando et al. (1996) muestran que las termitas juegan un papel esencial en la recuperación de la estructura y la permeabilidad de los suelos encostrados, cuando se aplica mantillo, serrín o paja sobre su epipedon.

Otras experiencias en Costa de Marfil (Blanchart et al., (1997) han determinado la importancia de las lombrices de tierra sobre la distribución, el tamaño de poro y la estabilidad de los agregados

A efectos de pormenorizar la participación de la edafodiversidad en la construcción de los estructuras agregacionales del suelo, es importante establecer en primer lugar a qué seres vivos nos referimos:

Animales con intestino: Topos, lombrices de suelo, enquitreidos, termitas, hormigas, nematodos, ácaros, colémbolos (todos ellos ya vistos en la sección 4ª)

a) Selección del alimento:

- **Lombrices de suelo, enquitreidos, termitas, y algunos nematodos** adquieren el alimento directamente de los vegetales o de su necromasa.
 - Trituran el alimento vegetal en la molleja que contiene una gran cantidad de partículas minerales.
 - Este alimento se conforma básicamente por macromoléculas orgánicas que consisten en combinaciones de C, O, H, N, P y S y nutre desde a los macroinvertebrados hasta a las bacterias heterótrofas (Lavelle et al., 2001).
- **Hormigas** según su reparto de trabajo: Las cortadoras o pastoras recogen el alimento de los vegetales y se lo transfieren a compañeras del interior del hormiguero, que realizan la trituración. Algunas captan las deyecciones de insectos fitoparásitos (hormigas meleras). Otras de la necromasa generada en el hormiguero o de bacterias, manteniéndole limpio.
- **Ácaros, colémbolos y nematodos:** Fundamentalmente son coprófagos de deyecciones de otros seres vivos, aunque en los nematodos hay especialistas fitoparásitos. Pero su alimentación fundamental son las bacterias, para la adquisición de N, P, S y otros nutrientes.
- **Microrganismos:** Hongos, bacterias y arqueas, en el ámbito edáfico, necromasa vegetal, biomasa radicular y necro y copromasa animal (macro, meso y microfauna), que mezclan con partículas minerales, geles inorgánicos (si los hay) e iones de la solución del suelo.
- **Microrganismos:** hongos, bacterias, arqueas, en el ámbito rizosférico: Rizodepósitos secreciones microbianas y de nematodos, que mezclan con partículas minerales y geles inorgánicos (si los hay) e iones de la solución del suelo.

b) El trabajo intestinal consta de:

Fragmentación con o sin agregación primaria:

- En el caso de **gusanos de suelo y enquitreidos**, el proceso se inicia cuando los alimentos entran a la molleja de su intestino, donde se realiza su disgregación

por contacto y frotamiento íntimo con fracciones minerales de suelo, en un ámbito muy hidratado, y rico en emulsionantes biliares y enzimas degradativos.

- Se genera una masa fluida que continúa su procesado en otros ámbitos de su intestino.
- En otros casos (**hormigas, termitas**) con sus quelíceros se inicia la fractura del alimento, y se genera una pasta en la boca que introducen en su intestino. Su transferencia se realiza por mirmecofilia ano boca, con otras hormigas especialistas del jardín Atti.
- Ácaros, colémbolos y nematodos actúan en el intestino y sobre deyecciones generando nuevas deyecciones extraordinariamente enriquecidas en bacterias y arqueas

Digestión:

Se inicia con una fragmentación y trituración, que incrementa la superficie de ataque, en un área proximal asociada a insalivación que genera una pasta densa.

Posteriormente se procesa en un área intermedia con arqueas, bacterias, hongos y a veces colémbolos, con adiciones de un variado número de compuestos.

El resultado, después de la captura de nutrientes y el aporte de catabolitos se eyecta por la zona distal. Puede ser:

Endógena: se hace en el intestino de todos los animales: Lombrices de suelo, enquitreidos, termitas, hormigas, nematodos, ácaros, colémbolos...

El origen del alimento es distinto según el animal y su ubicación en el suelo (epigeo, endogeo o anécico).

La masa predigerida, se somete a la acción sistemática de enzimas exocelulares. A veces requiere acciones complementarias de ácaros o colémbolos que actúan sobre fracciones específicas y viven en simbiosis.

En el intestino de las termitas se encuentran bacterias fijadoras de N, que complementan su dieta, casi exclusiva de celulosa

En todo caso, el bolo intestinal formado se impregna íntima e intensamente con mucoproteínas intestinales (segregadas generosamente). Se genera un gran pool de nutrientes que se reparten entre los distintos componentes biológicos presentes y el resto de la mezcla se eyecta al suelo en forma de heces.

Su hidratación, por transferencia, está controlada por la mucosa intestinal y su equilibrio microbiológico intestinal.

El paso por el intestino proporciona una impregnación intensa en mucopolisacáridos intestinales, para evitar daños en las paredes, por lo que se puede afirmar que las deyecciones contienen una mezcla íntima de:

- Fragmentos minerales, sobre todo arcillas
- Fragmentos de materiales orgánicos sin transformar, semitransformados, macromoléculas y nutrientes (inorgánicos y orgánicos)
- Mucus intestinal (mucoproteínas intestinales) en grandes proporciones,
- En mezcla con bacterias intestinales (en cantidades gigantescas, 10^{14} a 10^{17})
- Enzimas degradativos especializado en el proceso, relacionados con la liberación de nutrientes.
- Partículas minerales (caso de lombrices de tierra y enquitreídos).

- Aportes digestivos del propio animal (vitaminas, ácidos, emulgentes, hormonas etc.)

Colaborativa. Una forma especial desarrollada por las hormigas dada su distribución del trabajo, distribuido por especializaciones:

Una vez que las hormigas obreras cortadoras han cedido el material vegetal a las obreras del hormiguero y estas han predigerido este material el resultante se transfiere, ano-copa del hongo, quien termina el proceso degradativo y depurador de organoquímicos presentes en los vegetales.

La biomasa fúngica formada servirá directamente de alimento para la reina y las pupas.

Muchas deyecciones son colonizadas en el suelo, después de su eyección por nematodos, ácaros, y colémbolos, los cuales repiten el proceso endógeno antes citado. También aparecen hongos y/o bacterias del suelo que inician otro proceso de digestión exógena.

Exógena: lo realizan arqueas, bacterias, actinomicetos y hongos.

Las mezclas intestinales excedentes, una vez que el animal ha realizado la selección de nutrientes, se eyectan al exterior conformando diferentes bioestructuras (montículos...).

Los cambios de condiciones del “hábitat intestinal” al edáfico son estresantes para los microorganismos intestinales (temperatura, humedad, relación O₂/CO₂)

En las nuevas competencias que deben de desarrollar, existen orden y predomios de intervención que se desarrollan por parte de la biodiversidad edáfica, usando como herramientas, componentes enzimáticos, que continuarán los procesos degradativos, en el contexto de las redes tróficas.

Generalmente, en suelos naturales esta intervención es iniciada por los hongos del suelo, dado la baja tensión de O₂ que existe en el tramo final del intestino.

Solo en caso de suelos saturados, la actividad inicial es bacteriana, desarrollándose fermentaciones anaerobias.

Arqueas, bacterias y hongos que actúen deberán de resolver, además de sus necesidades tróficas, sus problemáticas asociadas a la bioacumulación de metales, bioformación de sales minerales y formación de organometales que les son propias en cada caso particular y con respuestas diferenciadas.

El proceso digestivo termina en la eyección de heces, cuya forma, hidratación, y contenido son característicos de cada especie, así como en su forma, tamaño, textura, microbiología (incluidos ácaros y colémbolos), enzimática, complejos organometálicos y organominerales y materiales orgánicos predigeridos. Son estructuras biogénicas no elaboradas, depositadas en suelo

c) Estructuras biogénicas

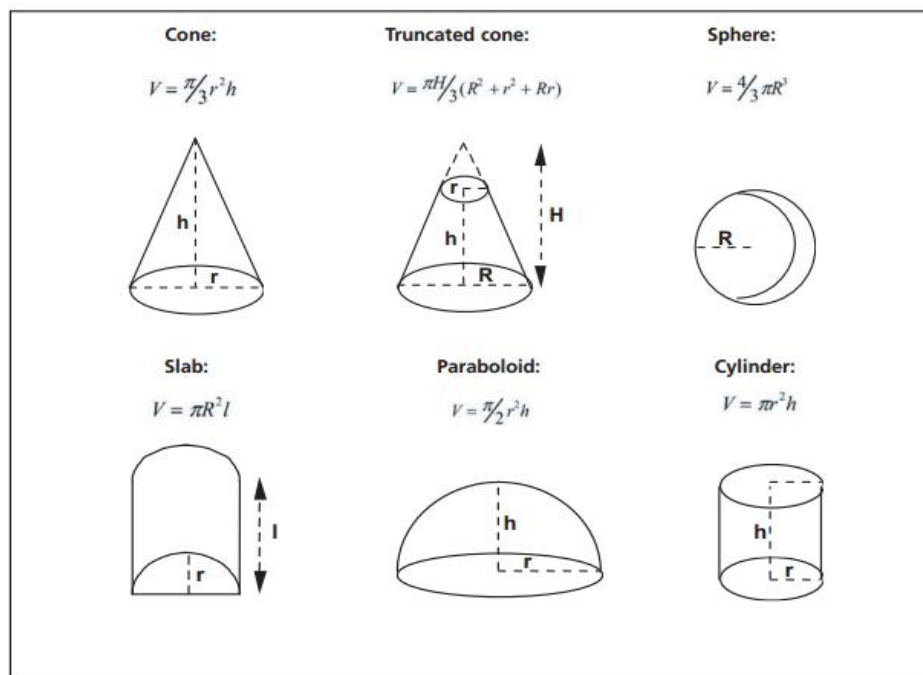
Según *Bal*, (1973) en el suelo, **una bioestructura**, desde un punto de vista micromorfológico puede considerarse como:

- El resultado de la β -acumulación de agregados del suelo provenientes de los horizontes profundos y transportados a la superficie del suelo (*Terraplan de un hormiguero*).
- Un “*agrotúbulo*”, es decir una estructura tubular constituida por agregados cementados que no muestran ninguna orientación direccional (las placas o canales superficiales de las termitas).
- Un “*modexis*”, es decir, una estructura tridimensional e individual formada por excrementos producidos por un animal (las heces de las lombrices de tierra). Los terrículos de *Marthiodrilus carimaguensis*, podrían clasificarse, con mucha mayor

precisión como “modexo-túbulos” porque presentan un hueco tubular central que corresponde a la entrada de la galería de la lombriz.

- Una red tridimensional de “*escatotúbulos*” es decir, de estructuras tubulares constituidas por excrementos de invertebrados y que no están claramente individualizadas unas con respecto a las otras (los domos epigeos de los termiteros).

Barros *et al.*, (2001) describe diferentes tipos de deyecciones biológicas sobre la base de su morfología, que son atribuible a grupos de fauna determinados. El espacio de los poros asociado con esta actividad biológica se compone de los huecos inter-agregados, que puede variar para un mismo grupo dependiendo de las condiciones ambientales, y las galerías que se producen. También nos indica la formas geométricas para la evaluación del volumen de las estructuras biogénicas en la superficie del suelo (Fig. 7.30).



V = volume; R = radius (major); r = radius (minor); h = height; π = pi number (3.1415)
Source: Decaëns *et al.* (2001).

Las heces frescas procedentes de la edafofauna están constituidas por plasma amorfo en el que se incrustan algunos minerales cristalizados pudiendo identificarse una gran cantidad de fragmentos identificables vegetales con los que se alimenta. Curiosamente, como la transferencia de masas puede ser un ejemplo de modificación biológica de la agregación, la lombriz endogea polihúmica (*Ocnerodrilidae sp*) prefiere ingerir los turriculos compactos de *M. carimaguensis*, dando paso a nuevos turriculos granulares de menor tamaño (Jiménez, *et al*, 1998).

Con el tiempo, estas estructuras, al secarse, se vuelven frágiles y se disocian, liberando estructuras agregacionales, que se dispersan sobre el suelo. El proceso de disociación de las estructuras biogénicas puede ser por desecación y pérdida de eficacia cementante del mucus intestinal y otros componentes de las deyecciones o por una nueva intervención biológica desarrollada por individuos de otras especies pero de tamaño menor (Chauvel *et al.* 1999).

En las heces viejas se observan dos tipos de fracturas

- a) fracturas o espacios abiertos donde había residuos vegetales y las paredes concuerdan
- b) fracturas o cavidades de paredes redondeadas, abiertas al plasma, sin concordancia entre las paredes que pudieran ser galerías horadadas en las heces por otros invertebrados (fig. 7.31 y 7.32).



Fig. 7.31 Vista externa, terrículo fresco de *M. carimaguensis*, recolectado en un pastizal intensivo. (Soil Science Terms, 1996)

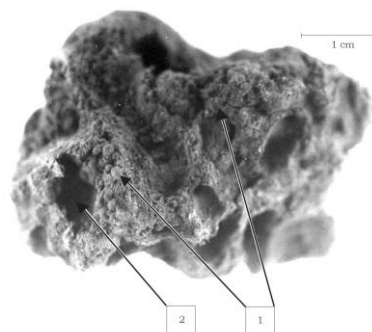


Fig. 7.32 Vista externa de un terrículo de 5 meses de *M. carimaguensis* recolectado en un pastizal intensivo. (1= terrículo recubierto de heces, 2= terrículo perforado por galerías construidas por termitas) (Soil Science Terms, 1996)

7.2.2.2. Estructuras agregacionales construidas por los ingenieros del terreno

La definición de grupos funcionales de ingenieros ecológicos del suelo se apoya en la tipología de las estructuras biogénicas que generan. A veces, se hace necesaria una descripción de las mismas para conocer su función, como ocurre con constructos presentes tanto en la superficie del suelo como en el interior de su perfil, (galerías, nidos endogeos, ámbitos de almacén de alimentos, jardín de hongos de las Atinas), cuya descripción permitirá definir con precisión las funciones de los ingenieros.

Contribuirá también a establecer con exactitud aquellas características de las estructuras que podrían emplearse para definir los **atributos funcionales** de cada especie determinada. Así:

- | |
|---|
| <ul style="list-style-type: none"> • ¿las especies que producen estructuras compactas ejercen, sistemáticamente, un efecto “compactador” en el suelo (Blanchart, et al 1997)?. |
| <ul style="list-style-type: none"> • ¿Aquellas especies que producen estructuras poco compactas, causan un efecto “descompactador” en el suelo? |
| <ul style="list-style-type: none"> • las especies que concentran MO agregacional, ¿ejercen algún efecto en su dinámica? |
| <ul style="list-style-type: none"> • Y si lo hacen ¿Qué impactos causan estas estructuras en las condiciones de vida de otros organismos del suelo? (Fig. 7.33) |



Fig. 7.33 Superficie recubierta por agregados libres provenientes de estructuras biogénicas (Soil Science Terms, 1996)

En el suelo, los ingenieros del suelo contribuyen directamente en el reciclado de nutrientes pues en su transferencia de masa orgánica e inorgánica, generan su biomasa particular y en sus excretas aportan los contenidos (degradados de aquella, pero que no precisan) que participan en el proceso general de mineralización de la necromasa vegetal y entre medias incrementan las edafo quimio y bio diversidades y agregación (apartado 5.2.1.).

En las primeras etapas de los suelos jóvenes, monocíclicos (fluvisoles según FAO) se producen interacciones primarias entre los materiales minerales (depósitos fluviales recientes), los materiales orgánicos y la edafo-bio-diversidad. Estas interacciones tienen lugar en los centímetros superiores, en los que el suelo comienza la adquisición progresiva de una estructura agregacional. Esto corresponde con definición de la SSSA (*Soil Science Terms, 1996*) “*el humus es un buen indicador del proceso edafogénico formador, y ocurre en un grupo de horizontes del suelo situados cerca de la superficie de un pedón*”.

Con un tiempo de evolución corto, los residuos orgánicos se encuentran físicamente separados, pero entremezclados con partículas minerales. Es difícil separar los efectos de cada uno de estos procesos en la edafogénesis, al estar estrechamente vinculados entre sí durante la formación del suelo. Los efectos se separan más fácilmente en los suelos monocíclicos y jóvenes. Por ello la forma del humus presente es un buen indicador de la edafogénesis, cuando su tiempo de evolución es corto (*Guenat, et al. 1995*). Para determinar la relación entre la importancia de la herencia litogénica (un proceso abiótico) y la intervención del humus en los procesos biológicos durante formación de la estructura agregacional, se puede optar por conocer lo que ocurre en suelos de ribera, donde las primeras etapas de la formación del suelo están bien representadas (*Gerrard, 1992*) (caso de los suelos aluviales calcáreos).

Para tener conciencia de la actividad biológica en la génesis de estructuras agregacionales, tiene interés realizar el análisis en bloque de las estructuras biogénicas que se generan en un perfil. Para ello se ha elegido la comparación de dos parcelas, una parcela forestal control (Fc) y otra de pastizal implantada en el mismo bosque (Fp) sobre un latosol amarillo.

En los 20 cm superiores del suelo de bosque Fc, pueden distinguirse dos horizontes por su color y estructura. El horizonte superficial (A1/A3) con un 80% de arcilla (Fig. 7.34).

horizonte A: 0-10 cm: Tiene

- color marrón oscuro (10 YR 5/3) que disminuye progresivamente en intensidad con la profundidad del suelo hasta que se convierte de color marrón claro.
- numerosas raíces mili y centimétricas y una gran acumulación de fragmentos de vegetación, que están más o menos descompuestos y mezclados con la matriz del suelo.
- una estructura migajosa con micro y macroagregados, distribuidos en un patrón heterogéneo. Estos agregados son a menudo bastante distintos.
- Una macroporosidad (área > 0,5 mm²) que puede alcanzar el 45% del volumen.

horizonte A/B: 10 - 20 cm: Tiene

- Color marrón claro 10 YR 7/5.
- Agregación, principalmente poliédrica con menos agregados bien definidos.
- Contenido de MO es menor que en el superior, y la actividad faunística también.
- Macroporosidad del 19%. Las zonas más oscuras, se corresponden a restos de lombriz de tierra de diferentes especies, y aumentan con la profundidad del suelo. Ocupan, en promedio, 9% de la superficie total. Parte de estos restos son transformados por las termitas.
- Hay galerías horizontales y verticales que están vacías o llenas de excreciones. También hay canales interconectados de entre 1,7 y 3,3 mm de diámetro, irregulares. Su porosidad inter-agregacional está formada esencialmente por agregados redondeados que rodean a los poros alargados entre 0,8 y 1 mm (hasta 2,7 mm de diámetro).
- Hay pequeños agregados redondeados de diferentes colores, que se atribuyen a las termitas, y ocupan aproximadamente el 25% de la superficie total.

- La porosidad inter-agregacional está formada esencialmente por pequeños poros poli-cóncavos generalmente entre 20 y 60 μm de diámetro alcanzando a veces los 100 μm .

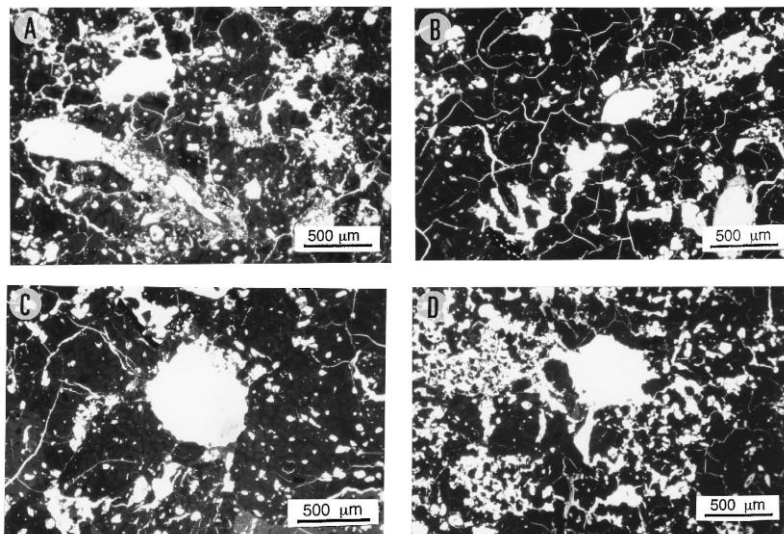


Fig. 7.34 Suelo: latosol amarillo (arcillosos: 80% de arcilla (Imagen bajo luz polarizada). Los huecos aparecen en blanco.

A. Parcela de control del bosque (Fc); B. Parcela de bosque implantada sobre un pastizal (Fp); C. Parcela de control del pasto.; D. Parcela del pastizal implantada en el bosque. (Pf). 1-Los grandes huecos corresponden principalmente a las galerías de las lombrices de tierra; 2-cavidades llenas de microagregados de origen biológico; 3- Fisuras de retracción. Artefactos generados por el secado del suelo (Gerrard, 1992)

Los agregados angulares y subangulares, que se distinguen claramente de color de la matriz, han sido transportados por las hormigas. Ocupan aproximadamente 10% de la superficie.

A diferencia de los agregados formados por termitas, que están conectados unos a otros, los de las hormigas están dispuestos regularmente en un agregado suelto. La porosidad inter-agregacional se forma esencialmente con pequeños poros irregulares de entre 30 y 500 μm de tamaño.

Agregados centimétricos poliédricos, que pueden ser mayores, están formados por restos fragmentados parcialmente por partes de la matriz, que no han sido trabajados por la fauna, también pueden ser observados.

También hay grandes poros alargados (de $> 2,5$ mm), correspondientes a galerías y canales interconectados.

En los 10 cm superiores del suelo en que se ha implantado el pasto (Fp), la estructura pasa de migajosa a más masiva. El suelo estaba constituido principalmente por macroagregados indistintos. La proporción de los microagregados ha disminuido y la macroporosidad también, de un 45% en el bosque a cerca de 23% en los bloques implantados de pasto.

En la matriz, hay algunos trozos de carbón. También hay algún pequeño agregado elíptico de color café-rojizo aprox. 100 μm ., que se pegan a la superficie de las raíces jóvenes y se atribuyen a los colémbolos.

El experimento de intercambio de bloque demuestra el efecto negativo de *P. corethrurus* en la estructura del suelo de la pradera. El área de las zonas densas, que consisten esencialmente en gusano restos de muda de *P. corethrurus*, aumentado notablemente en el pasto del suelo? Pc., que ilustra el efecto de compactación de esta lombriz.

Además, los pequeños poros milimétricos que se producen principalmente por las termitas en los bloques de suelo de la pradera que se incubaron en el bosque mostrar la descompactar efecto de ciertos grupos de termitas humivoras del género *Anoplotermes*.

Las bio-estructuras tienen una duración limitada, cambian por nuevas acciones de otros grupos de macroinvertebrados, como lo muestran los análisis del suelo con lámina delgada. Estos cambios afectan a la porosidad, cuando se cambia el uso del suelo, aunque esté colonizado por el mismo anélido *P. corethrurus*

Se observa que, a 5-10 cm de profundidad, la transformación de la estructura y la pérdida de porosidad durante el 1 año fueron suficientes para transformar la estructura del suelo del bosque en una de baja porosidad, dominado por los elencos de ácaros y colémbolos.

A la inversa, al mismo tiempo era suficiente para volver a transformar la estructura compacta de la tierra de pastos en una altamente porosa marco de galerías interconectadas.

En este último caso y para los 5 cm superiores del suelo, el tiempo necesario para destruir totalmente los elencos de *P. corethrurus* es más de 1 año. Se detecta que la porosidad sigue siendo inferior en superficie, en la interfase suelo-atmósfera, probablemente a causa de la secuencia de humectación y secado en esta capa.

a) Estructuras agregacionales construidas por lombrices de tierra y enquitreidos

La abundancia y la biomasa de las poblaciones de lombrices y enquitreidos, permite ver en las estructuras de las formas de humus, dos etapas pioneras que difieren tanto cuali como cuantitativamente, aunque haya poblaciones similares de enquitreidos y lombrices.

Guenata, et al., (2000) atribuyen que las diferencias en la estructura se deben principalmente a factores litológicos. Con periodos de evolución más largos, los factores litológicos dejan de afectar al tipo de forma de humus, pero si afectan a la tasa de formación de la estructura y su abundancia y biomasa responden a unos parámetros generales para los ecosistemas forestales (*Edwards y Bohlen, 1996; Lee, 1985; Makeschin, 1997*).

Así, lo que realmente se mantiene es la biomasa, en función del tamaño corporal y número de individuos. Las especies epigeas son lombrices de pequeño tamaño y están presentes en los suelos de menor grosor (10 cm). Por el contrario, las especies de gran tamaño, anécicas se encuentran en los suelos más profundos (38-50 cm).

La presencia de especies endogeas en suelos naturales puede explicarse por su tamaño corporal medio y su amplia gama ecológica (*Makeschin, 1997*). Su tamaño, la pigmentación, sistema muscular, estrategia demográfica, régimen de alimentación, resistencia a la sequía, etc. son respuestas adaptativas a las restricciones del suelo.

Las epigeas presentan estrategias típicas (bajo nivel de competencia, tasa de reproducción potencial, alta y rápida, alta capacidad de colonización) que justifican su adaptación a los cambios climáticos rápidos. Así, *Dendrobaena octaedra* y *Lumbricus rubellus* son especies propias de ambientes alpinos al ser capaces de vivir en suelos muy delgados (10 cm) bajo comunidades pioneras de sauce (*Salix eleagnos*). Este reducido espesor promueve variaciones fuertes y rápidas en la humedad y temperatura del suelo. En cambio, las lombrices anécicas son un típico ejemplo de estrategia tipo K (de crecimiento lento con baja fecundidad y las tasas de mortalidad, capacidad de colonización medio), adaptadas a las condiciones de suelos más profundos con textura limosa. Las especies epigeas y anécicas son detritófagas (se alimentan de la hojarasca, lo que conlleva competencia en suelos ya desarrollados, y la *Lumbricus terrestres* podría desplazar a las demás), mientras que las especies endógeas son geófagas (alimentación en suelo mineral rico en MO y raíces en descomposición).

Pero la participación de lombrices de tierra y enquitreidos en la formación del humus y en las estructuras agregacionales asociadas tiene una gran importancia (*Bouch, 1997; Lavelle, 1981*).

En los primeros estadios evolutivos, cuando más actividad tienen las lombrices de tierra y los enquitreidos, mas rápidamente cambia la estructura del humus, cualitativa (naturaleza y estabilidad de los agregados) y cuantitativamente (grado de agregación). Así, en el primer momento, el nivel de agregación de los macro-agregados formados por las lombrices de tierra era mucho más bajo y contenía menos agua, siendo conocidos como los más estables (Oades,

1993; Toutain et al., 1983). Pero los microagregados (<0,25 mm) que contienen son bolitas fecales de enquitreidos, más abundantes e inestables (Dawod y FitzPatrick, 1993); Toutain et al., 1983). Al parecer, las diferentes proporciones de macro y microagregados en las formas de humus en las fases iniciales, podrían relacionarse con diferentes mezclas de poblaciones de lombrices de tierra y enquitreidos, dado que existe conexión espacial entre sus dos biotopos.

Las diferencias estructurales se atribuyen a la composición fisicoquímica del depósito aluvial parental que en este caso es menos favorable a la formación de una estructura (matriz mineral de arena con un baja contenido arcilla y de hierro) (Fig. 7.35).

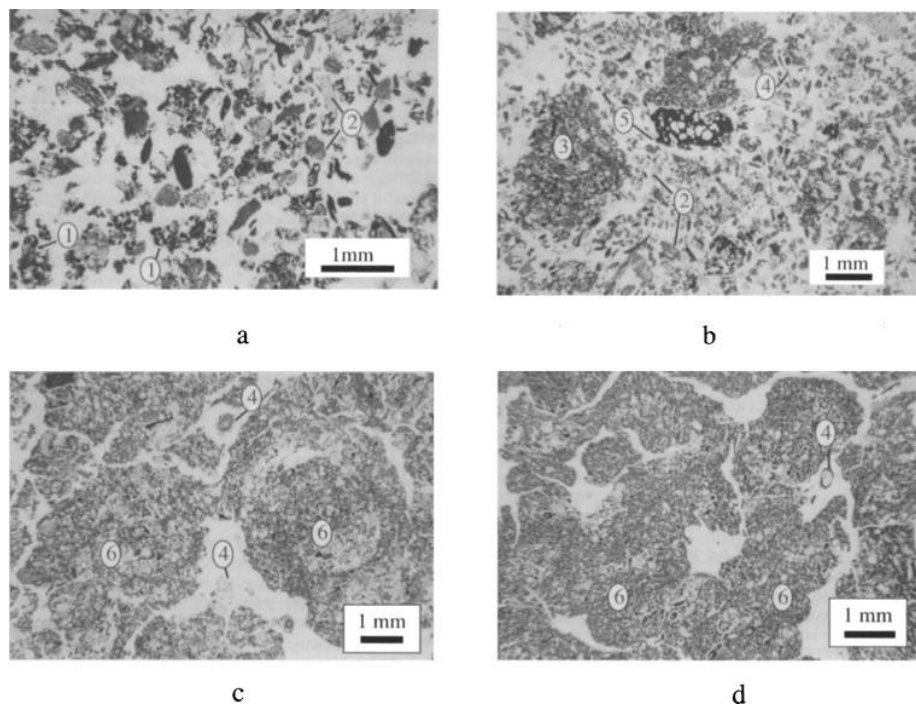


Fig. 7.35 Láminas finas del horizonte órgano-mineral en 4 fases de evolución de un suelo cálcico aluvial. 1, pellet fecal producido por *Enchytraeid*; 2, gránulos de mineral; 3, agregado organomineral (lombriz); 4, de la raíz; 5, pellet fecal producida por colémbolos; 6, aglomerado de agregados órgano-minerales (aglomerado de lombriz de tierra). (Dawod y FitzPatrick, 1993)

Según Oades (1993) la textura del suelo (en particular, el contenido de arcilla) constituye un factor abiótico que influye en la formación y la estabilización de la estructura. Cuando el contenido de arcilla es inferior a un nivel umbral de 150 g.kg^{-1} , la formación de la estructura del suelo depende enteramente de factores bióticos. Toutain (1987) también demostraron que la composición de la roca madre (elementos filíticos, calcio y hierro) influye en la morfología, la biología funcional, y el tipo de formas de humus.

En consecuencia, la comparación de la génesis de las dos etapas iniciales de la forma de humus muestra que:

- en entornos calcáreos, las diferencias en la forma y estructura del humus se deben a factores litológicos principalmente;
- los agentes biológicos (lombrices de tierra y enquitreidos) producen diferentes tipos de estructura.

Pasado un cierto tiempo, la estructura del humus se mantiene, aunque transcurran largos periodos de evolución. Según Lavelle et al. (1989), las diferente categorías ecológicas pueden afectar en gran medida la estructura del suelo.

Distintos autores han descrito estructuras biológicas en el suelo (Brewer, 1964; Jongerius y

Heintzberger, 1975; Bal, 1982; Eschenbrenner, 1988; Fitzpatrick, 1990; Kooistra, 1991). En sus trabajos se distinguen distintos tipos de estructuras agregacionales biológicas en base a su morfología (que es atribuible a ciertos grupos de fauna).

Su espacio poral se asocia a esta actividad biológica y se compone de dos tipos de huecos interagregacionales que puede variar para una misma agrupación biológica dependiendo de las condiciones ambientales. Pero las galerías, dependen de la actividad del animal.

El tamaño y la forma son factores específicos de cada grupo faunístico.

En las actividades de las lombrices de tierra influyen propiedades físicas del suelo, es decir, la agregación y la porosidad (Lee, 1985). Las lombrices de tierra anécicas contribuyen a la agregación del suelo principalmente a través de la acumulación de mudas, aunque en sus galerías, las lombrices también pueden contribuir a la estabilidad de los agregados (Edwards y Bohlen, 1996; Lavelle et al., 1997), dependiendo, claro está, de la composición mineralógica en la que se encuentre la galería o nicho (Figs. 7.36).



Fig.7.36 Lombriz de tierra de cuerpo cilíndrico, sin extremidades. Tamaño entre 10 y 35 cm. Vive 6 años. Con un peso que ronda los 11 g en los de talla media. Con cuerpo segmentado en anillos En el primero se sitúa la boca, con la que escavan y procesan la tierra y el material orgánico en descomposición, que se elimina por el ano tras pasar por el sistema digestivo que recorre todo su cuerpo (Andrew Williams).



Fig. 7.37 Enquitréido: En la naturaleza estos pequeños gusanos blancos viven en el suelo o en plantas en estado de descomposición (madera seca, hojas muertas, etc...). Alcanzan hasta los 2-4 cm de longitud y son un buen alimento complementario para peces jóvenes y adultos (aquasfera.org).

La actividad de los Enquitréidos no era relevante. (Fig. 7.37). La semejanza de la estructura durante los últimos periodos de la humificación podría explicarse en parte debido a que estas tres etapas se formaron a partir de materiales parentales similares. Sin embargo, otros factores pueden también haber interferido con el proceso de formación de la estructura, por ejemplo, bioturbación, decarbonatación y la vegetación. Además, otros agentes biológicos (vegetación, raíces, microorganismos y hongos, etc.) tienen un papel en la estabilización de la estructura del suelo (Oades, 1993). A diferencia de bolitas fecales holorgánicas, los complejos son estables durante periodos mayores que van de meses a décadas (Edwards y Bohlen 1996).

No todas las especies de lombrices de tierra son igualmente eficientes en la producción de agregados; el grado de estabilidad de sus mudas depende en gran manera tanto de la comida como de su comportamiento (Edwards y Bohlen, 1996). Las lombrices epigeas no son capaces de penetrar el suelo a causa de un sistema muscular débil y, por consiguiente, no tienen efecto sobre la estructura del suelo, restringiéndose a la capa de hojarasca, y no ingieren cantidades significativas del suelo mineral, lo que lleva a producir pellets fecales holoorgánicos lo que les permite ser considerados como transformadores de necromasa vegetal.

Las lombrices anécicas como *Lumbricus terrestris* y endogeas como *Nicodrilus nocturnus*, mezclan la hojarasca con el suelo de los horizontes superiores y por lo tanto participan activamente en el proceso de bioturbación. Lombrices de tierra endógeas (con sistema muscular

fuerte para la excavación del suelo) viven y se alimentan de suelo. Afectan especialmente a la estructura del suelo mediante la promoción de macro-agregación, es decir, la combinación de partículas de suelo con compuestos de estructura estable (Lavelle, et al., 1989).

La abundancia de enquitreidos se ve afectada por condiciones desfavorables para el desarrollo como tensiones de agua debido a inundaciones o a sequía, la textura del suelo, el alto valor del pH, o la competencia potencial con las lombrices de tierra. Su consideración como "ingenieros del ecosistema" por su capacidad para alterar las propiedades físicas del suelo, cavando el suelo, pero en rango menor, por su tamaño, que las lombrices de tierra (Lavelle, 1997). Por lo tanto, la distribución de las lombrices de tierra y enquitreidos explica los procesos biológicos que juegan un importante papel en la formación de la estructura del suelo. Por ello su comportamiento como generador de estructuras agregacionales es dependiente del tipo de suelo.

Y estos hechos se acentúan en los agrosistemas, donde la intensificación de las actividades antrópicas (labranza, uso de fertilizantes minerales, etc.) conduce a un deterioro de las características estructurales y biológicas naturales (Edwards, 1984; Lee, 1985) afectando negativamente a la biodiversidad, de lombrices de tierra y de otras muchas comunidades de invertebrados (Lee et al., 1991; Lavelle, 1997). Sin embargo, hay una falta de percepción de esta información para caracterizar adecuadamente su papel funcional en los procesos del edafosistema, tales como la pérdida, la descomposición de los residuos orgánicos, y el mantenimiento de la estructura del suelo y el secuestro de carbono en el suelo.

Un nuevo aspecto se centra en la predación de bacterias a la que se rinden las lombrices de tierra y enquitreidos (Doubt et al., 1998) y que puede llegar a ser selectiva. Aira et al. (2006) demostraron que la actividad de la biomasa microbiana y la eficacia de la aplicación de purines de cerdo se reducía significativamente por el tránsito por el intestino de las especies epigeas de *Eudrilus eugeniae*. Parece que *E. eugeniae* es capaz de digerir microorganismos presentes en el purín de cerdo (Aira et al., 2006).

Los efectos de las lombrices de tierra sobre los microorganismos dependen del tipo de fuente de alimento, la disponibilidad y las especies de lombrices de tierra implicados (Flegel et al., 2000; Tiunov et al., 2000). McLean et al. (2006) encontraron que las lombrices invasoras disminuyeron la biomasa microbiana en suelos superficiales con un alto contenido de C orgánico y aumentaron la biomasa microbiana en los suelos minerales subyacentes. Zhang et al. (2000) encontraron que un gran número de lombrices de tierra anécica *Metaphire Guillelmi* disminuyeron biomasa microbiana C, N y P después de 24 h, concluyendo de esta manera que las lombrices utilizan microorganismos como fuente de alimento secundario.

Devliegher et al. (1997) hicieron un intento de distinguir entre procesos de enriquecimiento en nutrientes asociados con la incorporación OM y procesos intestinales asociados con el paso del suelo y OM a través del intestino de *Lumbricus terrestris*. Llegaron a la conclusión de enriquecimiento en nutrientes pero no desgranaron que los procesos asociados eran responsables del aumento de la biomasa y actividad microbiana por la presencia de *L. terrestris*. Mientras tanto, las lombrices de tierra endógeas pueden transportar restos orgánicos frescos de la superficie del suelo hasta las galerías donde se mezcla con el suelo mineral.

Contenido en MO y materiales minerales de las heces de las lombrices:

La fuerte concentración de C orgánico y de elementos minerales que se registra en las heces de las lombrices de tierra, es común a numerosas especies de oligoquetos que producen los terrículos sobre la superficie del suelo (Lee, 1985).

Este resultado corroborado por observaciones hechas en las heces de *M. carimaguensis* (Rangel et al, 1999), se explica por los hábitos alimenticios de estas especies.

Según Jiménez et al (1998), *Andiodrilus sp* y *M. carimaguensis* pertenecen, respectivamente a las siguientes categorías ecológicas: endogea polihúmica (según Lavelle, 1979) y anécica Bouché, 1977), respectivamente, en las cuales las lombrices tienen la particularidad de ingerir, de modo selectivo, un sustrato más rico en MO que el del suelos circundante (suelo orgánico o materia vegetal y fresca o ambos).

Tamaño y estabilidad de los agregados de lombrices.

Los turrículos de *M. carimaguensis* y *Andiodrilus sp.* son, comparados con el suelo circundante, estructuras compactas constituidas por agregados de gran tamaño, que corresponden al tipo globular descrito por Lee, (1985). Estos agregados tienen una estabilidad equivalente o inferior a la de los agregados del suelo, un resultado sorprendente porque los turrículos de las lombrices de tierra aún son más estables que los agregados de suelo, de tamaño comparable (Lee, 1985).

Las deyecciones de las lombrices de tierra adquieren estabilidad estructural en el curso de su envejecimiento (Blanchard et al., 1993; Hindell et al, 1997a, 1997b; Marinissen, 1990), probablemente por la acción conjunta de los siguientes procesos:

- **Procesos físicos**, como el endurecimiento de las heces a una humedad constante o bajo el efecto de la alternancia de fases húmedas y secas (Hindell, et al, 1997b; Marinissen, 1990).
- **Procesos biológicos**, como el desarrollo de hongos sobre la superficie de los agregados, o la producción de polisacáridos de origen microbiano (Marinissen, 1990; Shipitalo y Pretz, 1989; Tinsdall, 1994).

Los **carbohidratos hidrosolubles** se consideran componentes importantes en los mecanismos de estabilización de los agregados del suelo (Gijtsmen y Thomas, 1996), Entre los carbohidratos implicados en la agregación están los que representan una fracción específica e importante que se deriva del metabolismo microbiano y, quizás de algún tejido vegetal (Haynes y Swift, 1990; Tisdall, 1991,1994). Sin embargo los resultados de este estudio no muestran ninguna correlación entre la estabilidad agregacional de los agregados (Gijtsmen y Thomas, 1996) sino que hay otros mecanismos implicados incluso algunos de carácter físicos. Por ejemplo el endurecimiento de las estructuras a causa de la variación de humedad podría desempeñar un papel importante en la superficie del suelo (Hindell et al, 1997b; Marinissen, 1990).

Significación funcional de las bioestructuras biogénicas

Grupos de **estructuras biogénicas** enumeradas en este estudio con las características del suelo circundante, permite clasificarlas en tres grupos:

Estructuras más compactas que el suelo, enriquecidas con C orgánico y elementos minerales, y constituidas por agregados de mayor tamaño. Son turrículos de tipo globular construidos por lombrices.

Estructuras de mínima compactación (formadas con suelo de las capas más profundas) de tipo granular, cuyo contenido en C orgánico es inferior al del suelo superficial; su concentración en elementos minerales es, en general, inferior o equivalente a la de dicho suelo, y están constituidas por agregados muy estables de pequeño tamaño.

La naturaleza de dichas estructuras puede considerarse como el reflejo de ciertos atributos

funcionales de las especies que las construyen (Lavelle, 1996).

Las estructuras compactas, ricas en MO (turrículos de lombrices)

El análisis multivariante reflejó la gran diversidad de estructuras producidas sobre la superficie y la complejidad de una clasificación funcional de los organismos, la cual tendría en cuenta a un mismo tiempo las diferentes funciones manifestadas por estas estructuras.

Este estudio se ha limitado a describir las estructuras superficiales producidas por los ingenieros ecológicos. La tipología en el presentada no ha considerado, en realidad, un gran número de estructuras producidas en el interior del suelo. Son numerosos los invertebrados del suelo capaces de producir estructuras endogeas (nidos, galerías, agregados) que pueden influir de manera específica en los procesos del suelo. *Carimagua* de gran tamaño y otras especies de tamaño mediano como *Glossodrilus sp* pertenecen al grupo de ingenieros que producen estructuras granulares muy poco compactas. Ahora bien, dado que los turrículos de estas lombrices de tierra pueden ser más ricos en MO que el material empleado en los hormigueros y en las placas de las termitas, hay que establecer una nueva categoría constituida por ingenieros que producen estructuras muy poco compactas, granulares y ricas en MO.

Duboisset 1995. verifica en suelos de Yurimaguas, Perú, que la actividad de la misma lombriz *P. corethrurus*. puede tener efecto positivo (cuando se implanta) o negativo (cuando se hace dominante y elimina la pirámide trófica de consumidores) en el mismo suelo. Cuando esto ocurre, se provoca ausencia de adiciones orgánicas de buena calidad, con lo que aumenta la compactación del suelo. Cuando están presentes de residuos de cultivos y leguminosas en forma de mulching, la actividad de la lombriz de tierra produce una disminución de la densidad del suelo y especialmente una transformación de la distribución del tamaño de poro, con desarrollo de una macroporosidad inter agregacional.

La actividad de las lombrices de tierra en las dehesas de la Amazonia central puede ser positiva si los otros grupos de la macrofauna permanecen presentes. Tan pronto como *P. corethrurus* se convierte en dominante y los otros grupos de la fauna y la descompactación desaparecen, comenzando una actividad de compactación que finaliza en la formación de una capa superficial masiva (*Duboisset 1995, Barros et al. (2001)*).

En el suelo también aparecen agregados redondeados de 2-8 mm de diámetro, color café, a veces más oscuros que la matriz del suelo.

Proceden principalmente de las deyecciones de lombrices de tierra y enquitréidos. Los huecos asociados están formados mayormente por galerías alargadas o redondeadas de 2,5-10 mm, que pueden estar parcial o totalmente vacías, y que las lombrices las llenan con sus mudas y deyecciones. Las galerías son verticales u horizontales, dependiendo de las especies de gusanos, su clase ecológica y las condiciones ambientales (Fig.7.38)

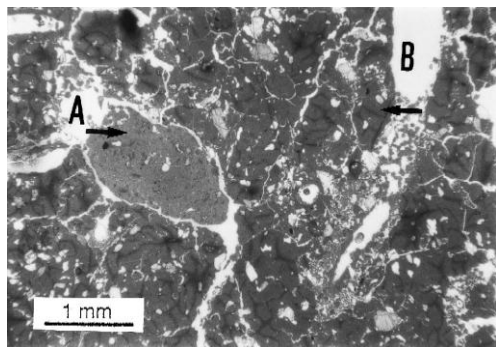


Fig. 7.38 Deyección de Lombriz bajo luz polarizada plana.

*A. Gran deyección cilíndrica de color claro;
B. pequeños restos redondeados de color oscuro
Barros et al. (2001).*

La abundancia y distribución espacial de los distintos tipos de bioestructuras depende de cada lugar. Pero el diámetro ponderado medio (DPM) de los agregados de origen biológico, depende en exclusiva de la especie que lo genera.

Modificación de las Propiedades físicas

La densidad aparente (DA) de las estructuras biogénicas varía mucho según la especie de invertebrado considerada. Las lombrices de tierra, por ejemplo producen turrículos compactos cuya DA es superior a $1,30 \text{ g/cm}^3$, es decir, de un 10% a un 20% superior a la del estrato del suelo de la misma sabana.

La distribución en clases de tamaño de las estructuras “bioformados” es muy diferente. Los turrículos de las lombrices y los de los termiteros están constituidos principalmente (en más del 50%) por agregados superiores a 5 mm, mientras que los de las placas de las termitas y los hormigueros están exclusivamente constituidos por agregados de tamaño inferior a 5 mm.

En comparación con los agregados del suelo de la sabana, el DPM aumenta en los turrículos de las lombrices y en los termiteros (de +12,9 % a 51 % en *Andiodrilus* sp y en *M. carimaguensis* respectivamente, y se reduce en los hormigueros y en las placas de las termitas desde -79,5% en *Odontomechus* sp a 97,0% en *Pheidole* sp 1.

La EAA de los hormigueros y de los termiteros fue del 75% bajo las condiciones de la prueba efectuada. Este valor es comparable (o superior) al de los agregados del suelo de tamaño equivalente: va de -4,8 % a 25,0 % en *Trachymymex* sp y en *Spinitermes* sp., respectivamente.

Los agregados de los turrículos de *Andiodrilus* sp presentan una **estabilidad al agua** muy inferior a la de otras estructuras del suelo circundante (-64,2%). No aparece correlación alguna significativa entre la estabilidad estructural de los agregados producidos por los organismos ingenieros y la concentración de carbohidratos solubles. La representación de los objetos sobre el eje 1 muestra una notoria oposición en los casos siguientes:

- (a) Entre los hormigueros y las placas de termitas
- (b) Entre los termiteros y las placas de turrículos de las lombrices.

Propiedades químicas

Los turrículos de **las lombrices y los termiteros** presentan, por lo general, contenidos de C orgánico y de elementos minerales que superan a los del epipedón de la sabana (+8,6% y +248,3 mg de C orgánico) en los turrículos de *Andiodrilus* sp y en los domos de *Microcerotermes* sp respectivamente.

El pH aumentó igualmente, mientras que la concentración de Al disminuye en forma significativa.

En el caso de especies endógeas tropicales, se ha demostrado que la mezcla de agua y mucus intestinales fácilmente asimilables con el suelo ingerido, estimula rápidamente la actividad microbiana.

En la segunda mitad del intestino de la lombriz, aquel mucus se habrá metabolizado casi completamente (y sustituido por el suyo propio) y los microorganismos comienzan a degradar la SOM transformándola en OM asimilable tanto para el hospedador como para los microorganismos hospedados. Estas interacciones entre las lombrices de tierra y los microorganismos se producen en varias escalas espaciales en la drilosfera (*Brown et al., 2004*).

El concepto drilosfera fue desarrollado por Bouché (1972), para describir la zona de 2 mm de espesor en las paredes de la galería de las lombrices. Lavelle (1997) completó su significado incluyendo con las comunidades de lombrices, el contenido del tubo digestivo, sus mudas y todas las poblaciones microbianas y de invertebrados. Hasta el 60% de las pérdidas de C de las lombrices de tierra durante su vida útil puede estar en la forma de la secreción de mucus, y esto C orgánico soluble es un importante estimulante microbiano en el drilosfera (Brown et al., 2004).

b) Estructuras agregacionales construidas por las Hormigas

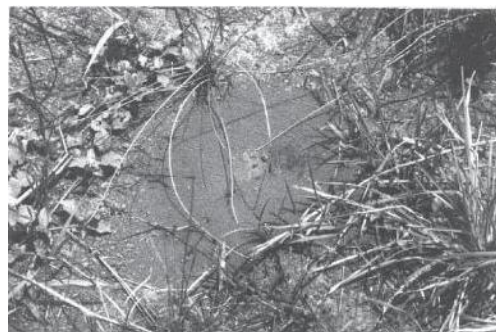
La estabilidad de los agregados producidos por la actividad de las hormigas, apenas ha atraído la atención de la mayoría de los biólogos (*Lobry-de-Bruyn y Concacher, 1990, Folgarait, 1998*). Los domos epigeos, generalmente de color amarillo claro producidos por las hormigas provienen de

los horizontes inferiores del perfil, y sus agregados son transportados a la superficie, donde se acumulan poco a poco. Representan una medida de la excavación de los espacios subterráneos del nido. (Elmes, 1991; Petal, 1978).

En general están constituidos por agregados libres y una vez transportados a la superficie apilados simplemente, los unos sobre los otros (Fig. 7.39). El tamaño medio de los agregados es proporcional al de las mandíbulas de las hormigas que los transportan (Weber, 1979) y su estabilidad estructural es comparable a la de los agregados de tamaño similar del suelo superficial. Los agregados no están cementados por ningún pegamento orgánico, que les daría estructura de tipo granular, ni están unidos entre sí.



Montículo epigeo y entrada a una colonia de hormigas *Trachymyrmex*



Montículo epigeo y entrada a una colonia de hormigas *Camponotus*

Fig. 7.39 Montículos formados por distintas especies de hormigas. Barros et al. (2001).

Su contenido en C y en elementos minerales es reflejo de cómo son los horizontes donde se ubica el hormiguero. Las paredes del hormiguero no están enriquecidas en MO con bases intercambiables a pesar de lo que indican (Lee y Wood, 1971; Lobry-de-Bruyn y Concacher, 1995). Producen estructuras menos compactas que el suelo circundante, por la presencia de los numerosos espacios que los separan, lo que explica la baja densidad aparente de las estructuras formadas, igual o inferior a $0,90 \text{ g/cm}^3$. Las estructuras que producen hormigas son de pequeño tamaño y de mínima compactación, construidas por microagregados muy estables (son los hormigueros) (Fig. 7.39).

c) Estructuras agregacionales construidas por las Termitas

Termitas y lombrices producen bioestructuras de gran tamaño que se acumulan sobre la superficie el suelo donde acumulan C orgánico e influyen en la dinámica de la MO y en la tasa de liberación de nutrientes asimilables por las plantas (Black y Okwakol, 1997; Lavelle et al, 1999; Lobry-de-Bruyn y Concacher, 1990).

Las bolas fecales depositadas por las **termitas** están constituidas por agregados órgano-minerales de tamaño inferior a los que producen las lombrices de tierra (Garnier-Sillam, 1991). Usan estas bolas, junto con sus secreciones salivares para cementar las partículas de suelo en la edificación de las paredes del termitero. Durante este proceso, la porosidad del suelo disminuye y el material reorganizado es mucho más compacto que el suelo original (Lal, 1988; Lobry-de-Bruyn y Concacher, 1990).

En general las estructuras que forman son menos compactas que el suelo circundante, y más ricas en MO, con una densidad aparente inferior a $0,90 \text{ g/cm}^3$. De 60 a 500 mm de diámetro, contienen agregados redondeados, de color marrón oscuro o del mismo color de la matriz. Corresponden principalmente a pellets de termitas. Llevan asociados huecos que se forman esencialmente a partir de cavidades alargadas o cavidades de embalaje de unos pocos mm. o por canales interconectados. La porosidad es inter-agregacional, se forma a partir del empaquetamiento que genera huecos poli cóncavos. A menudo, las termitas se instalan en las antiguas galerías de lombrices, que se llenan con sus bolitas (Fig. 7.40).

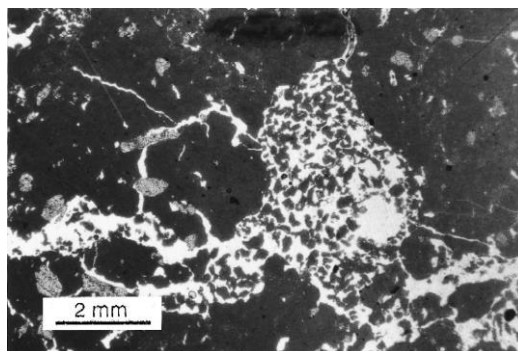


Fig. 7.40 Microagregados (pequeños pellets) transportados por termitas a una galería. Imagen obtenida con luz polarizada. (Lee y Foster, 1991)

Las termitas construyen sus **estructuras** utilizando generalmente suelo, que cementa con cantidades variables de secreciones salivares y excrementos ricos en celulosa predigerida (Kooyman y Onck, 1987; Lee y Foster, 1991; Lee y Wood, 1971; Wood y Sands, 1978).

Generan tres tipos de domos epigeos, y la abundancia de celulosas y mucoproteinas en las heces explica las diferencias en la concentración de C y de elementos minerales observados en sus estructuras y entre los termiteros y el suelo (Black y Okwakol, 1977; Lee y Wood, 1971; Lobry-de-Bruyn y Conacher, 1990; Wood y Sands, 1978).

Uno de estos tipos parece construido con una pasta acartonada rica en C (*Microcerotermes sp.*). Los turrículos de los termiteros están constituidos principalmente (más del 50%) por agregados superiores a 5 mm (Fig. 7.41).



Fig. 7.41 Montículo epigeo y entrada a una colonia de termitas *Velocitermes sp* y otra de *Spinitermes* (Lee y Foster, 1991)

Los otros dos, (Fig. 7.42 y 7.43) con una mezcla órgano-mineral, forman las placas de los termiteros, de mínima compactación, constituidas exclusivamente por microagregados de tamaño < 5 mm, muy estables y de tamaño pequeño (placas epigeas de *Ruptitermes sp.*). Las paredes y los tabiques de las galerías de *Ruptitermes sp* recubren los accesos hacia las fuentes de alimentación, posiblemente como protector frente al calor, a los depredadores y a los competidores (Kooyman y Onck, 1987).



Fig.7.42. Terrículos de *M. carimaguensis* (Kooyman y Onck, 1987)



Fig.7.43. Placas de *Ruoptitermes sp.* y turrículos de *Andiodrilus sp* (Kooyman y Onck, 1987)

Las numerosas galerías de los termiteros los convertían en estructuras muy cavernosas, lo que explica la baja densidad aparente observada en ellos. Estas placas de termitero, que son la estructura de sus paredes, se conforman apenas sin compactación, son granulares y pobres en MO. Cuando se golpean, se fragmentan en macroagregados de tamaño importante, como ocurre con el impacto de las gotas de lluvia, los que conduce a una lenta redistribución de los macroagregados en la superficie del suelo (Fig. 7.44 y 7.45). Estos agregados son muy estables. Lo que permiten pensar que los importantes efectos que tales procesos ejercen sobre la estabilidad del suelo, son significativos a escala de espacio temporal (Garnier-de-Bruyn y Conacher, 1990).



Fig. 7.44. Terrículos de *M. carimaguensis*, parcialmente fragmentados en agregados libres, que se esparcen sobre la superficie del suelo (Garnier-de-Bruyn y Conacher, 1990)



Fig.7.45. Desagregación y fragmentación total de un montículo epigeo de *Spinitermes sp* y dispersión de los agregados libres en la superficie del suelo (Garnier-de-Bruyn y Conacher, 1990).

7.2.2.3. Estructuras biogénicas y agregacionales construidas por la meso/micro fauna: artrópodos, ácaros y colémbolos

En comparación con grupos de mayor tamaño, la participación de la mesofauna en las propiedades del suelo es menos evidente, debido a su reducido tamaño.

Actúan en dos de los tres grandes niveles de organización de la red alimentaria del suelo:

- Como transformadores de residuos vegetales o ingenieros del ecosistema, actúan sobre los fragmentos de la cama de hojarasca o conminuta, y humedecen los restos vegetales ingeridos, que se depositan y conforman sus heces para su posterior descomposición por microorganismos, fomentando su crecimiento y la dispersión de las poblaciones microbianas.
- Como formadores responsables de estructura y porosidad del suelo, no se consideran por su baja actividad en la excavación y construcción de túneles, ya que son muy

pequeños para mover muchas partículas de suelo (Oades, 1993; Blair et al, 1996; Larink, 1997). Sin embargo, algunas especies pueden construir microtúneles en el suelo y ser muy importantes en la creación de bioporos y formación de microagregados gracias a sus heces, favoreciendo la estabilización del suelo al mejorar su microestructura (Primavesi, 1982; Blair et al, 1996; Larink, 1997; Rusek, 1998; Bracho et al., 1999).

Los Artrópodos procesan grandes insumos anuales de arena (hasta un 60% por las termitas). Los restos, de materia vegetal triturada, presentes en sus heces alcanza una superficie expuesta aún mas al ataque de los microorganismos, facilitando su degradación y mineralización, generando nutrientes, y liberando formas disponibles de los inorgánicos (Tabla 7.1).

De esta forma, como “**ingenieros ecosistémicos**”, los componentes de la mesofauna alteran la estructura del suelo, modificando la composición orgánica y mineral y la hidrología. En su conjunto, ácaros y colémbolos suman el 90-95% de los componentes de la mesofauna. La movilidad de los microartrópodos les permite asentarse entre poros, grietas e interfases del mantillo y del suelo. (Wurst et al., 2012) donde desarrollan un gran impacto sobre residuos orgánicos, descomponedores microbianos, nematodos, restos de raíces y hongos patógenos (Kaneda y Kaneko, 2008). Jordana (1996), hechos que les señalan como fragmentadores de materiales finos y como constituyentes del sistema de inoculación y transporte de hongos sobre la MO.

Tabla 7.1 Abundancia aproximada ($n^{\circ} m^{-2}$ de artrópodos hemi- y euedaficos en distintos suelos (Swift, et al., 1979; Curry, 1994; Ward, 2007; Athias, et al., 1975; Tanaka, et al., 1978; Francoeur,1983; Hågvar, y Protura, 1997; Olechowicz, 2004; Kevan, 2005; De Morais, y da Silva, 2009; Finér, et al., 2013).

Tamaño corporal	Taxon	Tipo de suelo					
		Tundra (ártico alpino)	Mor (bosque boreal)	Mull (bosque templado)	Pradera templada herbáceas	Savanna Tropical	Bosque Tropical
Mesofauna	Microarthropoda	100.000	400.000	40.000	25.000	2.000	15.000
	Symphyla	0	3.000	600	1.000	2.000	800
Macrofauna	Diplopoda/Isopoda	0	500	1000	500	<1	400
	Formicidae	0	50	3.000	1.000	2.000	800
	Isoptera	0	0	1.000	1.000	4.000	5.000

El hábitat de los artrópodos puede participar en la conformación y mantenimiento de la red subterránea de túneles y galerías que componen termitas y hormigueros, en donde mejoran la porosidad del suelo proporcionando una adecuada capacidad de aireación y de retención de agua por debajo del suelo, facilitando la penetración de las raíces, y previniendo el efecto de las costras superficiales. Además, las termitas y las hormigas mueven las partículas fecales de los artrópodos desde los horizontes inferiores a la superficie incorporando a las suyas, la mezcla de las fracciones orgánicas y minerales del suelo generados por los artrópodos. Estas últimas heces (artropodiales) son la base para la formación de agregados del suelo y humus, que estabilizan físicamente el suelo y aumentar su capacidad para almacenar agua y nutrientes.

Las heces de artrópodos en general juegan un papel más importante en la formación de los tipos moder y mor de humus (Van der Drift, 1951; Kubierna, 1955) y en la formación de suelos primitivos (rendzinas, rankers) (Rusek, 1975). Sin embargo, aunque las lombrices de tierra en general, se consideran predominantes en el desarrollo de suelos de tipo mull (Bardgett, 2005), artrópodos, tales como los milpiés, también contribuyen sustancialmente a las formaciones tipo moder (Romell, 1935; Eaton, 1943). Por el contrario, se cree que la falta de milpiés y de lombrices de tierra en los suelos de los bosques de coníferas, es una de las principales razones de la lenta descomposición de hojas de pino en los mor (Hopkin y Read, 1992).

El volumen de las heces con el que contribuye es considerable. Por ejemplo, las poblaciones de colémbolos, a densidades típicas de los suelos forestales, se estimaron para producir alrededor de 175 cc de bolitas fecales m⁻² año (Schaller, 1949), lo que equivale a la formación de una capa de suelo de aproximadamente 0,2 mm de profundidad (Cragg, 1961). La producción de bolitas fecales por isópodos del desierto (*Hemilepistus reaumuri*) oscila entre 2 y 41 g.m⁻².año⁻¹, dependiendo de las condiciones del sitio (principalmente en régimen de humedad), que posteriormente se redistribuyen y se mezcla con el suelo cuando llueve (Yair, y Rutin, 1981). Striganova, 1971 estima que el consumo anual de los milpiés de restos vegetales en el bosque daría lugar a la deposición de una capa de partículas fecales de 0,5-1 cm de espesor sobre la superficie del suelo. Entre rocas, los milpiés (*Glomeridae*) pueden ser el eslabón necesario en el proceso de sucesión por el consumo de los detritus que se acumula en las grietas y depositar allí sus excrementos, proporcionando un sustrato favorable para la colonización de plantas superiores (Kühmelt, 1976).

Los **ácaros** del suelo: viven en poros llenos de aire y en capas del mantillo y pueden encontrarse en diferentes niveles tróficos: herbívoros (que se alimentan de plantas o algas), bacteriófagos, fungívoros, saprófagos y predadores (Wurst et al., 2012).

Los ácaros **Oribátidos** en su mayoría saprófagos son numéricamente dominantes en los horizontes orgánicos de la mayoría de los suelos; también lo son por número de especies. (Karyanto et al., 2012). Su gran capacidad de adaptación a la alimentación, fomenta una variada composición de sus heces, y aunque sean principalmente microfitófagos, también pueden regular poblaciones fúngicas y bacterianas (Iturrondobeitia et al. 2004). Sus heces proporcionan una amplia superficie para la descomposición primaria que realizan los hongos y bacterias y, a su vez, constituyen un componente integral de la estructura del suelo al crear bioporos que contribuyen a la aireación del suelo. De esta manera, los Oribátidos promueven la humificación por diseminación de la microflora descompuesta. Además, después de muertos, se convierten en un residuo nitrogenado importante (Iturrondobeitia, 2004; Karyanto et al., 2012).

Los ácaros del orden **Mesostigmata**, en su mayoría son depredadores de pequeños artrópodos y nematodos del suelo, aunque algunos son simbioses de mamíferos, aves, reptiles o artrópodos. A veces forrajean entre hongos y algas polen o néctar, y los menos actúan como predadores de nematodos vivos. Este grupo puede encontrarse asociado con suelo, mantillo, madera en descomposición, compost, abonos y detritos de plantas y animales (Karyanto et al., 2012).

Los ácaros **Astigmata** se pueden encontrar en troncos en descomposición, cuerpos fructíferos de hongos, estiércol, carroña, flujos de savia. Algunos se han adaptado para consumir semillas y otros tejidos especializados de las plantas como bulbos o tubérculos (Krantz y Walter, 2009).

Los ácaros **Prostigmata**, pueden vivir en la superficie exterior del suelo o en musgos, humus y excrementos de los animales o en las partes altas de las plantas. Pueden tener hábito fitófago, parásito o depredador (Iraola, 2001).

Los Colémbolos presentan un conjunto de caracteres con una identidad particular entre los artrópodos primitivos (Arbea y Blasco, 2001) como habitantes típicos del suelo, viven en poros llenos de aire y en la capa del mantillo. Comparado con los ácaros, los colémbolos son más dependientes de altas humedades y son más restrictivos en su dieta.

A efectos tróficos los Collembola se dividen entre los que mastican su comida y los que se alimentan de fluidos (Christiansen, 1964; Poole, 1959; Macnamara, 1924). Su dieta es de considerable amplitud, incluyendo protonema de musgos, bacterias, hifas de hongos y esporas, algas, protozoos, heces de artrópodos, polen, materiales vegetales en descomposición y humus, productos almacenados y otros colémbolos (vivos o muertos) (Wurst et al, 2012). Aunque, los efectos de la depredación de colémbolos sobre comunidades de nematodos y protozoos han recibido poca atención, bajo condiciones de microcosmos se ha registrado que el número de nematodos se redujo hasta en un 90% en 24 horas cuando los colémbolos desarrollaron su actividad (Kaneda y Kaneko, 2008).



Fig. 7.46. Colémbolos atacando un resto de MO y Kaneko, 2008)

Un segundo aspecto de la actividad es conocer como los artrópodos, y en particular los colémbolos, contribuyen al mantenimiento de la fertilidad del suelo, gracias a su impacto sobre la estructura del suelo.

Todavía se está descubriendo la complejidad de las interacciones biológicas involucradas en el proceso de agregación del suelo. Esta comprensión nos puede permitir gestionarlos para beneficio del hombre, lo que contribuye a la sostenibilidad ecológica. Sin embargo, el papel de la edafo-biodiversidad del suelo en la formación de la estructura del suelo apenas comienza a ser apreciado. Más específica y comparativamente, poco se sabe sobre cómo los diferentes grupos de la biota del suelo interactúan en el complejo proceso de génesis de estructuras agregacionales en el suelo.

Bien es cierto que las hormigas y las termitas del suelo son preeminente motores en muchas regiones del mundo, y en algunos casos pueden superar las lombrices de tierra en esta capacidad. El edafoturbación resultante de sus actividades aporta cantidades sustanciales de subsuelo a la superficie, lo que aumenta el contenido mineral de la tierra vegetal y la prestación de los sitios de intercambio de iones en la zona radicular. La construcción de túneles y madrigueras por los artrópodos proporcionan canales para el paso del aire y la infiltración de agua, y también sirven para mezclar la MO en las capas superiores del suelo. Las heces de los artrópodos sirven como núcleos para la creación de los agregados del suelo, las unidades básicas de la estructura de un suelo e importante en el mantenimiento de su integridad, y son un factor significativo en la formación de humus, que contribuye a la retención de agua y nutrientes.

Dado que los colémbolos parecen ser los mayores responsables del crecimiento y la estabilidad de los macroagregados, por incremento de la resistencia de los microagregados estables al agua (Siddiky, 2011; Culliney, 2013), en suelos jerárquicamente organizados, es interesante ubicarles espacialmente:

Los agregados del suelo, o los peds, como unidades básicas de la estructura del suelo, se forman por procesos naturales, comúnmente implica la actividad de los organismos (Hole, 1981; Lynch, 1985). Las bolitas fecales, que combinan partículas minerales finas con la MO sin digerir, son la principal contribución de los invertebrados a la formación de los agregados del suelo (Rusek, 1985, Pawluk, 1985). Las sustancias mucilaginosas y los subproductos de la descomposición microbiana, se unen a las heces con otros componentes del suelo formando microestructuras estables (Oades, 1993; Harris, et al., 1966).

El humus de los suelos bien desarrollados representa una pool de macronutrientes, tales como N, P, K, Ca, y Mg, que pueden almacenarse en cantidades superiores a 1 tonelada ha⁻¹ (Weetman, G.F.; Webber, 1972). Su capacidad para desarrollar reacciones con quelantes, ayuda en la nutrición de los micronutrientes vegetales, pues actúa como un comportamiento tampón por secuestro o cesión en la solución del suelo, contra los rápidos cambios del pH, y es compatible con una gran cantidad y diversidad de microorganismos, que impulsan la actividad bacteriana de

mineralización (Burns, y Martin, 1986). Estos complejos órgano-metálicos están capacitados por ceder el catión directamente a la planta aportando su biodisponibilidad (Kühnelt, 1976). El humus resultante, es un material coloidal amorfo que contiene MO parcialmente descompuesta formada por tierra vegetal con capacidad para almacenar nutrientes (cationes) que evita su rápida lixiviación, y que por tanto, procede en gran parte de las heces de animales (Ciarkowska, 2002;- Loranger, 2003; Pawluk, 1987; Kubienna, 1955; Jackson, y Raw, 1966; Schaller, 1950; Dunger, 1958).

Las heces de Collembola y otros microartrópodos constituyen una proporción significativa del material húmico en el desarrollo de dunas de arena, y se cree que contribuyen a la duna consolidación y la estabilización mediante la unión de granos de arena en agregados más grandes (Barratt, 1962). Los pellets fecales de colémbolos se aglomeran fácilmente y forman agregados en suelos estables de agua (Siddiky, et al., 2012). Las fuerzas de cohesión entre partículas sólidas dentro de bolitas fecales contribuyen a su persistencia (Webb, 1977) lo que es fundamental para la formación y la persistencia de la microestructura de alguna ártico, alpino, y otros suelos débilmente desarrollados (van Vliet y Hendrix, 2003) y ayuda al aumento de la estabilidad estructural y la porosidad de los suelos tropicales (Garnier-Sillam, y Harry, 1995; Eschenbrenner, 1986) En las zonas de alta actividad de las termitas, estos micropeds pueden comprender 20% de la matriz del suelo (Kooyman, y Onck, 1987).

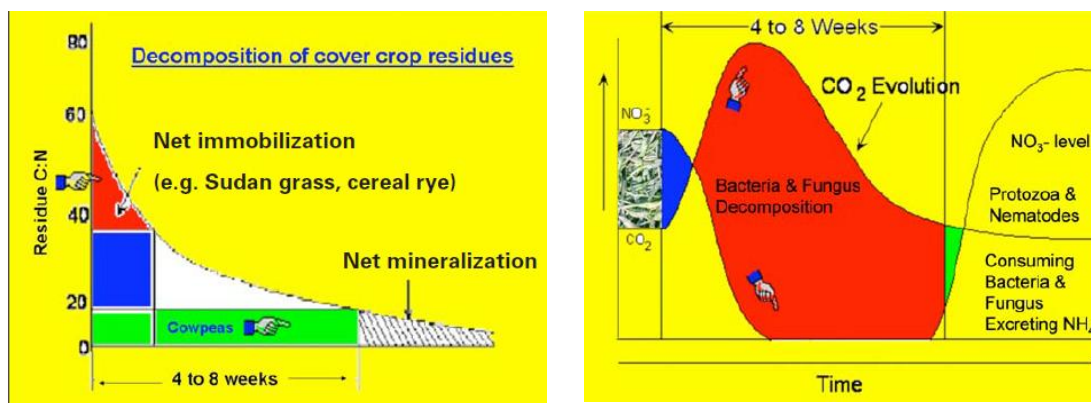
Para llegar a la conclusión de los colémbolos son importantes actúan de forma independiente, aunque no exclusiva en el proceso de formación e incremento de tamaño de los macroagregados Siddiky, et al.,(2012a y b) concluyen que:

Distintas especies de colémbolos como *Minuta Proisotoma*, *Folsomia candida* y *Sinella coeca* mejoran la agregación de un suelo jerárquicamente estructurado, de forma que su respuesta es mayor que la de los hongos micorrícicos arbusculares (HMA), e independiente de estos. Si faltan los HMA la actividad agregacional se mantiene activa (Siddiky, et al., 2012a) y si se juntan, la respuesta de los colémbolos incrementa la agregación; si solo están presentes los HMA también se produce agregación, pero ya no es aditiva. Y esto se repite en la rizosfera (Siddiky, et al., 2012b) en donde los colémbolos no predan a HMA, y si a hongos no micorrizantes, siendo su alimento preferido.

Los consumidores de raíces como ciertas larvas de coleópteros (gorgojo de la vid) además de predar a las raíces, y número de colémbolos y de HMA y en su conjunto queda afectada la estabilidad, número y el tamaño de los macroagregados.

7.2.2.4. Agregados formados por acción microbiana

Bacterias y hongos generalmente comprenden 0,90% del total de biomasa microbiana del suelo. A su actividad se le atribuye el control de los niveles de C contenido en un suelo y está determinada fundamentalmente por el equilibrio entre aportes de MO exógena, (parte aérea y de las raíces de los residuos vegetales, de exudados radiculares), y pérdidas de C debidas a la descomposición, mineralización biológica de las moléculas orgánicas (Cole, et al, 1997; Scow, 1997; Kogel-Knabner, 2002) junto con la erosión y la lixiviación. Luego la capacidad formadora de agregados por parte de los microorganismos del suelo será un equilibrio entre su actividad degradativa y biosintética, sin olvidarnos de la poderosa actividad mineralizante que ostenta la macro y microfauna (Fig. 7.47)



Descomposición de los residuos de cultivo: Residuos orgánicos con una relación C/N <20 se descomponen entre las 4 y 8 semanas, con liberación neta de N. Residuos de pasto o cereal con relación C/N >38 se descomponen lentamente (3-12 meses) con inmovilización o pérdida de N.

Residuos con relación C/N <20 se descomponen por bacterias y hongos liberando CO₂ y los protozoos y nemátodos, enquistados y lombrices de tierra consumen bacterias y hongos, excretando NH₄⁺ al suelo, útil para las plantas. Este puede convertirse en NO₃⁻ fácilmente, en el suelo, siempre que haya O₂ suficiente.

Fig. 7.47 Ritmos de descomposición de residuos orgánicos añadidos al suelo (Kogel-Knabner, 2002)

La calidad del sustrato altera las relaciones hongos/bacterianas. Sustratos de baja calidad (C/N: >38) favorecen a los hongos y de alta calidad (C/N<20) favorecen a las bacterias (Bossuyt *et al.*, 2001). Así pues, el C Orgánico captado por la biomasa microbiana se reparte entre la producción de biomasa celular microbiana, sus metabolitos de excreción, y la respiración.

El ritmo con que se acumula o disipa en el suelo, depende, en forma muy significativa, además de su predación, de un equilibrio entre la producción y la descomposición microbiana de productos, es decir:

- (1) **eficiencia del crecimiento microbiano** (MEG), la eficiencia con que se transforman los sustratos en biomasa (neobiomasa) y subproductos de bacterias y hongos a partir de nutrientes liberados en la descomposición de la necromasa y neomasa presentes.
- (2) **grado de protección de la biomasa microbiana** aportado por la estructura agregacional del suelo frente a las acciones de predación de la edafo-biota bacterívora y fungívora.
- (3) la velocidad a la que los derivados de bacterias y de hongos se descomponen tras la apoptosis celular, o se conservan cuando sus herramientas conforman complejos organometálicos y órgano-minerales de degradabilidad difícil pero no aclarada.

La retención de C por el suelo se rige, además, por el microclima, el contenido y tipo de arcilla, la distribución de tamaño de poro, contenido en agua disponible, y la dinámica de los agregados.

Existen dos paradigmas prevalentes pero raramente probados que, en su conjunto predicen que las comunidades microbianas con un predominio de biomasa y de actividad fúngica secuestrarán más C que las comunidades dominadas por bacterias (Beare, 1997; Bailey *et al.*, 2002)

El primer paradigma establece que la producción de la biomasa microbiana y subproductos serán mayores en los suelos donde la comunidad microbiana está compuesto predominantemente por hongos porque los hongos que tienen una mayor MGE (eficiencia de crecimiento) que las bacterias (Holand y Coleman, 1987).

Las comunidades dominada por hongos, por lo tanto, retienen más C en su biomasa por unidad de sustrato consumido y liberan menos como CO₂.

El segundo paradigma postula que la degradación de MO microbiana será más lenta en los suelos donde predominan los hongos, porque los productos fúngicos son químicamente más

resistente a la descomposición (*Martin y Haider, 1979*) y están protegidos preferentemente de la descomposición gracias a sus interacciones con los minerales de arcilla y los agregados del suelo (*Simpson et al., 2004*).

La relación entre las biomasa de hongos y bacterias se ha revelado particularmente sensible a la perturbación de los suelos, con coeficientes más bajos según aumenta la intensidad del cultivo (*Bailey et al, 2002; Beare et al., 1992; Frey et al., 1999*), la presión de pastoreo (*Bardgett et al., 1996, 1998*), e los insumos por fertilización nitrogenada (*Bardgett y McAlister, 1999; Bardgett et al, 1996, 1999.; Frey et al., 2004*). Otros factores, como el aumento de la edad de sucesión en una comunidad de pastizales semiáridos (*Klein et al., 1996*) o a lo largo de una cronosecuencia de bosques de Alaska (*Ohtonen et al., 1999*) también influyen.

La biomasa microbiana se puede dividir en desprotegida y protegida. *van Veen et al. (1985)* configura un pool de “biomasa microbiana protegida” cuando tiene una tasa de mortalidad no supera el 0,5% por día y un pool “sin protección” cuando la tasa de mortalidad es del 70% por día.

Una diferenciación parcial y el aislamiento de la biomasa microbiana protegida frente a no protegida del suelo se ha logrado mediante la separación de la biomasa microbiana asociada con residuos vegetales (la fracción ligera [LF] de MO) frente a la asociada con partículas de limo y arcilla, actuando esta última como un mejor protector frente a la depredación (*Chotte et al., 1998; Kandeler et al, 1999b; Ladd et al, 1996; Sorensen et al., 1996*).

Además, *Swanston et al. (2004)* encontraron que la biomasa microbiana asociada con la fracción LF tiende a ser metabólicamente menos activa que la asociada con las fracciones de arcilla y de limo.

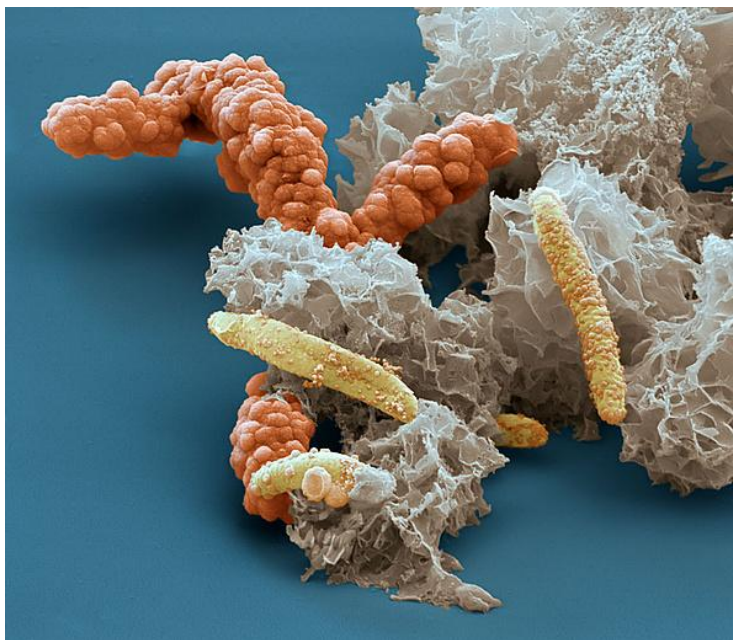


Fig. 7.48 Imagen con Microscopio electrónico de barrido de una bacteria *Acidovorax sp. BoFeN1* incrustada sobre minerales de hierro. Bacterias, enzimas y minerales se encuentran asociados íntimamente en el suelo, siendo difícil diferenciar su participación en la degradación y aporte de actividades enzimáticas. (Fuente: *Eye of Science, Reutlingen*)

Salvo en los casos de fagocitosis, las bacterias y los hongos son incapaces de ingerir MO estructurada.

La degradación de sus estructuras la realizan mediante una exo-digestión, (excreción de enzimas que actúan sobre la fracción de MO ligera), dado que la fractura se realizó previamente en el intestino de otros componentes de la edafofauna, como los enquistados, los nematodos o las

hormigas obreras, utilizando materiales minerales como arenas o limos, o en su caso quelúceros, en una atmósfera específica (posiblemente anaeróbica o hipóxica) y un medio fuertemente hidratado (insalivación) que se mantiene así por muco-proteínas y enriquecido con enzima) de tal forma que las excretas son una mezcla donde las bacterias inician la formación de su nicho vital y limitan su exposición a las condiciones del suelo.

Pero precisan de otros acompañantes, quizás los hongos, que proporcionen los enzimas necesarios para liberar a los nutrientes orgánicos que contienen otras las macromoléculas que también conforman otra fracción de la MO ligera. No hay duda de que los hongos están mucho mejor dotados bioquímicamente que las bacterias, para degradar en su interior. moléculas no biológicas, como pesticidas y fito-protectores, vía metabólica.

Por ello, no podemos hablar únicamente del crecimiento de las bacterias, aisladas del resto de los seres vivos, pues sus condiciones de desarrollo pueden ser radicalmente distintas y con ellas las capacidades enzimáticas responsables de la liberación de los nutrientes.

Puesto que todos estos mecanismos están directa o indirectamente relacionados con las propiedades reactivas de la superficie de las arcillas, la capacidad protectora de los suelos para la biomasa microbiana se ha relacionado frecuentemente con el contenido en arcilla (*Amato y Ladd, 1992; Franzluebbbers et al., 1996; Gregorich et al., 1991; Ladd et al., 1992; Sorensen, 1983a, 1983b; van Veen et al, 1985*);

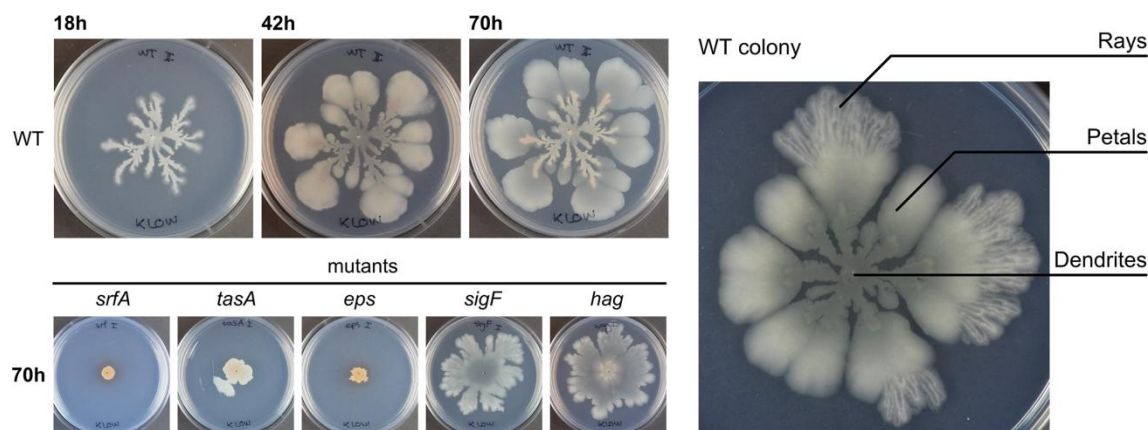


Fig. 7.49 Formas de expansión de una colonia y adherencia mediante excreción de exopolisacáridos sobre la superficie de arcillas (*van Gestel J, Vlamakis H, Kolter R (2015)*)

Se han propuesto varios **mecanismos de protección de la biomasa microbiana** en los suelos:

- Las arcillas promueven el crecimiento microbiano manteniendo el pH en el rango óptimo (*Stotzky y Rem, 1966*)
- La presencia (por aporte) de arcillas que adsorben metabolitos inhibidores del crecimiento microbiano (*Martin et al., 1976*) y regulan la disponibilidad de cationes en la solución del suelo
- La existencia de interacciones arcilla-microbio, que protegen los organismos contra la desecación (*Bitton et al, 1976; Bushby y Marshall, 1977*)
- La ubicación de los microbios residen en los poros pequeños en el que están protegidos contra la depredación por grupos tróficos de mayor tamaño, especialmente protozoos (*Elliott et al., 1980; Rutherford y Juma, 1992*)

Y dos maneras de implicarse las bacterias en la agregación del suelo.

a) mediante la producción de determinados compuestos orgánicos llamados exopolisacáridos, que tienen funciones básicas en la formación de sus colonias. Estos polisacáridos son más estables que los de origen vegetal, resistir la descomposición suficiente como para participar en

la asociación de las partículas minerales en agregados.

b) mediante el desarrollo de una pequeña carga electrostática que atrae a la carga electrostática en superficies de arcilla, que permite reunir las en pequeños agregados de suelo (Fig.7.50).

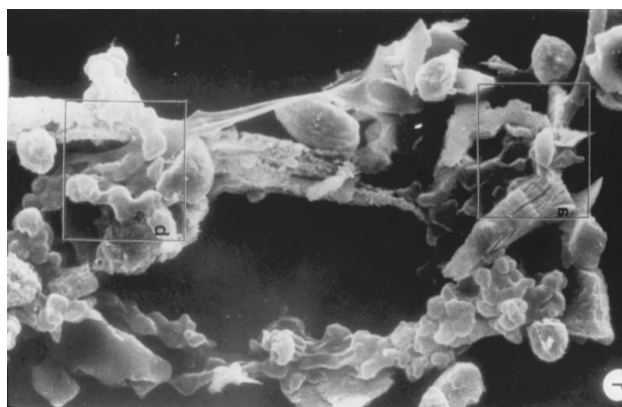
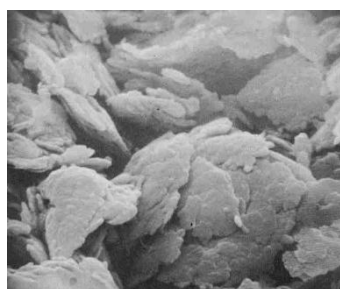


Fig. 7.50. Bacterias que participan en la agregación. Preparación de laboratorio de materiales fibrosos generados por *Azotobacter*. Esta material atrapa a las pequeñas partículas (arcillas y bacterias) de un suelo natural (Rutherford y Juma, 1992)

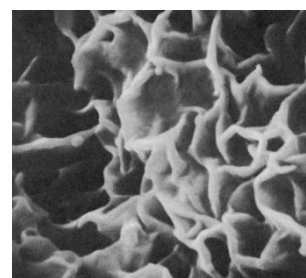
Sin embargo, la mineralogía de arcilla puede ser tan importante como el contenido de arcilla para la protección de la biomasa microbiana (Ladd *et al.*, 1992) pero ha recibido mucha menos atención que su contenido global (Bitton *et al.*, 1976; Bushby y Marshall, 1977).



Illita, (arcilla 1:1 (no expandible))



Caolinita (arcilla 2:1 no expandible)



Montmorillonita (arcilla 2:1 expandible)

Fig. 7.51 Arcillas asociadas que pueden integrarse íntegramente en un agregado o separarse previamente para conformar agregados individuales (Ladd *et al.*, 1992)

Arcillas como la bentonita y montmorillonita y otras del grupo de la esmectita, protegen al *Rhizobium* de la depredación por protozoos en cultivos líquidos y en suelos enmendados con estas arcillas (Heijnen *et al.*, 1991; Heijnen y van Veen, 1991).

El crecimiento y actividad bacteriana son más altos en presencia de montmorillonitas, en comparación con caolinita y de óxihidróxidos (Bitton *et al.*, 1976; Bushby y Marshall, 1977; Stotzky y Rem, 1966).

Este efecto diferencial se relaciona con la mayor CEC y área superficial de las arcillas tipo 2:1 (Stotzky, 1966), que presumiblemente confieren una mayor protección contra la desecación (Bitton *et al.*, 1976; Bushby y Marshall, 1977). Van Gestel *et al.* (1996), sin embargo, sugieren que las arcillas no proporcionan protección contra un secado severo porque el agua asociada a su superficie se evapora durante estos eventos. Sin embargo, las bacterias estaban protegidas en los agregados del suelo sometidas a ciclos humectación/secado; mientras que los hongos no lo estaban, presumiblemente debido a que al residir en los poros más grandes y en las superficies de los agregados, están más expuestos a este tipo de estrés (Denef *et al.*, 2001).

Además de su mineralogía, la estructura textural del suelo y la distribución de tamaño de poro dentro de los agregados influyen indirectamente en la dinámica microbiana mediante la restricción de movimiento de los organismos, condicionando espacialmente las interacciones entre las presas más pequeñas y sus predadores (Tabla 7.2) (Rutherford y Juma, 1992)

Tabla 7.2 Tamaño medio de los componentes vivos que se protegen en los agregados del suelo. (Rutherford y Juma, 1992)

	diámetros		diámetros
bacterias	típicamente 0,5-1 μm	protozoos	8 a 32 μm
hongos	(0,15 a 4) μm ,	nematodos	50-100 μm
hifas	de 3 a 8	oligoquetos holohumíferos	Ingieren todo el agregado (Hattori, 1986).

Por ejemplo, Heijnen y van Veen (1991) encontraron que la supervivencia de los rizobios introducidos fue mayor en los poros $< 6 \mu\text{m}$ y se afectaba negativamente en los poros de $> 6 \mu\text{m}$ de tamaño.

Vargas y Hattori (1986) sugieren tres mecanismos por los cuales agregados protegen contra la depredación de microbios:

(i)	poros con cuello de pequeño tamaño excluyen la entrada a protozoos y nematodos.
(ii)	los agregados están divididos en "compartimentos" y "paredes" que limitan el movimiento de una parte a otra de cada agregado.
(iii)	la migración de los protozoos y nematodos entre los agregados está restringido por el punto en que los agregados están conectados por una película de agua continua.

Se han propuesto dos hipótesis contrastantes, basadas en el potencial mátrico del suelo, para predecir las interacciones tróficas entre microfauna y microorganismos.

La hipótesis de exclusión predice que la presa microbiana se convierte en inaccesible para sus depredadores de microfauna cuando el potencial mátrico disminuye, ya que la microfauna requiere películas de agua para sus movimientos en el espacio poral (Elliott et al., 1980; Savin et al., 2001). Por ejemplo, la supervivencia bacteriana en presencia de protozoos fue mayor en suelos enmendados con bentonita, y bajo contenido de humedad (18% o 2.105 Pa) en comparación con aquellos con mayor contenido de humedad (Heijnen y van Veen, 1991).

Aunque en los agregados las "paredes" llenas de aire pueden proteger bacterias de su captura, el reciclado de C y la mineralización de N, estimulada por su depredación no siempre disminuye con el secado del suelo. Kuikman et al. (1989) han observado que un aumento en absorción vegetal de ^{15}N - en suelos donde los protozoos se alimentan fundamentalmente de bacterias nutridas con ^{15}N , incluso en suelos con fluctuaciones fuertes de humedad. Aunque el estrés por sequía severa limita el movimiento de los protozoos, en los poros del suelo con cuello menor de 3 mm (Vargas y Hattori, 1986), estos se pueden recuperar rápidamente para aprovechar el aumento del crecimiento bacteriano una vez que se restaura la humedad.

La hipótesis de los recintos predice que la presión por predación de bacterias aumenta cuando disminuye el potencial matricial, porque la microfauna queda atrapada dentro de los espacios de poros llenos de agua, cuando su densidad es más alta y ante la proximidad a su presa (*Gorres et al, 1999; Savin et al, 2001*).

Esta última hipótesis está apoyada por la observación de que qCO_2 , (cantidad de C- CO_2 respirado por unidad de C microbiano de la biomasa), se correlaciona positivamente con el número de nematodos microbívoros (predominantemente bacteriovoros) presentes, a potenciales matriciales bajos del suelo (250 kPa) (*Savin et al., 2001*).

La adición de MO fresca al suelo genera rápidas modificaciones tanto en la estructura comunitaria de las bacterias como en la agregacional del suelo.

El C orgánico añadido o se mineraliza rápidamente o se distribuye entre las fracciones de tamaño entre 0-50, 50-200, 200-2000 y >2000 μm .

La formación de macroagregados (>2000 μm) por bacterias es rápida y aparece después de 48h de incubación y son mayores que las que se forman en suelos naturales sin enmendar.

En la fracción de agregados entre 200 y 2.000 μm lugar donde se acumula la mayor parte de los organismos degradadores (evaluados por el seguimiento de C-FAME), parece ser que existe una dinámica común de degradación de la MO.

Las bacterias Gram - se acumulan en la fracción >200 μm mientras que las Gram + y actinobacterias lo hacen en las fracciones más pequeñas.

La comunidad bacteriana cambia rápidamente, en la medida que se conforman nuevos microhábitats (*Blaud, et al., 2012*).

Los primeros trabajos sobre la participación biológica en la formación de estructuras agregacionales (*Aspiras et al. 1971; y Tisdall y Oades, 1980*), mostraron que los polisacáridos liberados por las hifas de los hongos estabilizaban a las estructuras edáficas, en especial si éstas no se rompen y sus partes más internas no se exponen (*Allison, 1968, 1973*).

El seguimiento de las actividades catabólicas se realiza gracias a la medida combinada de las actividades de β -glucosidasa, *N*-acetil- β -D-glucosaminidasa, lipasa, y leucín aminopeptidasa en cada grupo individual de macroagregados (250–1000 μm). Este conjunto degradativo crece en la medida en que el tamaño del agregado disminuye (*Bailey, et al., 2012*).

Como resultado, los polisacáridos podían mantenerse intactos dentro de estas estructuras agregacionales y no estar expuestos a ataques biológicos. Otro mecanismo, más químico, indicaba que los polisacáridos podían persistir en el suelo mediante la formación de complejos con metales o uniéndose a grupos activos de otros compuestos orgánicos y a minerales arcillosos (*Allison, 1968*).

El análisis de estos compuestos nos indica que son polímeros no cargados, de más de 10 unidades de monosacáridos, unidos por un enlace osídico, en cual es susceptible de ataque enzimático por lo que puede descomponerse rápidamente (*Tisdall y Oades, 1982*) y mientras tanto pueden actuar como cementos o pegamentos (*Oades, 1989*). *Cheshire et al. (1983)* dijeron que los polisacáridos son los que virtualmente estabilizan los suelos.

Los microorganismos producen polisacáridos que contienen poca arabinosa y xilosa; mientras que, polisacáridos vegetales contienen poca galactosa y manosa (*Cheshire, 1977; Oades, 1984*).

La concentración de amino-azúcares del suelo también se ha propuesto como una aproximación de la contribución microbiana a la acumulación SOM y volumen de pool. Las plantas superiores no sintetizan cantidades significativas de azúcares aminoácidos, mientras que las bacterias y hongos si lo hacen (*Benzing-Purdie, 1984; Chantigny et al, 1997; Zhang y Amelung, 1996*).

La glucosamina y el ácido murámico son de especial interés porque mientras que la glucosamina se encuentra en las paredes celulares bacterianas y fúngicas y los exoesqueletos de

microartrópodos, el ácido murámico se origina únicamente a partir de bacterias (*Chantigny et al., 1997*).

Dado que la biomasa de invertebrados del suelo es baja en relación con biomasa microbiana y el ácido murámico a la glucosamina relación es de aproximadamente 1 en las paredes celulares bacterianas, la proporción de glucosamina al ácido murámico se puede utilizar para diferenciar las contribuciones entre hongos y bacterias contribuciones como necromasa del suelo (*Chantigny et al., 1997; Guggenberger et al., 1999; Six et al., 2001; Zelles, 1988; Simpson et al., 2004*). Las paredes bacterianas se caracterizan por la presencia de un peptidoglicano (mureina) conformado por unidades de monosacáridos (N-acetil glucosamina y N-acetil murámico) y aminoácidos (*Roger et al., 1980; Koch, 1990*) los cuales también conforman las paredes de insectos y de hongos, pero en menor proporción). En las bacterias G⁺ constituye el 50% del peso seco y en las Gram – solo el 10%.

De actualidad son los **bacteranos** (bio-macromoléculas alifáticas insolubles, no hidrolizables), que se encuentran en las paredes de las bacterias (bacteranos) y en las algas (algeanos) y se cree que tienen un alto potencial de acumulación en suelos (*Augris et al., 1998*). Asimismo, ha sido a menudo sugerido que las melaninas, que se encuentran en los hongos, forman un precursor para la formación de MO del suelo (*Linhares y Martin, 1978*), pero las grandes diferencias en la composición estructural de melaninas fúngicas (*Knicker et al., 1995*) con respecto a las bacterianas conlleva grandes diferencias en su estabilidad en suelos (*Kogel-Knabner, 2002*).

En los estudios de estabilidad de los agregados es necesario distinguir al menos dos tipos de tamaño de partículas, las cuales deben de unir los polisacáridos. (*Cheshire y Hayes, 1990*): partículas gruesas, como las arenas y gruesas y finas, como las arcillas. Los polisacáridos son demasiado pequeños como para unir firmemente unas partículas de arenas a otras (*Cheshire y Hayes, 1990*); mientras que entre las arcillas y con partículas intermedias si puede establecer puentes de esa longitud. En todo caso, las interacciones entre polisacáridos y arcillas son cruciales para estabilizar a los agregados (*Tisdall y Oades, 1982*).

La capacidad estabilizadora de los polisacáridos se relaciona con la cantidad, viscosidad, peso molecular y extensión de su adsorción (*Geoghegan y Brian, 1948; Clapp y Emerson, 1972*). Cuanto mayor sea la extensión del polímero, más grande será su capacidad para formar uniones con las arcillas, y embeberlas. Otro punto de interés es que pueden cubrir un mayor número de dominios de arcilla y mantenerlos unidos utilizando fuerzas de tensión superficial (*Payne, 1988*). Además aunque no entre en el dominio de las arcillas, el dominio de asociación de las superficies y de los gránulos se relaciona con la génesis de poros.

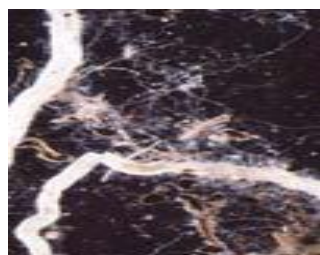
Ciertas fracciones de polisacáridos promueven la estabilidad agregacional de una forma más activa que otras (*Hayes and Swift, 1978; Swift, 1991*). Así, algunos polisacáridos son absorbidas por las arcillas de forma más intensa y selectiva, pero no hay metodologías que nos permitan especificar ni su composición ni su modo de acción (*Swift, 1991*). En todo caso, la adsorción depende de la composición y configuración de las moléculas y en particular de la abundancia de uniones β -glucosídicas. Estas uniones parece que permiten generar unas conformaciones con capacidad de contacto más amplio (*Cheshire and Hayes, 1990*).

Aunque los polisacáridos microbianos se producen rápidamente, su efecto estabilizador es temporalmente muy corto, pues también se desecan y descomponen rápidamente (*Tisdall y Oades, 1982*). Sin embargo los polisacáridos pueden residir en microporos, o en el interior de los agregados, no estando expuestos al ataque biológico (enzimático) mientras no se destruyan los agregados y sean expuestas sus áreas interiores (*Allison, 1968, 1973*). En los suelos naturales los polisacáridos pueden persistir como tales o formando complejos con metales y configurando complejos órgano-metálicos y órgano-minerales mediante reacción con grupos activos de otras moléculas y las arcillas (*Allison, 1968*).

Dado que las estructuras textural y agregacional de un suelo son importantes para los ciclos biogeoquímicos y los procesos de descomposición, formación y secuestro del C orgánico del

suelo (COS) (Zang, et al., 2006); aquellos que gozan de mayor estabilidad estructural y son estables al agua juegan un papel indispensable en la biodisponibilidad del agua, a la par que su resistencia a la disgregación es paralela a la resistencia contra la erosión por pluviometría intensa lo que interesa enormemente en los suelos tropicales (Hernández, et al., 2006; Rillig, et al., 2002).

Hoy se reconoce la función de los microorganismos del suelo en la formación y estabilidad de las estructuras agregacionales. Así, en las raíces, y en particular sobre los pelos radicales, las hifas fúngicas presentes en la rizosfera exudan polisacáridos y otros compuestos orgánicos, formando una malla pegajosa que permite la unión de las partículas individuales del suelo y microagregados para formar macroagregados, englobando al pelo radical. Las bacterias también producen polisacáridos y otros materiales. Muchos de estos pegamentos resisten a la disolución por agua (aunque la embeben) y no sólo permiten la formación de agregados, sino le dan estabilidad por un periodo largo (Mehta et al., 1960; Acton et al., 1963; Brady y Weil, 1999) (Fig. 7.52).



Hifas libres



Agregados de hifas



Las hifas agregando suelos

Fig. 7.52 Hifas estructurando suelo (Web libre)

Los microorganismos del suelo producen muchos tipos diferentes de compuestos orgánicos, algunos de los cuales ayudan a sostener juntos a los agregados. El tipo y las especies de los microorganismos son importantes. El crecimiento del micelio de los hongos y las partículas del suelo se unen con mayor eficacia cuanto menor es el organismo, tales como bacterias.

La estabilidad de los agregados disminuye rápidamente desde un suelo cultivado a un suelo labrado.

Las condiciones óptimas tienen un rango de distribución amplio de tamaño de poros. Esto incluye poros grandes entre los agregados y los poros más pequeños dentro de los agregados. El espacio poroso entre los agregados es esencial para el intercambio de agua y la entrada de aire .

Este espacio poroso proporciona zonas de debilidad a través del cual las raíces de las plantas pueden crecer. Si la masa de suelo tiene una densidad aparente baja o grandes espacios de los poros, la agregación es menos importante.

Por ejemplo, los suelos arenosos tienen baja agregación, pero las raíces y el agua pueden moverse fácilmente.

7.2.2.5. Agregados formados por influencia rizosférica

a) por influencia de la planta: Los rizoagregados

Si la estructura del suelo es un factor clave en el funcionamiento del suelo, en su capacidad para soportar la vida vegetal y animal, y en la calidad ambiental, regulando, con especial énfasis el secuestro de carbono del suelo (C) y la calidad del agua, la estabilidad de los agregados se utiliza como un indicador de la estructura del suelo (Six et al., 2000). Aunque los resultados de agregación se manifiestan en el reordenamiento de las partículas, la floculación y la cementación (Duiker et al., 2003), los componentes biológicos, del ámbito rizosférico y en el entorno de las raíces de cada planta y especie vegetal tienen mucho que decir.

La distribución espacial de las bacterias en el suelo, según enfoques geoestadísticos muestra que la distribución de las comunidades microbianas se estructura a nivel centímetro (Franklin y Mills,

2003) aunque no aparezca heterogeneidad a nivel de metro. Estos autores pensaron que esto podría deberse a la diferente reacción de las distintas poblaciones a la heterogeneidad espacial de las propiedades del suelo (Fig.7.53).

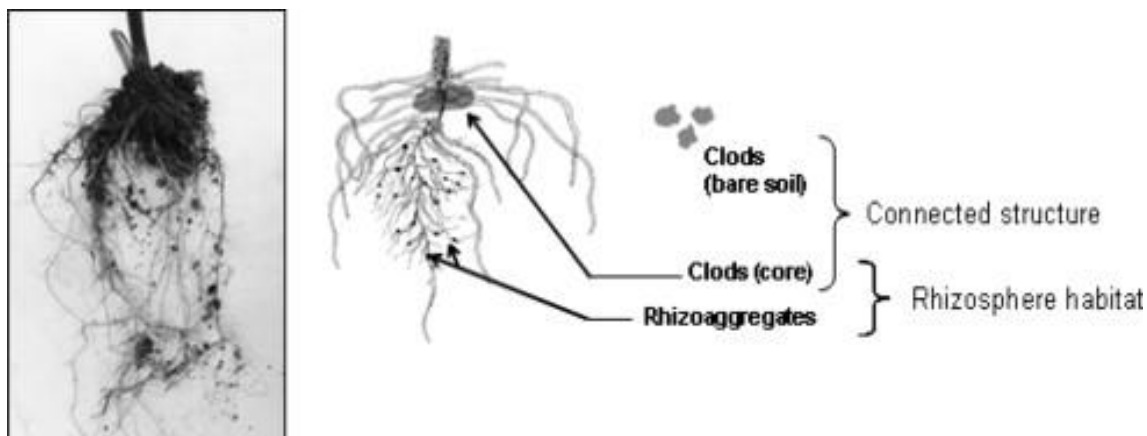


Fig. 7.53 Localización de los rizoagregados en la rizosfera de la planta de maíz. Ambos Clods representan estructuras conectadas bajo la influencia de la planta (core) o sin ella (bare soil). Remenant, .et al. (2009).

Los resultados muestran que la distribución de las bacterias depende de la especificidad de la comunidad estudiada que a su vez está bajo la influencia de la unidad de estructura del suelo.

La microestructura del suelo bajo la planta de maíz inoculada y no inoculada, descrito por *Watteau et al. (2006)*, muestra que las puntas activas de los tricoblastos provocan la formación de agregados en su rizosfera. Esto también ocurría en la rizosfera de las semillas de maíz inoculado y no inoculado. Al producto de la agregación se le llama **rizoagregado**. A partir de las mismas parcelas, los terrones, G (*Curmi et al., 1996*) de la corona de raíces maduras de maíz que no exudan y del suelo desnudo (entre filas) aparecían desfragmentados por las zonas internas de fractura, encontrando que su configuración bacteriana era diferentes a la de los rizoagregados con los estaban desconectados.

Ello confirma que las comunidades bacterianas de la rizosfera bajo las raíces y de los hábitats fundamentales (ajenas a las raíces) difieren de los de una comunidad de suelo desnudo, (*Marilley et al., 1998; Wieland et al., 2001; Baudoin et al, 2002; Sanguin et al., 2006*). Esta disgregación de comunidades ocurre cuando no existe contacto directo o proximal entre el agregado y la planta.

Aunque *Walker et al. (2003)* describió los vínculos entre la arquitectura (diferencial) de las raíces del maíz y del trigo y la satisfacción de agua y nutrientes, apenas se conoce la arquitectura de la raíz en función de la exudación, a pesar de que los rizodepósitos pueden alcanzar el 40% del fotosintato formado en el área foliar.

Izquierdo y Nüsslein (2006), utilizando pastizales permanentes como la suma de microhábitats similares observaron que las comunidades de fijadores de N mostraban una gran semejanza una alta semejanza en todos los compartimentos rizosféricos del suelo. Y en el mismo sentido se ha encontrado una variabilidad baja, inesperada, entre las comunidades fijadoras de N de distintos rizo-agregados, aunque estuvieran físicamente desconectados.

- (I) ofrece condiciones ambientales similares a los N-fijadores y
- (II) representa una subunidad de un macro-hábitat: la rizosfera de plantas de maíz.

La estructura de las comunidades bacterianas en Rhizo agregados, resultado de la recolección de bacterias cuando las raíces crecen entre la matriz del suelo, es un depósito de consorcios bacterianos.

Y así, la estructura de las comunidades bacterianas en los Rhizo-agregados es el resultado de la acumulación de bacterias cuando las raíces crecen a través de la matriz del suelo, conformando un determinado depósito de consorcios bacterianos.

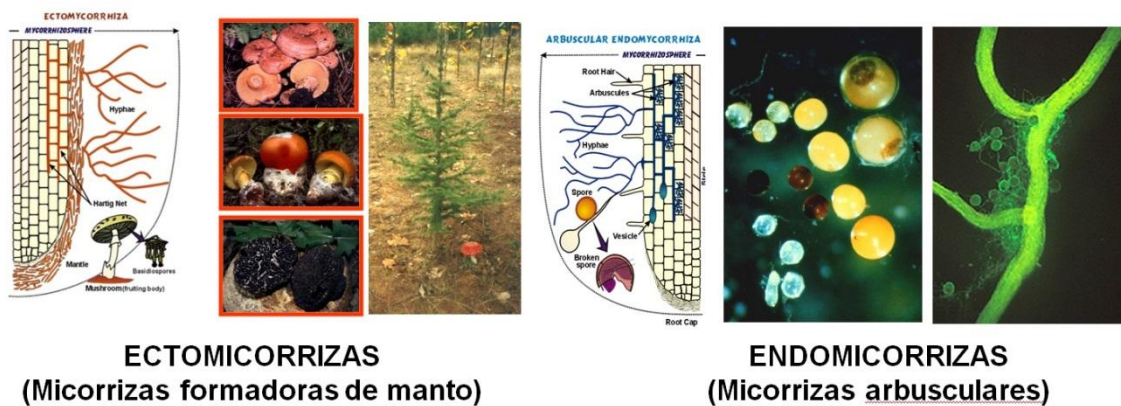
Y por extensión, cada cultivo genera una rizosfera específica que acumula determinadas bacterias que depende de la rizodeposición de cada planta y la capacidad de expansión de sus tricoblastos. La sustitución del cultivo genera otros agregados ricos en nuevos consorcios específicos, que se superponen sobre los anteriores.

En otras palabras, utilizando el concepto de escalas anidadas como sugerida por Ettema y Wardle (2002), los diferentes agregados de una misma raíz parecen tener una población bacteriana similar a los agregados de una raíz próxima, a la par que cada especie vegetal configura, a través de la formación de agregados, su consorcio particular de bacterias colonizadoras del mismo.

b) por influencia de micorrizas (HMA)

Los hongos son frecuentemente el mayor componente de la biomasa microbiana en los suelos cultivables, el tamaño y la distribución de la población fúngica del suelo está relacionada con la cantidad y calidad de la MO aportada y los métodos de manejo del suelo empleados (Beare, et al., 1997; Preger, 2007). A la asociación entre raíces y hongos se le llama micorriza, la cual es en especial efectiva para estabilizar los Rizoagregados en corto tiempo.

Los Hongos Micorrizicos Arbusculares (HMA) son hongos muy abundantes e inoos (Miller et al., 1995) que se asocian a las raíces de forma simbiote con la mayoría de las especies vegetales (> 85%) (Kabir et al., 1997; Rillig, et al., 2005; Rillig, y Purin, 2007) y les proporcionan múltiples beneficios: mayor transporte de nutrientes, protección en condiciones de estrés, (patógenos de hábitos radicales, salinidad, sequía, acidez y elementos tóxicos) (Smith y Read, 1997). También son responsables de influenciar la diversidad vegetal y productividad en ecosistemas naturales (Van der Heijden et al., 1998) (Fig. 7.54).



ECTOMICORRIZAS
(Micorrizas formadoras de manto)

ENDOMICORRIZAS
(Micorrizas arbusculares)

Fig. 7.54 Tipos de micorrizas presentes en el suelo (Van der Heijden et al., 1998)

Su forma de crecimiento de las hifas favorece la formación o unión de los agregados del suelo, y la relativa persistencia de las hifas y sus productos (glomalina, etc.), y además presentan acceso intraradical directo al fotosintato, por lo que no tienen que competir por el C de la MO del suelo, como los hongos saprofiticos.

El desarrollo de las hifas de las HMA en simbiosis con plantas, en comparación con su raíz, ocupa un área superficial por unidad de volumen aproximadamente 100 veces superior (Harley, 1989). Esta cantidad de hifas varía en los ecosistemas, con valores habituales promedio de 0.5 a 5 m (de hifa por gramo de suelo) en suelos cultivados y de hasta 20 m en suelos no perturbados.

No es extraño que muchos investigadores han describen el enrejado hifal como una contribución efímera a la estabilidad de los agregados (Balesdent, 2000; Paustian, 2000; Six, et al., 2000), Bedini, 2009) siguiendo la hipótesis de que las hifas de los HMA eran importantes agentes enlazadores en el suelo (Tisdall, 1991; Miller y Jastrow, 1992). Miller y Jastrow (1990), mostraron la existencia

de una relación entre la longitud y densidad de hifas de HMA que colonizan las raíces de *Lolium perenne* y el diámetro medio geométrico (DMG) de los agregados estables en agua (AEA). La estabilización de los agregados dependía del efecto combinado del enrejado de las partículas del suelo por las hifas de los HMA y actinomicetos.

Sin embargo el criterio del efecto del enrejado de hifas con ser importante dio paso a la actividad mediada por polisacáridos extracelulares, pues pueden jugar un papel primario en la estabilización de los macroagregados como cementante (Tisdall, 1991; Beare, et al., 1997; Degens et al., 1996).

Sims (1990) mencionó que los polisacáridos son producidos por hifas de varios tipos de hongos. Entre las gomas de origen fúngico que participan en la agregación existen el sclerogun y la glomalina. El primero es un polisacárido extracelular producido por un hongo saprobio, *Sclerotium*, que se adsorbe sobre las superficies de partículas (Chenu, 1989), como la montmorillonita o caolinita y la glomalina la cual es una glicoproteína de bajo peso molecular que exudan las hifas de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA).

De carácter hidrofóbico, cuando se pone en contacto con el suelo engloba a las arcillas y polimeriza rápidamente. El nombre de la glomalina se derivó de la antigua ubicación de estos hongos dentro del orden de los Glomales (Morton y Benny, 1990).

Sus efectos estabilizadores de los agregados del suelo a corto y largo plazo reciben una especial atención (Miller, et al., 2000; Rillig et al. 2004; Rillig y Mummey, 2006; O'Dea, 2007), al conocer que la eliminación de la actividad fúngica en la superficie del suelo, generaba un cambio significativo en la distribución de los agregados estables, incluido un 40% de reducción en los macroagregados (>2000 µm) y una redistribución de las partículas en tamaños más pequeños.

En esta situación se aceptó que la rizodeposición de biopolímeros cementantes, había que asociarla a polisacáridos (Durodoluwa, et al., 1999).

Además se encontró que la cantidad de Agregados estables al agua era significativamente mayor en el compartimento de las raíces micorrizadas (5.1%) y en el de las hifas (4.3%), en comparación con los valores observados en raíces no colonizadas (3.9%) y el tratamiento sin planta (3.4%).

Esto sugiere que la influencia del hongo sobre la agregación del suelo está más directamente relacionada con la producción de carbohidratos del suelo, en lugar del enrejado de hifas.

Además, otros han mostrado que los polisacáridos fúngicos, como la escleroglucanasa, pueden incrementar la estabilización de los microagregados con la arcilla y con ello la resistencia a la erosión (Miller y Jastrow, 1992).

Por otro lado, los HMA producen, en las hifas, una copiosa cantidad de una sustancia insoluble, glomalina, que presenta propiedades semejantes a un agente cementante (Driveret al., 2005; Wright, 2000; Wright, et al., 2007; Rosier, et al., 2008). La glomalina es un componente abundante de la MO del suelo y ha sido estrechamente relacionada con la estabilidad de los agregados: actúa como un agente cementante uniendo las partículas del suelo entre sí (Wright, 2000; Nichols, y Wright, 2005; Purin, et al., 2007). Aunque se ha creído que los HMA generalmente son más efectivos en la estabilización de los agregados que otros microorganismos del suelo, muchos estudios han concluido que su contribución primaria a la agregación es a través del enrejado de hifas, uniendo las partículas del suelo. Las hifas se extienden a través del suelo, su adhesión a la superficie de las partículas resulta en un enrejado físico y la formación de agregados del suelo (Beare, et al., 1997; Whalen, 2006).

Aunando ambas posibilidades, Dodd, et al., (2000) informan que las especies de HMA de la familia *Gigasporaceae* forman redes hifales muy finas que desempeñan un papel importante para atrapar las partículas del suelo y adquirir nutrientes (Tisdall, 1991; Miller y Jastrow, 1992), mientras que las especies del género *Glomus*, al formar hifas corredoras más gruesas, pueden facilitar el desarrollo de un hábitat más adecuado para el desarrollo radicular mediante el:

<ul style="list-style-type: none"> • enlazamiento físico por desarrollo extensivo de las hifas externas en el suelo para crear un esqueleto estructural que participa en la adherencia de partículas del suelo;
<ul style="list-style-type: none"> • embebido físico-químico, debido al mucigel (glomalina) que las hifas producen y excretan en las raíces colonizadas y en el suelo;
<ul style="list-style-type: none"> • adecuación de condiciones para el desarrollo de raíces e hifas externas;
<ul style="list-style-type: none"> • involucramiento de microagregados en macroagregados pequeños y la creación de la estructura del macroagregado;
<ul style="list-style-type: none"> • protección contra los procesos de excesivo secado y humedecimiento de los agregados de los diferentes niveles jerárquicos, debido al carácter hidrofóbico de la glomalina;
<ul style="list-style-type: none"> • creación de condiciones adecuadas para el desarrollo de otros microorganismos de la rizosfera que están involucrados en la formación y estabilidad de agregados.

Las glomalinas son glicoproteínas cuyo contenido en carbohidratos (oligosacáridos que contienen N) alcanza el 60% (Wright *et al.*, 1998). Es una molécula estable y resistente a la descomposición que puede alcanzar en el suelo en concentraciones entre 4,8 y 21 mg g⁻¹ con un tiempo de pervivencia de entre 7 y 42 años (Nichols 2003).

Las hifas de las HMA en la raíz generan una glicoproteína de bajo peso molecular que es excretada al suelo, donde se polimeriza formando la glomalina, a la par que impregna y engloba las partículas edáficas en el entorno radicular (Wright y Upadhyaya, 1998).

De toda la glomalina generada, una fracción (un 20%) es liberada lentamente, por secreción, se une a las partículas argílicas finas y se supone que genera microagregados (Rosier, *et al.*, 2000; Staddon, *et al.*, 2003) mientras que el resto se mantiene firmemente asociada a la pared de las hifas, y solo se vierte al suelo, mezclada con esporas, cuando se descompone la hifa (Purin, y Rillig, 2008).

En el suelo y en su estado natural es una proteína insoluble y con posible carácter hidrofóbico, (González-Chávez, 2000), sobre las raíces colonizadas, sobre las partículas del suelo y sobre sus macroagregados (Wright y Upadhyaya 1996).

En estos últimos permite la penetración de aire y un eficiente drenaje de agua, además de cubrir a los agregados y proteger el material orgánico y biológico, impulsando la agregación de los minerales con microorganismos y la MO en distintas fases de evolución (Wright y Upadhyaya, 1998).

Se reconoce la capacidad los polisacáridos para asociar partículas de arcilla (Marshall, 1976; Tisdall y Oades, 1979). Es probable que el potencial de presión que ejerce el agua en los poros internos del agregado se reduzca con el polisacárido y evite que las arcillas se expandan y que los agregados se rompan.

La glomalina se asocia con Fe, el cual puede ser el cromóforo que imparte color a los extractos de suelo Wright y Upadhyaya (1998) y Rillig *et al.* (2001). Wright (2000) demostró que la glomalina puede contener desde 1 a 9% de Fe. Tisdall y Oades (1982) y Emerson y Greenland (1990) mencionaron que los materiales asociados con metales polivalentes y polímeros están involucrados en la persistencia de los agregados.

En bosques con pH ácidos en suelo de Ultisoles, Alfisoles, Inceptisoles y algunos Molisoles contienen el contenido más alto de glomalina, mientras que en suelos calcáreos hay poca. Wright y Upadhyaya (1998) explicaron que ello era consecuencia de la deficiencia edáfica de Fe y la glomalina actuaría como un sideróforo.

Las condiciones ambientales más limitativas para el desarrollo de los hongos y la formación de agregados, además del contenido de Fe es el régimen de humedad cercano al árido, donde tampoco hay mucha producción de MO, y el pH es alcalino.

Las glomalinas, a nivel mundial, los bosques almacenan más del 40% del carbono terrestre

(Jandl 2001).

Por todo ello, los HMA (hongos micorrícicos arbusculares) son microorganismos simbiosntes ubicuos que participan activamente en:

- la captación de nutrientes para las especies vegetales (Jeffries et al. 2003), protegiendo las raíces frente a la acción de patógenos (Newsham et al. 1995), mejoran la tolerancia a la toxicidad por aluminio (Borie y Rubio 1999), manganeso (Mendoza y Borie 1998), metales pesados (Pawlowska y Charvat 2004),
- el incremento de la cantidad de P disponible para las plantas
- la reducción del déficit hídrico (Ruíz-Lozano y Azcón 1995).
- el establecimiento, desarrollo y por ende en la diversidad de especies de plantas (van der Heijden et al. 1998).
- El cambio de la atracción quimiostática del nematodo hacia la raíz

Por otra parte, la simbiosis induce cambios fisiológicos en los vegetales, pues:

- aumenta la tasa fotosintética, redistribuyendo el carbono fijado, con mayor proporción en las raíces y transfieren 6-12% adicional del carbono total fijado en comparación con plantas no micorrizadas, lo que representa un aumento notable en la disponibilidad por actividad microbiana (Lynch y Whipps 1990).
- producen una glicoproteína insoluble de elevado peso molecular denominada **glomalina** que se ha encontrado en suelos de diversos ecosistemas y con relativa abundancia (Rillig et al. 2001, 2003, Borie et al. 2006).
 - Con una vida media entre 6 y 42 años, (lenta velocidad de degradación que depende del suelo) (Rillig et al. 2001). Su estructura química aún se desconoce, aunque se ha informado que está compuesta por un complejo de aminoácidos, carbohidratos y hierro (< 5%) (Nichols 2003).
 - se incorpora directamente al suelo mediante descomposición de los propágulos fúngicos. La proporción de la glicoproteína en el suelo es hasta nueve veces superior en comparación a la de HA y FA.
 - con un alto porcentaje de C (27,9-43,1%) (Rillig et al. 2003), llegando incluso a representar hasta un 52% del C total en suelos orgánicos (Schindler et al. 2007),
 - aporta la mayor parte del N en comparación con las otras fracciones de MO, y representa el 31% del N total en el suelo (Nichols y Wright 2006).
 - su importancia para el suelo se debe a la retención de C (elevada recalcitrancia) y capacidad para formar agregados estables (Rillig et al. 1999).
 - La glomalina es una glicoproteína hidrofóbica, termoestable y recalcitrante producida por los hongos micorrizicos arbusculares
 - Incrementan la capacidad de retención de agua de los suelos
 - Ayuda a fijar las partículas del suelo y secuestra a los metales pesados, reduciendo su disponibilidad y toxicidad.

7.2.2.6. Agregados formados en otros ámbitos: génesis de gránulos (Flocks) en los procesos de tratamientos de aguas residuales

La inclusión en este apartado de estructuras agregacionales con capacidades microbiológicas específicas e hiperestimuladas, en los suelos donde las estructuras preexistentes han quedado minimizadas o simplemente desaparecidas durante procesos degradativos, y restan materiales minerales como los indicados en el apartados 6 es transcendente saber lo que ocurre, en la medida en que es frecuente su aplicación como un aporte habitual de “materia orgánica” para corregir la erosión y obtener mayores producciones agrícolas.

En un gránulo especializado, coexisten bacterias heterótrofas y poblaciones nitrificantes y desnitrificantes. Su trabajo fue la descomposición de materiales orgánicos residuales de todo tipo. El material refractario a la degradación apenas se conoce.

La ubicación de estos gránulos en un medio variable, como es el suelo, con una disponibilidad, pertinente de C y N en forma solubles, y una edafobiodiversidad concreta, incluso en sus componentes microbiológicos como la ya descrita en la sección 4, es claramente divergente de la incluida en los aportes, y *afectará de forma irremediablemente modificará los distintos procesos naturales y a las respuestas homeostáticas que afectan, entre otros, a la forma y contenido del C y N edáfico*, desde las formas orgánicas hasta las inorgánicas (N-NH_4^+ , NO_2^- y NO_3^-) e incluso perderlo como N_2 cuando el nivel de NO_3^- no sea consumido y se convierta en tóxico para la edafo-bio-diversidad del medio.

Yang y Cols, obtuvieron en 2003 estructuras microbianas granulares y multifuncionales, según el esquema de flujo contenido en la Fig. 7.55.

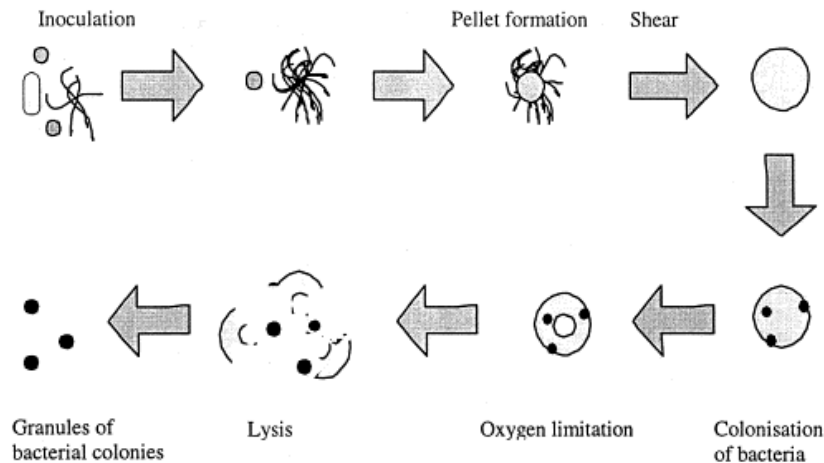


Fig. 7.55. Esquema de flujo de producción de gránulos multimicrobianos funcionales. (Yang et al., 2003)

Estos gránulos, que se diseñan como pequeños reactores, son capaces de realizar distintas funciones según sean los valores de la relación N/COD (variables) y el valor de la relación CO_2/O_2 presente en el medio líquido.

En los procesos de formación de gránulos microbianos que se desarrollan con sustratos, las distintas relaciones relaciones N/COD (N (orgánico+inorgánico) y COD (compuestos orgánicos disueltos) que presentan los medios de cultivo, tienen una gran repercusión en la forma, densidad y estabilidad de las estructuras agregacionales conformadas, junto a una capacidad de crecimiento sorprendente.

De cómo van adquiriendo una estructura redondeada, se puede hacer un seguimiento de las imágenes obtenidas por Yang et al., (2003). Su observación nos hacen pensar que cada bacteria tiene su propio formato agregacional, por lo que el proceso de formación conduce a estructuras especialmente estables (Fig.7.56 y 7.57), denominados flocks.

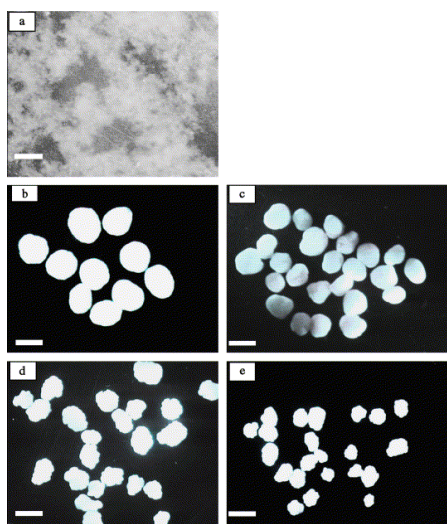


Fig. 7.56. Fases de formación de gránulos. Yang et al., (2003):

Los gránulos microbianos se desarrollaron ante sustratos con relaciones distintas de N/COD dentro de un reactor SRB.

- (a) masa de lodo, del que se parte para crear gránulos;
- (b) gránulos aeróbicos desarrollados con una relación N/COD de 5/100;
- (c) gránulos aeróbicos desarrollados con una relación N/COD de 10/100;
- (d) gránulos aeróbicos desarrollados con una relación N/COD de 20/100;
- (e) gránulos aeróbicos desarrollados con una relación N/COD de 30/100. Bar: 1 mm.

Y que este proceso de formación conduce a estructuras no demasiado estables, dado que al coexistir distintos grupos funcionales, estos variarán su número

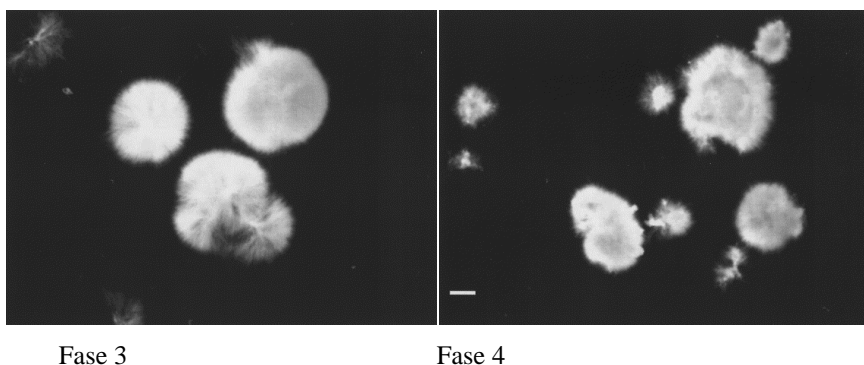


Fig. 7.57 Diferentes formas de Flocks, en las últimas fases del tratamiento de aguas residuales. Yang et al., (2003):

y actividad según varíen las condiciones tróficas del medio (relación N/COD) los niveles de acumulación de catabolitos/sustrato ($(SOUR)_{NH_4}$, $(SOUR)_{NO_2}$, $(SOUR)_{NO_3}$ y los niveles de O_2 del medio (Fig. 7.58 y 7.59).

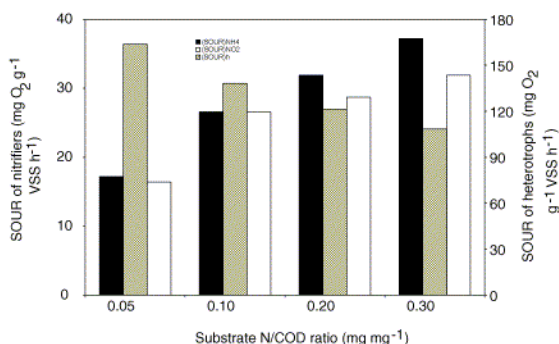


Fig. 7.58 Actividades heterotróficas y nitrificantes en los granos microbianos. $(SOUR)_{NH_4}$: utilización específica de oxígeno para oxidar amonio; $(SOUR)_{NO_2}$: utilización específica de oxígeno para oxidar nitrito; $(SOUR)_h$: utilización específica de oxígeno para uso de heterótrofos. (Yang, et al., 2003)

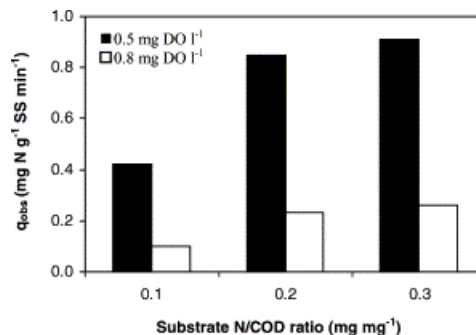


Fig. 7. 59 Actividad denitrificante de los gránulos microbianos desarrollados bajo distintas relaciones N/COD de los sustratos (Yang, et al., 2003)

Se ha constatado que la concentración de O_2 disuelto (DO) genera un acusado efecto sobre la eficiencia de la denitrificación en el interior del gránulo, aunque también se observa que algunas mezclas proporcionan una clara transferencia de masa entre la solución y los gránulos durante la denitrificación.

De esta forma puede explicarse, porqué va desapareciendo las formas orgánicas e inorgánicas de la solución (agua residual, solución del suelo), incrementando el gránulo (estructura agregacional) a base de compuestos orgánicos más biorresistentes, y su resistencia a la degradación estructural del agregado (incremento de su estabilidad).

Tecnológicamente, estos avances tienen un gran significado, puestos gránulos microbianos formados aeróbicamente, pueden convertirse en estárteres (bioagentes) de los procesos de depuración capacitados de una doble y simultánea capacidad de consumir C orgánico y N de las aguas residuales.

Todo ello justifica sobradamente el interés que tienen los flóculos formados en los reactores secundarios de las plantas EDAR, tras la adición de floculantes (conformados por sales de hierro y/o aluminio, -polielectrolitos-) en su reutilización, una vez formadas las estructuras agregacionales correspondientes (flóculos organominerales), como reactivadores del proceso al aplicarse a los reactores primarios.

8. CONCLUSIONES

Tras una amplia revisión, el componente biológico y su actividad, como herramienta de trabajo edafológico y elemento distintivo del suelo, presenta un claro déficit de conocimiento, incluso en las distintas clasificaciones internacionales de suelos, lo que ha llevado al desarrollo de esta Tesis Doctoral.

Se ha desarrollado una herramienta de trabajo, que permita ver, con la mayor claridad posible, al Factor Biológico de Jenny formador de suelos, como un elemento clave del flujo de los materiales orgánicos en el contexto de las pirámides tróficas propias de cada suelo. Se ha puesto de manifiesto la participación formal de la edafobiodiversidad en la transformación de las estructuras texturales en agregacionales y a la inversa, por defecto.

En este sentido, el trabajo recopilatorio, nos ha permitido obtener las siguientes conclusiones:

Respecto a:

- a) La denominación de la “materia orgánica”:

Se ha redefinido apelando a una diferenciación según su origen.

Biomasa (conjunto de seres vivos) y gobernada por condiciones endo (propiedades físicas y químicas que gobiernan al suelo) y exo edafológicas (factores ambientales generales o climáticos concretos de cada lugar).

Copromasa. Conjunto de excreciones de todos y cada uno de los animales que colonizan en cada suelos. Su composición depende de la alimentación disponible y de los nutrientes que retiran durante el proceso nutricional. Pero contiene además una gran carga biológica activa constituida por bacterias (conformando biofilms), esporas fúngicas, arqueas, ácaros, colémbolos y un largo etc., que son habituales simbioses de cada especie en particular.

Necromasa. Conjunto de estructuras biológicas que abandonan al morir, de todos los seres vivos que constituyen la totalidad de la edafofauna la edafoflora.

Neomasa. Conjuntos de compuestos orgánicos de excreción (animal y vegetal), que por razones varias, al llegar al suelo, varían su conformación química original.

Señales. Nuevos conjuntos, prácticamente desconocidos, que llegan con la necromasa vegetal, animal y microbiana (en el seno de vacuolas especializadas) y/o por síntesis y excreción específica de moléculas que condicionan las relaciones entre los distintos conjuntos de seres vivos.

- b) La organización del trabajo de la bioedafodiversidad en el contexto de la pirámide edafo-trófica:

1. Cada población que se ubican en la superficie o en el interior del suelo muestra actividades específicas, altamente especializadas.
2. Se ha descrito el aspecto triturador y especializado de las lombrices de tierra, enquitréidos, hormigas y termitas. Otro aspecto es el de bioturbación, proceso de transporte vertical de componentes del suelo que realizan hormigas y termitas. Un tercero es la insalivación de los alimentos triturados para la conformación de su hábitat. Son los conocidos como ingenieros del suelo.

CONCLUSIONES

3. En un segundo nivel trófico se encuentran los componentes de la micro y meso edafo-fauna que continúan el trabajo de trituración, con una elevada intensidad mecánica y metabólica (liberando el 30% del CO₂ que aparece en el suelo) y degradando pequeñas partículas orgánicas existentes en la copro y necromasa vegetal y animal. Son los responsables de la generación de bioporos en las heces animales. La acumulación de su copromasa puede formar horizontes.
- c) La formación de bioconstructos o estructuras biogénicas, los cuales se constituyen en base a mezclas variables de heces y arcillas y/o calizas. Su resultado conlleva la degradación microbiana de las estructuras orgánicas trituradas por digestión exógena. La aparición de la copromasa en el suelo, fuertemente hidratada, embebida en mucus intestinal y muy rica en enzimas exocelulares, bacterias, arqueas, hongos, ácaros y colémbolos, puede estar implicada en un nuevo proceso de renovación constante de las poblaciones microbiana del suelo.
 - d) La formación de macroagregados, desde la óptica de la edafobiodiversidad, invierte su idea constructiva. Los macroagregados, en su mayor parte, son consecuencia de la fractura de las deyecciones de la macrofauna, por las líneas de los bioporos diseñadas por ácaros y colémbolos.
 - e) El recrecimiento de los microagregados viene dado por un proceso, no bien definido, en el que las deyecciones de ácaros y colémbolos se adhieren permitiendo un incremento de masa y volumen. Estas acciones son parte de otras acciones, como las de las bacterias y arqueas, con sus exopolisacáridos, de los hongos micorrizicos arbusculares, con sus glomalinas y de los vegetales, con sus rizodepósitos.

En su conjunto, se crea una nueva hipótesis dinámica de generación y renovación continua de agregados (micro y macro) y de los componentes microbiológicos del suelo, que es directamente dependiente de la edafobiodiversidad que coloniza cada suelo.

9. BIBLIOGRAFIA

- AACS (Asociación Argentina Ciencia del Suelo) (2004).** Red Argentina de Educación y Enseñanza de la Ciencia del Suelo. Disponible en <http://www.slcs.org.mx/page0013.htm>.
- Aanen, D.K. (2006).** As you reap, so shall you sow: Coupling of inoculating and harvesting stabilizes the mutualism between termites and fungi. *Biol. Lett.*, 2: 209-212.
- Abakumov, E., Fujitake, N. y Kosaki, T. (2009).** Humus and Humic Acids of Luvisol and Cambisol of Jiguli Ridges, Samara Region, Russia. *Applied and Environmental Soil Science Volume (2009)*, Article ID 671359, 5 pages <http://dx.doi.org/10.1155/2009/671359>
- Abbas, Z., Labbez, C., Nordholm, S. y Ahlberg, E. (2008).** Size-dependent surface charging of nanoparticles. *The Journal of Physical Chemistry C*, 112: 5715-5723.
- Abiven, S., Menasseri, S. y Chenu, C. (2009).** The effects of organic inputs over time on soil aggregate stability .A literature analysis. *Soil Biol. Biochem.* 41: 1-12.
- Abrahamsen, G. (1971).** Influence of temperature and soil moisture on population density of *Cognettia Sphagnetorum* (Oligochaeta-Enchytraeidae) in cultures with homogenized raw humus. *Pedobiologia* 11: 417- 424.
- Abrahamsen, G. (1972).** Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. *Pedobiologia* 12: 26-82.
- Abrahamsen, G. (1990).** Influence of *Cognettia Sphagnetorum* (Oligochaeta, Enchytraeidae) on nitrogen mineralization in homogenized mor humus. *Biology and Fertility of Soils* 9: 159-162.
- Abrams, B.I. y Mitchell, M.J. (1980).** Role of nematode-bacterial interactions in heterotrophic system with emphasis on sewage sludge decomposition. *Oikos* 35: 404-410.
- Abreu, M.M. (1990).** Ferruginous pisolites from south of Portugal: Paleoenvironmental Quaternary relics. *Sci. Geol. Bull.* 43: 95-102.
- Acevedo-Sandoval, O., Cruz-Sánchez, M. y Cruz-Chávez, E. (2002).** Distribución de óxidos de Fe, Al y Si en horizontes endurecidos de origen volcánico. *Agrociencia* 36: 401-409.
- Acevedo-Sandoval, O., Ortiz-Hernández, E., Cruz-Sánchez, M. y Cruz-Chávez, E. (2004).** El papel de óxidos de hierro en suelos. *TERRA Latinoamericana*, 22: 485-497.
- Acton, C.J., Rennie, D.A. y Paul, E.A. (1963).** The relationship of polysaccharides to soil aggregation. *Can. J. Soil Sci.* 43: 201-209.
- Adams, R.M.M., Jones, T.H., Jeter, A.W., De Fine Licht, H.H., Schultz, T.R. y Nash, T.R. (2012).** A comparative study of exocrine gland chemistry in *Trachymyrmex* and *Sericomyrmex* fungus-growing ants. *Biochem. Syst. Ecol.* 40: 91-97.
- Addicott, J.T. (1978).** Competition for mutualists: aphids and ants. *Canadian Journal of Zoology* 56: 2093-2096.
- Adl, M.S. (2003).** *The Ecology of Soil Decomposition*, CABI, UK
- Admon, S., Green, M. y Avnimelech, Y. (2001).** Biodegradation kinetics of hydrocarbons in soil during land treatment of oily sludge. *Bioremed. J.* 5: 193-209.
- Adrian, L., Szewzyk, U. Wecke, J. y Gorish, H. (2000).** Bacterial dehalorespiration with chlorinated benzenes. *Nature*, 408:580-583.
- Adu, J.K. y Oades, J.M. (1978b).** Physical factors influencing decomposition of organic materials in soil aggregates. *Soil Biol. Biochem.* 10: 109-115.
- Aerts, R. (2006).** The freezer defrosting: Global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *J. Ecol.* 94: 713-724.
- Ahmad, A., Mukherjee, P., Senapati, S., Mandal, D., Khan, M.I., Kumar R. y Sastry, M. (2003).** Extracellular biosynthesis of silver nanoparticles using the fungus *Fusarium oxysporum*, *Colloids Surf. B* 28 (2003), pp. 313-318.

BIBLIOGRAFIA

- Ahmad, A., Senapati, S., Khan, M.I., Kumar, R. y Sastry M. (2003). Extracellular Biosynthesis of Monodisperse Gold Nanoparticles by a Novel Extremophilic Actinomycete, *Thermomonospora* sp. *Langmuir* 19: 3550-3553
- Aira, M. y Domínguez, J. (2008). Optimizing vermicomposting of animal wastes: effects of dose of manure application on carbon loss and microbial stabilization. *Journal of Environmental Management* 88: 1525-1529.
- Aira, M. y Domínguez, J. (2009). Microbial and nutrient stabilization of two animal manures after the transit through the gut of the earthworm *Eisenia fetida*. *Journal of Hazardous Materials* 161: 1234-1238.
- Aira, M., Monroy, F. y Domínguez, J. (2005). Ageing effects on nitrogen dynamics and enzyme activities in casts of *Aporrectodea caliginosa* (Lumbricidae). *Pedobiologia* 49: 467-473.
- Aira, M., Monroy, F. y Domínguez, J. (2006a). Changes in microbial biomass and microbial activity of pig slurry after the transit through the gut of the earthworm *Eudrilus eugeniae*. *Biology and Fertility of Soils* 42: 371-376.
- Aira, M., Monroy, F. y Domínguez, J. (2006b). *Eisenia fetida* (Oligochaeta, Lumbricidae) activates fungal growth, triggering cellulose decomposition during vermicomposting. *Microbial Ecology*. 52: 738-746.
- Aira, M., Monroy, F. y Domínguez, J. (2007a). *Eisenia fetida* modifies the structure of microbial communities improving carbon mineralization during vermicomposting of pig manure. *Microbial Ecology* 54: 662-671.
- Aira, M., Monroy, F. y Domínguez, J. (2007b). Earthworms strongly modify microbial biomass and activity triggering enzymatic activities during vermicomposting. *Science of the Total Environment* 385: 252-261.
- Aira, M., Monroy, F., Domínguez, J. y Mato, S. (2002). How earthworm density affects microbial biomass and activity in pig manure. *European Journal of Soil Biology* 38: 7-10.
- Aira, M., Sampedro, L., Monroy, F. y Domínguez, J. (2008). Detritivorous earthworms directly modify the structure, thus altering the functioning of a microdecomposer food web. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2511-2516.
- Aitken, J.B. y Senn, T.L. (1965). Seaweed products as a fertilizer and soil conditioner for horticultural crops. *Botania Marina* 8:144-148.
- Alexander, M. (1977). *Introduction to soil microbiology*. John Wiley & Sons, New York.
- Alexander, N. (1997). Objects in the rearview mirror may appear closer than they are, *International Review of Retail, Distribution and Consumer Research*, Vol. 7, No. 4, October, pp.383-403.
- Alexander, R.D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 325-383.
- Alexopoulos, C.J.M.C.W. (1985). *Introducción a la Micología*. Omega ed., Madrid.
- Al-Houty, W. (1998). Influence of termites on desert soil properties in Kuwait. *Arab Gulf J. Sci. Res.* 16: 393-401.
- Allen, M.F., Klironomos, J.N., Treseder, K.K. y Oechel, W.C. (2005). Responses of soil biota to elevated CO₂ in a chaparral ecosystem. *Ecological Applications* 15: 1701-1711.
- Allison, F.E. (1968). Soil aggregation: Some facts and fallacies as seen by a microbiologist. *Soil Sci.* 106: 136-143.
- Allison, F.E. (1973). *Soil organic matter and its role in crop production*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Allison, V.J., Miller, R.M. Jastrow, J.D. Matamala, R. y Zak, D.R. (2005). Changes in soil microbial community structure in a tallgrass prairie chronosequence. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 69: 1412-1421.
- Alonso, L.E. y Agosti, D. (2000). Biodiversity Studies, Monitoring and Ants: An Overview. In: D. Agosti J.D. Majer L. Alonso & T. Shultz (Eds.) *Ants, Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Capítulo 1: 1-8.
- Altermann, W. (2004) Evolving life and its effect in Precambrian sedimentation. in "The Precambrian Earth Tempos and Events". W. Altermann, D.R. Nelson, W. Mueller and O. Catuneanu (eds). Elsevier, Amsterdam, 539-545.
- Altieri, M.A. (1999b). Dimensiones Multifuncionales de la Agricultura Ecológica en América Latina. Ed. PED-CLADES / CIED. Lima-Perú. 82p.
- Álvarez-Ponce, D., López, P., Bapteste, E. y McInerney J.O. (2013). Gene similarity networks provide tools for understanding eukaryote origins and evolution. *Proc Nat. Academy Sci. USA* 110: E1594-E1603.

BIBLIOGRAFIA

- Amato, M. y Ladd, J.N. (1992).** Decomposition of ¹⁴C-labelled glucose and legume material in soils: Properties influencing the accumulation of organic residue C and microbial biomass C. *Soil Biol. Biochem.* 24: 455-464.
- Amelung, W., Flach, K.W. y Zech, W. (1999a).** Lignin in particle size fractions of native grassland soils as influenced by climate. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 1222-1228.
- Amelung, W., Flach, K.W. y Zech, W. (1999b).** Neutral and acidic sugars in particle-size fractions as influenced by climate. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 865-873.
- Amelung, W., Zhang, X. Flach, K.W. y Zech, W. (1999c).** Amino sugars in native grassland soils along a climosequence in North America. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 86-92.
- Amezketta, E. (1999).** Soil aggregate stability: a review. *J. Sustain.Agric.* 14: 83-151
- Ammar, E.D. (1985).** Internal morphology of leafhoppers and planthoppers, pp.127-162 en: L. R. Nault y J. G. Rodríguez, eds., *The leafhoppers and planthoppers.* John Wiley y Sons, New York.
- Anthor, J.S. (2001).** Effects of atmospheric CO₂ concentration on wheat yield: review of results from experiments using various approaches to control CO₂ concentration. *Field Crops Research* 73: 1-34.
- Andersen, A.N., Hoffmann, B.D. y Somes, J. (2003).** Ants as indicators of minesite restoration: community recovery at one of eight rehabilitation sites in central Queensland. *Ecological Management Restoration.* 4: S12-S19.
- Andersen, A.N. (2000).** A global ecology of rain forest ants: functional groups in relation to stress and disturbance. In: D. Agosti J.D. Majer, L. Alonso & T. Shultz (Eds.) *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity.* Smithsonian Institution Press, Washington D.C., USA. 3: 25-34.
- Andersen, A.N. y Majer, J.D. (2004).** Ant show the way Down Under: Invertebrates as bioindicators in land management. *Front. Ecol. Environ.* 2: 291-298.
- Andersen, A. (1991).** Sampling communities of ground foraging ant: Pitfall catches compared with quadrant count in an Australian tropical savanna. *Australian Journal of Ecology,* 16: 273-276.
- Andersen, A. (1993).** Ants as Indicators of Restoration Success at a Uranium Mine in Tropical Australia. *Restoration Ecology.* 5: 156-167.
- Angers, D.A. y Caron, J. (1998).** Plant-induced changes in soil structure: processes and feedbacks. *Biogeochemistry* 42: 55-72.
- Angers, D.A., Bissonnette, N. Legere, A. y Samson, N. (1993).** Microbial and biochemical changes induced by rotation and tillage in a soil under barley production. *Can. J. Soil Sci.* 73: 39-50.
- Antisari, L.V. Carbone, S., Gatti, A., Vianello, G. y Nannipieri, P. (2013).** Toxicity of metal oxide (CeO₂, Fe₃O₄, SnO₂) engineered nanoparticles on soil microbial biomass and their distribution in soil. *Soil Biol. Biochem.* 60: 87-94.
- Arbea, J. y Blasco, J. (2001).** Ecología de los colémbolos (hexápoda, Colémbola) en los Monegros (Zaragoza, España). *Aracnet 7 - Bol. S.E.A.* 2001, no. 28, p. 35-48.
- Arca, M.N. y Weed, S.B. (1966).** Soil aggregation and porosity in relation to contents of free iron oxide and clay. *Soil Sci.* 101: 164-170.
- Archibald, J.M., O'Kelly, C.J. y Doolittle, W.F. (2002).** The chaperonin genes of jakobid and jakobid-like flagellates: implications for eukaryotic evolution. *Mol. Biol. Evol.* 19: 422-31.
- Armitage, D.W., Gallagher, K.L., Youngblut, N.D., Buckley, D.H. y Zinder, S.H. (2012).** Millimeter-scale patterns of phylogenetic and trait diversity in a salt marsh microbial mat. *Front. Microbiol.*, 10 August 2012 doi: 10.3389/fmicb.2012.00293.
- Armstrong, A.S.B. y Tanton, T.W. (1992).** Gypsum applications to aggregated saline sodic clay topsoils. *J. Soil Sci.* 43: 249-260.
- Arnell, N.W. (1999).** The effect of climate change on hydrological regimes in Europe: a continental perspective. *Global Environmental Change* 9: 5-23.
- Arnone, J.A., Zaller, J.G., Spehn, E.M., Niklaus, P.A., Wells, C.E. y Korner, C. (2000).** Dynamics of root systems in native grasslands: effects of elevated atmospheric CO₂. *New Phytologist* 147: 73-86.
- Arnosti, C., Fuchs, B.M., Amann, R. y Passow, U. (2012).** Contrasting extracellular enzyme activities of particle-associated bacteria from distinct provinces of the North Atlantic Ocean. *Front. Microbiol.* 3:425. doi: 10.3389/fmicb.2012.00425.

BIBLIOGRAFIA

- Arocena, J.M. y Pawluk, S. (1991).** The nature and origin of nodules in podzolic soils from Alberta. *Can. J. Soil Sci.* 71: 411-426.
- Aronson, J.M. (1965).** The cell wall. *The Fungi*, 1: 49-76.
- Arpin, P. y Kilbertus, G. (1981).** Ultrastructure du contenu digestif et de l'épithélium intestinal chez quelques nématodes prédateurs (Mononchida) et bactériophages. *Revue de Nématologie*, 4: 131-143.
- Arrouays, D. (1995).** Analyse et modélisation spatiales de l'évolution des stocks de carbone organique des sols à l'échelle d'un paysage pédologique. Application à l'étude des sols de "touyas" du piedmont pyrénéen. Thèse ENSA Montpellier. 169 pages
- Arroyo, J. (2003).** Estudio faunístico y ecológico de los Ácaros Oribátidos de suelos agrícolas y naturales de la Provincia de Burgos. Tesis Doctoral. Área de Edafología. Universidad de Burgos
- Aspiras, R.B., Allen, O.N., Chesters, G. y Harris, R.F. (1971).** Chemical and physical stability of microbial stabilized aggregates. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 35: 283-286.
- Athias, F., Josens, G. y Lavelle, P. (1975).** Traits généraux du peuplement animal endogé de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). In *Progress in Soil Zoology*; Vaněk, J., Ed.; Academia: Prague, Czechoslovakia, 1975; pp. 375-388.
- Atiyeh, R., Dominguez, J., Subler, S. y Edwards, C.A. (2000).** Changes in biochemical properties of cow manure during processing by earthworms and the effects on seedling growth. *Pedobiologia* 44: 709-724.
- Atlas, R.M. y Bartha R. (1998).** *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications* In Benjamin/Cummings, pp 694
- Atsivor, L., Dowuona, G.N. y Adiku, S.G.K. (2001).** Farming system induced variability of some soil properties in a sub-humid zone of Ghana. *Plant Soil* 236: 83-90.
- Attou, F. y Bruand, A. (1998).** Experimental study of 'fragipans' formation in soils. Role of both clay dispersion and wetting-drying cycles. *C. R. Acad. Sci., Ser. 2, Fascicule II. Sci. Terre Planetes* 326: 545-552.
- Attou, F., Bruand, A. y Le Bissonnais, Y. (1998).** Effect of clay content and silt-clay fabric on stability of artificial aggregates. *Eur. J. Soil Sci.* 49: 569-577.
- Aubert, M., Hedde, M., Decaëns, T., Margerie, P., Alard, D. y Bureau, F. (2005).** Facteurs contrôlant la variabilité spatiale de la macrofaune du sol dans une hêtraie pure et une hêtraie-charmaie. *C. R. Biol.* 328: 57-74.
- Auclair, J. (1963).** Aphid feeding and nutrition. *Annual Review of Entomology* 8: 439-490.
- Augris, N., Balesdent, J., Mariotti, A., Derenne, S. y Largeau, C. (1998).** Structure and origin of insoluble and non-hydrolyzable, aliphatic organic matter in a forest soil. *Organic Geochemistry*, 28: 119-124.
- Augris, N., Balesdent, J., Mariotti, A., Derenne, S. y Largeau, C. (1998).** Structure and origin of insoluble and non-hydrolyzable, aliphatic organic matter in a forest soil. *Organic Geochemistry*, 28: 119-124.
- Auguet JC., Barberan, A. y Casamayor, E.O. (2009).** Global ecological patterns in uncultured archaea. *ISME J.* 4: 182-190.
- Autori, M. (1947).** Combate a formica saúva. *Biológico*, 13: 196-199.
- Avnimelech, Y., Weber, B., Milstein, A., Hopher, B. y Zorn, M. (1986).** Studies in circulated fish ponds: organic matter recycling and nitrogen transformation. *Aquacult. Fish. Manage.* (1986)
- Awramik, S.M. (1984).** Ancient stromatolites and microbial mats. In *Microbial Mats: Stromatolites*, eds Y. Cohen, R. W. Castenholz, and H. O. Halvorson (New York: Alan R. Liss Inc), 1-22.
- Bååth E, y Anderson, T.H. (2003).** Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biol Biochem* 35: 955-963.
- Bååth, E. (2001).** Estimation of fungal growth rates in soil using ¹⁴C-acetate incorporation into ergosterol. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 2011-2018.
- Bååth, E., Pettersson, M. y Söderberg, K.H. (2001).** Adaptation of a rapid and economical microcentrifugation method to measure thymidine and leucine incorporation by soil bacteria. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 1571-1574.
- Babanin, V.F., Ivanov, D.E., Pukhov, D.E. y Shipilin, A.M. (2000).** Magnetic properties of concretions in surface-gleyed podzolic soils. *Eurasian Soil Sci.* 33: 1072-1079.

BIBLIOGRAFIA

- Babel, U. y Kretzschmar, A. (1994).** Micromorphological observations of casts and burrow walls of the Gippsland giant earthworm *Megascolides australis*, Mc Coy 1878. In: Ringrose-Voase, A.J., Humphreys, G.S. Eds., *Soil Micromorphology: Studies in Management and Genesis. Working Meeting on Soil Micromorphology 1992*. Elsevier, Amsterdam, pp. 451–457.
- Bahrndorff, S., Holmstrup, M., Petersen, H. y Loeschke, V. (2006).** Geographic variation for climatic stress resistance traits in the springtail *Orchesella cincta*. *Journal of Insect Physiology* 52: 951-959.
- Bai Y, Wu J, Clark C.M., Naeem S, Pan Q, et al. (2010).** Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biol.* 16: 358-372.
- Bailey D., Mazurak, P. y Rosowski J. (1973).** Aggregation of soil particles by algae. *J.1 Phycology*, 9: 99-101.
- Bailey, V.L., Fansler, S.J., Stegen, J.C. y McCue, L.A. (2013).** Linking microbial community structure to β -glucosidic function in soil aggregates. *ISME Journal* (2013) 7: 2044-2053
- Bailey, V.L., Bilskis, Ch.L., Fansler, S., McCue, L.A., Smith, J.L., y Konopka A. (2012).** Measurements of microbial community activities in individual soil macroaggregates. *Soil Biol. Biochem.*, 48: 192-195.
- Bailey, V.L., McCue, L.A., Fansler, S.J., Boyanov, M.I. DeCarlo, F., Kemner, K.M. y Konopka, A. (2013).** Micrometer-scale, physical structure and microbial composition of soil macroaggregates. *Soil Biol. Biochem.* 65: 60-68.
- Bailey, V.L., Smith, J.L. y Bolton, H. Jr. (2002).** Fungal-to-bacterial ratios in soils investigated for enhanced C sequestration. *Soil Biol. Biochem.* 34: 997-1007.
- Baize D. (1993).** Petites régions naturelles et "paysages pédologiques" de l'Yonne. INRA/Conseil Général de l'Yonne. 191 p.
- Baize, D. y Girard, M.C. (1998).** A sound reference base for soils: the "Référentiel pédologique". INRA, Paris.
- Baize, D., Duval, O. y Richard, G. (2013).** Les sols et leurs structures. Observations à différentes échelles. Ed. Quæ, 264 p.
- Baker, A.J.M. y Walker, P.L. (1990).** Ecophysiology of metal uptake by tolerant plants. En Shaw A.J. Ed. *Heavy Metal Tolerance in Plants: Evolutionary Aspects*. pp.155-177, CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Baker, A.M. (1981).** Accumulators and excluders: strategies in the response of plants to heavy metals. *Journal of Plant Nutrition* 3: 643-654.
- Baker, B.J. y Banfield, J.F. (2003).** Microbial communities in acid mine drainage. *FEMS Microbiol. Ecol* 44: 139-152.
- Bakken, L.R. y Olsen, R.A. (1989).** DNA-content of soil bacteria of different cell size. *Soil Biology & Biochemistry* 21: 789-793.
- Bakken, L.R. (1997).** Culturable and nonculturable bacteria in soil. In: JD van Elsas; JT Trevors & EMH Wellington (eds). *Modern Soil Microbiology*. Marcel Dekker, New York, pp 47-61.
- Bal, L. (1970).** Morphological investigation in two moder-humus profiles and the role of the soil fauna in their genesis. *Geoderma* 4: 5-36.
- Bal, L. (1973).** Micromorphological analysis of soils. Lower organization of organic soil materials. Netherlands Soil Survey Institute. Wageningen, Holand.
- Balabane, M. y Plante, A.F. (2004).** Aggregation and carbon storage in silty soil using physical fractionation techniques. *European Journal of Soil Science*, 55: 415-427.
- Baldock, J.A., Aoyama, M., Oades, J.M., Susanto, R.H. y Grant, C.D. (1994).** Structural amelioration of a south Australian redbrown earth using calcium and organic amendments. *Aust. J. Soil Res.* 32: 571-594.
- Baldock, J.A., Oades, J.M. Vassallo, A.M. y Wilson. M.A. (1990a).** Significance of microbial activity in soils as demonstrated by solidstate ^{13}C NMR. *Environ. Sci. Technol.* 24: 527-530.
- Baldock, J.A., Oades, J.M. Vassallo, A.M. y Wilson, M.A. (1990b).** Solid-state CP/MAS ^{13}C N.M.R. Analysis of bacterial and fungal cultures isolated from a soil incubated with glucose. *Aust. J. Soil Res.* 28: 213-225.
- Baldock, J.A., Oades, J.M., Vassallo, A.M. y Wilson. M.A. (1990c).** Solid State CP/MAS ^{13}C N.M.R. Analysis of particle size and density fractions of a soil incubated with uniformly labeled ^{13}C -glucose. *Aust. J. Soil Res.* 28: 193-212.
- Baldrian, P. (2006).** Fungal laccases, occurrence and properties. *FEMS Microbiology Reviews*, 30: 215-242.

BIBLIOGRAFIA

- Baldrian, P. (2008a).** Enzymes of Saprotrophic Basidiomycetes. In: Boddy L., Frankland J., van West P. (eds.): Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes. Academic Press, New York, 19-41.
- Baldrian, P. (2008b).** Wood-inhabiting ligninolytic basidiomycetes in soils: ecology and constraints for applicability in bioremediation. *Fungal Ecology*, 1: 4-12.
- Baldrian, P., Trogl J., Frouz J., Šnajdr J., Valašková V., Merhautova V., Cajthaml T. y Herinkova J. (2008).** Enzyme activities and microbial biomass in topsoil layer during spontaneous succession in spoil heaps after brown coal mining. *Soil Biology and Biochemistry*, 40: 2107-2115.
- Baldy, V., Gessner, M.O. y Chauvet, E. (1995).** Bacteria, fungi and the breakdown of leaf-litter in a large river. *Oikos* 74: 93-102.
- Balesdent, J., Chenu, C. y Balabane, M. (2000).** Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil Tillage Res.* 53: 215-230.
- Ball, B.C., Cheshire, M.V., Robertson, E.A.G. y Hunter, E.A. (1996).** Carbohydrate composition in relation to structural stability, compactibility and plasticity of two soils in a long-term experiment. *Soil Tillage Res.* 39: 143-160.
- Balogh, J. y Balogh, P. (1992).** The oribatid mites genera of the world. *Hungarina Natural History Museum, Budapest*. Vol i: 263 pp. Vol II. 375 pp
- Bandara, W.M.M.S., Seneviratne, G y Kulasooriya, S.A. (2006).** Interactions among endophytic bacteria and fungi: effects and potentials; *J. Biosci.* 31: 645-650.
- Bansal, V. Rautaray, D., Bharde, A., Ahire, K., Sanyal, A., Ahmad, A. y Sastry, M. (2005).** Fungus-mediated biosynthesis of silica and titania particles. *J. Mater. Chem.*, 2005, 15: 2583-2589.
- Bapiri, A., Bååth, E. y Rousk (2010).** Drying-rewetting cycles affect fungal and bacterial growth differently in an arable soil. *J. Microb Ecol.* Aug: 60(2): 419-28. Epub 2010 Jul 16.
- Barbault, R. (1997).** Biodiversité. Introduction à la biologie de la conservation. Les Fondamentaux, Hachette, Paris,.
- Bardgett, R.D. (2005).** The biology of soil. *Biology of habitats* (ed. by M.J. Crawley, Little, C., Southwood, T.R.E. and Ulfstrand, S.). Oxford University Press Inc., New York, US.
- Bardgett, R.D. (1996).** Potential effects on the soil mycoflora of changes in the UK agricultural policy for upland grasslands. p. 163-183. In J. C. Frankland et al. (ed.) *Fungi and environmental change*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Bardgett, R.D. (2005).** *The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach*; Oxford University Press: Oxford, UK, 2005; p. 242.
- Bardgett, R.D. (2005).** *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Bardgett, R.D., Hobbs, P.J. y Frostega A.R.D. (1996).** Changes in soil fungal: bacterial biomass ratios following reductions in the intensity of management of an upland grassland. *Biol. Fertil. Soils* 22: 261-264.
- Bardgett, R.D., Usher, M.B. y Hopkins, D.W. (2005).** *Biological Diversity and Function in Soil*. University Press, Cambridge.
- Bardgett, R.D. y McAlister, E. (1999).** The measurement of soil fungal: bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem selfregulation in temperate meadow grasslands. *Biol. Fertil. Soils* 29: 282-290.
- Barnett, H.L. y Hunter, B.B. (1972).** *Illustrated genera of imperfect fungi*. 3rd edition, Burgess Publishing Co., 273 pp.
- Baroni Urbani, C. (1989).** Phylogeny and behavioral evolution in ants, with a discussion of the role of behavior in evolutionary processes. *Ethology Ecology and Evolution* 1: 137-168.
- Barr, D.P. y Aust, S.D. (1994).** Mechanisms white rot fungi use to degrade pollutants. *Environmental Science and Technology*, 28: 78A-87A.
- Barral, M.T., Arias, M. y Guerif, J. (1998).** Effects of iron and organic matter on the porosity and structural stability of soil aggregates. *Soil Tillage Res.* 46: 261-272.
- Barratt, B.C. (1962).** Soil organic regime of coastal sand dunes. *Nature*, 196: 835-837.
- Barron, G.L. (1977).** *The nematode destroying fungi*. Canadian Biological Publications: Guelph, Ontario.

BIBLIOGRAFIA

- Barron, G.L. (1992).** Lignolytic and cellulolytic fungi as predators and parasites. The Wicklow, Eds. 2ª Ed. 311-326. Marcel Dekker, Inc New York.
- Barros, E., Curmi, P. Hallaire, V., Chauvel, A. y Lavelle, P (2001).** The role of macrofauna in the transformation and reversibility of soil structure of an oxisol in the process of forest to pasture conversion *Geoderma*, 100: 193-213.
- Bartelt-Ryser, J., Joshi, J., Schmid, B., Brandl, H. y Balsler, T. (2005).** Soil feedbacks of plant diversity on soil microbial communities and subsequent plant growth. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7: 27-49.
- Bartha, R. (1986).** Biotechnology of petroleum pollutant biodegradation. *Microbiol. Ecol.*, 12: 155-172.
- Bartnicki-Garcia, S.E.L. (1969).** Fungal Morphogenesis: Cell Wall Construction in *Mucor rouxii* *Science*. 165: 302-304.
- Baskar, S., Baskar, R., Mauclair, L. y McKenzie, J.A. (2006).** Microbially induced calcite precipitation in culture experiments: possible origin for stalactites in Sahastradhara caves, Dehradun, India. *Curr. Sci. India*, 90: 58-64.
- Bass, S. y Dubois, O. (2000).** Rural livelihoods and carbon management. London, IIED.
- Bates, S.T. Berg-Lyons, D., Caporaso, J.G., Walters W.A., Knight, R y Fierer N. (2011).** Examining the global distribution of dominant archaeal populations in soil. *ISME J. May 2011*; 5(5): 908-917.
- Batley, G.E. Kirby, J.K. y McLaughlin, M.J. (2013).** Fate and risks of nanomaterials in aquatic and terrestrial environments *Acc. Chem. Res.*, 46: 854-862.
- Batra, L., Kumar, A., Manna, M.C. y Chhabra, R. (1997).** Microbiological and chemical amelioration of alkaline soil by growing Karnal grass and gypsum application. *Exp. Agric.* 33: 389-397.
- Baudoin, E., Benizri, E. y Guckert, A. (2002).** Impact of growth stage on the bacteria community structure along maize roots, as determined by metabolic and genetic fingerprinting. *Applied Soil Ecology* 19: 135-145.
- Bauer, R. (2002).** Survival of frost and drought conditions in the soil by enchytraeids (Annelida; Oligochaeta) in Arctic, subalpine and temperate areas. *European Journal of Soil Biology* 38: 251-254.
- Bauer, R., Kiem, R. y Pfeffer, M. (1998).** Winter survival and cold hardiness in *Stercutus niveus* (Oligochaeta; Enchytraeidae). *Applied Soil Ecology* 9: 87-92.
- Baxter, F.P. y Hole, F.D. (1967).** Ant (*Formica cinerea*) pedoturbation in a prairie soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 31: 425-428.
- Bazylinski, D.A., Frankel, R.B. y Konhauser, K.O. (2007).** Modes of biomineralization of magnetite by microbes *Geomicrobiol. J.*, 24: 465-475.
- Beare, M.H.; Hu, S., Coleman, D.C. y Hendrix, P.F. (1997).** Influences of mycelial fungi on soil aggregation and organic matter storage in conventional and no-tillage soils. *Applied Soil Ecology*, 5: 211-219.
- Beare, M.H. (1997).** Fungal and bacterial pathways of organic matter decomposition and nitrogen mineralization in arable soils. p. 37-70. In L. Brussaard and R.Ferrera-Cerrato (ed.) *Soil ecology in sustainable agricultural systems*. Lewis Publishers, Boca Raton, FL.
- Beare, M.H., Cabrera, M.L. Hendrix, P.F. y Coleman, D.C. (1994).** Aggregate-protected and unprotected organic matter pools in conventional- and no-tillage soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58: 787-795.
- Beare, M.H., Hendrix, P.F. y Coleman, D.C. (1994).** Water-stable aggregates and organic matter fractions in conventional- and no-tillage soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58: 777-786.
- Beare, M.H., Parmelee, R.W. Hendrix, P.F. Cheng, W. Coleman D.C. y Grossley, D.A.Jr. (1992).** Microbial and faunal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems. *Ecol. Monogr.* 62: 569-591.
- Beattie, A.J., Turnbull, C., Knox, R.B. y Williams, E.G. (1984).** Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare. *Am. J. Bot.* 71: 421-426.
- Beattie, A.J. (1985).** The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge, University Press, 182pp.
- Beavon, J. y Heatly, N.G. (1963).** The occurrence of struvite (magnesium ammonium phosphate hexahydrate) in microbial cultures. *J. Gen. Microbiol.* 31:167-169.

BIBLIOGRAFIA

- Bedini, S., Pellegrino, E., Avio, L., Pellegrini, S., Bazzoffi, P., Argese, E. y Giovanetti, M. (2009).** Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the AMF species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biology and Biochemistry*, 41: 1491-1496.
- Bell, T., Newman, J.A., Silverman, B.W., Turner, S.L. y Lilley, A.K. (2005).** The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature*, 436: 1157-1160.
- Bellinzoni, A.M., Caneva G. y Ricci, S. (2003).** Ecological trends in travertine colonisation by pioneer algae and plant communities. *Int Biodeterior Biodegradation* 51: 203-210.
- Bello, A. (1979).** Nematodos encontrados en los suelos de la provincia de Toledo. *Anal. Edaf. Agrob.*, 38: 1765-1784.
- Benson, W.W. (1984).** Amazon ant-plants, pp. 239-266 en G. T. Prance y T. E. Lovejoy, eds., *Amazonia* Pergamon Press.
- Bentley, B.L. (1977).** Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:407-427.
- Benzing, D.H. (1991).** Myrmecotrophy: origins, operation, and importance, pp. 353-373 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions* Oxford University Press, Oxford.
- Benzing-Purdie, L. (1984).** Amino sugar distribution in four soils as determined by high resolution gas chromatography. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48: 219-222.
- Berg, B. y Laskowski, R. (2009).** Origin and structure of secondary organic matter and sequestration of C and N. Anonymous *Advances in Ecological Research* 38: Litter Decomposition: a Guide to Carbon and Nutrient Turnover. Academic Press. pp. 185-226.
- Berg, I.A., Kockelkorn, D., Buckel, W. y Fuchs, G. (2007).** Response to Comment on "A 3-Hydroxypropionate/4-Hydroxybutyrate Autotrophic Carbon Dioxide Assimilation Pathway in Archaea. *Science* 318: (5857): 1782-1786
- Berger M. (2006).** Fungus as bionanofactory for synthesis of silver nanoparticles Nanowerk LLC
- Bernier, N. y Ponge, J.F. (1994).** Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biol. Biochem.* 26: 183-220
- Bernstein, R.A. (1979).** Schedules of foraging activity in species of ants. *Journal of Animal Ecology* 48: 921-930.
- Beveridge, T.J. (1989).** Role of cellular design in bacterial metal accumulation and mineralization. *Annu. Rev. Microbiol.*, 43: 147-171.
- Bezalel, L., Hadar, Y. y Cerniglia, C.E. (1997).** Enzymatic mechanisms *Pleurotus ostreatus*. *Applied and Environmental Microbiology* 63: 2495-2501.
- Bian, S.W., Mudunkotuwa, I.A., Rupasinghe, T. y Grassian, V.H. (2011).** Aggregation and dissolution of 4 nm ZnO nanoparticles in aqueous environments: influence of pH, ionic strength, size, and adsorption of humic acid. *Langmuir*, 27: 6059-6068.
- Bignell, D.E., Tondoh, J., Dibog, L., Huang, S.P., Moreira, F., Nwaga, D., Pashanasi, B., Susilo, F.X. y Swift, M. (2005).** 'Belowground diversity assessment: developing a key functional group approach in best-bet alternatives to Slash-and-Burn', in C.A. Palm, S.A. Vosti, P.A. Sanchez, P.J. Ericksen (eds) *Slash-and-Burn Agriculture: The Search for Alternatives*, Columbia University Press, New York.
- Bilgrami, A.L., Ahmad, I. y Jairajpuri, M.S. (1986).** A study of the intestinal contents of some mononchs. *Rev. Nematology*, 9: 191-194.
- Billes, D.J. (1941).** Pollination of *Theobroma cacao* L. in Trinidad
- Bindesbøl, A.M., Holmstrup, M., Damgaard, C. y Bayley, M. (2005).** Stress synergy between environmentally realistic levels of copper and frost in the earthworm *Dendrobaena octaedra*. *Environmental Toxicology and Chemistry* 24: 1462-1467.
- Bintrim, S.B., Donohue, T.J., Handelsman J., Roberts G.P. y Goodman R.M. (1997).** Molecular phylogeny of archaea from soil. *Proc Natl Acad Sci USA.* 94: 277-282.
- Bird, G.W. (1987).** Role of nematology in integrated pests management programs. Plenum Press. New York and London, 164 pp.
- Birkemoe, T., Coulson, S.J. y Sømme, L. (2000).** Life cycles and population dynamics of enchytraeids (Oligochaeta) from the High Arctic. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 78: 2079-2086.

BIBLIOGRAFIA

- Bitton, G., Henis, Y. y Lahav, N. (1976).** Influence of clay minerals, humic acid and bacterial capsular polysaccharide on the survival of *Klebsiella aerogenes* exposed to drying and heating in soils. *Plant Soil* 45: 65-74.
- Black, H.J. y Okwakol, M.J.N. (1997).** Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: The role of termites. *Appl. Soil Ecol.*, 6:53.
- Black, R.W. (1987).** The biology of leaf nesting ants in a tropical wet forest. *Biotropica* 19: 319-325.
- Blackmore, A.V. (1976).** Salt sieving within soil clay aggregates. *Aust. J. Soil Res.* 11: 149-158.
- Blagodatskaya, E.V. y Anderson, T.H. (1998).** Interactive effects of pH and substrate quality on the fungal-to-bacterial ratio and qCO_2 of microbial communities in forest soils. *Soil Biol. Biochem.* 30: 1269-1274.
- Blair, A.C., Hanson, B.D., Brunk, G.R., Marrs, R.A., Westra, P., Nissen, S.J. y Hufbauer, R.A. (2005).** New techniques and findings in the study of a candidate allelochemical implicated in invasion success. *Ecology Letters*, 8: 1039-1047.
- Blair, A.C., Nissen, S.J., Brunk, G.R. y Hufbauer, R.A. (2006).** A lack of evidence for an ecological role of the putative allelochemical (\pm)-catechin in spotted knapweed invasion success. *Journal of Chemical Ecology*, 32: 2327-2331.
- Blair, J., Bohlen, P. y Freckman, D. (1996).** Soil Invertebrates as Indicator of Soil Quality. p. 273-291. In: DORAN, J. (eds). *Methods for Assessing Soil Quality*. SSSA Special Publication. Number 49. Madison, Wisconsin: Soil Science Society of America, Inc., 410 p.
- Blair, J.M. et al. (1996).** Soil invertebrates as indicators of soil quality. In *Methods for Assessing Soil Quality*, SSSA Special Publication 49, pp. 273-291.
- Blanchart, E. (1990).** Rôle fonctionnel des vers de terre dans la formation de la structure des sols de savana de Lamto (Côte d'Ivoire) Tesis (Ph.D.) Université de Rennes I. France.
- Blanchart, E. (1992).** Restoration by earthworms Megascleidae of the macroaggregate structure of a destructed savanna under field conditions. *Soil Biol. Biochem.* 24: 1587-1594.
- Blanchart, E., Albrecht, A. et al. (1999).** Effects of earthworms on soil structure and physical properties. *Earthworms Management in Tropical Agro-Ecosystem*
- Blanchart, E., Bruand, A. y Lavelle, P. (1993).** The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaete; Megascleidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire) Thesis (Ph.D.) Université de Rennes I. France.
- Blanchart, E., Lavelle, P., Braudeau, E., Le Bissonais, Y. y Valentin, C. (1997).** Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Ivory Coast. *Soil Biol. Biochem.* 29: 431-439.
- Blaud, A., Lerch T.Z., Chevallier, T., Nunan N., Chenu, C. y Brauman A. (2012).** Dynamics of bacterial communities in relation to soil aggregate formation during the decomposition of ^{13}C -labelled rice straw. *Appl. Soil Ecology*, 53: 1-9.
- Blount Z.D., Borland C.Z. y Lenski, R.E. (2008).** Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli*. *Proc Natl Acad Sci USA*. 105: 7899-7906.
- Blum, M.S. (1996).** Semiochemical parsimony in the Arthropoda. *Annu. Rev. Entomol.* 41: 353-374.
- Blum, M.S., Padovani, F. y Amante, E. (1968).** Alkanones and terpenes in the mandibular glands of *Atta* species (Hymenoptera: Formicidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 26: 291-299.
- Blunden, G. y Wildgoose P.B. (1977).** The effect of aqueous seaweed extract and kinectic en potato yields. *J. Sci. Food Agric.* 28, 121-125.
- Boenigk J, Stadler P, Wiedroither A, y Hahn, M.W. (2004).** Strain-specific differences in the grazing sensitivity of closely related ultramicrobacteria affiliated with the Polynucleobacter cluster. *Appl Environ Microbiol* 70: 5787-5793.
- Boenigk, J., Pfandl, K. y Hansen, P.J. (2006).** Exploring strategies for nanoflagellates living in a 'wet desert'. *Aquat Microb Ecol* 44: 71-83.
- Boettinger, J.L. y Southard, R.J. (1995).** Pediment, western Mojave Desert. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 59: 1189-1198.
- Bogan, B.W. y Lama, R.T. (1996).** Polycyclic aromatic hydrocarbon-degrading capabilities of *Phanerochaete laevis* HHB-1625 and its extracellular ligninolytic enzymes. *Microbiology*, 62: 1597-1603.

BIBLIOGRAFIA

- Bogan, B.W., Lamar, R.T. y Hammel, K.E. (1996).** Fluorene oxidation in vivo by *Phanerochaete chrysosporium* and in vitro during manganese peroxidase-dependent lipid peroxidation. *Applied Environmental Microbiology* 62: 1788-1792.
- Boix-Fayos, C., Calvo-Cases, A. y Imeson, A.C. (2001).** Influence of soil properties on the aggregation of some Mediterranean soils and the use of aggregate size and stability as land degradation indicators. *Catena* 44: 47-67.
- Boix-Fayos, C., Calvo-Cases, A., Imeson, A.C., Soriano-Soto, M.D. y Tiemessen, I.R. (1998).** Spatial and short-term temporal variations in runoff, soil aggregation and other soil properties along a Mediterranean climatological gradient. *Catena* 33: 123-128.
- Boix-Fayos, C., Calvo-Cases, A., Imeson A.C. y Soriano-Soto, M.D. (2001).** Influence of soil properties on the aggregation of some Mediterranean soils and the use of aggregate size and stability as land degradation indicators. *Catena* 44: 47-67.
- Bokhorst, S., Huiskes, A., Convey, P., van Bodegom, P. M. y Aerts, R. (2008).** Climate change effects on soil arthropod communities from the Falkland Islands and the Maritime Antarctic. *Soil Biology & Biochemistry* 40: 1547-1556.
- Bolhuis, H., y Stal, L.J. (2011).** Analysis of bacterial and archaeal diversity in coastal microbial mats using massive parallel 16S rRNA gene tag sequencing. *ISME J.* 5: 1701-1712
- Bolton, B. (1994).** Identification Guide to the Ant Genera of the World. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Bolton, B. (1995).** A New General Catalogue of the Ants of the World. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Bongers, T. (1990).** The maturity index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83: 14-19.
- Bongers, T. y Bongers, M. (1998).** Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology* 10: 239-251.
- Bongers, T., y Ferris, H. (1999).** Nematode community structure as a biomonitor in environmental monitoring. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 224-228.
- Booth, C.O. (1966).** Some properties of seaweeds manures. En Proc. Int. Seaweed Symp. Pergamon Press; Paris, 5: 349-357.
- Booth, C.O. (1969).** The manufacture and properties of liquid seaweed extracts. Proc. Int. Seaweed Symp. Pergamon Press; Paris 6: 655-662.
- Booth, W.E. (1941).** Algae as pioneers in plant succession and their importance in erosion control. *Ecology* 22: 38-46.
- Borie, F., Rubio, R. (2003).** Total and organic phosphorus in Chilean volcanic soils. *Guyana Botánica* 60: 69-78.
- Borm, P., Klaessig, F.C., Landry, T.D., Moudgil, B., Pauluhn, J., Thomas, K. et al. (2010).** Research strategies for safety evaluation of nanomaterials, part V: role of dissolution in biological fate and effects of nanoscale particles. *Toxicol Sci*, 90: 23-32.
- Borovicka, J. Randa, Z., Jelínek, E., Kotrba, P., Dunn, C.E. (2007).** Hyperaccumulation of silver by *Amanita strobiliformis* and related species of the section *Lepidella*. *Mycol. Res.* 111: 1339-1244
- Borror, D.J., Triplehorn, C.A. y Johnson, N.F. (1992).** Study of Insects. 6ta Edición, Saunders College Publishing Harcourt Brace College Publishers.
- Bossuyt, H., Deneff, K., Six, J., Frey, S.D., Merckx, R. y Paustian, K. (2001).** Influence of microbial populations and residue quality on aggregate stability. *Appl Soil Ecol* 16: 195-208.
- Bossuyt, H., Six, J. y Hendrix, P.F. (2005).** Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts. *Soil Biol. Biochem.* 37: 251-258.
- Bouché, M.B. (1997).** Stratégies lombriviennes. En Lohm U; Persson T. eds. Soil organisms as component of ecosystems. *Ecol. Bull.*, 25: 122-132.
- Boul, S.W., Hole, F.D. y McCracken, R.J. (1972).** Soil Genesis and Classification. Iowa State University Press. Ames, Iowa.
- Bourke, A.F.G. y Franks, N.R. (1995).** Social Evolution in Ants. Princeton University Press, NY.
- Boussau, B., Blanquart, S., Necșulea, A., Lartillot, N. y Gouy, M. (2008).** Parallel adaptations to high temperatures in the Archaean eon. *Nature*, 456: 942-945.

BIBLIOGRAFIA

- Boussiba, S. (1988).** Anabaena azollae as a nitrogen biofertilizer. En Algal biotechnology (T. Shadler, T. Y. Karamanos, J. Mollion, H. Morva, M.C. Verdus, D. Christiaen, eds.), (169-178).
- Bracho, A., Contreras, M., Villalobos, B., Bracho, B., Quiros, M., Jimenez, L. y Larreal, M. (1999).** Cambios en la cantidad y biodiversidad de la mesofauna en un suelo degradado con aplicación de abono orgánico. En: Rev. Fac. Agron. (Luz). 16 supl. 1, p. 187-195.
- Braddock, J.F., Ruth, M.L., Catterall, P.H., Walworth, J.L. y McCarthy, K.A. (1997).** Enhancement and inhibition of microbial activity in hydrocarbon-contaminated Arctic soils: implications for nutrient-amended bioremediation. Environmental Science and Technology 31 (7), 2078-2084. Bumpus, J. A. 1989.
- Bradfield, R. (1936)** The Value and Limitations of Calcium in Soil Structure. Soil Sci. Soc. Am. J. B17: 31-32 doi: 10.2136/sssaj1936.036159950B1720010011x
- Bradley, R.L. y Fyles, J.W. (1996).** Interaction between tree seedling roots and humus forms in the control of soil C and N cycling. Biol. Fertil. Soils 23: 70-79.
- Brady, N.C. y Weil, R.R. (2002).** The Nature and Properties of Soils. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Brady, N.C. y Weil, R.R. (1999).** The nature and properties of soils. 20th ed. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ.
- Bragazza, L., (2008).** A climatic threshold triggers the die-off of peat mosses during an extreme heat wave. Global Change Biology 14: 2688-2695.
- Brain, K.R., Chalopin M.C., Turner, T.D. y Blunden, P.B. (1973).** Cytoquinin activity of commercial aqueous seaweed extract. Plant Science Letters 1: 241-245.
- Braissant, O., Cailleau, G., Dupraz, Ch. y Verrecchia E.P. (2003).** Bacterially Induced Mineralization of Calcium Carbonate in Terrestrial Environments: The Role of Exopolysaccharides and Amino Acids. J. Sedimentary Res. 73: 485-490.
- Brauman, A. (2000).** Effect of gut transit and mound deposit on soil organic matter transformations in the soil feeding termite: a review. Eur. J. Soil Biol. 36: 117-125.
- Bremer, E. y Kuikman, P. (1994).** Microbial utilization of ¹⁴C[U]glucose in soil is affected by the amount and timing of glucose additions. Soil Biol. Biochem. 26: 511-517.
- Brennan, C.A. y Anderson, K.V. (2004).** Drosophila: the genetics of innate immune recognition and response. Annu. Rev. Immunol. 22: 457-483.
- Brenner, S., Sulston, J. y Horvitz, R. (2002).** Premios Nobel
- Brêthes, A., Brun, J.J., Jabiol, B., Ponge, J.F. y Toutain, F. (1995).** Classification of forest humus forms: a French proposal. Annales des Sciences Forestières 52: 535-546.
- Brewer, R., (1964).** Fabric and Mineral Analysis of Soil. Wiley, New York, NY, 470 pp.
- Briese, D.T. (1982).** The effect of ants on the soil of a semi-arid saltbush habitat. Insect. Soc. 29:375-382.
- Brillouet, J.C., Verdeil, J.L., Odoux, E., Lartaud, M., Grisoni y Conejero, M.G. (2014).** Phenol homeostasis is ensured in vanilla fruit by storage under solid form in a new chloroplast-derived organelle, the phenyloplast. J. Exp. Bot. (2014) doi: 10.1093/jxb/eru126
- Briones, M.J.I. y Ineson, P. (2002).** Use of C-14 carbon dating to determine feeding behavior of enchytraeids. Soil Biology & Biochemistry 34: 881-884.
- Briones, M.J.I., Ineson, P. y Heinemeyer, A. (2007).** Predicting potential impacts of climate change on the geographical distribution of enchytraeids: a meta-analysis approach. Global Change Biology 13: 2252-2269.
- Briones, M.J.I., Ineson, P. y Pearce, T.G. (1997).** Effects of climate change on soil fauna; Responses of enchytraeids, diptera larvae and tardigrades in a transplant experiment. Applied Soil Ecology 6: 117-134.
- Briones, M.J.I., Ineson, P. y Poskitt, J. (1998).** Climate change and Cognettia sphagnetorum: Effects on carbon dynamics in organic soils. Functional Ecology 12: 528-535.
- Briones, M.J.I., Poskitt, J. y Ostle, N. (2004).** Influence of warming and enchytraeid activities on soil CO₂ and CH₄ fluxes. Soil Biology & Biochemistry 36: 1851-1859.

BIBLIOGRAFIA

- Brock, T.D. (1973).** Lower pH limit for existence of blue-green algae: evolutionary and ecological implications. *Science* 179: 480–483.
- Bronick, C.J. y Lal R. (2005).** Soil structure and management: a review. *Geoderma* 124: 3-22
- Brooks, D.J., Fresco, J.R. y Singh, M. (2004).** A novel method for estimating ancestral amino acid composition and its application to proteins of the Last Universal Ancestor. *Bioinformatics*, 20: 2251-2257.
- Brown, B.V. (1993).** Taxonomy and preliminary phylogeny of the parasitic genus *Apocephalus*, subgenus *Mesophora* (Diptera: Phoridae). *Systematic Entomology* 18: 191-230.
- Brown, B.V. y Feener, D.H. (1991a.).** Behavior and host location cues of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 23: 182-187.
- Brown, B.V. y Feener, D.H. (1991b).** Life history parameters and description of the larva of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 25: 221-231.
- Brown, G.G. y Doube, B.M. (2004).** Functional interactions between earthworms, microorganisms, organic matter, and plants. En: Edwards, C.A. (ed.), *Earthworm Ecology*, 2nd edn., pp. 213-224, CRC Press, Boca Raton. USA.
- Brown, G.G., Barois, I. y Lavelle, P., (2000).** Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *Eur. J. Soil Biol.* 36: 177-198.
- Brown, Jr. W.L., (1973).** A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas, pp. 161-185 in B. Meggers, E. Ayensu, y W. Duckworth, eds., *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Brown, Jr., W.L. (1968).** An hypothesis concerning the function of the metapleural glands in ants. *Am. Nat.* 102:188-191.
- Brown, R.M., Larson, D.A. y Bold, H.C. (1964).** Airborne algae: their abundance and heterogeneity. *Science* 143: 583-585.
- Brühl, C.A., Mohamed M. y Linsenmair K.E. (1999).** Altitudinal distribution of leaf litter ants along a transect in primary forest on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*.15: 265-267.
- Brune, A., Urbach, W. y Dietz, K.J. (1994).** Compartmentation and transport of zinc in barley primary leaves as basic mechanisms involved in zinc tolerance. *Plant, Cell and Environment* 17: 153-162
- Brussaard, L. (1998).** Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Applied Soil.Ecology*, vol 9, pp. 123-135.
- Brussaard, L., Behan-Pelletier, V., Bignell, D., Brown, V., Didden, W., Folgarait, P., Fragoso, C., Freckman, D., Gupta, V., Hattori, T., Hawksworth, D., Klopatek, C., Lavelle, P., Malloch, D.,Rusek, J., Soderström, B., Tiedje, J. y Virginia, R. (1997)** Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio*, 26: 563-570.
- Buckley, D.H., Baumgartner, L.K., y Visscher, P.T. (2008).** Vertical distribution of methane metabolism in microbial mats of the great sippewissett salt marsh. *Environ. Microbiol.* 10: 967-977.
- Buckley, D.H., Graber, J.R. y Schmidt, T.M. (1998).** Phylogenetic analysis of nonthermophilic members of the kingdom *Crenarchaeota* and their diversity and abundance in soils. *Appl. Environ. Microbiol.* 64: 4333-4339.
- Buckley, R.C. (1987).** Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and systematics* 8: 111-135.
- Büdel, B., Weber, B., Köhl, M., Pfanz, H., Sültemeyer, D. y Wessels, D. (2004).** Reshaping of sandstone surfaces by cryptoendolithic cyanobacteria: bioalkalization causes chemical weathering in arid landscapes. *Geobiology* 2: 261-268.
- Bumpus, J.A. (1989).** Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons bu *Phanerochete chrysosporium*. *Appl. Environ. .* 55:154-158.
- Bumpus, J.A. y Aust, S.D. (1987).** Biodegradation of DDT [1,1,1-trichloro-2,2-bis(4-chlorophenyl)ethane] by the white rot fungus *Phanerochaete chrysosporium*. *Applied and Environmental Microbiology* 53: 2001-2008.
- Buol, S.W., Hole, F.D. y McCracken, R.J. (1989).** *Soil, Genesis and Classification*. Iowa State University Press/ Ames 446.
- Buresh, R.J. y Tian, G., (1997).** Soil improvement by trees in sub-Saharan Africa. *Agrofor. Syst.* 38: 51-76.
- Burmølle M., Kjølner, A. y Sørensen S.J. (2011).** Biofilms in soil. *Encycl Agrophys* 8: 70-74.

BIBLIOGRAFIA

- Burmølle, M., Hansen, L.H. y Sørensen, S.J. (2007).** Establishment and early succession of a multispecies biofilm composed of soil bacteria. *Microb Ecol* 54: 352-362.
- Burns, R.G. y Martin, J.P. (1986)** Biodegradation of Organic Residues in Soil. In *Microfloral and Faunal Interactions in Natural and Agro-ecosystems*; Mitchell, M.J., Nakas, J.P., Eds.; Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publishers: Dordrecht, the Netherlands, pp. 137-202.
- Burow, L.C., Woebken, D., Bebout, B.M., McMurdie, P.J., Singer, S.W., Pett-Ridge, J., Prufert-Bebout, L., Spormann, A. M., Weber, P.K. y Hoehler, T.M. (2012).** Hydrogen production in photosynthetic microbial mats in the Elkhorn Slough estuary, Monterey Bay. *ISME J.*, 6: 863-874.
- Bushby, H.V.A., y Marshall. K.C. (1977).** Water status of rhizobia in relation to their susceptibility to desiccation and to their protection by montmorillonite. *J. Gen. Microbiol.* 99: 19-27.
- Butt, T.M.C, Jackson y Magan, N. (2001).** Introduction. *Fungal Biological Control Agents*. Capitulo de libro: *Fungi as Biocontrol Agents*. progress, problems and potential. Edit. Cabi Publishing is a division of CAB International. Pag. 1-8.
- Buyer, J.S., Roberts, D.P. y Russek-Cohen, E., (2002).** Soil and plant effects on microbial community structure. *Canadian Journal of Microbiology* 48: 955-964.
- Byrne, M.M. (1994).** Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica* 26: 61-72.
- Cabana, H. Jiwan J.L.H. Rosenberg, R., Elisashvili, V., Penninckx, M., Agathos, S.N. y Jones JP (2007).** Elimination of endocrine disrupting chemicals nonylphenol and bisphenol A and personal care product ingredient triclosan using enzyme preparation from the white rot fungus *Corioliopsis polyzona*. *Chemosphere* 67: 770-778.
- Cabello, P., Roldán, M.D. y Moreno-Vivián, C. (2004).** Nitrate reduction and the nitrogen cycle in archaea. *Microbiology* 150: 3527-3546
- Caesar-TonThat, T.C. (2002).** Soil binding properties of mucilage produced by a basidiomycete fungus in a model system. *Mycol. Res.* 106: 930-937.
- Cai, Y. y Ma. L.Q. (2002).** Metal tolerance, accumulation and detoxification in plants with emphasis on arsenic in terrestrial plants. En: Cai Y. y Braids O. Eds. *Biogeochemistry of Environmentally Important Trace Elements*, pp. 95–114, Oxford University Press, Oxford.
- Callahan D.L., Baker J.M., Kolev D. y Wedd G. (2006).** Metal ion ligands in hyperaccumulating plants. *Journal of Biological Inorganic Chemistry* 11: 2-12
- Callaway, R., Thelen, G., Rodriguez, A. y Holben, W. (2004)** Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427: 731-733.
- Callaway, R., y Aschehoug, E. (2000).** Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.
- Cambardella, C.A., y Elliott. E.T. (1994).** Carbon and nitrogen dynamics of soil organic matter fractions from cultivated grassland soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58: 123-130.
- Camousseight, A. (1999)** Las termitas y su presencia en Chile. Santiago de Chile. CONAF (Corporación Nacional Forestal) Nota técnica (37), 8 pp.
- Campbell, K.L., Storz, J.F., Signore, A.V., Moriyama, H., Catania, K.C., Payson, A., Bonaventura, J., Stetefeld, J. y Weber, R.E. (2010).** Molecular basis of a novel adaptation to hypoxic-hypercapnia in a strictly fossorial mole. *BMC Evol. Biol.* 10: 214.
- Caravaca, F., Hernandez, T., Garcia, C., Roldan, A. (2002).** Improvement of rhizosphere aggregate stability of afforested semiarid plant species subjected to mycorrhizal inoculation and compost addition. *Geoderma* 108: 133-144.
- Carpenter, S.R., DeFries, R., Dietz, T., Mooney, H.A., Polasky, S., Reid, W.V. y Scholes, R.J., (2006).** Millennium Ecosystem Assessment: Research needs. *Science* 314: 257-258.
- Carpintero, O. (2005)** El metabolismo de la economía española: recursos naturales y huella ecológica (1955-2000). Fundación César Manrique (Valladolid)
- Carrier P, Baryla A. y Havaux M. (2003).** Cadmium distribution and microlocalization in oilseed rape (*Brassica napus*) after long-term growth on cadmium-contaminated soil. *Planta* 216: 939-950.

BIBLIOGRAFIA

- Carrillo, M.Y. y Blanco, A. (2009).** Potencial y Algunos de los Mecanismos de Acción de los Hongos Entomopatógenos para el Control de Insectos Plaga. *Acta Universitaria*, Vol. 19 (2). Pag 40-49.
- Carroll, C.R. y Janzen. D.H. (1973).** Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:23-257.
- Carson, J.K., Campbell, L., Rooney, D., Clipson, N. y Gleeson, D.B. (2009).** Minerals in soil select distinct bacterial communities in their microhabitats. *FEMS Microbiol Ecol* 67: 381-388.
- Carter, M.R., Gregorich, E.G., Anderson, D.W., Doran, J.W., Janzen, H.H. y Pierce, F.J. (1997).** Concepts of soil quality and their significance. In: Gregorich, E.G., Carter, M.R. (Eds.), *Soil Quality for Crop Production and Ecosystem Health*. Elsevier, Amsterdam, pp. 1-20.
- Carter, W. (1962).** *Insects in relation to plant disease*. 705pp. 2d edition. John Wiley y Sons, New York.
- Carver, M., Gross G.F. y Woodward. T.E. (1991).** 30 Hemiptera. *The Insects of Australia* pp.429-515 Cornell Univerity Press, Ithaca, New York.
- Castanier, S., Le Métayer-Levrel, G. y Perthuisot, J.P. (2000).** Bacterial roles in the precipitation of carbonate minerals. in "Microbial Sediments". R.E. Riding and S.M. Awramik (eds.) Berlin Springer-Verlag, 32-39.
- Castells, A y Mayo, M (1993)** Guía de mamíferos en libertad de España y Portugal. Madrid, Pirámide.
- Castro Delgado, S. Vergara Cobian, C. y Arellano Ugarte, C. (2008).** Distribución de la riqueza, composición taxonómica y grupos funcionales de hormigas del suelo a lo largo de un gradiente altitudinal en el refugio de vida silvestre Laquipampa, Lambayeque- Perú. *Ecología Aplicada*. 7: 89-103.
- Cavalier-Smith, T. (1981).** Eukaryote Kingdoms: Seven or Nine?. *BioSystems* 14: pp.461-481.
- Cavalier-Smith, T. (1991).** Cell diversification in heterotrophic flagellates . En D.J. Patterson y J. Larsen. *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*. Oxford University Press. pp.113-131.
- Cavalier-Smith, T. (1998).** 'A revised six-kingdom system of life'. *Biological Reviews*, 73: 203-266.
- Cavalier-Smith, T. (2003).** The excavate protozoan phyla Metamonada Grassé emend. (Anaeromonadea, Parabasalia, Carpediemonas, Eopharyngia) and Loukozoa emend. (Jakobea, Malawimonas): their evolutionary affinities and new higher taxa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 53: 1741-1758.
- Cavalier-Smith, T. (2004).** Only six kingdoms of life. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 271: 1251-1262.
- Cavalier-Smith, T. y Stechmann, A. (2003).** The root of the eukaryote tree pinpointed. *Current Biology* 13:R665-R666.
- Cavicchioli, R., Curmi, P.M.G., Saunders, N. y Thomas, T. (2003).** Pathogenic archaea: do they exist?. *BioEssays*, 25: 1119-1128.
- Cerdá, A. (2000).** Aggregate stability against water forces under different climates on agriculture land and scrubland in southern Bolivia. *Soil & Tillage Research*, 57: 159-166.
- Chaboud, A. (1983).** Isolation, purification and chemical composition of maize root cap slime. *Plant Soil* 395-402.
- Chalupsky, J. (1991).** *Comprehensive guide to the enchytraeid taxonomy*. The Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Chan, K.Y. (2001).** An overview of some tillage impacts on earthworm population abundance and diversity implications for functioning in soils. *Soil and Tillage Research* 57: 179-191; doi:10.1016/S0167-1987(00)00173-2)
- Chan, K.Y. y Heenan, D.P. (1996).** The influence of crop rotation on soil structure and soil physical properties under conventional tillage. *Soil Tillage Res.* 37: 113-125.
- Chan, K.Y. y Heenan, D.P. (1999a).** Lime-induced loss of soil organic carbon and effect on aggregate stability. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 1841-1844.
- Chan, K.Y., Heenan, D.P. (1999b).** Microbial-induced soil aggregate stability under different crop rotations. *Biol. Fertil. Soils* 30: 29-32.
- Chan, K.Y., Heenan, D.P., So, H.B. (2003).** Sequestration of carbon and changes in soil quality under conservation tillage on lighttextured soils in Australia: a review. *Aust. J. Exp. Agric.* 43: 325-334.

BIBLIOGRAFIA

- Chan, C.S., De Stasio, G., Welch, S.A., Girasole, M., Frazer, B.H., Nesterova, M.V., Fakra, S. y Banfield, J.F. (2004).** Microbial polysaccharides template assembly of nanocrystal fibers. *Science*. 303:1656-1658.
- Chantigny, M.H., Angers, D.A., Prevost, D., Vezina, L.P y Chalifour F.P. (1997).** Soil aggregation and fungal and bacterial biomass under annual and perennial cropping systems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 61: 262-267.
- Chapman, S.J. y Gray. T.R.G. (1986).** Importance of cryptic growth, yield factors and maintenance energy in models of microbial growth in soil. *Soil Biol. Biochem.* 18: 1-4.
- Chatelin, Y. (1979).** Une epistemologie des sciences du sol. Paris: ORSTOM. Tesis doctoral Universidad de Dijon el 3 de diciembre de 1976.
- Chauvat, M., Ponge, J.F. y Wolters, V. (2007).** Humus structure during a spruce forest rotation: quantitative changes and relationship to soil biota. *Eur. J. Soil Sci.* 58: 625-631.
- Chauvel, A., Guillaumet, J.L. y Schubart, H.O.R. (1987).** Importance et distribution des racines et des êtres vivants dans un AlatosolB argileux sous forêt amazonienne. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 24: 19-48.
- Chauvel, A., Grimaldi, M., Barros, E., Blancart, E., Desjardins, T, Sarrazin, M y Lavelle, P. (1999).** Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature*, 398: 32-33.
- Chaves, E. (2005).** Nematodos fitófagos: nematodos parásitos de la papa. Curso de Nematología, INTA-EEA Balcarce-Facultad de Ciencias Agrarias, UNMDP, 10 p.
- Chefetz, B., Chen, Y. Hadar, Y (1998).** Purification and characterization of phenol oxidase from *Chaetomium thermophilum* and its role in humification. *Applied and Environmental Microbiology* 64(9): 3175-3179.
- Chen, J. y Ferris. H. (1999).** The effects of nematode grazing on nitrogen mineralization during fungal decomposition of organic matter. *Soil Biol. Biochem.* 31: 1265-1279.
- Chen, J.Q., Franklin, J.F. y Spies, T.A. (1995).** Growing-season microclimatic gradients from clear-cut edges into old-growth douglas-fir forests. *Ecol Appl.*, 5: 74-86.
- Chenu C. y Plante A.F. (2006).** Clay-sized organo-mineral complexes in a cultivation chronosequence: revisiting the concept of the 'primary organo-mineral complex. *European Journal of Soil Science*, August 57, 596-607.
- Chenu, C. (1989).** Influence of a fungal polysaccharide scleroglucan, on clay microstructures. *Soil Biol. Biochem.* 21: 299-305.
- Chenu, C. y Cosentino, D. (2011).** Microbial regulation of soil structural dynamics. *The Architecture and Biology of Soils: Life in Inner Space* (Ritz K & Young I, eds), pp. 37-70. CABI, Wallingford.
- Chenu, C., Le Bissonnais, Y. y Arrouays, D. (2000).** Organic matter influence on clay wettability and soil aggregate stability. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 1479-1486.
- Chenu, C. y Guerif, J. (1991).** Mechanical strength of clay minerals as influenced by an adsorbed polysaccharide. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55: 1076-1080.
- Cherret, J.M. (1989).** Leaf-cutting Ants, Biogeographical and ecological studies, 473-488. En *Ecosystem of the world, Tropical Rain forest Ecosystem*, H. Lieth and M.J. Werger (Eds). Elsevier, New York.
- Cheshire, M.V. (1977).** Origins and stability of soil polysaccharide. *J. Soil Sci.* 28: 1-10.
- Cheshire, M.V. y Mundie. C.M. (1981).** The distribution of labeled sugars in soil particle size fractions as a means of distinguishing plant and microbial carbohydrate residues. *J. Soil Sci.* 32: 605-618.
- Chevallard, I. (1991a).** La transposición didáctica: del saber sabio al saber enseñado, Buenos Aires: Aique.
- Chevallard, I. (1991b).** Vers une analyse didactique des faits d'évaluation, in J.M. De Ketele (Ed.), *L'évaluation: approche descriptive ou prescriptive*. Bruxelles: De Boeck Université.
- Choi, S. y Bird A. J. (2014).** Zinc'ing sensibly: controlling zinc homeostasis at the transcriptional level. *Metallomics*, 6: 1198-1215.
- Chorom, M., Regasamy, P. y Murray, R.S., (1994).** Clay dispersion as influenced by pH and net particle charge of sodic soils. *Aust. J. Soil Res.* 32: 1243-1252.
- Chotte, J.L., Ladd, J.N. y Amato. M. (1998).** Sites of microbial assimilation, and turnover of soluble and particulate ¹⁴C-labelled substrates decomposing in a clay soil. *Soil Biol. Biochem.* 30: 205-218.

BIBLIOGRAFIA

- Choudhary, K.K., Singh, S.S. y Mishra, A.K. (2007).** Nitrogen fixing cyanobacteria and their potential applications. In: Gupta RK, Pandey VD (eds) *Advances in Applied Phycology*. Daya Publishing House, New Delhi, pp 142-154.
- Chowdhury, N., Marschner, P. y Burns, R. (2011).** Response of microbial activity and community structure to decreasing soil osmotic and matric potential. *Plant Soil* 344: 241-254.
- Christensen, B. (1956).** Studies on Enchytraeidae. 6. Technique for culturing Enchytraeidae, with notes on cocoon types. *Oikos* 7: 302-307.
- Christensen, B. (1964).** Regeneration of a new anterior end in *Enchytraeus bigeminus* (Enchytraeidae, oligochaeta). *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i Kjøbenhavn*.
- Christensen, B. y Dozsa-Farkas, K., (2006).** Invasion of terrestrial enchytraeids into two postglacial tundras: North-eastern Greenland and the Arctic Archipelago of Canada (Enchytraeidae, Oligochaeta). *Polar Biology* 29: 454-466.
- Christensen, B.T. (1996).** Carbon in primary and secondary organo-mineral complexes. In: *Advance in Soil Science: Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. M.R. Carter & B.A. Stewart (eds), pp.97.165. CRC Lewins Publishers, Boca Raton, FL USA.
- Christensen, B.T. (2001).** Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *Eur. J. Soil Sci.* 52: 345-353.
- Christiansen, K. (1964).** Bionomics of Collembola. *Annu. Rev. Entomol.*, 9: 147-178.
- Christiansen, T.A., Lockwood, J.A. y Powell, J. (1989).** Litter decomposition by arthropods in undisturbed and intensively managed mountain brush habitat. *Great Basin Naturalist* 49: 562-569.
- Chumming Bai, Xueli He, Hogle Tang, Boagin Shan y Lili Zhao. (2008)** Spatial distribution of AMF, glomalin and soil enzymes under the canopy of *Astragalus adsurgens* Pall in the Mu US Sandland, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 41: 942-947.
- Ciaramella M., Napoli, A. y Rossi, M. (2005).** Another extreme genome: how to live at pH 0. *Trends Microbiol.* 13: 49-51.
- Ciarkowska, K. y Niemyska-Lukaszuk, J. (2002).** Microstructure of humus horizons of gypsic soils from the Niecka Nidziańska area (South Poland). *Geoderma*, 106: 319-329.
- Ciriacy-Wantrup, S.V. (1946).** Resource conservation and economic stability. *Quarterly of J. Economics*, 60: 412-452.
- Clapp, C.E. y Hayes, M.H.B. (1999).** Characterization of humic substances isolated from clay- and siltsized fractions of a corn residue-amended agricultural soil. *Soil Sci.* 164: 899-913.
- Clarholm, M. (1994).** The microbial loop. En: Ritz, K., Dighton, J. y Giller, K.E. (eds.), *Beyond the Biomass*, pp. 355-365, Blackwell Scientific Publications, Oxford UK.
- Clausing, G. (1998).** Observations on ant-plant interactions in *Pachycentria* and other genera of the *Dissochaeteae* (Melastomataceae) in Sabah and Sarawak. *Flora* 193: 361-368.
- Clemens S. (2001).** Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis. *Planta* 212: 475-486.
- Clotuche, G., Dermauw, W., Astudillo, A.F., Le Goff, G., Mailleux, A.C. y Van Leeuwen T. Acarie. [en ligne].** Disponible sur <http://www.acari.be/index.ph>.
- Clotuche, G., Turlure, C., Mailleux, A.C., Detrain, C. y Hance, T. (2013):** Should I lay or should I wait? Egg-laying in the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* Koch. - *Behav. Proc.* 92: 24-30
- Clough, A. y Skjemstad, J.O., (2000).** Physical and chemical protection of soil organic carbon in three agricultural soils with different contents of calcium carbonate. *Aust. J. Soil Res.* 38: 1005-1016.
- Coates, J.D., Woodward, J., Allen, J., Philp, P. y Lowley, D.R. (1997).** Anaerobic degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons and alkanes in petroleum-contaminated marine harbor sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 67: 5585-92.
- Cobb, N.S., Mopper, S. Gehring, C.A., Caouette, M Christensen K.M. y Whitman, T.G. (1997).** Increase moth herbivory associated with environmental stress of pinyon pine at local and regional levels. *Oecologia*, 109: 389-397.
- Cobbett C. y Goldsbrough P. (2002).** Phytochelatins and metallo-thioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annual Review of Plant Biology* 53: 159-182.

BIBLIOGRAFIA

- Cohan F.M. y Perry E.B. (2007).** A systematics for discovering the fundamental units of bacterial diversity *Curr. Biol.*, 17: 373–386.
- Cohan, F.M. (1994).** The effects of rare but promiscuous genetic exchange on evolutionary divergence in prokaryotes. *Am. Naturalist*. 143: 965-986.
- Cohan, F.M. (2001).** Bacterial species and speciation. *Syst Biol*. 50: 513-524.
- Cohan, F.M. y Koepfel, A.F. (2008).** The origins of ecological diversity in prokaryotes. *Curr Biol*. 11;18: R1024-34. doi: 10.1016/j.cub.2008.09.014
- Cole, C.V., Duxbury, J., Freney, J., Heinemeyer, O., Minami, K., Mosier, A., Paustian, K., Rosenberg, N., Sampson, N., Sauerbeck, D. y Zhao, Q. (1997).** Global estimates of potential mitigation of greenhouse gas emissions by agriculture. *Nutr. Cycl. Agroecosyst*. 49: 221-228.
- Cole, L., Bardgett, R.D. y Ineson, P. (2000).** Enchytraeid worms (Oligochaeta) enhance mineralization of carbon in organic upland soils. *European Journal of Soil Science* 51: 185-192.
- Cole, L., Bardgett, R.D., Ineson, P. y Adamson, J.K. (2002a).** Relationships between enchytraeid worms (Oligochaeta), climate change, and the release of dissolved organic carbon from blanket peat in northern England. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 599-607.
- Cole, L., Bardgett, R.D., Ineson, P. y Hobbs, P.J. (2002b).** Enchytraeid worm (Oligochaeta) influences on microbial community structure, nutrient dynamics and plant growth in blanket peat subjected to warming. *Soil Biology y Biochemistry* 34: 83-92.
- Cole, L., Dromph, K.M., Boaglio, V. y Bardgett, R.D. (2004).** Effect of density and species richness of soil mesofauna on nutrient mineralization and plant growth. *Biol. Fert. Soils* 39: 337-343
- Coleman D.C., Crossley D.A. y Hendrix, P.F. (2004).** *Fundamentals of Soil Ecology* 2nd edition. Academic Press. USA : Elsevier Science & Technology Books, 408p. ISBN: 978-0-12-179726-3
- Coleman M.L., Sullivan, M.B., Martiny, A.C, Steglich C, Barry, K, Delong, E.F. et al. (2006)** Genomic islands and the ecology and evolution of *Prochlorococcus*. *Science*. 311: 1768-1770.
- Coleman, D.C. y Crossley, D.A. (1996)** *Fundamentals of Soil Ecology*. Academic Press, 205 p.
- Coleman, D.C., Crossley, D.A. y Hendrix, P.F. (2004).** *Fundamentals of Soil Ecology* 2nd edition. Academic Press. USA: Elsevier Science & Technology Books, 408p. ISBN: 978-0-12-179726-3
- Colesie, C., Green, T.G.A., Haferkamp, I. y Büdel, B. (2014).** Lichen dominated soil crusts show changes in composition, CO₂ gas exchange, and carbon allocation as stress-related traits across habitats of different severity. *The ISME journal* 8: 2104 – 2115; DOI:10.1038/ismej.2014.47.
- Collin G., O'Connor, L., Mahony, T., Gieseke, A., de Beer, D. y O'Flaherty, V. (2005).** Distribution, Localization, and Phylogeny of Abundant Populations of Crenarchaeota in Anaerobic Granular Sludge. *Appl. Environ. Microbiol.* 71: 7523-7527.
- Colpaert, J.V. y Van Assche, J.A. (1992).** The effects of cadmium and cadmium–zinc interaction on the axenic growth of ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 145: 237-243
- Conti, M. (1985).** Transmission of plant viruses by leafhoppers and planthoppers, pp.289-307 en: L. R. Nault y J. G. Rodríguez, eds., *The leafhoppers and planthoppers*. John Wiley y Sons, New York.
- Cook J.R. y Baker, K.R. (1983).** The nature and practice of biological control of plant pathogens. *Phytopathological Society Biological*, 8: 539.
- Coolen, M.J., Abbas, B., van Bleijswijk J. et al. (2007).** «Putative ammonia-oxidizing Crenarchaeota in suboxic waters of the Black Sea: a basin-wide ecological study using 16S ribosomal and functional genes and membrane lipids». *Environ. Microbiol.* 9: pp. 1001-1016.
- Coraracu, F., Barea, J.M., Figueroa, D. y Roldán, A. (2002)** Assessing the effectiveness of mycorrhizal inoculation and soil compost addition for enhancing reforestation with *Olea europaea* subsp. *Sylvestris* through changes in soil biological and physical parameter. *Applied Soil Ecology*, 20: 107-118.
- Cornelis, G. Thomas, D.C.M., McLaughlin, M.J., Kirby, J.K., Beak, D.G., y Chittleborough, D. (2012),** Retention and dissolution of engineered silver nanoparticles in natural soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 76: 891-902.

BIBLIOGRAFIA

- Cornu, S., Deschatrettes, V., Blanes, S., Clozel, B., Hardy, M., Branchut, S. y Forestier L. (2005).** Trace element accumulation in Mn-Fe-oxide nodules of a planosolic horizon. *Geoderma*. 125: 11-24.
- Cosentino, D., Chenu, C. y Le Bissonnais, Y. (2006).** Aggregate stability and microbial community dynamics under drying-wetting cycles in a silt loam soil. *Soil Biology Biochemistry* 38: 2053-2062.
- Cosentino, D., Chenu, C. y Le Bissonnais, Y. (2006).** Aggregate stability and microbial community dynamics under drying-wetting cycles in a silt loam soil. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 2053-2062.
- Costantini, A.O., Plencovich, MC., Banchemo, A.C., Figal, H. Giménez, M., Guerrero, P., López, J. y Ruiz, A. (2012).** Consideraciones sobre enseñanza de la ciencia del suelo en escuelas agropecuarias. XIX Congreso Latinoamericano de la Ciencia del Suelo y XXIII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Mar del Plata, Argentina, 16 al 20 de abril de 2012.
- Costerton, V. (1980).** The bacterial glicocalix in nature and disease. *Ann Rev Micr.*, 35: 299
- Coulson, S.J. y Birkemoe, T. (2000).** Long-term cold tolerance in Arctic invertebrates: recovery after 4 years at below -20°C. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 78: 2055-2058.
- Coûteaux, M.M. y Bolger, T. (2000).** Interactions between atmospheric CO₂ enrichment and soil fauna. *Plant and Soil* 224: 123-134.
- Coutinho, L.M. (1982).** Aspectos ecológicos da saúva no cerrado. Osmurundus de tierra. As características psamofíticas das especies de sua vegetacao e a sua invasao pelo Capim Gordura. *Rev. Brasil. Biol.* 42: 147-153.
- Cowan, D., Meyer, Q., Stafford, W., Muyanga, S., Cameron, R. y Wittwer, P. (2005).** Metagenomic gene discovery: past, present and future. *Trends Biotech.*, 23: 321-329.
- Cowles, P.B. (1941).** The germicidal action of the hydrogen ion and of the lower fatty acids. *Yale J. Biol. Med.* 13: 571-578
- Cox, C.J., Foster, P.G., Hirt, R.P., Harris, S.R. y Embley, T.M. (2008)** The archaeobacterial origin of eukaryotes, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA.*, 105: 20356-20361.
- Coyne, M.S. (1999).** Soil microbiology: An exploratory approach. Delmar Publishers, Albany, NY.
- Cragg, J.B., (1961).** Some aspects of the ecology of moorland animals. *Journal of Ecology* 49: 477-506.
- Craswell, E.T., Sajjapongse, A., Howlett, D.J.B. y Dowling, A.J. (1997).** Agroforestry in the management of sloping lands in Asia and the Pacific. *Agrofor. Syst.* 38: 121-137.
- Crispim, C.A., Gaylarde, P.M. y Gaylarde C.C. (2003).** Algal and cyanobacterial biofilms on calcareous historic buildings. *Curr Microbiol* 46: 79-82.
- Crossley, D.A., Mueller, JR. y Perdue, J.C. (1992).** Biodiversity of microarthropods in agricultural soils: relations to processes Agriculture, Ecosystems and Enviroment 40: 37-46.
- Crouch, I.J. y van Staden J. (1993).** Evidence for the presence of plant growth regulators in commercial seaweed products. *Plant Growth Regulation* 13: 21-29.
- Crowe, J.H., Hoekstra, F.A. y Crowe, L.M. (1992).** Anhydrobiosis. *Annual Review of Physiology* 54: 579-599.
- Cui, D., Zhang, P., Ma, Y., Xiao He, X., Li, Y., Zhang, J., Zhao Y. y Zhang, Z. (2014).** Effect of Cerium Oxide Nanoparticles on Asparagus Lettuce Cultured in an Agar Medium DOI:10.1039/C4EN00025K
- Culliney, T.W. (2013).** Role of Arthropods in maintaining soil fertility. *Agriculture*, 3, 629-659; doi:10.3390/ agriculture3040629.
- Curmi, P., Merot, P., Roger-Estrade, J. y Caneill, J. (1996).** Use of environmental isotopes for field study of water infiltration in the ploughed soil layer. *Geoderma* 72: 203-217.
- Currie, C.R., Bess, W., Stuart, A.E., Schultz, T.R., Rehner, S.A., Mueller U.G., Sung G.H., Spatafora, J.W. y Straus N.A. (2003).** Ancient Tripartite Coevolution in the Attine Ant-Microbe Symbiosis. *Departament the Ecology and Evolutionary Biologiy. Jour. Science. Edit.* 299. Pag 386-388.
- Curry, J.P. (1994).** Grassland Invertebrates: Ecology, Influence on Soil Fertility and Effects on Plant Growth; Chapman & Hall: London, UK.; p. 437.
- Curtis, T.P. y Sloan, W.T. (2004).** Prokaryotic diversity and its limits: microbial community structure in nature and implications for microbial ecology. *Curr. Opin. Microbiol.* 7: 221-226.

BIBLIOGRAFIA

- Curtis, T.P., Sloan, W.T. y Scannell, J.W. (2002).** Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 99:10494-9.
- Cushman, J.H. y Addicott, J.F. (1991).** Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms, pp.92-103 en: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Cuzman O.A., Ventura, S., Sili, C., Mascalchi, C., Turchetti, T., D'Acqui, L.P. y Tiano, P. (2010).** Biodiversity of phototrophic biofilms dwelling on monumental fountains. *Microb Ecol.*, 60: 81-95.
- Czarnes, S., Hallett, P.D., Bengough, A.G. y Young, I.M. (2000).** Root- and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. *Eur. J. Soil Sci.* 51: 435-443.
- D'Acqui, L.P., Churchman, G.J., Janik, L.J., Ristori, G.G. y Weissmann, D.A. (1999).** Effect of organic matter removal by lowtemperature ashing on dispersion of undisturbed aggregates from a tropical crusting soil. *Geoderma* 93: 311-324.
- D'Acqui, L.P., Kaniele, E., Fornasier, F., Radaelli, L. y Ristori, G.G. (1998).** Interaction between clay microstructure, decomposition of plant residues and humification. *Eur. J. Soil Sci.* 49: 579-587.
- Daane, L.L., Molina, J.A.E., Berry, E.C. y Sadowsky, M.J. (1996).** Influence of earthworm activity on gene transfer from *Pseudomonas fluorescens* to indigenous soil bacteria. *Appl Environ Microbiol* 62: 515-521.
- Dackman, C. y Norbreg-Hertz, B. (1992).** Conidial-traps a new survival structure of nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Mycological Research*, 96: 194-198.
- Dadhich, K.S., Varma, G.S. y Venkataraman (1969).** The effect of *Calothrix* inoculation in vegetable crops. *Plant and Soil*, 46: 499-510.
- Daily, G.C. (ed) (1997)** *Nature's Services*, Island Press, Washington DC.
- Dalal, R.C. y Bridge, B.J. (1996).** Aggregation and organic matter storage in sub-humid and semi-arid soils. In: Carter, M.R., Stewart, B.A. (Eds.), *Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 263-307.
- Daniel, T.W. y Schmidt, J. (1972).** Lethal and nonlethal effects of the organic horizons of forested soils on the germination of seeds from several associated conifer species of the Rocky Mountains. *Can. J. For. Res.* 2: 179-184.
- Darlington, T.K. Neigh, A.M. Spencer, M.T. Guyen, O.T. y Oldenburg S.J. (2009).** Nanoparticle characteristics affecting environmental fate and transport through soil *Environ Toxicol Chem*, 28: 1191-1199
- Darwin, C. (1882).** *The formation of vegetable mold, through the action of worms with observation on their habitats*. D. Appleton & Cia. New York, 328 pp.
- Davic, R.D. (2003)** 'Linking keystone species and functional groups: A new operational definition of the keystone species concept', *Conservation Ecology*, vol 7, issue 1, response 11.
- Davidson, D.W. (1998).** Resource discovery versus resource domination in ants: breaking the trade-off. *Ecol. Ent.* 23: 484-490.
- Davidson, D.W. y Patrell-Kim, L.J. (1996).** Tropical arboreal ants: Why so abundant? .In: Gibson A. (Ed.) *Neotropical Biodiversity and Conservation*. UCLA Herbarium Publ. 1:127-140. Los Angeles.
- Davidson, D.W., Cook S.C., Snelling R.R. y Chua, T.H. (2003).** Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*. 300: 969-972.
- Davidson, D.A. y Grieve, I.C. (2006).** Relationships between biodiversity and soil structure and function: Evidence from laboratory and field experiments. *Applied Soil Ecology*, 33: 176-185.
- Davidson, D.W. y Mckey, D. (1993a).** Ant-plant symbioses: stalking the Chuyachaqui. *Trends in Ecology and Evolution* 8(9):326-332.
- Davidson, D.W., Snelling, R.R. y Longino, J.T. (1989).** Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica* 21: 64-73.
- Davies, K.G. y Curtis R.H. (2011).** Cuticle Surface Coat of Plant-Parasitic Nematodes. *Annual Review of Phytopathology* 49: 135-156.
- Davies, R.I., Coulson, C.B. y Lewis, D.A. (1964).** Polyphenols in 1 plant, humus, and soil. IV. Factors leading to increase in biosynthesis of polyphenol in leaves and their relationship to Mull and Mor formation. *J. Soil Sci.* 15: 310-318.

BIBLIOGRAFIA

- Davies-Colley, R.J., Payne, G.W. y van Elswijk, M. (2000).** Microclimate gradients across a forest edge. *N. Z. J. Ecol.* 24: 111-121.
- Dawod V. y Fitz Patrick, E.A. (1993).** Some population sizes and effects of the Enchytraeidae (Oligochaeta) on soil structure in a selection of Scottish soils, *Geoderma* 56: 173-178.
- Dawson, B.S.W., Fergusson, J.E.Campbell, A.S. y Cutler E.J.B. (1985).** Distribution of elements in some Fe-Mn nodules and an iron-pan in some gley soils of New Zealand. *Geoderma*, 35: 127-143.
- De Castro, F. Gaedke, U. y Boenigk, J. (2009).** Reverse Evolution: Driving Forces Behind the Loss of Acquired Photosynthetic Traits. *PLoS ONE* 4(12): e8465. doi:10.1371/journal.pone.0008465
- De Coninck, F. (1980).** Major mechanisms in formation of spodic horizons. *Geoderma* 24: 101-128.
- De D.N. (2000).** *Plant Cell Vacuoles*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- De Deyn, G.B., Raaijmaker, C.E., van Ruijven, J., Berendse, F. y van Der Putten, W.H. (2004).** Plant species identity and diversity effects on different trophic levels of nematodes in the soil food web. *Oikos* 106: 576-586.
- De León-González, F., Hernández-Serrano, M.M., Etchevers, J.D., Payan-Zelaya, F. y Ordaz-Chaparro, V. (2000).** Short-term compost effect on macroaggregation in a sandy soil under low rainfall in the valley of Mexico. *Soil Tillage Res.* 56: 213-217.
- De Morais, J.W. y da Silva, E.P. (2009).** Occurrence of Symphyla (Myriapoda) in the region of the Upper Solimões River, Amazonas, Brazil. *Pesq. Agropec. Bras.*, 44: 981-983.
- De Nicola, C., Testi, A., Crosti, R., Zanella, A., D'Angeli, D., Fanelli, G. y Pignatti, S. (2013).** Humus e vegetazione come indicatori della qualità dell'ecosistema suburbano nella Tenuta di Castelporziano. *Il Sistema Ambientale della Tenuta Presidenziale di Castelporziano. Ricerche sulla complessità di un ecosistema forestale costiero mediterraneo. Scritti e Documenti, XLVI, Terza Serie, vol. I. Accademia delle Scienze*, pp. 27-68.
- De Nicola, C., Zanella, A., Testi, A., Fanelli, G. y Pignatti S. (2014).** Humus forms in a Mediterranean area (Castelporziano Reserve, Rome, Italy): classification, functioning and organic carbon storage. *Geoderma*, 235-236: 90-99.
- De Queiroz K. (2005).** Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proc Natl Acad Sci USA*.102 (Suppl 1):6600-6607.
- De Rosa, M. Gambacorta, A. y Gliozzi, A. (1986).** Structure, biosynthesis, and physicochemical properties of archaeobacterial lipids, *Microbiological Reviews*, 50: 70-80.
- De Ruiter, P.C., Moore, J.C, Zwart, K.B., et al. (1993).** Simulation of nitrogen mineralization in the belowground food webs of 2 winter-wheat fields. *J Appl Ecol* 30: 95-106.
- Deacon, J. (1993).** *Introducción a la micología moderna*. Limusa ed. 1988, Mexico.
- Debosz, K., Petersen, S.O., Kure, L.K. y Ambus, P. (2002b).** Evaluating effects of sewage sludge and household compost on soil physical, chemical and microbiological properties. *Appl. Soil Ecol.* 19: 237-248.
- Debosz, K., Vogensen, L. y Labouriau, R. (2002a).** Carbohydrates in hot water extracts of soil aggregates as influenced by long-term management. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 33: 623-634.
- Decaéns, T. Galvis, J.H. y Amézqueta, E. (2003).** Propiedades de las Estructuras construidas por los Ingenieros del Ecosistema en la superficie del suelo de una sabana colombiana. Pp 171-197 In Juan J. Jiménez, J.J. y Thomas, R. J. *El arado natural: Las comunidades de macroinvertebrados del suelo en las sabanas Neotropicales de Colombia*. ISBN 958-694-059-4
- Degens, B. P.; Spading G. P. y Abbott L. K. (1996).** Increasing the length of hyphae in a sandy soil increases the amount of water-stable aggregates. *Applied Soil Ecology*, 3: 149-159.
- Dehorter, B., Kontchou, C.Y. y Blondeau, R. (1992).** ¹³C NMR spectroscopic analysis of soil humic acids recovered after incubation with some white rot fungi and actinomycetes. *Soil Biol. Biochem.* 24: 667-673.
- Dejean, A. y Matile-Ferrero, D. (1996).** How a ground-dwelling forest ant species favors the proliferation of an endemic scale insect (Hymenoptera: Formicidae; Homoptera: Stictococcidae). *Sociobiology* 28: 183-195.
- Dejean, A., Bourgoin T. y Orivel, J. (2000a).** Ant defense of *Euphyonarthex phyllostoma* (Homoptera: Tettigometridae) during trophobiotic associations. *Biotropica* 32: 112-119.

BIBLIOGRAFIA

- Del Val C., Barea, J.M. y Azcón-Aguilar, C. (1999).** Assessing tolerance to heavy metals of arbuscular mycorrhizal fungi isolated from sewage sludge-contaminated soils. *Applied Soil Ecology* 11: 261-269.
- Delabie, J.H.C. (1995).** Hormigas asociadas aos nectarios extraflorales de *Epidendrum cinnabarinum* Salzm. (Orchidaceae) numa área de restinga na Bahia. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 24(3): 479-487.
- Delabie, J.H.C., Encarnação A.M. y Maurício. I.C. (1994).** Relations between the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, and its associated mealybug, *Planococcus citri*, in Brazilian cocoa farms, pp.91-103 en: D. F. Williams, ed., *Exotic ants : biology, impact and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, Colorado USA.
- Delecour, F. (1980).** Essai de classification pratique des humus. *Pédologie* 30: 225-241.
- DeLong, E.F. (1992).** Archaea in coastal marine environments. *Proc Natl Acad Sci USA*. 89: 5685-5689.
- DeLong, E.F. (1998).** Everything in moderation: archaea as 'non-extremophiles'. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 8: 649-54.
- DeLong, E.F. y Pace, N.R. (2001).** Environmental diversity of bacteria and archaea. *Syst. Biol.* 50: 470-8.
- Demergasso, C., Casamayor, E.O., Chong, G., Galleguillos, P., Escudero, L. y Pedrós-Alió, C. (2004).** Distribution of prokaryotic genetic diversity in athalassohaline lakes of the Atacama Desert, Northern Chile. *FEMS Microbiol Ecol.* 48:57-69.
- Denef, K., Six, J. Bossuyt, H. Frey, S.D. Elliott, E.T. Merckx, R. y Paustian. K. (2001).** Influence of dry-wet cycles on the interrelationship between aggregate, particulate organic matter, and microbial community dynamics. *Soil Biol. Biochem.* 33:1599-1611.
- Denef, K., Six, J., Merckx, R. y Paustian, K. (2002).** Short-term effects of biological and physical forces on aggregate formation in soils with different clay mineralogy. *Plant Soil* 246: 185-200.
- Denevan WM. (1995).** Prehistoric agricultural methods as models for sustainability. *Adv Plant Pathol* 11: 21-43.
- Département des forêts de la FAO, Évaluation des ressources forestières mondiales (2010).** Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture, Rome, 2010, p.12-14 (ISBN 978-92-5-206654-5).
- Des Marais, D.J. (2003).** Biogeochemistry of hypersaline microbial mats illustrates the dynamics of modern microbial ecosystems and the early evolution of the biosphere. *Biol. Bull.* 204: 160-167.
- Deshpande, T.L. Greenland, D.J. y Quirk J.P (1964).** Role of iron oxides in the bonding of soil particles. *Nature*, 201: 107-108.
- Deshpande T.L. Greenland, D.J. y Quirk, J.P (1968).** Changes in soil properties associated with the removal of iron and aluminum oxides. *J. Soil Sci.* 19: 108-122.
- DeVries, P.J. (1991).** Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies, pp.143-156 en: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Dexter, A.R. (1988).** Advances in characterization of soil structure. In *Soil and Tillage Research*, 11: 199-238
- Di, H.J., Cameron, K.C., Shen, J.P., Winefield, C.S., O'Callaghan, M., Bowatte, S., et al. (2009).** Nitrification driven by bacteria and not archaea in nitrogen-rich grassland soils. *Nat Geosci.* 2: 621-624.
- Diden, W. (1990).** Involvement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in soil structure evolution in agricultural fields, *Biol. Fertil. Soils* 9: 152-158.
- Diden, W.A.M. (1993).** Ecology of terrestrial Enchytraeidae. *Pedobiologia*, 37: 2-29.
- Dietrich, C. H. y McKamey S.H. (1990).** Three new idiocerine leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) from Guyana with notes on ant-mutualism and subsociality. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 92: 214-223.
- DiMarco, A.A., Bobik, T.A. y Wolfe, R.S. (1990).** Unusual coenzymes of methanogenesis. *Ann. Rev. Biochem.* 59:355-94.
- Dimoyiannis, D.G., Tsadilas, C.D. y Valmis, S. (1998).** Factors affecting aggregate instability of Greek agricultural soils. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 29: 1239-1251.
- Dinel, H., Righi, D., Hardy, M. y Jambu, P. (1997).** Neutral lipids and structural stability of physically degraded soils. *Agrochimica* 41: 97-108.

BIBLIOGRAFIA

- Directive 2006/121/EC** of the European Parliament and of the Council of 18 December 2006 amending Council Directive 67/548/EEC on the approximation of laws, regulations and administrative provisions relating to the classification, packaging and labelling of dangerous substances in order to adapt it to Regulation (EC) No 1907/2006 concerning the Registration, Evaluation, Authorisation and Restriction of Chemicals (REACH) and establishing a European Chemicals Agency. Official Journal of the European Union L 396 of 30 December 2006.
- Do Nascimento, R.R.D., Schoeters, E., Morgan, E.D., Billen, J. y Stradling, D.J. (1996).** Chemistry of metapleural gland secretions of three attine ants, *Atta sexdens rubropilosa*, *Atta cephalotes*, and *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.* 22:987-1000
- Dobbelaere, S., Croonenborghs, A., Thys, A., Vande Broek, A. y Vanderleyden, J. (1999).** Analysis and relevance of the phytostimulatory effect of genetically modified *Azospirillum brasilense* strains upon wheat inoculation. *Plant and Soil* 212: 155-164.
- Dodd, J.C., Boddington, C.L. Rodríguez A., González-Chávez C. e I. Mansur. (2000).** Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: Form, function and detection. *Plant Soil* 226: 131-151.
- Doerr, S.H., Shakesby, R.A. y Walsh, R.P.D. (2000).** Soil water repellency: its causes, characteristics and hydrogeomorphological significance. *Earth-Sci Rev* 51: 33-65.
- Dollery, R., Hodkinson, I. D. y Jonsdottir, I.S. (2006).** Impact of warming and timing of snow melt on soil microarthropod assemblages associated with *Dryas*-dominated plant communities on Svalbard. *Ecography* 29: 111-119.
- Dolling, W.R. (1991).** *The Hemiptera*. 274 pp. Oxford University Press, Oxford.
- Domínguez, J. (2004).** State of the art and new perspectives on vermicomposting research. En: Edwards, C.A. (ed.), *Earthworm Ecology*, 2nd edn., pp. 401-424, CRC Press, Boca Raton FL USA.
- Domínguez, J., Bohlen, J.P. y Parmelee, R.W. (2004).** Earthworms increase nitrogen leaching to greater soil depths in row crop agroecosystems. *Ecosystems* 7: 672-685.
- Domínguez, J., Parmelee, R.W. y Edwards, C.A. (2003).** Interactions between *Eisenia andrei* and nematode populations during vermicomposting. *Pedobiologia* 47:53-60.
- Domínguez, J., Rodríguez, C.M. y Negrín, M.A. (2005).** La Educación Edafológica Entre El Tránsito De La Educación Secundaria A La Universidad. VII Congreso Enseñanza de las Ciencias. Número extra
- Domínguez, J.M., Aira, L. y Gómez-Brandón, M. (2009).** El papel de las lombrices de tierra en la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes. *Ecosistemas* 18: 20-31.
- Doran, J.W. y Parkin, B.T. (1994)** *Defining Soil Quality for a Sustainable Environment*. Soil Science Society of America, Inc. Special Publication. Number 35. Madison, Wisconsin, USA
- Dostál, P., Březnová, M., Kozlíčková, V., Herben, T. y Kovář, P. (2005).** Ant-induced soil modification and its effect on plant below-ground biomass. *Pedobiologia* 49: 127-137.
- Douglas, A.E. (1998).** Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria. *Buchnera Annual Review of Entomology* 43:17-37.
- Doyle, M., Fookes, M., Ivens, A., Mangan, M.W., Wain, J. y Dorman, C.J. (2007).** An H-NS-like stealth protein aids horizontal DNA transmission in bacteria. *Science* 315: 251-252.
- Dózsa-Farkas, K. (1973).** Some preliminary data on the frost tolerance of Enchytraeidae. *Opuscula Zoologica Budapest* 11: 95-97.
- Dozsa-Farkas, K. (1977).** Beobachtungen über die Trockenheitstoleranz von *Fridericia galba* (Oligochaeta, Enchytraeidae). *Opuscula Zoologica Budapest* 14: 77-83.
- Dozsa-Farkas, K. (1992).** Über die vertikale Verbreitung der Enchytraeiden (Oligochaeta: Enchytraeidae) in einem Hainbuchen-eichenwald Ungarns. *Opuscula Zoologica Budapest* 25: 61-74.
- Driggers, B.F. y Malucci, P.E. (1964).** Observations of the effect of seaweed extracts on peaches and strawberries. *Hortic News*, 45: 4-15.
- Driver, J.D., Holben, W.E. y Rillig, M.C. (2005).** Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology & Biochemistry*, 37: 101-106.

BIBLIOGRAFIA

- Duboisset, A. (1995).** Caractérisation et quantification par analyse d'image des modifications structurales engendrées par *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) sur un sol ferrallitique cultivé (Perú). DEA Pédologie. Université Nancy I.
- Duiker, S.W. y Lal, R., (1999).** Crop residue and tillage effects on carbon sequestration in a Luvisol in central Ohio. *Soil Tillage Res.* 52: 73-81.
- Duiker, S.W., Rhoton, F.E., Torrent, J., Smeck, N.E. y Lal, R. (2003).** Iron (hydr)oxide crystallinity effects on soil aggregation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 67: 606-611.
- Dukes, J.S. y Hungate, B.A. (2002).** Elevated carbon dioxide and litter decomposition in California annual grasslands: which mechanisms matter? *Ecosystems* 5: 171-183.
- Dunger, W. (1958)** Über die Veränderung des Fallaubes im Darm von Bodentieren. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkd.*, 82: 174-193.
- Durodoluwa, J., Per Schjønning, O., Sibbesen, E. y Deboz, K. (1999).** Aggregation and organic matter fractions of three Nigerian soils as affected by soil disturbance and incorporation of plant material. *Soil & Tillage Research*, 50: 105-114.
- Dykhuisen D.E. (1998).** Santa Rosalia revisited: why are there so many species of bacteria? *Antonie Van Leeuwenhoek*, 73: 25-33.
- Eaton, T.H., Jr. (1943).** Biology of a mull-forming millipede, *Apheloria coriacea* (Koch). *Am. Midl. Nat.*, 29: 713-723.
- Ebeling, W. (2000).** Wood destroying insects and fungi. Disponible en <http://insects.ucr.edu/entl33/ebeling/ebel5-l.html>
- Ederli L., Reale L., Ferranti F. y Pasqualini S. (2004).** Responses induced by high concentration of cadmium in *Phragmites australis* roots. *Physiologia Plantarum* 121 :66-74.
- Edgcomb, V.P., Roger, A.J., Simpson, A.G., Kysela, D.T. y Sogin, M.L. (2001).** Evolutionary relationships among "jakobid" flagellates as indicated by alpha- and beta-tubulin phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 18: 514-22.
- Edwards C.A. (1998).** *Earthworm Ecology*, Soil and Water Conservation Society, St Lucie Press.
- Edwards, C.A. y Bohlen, P.J. (1996).** *Biology and Ecology of Earthworms*, Chapman and Hall.
- Edwards, A.P. y Bremner, J.M. (1967).** Microaggregates in soils. *J. Soil Sci.* 18: 64-73.
- Edwards, C. A. y Lofty, J.R. (1971).** The influence of temperature on numbers of invertebrates in soil, especially those affecting primary production. *Annales de Zoologie i Ecologie Animale* 18: 545-555.
- Eggleton, P., Inward, K., Smith, J., Jones, D. y Sherlock, E. (2009).** A six year study of earthworm (lumbricidae) populations in pasture woodland in southern England shows their responses to soil temperature and soil moisture. *Soil Biol. Biochem.* 41: 1857-1865.
- Egli, M., Sartori, G., Mirabella, A. y Giaccai, D. (2010).** The effects of exposure and climate on the weathering of late Pleistocene and Holocene Alpine soils. *Geomorphology* 114: 466-482.
- Egli, M., Sartori, G., Mirabella, A., Favilli, F., Giaccai, D. y Delbos, E. (2009).** Effect of north and south exposure on organic matter in high Alpine soils. *Geoderma* 149: 124-136.
- Ehrenfeld, J. (2003).** Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6: 503-523.
- Ehrenfeld, J., Ravit, B. y Elgersma, K. (2005).** Feedback in the plant-soil system. *Ann. Rev. Environment and Resources*, 30: 75-115.
- Ehrhardt, C.J., Haymon, R.M., Lamontagne, M.G. y Holden, P.A. (2009).** Evidence for hydrothermal archaea within the basaltic flanks of the East Pacific rise. *Environ Microbiol.* 9: 900-912.
- Eichinger, L., Pachebat, J.A., Glöckner, G., Rajandream, M.A., Sugang, R., Berriman, M., Song, J., Olsen, R., Szafranski, K., Xu, Q., et al. (2005).** The genome of the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Nature* 435 (7038): 43-57. doi:10.1038/nature03481.
- Eisner, T. y Happ, G. M. (1962).** The infrabuccal pocket of a formicine ant: a social filtration device. *Psyche* 69: 107-116.
- El Zemrany, H., Cortet, J., Peter Lutz, M., Chabert, A., Baudoin, E., Haurat, J., Maughan, N., Felix, D., Defago, G., Bally, R. y Moenne-Loccoz, Y. (2006).** Field survival of the phytoestimulator *Azospirillum lipoferum* CRT1 and functional

BIBLIOGRAFIA

- impact on maize crop, biodegradation of crop residues, and soil faunal indicators in a context of decreasing nitrogen fertilisation. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 1712-1726.
- Elgersma, K.J. (2010)** The Community-level and ecosystem level consequences of feedbacks between the soil ecosystem and the plant community during forest understory invasion. PhD Thesis School-New Brunswick Rutgers, The State University of New Jersey.
- Elhottova, D., Triska, J., Santruckova, H., Kveton, J., Santrucek, J. y Simkova, M. (1997).** Rhizosphere microflora of winter wheat plants cultivated under elevated CO₂. *Plant Soil* 197: 251-259.
- Elkins, N.Z., Sabol, G.V., Ward, J.J. y Whitford, W.G. (1986).** The influence of subterranean termites on the hydrological characteristics of a Chihuahuan Desert ecosystem. *Oecologia* 68: 521-528.
- Elliott, E.T. (1986).** Aggregate structure and carbon, nitrogen, and phosphorus in native and cultivated soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50: 627-633.
- Elliott, E.T., Anderson, R.V. Coleman, D.C. y Cole. C.V. (1980).** Habitable pore space and microbial trophic interactions. *Oikos* 35: 327-335.
- Elliott, E.T. y Coleman. D.C. (1988).** Let the soil work for us. *Ecol. Bull.* 39: 23-32.
- Elmes, G.W. (1991).** Ant colonies and environmental disturbance. *Symp. Zool. Soc. London.* 63: 15-32.
- Elshahed, M.S., Youssef, N.H., Spain, A.M., Sheik, C., Najar, F.Z., Sukharnikov, L.O., et al. (2008).** Novelty and uniqueness patterns of rare members of the soil biosphere. *Appl Environ Microbiol.* 74: 5422-5428.
- El-Swaify, S.A. y Emerson, E.W. (1975)** Changes in the physical properties of soil clays due to precipitated aluminum and iron hydroxides. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 39: 1056-1063.
- Emerson, W.W. y D.J. Greenland. (1990).** Soil aggregates: Formation and stability. pp. 485-511. In: De Boodt, M.F.
- Emmer, I.M. y Sevink, J. (1994).** Temporal and vertical changes in the humus form profile during a primary succession of *Pinus sylvestris*. *Plant Soil* 167: 281-295.
- Englert, N. (2004).** Fine particles and human health a review of epidemiological studies. *Toxicol. Lett.* 149: 235-242.
- Erman, D.C. (1973).** Invertebrate Movements and some diel and seasonal changes in a Sierra Nevada peatland. *Oikos* 24: 85-93.
- Ernst, A., Black, T., Cai, Y., Panoff, J.M., Tiwari, D.N. y Wolk, C.P. (1992).** Synthesis of nitrogenase in mutants of the cyanobacterium *Anabaena* sp. PCC 7120 affected in heterocyst development. *J Bacteriol* 174: 6025-6032.
- Eschenbrenner, V. (1986).** Contribution des termites à la micro-agrégation des sols tropicaux. *Cah. ORSTOM Sér. Pédol.*, 22: 397-408.
- Eschenbrenner, V. (1988).** Les globules des sols de Côte d'Ivoire. Nature et origine en milieu ferrallitique. Modalités de leur concentration. Rôle des termites, Tomes 1 et 2. Thèse. Paris: ORSTOM.
- Estañol, B.E. (1987).** Efecto de la inoculación de *Rhizobium phaseoli* y de la endomicorriza vesicularbuscular (V-A) sobre el parasitismo de los nematodos *Meloidogyne incognita* y *Ditylenchus dipsaci* en cultivos de frijol y cebolla. Tesis de Licenciatura. ENEP Zaragoza, UNAM. México.
- Esteve-Nuñez, A., Lucchesi, G., Philipp, B., Schink, B. y Ramos J.L. (2000).** Respiration of 2,4,6-trinitrotoluene by *Pseudomonas* sp. strain JLR11. *J. Bacteriol.*, 182: 1352-1355.
- Ettema, C.H. y Wardle, D.A. (2002).** Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 177-183.
- Evans, H.C. y Leston D. (1971).** A Ponerine ant (Hym., Formicidae) associated with Homoptera on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 61: 357-362.
- Evans, R.D. y Johansen, J.R. (1999).** Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Crit Rev. Plant Sci* 18: 183-225.
- Eynard, A., Schumacher, T.E., Lindstrom, M. J. y Malo (2004).** D. D. Aggregate sizes and stability in cultivated South Dakota prairie Ustolls and Usterts. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68: 1360-1365.
- Facelli, E. y Facelli, J.M. (2002).** Soil phosphorus heterogeneity and mycorrhizal symbiosis regulate plant intra-specific competition and size distribution. *Oecologia* 133: 54-61.

BIBLIOGRAFIA

- Fagua, G. (1999).** Variación de las mariposas y hormigas de un gradiente altitudinal de la Cordillera Oriental (Colombia), pp. 317-362 en G. Amat, M. Andrade, y F. Fernández, eds., *Insectos de Colombia Vol. II.* Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales, Santafé de Bogotá, 433 pp.
- Falkengren-Grerup, U. y Tyler, G. (1993).** Experimental evidence for the relative sensitivity of deciduous forest plants to high soil acidity. *For. Ecol. Manag.* 60: 311-326.
- Fall, S., Brauman, A. y Chotte, J.L. (2001).** Comparative distribution of organic matter in particle and aggregate size fractions in the mounds of termites with different feeding habits in Senegal: *Cubitermes niokoloensis* and *Macrotermes bellicosus*. *Appl. Soil Ecol.* 17: 131-140.
- FAO (2006).** World reference base for soil resources: a framework for international classification, correlation and communication. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- FAO (2010)** Évaluation des ressources forestières mondiales, Département des forêts. Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture, Rome, 12-14 (ISBN 978-92-5-206654-5).
- FAO (2002a).** Land degradation assessment in drylands LADA project. World Soil Resources Reports No. 97. Rome.
- FAO (2002b).** Harvesting carbon sequestration through land-use change: A way out of rural poverty? In: *The state of food and agriculture 2002.* Rome.
- FAO. (2004).** Carbon sequestration in dryland soils. World Soil Resources Reports No 104 Roma. ISBN 92-5-105230-1.
- Fariña Tojo, J. (2000).** La protección del patrimonio urbano. Instrumentos normativos.
- Fátima, M.S. Moreira; E. Jeroen Huising e David E. Bignell (Ed). Earthscan. (2008).** A Handbook of Tropical Soil Biology – Sampling & Characterization of Below-ground Biodiversity 252p.
- Feder, M.E. y Hofmann, G.E. (1999).** Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: Evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology* 61: 243-282.
- Feener, D.H.Jr. (1981).** Competition between ant species: Outcome controlled by parasitic flies. *Science* 214: 815-817.
- Feener, D.H.Jr., Jacobs L.F. y Schmidt, J.O. (1996).** Specialized parasitoid attracted to a pheromone of ants. *Animal Behavior* 51: 61-66.
- Fegatella, F., Lim, J., Kjelleberg, S. y Cavicchioli, R. (1998).** Implications of rRNA operon copy number and ribosome content in the marine oligotrophic ultramicrobacterium *Sphingomonas* sp. strain RB2256. *App Environ Microbiol* 64: 4433-4438
- Feldmann, M., Neher, J., Jung, W. y Graf, F. (1997).** Fungal quartz weathering and iron crystallite formation in an alpine environment, Piz Alv, Switzerland. *Eclogae Geol. Helv.* 90: 541-556.
- Feller, C., Brown, G.G. y Blanchart, E. (2001).** Darwin et le biofonctionnement des sols Étude et Gestion des Sols, 7, 4, 2001 - numéro spécial, Article reçu: mars 2000 et Accepté : mars 2000 8 pages (pp. 385 à 392).
- Fellers, J.H. (1989).** Daily and seasonal activity in woodlands ants. *Oecologia* 78: 69-76.
- Fenchel, T., King G.M. y Blackburn, T.H. (1998).** Bacterial biogeochemistry: the ecophysiology of mineral cycling. Academic Press . 307 p.
- Fenical, W. (1982).** Investigation of benthic algae as resource for new pharmaceutical and agricultural chemicals. En *Proceedings Joint United States - China phycolgical simposium; Quindao.*
- Fenner, N., Freeman, C., Lock, M.A., Harmens, H., Reynolds, B. y Sparks, T. (2007).** Interactions between elevated CO₂ and warming could amplify DOC exports from peatland catchments. *Environmental Science & Technology* 41: 3146-3152.
- Fernández, F. (1998).** ¿Por qué hay tantas hormigas en los árboles?. *Innovación y Ciencia* 7: 42-51.
- Fernández, F., Palacio, E.E. Mackay W. y Mackay. E. (1996).** Capítulo X. Introducción al estudio de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Colombia, pp. 349-412 en M.G. Andrade, G. Amat y F. Fernández, eds., *Insectos de Colombia, estudios escogidos.* Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Santafé de Bogotá, 541pp.
- Fernández-Marín, H., Zimmerman, J.K., Rehner, S.A. y Weislo, W.T. (2006).** Active use of the metapleural glands by ants in controlling fungal infection. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 273:1689-1695.

BIBLIOGRAFIA

- Ferreira Gregorio, A.P., Da Silva, I.R., Sedarati, M.R. y Hedger, J.N. (2006).** Changes in production of lignin degrading enzymes during interactions between mycelia of the tropical decomposer basidiomycetes *Marasmiellus troyanus* and *Marasmius pallescens*. *Mycol Res* 110: 161-168.
- Ferris, H. y Matute, M.M. (2003).** Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web. *Appl Soil Ecol.* 23: 93-110.
- Fierer N, Schimel J.P. y Holden P.A. (2003).** Influence of drying-rewetting frequency on soil bacterial community structure. *Microb Ecol* 45: 63-71
- Filho, C.C., Lourenco, A., Guimaraes, M.D.F.y Fonseca, I.C.B., (2002).** Aggregate stability under different soil management systems in a red Latosol in the state of Parana, Brazil. *Soil Tillage Res.* 65: 45-51.
- Filzek, P.D.B., Spurgeon, D.J., Broll, G., Svendsen, C., Hankard, P.K. et al. (2004).** Metal effects on soil invertebrate feeding: Measurements using the bait lamina method. *Ecotoxicology* 13: 807-816.
- Finér, L., Jurgensen, M.F., Domisch, T., Kilpeläinen, J., Neuvonen, S., Punttila, P., Risch, A.C., Ohashi, M. y Niemelä, P.(2013).** The role of wood ants (*Formica rufa* group) in carbon and nutrient dynamics of a boreal Norway spruce forest ecosystem. *Ecosystems*, 16, 196-208.
- Fisher B.L. (1998).** Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud and on the western Masoala Peninsula, Madagascar. *Fieldiana: Zoology* (n.s.) 90: 39-67.
- Fisher B.L. (1999).** Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar. *Fieldiana: Zoology* (n.s.) 94: 129-147.
- Fisher, B. (1997).** Biogeography and ecology of the ant fauna of Madagascar (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 31: 269-302.
- Fittkau E.J. y Klinge H. (1973).** On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5: 2-14.
- FitzPatrick, E.A. (1990).** Roots in thin section of soils. *Dev. Soil Sci.* 19: 9-24.
- Flegel, M. y Schrader, S. (2000).** Importance of food quality on selected enzyme activities in earthworm casts (*Dendrobaena octaedra*, Lumbricidae). *Soil Biol. Biochem.* 32, 1191-1196.
- Fokkema, N.J, y Schippers, B. (1986).** Phyllosphere versus rhizosphere as environments for saprophytic colonization. In N. J. Fokkema and J. Van den Heuvel ed. *Microbiology of the phyllosphere*. Cambridge University Press, Cambridge, England. pp: 137-159
- Folgarait, P. (1998).** Ant biodiversity and its relationships to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity Conservation*, 7: 1121-1244.
- Fontenla, J.L. (2000).** Historical biogeography and character evolution in the phylogenetic taxon *Macromischa* (Hymenoptera: Formicidae: Leptothorax). *Transactions of the American Entomological Society* 126: 401-416.
- Fordham, A.W. y Norrish, K. (1983).** The nature of soil particles particularly those reacting with arsenate in a series of chemically treated samples. *Australian J. Soil Res.* 21: 455-477.
- Forge, T.A., Bittman, S. y Kowalenko, C.G. (2005).** Responses of grassland soil nematodes and protozoa to multi-year and single-year applications of dairy manure slurry and fertilizer. *Soil Biol. Biochem.* 37: 1751-1762.
- Forster, B., Van Gestel, C.A.M., Koolhaas, J.E., Nentwig, G. y Rodrigues J.M.L. et al. (2004).** Ring-testing and field-validation of a terrestrial model ecosystem (TME) an instrument for testing potentially harmful substances: Effects of carbendazim on organic matter breakdown and soil fauna feeding activity. *Ecotoxicology* 13: 129-141.
- Förster, R.C., Liang F., Kupper M,C Dandekar, T., Feldhaar,H. y Gross, R. et al. (2012).** Molecular Characterization of Antimicrobial Peptide Genes of the Carpenter Ant *Camponotus floridanus*. *PLoS ONE* 7(8): e43036. doi:10.1371/journal.pone.0043036.
- Forterre, P. (2013).** The common ancestor of Archaea and Eukarya was not an archaeon. *Archaea*, 2013, Article ID 372396, 18 pages.
- Fowler, H.G. (1993).** Herbivory and assemblage structure of myrmecophytous understory plants and their associated ants in the central Amazon. *Insectes Sociaux* 40: 137-145.

BIBLIOGRAFIA

- Fowler, H.G., Forti, L.C. Brandão, C.R.F. Delabie J.H.C. y. Vasconcelos, H.L. (1991).** Ecologia nutricional de formigas, pp.131-223 en: A. R. Panizzi y J. R. P. Parra, eds., Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas. Editora Manole-CNPq, São Paulo.
- Fragoieiro, S. (2005).** Use of fungi in bioremediation of pesticides. Cranfield University: Bedford. UK.
- Francis C.A., Beman J.M. y Kuypers M.M. (2007).** New processes and players in the nitrogen cycle: the microbial ecology of anaerobic and archaeal ammonia oxidation. *ISME J* 1(1): pp.19-27.
- Francoeur, A. (1983).** The Ant Fauna Near the Tree-Line in Northern Québec (Formicidae, Hymenoptera). In *Tree-Line Ecology: Proceedings of the Northern Québec Tree-Line Conference*; Morisset, P., Payette, S., Eds.; Centre d'Études Nordiques, Université Laval: Québec, Canada, 1983; pp. 177-180.
- Franklin, R.B. y Mills, A.L. (2003).** Multi-scale variation in spatial heterogeneity for microbial community structure in an eastern Virginia agricultural field. *FEMS Microbiology Ecology* 44: 335-346.
- Franzluebbers, A.J. (2002).** Water infiltration and soil structure related to organic matter and its stratification with depth. *Soil Tillage Res.* 66, 197-205.
- Franzluebbers, A.J., Haney, R.L. Hons, F.M. y Zuberer. D.A. (1996).** Active fractions of organic matter in soils with different texture. *Soil Biol. Biochem.* 28: 1367-1372.
- Franzluebbers, A.J., Haney, R.L., Honeycutt, C.W., Arshad, M.A., Schomberg, H.H. y Hons, F.M. (2001).** Climatic influences on active fractions of soil organic matter. *Soil Biol. Biochem.* 33, 1103-1111.
- Franzluebbers, A.J., Wright, S.F. y Stuedemann, J.A. (2000).** Soil aggregation and glomalin under pastures in the Southern Piedmont USA. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 1018-1026.
- Freckman, D.W., Ettema, CH. (1993).** Assessing nematode communities in agroecosystems of varying human intervention. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 45: 239-261.
- Frey, S.D., Elliott, E.T. y Paustian. K. (1999).** Bacterial and fungal abundance and biomass in conventional and no-tillage agroecosystems along two climatic gradients. *Soil Biol. Biochem.* 31: 573-585.
- Frey, S.D., Gupta, V.V.S.R. Elliott, E.T. y Paustian. K. (2001).** Protozoan grazing affects estimates of carbon utilization efficiency of the soil microbial community. *Soil Biol. Biochem.* 33:1759-1768.
- Frey, S.D., Knorr, M. Parrent, J. y Simpson. R.T. (2004).** Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in a forest ecosystem. *For. Ecol. Manage.* 196:-159-171.
- Fricker, M.D., Bebber, D. y Boddy, L. (2008).** Mycelial networks: structure and dynamics. In: *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (eds L. Boddy, J.C. Frankland & P. van West) pp. 3- 18, Elsevier, Amsterdam.
- Fries, L.L.M., Pacovsky, R.S. y Safir. G.R. (1996).** Expression of isoenzymes altered by both *Glomus* intraradices colonization and formononetin application in corn (*Zea mays* L.) roots. *Soil Biol. Biochem.* 28: 981-988.
- Friis, K., Damgaard, C. y Holmstrup, M. (2004).** Sublethal soil copper concentrations increase mortality in the earthworm *Aporrectodea caliginosa* during drought. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 57: 65-73.
- Frostegård, Å. y Bååth, E. (1996).** The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils* 22: 59-65.
- Furey, P.C., Lowe, R.L. y Johansen, J.R. (2007).** Wet wall algal community response to in-field nutrient manipulation in the Great Smoky Mountains National Park, USA. *Algology Stud.* 125: 17-43.
- Furlong, M.A., Singleton, D.R., Coleman, D.C. y Whitman, W.B. (2002).** Molecular and culture-based analyses of prokaryotic communities from an agricultural soil and the burrows and casts of the earthworm *Lumbricus rubellus*. *Appl Environ Microbiol.* 68: 1265-1279.
- Futuyma, D. (1998).** *Evolutionary Biology.* Sinauer Associates. Sunderland, Mass., EEUU, 763+ pp.
- Gachon, C.M.M., Langlois-Meurinne, M. Henry, Y. y Saindrenan P. (2005).** Transcriptional co-regulation of secondary metabolism enzymes in *Arabidopsis*: functional and evolutionary implications. *Plant Molecular Biology* 58: 229-245.
- GaiFFE, M. y Kubler, B.(1992).** Relationships between mineral composition and relative ages of iron nodules in Jurassic soil sequences. *Geoderma*,52: 343-350.

BIBLIOGRAFIA

- Gallardo, A., Delgado, M., Morillas, L. y Covelo, F. (2009).** Ciclos de nutrientes y procesos edáficos en los ecosistemas terrestres: especificidades del caso mediterráneo y sus implicaciones para las relaciones suelo-planta. *Ecosistemas* 18: 4-19.
- Galvan, P., Ponge, J.F., Chersich, S. y Zanella, A. (2008).** Humus components and soil biogenic structures in Norway spruce ecosystems. *Soil Sci. Soc. Am.* 72: 548-557.
- Gans, J., Wolinsky, M. y Dunbar, J. (2005).** Computational improvements reveal great bacterial diversity and high metal toxicity in soil. *Science* 309: 1387-1390.
- García, G.J.M. y Ocampo, J.A. (1987).** Interacción entre micorrizas V-A y organismos patógenos de plantas. *Ann. Edafol. Agrobiol.* 1233-1245.
- García-Pichel, F., Lopez-Cortes, A. y Nübel, U. (2001).** Phylogenetic and morphological diversity of cyanobacteria in soil desert crusts from the Colorado plateau. *Appl Environ Microbiol* 67: 1902-1910.
- Garnier-Sillam, E. (1991).** The pedological role of fungus-growing termites (Termitidae: Macrotermitidae) in tropical environments, with special reference to Macrotermitidae muelleri. *Sociobiology*, 15: 181-196.
- Garnier-Sillam, E. y Toutain, F. (1995).** Distribution of polysaccharides within the humic compounds of soils subjected to a humivorous termite *Thoracotermes macrothorax* Sjöstedt. *Pedobiologia* 39: 462-469.
- Garnier-Sillam, E.; Harry, M. (1995).** Distribution of humic compounds in mounds of some soil-feeding termite species of tropical rainforests: Its influence on soil structure stability. *Insect. Soc.*, 42: 167-185.
- Garnier-Sillam, E., Braudeau, E. y Tessier, D. (1991).** Rôle des termites sur le spectre poral des sols forstiers tropicaux. *Ins. Soc.* 38: 397-412.
- Gattinger, A., Höfle, M.G., Schloter, M., Embacher, A., Böhme, F., Munch, J.C. et al. (2007).** Traditional cattle manure application determines abundance, diversity and activity of methanogenic archaea in arable European soil. *Environ Microbiol.* 9: 612-624.
- Gaucher, E.A., Govindarajan, S. y Ganesh, O.K. (2008).** Palaeotemperature trend for Precambrian life inferred from resurrected proteins, *Nature*, 451: 704-707.
- Geissen, V. y Brummer, G.W. (1999).** Decomposition rates and feeding activities of soil fauna in deciduous forest soils in relation to soil chemical parameters following liming and fertilization. *Biol. Fertility Soils.*, 29: 335-342.
- Georgina Mace (coord.), Hillary Masundire (coord.), Jonathan Baillie (coord.), (2005)** Biodiversity p.77-122 Dans: *Évaluation des écosystèmes pour le millénaire, Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*, PNUE.
- Gerrard J., (1992).** Soils on floodplains, in: *Soil Geomorphology. An Integration of Pedology and Geomorphology*, Chapman and Hall, pp. 90-110.
- Gestel, C.A.M., Kruidenier, M. y Berg, M.P. (2003).** Suitability of wheat straw decomposition, cotton strip degradation and bait-lamina feeding tests to determine soil invertebrate activity. *Biol. Fertility Soils* 37: 115-123.
- Gijssman, A.J. (1996).** Aggregate stability and soil organic matter fractions under agropastoral systems established in native savanna. *Australian J. Soil Res.* 34: 891-907.
- Gijssmen, A.J. y Thomas, R.J. (1996).** Aggregate size distribution and stability of an Oxisol under legume-based and pure grass pasture in the Eastern Colombian savannas. *Aust. J. Soil Res.* 33: 153-165.
- Gilomee, J.H. (1986).** Seed dispersal by ants in the cape flora threatened by *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis* 11(3/4): 217-219.
- Giovannoni, S.J. y Stingl U. (2005).** Molecular diversity and ecology of microbial plankton. *Nature*, 437: 343-348.
- Giovannoni, S.J., Tripp, H.J., Givan, S., Podar, M., Vergin, K.L., et al. (2005).** Genome streamlining in a cosmopolitan oceanic bacterium. *Science* 309: 1242-1245.
- Glancey, B.M., Vander Meer, R.K., Glover, A., Lofgren, C.S. y Vinson, S.B. (1981).** Filtration of microparticles from liquids ingested by the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *Insect. Soc.* 28: 395-401.
- Gobat, J.M., Aragno, M. y Matthey, W. (2010).** *Le Sol Vivant. Bases de Pédologie. Biologie des Sols. Nouvelle édition revue et augmentée* Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne (817 pp.).

BIBLIOGRAFIA

- Godefroid, S., Massant, W. y Koedam, N. (2005).** Variation in the herb species response and the humus quality across a 200-year chronosequence of beech and oak plantations in Belgium. *Ecography* 28: 223-235.
- Goldberg, S. (1989).** Interaction of aluminum and iron oxides and clay minerals and their effect on soil physical properties: A review. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 20: 1181-1207
- Goldberg, S. y Glaubig, R.A (1987).** Effect of saturating cation, pH, and aluminum and iron oxides on the flocculation of kaolinite and montmorillonite. *Clays Clay Minerals*, 35: 220-227
- Golden, D.C., Zuberer, D.A. y Dixon, J.B. (1992).** Manganese oxides produced by fungal oxidation of manganese from siderite and rhodochrosite. p. 161–168. H.C.W. Skinner and R.W. Fitzpatrick (ed.) *Biomining processes of iron and manganese: Modern and ancient environments*. Catena Suppl. 21. Catena Verlag, Cremlingen, Germany. Manganese oxides produced by fungal oxidation of manganese from siderite and rhodochrosite. p. 161–168. In H.C.W. Skinner and R.W. Fitzpatrick (ed.) *Biomining processes of iron and manganese: Modern and ancient environments*. Catena Suppl. 21. Catena Verlag, Cremlingen, Germany.
- Gongalsky, K.B., Persson, T. y Pokarzheuskii, A.D. (2008).** Effects of soil temperature and moisture on the feeding activity of soil animals as determined by the bait-lamina test. *Applied Soil Ecology*, 39: 84-90.
- Gongalsky, K.B., Pokarzhevskii, A.D., Filimonova, Z.V. y Savin, F.A. (2004).** Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north-south gradient in Russia. *Applied Soil Ecology*, 25: 111-122.
- González-Chávez M.C., Carrillo-González R., Wright S.F. y Nichols K.A. (2004).** The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi in sequestering potentially toxic elements. *Environmental Pollution* 130: 317-323
- Gonzalez-Chavez, M.C. (2000).** Arbuscular mycorrhizal fungi from As/Cu polluted soils, contribution to plant tolerance and importance of the external mycelium. PhD Thesis. University of Reading. Reading, UK.
- González-Muñoz, M. T, De-Linares, C., Martínez-Ruiz, F., Morcillo, F., Martín-Ramos, D. y Arias, J. M. (2008).** Ca–Mg kutnahorite and struvite production by *Idiomarina* strains at modern seawater salinities. *Chemosphere*, 72: 465-472.
- González-Muñoz, M.T., Ben Omar, N., Martínez-Cañamero, M., Rodríguez-Gallego, M., Galindo, A.L. y Arias, J.M. (1996)** Struvite and calcite crystallization induced by cellular membranes of *Myxococcus xanthus*. *J. Cryst. Growth*, 163(4): 434-439.
- Gorbushina, A.A. (2007).** Life on the rocks. *Environ Microbiol* 9: 1613-1631.
- Gorres, J.H., Savin, M.C. Neher, D.A. Weicht, T.R. y Amador. J.A. (1999).** Grazing in a porous environment: 1.The effect of soil pore structure on C and N mineralization. *Plant Soil* 212: 75-83.
- Goswami, B.R. y Rumperhorst, J. (1978).** Association of an unknown fungus with potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Nematopica* 24: 251-256.
- Gotelli, N.J. (1993).** Ant lion zones: Causes of high-density predator aggregations. *Ecology* 74: 226-237.
- Gotwald, W.H. (1986).** The beneficial Economic Roles anf Ants. In: *Economic Impact and Control of Social insects*. S.B. Vinson (Eds.). Praeger Special Studies. New York.
- Goyal, S.K. (1997).** Algae and the soil environment. *Phykos* 36: 1-13.
- Graefe, U. (2007).** Gibt es in Deutschland die Humusform Amphi? *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 110: 459-460.
- Graefe, U. y Beylich, A. (2006).** Humus forms as tool for upscaling soil biodiversity data to landscape level? *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft*, 108: 6-7.
- Graefe, U. (2007).** Gibt es in Deutschland die Humusform Amphi? *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 110: 459-460.
- Graham, J.H., Leonard, R.T. y Menge, J.A. (1981).** Membranemediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular formation. *Plant Physiology* 68: 548-552.
- Gramss et al. (1999) [270] Gramss,G.,Voigt, K.D. y Kirsche, B.(1999).** Degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons with three to seven aromatic rings by higher fungi in sterile and unsterile soils. *Biodegradation*. 10:51-62.
- Granit, T., Chen, Y. y Hadar. Y. (2007).** Humic acid bleaching by white-rot fungi isolated from biosolids compost. *Soil Biology and Biochemistry*, 39: 1040-1046.

BIBLIOGRAFIA

- Grassé, P.P. y Noiro, C. (1958).** Le meule des termites champignonnistes et sa signification symbiotique. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 11: 113-128.
- Grassian, V.H. (2008).** When Size Really Matters: Size-Dependent Properties and Surface Chemistry of Metal and Metal Oxide Nanoparticles in Gas and Liquid Phase Environments. *The Journal of Physical Chemistry C*, 112: 18303-18313.
- Gray, N.F. (1988).** Fungi attacking vermiform nematodes. *Diseases of Nematodes*. pp 33.
- Grayston, S.J., Vaughn, D. y Jones, D. (1996).** Rhizosphere carbon flow in trees, in comparasion with annual plants. The importance of roots exudation and its impact on microbial activity and nutrients availability. *Applied Soil Ecololy* 5: 29-56
- Green, R.N., Trowbridge, R.L. y Klinka, K. (1993).** Towards a taxonomic classification of humus forms. *Forest Science Monographs* 29: 1-49.
- Green, V.S., Cavigelli, M. A., Dao, T.H. y Flanagan, D.C. (2005).** Soil physical properties and aggregate-associated C, N and P distributions in organic and conventional cropping systems. *Soil Sci.*, 170: 822-831.
- Greenland, D.J y Hayes, M.H.B. (1978).** The chemistry of soil constituents. 469 pp; John Wiley and Sons, Chichester.
- Greenland, D.J., Oades, J.M. y Sherwin, T.W. (1968).** Electron microscope observations of iron oxides in some red soils. *J. Soil Sci.* 19: 123-126.
- Gregorich, E.G., Voroney, R.P. y Kachnoski, R.G. (1991).** Turnover of carbon through the microbial biomass in soils with different textures. *Soil Biol. Biochem.* 23: 799-805.
- Griffiths, B.S. (1994).** Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil: Their effects on microbial activity and nitrogen mineralization in decomposing hotspots and the rhizosphere. *Plant Soil* 164: 25-33.
- Grimaldi, D. y Agosti D. (2000a).** The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: Comment. *The Canadian Entomologist* 132: 691-693.
- Grimaldi, D. y Agosti, D. (2000b).** A formicine in Cretaceous amber from New Jersey (Hymenoptera: Formicidae), and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97(25): 13678-13683.
- Grinhut, T., Hadar, Y. y Chen, Y. (2007).** Degradation and transformation of humic substances by saprotrophic fungi: processes and mechanisms. *Fungal Biology Reviews*, 21(4): p. 179-189.
- Grönggröft, A. y Miehlich, G., (1983).** Bedeutung der Bodenfeuchte für die Populationsdynamik von Enchytraeidae (Oligochaeta) und Oribatei (Acari). *Abhandlung des Naturwissenschaftlichen Verein Hamburg* 25: 115-131.
- Grundmann, G.L. (2004).** Spatial scales of soil bacterial diversity – the size of a clone. *FEMS Microbiol. Ecol* 48: 119-127.
- Grytnes J.A. y McCain, C.M. (2007).** Elevational Trends in Biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity*. 2: 1-8.
- Guenat, F, Thomas C. y Védý J.C. (1995).** Human impacts on alluvial floodplain stretches, effects on soils and soil-vegetation relations, *Archiv. Hydr. Suppl.* 10 1. *Large Rivers* 9: 367-381.
- Guenata, C, Bureaua, F. Weberb, G. y Toutain, F (2000).** Initial stages of soil formation in a riparian zone: Importance of biological agents and lithogenic inheritance in the development of the soil structure *Eur. J. Soil Biol.*, 35:153-161.
- Guggenberger, G., Kaiser, K. (2003).** Dissolved organic matter in soil: challenging the paradigm of sorptive preservation. *Geoderma* 113: 293-310.
- Guggenberger, G., Frey, S.D., Six, J. Paustian, K. y Elliott. E.T. (1999).** Bacterial and fungal cell-wall residues in conventional and notillage agroecosystems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 1188-1198.
- Guggenberger, G., Thomas, R.J.,y Zech, W. (1996).** Soil organic matter within earthworm cast of an anecic-endogeic tropical pasture communitie. *Colombia. App. Soil. Ecol.*3: 263-274.
- Guggenberger, G., Zech, W. y Thomas, R.J. (1995).** Lignin and carbohydrate alteration in particle-size separates of an oxisol under tropical pastures following native savanna. *Soil Biol. Biochem.* 27: 1629-1638.
- Gullan, P.J. (1997).** Relationships with ants, pp. 351-377 en: Y. Ben-Dov y C. J. Hodgson, eds., *Soft scale insects, their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Gullan, P.J. y Kosztarab., M. (1997).** Adaptations in scale insects. *Annual Review of Entomology* 42: 23-50.

BIBLIOGRAFIA

- Gunadi, B. y Verhoef, H.A. (1993).** The flow of nutrients in a *Pinus merkusii* forest plantation in Central Java: the contribution of soil animals. *European Journal of Soil Biology*. 29: 133-139.
- Guo, W.J., Bundithya, W. y Goldsbrough, P.B. (2003).** Characterization of the Arabidopsis metallothionein gene family: tissue-specific expression and induction during senescence and in response to copper. *New Phytologist* 159: 369-381
- Guo, Y., George, E. y Marschner, H. (1996).** Contribution of an arbuscular mycorrhizal fungus to the uptake of cadmium and nickel in bean and maize plants. *Plant and Soil* 184: 195-205
- Gupta, V.V.S.R., y Germida, J.J. (1988).** Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. *Soil Biol. Biochem.* 20: 777-786.
- Gurung, S. y Prasad, B.N. (2005).** Azolla and cyanobacteria (BGA): Potential biofertilizers for rice. *Sci. World* 3: 85-89
- Hackman, R. y Trikojus, V. M. (1952).** The composition of the ligamaza excreted by Australian coccids of the genus *Ceroplastes*. *Biochemical Journal* 51: 653-656.
- Hadas, A. (1987).** Long-term tillage practice effects on soil aggregation modes and strength. *Soil Sci. Soc Amer. J.* 51: 191-197.
- Haemmerli, S.D., Leisola, M.S.A., Sanglard, D. y Fiechter, A. (1986).** Oxidation of benzo(a)pyrene by extracellular ligninases of *Phanerochaete chrysosporium*: Veratryl Alcohol and stability of Ligninase. *J. Biol. Chem.*, 261: 6900-6903.
- Haffer, J. (1969).** Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Haffer, J. (2001).** Ciclos de tiempo e indicadores de tiempos en la historia de Amazonia, pp. 119-128 en J. Llorente B. y J.J. Morrone, eds., *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F., 277pp.
- Hågvar, S., Protura. (1997).** Pauropoda and Symphyla in Norwegian coniferous forest soils: Abundance and vertical distribution. *Pedobiologia*, 41: 56-61.
- Hahn, M.W. (2003).** Isolation of strains belonging to the cosmopolitan *Polynucleobacter necessarius* cluster from freshwater habitats located in three climatic zones. *App Environ Microbiol* 69: 5248-5254.
- Hahn, M.W., Lunsdorf, H., Wu, Q.L., Schauer, M., Hofle, M.G. et al. (2003).** Isolation of novel ultramicrobacteria classified as Actinobacteria from five freshwater habitats in Europe and Asia. *App Environ Microbiol* 69: 1442-1451.
- Haimi, J., Knott, K.E., Selonen, S.S. y Laurikainen, M. (2005a).** Has long-term metal exposure induced changes in life history traits and genetic diversity of the enchytraeid worm *Cognettia sphagnetorum* (Vejd)? *Environmental Pollution* 2005: 1-8.
- Haimi, J., Laamanen, J., Penttinen, R., Raty, M., Koponen, S., Kellomaki, S. y Niemela, P., (2005b).** Impacts of elevated CO₂ and temperature on the soil fauna of boreal forests. *Applied Soil Ecology* 30: 104-112.
- Haines, B.L. (1978).** Element and energy flows through colonies of the leaf cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica*. 10: 270-277.
- Haines, B.L. (1978).** Impact of Leaf-Cutting Ants on Vegetation Development at Barro Colorado Island. En *tropical Ecological System, Trends in Terrestrial and Aquatic research*. F.B. Goley and E. Medina (EDs) Springer-Verlag, New York.
- Hall, J.L. (2002).** Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *Journal of Experimental Botany* 53: 1-11.
- Hallett, P.D., Baumgartl, T. y Young, I.M. (2001).** Subcritical water repellency of aggregates from a range of soil management practices. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 65: 184-190.
- Hallmann, C., Stannek, L., Fritzlar, D., Hause-Reitner, D., Friedl, T. y Hoppert, M. (2013).** Molecular diversity of phototrophic biofilms on building stone. *Microbial Ecology FEMS* 355-372. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1574-6941.12065>.
- Halvorson, A.D., Wienhold, B.J., Black, A.L., (2002).** Tillage, nitrogen, and cropping system effects on soil carbon sequestration. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 66: 906-912.
- Hamblin, A.P. (1985).** The influence of soil structure on water movement, crop root growth and water uptake. *Advances in Agronomy* 38: 95-152.
- Hamel, C., Schellenberg, M.P., Hanson, K. y Wang, H. (2007).** Evaluation of the "bait-lamina test" to assess soil microfauna feeding activity in mixed grassland. *Applied Soil Ecology*, 36: 199-204.

BIBLIOGRAFIA

- Hamilton, D.H. (1964).** The genetical evolution of social behavior I. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16.
- Hammel, K.E., Kalyanaraman, B., y Kirk, T.K. (1986).** Oxidation of polycyclic aromatic hydrocarbons and dibenzo(p)dioxins by *Phanerochaete chrysosporium* ligninase. *J. Biol. Chem.*, 261: 16948-16952.
- Hankins, S.D. y Hockey, H.P. (1990).** The effect of a liquid seaweed extract from *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) on the two-spotted red spider mite *Tetranychus urticae*. En *Proceedings of the International Seaweed Symposium*. Kluwer Academic Publishers; Londres. (13: 551-554)
- Hansen, S., Engelstad, F. (1999).** Earthworm populations in a cool and wet district as affected by tractor traffic and fertilization. *Appl. Soil Ecol.* 13: 237-250.
- Hao, X.Y., Chang, C. (2002).** Effect of 25 annual cattle manure applications on soluble and exchangeable cations in soil. *Soil Sci.* 167: 126-134.
- Happs, J.C. (1982).** Some aspects of student understanding of soil. *The Australian Science Teacher Journal*, Vol. 28 (3), pp. 25-31.
- Harley, J.L. (1989).** The significance of mycorrhiza. *Mycol. Res.* 92: 129-139.
- Harris, R.F., Chesters, G. y Allen, O.N. (1966).** Dynamics of soil aggregation. *Adv. Agron.* 18: 108-169.
- Harte, J., Rawa, A. y Price, V., (1996).** Effects of manipulated soil microclimate on mesofaunal biomass and diversity. *Soil Biology & Biochemistry* 28: 313-322.
- Hartmann, T. (2007).** From waste products to ecochemicals: fifty years research of plant secondary metabolism. *Phytochemistry* 68: 2831-2846.
- Hartzell, P.L., Nghiem, J.V., Richio, K.J. y Shain, D.H. (2005).** Distribution and phylogeny of glacier ice worms (*Mesenchytraeus solifugus* and *Mesenchytraeus solifugus rainierensis*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 83: 1206-1213.
- Hatakka, A. (1994).** Lignin-modifying enzymes from selected white-rot fungi: production and role in lignin degradation. *FEMS Microbiol. Rev.* 13: 125-135.
- Hatakka, A. (2001).** Biodegradation of lignin. In: Steinbüchel A. (ed.) *Biopolymers*. Vol 1: Hofrichter M., Steinbüchel A. (eds.) *Lignin, Humic Substances and Coal*. Wiley-VCH, Germany, pp. 129-180.
- Hättenschwiler, S., Hagerman, A.E. y Vitousek, P.M. (2003).** Polyphenols in litter from tropical montane forests across a wide range in soil fertility. *Biogeochemistry* 64: 129-148.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A.V. y Scheu, S. (2005).** Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36: 191-218.
- Häubner, N., Schumann, R. y Karsten, U. (2006).** Aeroterrestrial microalgae growing in biofilms on facades-response to temperature and water stress. *Microb Ecol* 51: 285-293.
- Hawkes, C.V., Wren, I.F., Herman, D.J., Firestone, M.K. (2005).** Plant invasion alters nitrogen cycling by modifying the soil nitrifying community. *Ecology Letters* 8: 976-985
- Hayes, M.H.B. y Herbillon, A (eds.).** *Soil colloids and their associations in aggregates*. Plenum Press. New York.
- Haynes, R.J. y Swift, R.S. (1990).** Stability of soil aggregates in relation to organic constituents and soil water content. *J. Soil Sci.* 41: 73-83.
- Haynes, R.J. y Francis. G.S. (1993).** Changes in microbial biomass C, soil carbohydrate composition and aggregate stability induced by growth of selected crop and forage species under field conditions. *J. Soil Sci.* 44: 665-667.
- Haynes, R.J. y Beare, M.H. (1997).** Influence of six crop species on aggregate stability and some labile organic matter fractions. *Soil Biol. Biochem.* 29: 1647-1653.
- Haynes, R.J. y Naidu, R. (1998).** Influence of lime, fertilizer and manure applications on soil organic matter content and soil physical conditions: a review. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 51: 123-137.
- Hayward, S.A.L., Rinehart, J.P., Sandro, L.H., Lee Jr., R.E. y Denlinger D.L (2007).** Slow dehydration promotes desiccation and freeze tolerance in the Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *J. Exp. Biol.*, 210: 836-844

BIBLIOGRAFIA

- He, J., Zhang, L., Jin, S., Zhu, Y. y Liu, F. (2008).** Bacterial communities inside and surrounding soil iron–manganese nodules. *Geomicrobiol. J.* 25: 14-24.
- Head, I.M. y Prosser, J.I. (2007).** Microorganisms, macroorganisms and ecology. *FEMS Microbiology Ecology* 62: 133-134.
- Heads, P. A. (1986).** Bracken, ants and extrafloral nectareies. IV. Do wood ants (*Formica lugubris*) protect the plant against insect herbivores? *Journal of Animal Ecology* 55: 795-809.
- Heald, C.M. y Burton, G.W. (1968).** Effect of organic and inorganic nitrogen on nematode populations on turf. *Plant Disease Report* 52: 46-48.
- Heath, J., Ayres, E., Possell, M., Bardgett, R.D., Black, H.I.J., Grant, H., Ineson, P. y Kerstiens, G. (2005).** Rising atmospheric CO₂ reduces sequestration of root-derived soil carbon. *Science* 309: 1711-1713.
- Hedlund, K., Griffiths, B., Christensen, S., Scheu, S., Setälä, H., Tschardtke, T. y Verhoef, H. (2004).** Trophic interactions in changing landscapes: responses of soil food webs. *Basic Appl Ecol* 5: 495-503.
- Heemsbergen, D.A., Berg, M.P., Loreau, M., van Hal, J.R., Faber, J.H., y Verhoef, H.A. (2004).** Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306, 1019-1020. doi: 10.1126/science.1101865.
- Heijnen, C.E., Hok-A-Hin, C.H. y van Veen, J.A. (1991).** Protection of *Rhizobium* by bentonite clay against predation by flagellates in liquid cultures. *FEMS Microbiol. Ecol.* 85: 65-72.
- Heijnen, C.E. y van Veen, J.A. (1991).** A determination of protective microhabitats for bacteria introduced into soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 85:73-80.
- Helling, B., Pfeiff, G. y Larink, O. (1998).** A comparison of feeding activity of collembolan and enchytraeid in laboratory studies using the bait-lamina test. *Appl. Soil Ecol.*, 7: 207-212.
- Hendriksen, N.B. (1990).** Leaf litter selection by detritivore and geophagous earthworms. *Biol. Fert. Soils* 10: 17-21.
- Hendrix, P.F., Crossley, D.A., Blair, J.M y Coleman, D.C. (1990).** Soil biota as components of sustainable agroecosystems. In: *Sustainable Agricultural Systems*. Edwards, C.A., R. Lal, P. Madden, R. H. Miller and G. House (Eds.) Soil and Water Conservation Society. USA. 637-654 p
- Henin, S. (1976).** *Course de Physique du Sol*. Orstom, Paris.
- Herbers, J.M. (1989).** Community structure in north temperate ants: Temporal and spatial variation. *Oecologia* 81: 201-211.
- Herbst, M., Kappen, L., Thamm, F. y Vanselow, R., (1996).** Simultaneous measurements of transpiration, soil evaporation and total evaporation in maize field in northern Germany. *Journal of Experimental Botany* 47: 1957–1962.
- Herbst, M., Rosier, P.T.W., Morecroft, M.D. y Gowing, D.J. (2008).** Comparative measurements of transpiration and canopy conductance in two mixed deciduous woodlands differing in structure and species composition. *Tree Physiol.* 28: 959-970.
- Hernández, A., Ascanio, O., Morales, M., Bojórquez, I., Norma, E. y García, J. (2006).** *El suelo: Fundamentos sobre su formación, los cambios globales y su manejo*. Nayarit: Universidad Autónoma., 255 p. ISBN 968833072-8.
- Hevia, G.G., Méndez, M. y Buschiazzo, D.E. (2007).** Tillage affects soil aggregation parameters linked with wind erosion. *Geoderma*, 140: 90-96.
- Higson, F.K. (1991).** Degradation of xenobiotics by white-rot fungi. *Rev. Environm. Contamination and Toxicology*, 122: 111-152
- Hillel, D. (2006).** *Introduction to Environmental Soil Physics*. Elsevier Science, Oxford, UK, 2004.
- Hillel, D. (1982).** *Introduction to soil physics*. Academic Press. San Diego, CA.
- Hindell, R.P., McKenzie, B.M. y Tisdall, J.M (1997b).** Influence of drying and ageing on the stabilization of earthworm (*Lumbricidae*) casts. *Biol. Fertil. Soil* 25: 27-35.
- Hindell, R.P., McKenzie, B.M. y Tisdall, J.M. (1997a).** Destabilization of soil during the production of earthworm (*Lumbricidae*) and artificial casts. *Biol. Fertil. Soil* 24: 153-163.
- Hirata K., Tsuji N. y Miyamoto, K. (2005).** Biosynthetic regulation of phytochelatin, heavy metal–binding peptides. *Journal of Bioscience and Bioengineering* 100: 593-599.

BIBLIOGRAFIA

- Hodkinson, I.D., (1999).** Species response to global environmental change or why ecophysiological models are important: a reply to Davis et al. *Journal of Animal Ecology* 68: 1259-1262.
- Hodkinson, I.D., Webb, N.R., Bale, J.S., Block, W., Coulson, S.J. y Strathdee, A.T., (1998).** Global change and Arctic ecosystems: Conclusions and predictions from experiments with terrestrial invertebrates on spitsbergen. *Arctic and Alpine Research* 30: 306-313.
- Hoffmann, A.A., Sorensen, J.G. y Loeschke, V., (2003).** Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. *Journal of Thermal Biology* 28: 175-216.
- Hoffmann, L., (1989).** Algae of terrestrial habitats. *Bot. Rev.* 55: 77-105.
- Højer, R., Bayley, M., Damgaard, C.F. y Holmstrup, M. (2001).** Stress synergy between drought and a common environmental contaminant: studies with the collembolan *Folsomia candida*. *Global Change Biology* 7: 485-494.
- Holden, P.A., Ritz, K. y Young, I. (2011).** How do the microhabitats framed by soil structure impact soil bacteria and the processes that they regulate? *The Architecture and Biology of Soils: Life in Inner Space* (Ritz K & Young I, eds), pp. 118-149. CABI, Wallingford.
- Hole, F.D. (1981).** Effects of animals on soil. *Geoderma*, 25: 75-112.
- Holeplass, H., Singh, B.R. y Lal, R. (2004).** Carbon sequestration in soil aggregates under different crop rotations and nitrogen fertilization in an inceptisol in southeastern Norway. *Nutr. Cycl. Agroecosys*, 70: 167-177.
- Holland, E.A. y Coleman, D.C. (1987).** Litter placement effects on microbial and organic-matter dynamics in an agroecosystem. *Ecology* 68: 425-433
- Hölldobler, B. y Engel-Siegel, H. (1985).** On the metapleural gland in ants. *Psyche* 91: 201-224.
- Hölldobler, B. y Wilson, E.O. (1990).** *The ants*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts. 732 pp.
- Holmstrup, M. y Westh, P (1994).** Dehydration of earthworm cocoons exposed to cold a novel cold-hardiness mechanism *Journal of Comparative Physiology B*, 164 (1994), pp. 312-315
- Holmstrup, M., Bayley, M. y Ramløv, H. (2002).** Supercool or dehydrate? An experimental analysis of overwintering strategies in small permeable arctic invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99, 5716-5720.
- Holmstrup, M., Bindesbøl, A.M., Oostingh, G.J., Duschl, A., Scheil, V., Köhler, H.R., Loureiro, S., Soares, A.M.V.M., Ferreira, A.L.G., Kienle, C., Gerhardt, A., Laskowski, R., Kramarz, P.E., Bayley, M., Svendsen, C. y Spurgeon, D.J. (2010).** Interactions between effects of environmental chemicals. and natural stressors: A review. *Science Total Environment*, 408: 3746-3762.
- Holmstrup, M., Maraldo, K. y Krogh, P.H., (2007a).** Combined effect of copper and prolonged summer drought on soil microarthropods in the field. *Environmental Pollution* 146: 525-533.
- Holmstrup, M., Overgaard, J., Bindesbøl, A.M., Pertoldi, C. y Bayley, M., (2007b).** Adaptations to overwintering in the earthworm *Dendrobaena octaedra*: Genetic differences in glucose mobilisation and freeze tolerance. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 2640-2650.
- Holstein, T. y Tardent, P. (1984).** An ultrahigh-speed analysis of exocytosis: nematocyst discharge. *Science* 223 (4638): 830-833. doi:10.1126/science.6695186. PMID 6695186
- Homa, J., Olchawa, E., Stürzenbaum, S.R., John Morgan, A. y Plytycz, B. (2005).** Early-phase immunodetection of metallothionein and heat shock proteins in extruded earthworm coelomocytes after dermal exposure to metal ions. *Environmental Pollution* 135: 275-280.
- Hood, W.G. y Tschinkel. W.R. (1990).** Dessication resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiological Entomology* 15: 23-35.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S. III, Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. y Wardle, D.A. (2005).** Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3-35
- Hopkin S.P. (2002).** *Biology of the springtails. Insecta: collembola*. United States: Oxford University Press, 340p. ISBN 0-19-854084-1
- Hopkin, S.P. y Read, H.J. (1992).** *The Biology of Millipedes*; Oxford University Press: Oxford, UK, 1992; p. 233.

BIBLIOGRAFIA

- Hoppe, H.A. y Levring, T. (1982).** Marine algae in pharmaceutical sciences. Walter de Gruyter; Berlin. 302 pp.
- Horath, T. y Bachofen, R. (2009).** Molecular characterization of an endolithic microbial community in dolomite rock in the central Alps (Switzerland). *Microb Ecol* 58: 290-306.
- Horwath, W. (2007).** Carbon cycling and formation of soil organic matter, In: Paul, Eldor A. (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology, and Biochemistry*, 3rd ed., pp. 303-339.
- Houk, E. J. y Griffiths G. W. (1980).** Intracellular symbiontes of the Homoptera. *Annual Review of Entomology* 25: 161-187.
- Hsu P.H. (1989).** Aluminum oxides and oxyhydroxides In J.B. Dixon, S.B. Weed (Eds.), *Minerals in Soil Environments* (2nd ed.), Soil Science Society of America, Madison, Wisc pp. 331-378
- Hu, C.X., Zhang, D.L. y Liu Y.D. (2004).** Research progress on algae of the microbial crusts in arid and semiarid regions. *Prog Nat Sci* 14:289-295.
- Hu, S., Coleman, D.C., Hendrix, P.F. y Beare, M.H. (1995).** Biotic manipulation effects on soil carbohydrates and microbial biomass in a cultivated soil. *Soil Biol. Biochem.* 27: 1127-1135.
- Hu, S.J., Firestone, M.K. y Chapin, F.S. (1999).** Soil microbial feedbacks to atmospheric CO₂ enrichment. *Trends Ecol. Evol.* 14, 433-437.
- Huber, T., Faulkner, G. y Hugenholtz, P. (2004).** Bellerophon: a program to detect chimeric sequences in multiple sequence alignments. *Bioinformatics.* 20:2317-9.
- Huhta, V. (2006).** The role of soil fauna in ecosystems: A historical review. *Pedobiologia* 50: 489-495.
- Huhta, V., Sulkava, P. y Viberg, K. (1998).** Interactions between enchytraeid (*Cognettia sphagnetorum*), microarthropod and nematode populations in forest soil at different moistures. *Applied Soil Ecology* 9: 53-58.
- Hunt, D.E., David, L.A., Gevers, D., Preheim, S.P., Alm, E.J. y Polz M.F. (2008).** Resource partitioning and sympatric differentiation among closely related bacterioplankton. *Science.* 320:1081-1085
- Huse, S.M., Welch, D.M., Morrison, H.G. y Sogin, M.L. (2010).** Ironing out the wrinkles in the rare biosphere through improved OTU clustering. *Environ Microbiol.* 12: 1889-1898.
- Hussey, R.S. y Roncadori, R.W. (1982).** Vesicular arbuscular mycorrhizae may limit nematode activity and improve plant growth. *Plant Disease* 66: 9-14.
- Huxley, C.R. y Cutler, D.F. eds. (1991).** *Ant-Plant Interactions* Oxford University Press, Oxford. Iturralde-Vinent, M. A. (1988). *Naturaleza geológica de Cuba*. Ed. Científico-Técnica, La Habana, 146 pp.
- Huynh, K.A. y Chen K.L. (2011).** Aggregation kinetics of citrate and polyvinylpyrrolidone coated silver nanoparticles in monovalent and divalent electrolyte solutions. *Environ. Sci. Technol.*, 45: 5564-5571.
- Hwang, J. S., Lee, J., Kim, Y.J., Bang, H.S., Yun, E.Y., Kim, S.R., et al. (2009).** Isolation and characterization of a defensin-like peptide (coprisin) from the dung beetle, *Copris tripartitus*. *Int. J. Pept.* 2009, 5. doi: 10.1155/2009/136284.
- Hyodo, F., Tayasu, I., Azuma, J.I., Kiritbutr, N. y Abe, T. (2001).** Effect of the soil-feeding termite, *Dicuspiditermes makhamensis*, on soil carbon structure in a seasonal tropical forest as revealed by CP/MAS C-13 NMR. *Sociobiology* 38: 487-493.
- Iizuka, T., Iwadare, T. y Orito, K. (1979).** Antibacterial activity of myrmicacin a compound in the secretion of South American leafcutting ant *Atta sexdens* and related compounds on pathogenic bacteria in silkworm larvae, *Streptococcus faecalis* AD-4. *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ. Hokkaido Daigaku Nogaku bu Kiyō* 59: 262-266.
- Inderjit, Callaway, R.M. y Vivanco, J.M. (2006).** Can plant biochemistry contribute to understanding of invasion ecology? *Trends in Plant Science*, 11: 574-580.
- INET** (Instituto Nacional de Educación Técnica). Ministerio de Educación. (2011). Disponible en http://www.inet.edu.ar/programas/educ_tec/ttp.html.
- Ingham, C.J., Kalisman, O., Finkelshtein, A. y Ben-Jacob, E. (2011).** Mutually facilitated dispersal between the nonmotile fungus *Aspergillus fumigatus* and the swarming bacterium *Paenibacillus vortex*. *P Natl Acad Sci USA* 108: 19731-19736.
- Ingham, R. (1985).** Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: Effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecology Monographs* 55: 119-140.

BIBLIOGRAFIA

- Inserra, R.N., Vovlas, N., O'Bannon, J.H. y Griffin, G.D. (1985).** Development of *Meloidogyne chitwoodi* on wheat. *Journal of Nematology* 17: 322-326.
- IPCC. (2008).** Climate Change and Water. Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change (ed. by B. C. Bates, Kundzewicz, Z. W., Wu, S. & J.P., P.), pp 210. IPCC Secretariat, Geneva.
- Iraola, V. (2001).** Introducción a los Ácaros (II): Hábitats e importancia para el hombre. *Aracnet 7 -Bol. S.E.A.* 28 (consultada Octubre 15 de 2012), pp. 141—146. Disponible en internet: <<http://entomologia.rediris.es/aracnet/7/10acaros/index.htm>>.
- Iturralde-Vinent, M.A. (1988).** Naturaleza geológica de Cuba. Ed. Científico-Técnica, La Habana, 146 pp.
- Iturralde-Vinent, M.A. y MacPhee., R.D. (1999).** Paleogeography of the Caribbean Region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238:1-95.
- Iturrondobeitia, J., Caballero, A.Y., Arroyo, J. (2004).** Avances en la utilización de los Ácaros Oribátidos como indicadores de las condiciones edáficas. En: S.C. Arandazi. Z.E. Donostia/San Sebastian (eds). *Munibe*. 2004, no. 21, p. 70-91.
- IUSS Working Group WRB, (2007).** World Reference Base for Soil Resources 2006, first update 2007. *World Soil Resources Reports*, 103. FAO, Rome.
- Ives, A.R. y Carpenter, S.R. (2007).** Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317: 58-62.
- Izac, A.M.N. (1997).** Developing policies for soil carbón management in tropical regions. *Geoderma*, 79: 261-276.
- Izquierdo, J.A. y Nüsslein, K. (2006).** Distribution of extensive *nifH* gene diversity across physical soil microenvironments. *Microbial Ecology* 51: 441-452.
- Jabiol, B., Girard, M.C. y Schwartz, C. (2011)** Etude des sols - Description, cartographie, utilisation; Dunod, Collection: Sciences Sup, Dunod 432 pages EAN13: 9782100540211.
- Jabiol, B., Zanella, A., Ponge, J.F., Sartori, G., Englisch, M., Delft van, B.,Waal de, R. y Le Bayon, R.C. (2013).** A proposal for including humus forms in the World Reference Base for Soil Resources (WRB-FAO). *Geoderma* 192: 286-294.
- Jacinte, P.A., Lal, R., Kimble, J.M., (2002a).** Carbon dioxide evolution in runoff from simulated rainfall on long-term no-till and plowed soils in southwestern Ohio. *Soil Tillage Res.* 66: 23-33.
- Jacinte, P.A., Lal, R., Kimble, J.M. (2002b.).** Carbon budget and seasonal carbon dioxide emission from a central Ohio Luvisol as influenced by wheat residue amendment. *Soil Tillage Res.* 67: 147-157.
- Jackson, R.M., Raw, F. (1966).** *Life in the Soil*; St. Martin's Press: New York, NY, USA,; p. 59.
- Jaffé, K. y Puche, H. (1984).** Colony-specific territorial marking with the metapleural gland secretion in the ant *Solenopsis geminata* (Fabr.). *J. Insect. Physiol.*, 30: 265-270.
- Jaffee, B.A., Zehr, E.I. (1982).** Parasitism of the nematode *Criconebella xenoplax* by fungus *Hirsutella rossiliensis* in California sugarbeet fields. *Biological Control*, 1: 63-67.
- Jandl R. (2001).** Medición de tendencias en el tiempo del almacenamiento de carbono del suelo. In Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia, Chile. Universidad Austral de Chile. 12 p.
- Janos, D. P., Garamszegi, S. y Beltran, B. (2008).** Glomalin extraction and measurement. *Soil Biology & Biochemistry*, 40: 728-739.
- Jansen, B., Klaas, G.J., Verstraten, J.M. (2003).** Mobility of Fe(II), Fe(III) and Al in acidic forest soils mediated by dissolved organic matter: influence of solution pH and metal/organic carbon ratios. *Geoderma* 113: 323-340.
- Jansson, H.B. (1982).** Attraction of nematodes to endoparasitic nematophagous fungi. *Transactions of the British Mycological Society*, 79: 25-29.
- Jansson, H.B., Lopez-Llorca, L. (2004).** Control of nematodes by fungi. In *Fungal Biotechnology in Agriculture, Food, and Environmental Applications* (Aroa, D.K., ed.). Pp 205-215. Marcel Dekker, New York.
- Jansson, H-B., Lopez-Llorca, L.V. (2001).** Biology of Nematophagous Fungi. In: *Mycology: Trichomycetes, other Fungal Groups and Mushrooms* (JK Misra & BW Horn, eds.). Pp. 145-173. Science Publishers, Enfield.

BIBLIOGRAFIA

- Jansson, J.K. (2003).** Marker and reporter genes: illuminating tools for environmental microbiologists. *Curr. Opin. Microbiol.*, 6: 310-316
- Jarecki, M., Lal, R., (2003).** Crop management for soil carbon sequestration. *Crit. Rev. Plant Sci.* 22: 1-32.
- Jastrow, J.D., (1996).** Soil aggregate formation and the accrual of particulate and mineral-associated organic matter. *Soil Biol. Biochem.* 28: 665-676.
- Jastrow, J.D., Miller, R.M., Lussenhop, J., (1998).** Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biol. Biochem.* 30: 905-916.
- Jeffery, S., Gardi, C., Jones, A., Montanarella, L., Marmo, L., Miko, L., Ritz, K., Peres, G., Römbke, J. y Van Der Putten W. H. (eds.) (2010).** European Atlas of Soil Biodiversity. Commission européenne, Bureau des publications de l'Union européenne, Luxembourg. 130p. ISBN 978-92-79-29726-7
- Jeffries, P., Gianinazzi, S. Perotto, S., Turnau, K., Barea, J.M. (2003).** The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biol. Fertil. Soils* 37: 1-16.
- Jegou, D., Schrader, S., Diestel, H., Cluzeau, D. (2001).** Morphological, physical and biochemical characteristics of burrow walls formed by earthworms. *Appl. Soil Ecol.* 17: 165-174.
- Jelkmann, W., Oberthür, W., Kleinschmidt, T. y Braunitzer G. (1981).** Adaptation of hemoglobin function to subterranean life in the mole, *Talpa europaea*. *Respir. Physiol.* 46: 7-16.
- Jensen, K.D., Beier, C., Michelsen, A. y Emmett, B.A. (2003).** Effects of experimental drought on microbial processes in two temperate heathlands at contrasting water conditions. *Applied Soil Ecology* 24: 165-176.
- Jia Z, Conrad R. (2009).** Bacteria rather than archaea dominate microbial ammonia oxidation in an agricultural soil. *Environ Microbiol.* 11:1658-1671.
- Jiménez, J.J., Moreno, A.G., Decaëns, T., Lavelle, P., Fisher, M.J. y Thomas, R.J. (1998).** Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the Eastern Plains of Colombia. *Soils*, 28: 101-110.
- Jiménez-López, C. Romanek, C.S. y Bazylinski, D.A (2010).** Magnetite as a prokaryotic biomarker: A review. *J. Geophys. Res.*, 115, G00G03, doi: 10.1029/2009JG001152
- Jiménez-López, C., Rodríguez-Navarro, C., Pinar, G., Carrillo-Rosúa, F.J., Rodríguez-Gallego, M. y González-Muñoz, M.T. (2007).** Consolidation of degraded ornamental porous limestone stone by calcium carbonate precipitation induced by the microbiota inhabiting the stone. *Chemosphere*, 68(10): 1929-1936.
- Joblin K.(2005).** Methanogenic archaea. In: Makkear HPS, McSweeney CS (eds). *Methods in Gut Microbial Ecology for Ruminants*. Springer: New York, pp 47-53.
- Jocteur Monrozier, L., Ladd, J.N., Fitzpatrick, R.W., Foster, R.C. y Raupach, M. (1991).** Component and microbial biomass content of size fractions in soil of contrasting aggregation. *Geoderma* 50: 37-62.
- Johansen, J.R. (1993).** Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of north America. *J. Phycol.* 29: 140-147.
- Johnson, D.L. (1972).** Landscape evolution on San Miguel Island, California. Ph.D. diss. Dep. of Geography, Univ. of Kansas, Lawrence.
- Johnson, R.A. (1992).** Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvest ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89: 118-124.
- Johnston, C.G. y Vestal J.R. (1991).** Photosynthetic carbon incorporation and turnover in the Antarctic cryptoendolithic microbial communities: are they the slowest-growing communities on earth? *Appl Environ Microbiol* 57: 2308-2311.
- Jolicœur, S., Ildefonse Ph. Y Bouchard M. (2000).** Kaolinite and Gibbsite Weathering of Biotite within Saprolicites and Soils of Central Virginia *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 1118-1129.
- Jolivet, J.P., Froidefond, C., Pottier, A., Chaneac, C., Cassaignon, S., Tronc, E. y Euzen, P. (2004).** Size tailoring of oxide nanoparticles by precipitation in aqueous medium. A semi-quantitative modelling. *Journal of Materials Chemistry*, 14: 3281-3288.
- Jolivet, P. (1986).** Les fourmis et les plantes, um exemple decoévolution. Boubée, Paris, 249pp.
- Jolivet, P. (1996).** Ants and plants, an example of coevolution (enlarged edition). Backhuys Publishers, Leiden, 303pp.

BIBLIOGRAFIA

- Joner, E.J., Briones, R. y Leyval, C. (2000).** Metal binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Biology and Fertility of Soils* 226: 227-234.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. y Shachak, M. (1994).** Organisms as ecosystem engineers, *Okos* 69: 373-386.
- Jones, R.T., Robeson, M.S., Lauber, C.L., Hamady, M., Knight, R. y Fierer, N. (2009).** A comprehensive survey of soil acidobacterial diversity using pyrosequencing and clone library analyses. *ISME J.* 3: 442-453.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. y Shachak, M. (1994).** Organisms as ecosystem engineers, *Oikos*, 69: 373-386.
- Jones, D.T., Taylor, W.R. y Thornton, J.M. (1994).** A model recognition approach to the prediction of all-helical membrane protein structure and topology. *Biochemistry* 33: 3038-3049.
- Jones, D.T., Eggleton, P., Bignell, D.E., Roisin, Y, Lo, N. (2011).** Global Biogeography of Termites: A Compilation of Sources. In *Biology of Termites: A Modern Synthesis*; Springer: Amsterdam, The Netherlands, 2011; pp. 477-498.
- Jongerijs, A. y Heintzberger, G., (1975).** Methods of soil micromorphology. A technique for the preparation of large thin sections, *Soil Purvey Paper* vol. 10. Survey Institute, Wageningen, Netherlands
- Jonkers, H.M., Ludwig, R., de Wit, R., Pringault, O., Muyzer, G., Niemann, H., Finke, N., y de Beer, D. (2003).** Structural and functional analysis of a microbial mat ecosystem from a unique permanent hypersaline inland lake: "La Salada de Chiprana" (NE Spain). *FEMS Microbiol. Ecol.* 44: 175-189.
- Jordana, R (1996).** Ecología y aspectos funcionales de la biodiversidad en el suelo. En: *Agricultura, Ecología y Desarrollo Rural. II congreso de la Sociedad Española de Agricultura Ecológica. Memorias.* Pamplona, Iruña. 1996. p. 225-240.
- Jørgensen, B.B., Revsbech, N.P., Blackburn, T.H., y Cohen, Y. (1979).** Diurnal cycle of oxygen and sulfide microgradients and microbial photosynthesis in a cyanobacterial mat sediment. *Appl. Environ. Microbiol.* 38: 46-58.
- Joschko, M., Fox, C.A., Lentzsch, P., Kiesel, J., Hierold, W. et al. (2006).** Spatial analysis of earthworm biodiversity at the regional scale. *Agric. Ecosys. Environ.* 112: 367-380.
- Kabe, Y., et al. (2005).** Decolorization of coal humic acid by extracellular enzymes produced by white-rot fungi. *Coal Preparation.* 25: 211-220
- Kabir, Z, O'Halloran I.P. y Hamel. C. (1997).** The proliferation of fungal hyphae in soils supporting mycorrhizal and nonmycorrhizal plants. *Mycorrhiza* 6: 477-480.
- Kahru, A., Dubourguier, H.C., Blinova I., Ivask, A y Kasemets, K. (2008).** Biotests and Biosensors for Ecotoxicology of Metal Oxide Nanoparticles: A Minireview. *Sensors* 8: 5153-5170; doi:10.3390/s8085153
- Kandeler, E. y Murer, E., (1993).** Aggregate stability and soil microbial processes in a soil with different cultivation. *Geoderma* 56: 503-513.
- Kandeler, E., Stemmer, M. y Klimanek. E.M. (1999b).** Response of soil microbial biomass, urease and xylanase within particle size fractions to long-term soil management. *Soil Biol. Biochem.* 31: 261-273.
- Kandeler, E., Tschirko, D. y Spiegel. H. (1999a).** Long-term monitoring of microbial biomass, N mineralisation and enzyme activities of a Chernozem under different tillage management. *Biol. Fertil. Soils* 28: 343-351.
- Kaneda S. y Kaneko, N. (2008).** Collembolans feeding on soil affect carbon and nitrogen mineralization by their influence on microbial and nematode activities. In: *Biol Fertil Soils.* (2008), vol. 44, p. 35-44.
- Kannaiyan, S. (1990).** Biotechnology of biofertilizer for rice. Tamil Nadu Agricultural University , Coimbatore, Tamil Nadu, India, 212.
- Kardol, P., Bezemer, T.M., van der Putten, W.H. (2006).** Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters* 9: 1080-1088.
- Karner, M.B., DeLong, E.F., Karl, D.M. (2001).** Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean. *Nature* 409 (6819): 507-10.
- Karsten, U. Eixler, S. Görs, S y Schumann, R. (2003).** Klimawandel und der mögliche Einfluss auf das Algenwachstum. *Altbauinstandsetzung* 5: 51-58.

BIBLIOGRAFIA

- Karsten, U., Schumann, T. y Mostaert, A.S. (2007a).** Aeroterrestrial algae growing on man-made surfaces: what are their secrets of ecological success? *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments* (Seckbach J, ed), pp. 583–597. Springer Verlag, Dordrecht, the Netherlands.
- Karyanto, A., Rahmadi, C., Franklin, E., Susilo, F. y Wellington De Morais, J. (2012).** Collembola, acari y otra mesofauna del suelo: el método Berlese. pp. 149-162. En: Fátima M. S. Moreira, E. Jeroen Huising Y David E. Bignell (eds.). *Manual de biología de suelos tropicales. Muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo el suelo*. México: Instituto Nacional de Ecología, 2011. 350 p.
- Kash, J.C., Cunningham, D.M., Smit M.W., Park, Y., Fritz, D., Wilusz, J. y Katze, M.G. (2002).** Selective translation of eukaryotic mRNAs: functional molecular analysis of GRSF-1, a positive regulator of influenza virus protein synthesis. *J. Virol.* 76:10417-26
- Kaspari, M. (2003).** Introducción a la ecología de las hormigas. Capítulo 6. En: Fernández, F. (Ed.) *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos. Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Kaspari, H. (1973)** Elektronenmikroskopische Untersuchung zur Feinstruktur der endotrophen Tabakmykorrhiza. *Arch. Microbiology* 92: 201-207.
- Kaspari, M. (1993a).** Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96: 500-507.
- Kaspari, M. (1996a).** Litter ant patchiness at the 1 m² scale: Disturbance dynamics in three Neotropical forests. *Oecologia* 107:265-273
- Kaspari, M. (1996b).** Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos* 76: 443-454.
- Kaspari, M. (1996c).** Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105: 397-404.
- Kaspari, M. y Weiser, M. (1999).** The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* 13: 530-538.
- Kaspari, M., O'Donnell, S. y Kercher, J. (2000).** Energy, density, and constraints to species richness: Studies of ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* 155: 280-293.
- Kass-Simon, G. y Scappaticci A.A.Jr. (2002).** The behavioral and developmental physiology of nematocysts. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1772-1794. doi:10.1139/Z02-135.
- Kastner, M. (2001).** Biodegradation of humic substances, in *Biopolymers lignin, humic substances and coal*, M.H.a.A. Steinbuechel, Editor.: Weinheim (Germany).
- Kay, B.D. (1998).** Soil structure and organic carbon: a review. In: Lal, R., Kimble, J.M., Follett, R.F., Stewart, B.A. (Eds.), *Soil Processes and the Carbon Cycle*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 169-197.
- Kearns, D.B. (2010).** A field guide to bacterial swarming motility. *Nat Rev Microbiol* 8: 634-644.
- Kelman, L.M. y Kelman, Z. (2003).** «Archaea: an archetype for replication initiation studies?». *Mol. Microbiol.* 48: 605-15.
- Kemp, R.A., McDaniel, P.A. y Busacca, A.J. (1998).** Genesis and relation of macromorphology and micromorphology to contemporary hydrological conditions of a welded Argixeroll from the Palouse in Idaho. *Geoderma*, 83: 309-329.
- Kempe, S. y Kazmierczak, J. (1990).** Calcium carbonate supersaturation and the formation of in situ calcified stromatolites. in "Facets of Modern Biogeochemistry". V. Ittekkot, S. Kempe, W. Michaelis and A. Spitzky (eds), Springer-Verlag, Berlin 255-278.
- Kemper, W.D. y Rosenau, R.C. (1986).** Aggregate stability and size distribution. En: A. Klute, ed. *Methods of soil analysis* (Part I). Madison: ASA., 452 p.
- Kemper, W.D. y Koch, E.J. (1966).** Aggregate stability of soils from the western portions of the United States and Canada. U.-S.-Dep. Agric. Tech. Bull. 1355.
- Kerkeb L. y Krämer U. (2003).** The role of free histidine in xylem loading of nickel in *Alyssum lesbiacum* and *Brassica juncea*. *Plant Physiology* 131: 716-724.
- Kerry, B.R. y De Leij, A.A.M. (1992).** Key factors in the development of fungal agents for the control of Cyst and root-knot nematodes. *Biological Control Plant Diseases*. Athens, Greece, New York.
- Kersten, P. y Cullen, D. (2007).** Extracellular oxidative systems of the lignin-degrading Basidiomycete *Phanerochaete chrysosporium*. *Fungal Genetics and Biology*, 44: 77-87.

BIBLIOGRAFIA

- Keum y Li (2004).** Keum, Y.S.; Li, Q.X. 2004. Reduction of nitroaromatic pesticides with zero-valent iron. *Chemosphere* 54(3): 255-263
- Kevan, P. (2005).** Invertebrates, Terrestrial. In *Encyclopedia of the Arctic*; Nuttall, M., Ed.; Routledge: New York, NY, USA, 2. 1018-1021.
- Khachatourians, G.G y Uribe, D. (2004).** Genomics of entomopathogenic fungi, pp. 353-377. En: Arora, D. K; Khachatourians, G. G. (eds.). Elsevier Science. London. *Applied Mycology and Biotechnology Edit. 4.* Pag. 434.
- Khaybullina L.S., Gaysina L.A, Johansen J.R. y Krautova M (2010).** Examination of terrestrial algae of the Great Smoky Mountains National Park, USA. *Fottea* 10: 201-215.
- Kibblewhite, M.G., Jones R.G.A, Montaranella L, Baritz R, Huber S, Arrouays D, Micheli E. y Stephens M (2008).** Environmental Assessment of Soil for Monitoring: Volume VI Soil Monitoring System for Europe. EUR 23490 EN/6 Office for the Official Publications of the European Communities, Luxembourg, 72 pp
- Kibblewhite, M.G., Ritz, K. y Swift, M.J. (2008).** 'Soil health in agricultural systems', *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*, vol 363, pp. 685-701.
- Kiem, R. y Kandeler, E. (1997).** Stabilization of aggregates by the microbial biomass as affected by soil texture and type. *Appl. Soil Ecol.* 5: 221-230.
- Kilaru, S., Hoegger, P. y Kues, U. (2006).** The laccase multi-gene family in *Coprinopsis cinerea*; it has seventeen different members that divide into two distinct subfamilies. *Current Genomics* 50: 45-60.
- Killham, K. (1994).** Soil ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK. Klein, D.A., T. McLendon, M.W. Paschke, and E.F. Redente. 1996. Nitrogen availability and fungal-bacterial responses in successional semi-arid steppe soils. *Arid Soil Res. Rehabil.* 10: 321-332.
- Kim, K.M. y Caetano-Anollés, G. (2012).** The evolutionary history of protein fold families and proteomes confirms that the archaeal ancestor is more ancient than the ancestors of other superkingdoms, *BMC Evolutionary Biology*, 12, no. 1, article 13.
- Kim, K.M. y Caetano-Anollés, G. (2010).** Emergence and evolution of modern molecular functions inferred from phylogenomic analysis of ontological data. *Molecular Biology and Evolution*, 27: 1710-1733.
- Kim, K.M. y Caetano-Anollés, G. (2011).** The proteomic complexity and rise of the primordial ancestor of diversified life. *BMC Evolutionary Biology*, 11, no. 1, article 140.
- Kistner, D.H. (1982).** The Social Insects' Bestiary, pp.1-244 in: H. R. Hermann, ed., *Social Insects Vol 3.* Academic Press, New York.
- Kitagawa, Y. (1983).** Goethite and hematite in some soils from the Amazon region. *Soil Science and Plant Nutrition*, 29: 209-217.
- Kladivko, E.J. (2001).** Tillage systems and soil ecology. *Soil & Tillage Research*, 61: 61-76
- Klappenbach, J.A., Dunbar, J.M. y Schmidt, T.M. (2000).** rRNA operon copy number reflects ecological strategies of bacteria. *App Environ Microbiol* 66: 1328-1333.
- Klein, R.W., Kovac, D., Schellerich, A. y Machwitz, U. (1992).** Mealybug-carrying by swarming queens of a Southeast Asian bamboo-inhabiting ant. *Naturwissenschaften* 79: 422-423.
- Kleinschmidt, T, Jelkmann, W. y Braunitzer, G. (1981).** [Hemoglobins, XLIII: The primary structure of mole hemoglobin (*Talpa europaea*) (author's transl)]. *Hoppe Seylers Z Physiol Chem.* 362: 1263-1272
- Klinka, K., Wang, Q. y Carter, R.E. (1990).** Relationships among humus forms, forest floor nutrient properties, and understory vegetation. *For. Sci.* 36: 564-581.
- Klironomos, J.N. (2002).** Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417: 67-70.
- Klironomos, J.N., Rillig, M.C. y Allen, M.F. (1996).** Below-ground microbial and microfaunal responses to *Artemisia tridentata* grown under elevated atmospheric CO₂. *Functional Ecology* 10: 527-534.
- Klitzke, S. y Lang, F. (2009).** Mobilization of soluble and dispersible lead, arsenic, and antimony in a polluted, organic-rich soil effects of pH increase and counterion valency. *J Environ Qual*, 38 pp. 933-939.

BIBLIOGRAFIA

- Klitzke, S., Lang, F., Kirby, J. Lombi, E. y Hamon, R. (2012).** Lead, antimony and arsenic in dissolved and colloidal fractions from an amended shooting-range soil as characterised by multi-stage tangential ultrafiltration and centrifugation. *Environ Chem*, 9 (2012), pp. 462-473.
- Klitzke, S., Metreveli, G., Peters, A., Schaumann, G.E., y Lang, F. (2014).** The fate of silver nanoparticles in soil solution — Sorption of solutes and aggregation. *Science of The Total Environment*, Available online 27 November 2014. In press.
- Klocke M, Nettmann E, Bergmann I, et al (2008).** Characterization of the methanogenic Archaea within two-phase biogas reactor systems operated with plant biomass. *Syst. Appl. Microbiol.* 31: 190
- Kluczek-Turpeinen, B., Maijala, P., Tuomela, M., Hofrichter, M. y Hatakka, A. (2005).** Endoglucanase activity of compost-dwelling fungus *Paecilomyces inflatus* is stimulated by humic acids and other low molecular mass aromatics. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 21: 1603-1609.
- Knicker, H., Almendros, G. González-Vila, F.J., Lüdemann, H.D y Martin, F. (1995).** C-13 and N-15 NMR analysis of some fungal melanins in comparison with soil organic matter: *Organic Geochemistry* 23: 1023-1028.
- Koch, A. (1998).** ¿How did bacteria come to be?. *Adv Microb Physiol* 40: 353–99. doi:10.1016/S0065-2911(08)60135-6.
- Koch, A.L. (1990).** Growth and form of the bacterial cell wall. *American Scientist*, 78: 327-341.
- Koepfel, A., Perry, E.B., Sikorski, J., Krizanc, D., Warner, W.A., Ward, D.M, et al. (2008).** Identifying the fundamental units of bacterial diversity: a paradigm shift to incorporate ecology into bacterial systematics. *Proc Natl Acad Sci.* 105:2504-2509.
- Koepfel, A.F., Wertheim J.O., Barone, L., Gentile, N., Krizanc, D. y Cohan, F.M. (2013).** Speedy speciation in a bacterial microcosm: new species can arise as frequently as adaptations within a species. *ISME J.* Jun 2013; 7(6): 1080-1091.
- Kögel, I., Ziegler, F., Zech, W. (1988).** Lignin signature of subalpine rendzinas (tangeland moderrendzina) in the Bavarian Alps. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 151: 15-20
- Kogel-Knabner, I. (2002).** The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biol. Biochem.* 34:139-162.
- Kohnke, H.Y. y Franzmeier, D. (1995).** *Soil Science Simplified.* Illinois:Waveland Press.
- Konhauser, K.O. (1998).** Diversity of bacterial iron mineralization. *Earth-Sci. Rev.* 43 (3-4): 91-12.
- Konhauser, K. O. (2007).** *Introduction to Geomicrobiology.* Blackwell publishing.
- Kooistra, M.J. (1990).** Soil structure and soil biological interactions in three different agroecosystems. *Proceedings of the Xth Int. Soil Zoology Colloquium, Bangalore, India.*
- Kooistra, M.J. (1991).** A micromorphological approach to the interaction between soil structure and soil biota. *Agric. Ecosyst. Environ.* 34: 315-328.
- Koorevar, P., Menelik, G. y Dirksen, C. (1983).** *Elements of soil physics, Developments in Soil Science, vol. 13.* Elsevier, Amsterdam, 230 pp.
- Kooyman, C y Onck, R.F.M. (1987).** The interactions between termite activity, agricultural practices and soil characteristics in Kisii District, Kenya, Wageningen Agricultural University, Holand.
- Kooyman, C. y Onck, R.F.M. (1987).** The Interactions Between Termite Activity, Agricultural Practices and Soil Characteristics in Kisii District, Kenya. In *Agricultural University Wageningen Papers* 87-3; Agricultural University Wageningen: Wageningen, the Netherlands, pp. 1-120.
- Koptur, S. (1991).** Extrafloral nectaries of herbs and trees: modelling the interaction with ants and parasitoids, pp. 213-230 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Antplant interactions* Oxford University Press, Oxford.
- Kott, O, Sumberra, R y Pavel, N. (2010).** Light perception in two strictly subterranean rodents: Life in the dark or blue? Iwaniuk, Andrew, ed. *PLoS One.* 2010; 5(7): e11810. doi:10.1371/journal.pone.0011810
- Kovda, I.V., Morgun, E.G. Jaunet, A.M. y Tessier, D.(1998).** An experience in the submicroscopic study of iron neoformations from Vertisols of the central Ciscaucasian region. *Eurasian Soil Sci.* 31:594-604.
- Krämer, U., Cotter–Howells, J.D., Charnock, J.M., Baker A.J.M. y Smith J.A.C. (1996).** Free histidine as a metal chelator in plants that accumulate nickel. *Nature* 379: 635-638.

BIBLIOGRAFIA

- Krantz, G. y Walter, D. (2009).** A Manual of Acarology. Third edition. Lubbock: Texas Tech University Press, 2009. 807 p.
- Kratz, W. (1998).** The bait-lamina test general aspects, applications and perspectives. *Environmental Science and Pollution Research* 5: 94-96.
- Kretzschmar, A. (1987).** Caractérisation microscopique de l'activité des lombriciens endogés. In: Fedoroff, N., Bresson, L.M., Coutry, M.A. Eds., *Soil Micromorphology. Working Meeting of Soil Micromorphology, Paris*, pp. 325-335.
- Krieg, Noel (2005).** *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. USA: Springer. pp. 21-6.
- Krishna Murthi, G.S.R. y Huang, P.M. (1987).** Influence of constituents on the stability of mechanical separates of soils representing major taxonomic orders. *Applied Clay Science*, 2: 299-308.
- Kristrom, B. y Riera, P. (1997).** El método de valoración contingente. Aplicaciones al medio rural español, *Revista Española de Economía Agraria*, 179: 133-167.
- Kubiëna, W.L. (1953).** *The soils of Europe*. Thomas Murby, London.
- Kubiena, W.L. (1955).** Animal Activity in Soils as a Decisive Factor in Establishment of Humus Forms. In *Soil Zoology*; Kevan, D.K.McE., Ed.; Butterworths Scientific Publications: London, UK, 1955; pp. 73-82.
- Kühnelt, W. (1976).** *Soil Biology with Special Reference to the Animal Kingdom*, 2nd ed.; Faber and Faber Limited: London, UK.; p. 483.
- Kuikman, P.J., Van Vuuren, M. I. y Van Veen. J.A. (1989).** Effect of soil moisture regime on predation by protozoa of bacterial biomass and the release of bacterial nitrogen. *Agric. Ecosyst. Environ.* 27: 271-279.
- Kulmatiski, A., Beard, K.H., Stevens, J.R., Cobbold, S.M. (2008).** Plant soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters* 11: 980-992.
- Kumada, K. (1988).** *Chemistry of Soil Organic Matter*. Elsevier, Amsterdam.
- Kuron, H. y Walter B. (1964).** Über Bildung und Binding von Mikroaggregaten in Böden. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.*, 104: 12-24
- Kusnezov, N. (1955).** Evolución de las hormigas. *Dusenya* 5: 1-34.
- Kusnezov, N. (1963).** Zoogeografía de la hormiga en Sudamérica. *Acta Zoológica Lilloana*, 19: 25-186.
- Kuzyakhmetov, G.G., (1998a).** Productivity of allogenoses in zonal arable soils of steppe and forest-steppe. *Eurasian Soil Sci.* 31: 406-410.
- Laakso, J. y Setälä, H., (1999).** Sensitivity of primary production to changes in the architecture of below ground food webs. *Oikos* 87: 57-64.
- Ladd, J.N., Amato, M. y Parsons, J.W. (1977a).** Distribution of immobilized nitrogen amongst soil fractions of different particle size and density. *Soil Biol. Biochem.* 9: 309-318.
- Ladd, J.N., Amato, M. y Parsons, J.W. (1977b).** Studies of nitrogen immobilization and mineralization in calcareous soils. II. Mineralization of immobilized nitrogen from soil fractions of different particle size and density. *Soil Biol. Biochem.* 9: 319-325.
- Ladd, J.N., Amato, M. y Parsons, J.W.(1977c).** Studies of nitrogen immobilization and mineralization in calcareous soils. III. Concentration and distribution of nitrogen derived from the soil biomass. p. 301-310. *Soil organic matter studies. Vol. 1. Proceedings IAEA/ FAO/SSF Symposium, Braunschweig, 1976. International Atomic Energy Agency, Vienna.*
- Ladd, J.N., Jocteur-Monrozier L. y Amato, M. (1992).** Carbon turnover and nitrogen transformations in an alfisol and vertisol amended with [¹⁴C] glucose and [¹⁵N] ammonium sulfate. *Soil Biol. Biochem.* 24: 359-371.
- Ladd, J.N., Van Gestel, M., Monrozier, L.J. y Amato, M. (1996).** Distribution of organic ¹⁴C and ¹⁵N in particle-size fractions of soils incubated with ¹⁴C, ¹⁵N-labelled glucose/NH₄ and legume and wheat straw residues. *Soil Biol. Biochem.* 28: 893-905.
- Lagerlöf, J. y Strandh, M. (1997).** Hatching of Enchytraeidae (Oligochaeta) from egg cocoons in agricultural soil exposed to different drought regimes - a laboratory study. *Pedobiologia* 41: 334-341.

BIBLIOGRAFIA

- Lahmar, R.Y., Ribaut, J. (1998).** Déclaration de Klingenthal III Concernant les Sols. Paris: Foundation Johan Wolfgang von Goethe et Foundation Charles Léopold Mayer pour le progrès de l'homme.
- Lal, R. (1988).** Effects of macrofauna on soil properties in tropical systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 24: 101-116.;
- Lal, R. (2004).** Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science* 304: 1623-1627.
- Lal, R. y Shukla, M.K. (2004).** Principles of Soil Physics. New York, NY: Marcel Dekker. 716 pp
- Lal, R., (1991).** Soil structure and sustainability. *J. Sustain. Agric.* 1: 67-92.
- Lapeyre-Montes, F, Conéjéro, G, Verdeil, J.L.y Odoux, E.(2010).** Anatomy and biochemistry of vanilla bean development (Vanilla planifolia G. Jackson). In: Odoux E, Grisoni M , eds. *Vanilla*. Boca Raton: CRC Press, 149-171.
- Larink, O. (1997).** Springtail and Mites: Import knots in the food web of soil. p. 225-264. In: BENKISER, G. (eds). *Fauna in soil ecosystem. Recycling processes, Nutrient fluxes and Agriculture Production*. New York: Marcel Dekker, Inc., 1997. 414 p.
- Larsen, K.J., Heady S.E. y Nault. L.R. (1992).** Influence of ants (Hymenoptera: Formicidae) on ligamaza excretion and escape behaviors in a myrmecophile, *Dalbulus quinque-notatus* (Homoptera: Cicadellidae), and its congeners. *Journal of Insect Behavior* 5: 109-122.
- Larson, W.E. y Pierce, F.J. (1991).** Conservation and enhancement of soil quality. Evaluation of Sustainable Land Management in the Developing World. International Board for Soil Research and Management, Bangkok, Thailand.
- Laskowski, R.A., MacArthur, M.W., Moss, D.S., et al. (1993).** PROCHECK: a program to check the stereochemical quality of protein structures, *Journal of Applied Crystallography*, 26: 283-291.
- Lauber, C.L., Hamady, M, Knight, R. y Fierer N. (2009).** Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale. *Appl Environ Microbiol.* 75: 5111-5120.
- Lavelle, P. (1997).** Faunal Activities and Soil Processes: Adaptive strategies that determine ecosystem function, *Adv. Ecol. Res.* 27: 93-132.
- Lavelle, P. (1981).** Strategie de reproduction chez les vers de terre, *Acta Oecol. General.* 2: 117-133.
- Lavelle, P., Barois, I., Martin, A., Zaidi, Z. y Schaefer, R. (1989).** Management of earthworm populations in agro-systems: a possible way to maintain soil quality?, in: Clarholm M., Bergstrom L. (Ed.), *Ecology of Arable Land*, 109-122.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P. y Dhillon S. (1997).** Soil function in a changing world the role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.* 33: 159-193.
- Lavelle, P. (1979).** Relations between types écologiques et profils démographiques chez les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Ecol. Biol. Du Sol.* 16: 85-101.
- Lavelle, P. (1996).** Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biol. Inter.* 33: 3-16.
- Lavelle, P. (1997).** Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Advances in Ecological Research* 27: 93-132.
- Lavelle, P. y Spain, A.V. (2001).** Soil ecology. Kluwer Academic Publishers, London. UK.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W. y Ghillion, S. (1997).** Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European J, Soil Biology* 33: 159-193.
- Lavelle, P., Pashanasi, B., Charpentier, F., Gilot, C., Rossi, J.P., Derouard, L., Andre, J., Ponge, J.P. y Bernier, N. (1998).** Large-scale effects of earthworms on soil organic matter and nutrient dynamics. En Edwards, C.A. ed. *Earthworm ecology*. St. Lucies Press. Boca Ratón. Fl. Estados Unidos. Pp 102-122.
- Lawrence, J. (1999).** Selfish operons: the evolutionary impact of gene clustering in prokaryotes and eukaryotes. *Curr Opin Genet Dev.* 9:642-648.
- Lawton, J.H., Bignell, D.E., Boulton, B., Bloemers, G.F., Eggleton, P., Hammond, P.M., Hodda, M., Holt, R.D., Larsen, T.B., Mawdsley, N.A., Stork, N.E., Srivastava, D.S. y Watt, A.D. (1998).** 'Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest', *Nature (Lond)*, vol 391, pp. 72-76.
- Layton, J.B., Skidmore, E.L. y Thompson, C.A., (1993).** Winter-associated changes in dry-soil aggregation as influenced by management. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 57: 1568-1572.

BIBLIOGRAFIA

- Lazcano, C., Gómez-Brandón, M. y Domínguez, J. (2008).** Comparison of the effectiveness of composting and vermicomposting for the biological stabilization of cattle manure. *Chemosphere* 72: 1013-1019.
- Le Guyader, H (2008).** La biodiversité: un concept flou ou une réalité scientifique?, *Courrier de l'environnement de l'INRA* no55, février 2008.
- Le Roux, X., Poly, F., Currey, P., Commeaux, C., Hai, B., Nicol, G.W. et al. (2008).** Effects of aboveground grazing on coupling among nitrifier activity, abundance and community structure. *ISME J.*;2:-221-232.
- Lead, J.R. y Wilkinson, K.J. (2006).** Natural aquatic colloids: current knowledge and future trends. *Environ. Chem.*, 3: 159-171.
- Lecoanet, H.F. Bottero, J.Y. y Wiesner M.R. (2004).** Laboratory assessment of the mobility of nanomaterials in porous media *Environ Sci Technol*, 38: 5164-5169
- Lecompte, O., Ripp, R., Thierry, J., Moras, D. y Poch, O. (2002).** "Comparative analysis of ribosomal proteins in complete genomes: an example of reductive evolution at the domain scale". *Nucleic Acids Research*, vol. 30, no. 24: 5382-5390.
- Ledger, P.W. y Franc, S. (1978).** Calcification of the collagenous axial skeleton of *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaria: Pennatulacea) *Cell Tissue Res.*, 192 (2): 249-266.
- Lee K.E. (1985).** Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use, Academic Press, London.
- Lee, E., Kim, J.K., Shin, S., Jeong, K.W., Shin, A., Lee, J., et al. (2013).** Insight into the antimicrobial activities of coprisin isolated from the dung beetle, *Copris tripartitus*, revealed by structure–activity relationships. *Biochim. Biophys. Acta* 1828: 271-283.
- Lee, J., Hwang, J.S., Hwang, I.S., Cho, J., Lee, E., Kim, Y. et al. (2012).** Coprisin-induced antifungal effects in *Candida albicans* correlate with apoptotic mechanisms. *Free Radic. Biol. Med.*52: 2302–2311. doi: 10.1016 /j.freeradbiomed.2012.03.012.
- Lee, K.E. y Foster, R.C. (1991).** Soil fauna and soil structure. *Australian, J. Soil Res.* 29: 745-775
- Lee, K.E. y Wood, T.G. (1971).** Physical and chemical effects on soil of some Australian termites, and their pedological significance. *POedobiologia*, 11:376-409.
- Lee, M.H., Lee, C.H., Oh T.K., Song, J.K. y Yoon, J.H. (2006).** Isolation and characterization of a novel lipase from a metagenomic library of tidal Xat sediments: evidence for a new family of bacterial lipases. *Applied Environmental Microbiology* 72: 7406-7409
- Leger, St. R.J. (2007).** *Metarhizium anisopliae* as a Model for Studying Bioinsecticidal Host Pathogen Interactions. In: *Capitulo de libro: Novel Biotechnologies for Biocontrol Agent Enhancement and Management* Pag. 179.
- Leininger S, Urich T, Schloter M, Schwark L, Qi J, Nicol GW, Prosser JI, Schuster SC, Schleper C (2006).** Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. *Nature*, 442: 806-809.
- Leinweber, P., Schulten, H.R. y Jancke, H. (1999).** New evidence for the molecular composition of soil organic matter in Vertisols. *Soil Sci.* 164: 857-870.
- Leipe, D.D. Aravind, L. y Koonin, E.V. (1999).** Did DNA replication evolve twice independently? *Nucleic Acids Research*, 27: 3389-3401,
- Lemtiri, A., Colinet, G., Alabi, T., Cluzeau, D., Zirbes, L., Haubruge, E. y Francis, F. (2014).** Impacts of earthworms on soil components and dynamics. A review. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 18: 121-133
- Lennon, J.T. y Jones, S.E. (2011).** Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy. *Nat. Rev Microbiol* 9: 119-130.
- Leuthold, R.H. Badertscher, S. y Imboden, H. (1989).** The inoculation of newly formed fungus comb with *Termitomyces* in *Macrotermes* colonies (Isoptera, Macrotermitinae). *Insectes Sociaux*, 36: 328-338.
- Lévieux, J. (1983).** The soil fauna of tropical savannas IV The ants, pp.525-540 in: F. Bourlière, ed., *Tropical Savannas: Ecosystems of the World* Elsevier, Amsterdam.
- Levin, B.R. y Bergstrom, C.T. (2000).** Bacteria are different: observations, interpretations, speculations, and opinions about the mechanisms of adaptive evolution in prokaryotes. *Proc Natl Acad Sci USA.* 97: 6981-6985.
- Levings, S. y Traniello, J.F.A. (1981).** Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. *Psyche* 88: 265-319.

BIBLIOGRAFIA

- Lewin, R.A. (1977). The use of algae as soil conditioners. *Centro de investigación de Baja California Instituto Scripps de oceanografía* 3: 33-35.
- Levy, R.E., Harris, J.K., Wilcox, J., Spear, J.R., Miller, S.R., Bebout, B.M., Maresca, J.A., Bryant, D.A., Sogin, M.L. y Pace, N.R. (2006). Unexpected diversity and complexity of the Guerrero Negro hypersaline microbial mat. *Appl. Environ. Microbiol.* 72: 3685-3695.
- Li, Q., Jiang, Y., Liang, W., Lou, Y. y Zhang, E. (2010). Long-term effect of fertility management on the soil nematode community in vegetable production under greenhouse conditions. *Appl Soil Ecol.* 46: 111-118.
- Li, X., Lenhart, J.J. y Walker H.W. (2010). Dissolution-accompanied aggregation kinetics of silver nanoparticles. *Langmuir*, 26: 16690-16698.
- Liang, W., Lou, Y., Li, Q., Zhong, S., Zhang, X. (2009). Nematode faunal response to long-term application of nitrogen fertilizer and organic manure in Northeast China. *Soil Biol. Biochem.* 41: 883-890.
- Lin, C.C.S.J. y Aronson, J. M., (1976). Hyphal wall chemistry in *Apodachlya*. *Archives of microbiology.* 108: 85-91.
- Lindberg, N., Engtsson, J.B. y Persson, T. (2002). Effects of experimental irrigation and drought on the composition and diversity of soil fauna in a coniferous stand. *Journal of Applied Ecology* 39: 924-936.
- Lindbo, D.L., Rhoton, F.E., Hudnall, W.H., Smeck, N.E., Bigham, J.M. y Tyler, D.D. (2000). Fragipan degradation and nodule formation in Glossic Fragiudalfs of the Lower Mississippi River Valley. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 1713-1722.
- Lindsay, W.L. (1985). Solubility and redox equilibria of iron compounds in soils. pp. 37-62. In: Stucki, J.W., B.A. Goodman y U. Schwertmann. *Iron in soils and clay minerals. NATO ASI Series C217.* D. Reidel Publishing Company. Dordrecht, The Netherlands.
- Linhares, L.F., y J.P. Martin. (1978). Decomposition in soil of the humic acid-type polymers (melanins) of *Eurotium echinulatum*, *Aspergillus glaucus* Sp. and other fungi. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 42: 738-743.
- Linhart Y.B. y Grant M.C. (1996). Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 237-277.
- Linneo, C. (1758). *Systema Naturae per regna tria nature, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* Editio 10: 1-823.
- Lipp, J.S., Morono, Y., Inagaki, F., y Hinrichs, K.U. (2008). Significant contribution of Archaea to extant biomass in marine subsurface sediments. *Nature.* 454: 991-994. doi:10.1038/nature07174.
- Liu, Y., Gao, L., Xia, T. y Zhao, L. (2009). Investigation of the site-specific accumulation of catechins in the tea plant [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] via vanillin-HCl staining. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 57: 10371-10376.
- Liu, J. y Hurt, R.H. (2010). Ion release kinetics and particle persistence in aqueous nano-silver colloids. *Environ Sci Technol*, 44: 2169-2175.
- Liu, J., Aruguete, D.M., Murayama, M. y Hochella, M.F. (2009). Influence of size and aggregation on the non-oxidative dissolution of galena (PbS) *Environmental Science & Technology*, 43: 8178-8183.
- Liu, Z.G. y Zou, X.M. (2002). Exotic earthworms accelerate plant litter decomposition in a Puerto Rico pasture and a wet forest. *Ecological Applications* 12: 1406-1417
- Lobry de Bruyn, L.A. y Concacher, A.J. (1990). The role of termites and ants in soil modifications: A review. *Aust. J. Soil Res.* 28: 55-93.
- Lobry de Bruyn, L.A. y Concacher, A.J. (1995). Soil modification by termites in the Central Wheatbelt of Western Australia. *Austr. J. Soil Res.* 33: 179-193.
- Lodeiro P., Cordero B., Barriada J.L., Herrero R. y de Vicente M.E.S. (2005). Biosorption of cadmium by biomass of brown marine macroalgae. *Bioresource Technology* 96: 1796-1803.
- Logan, T.J., Lal, R. y Dick, W.A. (1991). Tillage systems and soil properties in North-America. *Soil Tillage Res.* 20: 241-270.
- Longino, J.T. (2005). Complex nesting behavior by two Neotropical species of the ant genus *Stenamma* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica.* Edit. 37: 670-675.

BIBLIOGRAFIA

- Longino, J. y Hanson, P. (1995).** The ants (Formicidae), pp. 588-620 in P. Hanson y I. Gauld, eds., *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, N.Y., EEUU, 893 pp.
- Longino, J.T. (1991).** Azteca ants in Cecropia trees: Taxonomy, colony structure, and behavior, pp.271-288 in: C. R. Huxley y F. D. Cutler, eds., *Ant-Plant Interactions* Oxford University Press, Oxford.
- López-García, P., López-López, A., Moreira, D. y Rodríguez-Valera, F. (2001).** Diversity of free-living prokaryotes from a deep-sea site at the Antarctic Polar Front. *FEMS Microbiol. Ecol.* 36: 193-202.
- Loranger, G.I., Pregitzer, K.S. and King, J.S. (2004).** Elevated CO₂ and O₃t concentrations differentially affect selected groups of the fauna in temperate forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 1521-1524.
- Loranger, G., Ponge, J.F., Imbert, D. y Lavelle, P. (2002).** Leaf litter decomposition in two semievergreen tropical forests: influence of litter quality. *Fertil. Soils Biol* 35: 247-252.
- Loranger, G.; Ponge, J.F. y Lavelle, P. (2003).** Humus forms in two secondary semi-evergreen tropical forests. *Eur. J. Soil Sci.*, 54: 17-24.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. y Wardle, D.A. (2001).** Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- Lores, M., Gómez-Brandón, M., Pérez-Díaz, D. y Domínguez, J. (2006).** Using FAME profiles for the characterization of animal wastes and vermicomposts. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 2993-2996.
- Louie, S.M, Spielman-Sun, E.R., Small, M.J., Tilton, R.D. y Lowry, G.V. (2015).** Correlation of the Physicochemical Properties of Natural Organic Matter Samples from Different Sources to Their Effects on Gold Nanoparticle Aggregation in Monovalent Electrolyte. *Environ. Sci. Technol.*, 49: 2188-2198.
- Louie, S.M., Robert, D., Tilton, G. y Lowry V. (2013).** Effects of Molecular Weight Distribution and Chemical Properties of Natural Organic Matter on Gold Nanoparticle Aggregation *Environ. Sci. Technol.*, 47: 4245-4254.
- Lovelock, C., Wright, S. y Nichol, K. (2004).** Using glomalin as an indicator for arbuscular mycorrhizal hyphal growth: an example from a tropical rain forest soil *Soil Biology & Biochemistry*, 36: 1009-1012.
- Lowenstam, H.A. (1981).** Minerals formed by organisms. *Science* 211: 1126-1131
- Lowenstam, H.A. y Weiner, S. (1989).** *On Biomineralization*. Oxford Univ. Press, New York.
- Lowenstam, H.A., Traub, W. y Weiner, S. (1984).** Nautilus hard parts: a study of the mineral and organic constituents. *Paleobiology*, 10 (2): 268-279.
- Lugwing, M. Knatzmann, M. y Alberti, G. (1991).** Accumulation of heavy metals in two oribatid mits. En *Modern acarology*. Vol 1, F. Dusabek & S.P.B. Bubka /Eds.) Academic Publisher, Prague, 431-437.
- Lukesová, A. y Hoffmann, L., (1996).** Soil algae from acid rain impacted forest areas of the Krus'ne' hory Mountains. 1. Algal communities. *Vegetatio* 125, 123-136.
- Lukesova A y Hoffmann L (1995).** Soil algae from acid rain impacted forest areas of Kru_sn_e hory mountains (Czech Republic). 2. Effects of pH on growth. *Algol Stud* 78: 39-51.
- Lukesová, A. (1993).** Soil algae in four secondary successional stages on abandoned fields. *Algological Stud.* 71: 81-102.
- Lukesová, A. (2001).** Soil algae in brown coal and lignite post-mining areas in Central Europe (Czech Republic and Germany). *Restoration Ecol.* 9: 341-350.
- Lundkvist, H. (1982).** Population dynamics of Cognettia sphagnetorum (Enchytraeidae) in a Scots pine forest Soil in central Sweden. *Pedobiologia* 23: 21-41.
- Lundkvist, H. (1983).** Effects of clear-cutting on the enchytraeids in a Scots pine forest soil in central Sweden. *Journal of Applied Ecology* 20: 873-885.
- Lupwayi, N.Z Arshad, M.A. Rice, W.A. Clayton G.W. (2001).** Bacterial diversity in water-stable aggregates of soils conventional and zero tillage management. *Applied Soil Ecology*, 16: 251-261.
- Lynch, J M (1990).** Microbial metabolites. In: Lynch, J M eds. (1990) *The Rhizosphere*. John Wiley, Chichester, pp. 177-206;

BIBLIOGRAFIA

- Lynch, J.M. (1985). Bragg, E. Microorganisms and soil aggregate stability. *Adv. Soil Sci.*, 2: 133-171.
- Lynch, J.M. y Whipps, J.M. (1990). Substrate flow in the rhizosphere. *Plant and Soil* 12: 1-10
- Lynch, J.M. y Bragg, E. (1985). Microorganisms and soil aggregate stability. *Adv. Soil Sci.* 2: 133-171.
- Ma J.F., Ueno D., Zhao F.J. y McGrath S.P. (2005). Subcellular localisation of Cd and Zn in the leaves of a Cd-hyperaccumulating ecotype of *Thlaspi caerulescens*. *Planta* 220: 731-736.
- Macedo, M.F., Miller, A.Z., Dionisio A y Saiz-Jimenez C. (2009). Biodiversity of cyanobacteria and green algae on monuments in the Mediterranean Basin: an overview. *Microbiology* 155: 3476-3490.
- Machado, K.M.G., Matheus, D.R., Monteiro, R.T.R. y Bononi, V.L.R. (2005). Biodegradation of pentachlorophenol by tropical basidiomycetes in soils contaminated with industrial residues. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 21: 297-301.
- Maciel, A.S., Araújo J.V., Campos, A.K., Lopes E.A. y Freitas L.G. (2009). Predation of *Ancylostoma* spp. dog infective larvae by nematophagous fungi in different conidial concentrations. *Veterinary Parasitology* 161: 239-247.
- Mackintosh, J.A., Veal, D.A., Beattie, A.J., y Gooley, A.A. (1998). Isolation from an ant *Myrmecia gulosa* of two inducible O-glycosylated proline-rich antibacterial peptides. *J. Biol. Chem.* 273: 6139-6143.
- Macnair, M.R., Tilstone, G.H. y Smith, S.E. (2000). The genetics of metal tolerance and accumulation in higher plants. En: Terry N. y Banuelos G. Eds. *Phytoremediation of Contaminated Soil and Water*, pp. 235-250, CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Macnamara, C. (1924). The food of Collembola. *Can. Entomol.*: 56, 99-105.
- Mader, P., Pfiffner, L., Fliebach, A., von Lutzow, M. y Munch, J.C. (1996). Soil ecology. The impact of organic and conventional agriculture on soil biota and its significance for soil fertility. *Fundamentals of organic agriculture. Proceedings of the 11th IFOAM Scientific conference, August 11-15, 1996, in Copenhagen, Troeles V.Ostergaard (ed): IFOAM, Tholey, Theley, 24-46 p.*
- Madigan, M.T. y Martino, J.M. (2006). *Brock Biology of Microorganisms* (11th ed. edición). Pearson. p. 136. ISBN 0-13-196893-9.
- Madigan, M.T., Martinko, J.M. y Parker J. (2000). *Brock Biology of Microorganisms* (9th Edition) Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Magill, A.H. y Aber, J.D. (1998). Long-term effects of experimental nitrogen additions on foliar litter decay and humus formation in forest ecosystems. *Plant Soil* 203: 301-311.
- Maharjan R, Seeto S, Notley-McRobb L. y Ferenci T. (2006). Clonal adaptive radiation in a constant environment. *Science*. 313: 514-517
- Majer, J.D. (1983). *Ants: Bio indicators of Minesite Rehabilitation, Land – Use, and Land Conservation*. 1983. *Environmental Management*. 7: 375-383.
- Makeschin F. (1997). Earthworms (Lumbricidae, Oligochaeta), important promoters of soil development and soil fertility, in: Benckiser G. (Ed.), *Fauna in Soil Ecosystems*, Marcel Dekker, pp. 173-223.
- Mando, A. y Miedena, R. (1997). Termite-induced change in soil structure after mulching degraded crusted soil in the Sahel. *Appl. Soil Ecol.* 6: 241-249.
- Mando, A., Stroosnijder, S. y Brussaard, L. (1996). Effects of termites on infiltration into crusted soil. *Geoderma* 74: 107-113.
- Maraldo K., Ravn, H.W., Slotsbo, S. y Holmstrup, M. (2009). Responses to acute and chronic desiccation stress in Enchytraeus (Oligochaeta: Enchytraeidae) *J Physiol Comp B* 179: 113-123.
- Maraldo, K. y Holmstrup, M., (2009). Recovery of enchytraeid populations after severe drought events. *Applied Soil Ecology*, Submitted.
- Maraldo, K., Christensen, B., Strandberg, B. y Holmstrup, M. (2006). Effects of copper on enchytraeids in the field under differing soil moisture regimes. *Environmental Toxicology and Chemistry* 25: 604-612.
- Maraldo, K., Linden, L.G., Christensen, B., Mikkelsen, T.N., Beier, C. y Holmstrup, M. (2009a). Counteracting effects of elevated CO₂ and drought episodes: studies of enchytraeid populations in dry heathland. *Global Change Biology*, Submitted.

BIBLIOGRAFIA

- Maraldo, K., Schmidt, I.K., Beier, C. y Holmstrup, M. (2008).** Can field populations of the enchytraeid, *Cognettia sphagnetorum*, adapt to increased drought stress? *Soil Biology & Biochemistry* 40: 1765-1771.
- Maraldo, K., Slotsbo, S., Ravn, H.W. y Holmstrup, M., (2009b).** Responses to acute and chronic desiccation stress in *Enchytraeus* (Oligochaeta: Enchytraeidae). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 179: 113-123.
- Margulis, L. y Schwartz, K.V. (1998).** Five Kingdoms. An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth, 3rd edition, W. H. Freeman, New York.
- Marilley, L., Vogt, G., Blanc, M. y Aragno, M. (1998).** Bacterial diversity in the bulk soil and rhizosphere fractions of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* as revealed by PCR restriction analysis of 16S rDNA. *Plant and Soil* 198: 219-224.
- Marinissen, J.C.Y. (1990).** Mechanisms of stabilization of casts and artificial casts. *Biol. Fertility of Soils*. 9: 163-167.
- Maris, V. (2010).** Philosophie de la biodiversité: petite éthique pour une nature en péril, Buchet Chastel, 224p.(ISBN 9782283024560)
- Markkola, A.M., Ohtonen, A., Ahonen-Jonnarth, U. y Ohtonen, R. (1996).** Scots pine responses to CO₂ enrichment-I. Ectomycorrhizal fungi and soil fauna. *Environmental Pollution* 94: 309-316.
- Marland, G., Pielke Sr., R.A., Apps, M., Avissar, R., Betts, R.A., Davis, K.J., Frumhoff, P.C., Jackson, S.T., Joyce, L.A., Kauppi, P., Katzenberger, J., McDicken, K.G., Neilson, R.P., Niles, J.O., Niyogi, D.S., Norby, R.J., Pena, N., Sampson, N. y Xue, Y. (2003).** The climatic impacts of land surface change and carbon management, and the implications for climate-change mitigation policy. *Clim. Pol.* 3: 149-157.
- Marmioli, M., Antonioli, G., Maestri, E. y Marmioli, N. (2005).** Evidence of the involvement of plant ligno-cellulosic structure in the sequestration of Pb: an x-ray spectroscopy-based analysis. *Environmental Pollution* 134: 217-227.
- Marotta, R., Parry, B.R. y Shain, D.H. (2009).** Divergence of AMP Deaminase in the Ice Worm *Mesenchytraeus solifugus* (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae). *International Journal of Evolutionary Biology*, Vol. 2009, Article ID.715086, 10 pages <http://dx.doi.org/10.4061/2009/715086>
- Marschner, H. (1995).** Mineral Nutrition in Higher Plants, 2a ed, Academic Press, Londres.
- Marschner, H. (1986).** Mineral nutrition of higher plants. London Academica Press.
- Marshall, K.C. (1976).** Interfaces in microbial ecology. Harvard University Press. Cambridge, MA.
- Marshall, V.G. (1977).** Effect of manures and fertilizers on soil fauna: a review, Special Bulletin No. 3. Commonwealth Bureau of Soils, Commonwealth Agricultural Bureaux, Wallingford.
- Martens, D.A. (2000).** Management and crop residue influence soil aggregate stability. *J. Environ. Qual.* 29: 723-727.
- Martens, D.A. (2000).** Plant residue biochemistry regulates soil carbon cycling and carbon sequestration. *Soil Biol. Biochem.* 32: 361-369.
- Martens, D.A. y Frankenberger Jr. W.T., (1992).** Modification of infiltration rates in an organic-amended irrigated soil. *J. Agron.* 84: 707-717.
- Martin, J.P., Haider, K. (1979).** Biodegradation of ¹⁴C-labeled model and cornstalk lignins, phenols, model phenolase, humic polymers, and fungal melanins as influenced by a readily available carbon source and soil. *Appl Environ Microbiol* 38: 283-289.
- Martin, W. y Müller, M. (1998).** "hydrogen hypothesis for the first eukaryote," *Nature*, vol. 392: 37-41.
- Martin, J.P. et al., (1976).** Soil Microbiology and Biochemistry Slide Set. eds. SSSA, Madison, WI.
- Martin, J.P., Filip, Z. y Haider, K. (1976).** Effect of montmorillonite and humate on growth and metabolic activity of some actinomycetes. *Soil Biol. Biochem.* 8: 409-413.
- Martin, J.P., Martin, W.P., Page, J.B., Raney, W.A. y De Ment, J.D. (1955).** Soil aggregation. *Adv. Agron.* 7: 1-37.
- Martin, J.P., y Haider, K. (1979).** Biodegradation of ¹⁴C-labeled model and cornstalk lignins, phenols, model phenolase humic polymers, and fungal melanins as influenced by a readily available carbon source and soil. *Appl. Environ. Microbiol.* 38: 283-289.

BIBLIOGRAFIA

- Martin, M.M. y Martin, J.S. (1989).** Cellulose digestion in the midgut of the fungus-growing termite *Macrotermes natalensis*. The role of acquired digestive enzymes. *Science*, 99: 1453-1455.
- Martínez Cobo, J.A. (1989).** Estructura de la pared celular del micelio vegetativo de *Agaricus bisporus*, in *Microbiología*, Universidad Complutense. Facultad de Biológicas: Madrid.
- Martinoia, E., Klein M., Geisler, M., Sánchez-Fernández, R. y Rea, P.A. (2000).** Vacuolar transport of secondary metabolites and xenobiotics. En: Robinson D. y Rogers J. Eds. *Vacuolar Compartments*, pp. 221-253, Sheffield Academic Press, Sheffield.
- Maschwitz, U. (1974).** Vergleichende Untersuchungen zur Funktion der Ameisenmetathorakdrüse. *Oecologia* 16: 303-310
- Maschwitz, U., Koob, K. y Schildknecht, H. (1970).** Ein Beitrag zur Funktion der Metathorakdrüse der Ameisen. *J. Insect. Physiol.* 16: 387-404.
- Matlack, G. (2001).** Factors determining the distribution of soil nematodes in commercial forest landscape. *Forest Ecology and Management* 146: 129-143.
- Matsuura, K. (2012).** Multifunctional queen pheromone and maintenance of reproductive harmony in termite colonies. *J. Chem. Ecol.*, 38: 728-745.
- May, R.M. (1988).** How many species are there on earth? *Science*, 241: 1441-1449.
- McGill, W.B., Shields, J.A. y Paul, E.A. (1975).** Relation between carbon and nitrogen turnover in soil organic fractions of microbial origin. *Soil Biol. Biochem.* 7:57-63.
- Mckey, D. y Meunier, L. (1996).** Évolution des mutualismes plantes-fourmis – quelques éléments de réflexion. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 10: 1-9
- McNeal, B.L., Layfield, D.A., Morwell, V.A y Rhoades, J.D. (1968).** Factors influencing hydraulic conductivity of soils in the presence of mixed-salt solutions. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 32: 187-190.
- Meeting, B. (1985).** Soil microbiology and biotechnology. En *Biotechnology: applications and research* (P.N. Cheremisinoff, R.P. Oullette, eds.) Technomic; Lancaster PA (pp. 196-214).
- Meeting, B. (1987).** Dynamic of wet and dry aggregate stability from a three-year microalgal soil conditioning experiment in the field. *SoilScience* 143: 139-143.
- Meeting, B., Rayburn W.R. (1983).** The influence of amicroalgal conditioner on selected Washington soils: an empirical study. *Soil. Sci. Soc. Amer. J.* 47: 682-685.
- Mehta S.K. y Gaur J.P. (1999).** Heavy metal-induced proline accumulation and its role in ameliorating metal toxicity in *Chlorella vulgaris*. *New Phytologist* 143: 253-259.
- Mehta, N.C., Streuli, H., Muller, M. y Deuel, H. (1960).** Role of polysaccharides in soil aggregation. *J. Sci. Food Agric.* 11: 40-47.
- Mendes, I.C., Bandick, A.K., Dick, R.P. y Bottomley, P.J. (1999).** Microbial biomass and activities in soil aggregates affected by winter cover crops. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 873-881.
- Mendonça, A.D.L., Silva, C.E.D., Mesquita, F.L.T.D., Campos, R.D.S., Do Nascimento, R.R., Ximenes, E.C.P.D.A., y Sant'ana, A.E.G. (2009).** Antimicrobial activities of components of the glandular secretions of leaf cutting ants of the genus *Atta*. *Antonie van Leeuwenhoek* 95: 295-303.
- Metting, B., Crouch, J. van Staden (1990).** Agronomic uses of seaweeds and microalgae. En *Introduction to applied phycology* (I. Akatsuka, ed.) SPB Academic Publishing pp.589-627.
- Metting, B. (1981).** The systematics and ecology of soil algae. *Bot. Rev.* 47: 195-312.
- Metting, B., Rayburn, W. y Reynaud P. (1988).** Algae and agriculture. En *Algae and human affairs* (C. Lembi C, J.C. Waaland, eds.) Cambridge University Press, Cambridge (pp. 335-370).
- Mikkelsen, T.N., Beier, C., Jonasson, S., Holmstrup, M., Schmidt, I.K., Ambus, P., Pilegaard, K., Michelsen, A., Albert, K., Andresen, L.C., Arndal, M.F., Bruun, N., Christensen, S., Danbaek, S., Gundersen, P., Jorgensen, P., Linden, L.G., Kongstad, J., Maraldo, K., Prieme, A., Riis-Nielsen, T., Ro-Poulsen, H., Stevnbak, K., Selsted, M.B., Sorensen, P., Larsen, K.S., Carter, M. S., Ibrom, A., Martinussen, T., Miglietta, F. y Sverdrup, H., (2008).** Experimental design of

BIBLIOGRAFIA

- multifactor climate change experiments with elevated CO₂, warming and drought: the CLIMAITE project. *Functional Ecology* 22: 185-195.
- Mille-Lindblom, C. y Tranvik L.J. (2003).** Antagonism between bacteria and fungi on decomposing aquatic plant litter. *Microb Ecol* 45: 173-182.
- Miller, S.R., Williams, C., Strong, A.L. y Carvey D. (2009)** Ecological specialization in a spatially structured population of the thermophilic cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. *Appl Environ Microbiol.* 75: 729-734.
- Miller, D.R. y Kosztarab, M. (1979).** Recent advances in the study of scale insects. *Annual Review of Entomology* 24: 1-27.
- Miller, M., y Dick. R.P. (1995).** Dynamics of soil C and microbial biomass in whole soil and aggregates in two cropping systems. *Appl. Soil Ecol.* 2: 253-261.
- Miller, R.M. y Jastrow, J.D. (2000).** Mycorrhizal fungi influence soil structure. En: Kapulnik, Y., Douds, D. D. (Eds.), *Arbuscular Mycorrhizae: Molecular Biology and Physiology*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 3-18.
- Miller, R.M.; Reinhart, D.R. y Jastrow, J.D. (1995).** External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tall grass prairie communities. *Oecologia*, 103: 17-23.
- Miller, R.M. y J.D. Jastrow. (2000).** Mycorrhizal fungi influence soil structure. pp. 4-18. In: Kapulnik, Y. y D. Douds (eds.). *Arbuscular mycorrhizas: Physiology, molecular biology and ecology*. Kluwer. Dordrecht, The Netherlands.
- Miller, R.M. y Jastrow. J.D. (1990).** Hierarchy or root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.* 22: 579-584.
- Miller, R.M. y Jastrow. J.D. (1992).** The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. Special Publication 54. American Society of Agronomy. Madison, WI.
- Miller, S.A., Beed, F.D. y Harmon, C.L. (2009).** Plant disease diagnostic capabilities and networks. *Annu. Rev. Phytopathol.* 47: 15-38.
- Ministerio de Medio Ambiente, (2008).** Perfil Ambiental de España 2008. Informe basado en indicadores (NIPO 770-09-185-7)
- Miransari, M. (2011).** Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. *Appl Microbiol Biotechnol.* Feb; 89: 917-30. Epub 2010 Nov 23
- Mishra, U. y Pabbi, S. (2004).** Cyanobacteria: A potential biofertilizer for rice. *Resonance* 9: 6-10.
- Mishustin, E.N. y V.K. Shil'nikova (1971).** Biological fixation of atmospheric nitrogen. McMillsan Press; London.
- Mitgutsch, C., Richardson, M.K., Jiménez, R., Martin, J. E., Kondrashov, P., Merijn A.G. de Bakker y Sánchez-Villagra, M.R. (2011).** Circumventing the polydactyly constraint: The mole's 'thumb'. *The Royal Society Biology letters*, doi: 10.1098/rsbl.2011.0494.
- Mobaied, S., Ponge, J.F., Salmon, S., Lalanne, A. y Riera, B. (2012).** Influence of the spatial variability of soil type and tree colonization on the dynamics of *Molinia caerulea* (L.) Moench in managed heathland. *Ecological Complexity*, pp. 118-125.
- Molina, N.C., Caceres, M.R., Pietroboni, A.M. (2001).** Factors affecting aggregate stability and water dispersible clay of recently cultivated semiarid soils of Argentina. *Arid Land Res. Manag.* 15: 77-87.
- Molloy, E.S. y McCarthy, G.M. (2003).** Hydroxyapatite deposition disease of the joint. *Curr. Rheumatol. Rep.*, 5 (3): 215-221.
- Monroy, F., Aira, M. y Domínguez, J. (2007).** Life cycle of the earthworm *Octodrilus complanatus* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Comptes Rendus Biologies* 330: 389-391.
- Monson, R.K., Lipson, D.L., Burns, S.P., Turnipseed, A.A., Delany, A.C., Williams, M.W. y Schmidt, S.K. (2006).** Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition. *Nature* 439: 711-714.
- Mooney, P.A., J. van Staden (1987).** Tentative identification of cytoquinins in *Sargassum heterophyllum* (Phaeophyceae) *Botanica marina* 30: 323-325.
- Moore, J.C, McCann, K., De Ruiter, P.C. (2005).** Modeling trophic pathways, nutrient cycling, and dynamic stability in soils. *Pedobiologia* 49: 499-510.

BIBLIOGRAFIA

- Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., de Ruiter, P.C., Dong, Q., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J. y Wall, D.H. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7: 584-600.
- Morandi, D., Bayley J.A. y Gianinazzi-Pearson, V. (1984). Isoflavonoid accumulation in soybean roots infected with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Physiol. Plant Pathol.* 24: 357-364.
- Morawetz, W., M. Henzl y B. Wallnöfer. (1992). Tree killing by herbicide producing ants for the establishment of pure *Tococa occidentalis* populations in the Peruvian amazon. *Biodiversity and Conservation* 1: 19-33.
- Moreira, F.M.S., Siqueira, J.O. y Brussaard, L. (2006). *Soil Biodiversity in Amazonian and other Brazilian Ecosystems*, CAB International, Wallingford.
- Morell, F., Hernández, A., Fernández, F. y Toledo, Y. (2006). Caracterización agrobiológica de los suelos Ferralíticos Rojos Lixiviados de la región de San José de las Lajas, en relación con el cambio en el manejo agrícola. *Cultivos Tropicales*, 27: 13-18.
- Morgan-Jones, G. y Rodríguez-Kábana, R (1988). Fungi colonizing cyst and eggs. *Nematropica*, 113: 39-58.
- Morgan-Jones, G., Rodríguez-Kábana y R., Jatala, P. (1986). Fungi associated with cyst of *Heterodera glycines* cyst in Arkansas, Florida, Mississippi and Missouri soils. *Nematropica* 11: 155-164.
- Morris, C.E. y Monier, J.M. (2003). The ecological significance of biofilms formation by plant-associated bacteria. *Ann Rev. Phytopathology* 41: 455-482.
- Morris, S.J., Blackwood, C.B. (2007). The ecology of soil organisms, In: Paul, Eldor A. (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology, and Biochemistry*, 3rd ed., pp. 195-230.
- Morton, J.B. y G.L. Benny. (1990). Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order, Glomales, two new suborders, Glominaeae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37: 471-491.
- Morton, S.R. y Davidson, D.W. (1988). Comparative structure of harvester ants communities in arid Australia and North America. *Ecological Monographs* 58: 19-38.
- Mugendi, D.N., Nair, P.K.R., Mugwe, J.N., O'Neill, M.K. y Woome, P., (1999). Alley cropping of maize with calliandra and leucaena in the subhumid highlands of Kenya: Part 1. Soil-fertility changes and maize yield. *Agrofor. Syst.* 46: 39-50.
- Mulder, C. (2006). Driving forces from soil invertebrates to ecosystem functioning: the allometric perspective. *Naturwissenschaften* 93, 467-479. doi: 10.1007/s00114-006-0130-1
- Mulder, C., van Wijnen, H.J. y Van Wezel, A.P. (2005). Numerical abundance and biodiversity of below-ground taxocenes along a pH gradient across the netherlands. *J. Biogeogr.* 32: 1775-1790.
- Müller, P.E. (1879). Studier over Skovjord, som Bidrag til Skovdyrkningens Teori. Om Bøgemuld og Bøgemor paa Sand og Ler. *Tidsskrift for Skovbrug* 3: 1-124.
- Müller, P.E. (1884). Studier over Skovjord, som Bidrag til Skovdyrkningens Teori. Om Muld og Mor I Egeskove og paa Heder. *Tidsskrift for Skovbrug* 7: 1-232.
- Müller, P.E. (1887). Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. Mit analytischen Belegen von C.F.A. Tuxen. Springer, Berlín.
- Müller, P.E. (1889). Recherches sur les formes naturelles de l'humus et leur influence sur la végétation et le sol. Berger-Levrault, París.
- Mumme, D.L., Holben, W.E. Six, J. y Stahl. P.D. (2005). Spatial stratification of soil microbial populations in diverse soils: Rubrobacteria and Gemmatimonads are abundant in water-stable microaggregate interiors while Acidobacteria are primarily associated with macroaggregates. *Microb. Ecol.* (in press).
- Mumme, D.L. y Stahl. P.D. (2004). Analysis of soil whole- and innermicroaggregate bacterial communities. *Microb. Ecol.* 48: 41-50.
- Munkholm, L.J., Schjonning, P., Debosz, K., Jensen, H.E., Christensen, B.T. (2002). Aggregate strength and mechanical behavior of a sandy loam soil under long-term fertilization treatments. *Eur. J. Soil Sci.* 53: 129-137.

BIBLIOGRAFIA

- Munyanziza, E., Kehri, H.K., Bagyaraj, D.J. (1997).** Agricultural intensification, soil biodiversity and agro-ecosystem function in the tropics: the role of mycorrhiza in crops and trees. *Appl. Soil Ecol.* 6: 77-85.
- Muñoz Crego, A., López Cruz A. (ed.) (1992).** Drogas del mar. Sustancias biomédicas de algas marinas. Universidad de Santiago de Compostela; Santiago de Compostela. 188 pp.
- Myers, J.G. (1928).** Insects exploiters of animal secretions. A chapter of animal behaviour. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* 23: 157-173.
- Myers, J.G. (1929).** Observations on the biology of two remarkable cixiid plant-hoppers (Homoptera) from Cuba. *Psyche* 34: 283-292.
- Nakas, J.P., y Klein, D.A. (1979).** Decomposition of microbial cell components in a semi-arid grassland soil. *Appl. Environ. Microbiol.* 38: 454-460.
- Nasir, A. y Caetano-Anollés, G. (2013).** "Comparative analysis of proteomes and functionomes provides insights into origins of cellular diversification," *Archaea*, vol. 2013, Article ID 648746, 13 pages,
- Nasir, A, Kim, K.M. y Caetano-Anollés G. (2014).** A Phylogenomic Census of Molecular Functions Identifies Modern Thermophilic Archaea as the Most Ancient Form of Cellular Life. *Archaea* Volume 2014, Article ID 706468, 15 pages.
- Nasir, A., Kim, K.M. y Caetano-Anolles, G. (2012).** Giant viruses coexisted with the cellular ancestors and represent a distinct supergroup along with superkingdoms Archaea, Bacteria and Eukarya," *BMC Evolutionary Biology*, vol. 12, no. 1, article 156.
- Nasir, A., Kim, K.M. y Caetano-Anolles, G. (2012).** Viral evolution: primordial cellular origins and late adaptation to parasitism, *Mobile Genetic Elements*, 2: 247-252.
- Navarro, D.A., Kirby, J.K., McLaughlin, M.J., Waddington, L. y Kookana, R.S. (2014).** Remobilisation of silver and silver sulphide nanoparticles in soils. *Environ Pollut.* 2193:102-10. doi: 10.1016/j.envpol.2014.06.008.
- Navarro, E., Baun, A., Behra, R., Hartmann, N.B., Filser, J., Miao, A.J., Quigg, A. Santschi, P.H. y Sigg, L. (2008)** Environmental behavior and ecotoxicity of engineered nanoparticles to algae, plants, and fungi. *Ecotoxicology* 2008, 17: 372-386.
- Neff, J.C., Townsend, A.R., Gleixner, G., Lehman, S.J., Turnbull, J. y Bowman, W.D. (2002).** Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature* 419: 915-917.
- Nehemiah, J. (1977).** Untersuchungen über den Einfluss des endotrophen Mycorrhizapilzes *Glomus mosseae*. Gerd & Trappe (Endogone mosseae, Nicolson & Gerd.) auf *Zea mays* L. Doctoral Dissertation. Rheinischen Friedrich-Wilhelms Univ. Bonn. West Germany.
- Neher, D.A. (2001).** Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *J. Nematol.* 35: 161-168.
- Neher, D.A. y Barbercheck, M.E. (1999).** Diversity and function of soil mesofauna. In: *Biodiversity in Agroecosystems*. Collins, W.W. y C.O. Qualset. CRC Press. USA. 27-47 p.
- Neher, D.A., Weicht, T.R. Savin, M.C., Gorres, J.H. y Amador. J.A. (1999).** Grazing in a porous environment. 2. Nematode community structure. *Plant Soil* 215: 85-99.
- Nel, A., Xia, T., Mädler, L. y Li, N. (2006).** Toxic potential of materials at nanolevel. *Science* 311: 622-627
- Nelson, B., Struble, J. y McCarthy, G. (1991).** In vitro production of struvite by *Bacillus pumilus*. *Can. J. Microbiol.*, 37: 978-983.
- Nelson, P.N., Baldock, J.A., Clarke, P., Oades, J.M. y Churchman, G.J. (1999).** Dispersed clay and organic matter in soil: their nature and associations. *Aust. J. Soil Res.* 37: 289-315.
- Neustupa, J. (2001).** Soil algae from marlstone-substratum based biotopes in the Nature park Dz`ba`n (Central Bohemia, Czech Republic) with special attention to the natural treeless localities. *Algological Stud.* 101: 109-120.
- Neville Ash (coord.) y Asghar Fazel (coord.) (2007).** La biodiversité. p.166-169. Dans: PNUE, *Global Environment Outlook (GEO-4, Avenir de l'environnement mondial)*, , p.157-192 (ISBN 978-92-807-2837-8).
- Newsham, K. Fitter, A. y Watterson. A (1995).** Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *J Ecol.* 3: 991-1000.

BIBLIOGRAFIA

- Nichols K. y Wright. S (2006).** Carbon and nitrogen in operationally defined soil organic matter pools. *Biol. Fertil. Soils* (2): 215-220.
- Nichols, K. (2003).** Characterization of glomalin, a glycoprotein produced by arbuscular mycorrhizal fungi. Ph D Thesis Natural Resource Sciences. College Park, Maryland, USA. University of Maryland. 285 p.
- Nichols, K.A. y Wright, S.F. (2005).** Comparison of glomalin and humic acid in eight native US soils. *Soil Sci.*, 170: 985-997.
- Nickle, W.R. y Hooper, D.J. (1991).** The Apahelenchina: bud, leaf and insect nematodes; cap 10. En: Nickle, W.R. (ed). *Manual of agricultural nematology*. Marcel Dekker, New York, pp. 465-508.
- Nicol, G.W., Leininger S, Schleper C. y Prosser J.I. (2008).** The influence of soil pH on the diversity, abundance and transcriptional activity of ammonia oxidizing archaea and bacteria. *Environ Microbiol.* 10: 2966-2978
- Nicol,G.W., Tscherko, D, Chang, L., Hammesfahr, U. y Prosser, J.I. (2006).** Crenarchaeal community assembly and microdiversity in developing soils at two sites associated with deglaciation. *Environ Microbiol.* 8: 1382-1393.
- Nicol, G.W. y Schleper, C. (2006).** Ammonia-oxidising Crenarchaeota: important players in the nitrogen cycle. *Trends Microbiol.* 14: 207-212.
- Nicolai, V. (1988).** Phenolic and mineral content of leaves influences decomposition in European forest ecosystems. *Oecologia* 75: 575-579.
- Nielsen, C.O. (1955a).** Studies on Enchytraeidae. 5. Factors causing seasonal fluctuations in number. *Oikos* 6: 153-169.
- Nielsen, C.O. (1955b).** Studies on Enchytraeidae. 2. Field studies. *Natura Jutlandica* 4-5: 5-58.
- Niklaus, P.A., Alpei, D., Ebersberger, D., Kampichler, C., Kandeler, E. y Tscherko, D. (2003).** Six years of in situ CO₂ enrichment evoke changes in soil structure and soil biota of nutrient-poor grassland. *Global Change Biology* 9: 585-600.
- Niklaus, P.A., Alpei, J. Ebersberger, D. Kampichler, C. Kandeler, E. y Tscherko, D. (2003).** Six years of in situ CO₂ enrichment evoke changes in soil structure and soil biota of nutrient-poor grassland. *Global Change Biol*, 9: 585-600.
- Niklaus, P.A., Wohlfender, M., Siegwolf y R., Korner, C.(2001).** Effects of six years atmospheric CO₂ enrichment on plant, soil, and soil microbial C of a calcareous grassland. *Plant Soil* 233: 189-202.
- Nissen, T.M. y Wander, M.M. (2003).** Management and soil-quality effects on fertilizer-use efficiency and leaching. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 67: 1524-1532.
- Nixon, G.J. (1951).** The association of ants with aphids and coccids. 36pp. Commonwealth Institute of Entomology, London.
- Nobre, T. y Aanen D.K. (2012).** Fungiculture or Termite Husbandry? The Ruminant Hypothesis *Insects* 3: 307-323; doi:10.3390/insects3010307.
- Nobre, T., Koné, N.A., Konaté, S., Linsenmair, K.E. y Aanen, D.K. (2011).** Dating the fungus-growing termites' mutualism shows a mixture between ancient codiversification and recent symbiont dispersal across divergent hosts. *Mol. Ecol.*20: 2619-2627.
- Norby, R.J. y Jackson, R.B. (2000).** Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist* 147: 3-12.
- Nordbring-Hertz, B., Jansson, H.B. y Tunlid, A. (2006).** Nematophagous Fungi. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester. <http://www.els.net/> pp1-1.
- Nordbring-Herz, B.,Jansson, H.B., Friman, E., Persson, Y., Dackman, C., Hard, T., Poloczec, E. y Feldman, R. (1995)** Nematophagous Fungi. Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen. Film No. C 1851.
- Normand, P., Ponsonnet, C., Nesme, X., Neyra, M. y Simonet, P. (1996).** ITS analysis of prokaryotes. *Molecular Microbial Ecology Manual* 3.4.5., pp. 1-12.
- Northup, S.W., McKenzie, W., Thurston, R., Hess, R. y Kilburn, K. (1995).** Aflatoxin "effects on airway cells in rodents". Abstract, Fed. Proc. 34.
- Norton, D.C. (1979).** Relation ship of physical and chemical factors to populations of plant parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopatology* 17: 279-299.
- Norton, R.A. (1990).** Acarina: Oribatide. En D.L. Dindal (eds.) *Soil Biology Guide*. Willey. New York, 779-783.

BIBLIOGRAFIA

- Norton, R.A., Williams, D.D., Hogg, I.D. y Palmer, S.C. (1988).** Oribatid mite fossil from a terrestrial Devonian deposit near Gilboa, New York State. *J. Paleontol.*, 62: 259-269.
- Núñez Sánchez, A.E. (2002).** Aislamiento y evaluación de hongos nematófagos asociados quistes de Globodera rostochiensis (Woll) en la Región de Cofre Perote (Méjico) Tesis Doctoral Universidad de Colima.
- Nurminen, M. (1965).** Enchytraeid and lumbricid records (Oligochaeta) from Spitsbergen. Enchytraeids (Oligochaeta) from northern Norway and western Lapland. Preliminary notes on the Enchytraeids (Oligochaeta) of the Ahvenanmaa Island, South Finland. *Annales Zoologici Fennici* 2: 1-17.
- O'Connor, F. (1957).** An ecological study of the enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. *Oikos* 8: 161-199.
- O'Dea, M.E. (2007).** Fungal mitigation of soil erosion following burning in a semi-arid Arizona savanna. *Geoderma*, 138, p. 79-85.
- Oades, J.M. (1993).** The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure, *Geoderma* 56: 377-400.
- Oades, J.M. (1984).** Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant Soil* 76: 319-337
- Oades, J.M. (1978).** Mucilages at the root surface. *J. Soil Sci.* 29: 1-26.
- Oades, J.M. (1986).** Associations of colloidal materials in soils. Proc. 13th Cong. Int. Soil Sci. Soc. VI: 660-674. Hamburg.
- Oades, J.M. (1989).** An introduction to organic matter in mineral soils. pp. 89-159. In: Dixon, J.B. y S.B. Weed (eds.). *Minerals in soil environments*. 2nd ed. Soil Science Society of America. Madison, WI.
- Oades, J.M. (1990).** Associations of colloids in soil aggregates. p. 463-483. In M.F. De Boodt et al. (ed.) *Soil colloids and their association in aggregates*. Plenum Press, New York.
- Oades, J.M. (1993).** The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *Geoderma*, 56: 377-400.
- Oades, J.M., Waters, A.G. (1991).** Aggregate hierarchy in soils. *Aust. J. Soil Res.* 29: 815-828.
- Oakley, B.B., Carbonero, F., van der Gast, C.J., Hawkins, R.J. y Purdy, K.J. (2010).** Evolutionary divergence and biogeography of sympatric niche-differentiated bacterial populations. *ISME J.* 4: 488-497
- Odoux E. y Brillouet J.M. (2009).** Anatomy, histochemistry and biochemistry of glucovanillin, oleoresin and mucilage accumulation sites in green mature vanilla pod (*Vanilla planifolia*; Orchidaceae): a comprehensive and critical reexamination. *Fruits* 64, 221-241.
- Odoux, E, Chauwin, A, Brillouet, J.M. (2003a).** Purification and characterization of vanilla bean (*Vanilla planifolia* Andrews) β -d-glucosidase. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 51: 3168-3173.
- Odoux E, Escoute, J., Verdeil, J.L. y Brillouet, J.M. (2003b).** Localization of β -d -glucosidase activity and glucovanillin in vanilla bean (*Vanilla planifolia* Andrews). *Annals of Botany* 92: 437-444.
- Offre P, Prosser JI, Nicol GW. (2009).** Growth of ammonia-oxidizing archaea in soil microcosms is inhibited by acetylene. *FEMS Microbiol Ecol.* 70: 99-108.
- Oglesby, L. (1969).** Inorganic components and metabolism; ionic and osmotic regulation: Annelida, Sipuncula and Echiura. In: Florkin M, Shcheer BT (eds) *Chemical zoology*. Academic Press, New York, pp 211-310
- Ohtonen, R., Fritze, H., Pennanen, T., Jumpponen, A. y Trappe, J. (1999).** Ecosystem properties and microbial community changes in primary succession on a glacier forefront. *Oecologia* 119: 239-246.
- Ojeda, G. Alcaniz, JM. y Le Bissonnais, Y. (2008).** Differences in aggregate stability due to various sewage sludge treatments on a Mediterranean calcareous soil. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 125: 48-56.
- Okon, Y., Labandera-Gonzales, C.A. (1994).** Agronomic applications of Azospirillum: an evaluation of 20 years worldwide field inoculation. *Soil Biology & Biochemistry* 26: 1591-1601.
- Olchin, G.P., Ogle, S., Frey, S.D., Filley, T.R., Paustian, K. y Six, J. (2008).** Residue carbon stabilization in soil aggregates of no-till and tillage management of dryland cropping systems. *Soil Science Society of America Journal* 72: 507-513.
- Olechowicz, E. (2004).** Soil-litter macrofauna in the mixed forest and midfield shelterbelts of different age (Turew area, West Poland). *Pol. J. Ecol.*, 52: 405-419.

BIBLIOGRAFIA

- Oline, D.K., Schmidt, S.K., Grant, M.C. (2006).** Biogeography and landscape-scale diversity of the dominant Crenarchaeota of soil. *Microbial Ecol.* 52: 480-490
- Oliveira, P.S. y Pie. M.R. (1998).** Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 27: 161-176.
- Olson, D.M. (1994).** The distribution of leaf litter invertebrates along a neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology.* 10: 129-150.
- O'Neill, E., Johnson, D., Ledford, J. y Todd, D. (2003).** Acute seasonal drought does not permanently alter mass loss and nitrogen dynamics during decomposition of red maple (*Acer rubrum* L.) litter. *Global Change Biol.* 9: 117-123.
- Onyenwoke RU, Brill JA, Farahi K, Wiegel J (2004).** «Sporulation genes in members of the low G+C Gram-type-positive phylogenetic branch (Firmicutes)». *Arch. Microbiol.* 182 (2-3): pp.182-92. doi:10.1007/s00203-004-0696
- Or, D., Phutane S y Dechesne, A (2007a).** Extracellular polymeric substances affecting pore-scale hydrologic conditions for bacterial activity in unsaturated soils. *Vadose Zone J* 6: 298-305.
- Or, D., Smets, B.F., Wraith, J.M., Dechesne A y Friedman, S.P. (2007b).** Physical constraints affecting bacterial habitats and activity in unsaturated porous media a review. *Adv Water Resour* 30: 1505-1527.
- Orr, M.R. (1992).** Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 395-402.
- Ortiz, A y Guzmán, G.E. (2007).** Las hormigas cortadoras de hojas en el departamento de Antioquia. Universidad de Antioquia, Secretaría de Agricultura de Antioquia - Universidad Nacional de Colombia Primera edición Gobernación de Antioquia, Medellín, Colombia. (ISBN: 978-958-98506-1.9). Pag. 112.
- Osler, G.H.R. y Sommerkorn, M. (2007).** Toward a complete soil C and N cycle: Incorporating the soil fauna. *Ecology*, 88: 1611-1621.
- Ostiguy, C., Soucy, B., Lapointe, G., Woods, C., Ménard, L. y Trottier, M. (2008).** Health Effects of Nanoparticles. IRSST Communications Division 505. Des Maisonneuve Blvd West, Montreal (Quebec).
- Ottofuelling, S., Kammer, F.v.d. y Hofmann, T. (2007).** Nanoparticles in the aquatic environment – aggregation behavior of TiO₂ nanoparticles studied in a simplified aqueous test matrix (SAM). *Geophys. Res. Abs.*, 9, p. 08876. SRef-ID: 1607-7962/gra/EGU2007-A-08876.
- Pachepsky, Y.A. y Rawls, W.J., (2003).** Soil structure and pedotransfer functions. *Eur. J. Soil Sci.* 54: 443-451.
- Palm, C.A., Rowland, A.P. (1997).** Minimum dataset for characterization of plant quality for decomposition. In: Cadisch, G., Giller, K.E. (Eds.), *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 379-392.
- Palumbo, B., Bellanca, A., Neri, R., y Roe, M.J. (2001).** Trace metal partitioning in Fe-Mn nodules from Sicilian soils, Italy. *Chem. Geol.* 173: 257-269.
- Pankhurst, C.E., Doube, B.M. y Gupta, V.V.S.R. (1997).** *Biological Indicators of Soil Health*. CAB International, Wallingford, 451 pp.
- Paoletti, M.C., Sommaggio, D. Petruzzelli, G., Pezzarossa B. y Barbafieri, M. (1995).** Soil vertebrates as monitoring tools for agricultural sustainability. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 64: 113-122.
- Paoletti, M.C. y Pimentel, D. (1992).** Biotic diversity in agroecosystems. Special issue of *Agriculture, Ecosystems and Environment* 40: 3-32.
- Paoletti, M.G. (1999).** Using bioindicators based on biodiversity to assess landscape sustainability. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 1-18.
- Paoletti, M.G., Iovane, E. y Cortese, M. (1988).** Pedofauna bioindicators and heavy metals in five agroecosystems in north-east Italy. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 25: 33-58.
- Pardo, A., Amato, M. y Chiaranda, F.Q. (2000).** Relationships between soil structure, root distribution and water uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Plant growth and water distribution*. *Eur. J. Agron.* 13: 39-45.
- Pare, T., Diné, H., Moulin, A.P., Townley-Smith, L. (1999).** Organic matter quality and structural stability of a Black Chernozemic soil under different manure and tillage practices. *Geoderma* 91: 311-326.

BIBLIOGRAFIA

- Parfrey L.W., Barbero, E., Lasser, E., Dunthorn, M., Bhattacharya, D., Patterson, D.J. y Katz, L.A. (2006).** Evaluating Support for the Current Classification of Eukaryotic Diversity. *PLoS Genet.* 2: pp.e220. Doi : 10.1371/journal.pgen.0020220.
- Parry et al. (2000).** Particulate Organic matter as a source of variation in denitrification of clods in soil. *European Journal of soil Science.* 51: 271-281.
- Parton, W.J., Schimel, D.S. Cole, C.V. y Ojima, D.S. (1987).** Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51: 1173-1179.
- Paton, T.R., Humphreys, G.S. y Mitchell, P.B. (1995).** pp. 213, *Soils: a new global view.* UCL Press Limited, London.
- Patti G.J., Yanes, O. y Siuzdak G. (2012).** Innovation: metabolomics: the apogee of the omics trilogy. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 13: 263-269.
- Paustian, K., Six, J. Elliott, E.T. y Hunt, H.W. (2000).** Management options for reducing CO₂ emissions from agricultural soils. *Biogeochemistry* 48: 147-163.
- Pawlowska, T. y Charvat, I. (2004).** Heavy-metal stress and developmental patterns of arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl Environ. Microbiol.* 70: 6643-6649.
- Pawluk, S. (1985).** Soil micromorphology and soil fauna: Problems and importance. *Quaest. Entomol.*, 21, 473-496.
- Pawluk, S. (1987).** Faunal micromorphological features in moder humus of some western Canadian soils. *Geoderma*, 40: 3-16.
- Pawluk Peakall, R., Beattie, A.J. y James. S.H. (1987).** Pseudocopulation of an orchid by male ants: a test of two hypotheses accounting for the rarity of ant pollination *Oecologia.* 73:522-524.
- Pedersen, P.G. y Holmstrup, M., (2003).** Freeze or dehydrate: only two options for the survival of subzero temperatures in the arctic enchytraeid *Fridericia ratzeli.* *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 173: 601-609.
- Peng, Ch., Zhang H. Fang, H., Xu, Ch., Huang, H., Wang, Y., Sun, L., Yuan, X., Chen, Y. y Shi, J. (2015).** Natural organic matter-induced alleviation of the phytotoxicity to rice (*Oryza sativa* L.) caused by CuO nanoparticles. *Environ. Toxicol .Chem.* Accepted Article DOI: 10.1002/etc.3016
- Peña-Cabriales, I J. y Valdés, M. (1975).** Rhizosphere du Spain. (*Abies religiosa* L.) I. *Microbiologie activite microbienne. Rev. Lat. Amer. Microbiol.* 17: 25-31
- Peredo P, Barrera, S. y Parada, E. (2002).** Efecto de prácticas agrícolas convencionales sobre la biodiversidad de los grupos mesofaunísticos edáficos en un huerto de ciruelos. una aproximación agroecológica. *Agro sur*, 30: 7-14. ISSN 0304-8802
- Pernthaler, J. (2005).** Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications. *Nature Rev Microbiol* 3: 537-546.
- Pernthaler, J., Alfreider, A., Posch, T., Andreatta, S. y Psenner, R. (1997).** In situ classification and image cytometry of pelagic bacteria from a high mountain lake (Gossenköllesee, Austria). *App Environ Microbiol* 63: 4778-4783.
- Persans M.W., Nieman K. y Salt D.E. (2001).** Functional activity and role of cation-efflux family members in Ni hyperaccumulation in *Thlaspi goesingense.* *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 9995-10000
- Persson, T. (1989).** Role of soil animals in C and N mineralisation. *Plant Soil* 115: 241-245.
- Pesson, P. (1944).** Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de coccides. 260pp. Ministère de l'Agriculture et du Ravitaillement, Imprimerie Nationale, Paris.
- Petal, J. (1978).** The role of ants in ecosystems. En Brian, M.V. ed. *Production ecology of ants and termites.* Cambridge University Press. UK pp 293-325.
- Petersen, C.T. Trautner, A. y Hansen S. (2008).** Spatio-temporal variation of anisotropy of saturated hydraulic conductivity in a tilled sandy loam soil *Soil & Tillage Research*, 100: 108-113
- Petersen, H. y Luxton, M., (1982).** A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39, 287-388.

BIBLIOGRAFIA

- Petosa, A. R., Jaisi, D. P., Quevedo, I. R., Elimelech, M. y Tufenkji, N. (2010).** Aggregation and deposition of engineered nanomaterials in aquatic environments: role of physicochemical interactions. *Environmental Science & Technology*, 44: 6532-6549.
- Pfiffner, L. y Niggli, V. (1996).** Effects of bio-dynamic, organic and conventional farming on ground beetles (Col Carabidae) and other epigeic arthropods in winter wheat. *Biological Agriculture and Horticulture* 12: 353-264.
- Pfiffner, L. (1997).** Welchen Beitrag leistet der ökologische Landbau zur Förderung der kleintierfauna IN: Weiger, H. and H:Willer (eds): Naturschutz durch ökologischen Landbau. *Ökologische Konzepte* 95.Deukalion Verlag, Holm, 93-120.
- Pfiffner, L., Besson J. M. y Niggli, U. (1995).** DOK-Versuch: Vergleichende Langzeituntersuchungen in den drei Anbausystemen Biologisch-dynamisch, Organisch-biologisch und Konventionell. III. Boden : Untersuchungen über die epigäischen Nutzarthropoden, insbesondere über die Laufkäfer. *Schweizerische Landwirtschaftliche Forschung, Sonderheft DOK 1*: 1-15
- Pfiffner, L. y Niggli, V. (1996).** Effects of bio-dynamic, organic and conventional farming on ground beetles (Col Carabidae) and other epigeic arthropods in winter wheat. *Biological Agriculture and Horticulture* 12: 353-264.
- Philippsen, A (2002).** DINO: Visualizing Structural Biology. <http://www.dino3d.org>] website University of Basel; 2002.
- Phillippe, W.R., Blevins, R.L., Barnhisel, R.I., and Bailey, H.H. (1971).** Distribution of concretions from selected soils of the Inner Bluegrass region of Kentucky. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 36:171-173.
- Piccolo, A., Pietramellara, G. y Mbagwu, J.S.C. (1997).** Use of humic substances as soil conditioners to increase aggregate stability. *Geoderma* 75, 267-277.
- Pierce, N.E., Nash, D.R., Baylis M. y Carper, E.R. (1991).** Variation in the attractiveness of lycaenid butterfly larvae to ants, pp.131-142 en: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Pierson, B.K., Sands, V.M., y Frederick, J.L. (1990).** Spectral irradiance and distribution of pigments in a highly layered marine microbial mat. *Appl. Environ. Microbiol.* 56: 2327-2340.
- Pierson, B., Oesterle, A. y Murphy, G.L. (1987).** Pigments, light penetration, and photosynthetic activity in the multi-layered microbial mats of great sippewissett salt marsh, Massachusetts. *FEMS Microbiol. Lett.* 45: 365-376.
- Piessens, K., Adriaens, D., Jacquemyn, H. y Honnay, O. (2009).** Synergistic effects of an extreme weather event and habitat fragmentation on a specialised insect herbivore. *Oecologia* 159: 117-126.
- Pietikäinen, J., Pettersson, M. y Bååth, E. (2005).** Comparison of temperature effects on soil respiration and bacterial and fungal growth rates. *FEMS Microbiol Ecol* 52: 49-58.
- Pikuta, E.V., Hoover, R.B. y Tang, J. (2007).** Microbial extremophiles at the limits of life. *Crit. Rev. Microbiol.* 33: 183-209.
- Plante, A.F. y McGill, W.B. (2002a).** Soil aggregate dynamics and the retention of organic matter in laboratory-incubated soil with differing simulated tillage frequencies. *Soil Tillage Res.* 66: 79-92.
- Plante, A.F. y McGill, W.B. (2002b).** Intra-seasonal soil macroaggregate dynamics in two contrasting field soils using labeled tracer spheres. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 66: 1285-1295.
- Plencovich, M.C. (2010).** La enseñanza del recurso suelo. Modelo para armar. En XXII Congreso Argentina de la Ciencia del Suelo. Rosario, Junio de 2010.
- Plencovich, M.C y Costantini, A.O. (2003).** Informe: Evaluación interim del posgrado de enseñanza profesional agrícola de la Universidad Federal Rural de Río de Janeiro. PPGA. UFRRJ. Seropédica. Brasil. 52 pag.
- Plencovich, M.C. Costantini, A.O. Bocchicchio, A.M. (2009).** La educación agropecuaria en la Argentina. Génesis y estructura. Buenos Aires: Ediciones Ciccus. 265 pag.
- Poinar, G., Archibald B. y Brown, B. (1999).** New amber deposit provides evidence of early Paleogene extinctions, paleoclimates, and past distributions. *The Canadian Entomologist* 131: 171-177.
- Poinar, G., Baroni Urbani C. y Brown, A. (2000).** The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: Reply. *The Canadian Entomologist* 132: 691-693.
- Pointing, S.B., Chan, Y., Lacap, D.C., Lau, M.C.Y., Jurgens, J.A., y Farrell, R.L. (2009).** Highly specialized microbial diversity in hyper-arid polar desert. *Proc Natl Acad Sci USA.* 106: 19964-19969.

BIBLIOGRAFIA

- Poly, F., Jocteur-Monrozier, L., Bally, R. (2001a).** Improvement in the RFLP procedure for studying the diversity of nifH genes in communities of nitrogen fixers in soil. *Research in Microbiology* 152: 95-103.
- Poly, F., Ranjard, L., Nazaret, S., Gourbiere, F., Jocteur-Monrozier, L. (2001b).** Comparison of nifH gene pool in soils and soil microenvironments with contrasting properties. *Applied and Environmental Microbiology* 67: 2255-2262.
- Ponge, J.F. (2003).** Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biol. Biochem.* 35: 935-945.
- Ponge, J.F. (2009).** Effets des amendements sur le fonctionnement biologique des sols forestiers: mieux comprendre le rôle de la méso- et de la macrofaune dans l'évolution des humus (in French, with English summary). *Rev. For. Fr.* 61: 217-222.
- Ponge, J.F. (1991).** Food resources and diets of soil animals in a small area of Scots pine litter. *Geoderma* 49: 33-62.
- Ponge, J.F., Dubs, F., Gillet, S., Sousa, J.P. y Lavelle, P. (2006).** Decreased biodiversity in soil springtail communities: the importance of dispersal and land use history in heterogeneous landscapes. *Soil Biol. Biochem.* 38: 1158-1161.
- Ponge, J.F., Patzel, N., Delhay, L., Devigne, E., Levieux, C., Beros, P. y Wittebrodt, R. (1999).** Interactions between earthworms, litter and trees in an old-growth beech forest. *Biol. Fertil. Soils* 29: 360-363.
- Ponge, J.F., Zanella, A., Sartori, G. y Jabiol, B. (2010).** Terrestrial humus forms: ecological relevance and classification. In: Jefferey, S., Gardi, C., Jones, A., Montanarella, L., Marmo, L., Miko, L., Ritz, K., Peres, G., Rombke, J., Van Der Putten, W.H. (Eds.), *European Atlas of Soil Biodiversity*. Publication Office of the European Union, 2995 Luxembourg, pp. 14-15.
- Poole, T.B. (1959).** Studies on the food of Collembola in a Douglas fir plantation. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 132: 71-82.
- Popa O, Hazkani-Covo E, Landan G, Martin W, Dagan T. (2011).** Directed networks reveal genomic barriers and DNA repair bypasses to lateral gene transfer among prokaryotes. *Genome Res.* 21: 599-609.
- Porter, S.D. y Bowers. M.A. (1981).** Emigration of an *Atta* colony. *Biotropica* 12: 232.
- Porter, S.D., Fowler, H.G. Campiolo S. y Pesquero M.A. (1995a).** Host specificity of several Pseudacteon (Diptera: Phoridae) parasites of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Florida Entomologist* 78: 70-75.
- Porter, S.D., Pesquero, M.A., Campiolo S. y Fowler, H.G. (1995b).** Growth and development of Pseudacteon phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology* 24: 475-479.
- Porter, S.D., Vander Meer, R.K., Pesquero, M.A., Campiolo, S. y Fowler, H.G. (1995c).** *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of pseudacteon flies (Diptera: Phoridae) in southeastern Brazil. *Annals of the Entomological Society of America* 88: 570-575.
- Posta, K., Marschner H., Roheld. V. (1995).** Manganese reduction in the rhizosphere of mycorrhizal and nonmycorrhizal maize. *Mycorrhiza* 5-2: 119-124.
- Posthuma, L. (1990).** Genetic differentiation between populations of *Orchesella Cincta* (Collembola) from heavy metal contaminated sites. *Journal of Applied Ecology* 27: 609-622.
- Postma, J. y Vanveen J.A. (1990).** Habitable pore-space and survival of *Rhizobium Leguminosarum* biovar *trifolii* introduced into soil. *Microb Ecol* 19: 149-161.
- Poulenard, J., Podwojewski, P., Janeau, J.L., Collinet, J. (2001).** Runoff and soil erosion under rainfall simulation of Andisols from the Ecuadorian Paramo: effect of tillage and burning. *Catena* 45: 185-207.
- Poulsen, N., Scheffel. A., Sheppard, V.C. Chesley P.M., y Kroger N. (2013).** Pentylsine clusters mediate silica targeting of silaffins in *Thalassiosira pseudonana*, *J. Biol. Chem.* 288: 20100-20109
- Powers, J.S., Schlesinger, W.H. (2002).** Relationships among soil carbon distributions and biophysical factors at nested spatial scales in rain forests of northeastern Costa Rica. *Geoderma* 109: 165-190.
- Prather, M., Derwent, R., Ehhalt, D., Fraser, P., Sanhueza, E. y Zhou, X. (1995).** Other trace gases and atmospheric chemistry. In J.T. Houghton, L.G. Meira Filho, J. Bruce, H. Lee, B.A. Callender, E. Haites, N. Harris y K. Maskell, eds. *Climate change 1994: radiative forcing of climate change and an evaluation of the IPCC IS92 emission scenarios*, pp. 73-126. Cambridge, R.U., Cambridge University Press.

BIBLIOGRAFIA

- Preger, A. C.; Rillig, M. C., John, A. R.; Du Preez, C. y Amelung, I. W.C. (2007).** Losses of glomalin-related soil protein under prolonged arable cropping: A chronosequence study in sandy soils of the South African Highveld. *Soil Biology & Biochemistry*, 397: 445-453.
- Pregitzer, K.S., Burton, A.J., King, J.S. y Zak, D.R. (2008).** Soil respiration, root biomass, and root turnover following long-term exposure of northern forests to elevated atmospheric CO₂ and tropospheric O₃. *New Phytologist* 180: 153-161.
- Prendergast-Miller, M., Cole, L., Standen, V., Rees, R., Parker, J., Leith, I. y Sheppard, L. (2008).** Are enchytraeid worms (Oligochaeta) sensitive indicators of ammonia-N impacts on an ombrotrophic bog? *European Journal of Soil Biology* 44: 101-108.
- Preston, C.M., Ying, Wu, K., Molinski, T.F., DeLong, E.F. (1996).** A psychrophilic crenarchaeon inhabits a marine sponge: *Cenarchaeum symbiosum* gen. nov., sp. nov. *Proc Natl Acad Sci* 93: 6241-6246.
- Primavesi, A. (1982).** Manejo ecológico del suelo. Buenos Aires: El ateneo, 499 p.
- Primavesi, A. (1990).** Manejo Ecológico Do Solo. Ed. Nobel. Brasil. 549p.
- Puget, P., Angers, D.A. y Chenu. C. (1999).** Nature of carbohydrates associated with water-stable aggregates of two cultivated soils. *Soil Biol. Biochem.* 31: 55-63.
- Pulleman, M.M.; Six, J.; Uyl, A.; Marinissen, J.C.Y. y Jongmans, A.G. (2005).** Earthworms and management affect organic matter incorporation and microaggregate formation in agricultural soils. *Applied Soil Ecology*, 29: 1-15.
- Pum, D., Toca-Herrera, J.L. y Sleytr, H et al. (2013).** S-Layer protein self assembly. *Int. J. Mol. Sci.* 14: 2484-2501.
- Pum, D.; Sleytr, U.B. (1995).** Anisotropic crystal growth of the S-layer of *Bacillus sphaericus* CCM 2177 at the air/water interface. *Colloids Surf. A*, 102: 99-104.
- Purin, S. y Rillig, M.C. (2008).** Immuno-cytolocalization of glomalin in the mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Soil Biology & Biochemistry*, 40: 1000-1003.
- Purin, S., Matthias, C. y Rillig, M.C. (2007).** The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress, and a new hypothesis for its function. *Pedobiologia*, 51: 123-130.
- Qadir, M., Oster, J.D. (2002).** Vegetative bioremediation of calcareous sodic soils: history, mechanisms, and evaluation. *Irrig. Sci.* 21: 91-101.
- Qi, S., Zhao, X., Zheng, H., Lin, Q. (2010).** Changes of soil biodiversity in Inner Mongolia steppe after 5 years of N and P fertilizer applications. *Acta Ecol. Sin.* 30: 5518-5526.
- Quince, C., Curtis, T.P., y Sloan, W.T. (2008).** The rational exploration of microbial diversity. *ISME J.* 2: 997-1006.
- Ragon, M., Fontaine, M.C., Moreira, D. y López-García, P. (2012).** Different biogeographic patterns of prokaryotes and microbial eukaryotes in epilithic biofilms. *Mol Ecol* 21: 3852-3868.
- Rai, L.C., Kumar, H.D., Mohn, F.H. y Soeder, C.J. (2000).** Services of algae to the environment. *J Microbiol Biotechnol* 10: 119-136.
- Rai, L.C., Tyagi, B., Rai, P.K. y Mallick, N. (1998).** Inter-active effects of UV-B and heavy metal (Cu and Pb) on nitrogen and phosphorus metabolism of a N₂ fixing cyanobacterium *Anabaena doliolum*. *Environ Exp Biol* 39: 221-223.
- Raimbault, B.A. y Vyn, T.J. (1991).** Crop rotation and tillage effects on corn growth and soil structural stability. *Agron. J.* 83: 979-985.
- Rainey P.B. y Travisano M. (1998).** Adaptive radiation in a heterogeneous environment. *Nature.* 394: 69-72.
- Ralph, J.P. y Catcheside D.E.A. (1997).** Transformations of low rank coal by *Phanerochaete chrysosporium* and other wood-rot fungi. *Fuel Processing Technology*, 52: 79-93.
- Ramaswamy, V., Boucher, O. y Haigh, J. (2001).** Radiative forcing of climate change. In J.T. Houghton, L.G. Meira Filho, J. Bruce, H. Lee, B.A. Callender, E. Haites, N. Harris y K. Maskell, eds. *Climate change (2001): the scientific basis*, pp. 349-416. Cambridge, R.U., Cambridge University Press.
- Ramette, A. (2007).** Multivariate analyses in microbial ecology. *FEMS Microbiology Ecology* 62: 142-160.

BIBLIOGRAFIA

- Ramírez, R., Guzmán, M.E. y Leiva, E.I. (2013). Dinámica de las poblaciones de lombrices en un Andisol. *Rev.Fac.Nal.Agr.Medellín* 66: 7045-7055.
- Rampazzo, N., Blum, W.E.H., Wimmer, B. (1998). Assessment of soil structure parameters and functions in agricultural soils. *Bodenkultur* 49: 69-84.
- Range, A.F., Thomas, R.J., Jiménez J.J. y Decaëns, T. (1999). Nitrogen dynamics associated with earthworm casts of *Martiodrilus carimaguensis*. In Jimenez and Moreno in a Colombian savanna Oxisol. *Pedobiologia* 43: 557-560.
- Ranjard, L. y Richaume A.S. (2001). Quantitative and qualitative microscale distribution of bacteria in soil. *Res Microbiol* 152: 707-716.
- Ranjard, L., Brothier, E., Nazaret, S. (2000a). Sequencing bands of ribosomal intergenic spacer analysis fingerprints for characterization and microscale distribution of soil bacterium populations responding to mercury spiking. *Applied and Environmental Microbiology* 66: 5334-5339.
- Ranjard, L., Poly, F., Combrisson, J., Richaume, A., Gourbiere, F., Thioulouse, J. y Nazaret, S. (2000b). Heterogeneous cell density and genetic structure of bacterial pools associated with various soil microenvironments as determined by enumeration and DNA fingerprinting approach (RISA). *Microbial Ecology* 39: 263-272.
- Ranjard, L., Poly, F., Lata, J.C., Mougel, C., Thioulouse, J., Nazaret, S. (2001). Characterization of bacterial and fungal soil communities by automated ribosomal intergenic spacer analysis fingerprints: biological and methodological variability. *Applied and Environmental Microbiology* 67: 4479-4487.
- Rao, C.N.R., Kulkarni, G.U.; Thomas, P.J. Edwards, P.P. (2002). Size-dependent chemistry: Properties of nanocrystals. *Chemistry A European Journal*, 8: 28-35.
- Rapport, D.J., McCullum, J. Miller, M.H (1997). Soil health: Its relation ship to ecosystem health. Pp 29-47 in C. E. Pankhurst, B. M. Doube, and V. V. S. R. Gupta, eds. *Biological indicators of soil health*. Wallingford, UK: CAB International.
- Rausser W.E. (1995). Phytochelatin and related peptides- structure, biosynthesis and function. *Plant Physiology* 109: 1141-1149.
- Reddersen, J. (1997). The arthropod fauna of organic versus conventional cereal fields in Denmark. *Biological Agriculture and Horticulture*, 15: 61-71
- Redford, K.H. y Mansour, J.A. (1996). *Traditional peoples and biodiversity in large tropical landscapes*. America Verde Press (The Nature Conservancy), Arlington. Virginia.
- Reichle, D.E. (1977). The role of soil invertebrates in nutrient cycling. In: Lohm, U., Persson, T. (Eds.), *Soil Organisms as Components of Ecosystems*. Ecological Bulletin, Stockholm, pp. 145-156.
- Reinhart, K.O., Callaway, R. M. (2004). Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America. *Ecological Applications*, 14: 1737-1745.
- Reinhart, K.O., Callaway, R.M. (2006). Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 170: 445-457.
- Relwani LL (1963). Role of blue green algae on paddy field. *Curr Sci* 32: 417-418.
- Remenant, B., Grundmann, G.L. y Jocteur-Monrozier, L (2009). From the micro-scale to the habitat: Assessment of soil bacterial community structure as shown by soil structure directed sampling. *Soil Biology Biochemistry* 41: 29-36
- Remenant, B., Grundmann, G.L., Jocteur-Monrozier, L (2009). From the micro-scale to the habitat: Assessment of soil bacterial community structure as shown by soil structure directed sampling. *Soil Biol. Biochem.* 41: 29-36.
- Rettenmeyer, C.W., Chadab Crepet, R., Naumann, M.G. y Morales, L. (1983). Comparative foraging by Neotropical army ants, pp.59-73 in: P. Jaisson, ed., *Social Insects in the Tropics* Université Paris-Nord, Paris.
- Revsbech, N.P., Jørgensen, B. B., Blackburn, T.H., y Cohen, Y. (1983). Microelectrode studies of the photosynthesis and O₂, H₂S, and Ph profiles of a microbial mat. *Limnol. Oceanogr.* 28: 1062-1074
- Reyes-Sánchez, L. (2006). Canicas, lombrices, arcillas y cuentos en la construcción de un nuevo paradigma en la enseñanza de la Ciencia del Suelo. *TERRA Latinoamericana*, 24: 565-574. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México.
- Reynaud, P. y Meeting B. (1988). Colonization potential of cyanobacteria on temperate irrigated soils in Washington State, USA. *Biological Agriculture and Horticulture* 5: 197-208.

BIBLIOGRAFIA

- Richaume, A., Steinberg, C., Jocteur Monrozier, L., Faurie, G. (1993).** Differences between direct and indirect enumeration of soil bacteria: the influence of soil structure and cell location. *Soil Biology & Biochemistry* 25: 641-643.
- Richer de Forges, A., Renaux, B., Verbèque, B., Soucémarianadin, L. y Eimberck, M. (2008).** Référentiel régional pédologique de la région Centre. Notice explicative de la carte des pédopaysages du Loiret à 1/250 000 QUAE Éditions,
- Rickson, F.R. (1969).** Developmental aspects of the shoot apex, leaf, and Beltian bodies of *Acácia cornigera*. *American Journal of Botany* 56(2): 195-200.
- Rickson, F.R. (1980).** Developmental anatomy and ultrastructure of the ant-food bodies (Beccarian bodies) of *Macaranga triloba* and *M. hypoleuca* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 67: 285-292.
- Riding, R. (2000).** Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms. *Sedimentology*, 47: 179-214.
- Rillig M, P Ramsey, S Morris y Paul. E (2003).** Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to soil-use change. *Plant Soil* 253(2): 293-299.
- Rillig M, Wright, S., Nichols, K., Shmith, W, Torn. M (2001).** Large contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil*. 233: 167-177.
- Rillig M. y Steinberg, P. (2003).** Differential decomposition of arbuscular mycorrhizal fungal hyphae and glomalin. *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 191-194.
- Rillig, M.C. (2004).** Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecol. Lett.*, 7: 740-754.
- Rillig, M.C. (2004).** Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 84: 355-363.
- Rillig, M.C. y Mumme, D.L. (2006).** Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.*, 171: 41-53.
- Rillig, M.C. y Purin, S. (2007).** The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress and a new hypothesis for its function. *Pedobiologia*, 51:123-130.
- Rillig, M.C. y Steinberg, P.D. (2002).** Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: a mechanism of habitat modification. *Soil Biology & Biochemistry*, 34: 1371-1374.
- Rillig, M.C., Lutgen, E.R., Ramsey, P.W., Klironomos, J.N. y Gannon, J.E.(2005).** Microbiota accompanying different arbuscular mycorrhizal fungal isolates influence soil aggregation. *Pedobiologia*, 49: 251-259.
- Rillig, M.C., Maestre, F.T. y Lamit, L.J. (2003).** Microsite differences in fungal hyphal length, glomalin, and soil aggregate stability in semiarid Mediterranean steppes. *Soil Biol. Biochem.*, 35: 1257-1260.
- Rillig, M.C., Ramsey, P.W., Morris, S. y Paul, E.A. (2003).** Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant Soil*, 253: 293-299.
- Rillig, M.C., Wright, S.F., Nichols, K.A., Schmidt, W.F. y Torn, M.S. (2001).** Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil*, 233: 167-177.
- Rillig, M., Wright, S., Allen, M y Field. C (1999).** Rise in carbon dioxide changes soil structure. *Nature* 400: 628.
- Rillig, M.C. y Steinberg. P.D. (2002).** Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: A mechanism of habitat modification? *Soil Biol. Biochem.* 34: 1371-1374.
- Rillig, M.C., Wright, S.F. Allen M.F. y Field. C.B. (1999).** Rise in carbon dioxide changes soil structure. *Nature* 400: 628.
- Rillig, M.C., Wright, S.F. Allen, M.F. y Field. C.B. (1999).** Soil biota responses to long term atmospheric CO2 enrichment in two California annual grasslands. *Oecologia* 119: 572-577.
- Rillig, M.C., Wright, S.F., Eviner, V.T. (2002).** The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species. *Plant Soil* 238: 325-333.
- Rillig, M.C., Wright, S.F., Kimball, B.A., Pinter, P.J., Wall, G.W., Ottman, M.J. y Leavitt, S.W. (2001).** Elevated carbon dioxide and irrigation effects on water stable aggregates in a Sorghum field: a possible role for arbuscular mycorrhizal fungi. *Glob. Chang. Biol.* 7: 333-337.
- Rillig, M.C., Wright, S.F. Nichols, K.A. Schmidt W.F. y Tom.M.S. (2001).** Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil* 233: 167-177.

BIBLIOGRAFIA

- Risatti, J. B., Capman, W. C. y Stahl, D. A. (1994).** Community structure of a microbial mat: the phylogenetic dimension. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91, 10173-10177.
- Risch J. y Rickson, F.R. (1981).** Mutualism in which ants must be present before plants produce food bodies. *Nature* 291(5811): 149-150.
- Rivadeneira, M.A., Delgado, R., Del Moral, A., Ferrer, M.R. y Ramos-Cormenzana, A. (1993).** Precipitation of calcium carbonate by *Vibrio* s from an inland saltern. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 13 (3): 197-204.
- Rivera M.C. y Lake, J.A. (2004).** The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes, *Nature*, vol. 431: 152-155,
- Rivkin, R.B. y Legendre. L. (2001).** Biogenic carbon cycling in the upper ocean: Effects of microbial respiration. *Science* (Washington, DC) 291:2398-2400.
- Rizzo, A.A., Martin, G.R., Scott, D.B. y Mergenhagen, S.E. (1962).** Mineralization of bacteria. *Science*, 135: 439-441.
- Robe, P., Nalin, R., Capellano, C., Vogel, T.M. y Simonet, P. (2003).** Extraction of DNA from soil. *European Journal of Soil Biology* 39: 183-190.
- Roberson, E.B., Sarig, S., Shennan, C. y Firestone. M.K. (1995).** Nutritional management of microbial polysaccharide production and aggregation in an agricultural soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 59: 1587-1594.
- Robin, A., Vansuyt, G., Hinsinger, P., Meyer, J.M., Briat, J.F. y Lemanceau, P. (2008).** Iron dynamics in the rhizosphere: Consequences for plant health and nutrition. *Adv. Agron.* 99:183-225.
- Robinson N.J., Tommey A.M. Kuske C. y Jackson P.J. (1993).** Plant metallothioneins. *Biochemical Journal* 295: 1-10.
- Rodgers, G.A., B. Bergman, E. Henrikson, M. Udris (1979).** Utilisation of blue-green algae as biofertilizers. *Plant and Soil* 52: 99-107.
- Rodionov, A., Amelung, W. Urusevskaja, I. y Zech. W. (2001).** Origin of the enriched labile fraction (ELF) in Russian Chernozems with different site history. *Geoderma* 102: 299-315.
- Rodríguez-Kábana, R. (1986).** Organic and inorganic nitrogen amendments to soil as nematode suppressants. *Journal of Nematology* 18: 129-135.
- Rodríguez-Navarro, C., Jiménez-López, C., Rodríguez-Navarro, A., González-Muñoz, M.T. y Rodríguez-Gallego, M. (2007).** Complex biomineralized vaterite structures encapsulating bacterial cells. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 71: 1197-1213.
- Rodríguez-Navarro, C., Rodríguez-Gallego, M., Ben Chekroun K. y González-Muñoz, M.T. (2003).** Conservation of ornamental stone by *Myxococcus xanthus*-induced carbonate biomineralization. *Appl. Environ. Microbiol.*, 69: 2182-2193.
- Roesch, L.F., Fulthorpe, R.R., Riva, A., Casella, G., Hadwin, A.K., Kent, A.D., et al. (2007).** Pyrosequencing enumerates and contrasts soil microbial diversity. *ISME J.* 1: 283-290.
- Roessner, J. (1987).** Fungi antagonists of *Globodera rostochiensis*. *Nematologica*, 33: 106-118.
- Roger, P. y Reynaud, P (1976).** Dynamics of the algal populations during a culture cycle in a Sahel rice field. *Rev Ecol Biol Sol* 13: 545-560 (in French with English summary).
- Roger, P.A. y Reynaud, P.A. (1982).** Free-living blue-green algae in tropical soils. Martinus Nijhoff Publisher, La Hague.
- Rogers, H.J., Perkins, H.R. y Ward, J.B. (1980).** Microbial cell walls and membranes. Chapman & Hall, London.
- Romano A. y Conway T (1996).** «Evolution of carbohydrate metabolic pathways». *Res Microbiol* 147 (6-7): 48-55.
- Rombke, J., Hofer, H., García M.V.B. y Martius, C. (2006).** Feeding activities of soil organisms at four different forest sites in central amazonia using the bait lamina method. *J. Trop. Ecol.*, 22: 313-320.
- Romell, L.G. (1935).** An example of myriapods as mull formers. *Ecology*, 16: 67-71.
- Roncadori, R.W. y Hussey, R.S. (1982).** Mycorrhizae in interaction with other microorganisms. *Endomycorrhizae*. pp. 219-224. In: N.C. Schenck (ed.) *Methods and principles of mycorrhizal research*. The American Phytopath. Society. USA.
- Rosengren, R. y Sundström, L. (1991).** The interaction between red wood ants, Cinra aphids, and pines. A ghost of mutualism past? pp. 80-91 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.

BIBLIOGRAFIA

- Rosier, C.L., Hoyer, A.T. y Rillig, M.C. (2006).** Glomalin-related soil protein: assessment of current detection and quantification tools (online). *Soil Biology and Biochemistry*, 38: 2205-2211.
- Rosier, C.L.; Piotrowski, J.S.; Hoyer, A.T. y Rillig, M.C. (2008).** Intraradical protein and glomalin as a tool for quantifying arbuscular mycorrhizal root colonization. *Pedobiologia*, 52: 41-50.
- Rosier, C.L.; Piotrowski, J. S.; Hoyer, A.I. y Rillig, M. (2000).** Intraradical protein and glomalin as a tool for quantifying AM root colonization. *Pedobiología*, 29: 156-166.
- Roszak, D.B. y Colwell, R.R. (1987).** Survival strategies of bacteria in the natural environment. *Microbiological Reviews* 51: 365-379.
- Rouland-Lefevre, C., Lenoir, F. y Lepage, M. (1991).** The role of the symbiotic fungus in the digestive species of fungus-growing termites. *Comp. Biochem. Physiol.*, 99A: 657-663.
- Rousk, J. y Bååth, E. (2007).** Fungal and bacterial growth in soil with plant materials of different C/N ratios. *Microbiology Ecology*.
- Rozen, D.E. y Lenski, R.E. (2000).** Long-term experimental evolution in *Escherichia coli*. VIII. Dynamics of a balanced polymorphism. *Am Nat.* 155:24-35.
- Ruble, R.W. y Davis, J.S.(1988).** Soil algae from fallow potato fields in south Florida (USA) marl. *Nova Hedwigia* 47: 403-414.
- Ruiz-Lozano, J. y Azcón, R. (1995).** Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiol. Plant.* 95: 472-478.
- Rusek, J. (1975).** Die bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina. *Pedobiologia*, 15: 299-308.
- Rusek, J. (1985).** Soil microstructures. Contributions on specific soil organisms. *Quaest. Entomol.*, 21: 497-514.
- Rusek, J. (1998).** Biodiversity of Collembolan and their functional role in the ecosystem processes. In: *Biodiversity and Conservation*. 7: 1207-1219.
- Rutherford, P.M., y Juma. N.G. (1992).** Influence of soil texture on protozoa-induced mineralization of bacterial carbon and nitrogen. *Can. J. Soil Sci.* 72: 183-200.
- Ryan, J.N. y Elimelech, M. (1996).** Colloid mobilization and transport in groundwater. *Colloids Surf., A.* 107: 1-56.
- Ryti, R.T. y Case, T.J. (1988a).** Field experiments on desert ants: Testing for competition between colonies. *Ecology* 69: 1993-2003.
- Ryti, R.T. y Case, T.J. (1988b).** The regeneration niche of desert ants: Effects of established colonies. *Oecologia* 75: 303-306.
- Ryti, R.T. y Case, T.J. (1992).** The role of neighborhood competition in the spacing and diversity of ant communities. *American Naturalist* 139: 355-374.
- Saggar, S., Yeates, G.W. y Shepherd, T.G. (2001).** Cultivation effects on soil biological properties, microfauna and organic matter dynamics in Eutric Gleysol and Gleyic Luvisol soils in New Zealand. *Soil Tillage Res.* 58: 55-68.
- Sakamoto, K., y Oba. Y. (1994).** Effect of fungal to bacterial biomass ratio on the relationship between CO₂ evolution and total soil microbial biomass. *Biol. Fertil. Soils* 17: 39-44.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. y Wall, D.H. (2000).** Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Salminen, J. y Haimi, J., (2001).** The asexual enchytraeid worm *Cognettia sphagnetorum* (Oligochaeta) has increased Cu resistance in polluted soil. *Environmental Pollution* 113: 221-224.
- Salmon, S., Artuso, N., Frizzera, L. y Zampedri, R. (2008).** Relationships between soil fauna communities and humus forms: response to forest dynamics and solar radiation. *Soil Biol. Biochem.* 40: 1707-1715.
- Salt D.E. y Rauser W.E. (1995).** MgATP-dependent transport of phytochelatin across the tonoplast of oat roots. *Plant Physiology* 107: 1293-1301.
- Sampedro, L. y Domínguez, J. (2008).** Stable isotope natural abundances ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of the earthworm *Eisenia fetida* and other soil fauna living in two different vermicomposting environments. *Applied Soil Ecology* 38: 91-99.

BIBLIOGRAFIA

- Samson, D.A., Rickart E.A. y Gonzales P.C. (1997).** Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Philippines. *Biotropica*. 29: 349-363.
- Sanders N.J. (2002).** Elevational gradients in ant distributions: area, species richness, and Rapoport's rule. *Ecography*. 25: 25-32.
- Sanders N.J., Moss J. y Wagner D. (2003).** Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology and Biogeography*. 12: 93-102.
- Sanguin, H., Remenant, B., Dechesne, A., Thioulouse, J., Vogel, T.M., Nesme, X., Moenne-Loccoz, Y. y Grundmann, G.L. (2006).** Potential of a 16S rRNA-based taxonomic microarray for analyzing the rhizosphere effects of maize on *Agrobacterium* spp. and bacterial communities. *Applied and Environmental Microbiology* 72: 4302-4312
- Santos, D., Murphy, S.L.S., Taubner, H., Smucker, A.J.M. y Horn, R. (1997).** Uniform separation of concentric surface layers from soil aggregates. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 61, 720-724.
- Sanyal A, Rautaray, D., Bansal, V., Ahmad, A. y Sastry, M. (2005).** Heavy-Metal Remediation by a Fungus as a Means of Production of Lead and Cadmium Carbonate Crystals *Langmuir* 2005, 21: 7220-7224.
- Saunders J.A., Conn E.E., Lin, C.H. y Stocking C.R. (1977).** Subcellular localization of the cyanogenic glucoside of sorghum by autoradiography. *Plant Physiology* 59: 647-652.
- Saur, É. y Arpin, P. (1989).** Ultrastructural analysis of the intestinal contents of *Clarkus papilla-tus* (Nemata: Mononchina): ecological interest of the survey. *Rev. Nématol.*, 12: 413-422.
- Savin, M.C., Gorres, J.H. Neher, D.A. y Amador. J.A. (2001).** Uncoupling of carbon and nitrogen mineralization: Role of microbivorous nematodes. *Soil Biol. Biochem.* 33:1463-1472.
- Sayer, E.J. (2006).** Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biol. Rev.*, 81: 1-31.
- Schack-Kirchner, H., Wilpert, K.V. y Hildebrand, E.E. (2000).** The spatial distribution of soil hyphae in structured spruce-forest soils. *Plant Soil* 224: 195-205.
- Schaefer, C.E.R., (2001).** Brazilian latosols and their B horizon microstructure as long-term biotic constructs. *Aust. J. Soil Res.* 39, 909-926.
- Schäfer G, Engelhard, M. y Müller, V. (1999).** «Bioenergetics of the Archaea». *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 63 (3): pp. 570-620.
- Schaller, F. (1950).** Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen. *Zool. Jahrb. Abt.*
- Schaller, F. (1949).** Die Collembolen in der Ökologie. *Naturwissenschaften*, 36, 296-299.
- Schat, H., Llugany, M. y Bernhard, R. (2000).** Metal-specific patterns of tolerance, uptake and transport of heavy metals in hyperaccumulating and nonhyperaccumulating metallophytes. En: Terry N. y Banuelos G. Eds. *Phytoremediation of Contaminated Soil and Water*, pp. 171-188. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Schauss K, Focks A, Leininger S, Kotzerke A, Heuer H, Thiele-Bruhn S, et al. (2009).** Dynamics and functional relevance of ammonia-oxidizing archaea in two agricultural soils. *Environ Microbiol.* 11:446-456.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. y Walker, B. (2001).** Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596.
- Scheu, S. (2002).** The soil food web: structure and perspectives. *European Journal of Soil Biology* 38: 11-20.
- Scheu, S. y Schulz, E. (1996).** Secondary succession, soil formation and development of a diverse community of oribatids and saprophagous soil macro-invertebrates. *Biodivers. Conserv.* 5: 235-250.
- Schildknecht, H. y Koob, K. (1971).** Myrmicacin, the first insect herbicide. *Angew. Chem.* 10: 124-125.
- Schildknecht, H., Reed, P. B., Reed, F. D. y Koob, K. (1973).** Auxin activity in the symbiosis of leaf-cutting ants and their fungus. *Insect Biochem.* 3:439-442.
- Schimel, J. (2004).** Playing scales in the methane cycle: from microbial ecology to the globe. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101 (34): 12400
- Schindler F, Mercer E. y Rice, J. (2007).** Chemical characteristics of glomalin-related soil protein (GRSP) extracted from soils of varying organic matter content. *Soil Biol. Biochem.* 39: 320-329.

BIBLIOGRAFIA

- Schlaghamersky, J. (2002).** The Enchytraeidae of spruce forest plots of different exposure and acid deposition in a German mountain range. *European Journal of Soil Biology* 38: 305-309.
- Schleper, C., Holben, W., Klenk, H. (1997).** Recovery of crenarchaeotal ribosomal DNA sequences from freshwater-lake sediments. *Appl Environ Microbiol.* 63: 321-323.
- Schleper, C., Jurgens, G. y Jonuscheit, M. (2005).** Genomic studies of uncultivated archaea. *Nat Rev Microbiol.* 3: 479-488.
- Schlüns, H. y Crozier, R. H. (2009).** Molecular and chemical immune defenses in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol. News* 12: 237-249.
- Schmidt, O., Theopold, U. y Beckage, N. E. (2008).** pp. 353, in N. Beckage (ed.), *Insect and vertebrate immunity: key similarities versus differences.* Elsevier, Inc, San Diego.
- Schmitt, J. y Flemming, H.C. (1999):** Water binding in biofilms. *Wat. Sci. Technol.* 39: 77-82
- Schoeters, E. y Billen, J. (1992).** Morphological and ultrastructural study of metapleural gland in *Diacamma* (Hymenoptera, Formicidae), in *European Congress of Social Insects, 10, Leuven (1991) Proceedings Leuven, Leuven University.* pp 239-247.
- Schönholzer, F., Dittmar, H. y Zeyer, J. (1999).** Origins and fate of fungi and bacteria in the gut of *Lumbricus terrestris* L. studied by image analysis. *FEMS Microbiology Ecology* 28: 235-248.
- Schrader, S. y Zhang, H.Q. (1997).** Earthworm casting: stabilization or destabilization of soil structure? *Soil Biol. Biochem.* 29: 469-475.
- Schulten, H.R. y Leinweber, P. (2000).** New insights into organic–mineral particles: composition, properties and models of molecular structure. *Biol. Fertil. Soils* 30: 399-432.
- Schultz, T.R. y Brady, S.G. (2008).** Major evolutionary transitions in ant agriculture. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105:5435-5440.
- Schumacher, A. y Whitford, W.G. (1976).** Spatial and temporal variation in Chihuahuan desert ant faunas. *Southwestern Naturalist* 21:1-8.
- Schuster, R.P. y Sikora, R.A. (1992).** Persistence and growth of an egg pathogenic fungus, applied in alginate granules to field soil and pathogenicity toward *Globodera pallida*. *Fundamentals Applied Nematology*, 4: 66-72.
- Schutter, M.E. y Dick, R.P. (2002).** Microbial community profiles and activities among aggregates of winter fallow and cover-cropped soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 66: 142-153.
- Schwartzman, D.W., Shore, S.N., Volk, T. y McMenamin, M. (1994).** Self-organization of the earth's biosphere—geochemical or geophysiological. *Orig. Life Evol. Biosph.* 24: 435-450.
- Schwertmann, U. y Taylor, R.M. (1989).** Iron oxides. In Dixon J.B. & Wedd, S.B. (eds.) *Minerals in soil environments.* Soil Sci Soc Am. Book Series, 379-438.
- Schwertmann, U. y Fanning, D.S. (1976).** Iron–manganese concretions in hydrosequences of soils in loess in Bavaria. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 40:731-738.
- Scow, K.M. (1997).** Soil microbial communities and carbon flow in agroecosystems. p.367-413. In L.E. Jackson (ed.) *Ecology in agriculture.* Academic Press, San Diego, CA.
- Seastedt, T.R., (1984).** The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology* 29: 25-46.
- Seckbach, J. y Oren, A. (2010).** *Microbial Mats: Modern and Ancient Microorganisms in Stratified Systems.* Heidelberg: Springer Science.
- Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique,(2008).** Journée internationale de diversité biologique. Biodiversité et agriculture, p.18 (ISBN 92-9225-111-2)
- Senn, T.L., Martin, J.A., Crawford, J.H. y Derting, C.W. (1961).** The effect of Norwegian seaweed (*Ascophyllum nodosum*) on the development and composition of certain horticultural and special crops. En *Research serial of the South Carolina agricultural experimental station* (n° 23).
- Sentandreu, R.E.A. (1983).** La pared celular de los hongos. *Investigación y ciencia*, n° 76

BIBLIOGRAFIA

- Sereviratne, G., Zavahir, J.S., Bandera, W.M.M.S y Weerasekara, M.L.M.A.V. (2008).** Fungal-bacterial biofilms: Their development for novel biotechnological applications. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 24: 739-743.
- Seta, A.K., Karathanasis, A.D. (1996).** Water dispersible colloids and factors influencing their dispersibility from soil aggregates. *Geoderma* 74: 255-266.
- Setälä, H. (2002).** Sensitivity of ecosystem functioning to changes in trophic structure, functional group composition and species diversity in belowground food webs. *Ecological Research* 17: 207-215.
- Setälä, H., Laakso, J., Mikola, J. y Huhta, V. (1998).** 'Functional diversity of decomposer organisms in relation to primary production'. *Applied Soil Ecology*, 9: 25-31.
- Setälä, H. y Huhta, V. (1991).** Soil fauna increase *Betula pendula* growth laboratory experiments with coniferous forest floor. *Ecology* 72: 665-671.
- Seto, M. y Misawa, K. (1982).** Growth rate, biomass production and carbon balance of *Pseudomonas aeruginosa* in glucose-limited medium at temperature and osmotic pressure extremes. *J. Ecol.(Japan)* 32: 365-371.
- Seto, M. y Noda, M. (1982).** Growth rate, biomass production and carbon balance of *Pseudomonas aeruginosa* at pH extremes in a carbon-limited medium. *J. Limnol. (Japan)* 43: 263-271.
- Seybold, C.A., Mausbach, M.J., Karlen, D.L. y Rogers, H.H. (1997).** Quantification of soil quality. In R. Lal, J.M. Kimble, R.F. Follett and B.A. Stewart, eds. *Soil Processes and the Carbon Cycle*. CRC Press. Washington, D.C., USA.
- Shadfan, H., Dixon, J.B. y Calhoun, F.G. (1985).** Iron oxide properties versus strength ferruginous crust and iron-globules in soils. *Soil Science*, 140: 317-325.
- Sharma, P.K. y Acharya, C.L. (2000).** Carry-over of residual soil moisture with mulching and conservation tillage practices for sowing of rainfed wheat (*Triticum aestivum* L.) in north-west India. *Soil Tillage Res.* 57: 43-52.
- Sheehan, C., Kirwan, L., Connolly, J. y Bolger, T. (2007).** The effects of earthworm functional group diversity on earthworm community structure. *Pedobiologia* 50: 479-487.
- Shen, J. y Bartha, R. (1996).** Metabolic efficiency and turnover of soil microbial communities in biodegradation tests. *Appl. Environ. Microbiol.* 62: 2411-2415.
- Shepherd, T.G., Saggarr, S., Newman, R.H., Ross, C.W. y Dando, J.L. (2001).** Tillage-induced changes to soil structure and organic carbon fractions in New Zealand soils. *Aust. J. Soil Res.* 39: 465-489.
- Shields L.M. y Durell L.W. (1964).** Algae in relation to soil fertility. *Bot. Rev.* 30: 92-128.
- Shigenobu, S. y Wilson, A. (2011).** Genomic revelations of a mutualism: The pea aphid and its obligate bacterial symbiont. *Cell. Mol. Life Sci.* 68: 1297-1309.
- Shimmel, S.M. y Darley, W.M., (1985).** Productivity and density of soil algae in an agricultural system. *Ecology* 66: 1439-1447.
- Shinano, H. y Sakai, M. (1975).** Effect of magnesium ion concentration on the types of crystals deposited by marine bacteria in sea water. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 41: 913.
- Shipitalo, M.J. y Protz, R. (1989).** Rôle fonctionnel de la distribution spatiale des vers de terre dans une savane humide de Côte d'Ivoire. Tesis (Ph.D.) Université Pierre et Marie Curie. Paris VI, France.
- Shoultz-Wilson, W.A., Zhurbich, O.I., McNear, D.H., Tsyusko, O.V., Bertsch, P.M., y Unrine, J.M: (2011).** Evidence for avoidance of Ag nanoparticles by earthworms (*Eisenia fetida*). *Ecotoxicology* 20:385-96. DOI: 10.1007/s10646-010-0590-0.
- Siddiky, M.R.K. (2011).** Soil biota interactions and soil aggregation. Doctoral on line Disertation Freien Universität Berlin.
- Siddiky, M.R.K. (2013).** Soil biota effects on soil structure: Interactions between arbuscular mycorrhizal fungal mycelium and collembolan. *Soil Biol. Biochem.* 50: 33-39.
- Siddiky, M.R.K., Kohler, J, Cosme y M, Rillig, M.C. (2012a).** Soil biota effects on soil structure: Interactions between arbuscular mycorrhizal fungal mycelium and collembolan. *Soil Biol. Biochem.* 50: 33-39.
- Siddiky, M.R.K., Schaller, J., Caruso, T. y Rillig, M.C. (2012b).** Arbuscular mycorrhizal fungi and Collembola non-additively increase soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.*, 47: 93-99.

BIBLIOGRAFIA

- Sikora, R.A., Hiemer, M. y Schuster, R.P. (1990).** Reflections on the complexity of fungal infection of nematode eggs and the importance of facultative perthophytic fungal pathogens in biological control of *Globodera pallida*. *Landbouwwet Rijksuniv Gent* 55 (IIB): 699-712.
- Sikorski J. y Nevo E. (2005).** Adaptation and incipient sympatric speciation of *Bacillus simplex* under microclimatic contrast at 'Evolution Canyons' I and II, Israel. *Proc Natl Acad Sci USA*. 102: 15924-15929
- Silva P.M., Gonçalves, S. y Santos, N.C. (2014).** Defensins: antifungal lessons from eukaryotes. *Front. Microbiol.*, 20 March 2014 | doi: 10.3389/fmicb.2014.00097
- Simpson, R.T., Frey, S.D., Six, J. y Thiet RK (2004).** Preferential accumulation of microbial carbon in aggregate structures of no-tillage soils. *Soil Sci Soc Am J* 68: 1249-1255
- Simpson, J.E., Slade, E., Riutta, T. y Taylor, M.E. (2012).** Factors Affecting Soil Fauna Feeding Activity in a Fragmented Lowland Temperate Deciduous Woodland. *PLoS ONE* 7(1): e29616. Sina M. S., Alastair, G.B., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen, R.A., Anderson, O.R., Barta, J. R., Bowser, S.S., Brugerolle, G., Fensome, R.A., Fredericq, S., James, T.Y., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, Ch.E., Lewis, L.A., Lodge, J., Lynn, D.H., Mann, D.G., Mccourt, R.M., Mendoza, L., Moestrup, Ø., Mozley-Standridge, S.E., Nerad, T.A., Shearer, C.A., Smirnov, A.V., Spiegel F.W.Y Taylor, M.F.Jr. (2005) The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists . *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52: 399. Doi 10.1111/j.1550-7408.2005.00053.x.
- Simpson, M.J., B. Chefetz, y Hatcher, P.G. (2003).** Phenanthrene sorption to structurally modified humic acids. *Journal of Environmental Quality*, 32: 1750-1758.
- Simpson, R.T., Frey, S.D. Six, J. y Thiet. R.K. (2004).** Preferential accumulation of microbial carbon in aggregate structures of notillage soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68: 1249-1255.
- Sims, G.K. (1990).** Biological degradation of soil. *Adv. Soil Sc i.* 11: 289-330.
- Singer, M.J., Southard, R.J., Warrington, D.J. y Janitzky, P. (1992).** Stability of synthetic sand clay aggregates after wetting and drying cycles. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 56: 1843-1848.
- Singh, B. y Gilkes, R.J. (1996).** Nature and properties of iron rich glaeboles and mottles from some southwest Australian soils. *Geoderma*. 71: 95-120.
- SIWeb (2008).** The Social Insects World Wide Web [http:// antbase.org](http://antbase.org).
- Six J, Bossuyt H, Degryze S y Deneff K (2004).** A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Till Res* 79: 7-31.
- Six, J., Frey, S.D., Thiet R.K. y Batten, K.M. (2006).** Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Sci Soc Am J* 70: 555-569
- Six, J., Frey, S.D., Thiet, R.K., y Batten, K.M. (2006).** Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Sci Soc Am J* 70: 555-569
- Six, J. Bossuyt, H. Degryze, S. y Deneff K. (2004).** A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota and soil organic matter dynamics *Soil and Tillage Research*, 79: 7-31
- Six, J., Elliott, E.T. y Paustian, K. (2000a).** Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: A mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biol. Biochem.* 32: 2099-2103.
- Six, J., Elliott, E.T. y Paustian, K. (1999).** Aggregate and soil organic matter dynamics under conventional and no-tillage systems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 1350-1358.
- Six, J., Elliott, E.T., Paustian, K., (2000).** Soil structure and soil organic matter: II. A normalized stability index and the effect of mineralogy. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 1042-1049.
- Six, J., Feller, C. Deneff, K. Ogle, S.M. Sa, M.J.C. y Albrecht. A. (2002).** Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils- effects of no-tillage. *Agron. Agric. Environ.* 22: 755-775.
- Six, J., Frey, S.D., Thiet, R. K. y Batten K.M. (2006).** Bacterial and Fungal Contributions to Carbon Sequestration in Agroecosystems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 70:555-569.
- Six, J., Guggenberger, G. Paustian, K. Haumaier, L. Elliott, E.T. y Zech. W. (2001).** Sources and composition of soil organic matter fractions between and within soil aggregates. *Eur. J. Soil Sci.* 52: 607-618.

BIBLIOGRAFIA

- Six, J., Merckx, R. Kimpe, K. Paustian, K. y Elliott. E.T. (2000c).** A re-evaluation of the enriched labile soil organic matter fraction. *Eur. J. Soil Sci.* 51: 283-293.
- Six, J., Paustian, K. Elliott, E.T. y Combrink, C. (2000b).** Soil structure and organic matter: I. Distribution of aggregate-size classes and aggregate-associated carbon. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 681-689.
- Six, J.; Elliott, E.T. y Paustian, K. (2000).** Soil macroaggregate turn-over and microaggregate formation: A mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biol. Biochem.* 32: 2099-2013.
- Sjursen, H., Bayley, M. y Holmstrup, M. (2001).** Enhanced drought tolerance of a soil-dwelling springtail by pre-acclimation to a mild drought stress. *Journal of Insect Physiology*, 47: 1021-1027
- Sleytr, U.B. y Plohberger, R. (1980).** The Dynamic Process of Assembly of Two-Dimensional Arrays of Macromolecules on Bacterial Cell Walls. In *Electron Microscopy at Molecular Dimensions*; Baumeister, W., Vogell, W., Eds.; Springer-Verlag: Berlin, Germany, 1980; pp. 36-47.
- Sleytr, U.B., Sára, M., Pum, D. y Schuster, B. (2005).** Crystalline Bacterial Cell Surface Layers (S-Layers): A Versatile Self-Assembly System. In *Supramolecular Polymers*, 2nd ed.; Ciferri, A., Ed.; Taylor and Francis: Boca Raton, FL, USA, 2005; pp. 583-616.
- Slotsbo, S., Maraldo, K., Malmendal, A., Nielsen, N.C. y Holmstrup, M. (2008).** Freeze tolerance and accumulation of cryoprotectants in the enchytraeid *Enchytraeus albidus* (Oligochaeta) from Greenland and Europe. *Cryobiology* 57: 286-291.
- Small, R.W. (1988).** Invertebrate predators. en G. O. Poinar y Hans-Borje Jansson, eds. *Diseases of Nematodes*. Vol. II. Pp. 73-92
CRC Press: Boca Ratón, Florida, EE.UU.
- Smallwood, J. (1982).** Nest relocation in ants. *Insectes Sociaux* 29: 138-147.
- Smith, S.E. y D.J. Read. (1997).** Mycorrhizal symbiosis. 2nd ed. Academic Press. Cambridge, Great Britain.
- Smith, S.E. y Giaginazzi P.V. (1988).** Physiological interactions between symbionts in vesiculararbuscular mycorrhizal plant. *Ann. Rev. Plant Mol. Biol.* 39: 221-244.
- Snajdr, J. y Baldrian, P. (2007).** Temperature affects the production, activity and stability of ligninolytic enzymes in *Pleurotus ostreatus* and *Trametes versicolor*. *Folia Microbiologica*, 52 (5): 498-502.
- Sogin, M.L., Morrison, H.G., Huber, J.A., Welch, D.M., Huse, S. M., Neal, P.R., Arrieta, J.M., y Herndl, G.J. (2006).** Microbial diversity in the deep sea and the underexplored "rare biosphere". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 12115-12120.
- Soil Quality Institute. (1996).** Indicators for Soil Quality Evaluation. USDA Natural Resources Conservation Service. Prepared by the National Soil Survey Center in cooperation with The Soil Quality Institute, NRCS, USDA, and the National Soil Tilth Laboratory, Agricultural Research Service. USA.
- Soil Survey Staff. (1975).** Soil taxonomy: a basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. USDA Handbook No. 436, U.S. Gov. Printing Office, Washington.
- Soil Survey Staff. (1999).** Soil Taxonomy. Second edition. US Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service. Washington, DC.
- Solbrig, OT y Solbrig, D.J (1994).** So Shall You Reap: Farming and Crops in Human Affairs, Island Press pg 284. Better World Books (Mishawaka, IN, U.S.A.).
- Sollins, P., Homann, P. y Caldwell, B.A. (1996).** Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma* 74: 65-105.
- Sømme, L. y Birkemoe, T. (1997).** Cold tolerance and dehydration in Enchytraeidae from Svalbard. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 167: 264-269.
- Song, T., Martensson, L., Eriksson, T., Zheng, W. y Rasmussen, U. (2005).** Biodiversity and seasonal variation of the cyanobacterial assemblage in rice paddy field in Fujian, China. *FEMS Microbiol Ecol* 54: 131-140.
- Sørensen, J.G., Kristensen, T. N. y Loeschcke, V. (2003).** The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecology Letters* 6: 1025-1037.

BIBLIOGRAFIA

- Sorensen, L.H. (1974).** Rate of decomposition of organic matter in soil as influenced by repeated air drying-rewetting and repeated additions of organic material. *Soil Biol. Biochem.* 6: 287-292.
- Sorensen, L.H. (1983a).** Size and persistence of the microbial biomass formed during the humification of glucose, cellulose, and straw in soils containing different amounts of clay. *Plant Soil* 75: 121-130.
- Sorensen, L.H. (1983b).** The influence of stress treatments on the microbial biomass and the rate of decomposition of humified matter in soils containing different amounts of clay. *Plant Soil* 75: 107-119.
- Sorensen, P., Ladd, J.N. y Amato M. (1996).** Microbial assimilation of ¹⁴C of ground and unground plant materials decomposing in a loamy sand and a clay soil. *Soil Biol. Biochem.*, 28: 1425-1434.
- Sorokin, Y.I. (ed.) (1999).** Benthic microbial communities. En *Aquatic microbial ecology*. Backhuys publishers; Leiden. pp. 100-114.
- Soule, T, Anderson L.J., Johnson S.L., Bates S.T. y Garcia-Pichel F. (2009).** Archaeal populations in biological soil crusts from arid lands in North America. *Soil Biol Biochem.* 41: 2069-2074.
- Sowerby, A., Emmett, B. A., Tietema, A. y Beier, C. (2008).** Contrasting effects of repeated summer drought on soil carbon efflux in hydric and mesic heathland soils. *Global Change Biology* 14: 2388-2404.
- Sparling, G.P. (1997).** Soil Microbial Biomass, Activity and Nutrient Cycling, as Indicators of Soil Health. En *Biological Indicators of Soil Health* (eds. Pankhursts, C.E., Doube, B.M. y Gupta, V.S.R.), pp. 97-105, Cab International, Oxon, UK.
- Spence, J.R. (1985).** Oil, toil & soil: An introduction to the symposium on faunal influences on soil structure. *Quaestiones Entomologicae* 21: 3713 -3714.
- Spoehr, H.A., Smith, J.H.C., Strain, H.H., Milner, H.W. y Hardin, G.J. (1949).** pp. 36-68, *Fatty Acid Antibacterials From Plants*. Carnegie Institution of Washington Publications, Washington, DC.
- Springett, J.A. (1967).** An ecological study of moorland Enchytraeidae. PhD-thesis, University of Durham, Durham, UK.
- Springett, J.A., (1970).** Distribution and life histories of some moorland Enchytraeidae (Oligochaeta). *Journal of Animal Ecology* 39: 725-737.
- Springett, J.A., Brittain, J.E. y Springett, B.P. (1970).** Vertical movement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in moorland soils. *Oikos* 21: 16-21.
- Staddon, P.L., Ramsey, C.B., Ostle, N., Ineson, P. y Fitter, A.H. (2003).** Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of C14. *Science*, 300: 1138-1140.
- Stadler, B. y Dixon A.F.G. (1998b).** Why are obligate mutualistic interactions between aphids and ants so rare?, pp.271-278 en: J. M. Nieto Nafria y A. F. G. Dixon, eds., *Aphids in natural and managed ecosystems*. Universidad de León, León, Spain.
- Stadler, B. y Dixon A.F.G. (1999).** Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? *Ecological Entomology* 24: 363-369.
- Staley, J.T., Hodgson, C.J., Mortimer, S.R., Morecroft, M.D., Masters, G.J., et al. (2007).** Effects of summer rainfall manipulations on the abundance and vertical distribution of herbivorous soil macro-invertebrates RID E-8814-2010. *Eur. J. Soil Biol.* 43: 189-198.
- Staley, J.T., Palmer, F.y.Adams, J.B.(1982).** Microcolonial fungi: Common inhabitants on desert rocks?. *Science*, 215: 1093-1094.
- Standen, V. y Latter, P.M. (1977).** Distribution of a population of *Cognettia Sphagnetorum* (Enchytraeidae) in relation to microhabitats in a blanket bog. *Journal of Animal Ecology* 46: 213-229.
- Standen, V. (1973).** Production and respiration of an enchytraeid population in blanket bog. *Journal of Animal Ecology* 42: 219-245.
- Standen, V. (1978).** Influence of soil fauna on decomposition by microorganisms in blanket bog litter. *Journal of Animal Ecology* 47: 25-38.
- Standen, V. (1980).** Factors affecting the distribution of Enchytraeidae (Oligochaeta) in associations at peat and mineral sites in Northern England. *Bulletin D' Ecologie* 11: 599-608.

BIBLIOGRAFIA

- Standen, V. (1988).** Oligochaetes in fire climax grassland and conifer plantations in Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 4: 39-48.
- Starkey, K., Hatchuel, A. y Tempest, S. (2004).** Rethinking the business school, *J. Management Studies* 41(8): 1521-1531.
- Starks, T.L., Shubert, L.E. y Trainor, F.R. (1981).** Ecology of soil algae: a review. *Phycologia* 20: 65-80.
- Starks, T.L., Shubert, L.E. (1981).** Colonization and succession of soil algae. *J. Phycol.* 18: 99-107.
- Steenkamp, E.T., Wright, J. y Baldauf, S.L. (2006).** The Protistan Origins of Animals and Fungi. *Molecular Biology and Evolution* 23: 93-106.
- Steffen K.T., Schubert S., Tuomela M., Hatakka A. y Hofrichter M. (2007).** Enhancement of bioconversion of high-molecular mass polycyclic aromatic hydrocarbons in contaminated non-sterile soil by litter-decomposing fungi. *Biodegradation* 18: 359-369.
- Steffen, K.T., A. Hatakka, y Hofrichter, M. (2002).** Degradation of humic acids by the litter-decomposing basidiomycete *Collybia dryophila*. *Applied and Environmental Microbiology*, 68: p. 3442-3448.
- Stellmacher, G., Reissner, W. (1999).** The quantitative isolation of algae from soils. A suggestion for standardization. *Pedobiologia* 43: 206-208.
- Stephenson, W.M. (1966).** The effect of hydrolised seaweed on certain plant pests and diseases. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*. Pergamon Press; Paris 5: 405-415.
- Stetter, K.O. (2006).** "Hyperthermophiles in the history of life," *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 361: 1837-1842.
- Stevenson, F.J. (1994).** *Humus chemistry, Genesis, Composition, Reactions* 2nd ed. John Wiley & Sons, Inc., USA.
- Stiles, C., Mora, C. y Driese, S.G. (2001).** Pedogenic iron-manganese nodules in Vertisols: A new proxy for paleoprecipitation?. *Geology*. 29: 943-946
- Stone, D. (Compiler). (1996).** *Eurasian Insectivores and Tree Shrews: Status, Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Insectivore, Tree Shrew and Elephant Shrew Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland.
- Stork, N.E. y Eggleton, P. (1992).** 'Invertebrates as determinants and indicators of soil quality', *American Journal of Alternative Agriculture*. 7: 23-32.
- Stork, N.E. y Eggleton, P. (1992).** Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *American Journal of Alternative Agriculture* 7: 38-47.
- Stotzky, G. (1966).** Influence of clay minerals on microorganisms. III. Effect of particle size, cation exchange capacity, and surface area on bacteria. *Can. J. Microbiol.* 12:1235-1246.
- Stotzky, G. y Rem. L.T. (1966).** Influence of clay minerals on microorganisms. I. Montmorillonite and kaolinite on bacteria. *Can. J. Microbiol.* 12: 547-563.
- Striganova, B.R. (1971).** Vozrastnyye izmeneniya aktivnosti pitaniya u kivsyakov (Juloidea). *Zoolohichnyi Zhurnal Ukrayiny*, 50: 1472-1476.
- Studdert, G.A. y Echeverria, H.E. (2000).** Crop rotations and nitrogen fertilization to manage soil organic carbon dynamics. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 1496-1503.
- Subbian, P., Lal, R. y Akala, V. (2000).** Long-term effects of cropping systems and fertilizers on soil physical properties. *J. Sustain. Agric.* 16: 89-100.
- Subramaniam S. y Henderson R (2000).** «Molecular mechanism of vectorial proton translocation by bacteriorhodopsin». *Nature* 406 (6796): 653-7.
- Sudd, J.H. (1987).** Ant aphid mutualism, pp.355-365 en: A. K. Minks y P. Harrewijn, eds., *Aphids, their biology, natural enemies, and control*. Vol. 2A, *World Crop Pests*, Elsevier, Amsterdam.
- Sukala, B.L., Davis, J.S. (1994).** Algae from nonfertilized soils and soils treated with fertilizers and lime of northcentral Florida. *Nova Hedwigia* 59, 33-46.

BIBLIOGRAFIA

- Sulkava, P. y Huhta, V. (2003).** Effects of hard frost and freeze-thaw cycles on decomposer communities and N mineralisation in boreal forest soil. *Applied Soil Ecology* 22: 225-239.
- Sulkava, P., Huhta, V. y Laakso, J. (1996).** Impact of soil faunal structure on decomposition and N-mineralisation in relation to temperature and moisture in forest soil. *Pedobiologia*, 40: 505-513.
- Sumner, M. (2000).** *Handbook of Soil Science*. Boca Raton: CRC Press.
- Sumner, M.E., (1993).** Sodic soils new perspectives. *Aust. J. Soil Res.* 31, 683-750.
- Sutherland I.W (1999).** Biofilm exopolysaccharides in J Wingender (Ed.), et al., *Microbial Extracellular Polymeric Substances*, Springer, pp. 73–92
- Sutherland. I.W. (2001).** The biofilm matrix--an immobilized but dynamic microbial environment. *Trends Microbiol.* 9:222-7.
- Sutton, R. y Sposito, G. (2005).** Molecular structure in soil humic substances: The new view. *Environmental Science and Technology*, 39: 9009-9015.
- Swanston, C., Homann, P.S., Caldwell, B.A., Myrold, D.D., Ganio, L. y Sollins, P. (2004).** Long-term effects of elevated nitrogen on forest soil organic matter stability. *Biogeochemistry* 70: 229-252.
- Swift, M.J., Anderson, J.M. (1993).** Biodiversity and ecosystem function in agricultural systems. In: Schulze ED, Mooney HA (eds) *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, Berlin Heidelberg New York Berlin, p.17±38
- Swift, M.J., Andren, O. Brussaard, L., Briones, M., Couteaux, M. M., Ekschmitt, K., Kjoller, A., Loiseau, P. y Smith, P., (1998).** Global change, soil biodiversity, and nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: three case studies. *Global Change Biology* 4: 729-743.
- Swift, M.J., Heal, O.W. y Anderson, J.M. (1979).** *Decomposition in Terrestrial ecosystems*, Blackwell, Oxford.
- Swift, M.J., Izac, A.M.N. y Van Noorwidjk, M.N. (2002).** 'Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes – are we asking the right questions?' *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104: 113-134.
- Swift, M.J., Heal, O.W. y Anderson, J.M. (1979).** *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. UK.
- Swift, M.J., Heal, O.W. y Anderson, J.M. (1979).** *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*; University of California Press: Berkeley and Los Angeles, CA, USA, p. 372
- Swift, R.S. (2001).** Sequestration of carbon by soil. *Soil Sci.* 166: 858-871.
- Sylvia, D.M., Fuhrmann, J.J. Hartel, P.G. y Zuberer, D.A. (2005).** *Principles and applications of soil microbiology*. 2nd ed. Pearson Education Inc., Upper Saddle River, NJ. Thiet, R.K., S.D. Frey, and J. Six. 2005. Do growth yield efficiencies differ between soil microbial communities differing in fungal:bacterial ratios? Reality check and methodological issues. *Soil Biol. Biochem.* doi:10.1016/j.soilbio.2005.07.010.
- Taguchi, S., Bulet, P. y Hoffmann, J.A. (1998).** A novel insect defensin from the ant *Formica rufa*. *Biochimie* 80: 343-346.
- Takai, K., Nakamura, K., Toki, T., Tsunogai, U., Miyazaki, M., Miyazaki, J., Hirayama, H., Nakagawa, S., Nunoura, T. y Horikoshi K (2008).** Cell proliferation at 122 C and isotopically heavy CH₄ production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation.
- Takuro Nunoura et al (2011).** Insights into the evolution of Archaea and eukaryotic protein modifier systems revealed by the genome of a novel archaeal group. *Nucleic Acids Res.* 39: 3204-3223
- Talbot, M. (1943).** Population studies of the ant *Prenolepis imparis* Say. *Ecology* 24: 31-44.
- Tanaka, M., Sugi, Y., Tanaka, S., Mishima, Y.; Hamada, R. (1978).** Soil Invertebrates. In *Biological Production in a Warm-Temperate Evergreen Oak Forest of Japan*; Kira, T., Ono, Y., Hosokawa, T., Eds.; University of Tokyo Press: Tokyo, Japan, 1978; pp. 147-163.
- Tănase AM, y Vassu T, y Stoica I. (2010).** The concept of bacterial species. *Bacteriol Virusol Parazitol Epidemiol.* 55: 5-10.
- Tarchitzky, J., Hatcher, P.G. y Chen, Y. (2000).** Properties and distribution of humic substances and inorganic structure - stabilizing components in particle-size fractions of cultivated Mediterranean soils. *Soil Sci.* 165: 328-342.

BIBLIOGRAFIA

- Taylor, A. R., Schroter, D., Pflug, A. y Wolters, V. (2004).** Response of different decomposer communities to the manipulation of moisture availability: potential effects of changing precipitation patterns. *Global Change Biology* 10: 1313-1324.
- Taylor, A. y Wolters, V. (2005).** Responses of oribatid mite communities to summer drought: The influence of litter type and quality RID B-4635-2010. *Soil Biol. Biochem.* 37: 2117-2130.
- Taylor, A.L. y Sasser, J.N. (1983).** Biología, identificación y control de nematodos del nódulo de la raíz. Carolina del Norte de E.U.A. cycling and plant growth. *Ecology Monographs* 55: 119-140.
- Tello, J. y Bello, A. (1994).** El suelo como ente vivo. La rizosfera, los hongos y los nematodos fitopatógenos en la "memoria del suelo". I Congreso SEAE, 28-29, Toledo, 506-516.
- Temp U, y Eggert, C. (1999).** Novel interaction between laccase and cellobiose dehydrogenase during pigment synthesis in the white rot fungus *Pycnoporus cinnabarinus*. *Appl Environ Microbiol* 65: 389-395
- Templeton A. (1989).** The meaning of species and speciation: a genetic perspective D. Otte, J. Endler (Eds.), *Speciation and its Consequences*, Sinauer Assoc, Sunderland MA, pp. 3-27.
- Tennant, L.E. y Porter, S.D. (1991).** Comparison of diets of two fire ants species (Hymenoptera: Formicidae): Solid and liquid components. *Journal of Entomological Science* 26: 450-465.
- Tenuta, M. y Ferris, H. (2004).** Sensitivity of Nematode Life-History Groups to Ions and Osmotic Tensions of Nitrogenous Solutions. *Journal of Nematology* 36: 85-94.
- Ternan, J.L., Williams, A.G., Elmes, A. y Hartley, R., (1996).** Aggregate stability of soils in central Spain and the role of land management. *Earth Surf. Processes Landf.* 21: 181-193.
- Teske A. y Sørensen KB (2008).** Uncultured archaea in deep marine subsurface sediments: have we caught them all?. *ISME J* 2: 3-18.
- Tester, M., Smith S.E., Smith. F.A. (1987).** The phenomenon of non mycorrhizal plants. *Can. J. Bot.* 65: 419-431.
- Thangma, T.S. (1991).** Mosquito larvicidal activity of marine plant extracts with synthetic insecticides. *Botanica Marina* 34: 537-539.
- Theng, B.K.G. (1976).** Interactions between montmorillonite and fulvic acid. *Geoderma*, 15: 243-251
- Theng, B.K.G. y Scharpenseel, H.W. (1975).** The adsorption of ¹⁴C-labelled humic acid by montmorillonite. *Proc. Int. Clay Conf.*, Mexico City (1975).
- Thiet, R.K., Frey, S.D. y Six J (2006).** Do growth yield efficiencies differ between soil microbial communities differing in fungal: bacterial ratios? Reality check and methodological issues. *Soil Biol Biochem* 38: 837-844.
- Thio, B.J.R. Montes, M.O. Mahmoud, M.A. Lee, D.W. Zhou, D. y Keller, A.A. (2012).** Mobility of capped silver nanoparticles under environmentally relevant conditions. *Environ Sci Technol*, 46: 6985-6991.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Doledec, S. y Olivier, J.M. (1997).** ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7: 75-83.
- Thomas, J-C, Desrosiers, M., Villemur, R. y St-Pierre, Y. (1998).** Quantitative flow cytometry of specific microorganisms in soil samples. *Purdue Cytometry Cd-Rom* 4.
- Thomas, R.S., R.L. Franson y G.J. Bethlenfalvay. (1993).** Separation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and root effect on soil aggregation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 57: 77-81.
- Thompson, A.M. (2005).** Enchytraeids and nitrogen. The effects of nitrogen on enchytraeid populations and the influence of enchytraeids on nitrogen translocation in soil. PhD-thesis, University of Durham, Durham.
- Thompson, I.A., Huber, D.M. Guest, C.A. y Schulze, D.G.(2005).** Fungal manganese oxidation in a reduced soil. *Environ. Microbiol.* 7: 1480-1487.
- Thomsen, I.K., Schjonning, P., Olesen, J.E. y Christensen, B.T. (1999).** Turnover of organic matter in differently textured soils: II. Microbial activity as influenced by soil water regimes. *Geoderma* 89: 199-218.
- Thomsen, I.K., Schjonning, P., Olesen, J.E. y Christensen, B.T. (2003).** C and N turnover in structurally intact soils of different texture. *Soil Biol. Biochem.* 35: 765-774.

BIBLIOGRAFIA

- Thurber, A.R., Levin L.A., Orphan, V.J. y Marlow, J.J. (2012).** Archaea in metazoan diets: implications for food webs and biogeochemical cycling. *The ISME Journal* 6: 1602-1612.
- Tiainen, J., Hanski, I., Pakkala, T., Piironen, J. y Yrjola, R. (1989).** Clutch size, nestling growth and nestling mortality of the Starting *Sturnus vulgaris* in South Finnish agroenvironments. *Ornis fennica* 66: 41-48.
- Tiano, P., Biagiotti, L. y Mastromei, G. (1999).** Bacterial bio-mediated calcite precipitation for monumental stones conservation: Methods of evaluation. *J. Microbiol. Meth.*, 36 (1-2): 139-145.
- Tiede, K.; Hasselöv, M.; Breitbarth, E.; Chaudhry, Q.; Boxall, A. B. A. (2009).** Considerations for environmental fate and ecotoxicity testing to support environmental risk assessments for engineered nanoparticles. *Journal of Chromatography A*, 1216: 503-509.
- Tisdall, J.M. y Oades, J.M. (1982).** Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J Soil Sci* 33: 141-163.
- Tisdall, J.M. (1991).** Fungal Hyphae and structural stability of soil. *Aust. J. Soil Res.*, 29: 729-743.
- Tisdall, J.M. (1994).** Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. *Plant Soil* 159: 115-121.
- Tisdall, J.M. y Oades, J.M. (1979).** Stabilization of soil aggregates by the root systems of ryegrass. *Aust. J. Soil Res.* 17: 429-441.
- Tisdall, J.M. y Oades, J.M. (1980).** The effect of crop rotation on aggregation in a red-brown earth. *Aust. J. Soil Res.* 18: 423-433.
- Tisdall, J.M., (1996).** Formation of soil aggregates and accumulation of soil organic matter. In: Carter, M.R., Stewart, B.A. (Eds.), *Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 57-96.
- Tobin, J. (1994).** Ants as primary consumers: Diet and abundance in the Formicidae, pp. 297-307 in: J. H. Hunt y C. A. Napela, eds., *Nourishment and Evolution in Insect Societies* Westview Press, Boulder. Trivers, R. L. y H. Hare. (1976). Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191: 249-263.
- Tomerlin, H.A. y Smart, G.C. (1969).** The influence of organic soil amendments on nematode and other soil organisms. *Journal of Nematology* 1, 29-30.
- Topoff, H. (1990).** Slave making in ants. *American Scientist* 78: 520-528.
- Topoliantz, S. y Ponge, J.F. (2000).** Influence of site conditions on the survival of *Fagus sylvatica* seedlings in an old-growth beech forest. *J. Veg. Sci.* 11: 369-374.
- Torn, M.S., Trumbore, S.E., Chadwick, O.A., Vitousek, P.M. y Hendricks, D.M., (1997).** Mineral control of soil organic carbon storage and turnover. *Nature* 389: 170-173.
- Torsvik, V., Ovreas, L. y Thingstad, T.F. (2002).** Prokaryotic diversity: magnitude, dynamics and controlling factors. *Science* 296: 1064-1066.
- Tourna, M. Freitag, T.E., Nicol, G.W. y Prosser, J.I. (2008).** Growth, activity and temperature responses of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in soil microcosms. *Environ Microbiol.* 10: 1357-1364.
- Toutain F., (1987).** Activité biologique des sols, modalités et lithopendance, *Biol. Fertil. Soils* 3: 31-38.
- Toutain F., Brun J.J., Rafidison Z., (1983).** Rôle des organismes vivants dans les arrangements structuraux des sols, biostructures et modes d'altération, *Sci. Gkol. Mkm.* 73: 115-122.
- Tranvik, L., Bengtsson, G. y Rundgren, S. (1993).** Relative abundance and resistance traits of two collembola species under metal stress. *Journal of Applied Ecology* 30: 43-52.
- Treusch, A.H., Leininger S, Kletzin A, Schuster SC, Klenk H.P. y Schleper C. (2005).** Novel genes for nitrite reductase and Amo-related proteins indicate a role of uncultivated mesophilic crenarchaeota in nitrogen cycling. *Environ Microbiol.* 7: 1985-1995.
- Treves, D.S., Manning, S. y Adams, J. (1998).** Repeated evolution of an acetate-crossfeeding polymorphism in long-term populations of *Escherichia coli*. *Mol Biol Evol.* 15: 789-797.
- Trhlin, M. y Rajchard, J. (2011).** Chemical communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Vet. Med.* 56: 265-273.
- Tribe, H.T. (1980).** Prospects for the biological control of plant parasitic nematodes. *Parasitology*, 81: 619-639.

BIBLIOGRAFIA

- Tschakert, P. y Tappan, G. (2004).** The social context of carbon sequestration: considerations from a multi-scale environmental history of the Old Peanut Basin of Senegal. *J. Arid Env.*, 59: 535-564.
- Tschinkel, W.R. (1992).** Brood raiding and the population dynamics of founding and incipient colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecological Entomology* 17: 179-188.
- Tschinkel, W.R. (2004).** The nest architecture of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *J. Insect Sci.* 4(21):19.
- Tschinkel, W.R. (2010).** Methods for casting subterranean ant nests. *J. Insect Sci.* 10: 17
- Tschinkel, W.R. y Howard, D.F. (1978).** Queen replacement in orphaned colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3: 297-310.
- Tsujimura, S., Nakahara, H. y Ishida, N., (2000).** Estimation of soil algal biomass in salinized irrigation land: a comparison of culture dilution and chlorophyll a extraction methods. *J. Appl. Phycol.* 12: 1-8.
- Tullio M., Pierandrei F., Salerno A. y Rea E. (2003).** Tolerance to cadmium of vesicular arbuscular mycorrhizae spores isolated from a cadmium-polluted and unpolluted soil. *Biology and Fertility of Soils* 37: 211-214.
- Tuomela, M. Steffen, K.T., Kerko, E., Hartikainen, H., Hofrichter, M. y Hatakka, A. (2005).** Influence of Pb contamination in boreal forest soil on the growth and ligninolytic activity of litter-decomposing fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 53: 179-186.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J. y Wardle, D.A. (2008).** Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351-1363.
- Tyson, G.W., Chapman, J., Hugenholtz, P., Allen, E.E., Ram, R.J., Richardson, P.M., Solovyev, V. V., Rubin, E. M., Rokhsar, D.S., y Banfield, J.F. (2004).** Community structure and metabolism through reconstruction of microbial genomes from the environment. *Nature* 428: 37-43.
- Uher, B (2008).** Spatial distribution of cyanobacteria and algae from the tombstone in a historic cemetery in Bratislava, Slovakia. *Fottea* 9: 81-92.
- Uhia, E. y Briones, M. J. I., (2002).** Population dynamics and vertical distribution of enchytraeids and tardigrades in response to deforestation. *Acta Oecologica International Journal of Ecology* 23: 349-359.
- Unrein, F., Massana, R., Alonso-Sáez, L. y Gasol, J.M. (2007).** Significant year-round effect of small mixotrophic flagellates on bacterioplankton in an oligotrophic coastal system. *Limnol Oceanogr* 52: 456-469.
- USDA (1975).** Soil Taxonomy. In: *A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Survey*, vol. 436. Soil Conservation Service, U.S. Department of Agriculture, Washington DC.
- Uziel, A. y Sikora, R.A. (1992).** Use of non-target isolate of the entomopathogen *Verticillium lecanii* (Zimm) Viegas to control the potato cyst nematode, *Globodera pallida* (Stone). *Nematologica* 38: 123-130.
- Valas, R.E. y Bourne, P.E (2011).** "The origin of a derived superkingdom: how a gram-positive bacterium crossed the desert to become an archaeon," *Biology Direct*, vol. 6, article 16.
- Valentine, D.L. (2007).** Adaptations to energy stress dictate the ecology and evolution of the Archaea. *Nat. Rev. Microbiol.* 5 (4): 316-23.
- Valles, S.M. y Pereira, R.M. (2005).** Up-regulation of a transferrin gene in response to fungal infection in *solenopsis invicta*. [abstract], pp 83, in r. weeks, et al. [compilers], *Proceedings Annual Red Imported Fire Ant conference*, march 22-24, Gulfport, MS, p 254.
- Van de Mortel, M. y Halverson, L.J (2004).** Cell envelope components contributing to biofilm growth and survival of *Pseudomonas putida* in low-water-content habitats. *Mol Microbiol* 52: 735-750.
- Van der Drift, J. (1951).** Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Entomol.*, 94: 1-168.
- Van der Heijden M, J Klironomos, M Ursic, P Moutoglis, R Streitwolf-Engel, T Boiler, A Wiemken y I Sanders. (1998).** Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability, and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Van der Heijden, M.J.N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engle, T. Boller, A. Wiemken e Sanders I.R.. (1998).** Mycorrhizal fungal diversity determines plant TERRA Latinoamericana VOLUMEN 22 NÚMERO 4, 2004 514 biodiversity ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.

BIBLIOGRAFIA

- Van der Putten, W.H., Kowalchuck, G.A., Brinkman, E.P., Doodeman, G.T.A., van der Kaaij, R. M., Kamp, A. F. D., Menting, F. B. J. y Veenendaal, E. M. (2007).** Soil feedback of exotic savanna grass relates to pathogen absence and mycorrhizal selectivity. *Ecology*, 88: 978-988
- Van Gernerden, H. (1993).** Microbial mats: a joint venture. *Mar. Geol.* 113, 3–25.
- Van Gestel, C.A.M, (2014).** Bioaccumulation and toxicity of silver nanoparticles and silver nitrate to the soil arthropod *Folsomia candida*. *Ecotoxicology* 23(9). DOI: 10.1007/s10646-014-1302
- Van Gestel, M., Merckx, R. y Vlassak, K. (1996).** Spatial distribution of microbial biomass in microaggregates of a silty-loam soil and the relation with the resistance of microorganisms to soil drying. *Soil Biol. Biochem.* 28: 503-510.
- Van Grunsven, R. H. A., van der Putten, W.H., Bezemer, T. M., Tamis, W. L. M., Berendse, F. y Veenendaal, E. M. (2007).** Reduced plant-soil feedback of plant species expanding their range as compared to natives. *Journal of Ecology*, 95: 1050-1057
- Van Hoek A.H.A.M., Van Alen T.A., Sprakel V.S.I., Leunissen J.A.M, Brigge T, Bogels G.D. et al. (2000).** Multiple acquisition of methanogenic archaeal symbionts by anaerobic ciliates. *Mol Biol Evol* 17: 251-258.
- Van Tichelen, K.K., Colpaert J.V. y Vangronsveld J. (2001).** Ec-tomycorrhizal protection of *Pinus sylvestris* against copper toxicity. *New Phytologist* 150: 203-213
- Van Veen, A.J., Ladd, J.N. y Amato. M. (1985).** Turnover of carbon and nitrogen through the microbial biomass in a sandy loam and a clay soil incubated with ¹⁴C(U) glucose and ¹⁵N(NH₄)₂SO₄ under different moisture regimes. *Soil Biol. Biochem.* 17:747-756.
- Van Veen, J.A., Liljeroth, E. y Lekkerkerk, L.J.A., (1991).** Carbon fluxes in plant-soil systems at elevated atmospheric CO₂ levels. *Ecological Applications* 1: 175-181.
- Van Vliet, P.C.J., Hendrix, P.F. (2003).** Role of Fauna in Soil Physical Processes. In *Soil Biological Fertility: A Key to Sustainable Land Use in Agriculture*; Abbott, L.K., Murphy, D.V., Eds.; Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, the Netherlands, pp. 61–80.
- Van Vliet, P.C.J., West, L.T., Hendrix, P.F. y Coleman, D.C. (1993).** The influence of Enchytraeidae (Oligochaeta) on the soil porosity of small microcosms. *Geoderma* 56: 287-299.
- Vander Meer, R. (2012).** Ant Interactions with Soil Organisms and Associated Semiochemicals. *J. Chem. Ecol.* 38: 728–745
- Vander Meer, R. y Alonso, L. (1998).** Pheromone directed behavior in ants, pp.159-192 in: R. Vander Meer, M. Breed, M. Winston y K. Espelie, eds., *Pheromone communication in Social Insects*. Westview Press, Boulder.
- Vandevivere Ph. y Kirchman, D.L.(1993).** Attachment Stimulates Exopolysaccharide Synthesis by a Bacterium. *Applied and Environmental Microbiology*, 59: 3280-3286
- Vanlauwe, G., Diels, J., Sanginga, N. y Merckx, R., (1997).** Residue quality and decomposition: an unsteady relationship? In: Cadisch, G., Giller, K.E. (Eds.), *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 157-166.
- Vanzolini, P. (1970).** Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. Instituto Geográfico de São Paulo. Serie Teses e Monografias, 3:1-56.
- Varela, F.L. y A. Estrada-Torres. (1991).** El papel de los microorganismos de la rizosfera y de la micorriza en la absorción de nutrientes minerales y agua. *Memorias del X Curso-Taller de Otoño*. 1-29. Nov. CYCY, Mérida, Yucatán, México.
- Vargas, R. y Hattori, T.(1986).** Protozoan predation of bacterial cells in soil aggregates. *FEMS Microbiol. Ecol.* 38: 233–242.
- Vasconcelos, S.S., Zarin, D.J., Silva da Rosa, M.B. y Oliveira, F.A. (2007).** Leaf decomposition in a dry season irrigation experiment in eastern amazonian forest regrowth. *Biotropica* 39: 593-600.
- Vázquez Espí, M. (2008).** A propósito del 'desarrollo sostenible' y el alojamiento. En: "Arquitectura del siglo XXI: más allá de Kioto. 2º Jornadas de Sostenibilidad". Maireia, Madrid, España, ISBN 978-84-936205-2-3.
- Velázquez, E., Pelosi, C., Brunet, D., Grimaldi, M., Martins, M., Rendeiro, A.C., Barrios, E. y Lavelle, P. (2007).** This ped is my ped: visual separation and near infrared spectra allow determination of the origins of soil macroaggregates. *Pedobiologia* 51: 75-87.

BIBLIOGRAFIA

- Venkataraman, G.S. (1972).** Algal biofertilizers and rice cultivation. Today and tomorrow's printers and publishers; New Delhi. 75 pp.
- Verhaagh, M. (1990).** The Formicidae of the rain forest in Panguana, Peru: the most diverse local ant fauna ever recorded. Págs 217-218. En: G.K. Veeresh, B. Mallick & C.A. Viraktamath, (Eds). Social insects and the environment. Oxford and IBH Publishing, New Delhi.
- Verhaagh, M. (1991).** Clearing a tropical rain forest effects on the ant fauna. Págs 59- 68. In: W. Erdelen, N. Ishwaran & P. Miiller (Eds). Proceedings of the International and Interdisciplinary Symposium on Tropical Ecosystems. Margraf Scientific, Weikersheim, Germany
- Verkleij J.A.C., Koevoets P.L.M., Blake-Kalff M.M.A. y Chardon-nens A.N. (1998).** Evidence for an important role of the tonoplast in the mechanism of naturally selected zinc tolerance in *Silene vulgaris*. *Journal of Plant Physiology* 153: 188–191.
- Vetter, S., Fox, O., Ekschmitt, K. y Wolters, V. (2004).** Limitations of faunal effects on soil carbon flow: Density dependence, biotic regulation and mutual inhibition. *Soil Biol. Biochem.*, 36: 387-397.
- Vieira, A.S., Bueno, O.C. y Camargo-Mathias, M. I. (2010).** The functional morphology of the metapleural gland of the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Formicidae: Attini). *Micron* 41: 149-157.
- Vieira, A. S., Bueno, O. C. y Camargo-Mathias, M.I. (2011).** Secretory profile of metapleural gland cells of the leaf-cutting ant *Acromyrmex coronatus* (Formicidae: Attini). *Microsc. Res. Tech.* 74: 76-83.
- Vieira, A.S., Bueno, O.C. y Camargo-Mathias, M. I. (2012a).** Ultrastructural profile of metapleural gland cells of the ant *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Formicidae: Attini). *Anim. Biol.* 62: 1-11.
- Vieira, A.S., Bueno, O.C. y Camargo-Mathias, M.I. (2012b).** Morphophysiological differences between the metapleural glands of fungus-growing and non-fungus growing ants (Hymenoptera, Formicidae). *PLoS One* 7:e43570.
- Viljakainen L. y Pamilo P. (2005).** Identification and molecular characterization of defensin gene from the ant *Formica aquilonia*. *Insect Mol Biol* 14: 335-338.
- Viljakainen L. y Pamilo P (2008).** Selection on an antimicrobial peptide defensin in ants. *J Mol Evol* 67: 643–652.
- Vivrette, N.J. y Muller, C.H. (1977).** Mechanism of invasion and dominance of coastal grassland by *Mesembryanthemum crystallinum*. *Ecological Monographs*, 47, 301-318.
- Voegtle, H.L., Jones, T.H., Davidson, D.W. y Snelling, R.R. (2008).** E-2-ethylhexenal, E-2-ethyl-2-hexenol, mellein, and 4-hydroxymellein in *Camponotus* species from Brunei. *J. Chem. Ecol.* 34: 215-219
- Vogel-Mikus, K., Pongrac, P., Kump P., Necemer, M. y Regvar M. (2006).** Colonisation of a Zn, Cd and Pb hyperaccumulator *Thlaspi praecox* Wulfen with indigenous arbuscular mycorrhizal fungal mixture induces changes in heavy metal and nutrient uptake. *Environmental Pollution* 139: 362-371.
- Von Torne, E. (1990).** Assessing feeding activities of soil living animals. bait lamina tests. *Pedobiologia* 34: 89–101.
- Voronin, A.D. y Sereda. N.A. (1976).** Composition and structure of the microaggregate fractions of certain type of soils. *Moscow Univ. Soil Sci. Bull.* 31: 100-107.
- Vos, M. y Didelot X. (2009).** A comparison of homologous recombination rates in bacteria and archaea. *ISME J* 3:199-208.
- Vos, M. (2011).** A species concept for bacteria based on adaptive divergence. *Trends Microbiol.* 19: 1-7.
- Vos, M., Wolf, A.B. Jennings S.J. y Kowalchuk, G.A. (2013).** Micro-scale determinants of bacterial diversity in soil. *FEMS Microbiol Rev* 37 (2013) 936-954.
- Wagner G.J. (1982).** Compartmentation in plant cells: the role of the vacuole. In: Creasy L, Hrazdina G , eds. Recent advances in phytochemistry. New York: Plenum Press, 1-45.
- Wagner, D. y Jones, J.B. (2006).** The impact of harvester ants on decomposition, N mineralization, litter quality, and the availability of N to plants in the Mojave Desert. *Soil Biol. Biochem.* 38: 2593–2601.
- Wagner, D. y Nicklen, E.F. (2010).** Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition. *J. Ecol.* 98: 614-624.
- Walker, J.J. y Pace, N.R. (2007).** Endolithic microbial ecosystems. *Annu Rev Microbiol* 61: 331-347.

BIBLIOGRAFIA

- Walker, T.S., Pal Bais, H., Grotewold, E., Vivanco, J.M., (2003).** Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiology* 132: 44-51.
- Wall, D.H. (ed) (2004).** Sustaining Biodiversity and Ecosystem Services in Soils and Sediments, Island Press, Washington.
- Walter, D.E., Krantz, G. y Lindquist, E. (1996).** Acari. The Mites. [en ligne]. Disponible en: <http://tolweb.org/Acari/2554/1996>.
- Wang, G. y Or, D. (2010).** Aqueous films limit bacterial cell motility and colony expansion on partially saturated rough surfaces. *Environ Microbiol* 12: 1363-1373.
- Wang, M., Yafremava, L.S., Caetano-Anollés, D., Mittenthal, J.E. y Caetano-Anollés, G. (2007).** Reductive evolution of architectural repertoires in proteomes and the birth of the tripartite world, *Genome Research*, 17, 1572-1585.
- Ward P. S. (2000).** Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities, pp. 99-121 in D. Agosti, J. Majer, L. Alonso y T. Schultz, eds., *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 280 pp.
- Ward, D.M. (2006).** Microbial diversity in natural environments: focusing on fundamental questions. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 90: 309-324
- Ward, P.S. (2007).** Phylogeny, classification, and species-level taxonomy of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 1668, 549-563.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H. y Wall, D. H., (2004).** Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304, 1629-1633.
- Wardle, D.A., y Ghani. A. (1995).** A critique of the microbial metabolic quotient (qCO₂) as a bioindicator of disturbance and ecosystem development. *Soil Biol. Biochem.* 12: 1601-1610.
- Wardle, D.A., Yeates. G.W., Watson R.N. y Nicholson. K.S. (1995).** The detritus food-web and diversity of soil fauna as indicators of disturbance regimes in agro-ecosystems. *Oikos* 73: 155-166.
- Wardle, D.A. (2002).** *Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components*: Princeton University Pres.
- Warkentin, B.P., (2001).** The tillage effect in sustaining soil functions. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science (Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde)* 164: 345-350.
- Watteau, F., Villemain, G., Burtin, G. y Jocteur-Monrozier, L. (2006).** Root impact on the stability and types of micro-aggregates in silty soil under maize. *European Journal of Soil Science* 57: 247-257.
- Way, M.J. (1963).** Mutualism between ants and honeydewproducing Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8:307-344.
- Webb, C.T., Hoeting, J.A., Ames, G.M., Pyne, M.I. y Poff, N.L.(2010).** A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters* 13: 267-83.
- Webb, D.P. (1977).** Regulation of Deciduous Forest Litter Decomposition by Soil Arthropod Feces. In *The Role of Arthropods in Forest Ecosystems*; Mattson, W.J., Ed.; Springer-Verlag: New York, NY, USA,; pp. 57-69.
- Weber, N.A. (1944).** The Neotropical coccid-tending ants of the genus *Acropyga* Roger. *Annals of the Entomological Society of America* 37: 89-122.
- Weber, N.A. (1946).** Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 48: 1-16.
- Weber, N.A. (1972a).** The Attines: The fungus culturing ants. *American Scientist* 60:448-456.
- Weber, N.A. (1972b).** Gardening Ants The Attines. *Mem.Am. Philosc. Soc.* 92, 146 pp.
- Weber, N.A. (1979).** Gardening ants, the Attines. *Mem. Am. Phil. Soc.* 92: 1-146.
- Weber, N.A. (1982).** Fungus Ants. En *Social Insects*. Vol. 4. H.R. Hermann (Ed.) Academic Press, London, 255-363 pp.
- Weetman, G.F. y Webber, B. (1972).** The influence of wood harvesting on the nutrient status of two spruce stands. *Can. J. For. Res.*, 2, 351-369.

BIBLIOGRAFIA

- Wells, J.M. y Boddy, L. (1995).** Phosphorus translocation by saprotrophic basidiomycete mycelial cord systems on the floor of a mixed deciduous woodland. *Mycological Research*, 99: 977-980.
- Welton RG, Cuthbert SJ, McLean R, Hursthouse A y Hughes J (2003).** A preliminary study of the phycological degradation of natural stone masonry. *Environ Geochem Health* 25: 139-145.
- Westoby, M., K. French, L. Hughes, B. Rice y L. Rodgerson. (1991).** Why do more plant species use ants for dispersal on infertile compared with fertile soils? *Australian Journal of Ecology* 16: 445-455.
- Whalen, J.K. y Chang, C., (2002).** Macroaggregate characteristics in cultivated soils after 25 annual manure applications. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 66: 1637-1647.
- Whalen, J.K., Chang, C., Clayton, G.W. y Carefoot, J.P., (2000).** Cattle manure amendments can increase the pH of acid soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 962-966.
- Whalen, K. y Hendershot, W. H. (2006).** No-tillage and manure applications increase aggregation and improve nutrient retention in a sandy-loam soil. *Geoderma*, 134: 24-33.
- Wheeler W.M. (1965).** ANTS, Their Structure, Development and Behavior. Columbia University Press New York and London
- Whiffen, L. K., Midgley, D. J. y McGee, P. A. (2006).** Polyphenolic compounds interfere with quantification of protein in soil extracts using the Bradford method. *Soil Biol. Biochem.*, 39: 691-694.
- Whitaker, J., Ostle, N., McNamara, N.P., Nottingham, A.T., Stott, A.W., Bardgett, R.D., Salinas, N., Ccahuana, A.J., Meir, P. (2014).** *Front Microbiol.*; 5:720. Epub 2014 Dec 18.
- Whitaker J, Ostle N, Nottingham AT, Ccahuana A, Salinas N, Bardgett RD, Meir P, McNamara NP, Austin A. J (2014).** *Ecol. Jul*; 102(4):1058-1071. Epub 2014 May 19.
- White, A.F., Schulz, M.S., Vivit, D.V., Blum, A.E., Stonestrom, D.A. y Anderson, S.P. (2008).** Chemical weathering of a marine terrace chronosequence, Santa Cruz, California: I. Interpreting rates and controls based on soil concentration-depth profiles. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 72: 36-68.
- White, A.F., Schulz, M.S., Stonestrom, D.A., Vivit D.V., Fitzpatrick, J. Bullen, T.D., Maher, K. y Blum, A.E. (2009).** Chemical weathering of a marine terrace chronosequence, Santa Cruz, California: II. Solute gradients and linear approximations of contemporary and long-term weathering rates. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 73: 2769-2803.
- Whitford, W.G. (1978).** Structure and seasonal activity of Chihuahua desert ant communities. *Insectes Sociaux* 25:79-88.
- Whitford, W.G. y Ettershank, G. (1975).** Factors affecting foraging activity in Chihuahuan desert harvester ants. *Environmental Entomology* 4: 689-696.
- Whitman, W.B., Coleman, D.C. y Wiebe, W.J. (1998).** Prokaryotes: the unseen majority. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 95: 6578-83.
- Whitton, A.B. y Potts, M. (2000).** The Ecology of Cyanophyta. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 233-255.
- Wickings, K., Stuart Grandy, A., Reed, S., y Cleveland, C. (2010).** Management intensity alters decomposition via biological pathways. *Biogeochemistry* 104: 365-79.
- Wiedenbeck, J. y, Cohan, F.M. (2011).** Origins of bacterial diversity through horizontal gene transfer and adaptation to new ecological niches. *FEMS Microbiol Rev.* 35: 957-976.
- Wieland, G., Neumann, R. y Backhaus, H., (2001).** Variation of microbial communities in soil, rhizosphere, and rhizoplane in response to crop species, soil type, and crop development. *Applied and Environmental Microbiology* 67: 5849-5854.
- Wigginton, N.S.; Haus, K.L.; Hochella, M.F., Jr. (2007).** Aquatic environmental nanoparticles. *Critical Review. J. Environ. Monit.*, 9: 1306-1316.
- Wilde, S.A. (1951).** Crypto-mull humus: its properties and growth effects (a contribution to the classification of forest humus). *Soil Science Society of America Proceedings* 15: 360-362.
- Williams, B.L. y Griffiths, B.S. (1989).** Enhanced nutrient mineralization and leaching from decomposing sitka spruce litter by enchytraeid worms. *Soil Biology and Biochemistry* 21: 183-188.
- Willmann, G. y Fakoussa, R.M. (1997).** Biological bleaching of water-soluble coal macromolecules by a basidiomycete strain. *Applied Microbiology and Biotechnology.* 47: 95-101.

BIBLIOGRAFIA

- Wilson E.O. (1987).** The Arboreal Ant fauna of Peruvian Amazon Forest: A First Assessment. *Biotropica*. 19: 245-251.
- Wilson, E.O. (1959).** Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology* 40: 437-447.
- Wilson, E.O. (1971).** *The Insect Societies* Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson, E.O. (1980).** Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). I. The overall pattern in *Atta sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 143-156.
- Wilson, E.O. (1984).** Tropical species parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 31: 316-334.
- Wilson, L.T. (2006).** Cyanobacteria: A Potential Nitrogen Source in Rice Fields. *Texas Rice* 6: 9–10.
- Wimpenny, J.W.T., Coombs, J.P. y Lovitt, R.W. (1984).** Growth and interactions of microorganisms in spatially heterogeneous ecosystems. In: Klug, M.J., Reddy, C.A. (Eds.), *Current Perspective in Microbial Ecology*. American Society for Microbiology, Washington DC, pp. 291-299.
- Wink, M. (1997).** Compartmentation of secondary metabolites and xenobiotics in plant vacuoles. *Advances in Botanical Research* 25: 141-169.
- Winkelmann, G. (2007).** Ecology of siderophores with special reference to the fungi. *BioMetals*. 20:379–392.
- Winsome, T., McColl, J.G. (1998).** Changes in chemistry and aggregation of a California forest soil worked by the earthworm *Argilophilus papillifer* Eisen (Megascolecidae). *Soil Biol. Biochem.* 30: 1677-1687.
- Wironen, M. y Moore, T.R. (2006).** Exotic earthworminvasion increases soil carbon and Ntot in an old-growth forest in southern Quebec. *Can. J. For. Res.* 36: 845-854.
- Wittig, R. (1993).** General aspects of biomonitoring heavy metals by plants. In: Market, B. (Ed.), *Plants as Biomonitors*, VCH Publisher, New York, pp. 3-27.
- Woese, C.R., Kandler, O. y Wheelis, M.L. (1990).** Towards a natural system of organisms: proposal for the domains archaea, bacteria, and eucarya. *Proc Natl Acad Sci USA.* 87: 4576-4579.
- Woese, C.R. (1987).** Bacterial evolution. *Microbiological Reviews*, 51: 221-271.
- Woese, C.R. y Fox, G.E. (1977).** Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 74, no. 11, pp. 5088-5090.
- Woese, C.R., Kandler, O. y Wheelis, M.L. (1990).** Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 87: 4576-4579.
- Woese, CR. (1987).** Bacterial evolution *Microbiol. Rev.*, 51: 221-271.
- Wöhler, I., Klass, S., Derakshani, M., Stellmacher, G., Winter, J.U. y Reisser, W. (1998).** The occurrence of terrestrial algae on two beech sites on a cambisol. *Z. Pflanzenerna'hr. Bodenk.* 161: 31–34.
- Wójcik, M. y Tukiendorf A. (2005).** Cadmium uptake, localization and detoxification in *Zea mays*. *Biologia Plantarum* 49:237245
- Wolters, V. (2000).** Invertebrate control of soil organic matter stability. *Biol. Fertil. Soils* 31: 1-19.
- Wood, T.G. y Sands, W.A (1978).** The role of termites in ecosystems. En Brian M.V. ed. *Production ecology of ants and termites*. Cambridge University Press. U.K. pp. 245-292.
- Woodward, S. y Boddy, L. (2008).** Interactions between saprotrophic fungi. In: *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (eds L. Boddy, J.C. Frankland & P. van West) pp. 123-139, Elsevier, Amsterdam.
- Wright, D.T. y Wacey, D. (2005).** Precipitation of dolomite using sulphate-reducing bacteria from the Coorong Region, South Australia: significance and implications. *Sedimentology*, 52: 987-1008.
- Wright, D.H., Huhta, V. y Coleman. D.C. (1989).** Characteristics of defaunated soils. Effects of reinoculation and the role of the mineral component. *Pedobiologia* 33: 427-435.
- Wright, S.F. (2000).** A fluorescent antibody assay for hyphae and glomalin from arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil*, 226: 171-177.

BIBLIOGRAFIA

- Wright, S.F. y Upadhyaya, A. (1996).** Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Science*, 161: 575-586.
- Wright, S. F., Green, V. S. y Cavigelli, M. A. (2007).** Glomalin in aggregate size classes from three different farming systems. *Soil & Tillage Research*, 94: 546-549.
- Wright, S. F.; Nichols, K. A. y Schmidt, W. F. (2006).** Comparison of efficacy of three extractants to solubilize glomalin on hyphae and in soil. *Chemosphere*, 64: 1219-1224.
- Wright, S. y Upadhyaya, A. (1998).** A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 198: 97-107.
- Wright, S., Upadhyaya A. y Buyer, J.S. (1998).** Comparison of N-linked oligosaccharides of glomalin from arbuscular mycorrhizal fungi and soils by capillary electrophoresis. *Soil Biol. Biochem.* 30: 1853-1857.
- Wright, S.; Nichols, K.; Jawson, L.; McKenna, L. y Almendros, A. (2001).** Glomalin-, manageable soil glue (on line). *Soil Science Society of America Special Publication Book*, Disponible: (<http://www.nps.usda.gov/publication/htm/07/8/02>).
- Wright, S.F., Starr J.L. y Paltineanu, I.C. (1999).** Changes in aggregate stability and concentration of glomalin during tillage management transition. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63:1825-1829.
- Wright, S.F. y Upadhyaya, A., (1998).** A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 198, 97–107.
- Wright, S.F., y Upadhyaya, A. (1996).** Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci.* 161:575-586.
- Wurst, S., De Deyn, G. y Orwin, K. (2012).** Soil Biodiversity and Functions. pp. 28-44. En: Diana H. Wall, Richard D. Bardgett, Valerie Behan-Pelletier, Jeffrey E. Herrick and T. Hefin Jones (eds.). *Soil Ecology and Ecosystem Services*. Oxford: Oxford University Press, 2012. 406 p.
- Xia, J. y Wan, S. (2008).** Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytology* 179: 428-39.
- Yair, A. y Rutin, J. (1981).** Some aspects of the regional variation in the amount of available sediment produced by isopods and porcupines, northern Negev, Israel. *Earth Surf. Proc. Land.*, 6: 221–234.
- Yancey P.H. (2005).** Organic osmolytes as compatible, metabolic and counteracting cytoprotectants in high osmolarity and other stresses. *J Exp Biol.* 208: 2819-30.
- Yang J.L., Zheng S.J., He Y.F. y Matsumoto H. (2005).** Aluminum resistance requires resistance to acid stress: a case study with spinach that exudes oxalate rapidly when exposed to Al stress. *Journal of Experimental Botany* 56: 1197-1203.
- Yang, S.F., Tay, J.H. y Liu, Y (2003).** A novel granular sludge sequencing batch reactor for removal of organic and nitrogen from wastewater *Journal of Biotechnology*, 106: 77-86.
- Yanni, Y.G. (1992).** The effect of cyanobacteria and Azolla on the performance of rice under different levels of fertilizer nitrogen. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 8: 132-136.
- Yeates, G. (1999).** Effects of plants in nematode community structure. *Annual Review of Phytopathology* 37: 127-149.
- Yeates, G.W., Newton, P.C.D. y Ross, D.J. (2003).** Significant changes in soil microfauna in grazed pasture under elevated carbon dioxide. *Biology and Fertility of Soils* 38: 319-326.
- Yeates, G.W., Tate, K.R. y Newton, P.C.D., (1997).** Response of the fauna of a grassland soil to doubling of atmospheric carbon dioxide concentration. *Biology and Fertility of Soils* 25, 307-315.
- Yeates, G.W. (1987).** Significance of developmental stages in the co-existence of three species of Mononchoidea (Nematoda) in a pasture soil. *Biol. Fert. Soils*, 5: 225-229.
- Yeates, G.W., Bongers, T., de Goede, R.G.M., Freckman, D.W. y Georgieva S.S. (1993).** Feeding Habits in Soil Nematode Families and Genera - An Outline for Soil Ecologists. *J. Nematol.* 25: 315-331.
- Yek, S.H. y Mueller, U.G. (2011).** The metapleural gland of ants. *Biol. Rev.* 86: 774-791.
- Young C.C., Chang C.H., Chen L.F. y Chao C.C. (1998).** Characterization of the nitrogen fixation and ferric phosphate solubilizing bacteria isolated from a Taiwan soil. *Journal of the Chinese Agricultural Chemical Society* 35:201–210.

BIBLIOGRAFIA

- Young I.M. y Crawford, J.W. (2004).** Interactions and self-organization in the soil-microbe complex. *Science* 304: 1634–1637
- Young, I.M. y Crawford, J.W., Nunan, N., Otten, W. y Spiers, A. (2008).** Microbial distribution in soils: physics and scaling. *Adv. Agron.* 100: 81-121.
- Young, T.P. (2000).** Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation*, 92: 73-83. Doi: 10.1016/S0006-3207(99)00057-9
- Yull, R y Rebollo, M. (1993).** Aproximación a los problemas de aprendizaje de la estructura y formación del suelo en el alumnado de 12 a 17 años. *Enseñanza de las Ciencias* 11:265-280.
- Zak, D.R., Holmes, W.E., White, D.C., Peacock, A.D. y Tilman, D. (2003)** Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links? *Ecology*, 84, 2042-2050.
- Zak, D.R., Ringelberg, D.B. Pregitzer, K.S. Randlett, D.L. White D.C. y Curtis. P.S. (1996).** Soil microbial communities beneath *Populus grandidentata* grown under elevated atmospheric CO₂. *Ecol. Appl.* 6:257-262.
- Zancan S., Trevisan R., y Paoletti M.G. (2006).** Soil algae composition under different agro-ecosystems in North-Eastern Italy. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 112: 1-12.
- Zanella, A., Jabiol, B., Ponge, J.F., Sartori, G., De Waal, R., Van Delft, B., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H., Englisch, M., Brethes, A., Broll, G., Gobat, J.M., Brun, J.J., Milbert, G., Kolb, E., Wolf, U., Frizzera, L., Galvan, P., Kollir, R., Baritz, R., Kemmers, R., Vacca, A., Serra, G., Banas, D., Garlato, A., Chersich, S., Klimo, E. y Langohr, R. (2011b).** European humus forms reference base.
- Zanella, A., Tommasi, M., De Siena, C., Frizzera, L., Jabiol, B., Nicolini, G., Sartori, G., Calabrese, M.S., Mancabelli, A., Nardi, S., Pizzeghello, D. y Odasso, M. (2001).** Humus forestali. Manuale di ecologia per il riconoscimento e l'interpretazione. Trento: Centro di Ecologia Alpina.
- Zang, A., Noellemeyer, E. y Tiessen, H. (2006).** Carbon turnover and C13 natural abundance under land use change in the semi-arid La Pampa, Argentina. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 70: 1541-1546.
- Zauyah, S., y Bisdom, E.B.A. (1983).** SEM-EDXRA investigation of tubular features and iron nodules in lateritic soils from Malaysia. *Geoderma*.30: 219-232.
- Zavarzina A.G., Leontievsky A.A., Golovleva L.A., Trofimov S.Y. (2004).** Biotransformation of soil humic acids by blue laccase of *Panus tigrinus* 8/18: an in vitro study. *Soil Biology and Biochemistry*, 36: 359-369.
- Zawadzki. P. y Cohan, F.M. (1995).** The size and continuity of DNA segments integrated in *Bacillus* transformation. *Genetics*. 141: 1231-1243.
- Zelles, L. (1997).** Phospholipid fatty acid profiles in selected members for soil microbial communities. *Chemosphere* 35: 275-94.
- Zelles, L. (1999).** Fatty acid patterns of phospholipids and lipopolysaccharides in the characterization of microbial communities in soil: a review. *Biology and Fertility of Soils* 29: 111-129
- Zelles, L. (1988).** The simultaneous determination of muramic acid and glucosamine in soil by high-performance liquid chromatography with precolumn fluorescence derivatization. *Biol. Fertil. Soils* 6: 125–130.
- Zenk M.H. (1996).** Heavy metal detoxification in higher plants: a review. *Gene* 179: 21–30
- Zenova, G.M., Shtina, E.A., Dedysh, S.N., Glagoleva, O.B., Likhacheva, A.A. y Gracheva, T.A., (1995).** Ecological relations of algae in biocenoses. *Mikrobiologiya* 64: 121-133.
- Zhang B, Chen, S., Hem X, Liu mW, Zhaom Q., Zhao, L., Tian, C (2014).** Responses of soil microbial communities to experimental warming in alpine grasslands on the qinghai-tibet plateau. *PLoS One*. 2014; 9(8):e103859. Epub 2014 Aug 1
- Zhang H.Y., Xu W.Z., Guo J.B., He Z.Y. y Ma M. (2005).** Coordinated responses of phytochelatin and metallothioneins to heavy metals in garlic seedlings. *Plant Science* 169:1059-1065.
- Zhang, B. y Horn, R., (2001).** Mechanisms of aggregate stabilization in Ultisols from subtropical China. *Geoderma* 99, 123-145.
- Zhang, H., Chen, B. y Banfield, J. F. (2010).** Particle Size and pH Effects on Nanoparticle Dissolution. *The Journal of Physical Chemistry C*, 114: 14876-14884.
- Zhang, M. y Karathanasis, A.D.(1997).** Characterization of iron–manganese concretions in Kentucky Alfisols with perched water tables. *Clays Clay Miner.*45: 428-439.

BIBLIOGRAFIA

- Zhang, W., Chapman, D.J., Phinnery, B.O. y Spray R (1991).** Identification of cytoquinins in *Sargassum muticum* and *Porphyra perforata*. *Journal of Phycology* 27: 87-91.
- Zhang, X., Amelung, W. Yuan, Y. y Zech, W. (1998).** Amino sugar signature of particle-size fractions in soils of the native prairie as affected by climate. *Soil Sci.* 163: 220-229.
- Zhang, X. y Amelung, W. (1996).** Gas chromatographic determination of muramic acid, glucosamine, mannosamine, and galactosamine in soils. *Soil Biol. Biochem.* 28: 1201-1206.
- Zhang, X.C. y Norton, L.D. (2002).** Effect of exchangeable Mg on saturated hydraulic conductivity, disaggregation and clay dispersion of disturbed soils. *J. Hydrol.* 260: 194-205.
- Zhang, Y., Chen, Y., Westerhoff, P., Hristovski, K. y Crittenden, J. C. (2008).** Stability of commercial metal oxide nanoparticles in water. *Water Research*, 42: 2204-2212.
- Zhao, Q., Xie, T., Peng, L., Lin, Y., Wang, P., Peng, L. y Wang, D. (2007).** Size-and orientation-dependent photovoltaic properties of ZnO nanorods. *The Journal of Physical Chemistry C*, 111: 17136-17145.
- Zhu Y.G., Christie P. y Laidlaw A.S. (2001).** Uptake of Zn by arbuscular mycorrhizal white clover from Zn-contaminated soil. *Chemosphere* 42: 193-1999.

