

Nitrificación en suelos tropicales, asunto de competencia microbiana: un modelo basado en la teoría de Lotka-Volterra

N.M. Montaña^{1,*}, J.M. Sánchez-Yañez²

- (1) Departamento de Biología (Área de Botánica), División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apdo. 55-535, C.P. 09340, Distrito Federal, México
(2) Microbiología Ambiental, Instituto de Investigaciones Químico-Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Edificio B-1, Ciudad Universitaria, C.P. 58030, Morelia Michoacán, México

* Autor de correspondencia: N.M. Montaña [nmma@xanum.uam.mx]

> Recibido el 20 de mayo de 2013 - Aceptado el 12 de agosto de 2014

Montaña, N.M., Sánchez-Yañez, J.M. 2014. Nitrificación en suelos tropicales, asunto de competencia microbiana: un modelo basado en la teoría de Lotka-Volterra. *Ecosistemas* 23(3): 98-104. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.13

La disponibilidad del carbono orgánico (C) afecta los procesos microbianos y la dinámica del nitrógeno (N) en el suelo. La teoría microbiana indica que, en función de la disponibilidad de C y N, las poblaciones microbianas transforman el N en el suelo. No obstante, que otros factores químicos y físicos podrían estar regulando la interacción entre las poblaciones microbianas heterótrofas y nitrificantes, no existe información acerca de si en los suelos tropicales las elevadas tasas de nitrificación son debidas a la competencia bacteriana por nutrientes. Este artículo muestra cómo la ecología de tales poblaciones permite abordar y proponer hipótesis para explicar el papel de la competencia bacteriana por C y N en las transformaciones del N, en particular la nitrificación. Se proponen dos modelos: el primero explica cómo la competencia intraespecífica por C, realizada por microorganismos heterótrofos, determina la disponibilidad de N para las bacterias quimiolitotróficas o nitrificantes; y el segundo explica la competencia interespecífica entre poblaciones de bacterias nitrificantes que no compiten con las heterótrofas por el C disponible, pero si por el amonio. Las hipótesis se basan en el modelo de competencia de Lotka-Volterra para explicar cómo ambos tipos de competencia determinan la dominancia de las bacterias nitrificantes sobre las heterótrofas, lo que podría relacionarse con las elevadas tasas de nitrificación en los suelos tropicales. Finalmente, se señalan las perspectivas y limitaciones del modelo conceptual hipotético propuesto para entender los procesos que regulan la disponibilidad del N en el suelo.

Palabras clave: actividad bacteriana; biogeoquímica; dinámica del nitrógeno; ecología del suelo; limitación de energía

Montaña, N.M., Sánchez-Yañez, J.M. 2014. Nitrification in tropical soils linked to microbial competition: a model based on Lotka-Volterra theory. *Ecosistemas* 23(3): 98-104. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.13

The availability of organic carbon (C) affects microbial processes and nitrogen (N) dynamics in the soil. The microbial theory suggests that depending on C and N availability, microbial populations affect N transformations in the soil. However, other chemical and physical factors may be regulating the interaction between heterotrophic and nitrifying microbial populations, but is completely unknown if high nitrification rates are explained by bacterial competition by C and N in tropical soils. This paper shows how population ecology can address and propose hypotheses to explain the role of bacterial competition by C and N on the nitrification. Two models were here proposed: the first explains how bacterial intraspecific competition by C between heterotrophic microorganisms, determines N availability for nitrifying chemolithotrophic bacteria; whereas the second explains the interspecific competition between nitrifying bacteria that do not compete with heterotrophic by available C, but if by ammonium. The hypotheses are based on the competition model of Lotka-Volterra to explain how the two types of competition determine the dominance of heterotrophic bacterial populations on nitrifiers, which could explain the high nitrification rates in tropical soils. Finally, we exposed the perspectives and limitations on conceptual hypothetical model proposed for understanding the processes linked to soil N availability.

Key words: biogeochemistry; bacterial activity; energy limitation; N dynamics; soil ecology

Introducción

El carbono (C) y el nitrógeno (N) son elementos esenciales en el crecimiento de los organismos. El N es un elemento clave en la producción primaria de los ecosistemas y su dinámica está ligada al ciclo del C (Chapin et al. 2002). La disponibilidad del N en el suelo está determinada por la actividad microbiana, que a su vez no sólo depende del agua, sino también de la energía disponible. El carbono orgánico del suelo (COS) es la principal fuente de energía para las poblaciones microbianas heterótrofas (Paul 2007). En consecuencia, numerosas investigaciones indican que cuando el agua es sufi-

ciente, las formas químicas disponibles del COS afectan la transformación y disponibilidad del N por su relación directa con la actividad microbiana (Verhagen y Laanbroek 1991; Hart et al. 1994; Bernhardt y Likens 2002; Montaña et al. 2007; Wieder et al. 2012).

Estudios en ecosistemas tropicales sugieren que el COS modula la dinámica de N en el suelo. Los suelos tropicales tienen altas concentraciones de nitrato (NO_3^-) y elevadas tasas de nitrificación, cuando la entrada de materia orgánica (MO) y el C disminuyen durante la estación húmeda (Singh et al. 1989; García-Méndez et al. 1991; Jha et al. 1996; Park y Matzner 2001). Este patrón de interacción dinámica: MO, C y nitrificación se ha asociado a la disponi-

bilidad del agua (Stark y Firestone 1995); sin embargo, es durante la estación húmeda cuando también decrece la disponibilidad de C (García-Oliva et al. 2003), lo que sugiere que esto causa un aumento en las tasas de nitrificación (Montaño et al. 2007).

La alta nitrificación en estos suelos tiene diferentes consecuencias: (1) Los suelos de bosques tropicales tienen abundancia de N, por lo que son una fuente importante de óxido nítrico (NO) y óxido nítrico (N₂O) a la atmósfera, gases que se liberan durante la nitrificación o desnitrificación (Vitousek et al. 1989; Matson y Vitousek 1990; Davidson et al. 1993; Gärdenas et al. 2011), el Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático reporta emisiones de hasta 14 Tg N año⁻¹ (Prather 2001); mientras que (2) La oxidación quimilítotrófica del amonio (NH₄⁺) en ecosistemas limitados por agua es el principal proceso de generación de NO₃⁻ (López et al. 2003) y, (3) La nitrificación aumenta la posibilidad de que el N, en forma de NO₃⁻, se pierda del suelo por lixiviación o por desnitrificación, lo que repercute negativamente en la disponibilidad del N y en la fertilidad del suelo (Gundersen et al. 1998; Paul 2007).

En este contexto, la disponibilidad del C podría afectar las formas químicas asimilables de N en los suelos tropicales, en función de los recursos para las poblaciones microbianas. Las investigaciones sobre este tema indican que los cambios en las tasas de nitrificación se deben a variaciones en la disponibilidad de C y N, sugiriendo competencia entre poblaciones microbianas heterótrofas por cantidades limitadas de C y entre las bacterias nitrificantes y heterótrofas por N (Verhagen y Laanbroek 1991). Sin embargo, la competencia por recursos nutricionales no es el único factor que explica la nitrificación. Se ha propuesto también que las tasas de nitrificación son debidas a: (1) Efectos alelopáticos de compuestos orgánicos que entran al suelo asociados con el ingreso de MO, (2) Un efecto de la estructura del suelo que protege el C y N al cambiar su disponibilidad química para las poblaciones bacterianas, y (3) A que los cambios en la textura del suelo afectan la actividad aerobia/anaerobia de las poblaciones bacterianas (Verhagen y Laanbroek 1991).

En los suelos tropicales son posibles las cuatro explicaciones anteriores sobre la nitrificación. Sin embargo, los contrastes estacionales y la baja concentración del C disponible y del NH₄⁺ cuando el agua es no limitante, sugieren que estos recursos podrían regular la actividad biológica de las poblaciones microbianas asociadas con los ciclos de estos elementos. Por esta razón, este ensayo se basa en las relaciones biogeoquímicas y en la teoría de Lotka-Volterra en ecología de poblaciones para abordar y proponer un modelo conceptual hipotético que permita explicar el papel de la competencia entre microorganismos por C y N y su consecuencia sobre la nitrificación en suelos tropicales.

Evidencias biogeoquímicas del C y N en la competencia microbiana

Las principales evidencias que permiten comprender la competencia entre los distintos grupos funcionales microbianos por los nutrientes y formular un modelo conceptual hipotético, se exponen a continuación.

Relación carbono orgánico-microorganismo

El COS es la principal fuente de energía para la actividad microbiana de mineralización de la MO del suelo, pero no todo está en formas químicamente disponibles. El C asimilable está integrado por moléculas estructural y químicamente sencillas ej: carbohidratos, proteínas simples y sus derivados como aminoácidos, mientras que el C no disponible está compuesto por moléculas estructuralmente complejas como: la celulosa, la hemicelulosa y/o de difícil o lenta mineralización del tipo de la lignina y por recalcitrantes como sus derivados: ácidos húmicos, fúlvicos y huminas, que constituyen entre el 80 y 90% del COS. Las formas químicas asimilables del C son de rápida absorción y/o utilización como fuente de energía por las poblaciones heterotróficas microbianas, entre estas las bacterias heterotróficas, lo cual incrementa su biomasa y actividad, favoreciendo la mineralización de MO (Chapin et al. 2002).

Las poblaciones microbianas aerobias heterotróficas y quimilítotróficas, es decir la comunidad microbiana, son esenciales en la biogeoquímica del suelo, ya que mineralizan los compuestos orgánicos e inmovilizan en su biomasa a las formas inorgánicas evitando su lixiviación (Brookes 2001). En un ecosistema tropical en la India, Srivastava y Singh (1991) reportaron que la biomasa microbiana libre en el suelo hasta 64 kg ha⁻¹ año⁻¹ de N, y que además almacena nutrientes durante la estación seca y los libera al inicio y durante la estación lluviosa. Esta mineralización de nutrientes se debe a cambios en el potencial hídrico del suelo que inducen la plasmólisis de las células microbianas (Singh et al. 1989; Jaramillo y Sanford 1995). No obstante, además del agua, la biomasa y actividad microbianas dependen también de una concentración adecuada de C disponible, que es esencial para la síntesis de exoenzimas (Brookes 2001; Schimel y Weintraun 2003). El nivel de C asimilable en el suelo varía con la vegetación, el tipo de suelo, la estacionalidad de la lluvia, el relieve y entre micrositios (Chapin et al. 2002). En general, se reconoce que una disminución de la concentración o disponibilidad del COS para las poblaciones heterotróficas del suelo, podrían reducir la actividad microbiana y la disponibilidad de nutrientes (Altas y Bartha 2002). Estudios realizados en suelos de bosques boreales (Vance y Chapin 2001), alpinos (Lipson et al. 2000), secos (Chen y Stark 2000; Montaño et al. 2007), templados (Hart et al. 1994) y húmedos (Eaton 2001) han demostrado que la biomasa y actividad microbianas varían en función de la heterogeneidad espacial y temporal de la disponibilidad del C en estos ecosistemas.

Los microorganismos incrementan o disminuyen la síntesis de exoenzimas en función de la cantidad y calidad del C y nutrientes asimilables (Schimel y Weintraun 2003). Así, la incorporación de materia orgánica fresca (MOF) enriquece el suelo con compuestos químicos lábiles de C, lo cual sostiene y estimula la mineralización de la MO recalcitrante. Por la especificidad de las exoenzimas microbianas para la degradación del C orgánico, la variación espacial o temporal del C disponible puede desencadenar una sucesión de grupos funcionales de microorganismos y, por lo tanto, de exoenzimas que participan en la despolimerización de los compuestos orgánicos de C y nutrientes (Joshi et al. 1993). Por ejemplo, la entrada de MOF al suelo activa a bacterias heterótrofas que están en latencia cuando abundan moléculas orgánicas menos asimilables o recalcitrantes (Kuzyakov et al. 2000).

Competencia por C entre microorganismos heterótrofos

Fontaine et al. (2003) y Langer et al. (2004) proponen que los microorganismos aerobios heterotróficos del suelo se dividen en dos grupos funcionales reconocidos de estrategias para explicar su actividad mineralizante de la MO: "los r" y los "k". Esta propuesta está basada en las estrategias ecológicas poblacionales (Begon et al. 1981). Los primeros están adaptados a un rápido crecimiento y son especialistas en asimilar directamente compuestos lábiles de C y nutrientes, pero al agotarse o disminuir éstos, los estrategas "r" mueren o se inactivan debido a su baja eficiencia para asimilar o mineralizar la MO recalcitrante. En contraste, los microorganismos "k" son capaces de usar como fuente de C y energía a la MO compleja, porque sintetizan mayor diversidad de exoenzimas relacionadas con esta clase de compuestos de C. De esta manera, los estrategas "k" son continuamente activos, pero su crecimiento es lento porque la inducción de exoenzimas demanda un alto gasto de energía. De acuerdo con Langer et al. (2004), entre las poblaciones microbianas estrategas "r" se ubican las especialistas en utilizar sustratos lábiles de C, como las bacterias Gram negativas. Mientras aquellas poblaciones microbianas estrategas "k" lo constituyen: actinomicetos, bacterias Gram positivas y hongos, que son de lento crecimiento pero capaces de asimilar una amplia variedad de formas complejas y recalcitrantes de C.

Con base en Fontaine et al. (2003), se propone que la disponibilidad de compuestos orgánicos de C afecta el tipo de bacterias heterotróficas activas. Por ejemplo, aunque el C asimilable estimula la actividad y crecimiento de ambos estrategas, bajo insuficiencia de concentración de C disponible los microorganismos "r" crecen

lentamente o se induce su latencia, pero las poblaciones de estrategias "k" continúan mineralizando MO compleja. Tanto en condiciones de adecuada o pobre concentración de C disponible, las poblaciones con estrategia "k" son las que hacen asimilable el N orgánico, porque generan las coenzimas para ello, pero su actividad metabólica disminuye bajo suficientes compuestos de C lábil. Así, la concentración y el tipo de C asimilable en el suelo afecta la diversidad funcional microbiana y la síntesis de coenzimas para la utilización del C; por lo que en consecuencia, es un regulador de la despolimerización de polímeros orgánicos a monómeros. Asimismo, otro tipo de microorganismos heterotróficos aerobios son activos cuando el C asimilable es insuficiente, tal es el caso de las bacterias quimiolitotróficas, que obtienen su energía de compuestos inorgánicos al no depender de la disponibilidad del C orgánico (Paul 2007; Montaño et al. 2013). En conclusión, estas evidencias apoyan la hipótesis de que la actividad metabólica de un grupo funcional de bacterias sobre la dinámica de la disponibilidad de nutrientes está determinada por la concentración y calidad del C orgánico disponible (Cleveland et al. 2007; de Graaff et al. 2010).

En relación a lo previamente discutido, el modelo hipotético que se propone sobre la competencia entre las poblaciones microbianas sugiere que existen dos niveles de competencia según la capacidad metabólica de cada grupo funcional microbiano para la obtención del C: (1) La intraespecífica que ocurre entre poblaciones de bacterias heterótrofas y (2) La competencia entre grupos funcionales heterótrofos: estrategias "r" vs. "k". Este modelo se sustenta en que una baja disponibilidad de compuestos de C orgánico lábil inactiva a los microorganismos estrategias "r", que son menos competitivos por este tipo C (Fontaine et al. 2003; Langer et al. 2004), lo que reduce la inmovilización de NH_4^+ (Montaño et al. 2007) como resultado de la disminución de la actividad heterotrófica (Fig. 1). En esta situación, los estrategias "k" al ser más competitivos por metabolizar C derivado de la MO recalcitrante de la que también obtienen el N para su crecimiento, inmovilizan poco NH_4^+ y lo dejan libre aumentando la posibilidad de que éste sea asimilado por otros grupos microbianos, como las bacterias y arqueas quimiolitotróficas, que oxidan el NH_4^+ a NO_3^- (Verhagen y Laanbroek 1991; Montaño et al. 2007) por lo que se consideran pobres competidores por NH_4^+ cuando coexisten con microorganismos heterótrofos (Fig. 2).

Competencia por N entre bacterias heterótrofas y nitrificantes

Se ha propuesto que el C orgánico disponible afecta la dinámica del N de tres maneras: (1) La disponibilidad de C estimula la mineralización heterotrófica de los compuestos de N orgánico generando NH_4^+ , el cual es inmovilizado en la biomasa bacteriana heterotrófica. (2) Cuando el C orgánico disponible disminuye, las bacterias heterótrofas inmovilizan menos NH_4^+ , por lo que esta forma de N mineral queda disponible para la nitrificación por las poblaciones de bacterias quimiolitotróficas, que son más eficientes en la oxidación del NH_4^+ cuando la disponibilidad del C orgánico limita la actividad y el crecimiento de las poblaciones heterótrofas. Como resultado, tanto la nitrificación y las poblaciones bacterianas nitrificantes aumentan cuando existe una baja concentración y calidad de C orgánico disponible (Verhagen y Laanbroek 1991; Kaye y Hart 1997; Montaño et al. 2009; Montaño et al. 2013). (3) Como consecuencia de una acumulación de NO_3^- , los microorganismos desnitrificadores usan las formas lábiles de C orgánico como fuente de energía para la liberación de N_2O (Nobre et al. 2001; García-Montiel et al. 2003; Gärdenas et al. 2011). Este modelo ha sido sustentado para otros ecosistemas (Groffman 1999; Chen y Stark 2000), lo que sugiere que la nitrificación puede estar explicada por un proceso de competencia bacteriana por C y N disponibles en el suelo (Fig. 2).

En los suelos tropicales, las dinámicas del C y N se han documentado por separado. En estos suelos, la incorporación y renovación de COS depende del patrón estacional de las lluvias. Martínez-Yrizar (1995) indica que el 68 % de la productividad primaria neta en bosques tropicales secos (BTS) llega al suelo en la estación seca en forma de mantillo o de raíces muertas. Esta MO aporta C a los microorganismos heterótrofos, que lo asimilan rápidamente en la estación de lluvias; sin embargo, a la par de este

descenso de nuevos aportes de MO decrece la incorporación de C a partir del mantillo (seca 1080 g m^{-2} vs. lluvias 400 g m^{-2} ; Martínez-Yrizar y Sarukhán 1993; García-Oliva et al. 2003) y de las raíces muertas (seca 307 g m^{-2} vs. lluvias 97 g m^{-2} ; Kummerow et al. 1990). Esta variación estacional en los almacenes repercute en la disponibilidad de C, ya que el C lábil y el C orgánico disuelto (COD), disminuyen con respecto al C total, hasta un 60% durante lluvias en relación con la concentración registrada en la estación seca (García-Oliva et al. 2003; Montaño et al. 2007).

La variación conjunta de la disponibilidad del C orgánico y de la biomasa microbiana con la estacionalidad de la lluvia, permite suponer que el C asimilable repercute negativamente en la actividad microbiana durante la estación lluviosa. Entre las evidencias que apoyan esta hipótesis en suelos de BTS destacan la disminución de la biomasa microbiana, de las poblaciones bacterianas viables y de la tasa de mineralización del C orgánico (estación seca: $55 \text{ mg g}^{-1}\text{d}^{-1}$ vs. estación de lluvias $34 \text{ mg g}^{-1}\text{d}^{-1}$) durante las lluvias (Montaño et al. 2007; 2009). Asimismo, se reporta que las bacterias celulolíticas que son consideradas estrategias "k" y las quimiolitotróficas que no dependen del C disponible, dominan en la estación húmeda (Fig. 2C; Jha et al. 1996; Montaño et al. 2009; Montaño et al. 2013). Estas evidencias sugieren que: (1) El C disponible afecta el tipo, el tamaño y la actividad de los grupos bacterianos, lo que modifica la mineralización del N en el suelo y (2) La actividad bacteriana y la disponibilidad de N no sólo están regulados por la humedad, sino también por la energía del C orgánico disponible.

Los estudios realizados en suelos tropicales sugieren que el COS puede ser un importante regulador de la dinámica de N debido al aumento de la nitrificación, las bacterias nitrificantes y la concentración de NO_3^- en el suelo cuando: i) No haya entrada de C orgánico (Park y Matzner 2001; Wieder et al. 2012), ii) La MO disminuye durante la estación húmeda (Jha et al. 1996; Montaño et al. 2009; Montaño et al. 2013) y iii) Cuando la relación C:N aumenta (Bengtsson et al. 2003). Asimismo, se documenta una mayor tasa de nitrificación (Fig. 2C) y una menor inmovilización de N mineral en la estación húmeda que en la estación seca (Singh et al. 1989; García-Méndez et al. 1991; Davidson et al. 1993; Montaño et al. 2007). Este patrón se ha asociado con la disponibilidad del agua (Stark y Firestone 1995); sin embargo, es durante las lluvias cuando decrece la disponibilidad del C (García-Oliva et al. 2003; Montaño et al. 2007; Montaño et al. 2009), lo que coincide con el aumento en la nitrificación.

Bases teóricas de la competencia entre microorganismos por C y N

La competencia entre individuos de la misma especie o de especies diferentes por los recursos nutricionales ambientales regula las poblaciones microbianas. Los individuos compiten cuando un recurso es escaso con respecto a la cantidad de individuos que lo demandan, de tal forma que él o los nutrientes limitantes permitan a la población sobrevivir y luego reproducirse. Cuando tales recursos son insuficientes para satisfacer la necesidad de todos los individuos, la manera en que éstos la asimilan ejerce una marcada influencia sobre el crecimiento y actividad de la población.

La relación en la cual las poblaciones de dos o más especies asociadas se ven afectadas negativamente se llama competencia interespecífica. En esta clase de la competencia, los individuos pertenecientes a dos o más especies utilizan un recurso nutricional que es escaso (Gaxiola y Armesto 2012). Así, las bacterias heterótrofas compiten entre ellas por el C orgánico lábil cuando este recurso es escaso. Al mismo tiempo, la competencia heterotrófica determina la disponibilidad del N como NH_4^+ , que es la forma inorgánica por la que los nitrificantes compiten con las poblaciones heterótrofas. En la competencia interespecífica los individuos dentro de una especie podrían estar obligados a aumentar su capacidad competitiva por este recurso nutricional limitante, en las poblaciones microbianas dicha competencia es función de su plasticidad metabólica (Atlas y Bartha 2002). Los microorganismos heterótrofos estrategias "r" y "k" pueden usar compuestos recalcitrantes de C, como se mencionó

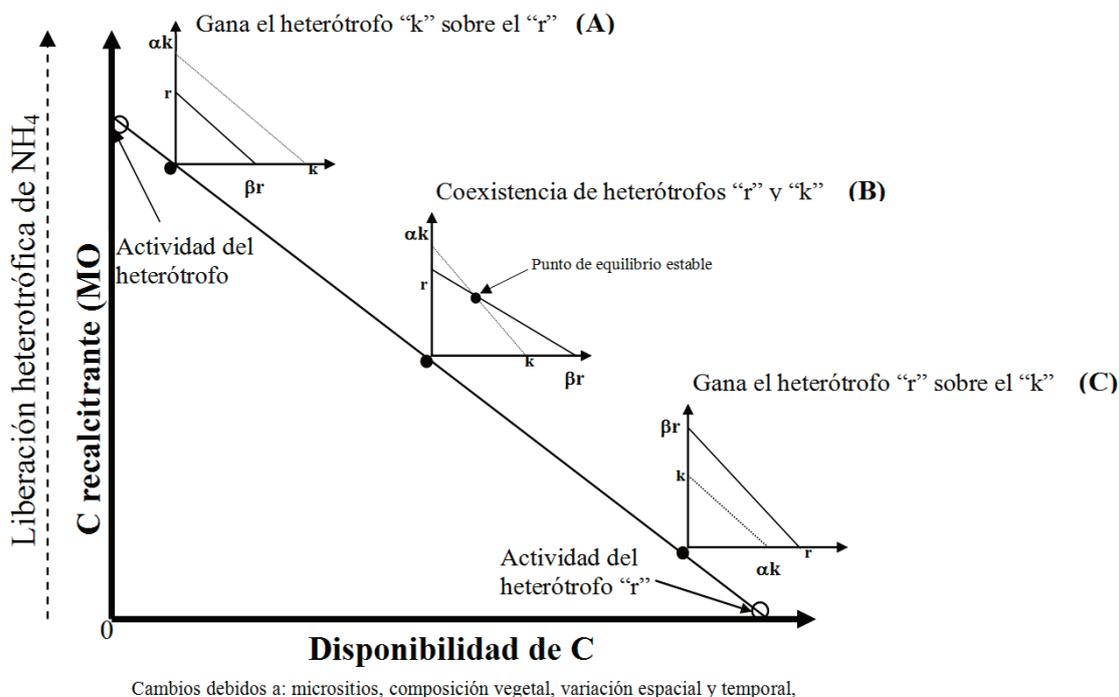


Figura 1. Modelo conceptual hipotético I de la competencia microbiana heterotrófica (estrategas “r” vs. “k”) por disponibilidad de C orgánico en el suelo, explicado con base en el modelo de Lotka-Volterra.

Figure 1. Hypothetical conceptual model I summarizing microbial heterotrophic competition (strategists “r” vs. “k”) by soil organic C availability and based on Lotka-Volterra model.

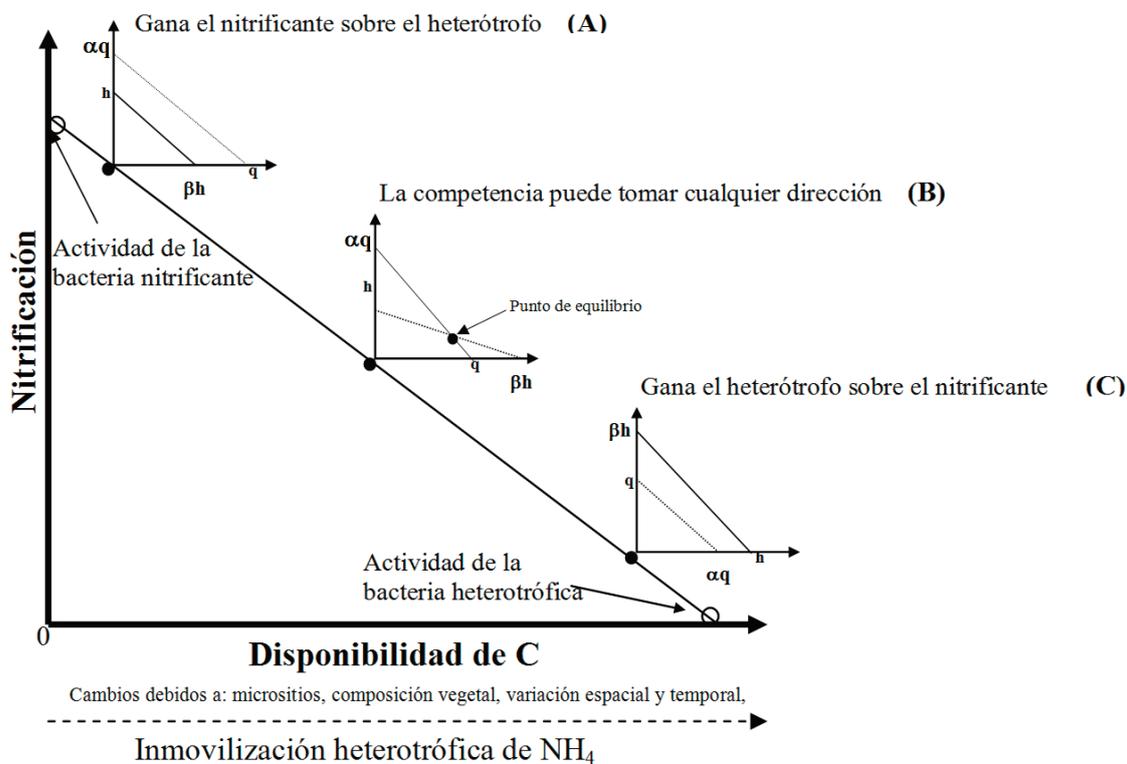


Figura 2. Modelo conceptual hipotético II de la competencia entre los grupos funcionales de bacterias heterotróficas (h) y nitrificantes quimiolitotróficas (q) por la disponibilidad del amonio (NH_4^+) en función del C orgánico disponible en el suelo, explicado con base en el modelo de Lotka-Volterra.

Figure 2. Hypothetical conceptual model II summarizing the competition between microbial functional groups of heterotrophic bacteria (h) and nitrifying chemolithotrophic bacteria (q) by ammonium (NH_4^+) availability in relationship to soil organic C availability, and based on Lotka-Volterra model.

antes, por lo tanto, la competencia intraespecífica podría promover una selección hacia el incremento en la base de recursos, o su generalización; mientras que la competencia interespecífica reduciría la cantidad de recursos nutricionales utilizables, fomentando la especialización; como ocurre con la competencia entre las poblaciones bacterianas heterótrofas y nitrificantes. Así, las bacterias nitrificantes son eficientes en la oxidación del NH_4^+ a NO_3^- de donde obtiene su energía para crecer, cuando el crecimiento y actividad de las poblaciones heterótrofas están limitados por la disponibilidad de C orgánico (Verhagen y Laanbroek 1991).

Al igual que la competencia intraespecífica, la interespecífica se divide en dos tipos. La competencia por interferencia, donde un competidor impide el acceso al recurso nutricional para el otro, en este caso los microorganismos heterótrofos "r" por el NH_4^+ para las bacterias nitrificantes, y una competencia por explotación, donde la población más eficiente o de mayor densidad de crecimiento reduce indirectamente la abundancia de la otra. En consecuencia, el resultado depende de la eficiencia de cada competidor en la utilización del recurso nutricional limitante para su crecimiento. Por ejemplo, los microorganismos heterótrofos estrategias "r" y "k" son eficientes en la inmovilización de NH_4^+ cuando abunda el C orgánico lábil; sin embargo, cuando estos elementos nutritivos básicos se agotan, los estrategias "r" se inactivan para entrar en latencia o muerte; mientras que las poblaciones de los "k" inmovilizan poco NH_4^+ , debido a su lento crecimiento ante el C orgánico recalcitrante. Esta situación de baja inmovilización de NH_4^+ favorece el crecimiento de las poblaciones bacterianas nitrificantes, que son pobres competidores por amonio en comparación con las heterótrofas, pero cuya eficiencia es mayor cuando las heterótrofas se ven limitadas por la fuente de energía orgánica.

Nitrificación por competencia microbiana: un modelo hipotético basado en Lotka-Volterra

A principios del siglo XX, Alfred Lotka y Vittoria Volterra, desarrollaron las expresiones matemáticas que describen la relación entre dos especies que comparten un mismo recurso, a partir de la ecuación logística que describe el crecimiento poblacional (Gaxiola y Armesto 2012). Estos autores modificaron la ecuación logística para cada especie al añadir un coeficiente que representa el efecto de una especie sobre el crecimiento poblacional de la otra. Por ejemplo, para la especie 1 este coeficiente es αN_2 , donde N_2 es el número de individuos de la especie 2 y "a" es el efecto competitivo que ejerce la especie 2 sobre la especie 1. Este coeficiente, en realidad, convierte el número de miembros de la población de una especie en un número equivalente a los miembros de la otra. De manera análoga para la especie 2, el coeficiente es βN_1 . Por lo tanto, se obtienen un par de ecuaciones que consideran tanto la competencia intraespecífica como la interespecífica. En ambos casos, la ausencia de competencia hace que la población de cada especie crezca de manera logística hasta llegar a un punto de equilibrio llamado K o capacidad de carga del ambiente, definida como la cantidad máxima de individuos que puede soportar un ambiente en función de los recursos disponibles que contiene (Begon et al. 1981; Gaxiola y Armesto 2012).

Con base en la teoría de Lotka-Volterra, dependiente de la combinación de valores para las K y para a y b, las ecuaciones propuestas por este modelo surgido en la ecología de poblaciones predicen cuatro posibles resultados biogeoquímicos hipotéticos que son usados en este trabajo para explicar la competencia microbiana por el C y el N, y los cuales podrían ayudar a explicar la nitrificación:

Hipótesis I: Competencia entre microorganismos heterótrofos

Cada especie (o grupo funcional) heterótrofa, "r" ó "k", crece, bajo suficiente disponibilidad de C, hasta su capacidad de carga sin la presencia de la otra. Sin embargo, cuando ambas compiten por el C orgánico lábil, en dos situaciones una especie supera a la otra. En un caso la especie microbiana heterótrofa "k" inhibe el crecimiento de la especie heterótrofa "r", al mismo tiempo que crece de manera continua. En este caso, la especie microbiana "r" es in-

ducida hacia la inactivación o latencia. Lo que se explica por la baja disponibilidad de C y la prevalencia de compuestos recalcitrantes de C; en donde los microorganismos "k" son más competitivos en la utilización de formas de C complejo que los estrategias "r", lo cual induce una mayor liberación de NH_4^+ (Fig. 1A). En el otro caso, las especies microbianas estrategias r inhiben el crecimiento de las poblaciones k, y al mismo tiempo que continúan su multiplicación celular, reducen la actividad de mineralización del C recalcitrante y aumentan la inmovilización de NH_4^+ , ya que estos microorganismos son eficientes en utilización de compuestos lábiles de C que proporcionan suficiente energía para inmovilizar en su biomasa el amonio (Fig. 1C). La tercera situación indicaría que ninguna de las dos poblaciones puede alcanzar una densidad suficiente para eliminar a la otra. Cada especie podría inhibir su propio crecimiento más que la multiplicación celular de la otra. Esta situación implicaría que la actividad de las poblaciones microbianas con estrategias "r" y "k" se mantiene bajo condiciones en las que el C disponible no es limitante o no es el principal factor que controla la competencia, esto lleva al punto de equilibrio estable que permite la coexistencia de ambas poblaciones o grupos funcionales de heterótrofos (Fig. 1B). El modelo explicado sugiere que la capacidad o eficiencia de uso de los compuestos químicos del C (en este caso el recurso) entre grupos funcionales de poblaciones microbianas heterotróficas estaría determinando la disponibilidad del NH_4^+ , que será utilizado por las bacterias quimiolitotróficas, las que a su vez compiten con los heterótrofos por esta forma de N mineral (Fig. 1).

Hipótesis II Competencia entre bacterias heterótrofas y nitrificantes

Cada grupo funcional (especie) heterótrofa o nitrificante crece hasta la capacidad de carga sin la existencia de la otra, en función de la disponibilidad de C y de NH_4^+ . En este caso, mientras el C es el recurso limitante que regula la disponibilidad del NH_4^+ , éste último es dependiente de los heterótrofos y es crítico para el crecimiento de los nitrificantes. Sin embargo, cuando heterótrofos y nitrificantes compiten por el NH_4^+ , en dos situaciones un grupo microbiano funcional supera al otro. Primero, el heterótrofo inhibe el crecimiento del nitrificante, al mismo tiempo que crece continuamente. En este caso, la población nitrificante es inducida hacia la latencia. Así, bajo condiciones de alta disponibilidad de C orgánico, las bacterias heterótrofas son más competitivas por el NH_4^+ que las nitrificantes (Fig. 2C). En tanto que, una baja disponibilidad de C inhibe el crecimiento y actividad de los microorganismos heterótrofos, al mismo tiempo que decrece la inmovilización del NH_4^+ , el cual es usado como fuente de energía por los nitrificantes. Los nitrificantes son eficientes en asimilar esta forma de N mineral cuando las poblaciones heterótrofas están limitadas por los compuestos de C lábil; en consecuencia, la densidad de la población nitrificante y su actividad de nitrificación aumentan (Fig. 2A). La tercera situación implica un punto intermedio, en donde cada grupo funcional es abundante e inhibe el crecimiento del otro más que evitar su propia multiplicación celular, aunque ambos establecen un equilibrio activo pero inestable, hasta que finalmente uno de los dos supera al otro; sin embargo, la dirección de la competencia dependerá directamente de la disponibilidad del NH_4^+ e indirectamente de la concentración del C orgánico asimilable (Fig. 2B).

Perspectivas y limitaciones del modelo hipotético propuesto

El modelo propuesto explica cómo la competencia entre microorganismos podría ser crucial para determinar las elevadas tasas de nitrificación registradas en los suelos tropicales, lo cual tienen implicaciones funcionales para los ciclos del C y N, desde escalas locales hasta globales (Gårdenas et al. 2011). La interacción entre las dinámicas del N y del C en evidente medida es explicada por un fenómeno de competencia entre los grupos funcionales de microorganismos, cuyas consecuencias podrían ser importantes a escala global, ya que estas acciones biológicas son determinantes en la generación de óxidos de N que modifican la química atmosférica. En suelos de bosques tropicales las evidencias sugieren que el C

disponible podría ser el agente causante de que estos suelos tengan altas emisiones de óxidos de N a la atmósfera del planeta (Vitousek et al. 1989). En contraste, a escala local, la competencia entre microorganismos heterótrofos por energía orgánica disponible determinaría la mineralización del N, cuya disponibilidad en el suelo es esencial para el mantenimiento de la productividad primaria de los ecosistemas. De igual forma, la competencia bacteriana por NH_4^+ es crítica para regular las pérdidas de N, tanto en forma de óxidos volátiles como de nitrato. Los suelos de bosques tropicales, ricos en N pero con insuficiencia de compuestos de C lábil (García-Oliva et al. 2003) tienen altas concentraciones de NO_3^- (Montaño et al. 2007; Montaño et al. 2009; Wieder et al. 2012), y la retención del N estaría relacionada con el papel de los grupos funcionales microbianos en la captura y despolimerización de compuestos orgánicos de N, lo cual depende de la capacidad competitiva de estos grupos por el C orgánico (Perroni et al. 2010). Asimismo, como medida de protección del N, una mayor producción de raíces finas se ha detectado en micrositos del suelo dominados por NO_3^- y altas tasa de nitrificación (Roy y Singh 1995).

Evidencias de una relación inversa entre la disponibilidad de C orgánico y la nitrificación se ha documentado también en ecosistemas agrícolas (Wheatley et al. 2001), acuáticos (Bernhardt y Likens 2002) o incluso en almacenes de N distintos al suelo, como los sedimentos (Strauss y Lamberti 2002) o el mantillo de los bosques (Magill y Aber 2000; Anaya 2007). Estos trabajos apoyan el modelo hipotético aquí propuesto, sugiriendo que el C orgánico disponible modula la competencia microbiana intraespecífica e interespecífica, tanto entre microorganismos heterótrofos como entre bacterias heterótrofas y quimiolitotróficas.

El modelo hipotético de competencia propuesto también tiene limitantes. Una es que demostrar la competencia microbiana en la naturaleza, mediante experimentos de campo, es complejo, pues a este nivel: no se tiene control sobre los fenómenos ambientales y es difícil establecer si las poblaciones microbianas están a su capacidad de carga o por debajo; ya que los cambios poblacionales en los microorganismos se dan en tiempos cortos y de difícil medición (segundos, minutos, quizás horas); se carece de un completo conocimiento del ciclo de vida o de las mínimas diferencias funcionales entre las especies y, además, el resultado de la competencia entre los microorganismos asociados probablemente fue establecido a través de años de evolución. Así, las relaciones lineales de las isóclinas planteadas en el modelo pueden no ocurrir bajo condiciones naturales, pero pueden representar un modelo nulo importante para comprender la competencia microbiana por nutrientes. Una manera de resolver estos problemas y de dar validez al modelo aquí propuesto, es plantear hipótesis funcionales probadas bajo condiciones de laboratorio y que ligan a la dinámica poblacional microbiana con la actividad biogeoquímica. Estas hipótesis biogeoquímicas y poblacionales microbianas sí pueden abordarse directamente en el campo mediante técnicas novedosas como, por ejemplo, los isótopos estables y las herramientas moleculares, tanto usando experimentos de fertilización como gradientes naturales de fertilidad, los cuales en conjunto, permitirían asociar a las poblaciones microbianas con los nutrientes y medir indirectamente el efecto de la competencia microbiana en las transformaciones del N. No obstante, es aún necesario desarrollar matemáticamente el modelo conceptual aquí propuesto, así como retroalimentarlo mediante datos experimentales y de campo, para evaluar su congruencia y validar las hipótesis que lo integran.

Finalmente, las evidencias biogeoquímicas y el modelo hipotético propuesto indican que, en los suelos tropicales, la nitrificación podría resultar de la competencia entre distintos grupos funcionales microbianos con requerimientos específicos de C y N, por lo que es crucial entender y demostrar la relación C-N y su vínculo con la diversidad y composición microbianas en estos suelos. Esto es prioritario dadas las implicaciones locales y globales que se vislumbran en este modelo. Aunque existe evidencia experimental de la relación C-N en otros ecosistemas, la información es escasa para los tropicales secos, en especial sobre la competencia microbiana por C y N en el suelo.

Agradecimientos

A Hendrikus Laanbroek por compartirnos sus publicaciones sobre competencia microbiana. A Felipe García-Oliva por las discusiones sobre las posibles explicaciones microbiológicas de los procesos biogeoquímicos en suelos tropicales. Al Dr. Miguel Martínez-Ramos quien en su curso de Ecología de Poblaciones inspiró el tema abordado en este artículo.

Referencias

- Anaya, A.C., García-Oliva, F., Jaramillo, V.J. 2007. Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in tropical dry forest. *Oecologia* 150:602-610.
- Atlas, R.M., Bartha, R. 2002. *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications*. Benjamin Cummings, Redwood City, CA. Estados Unidos.
- Begon, M., Harper, J.H., Towsed, M. 1981. *Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido.
- Bengtsson, G., Bengtson, P., Mansson, K.F. 2003. Gross nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification rates as function of soil C/N ratio and microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry* 35:143-154.
- Bernhardt, E.S., Likens, G. 2002. Dissolved organic carbon enrichment alters nitrogen dynamics in a forest stream. *Ecology* 83(6):1689-1700.
- Brookes, P. 2001. The soil microbial biomass: concept, measurement and applications in soil ecosystem research. *Microbes and Environments* 16(3):131-140.
- Chapin, III F.S., Matson, P.A., Mooney, H.A. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag. New York. Estados Unidos.
- Chen, J., Stark, J.M. 2000. Plant species effects and carbon and nitrogen cycling in a sagebrush-crested wheatgrass soil. *Soil Biology and Biochemistry* 32:47-57.
- Cleveland, C.C., Nemergut, D.R., Schmidt, S.K., Townsend, A.R. 2007. Increases in soil respiration following labile carbon additions linked to rapid shifts in soil microbial community composition. *Biogeochemistry* 82:229-240.
- Davidson, E.A., Matson, P.A., Vitousek, P.M., Riley, R., Dunkin, K., García-Méndez G., Maass, J.M. 1993. Processes regulating soil emissions of NO and N₂O in a seasonally dry tropical forest. *Ecology* 74(1):130-139.
- de Graaff, M.A., Classen, A.T., Castro H.F., Schad, C.W. 2010. Labile soil carbon inputs mediate the soil microbial community composition and plant residue decomposition rates. *New Phytologist* 188:1055-1064.
- Eaton, W.D. 2001. Microbial and nutrient activity in soils from three different subtropical forest habitats in Belize, America before and during the transition from dry to wet season. *Applied Soil Ecology* 16:219-227.
- Fontaine, S., Mariotti, A., Abbadie, L. 2003. The priming effect of matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry* 35:837-843.
- García-Méndez, G., Maass, J.M., Matson, P., Vitousek, P. 1991. Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in Mexico. *Oecologia* 88:362-366.
- García-Montiel, D.C., Melillo, J.M., Steudler, P.A., Cerri, C., Piccolo, M.C. 2003. Carbon limitations to nitrous oxide emissions in a humid tropical forest of the Brazilian Amazon. *Biological Fertile Soils* 38:267-272.
- García-Oliva, F., Sveshtarova B., Oliva, M. 2003. Seasonal effect on soil organic carbon dynamic in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 19:1-11.
- Gaxiola, A., Armesto, J.J. 2012. Competencia. En: Del Val E., Boege, K. (eds.), *Ecología y Evolución de las Interacciones Bióticas*, pp. 15-42, UNAM y FC, México.
- Gärdenas, A.I. Agren, G., Bird, J.A., Clarholm, M., Hallin, S., Ineson, P., Kätker, T., Knicher, H., Nilson, S.I., Näsholm, T., Ogle, S., Paustian, K., Persson, T., Stendahl, J. 2011. Knowledge gaps in soil carbon and nitrogen interactions –from molecular to global scale. *Soil Biology and Biochemistry* 43:702-717.
- Groffman, P.M. 1999. Carbon additions increase nitrogen availability in northern hardwood forest soils. *Biological Fertile Soils* 29: 430-433.
- Gundersen, P., Callesen, I., De Vries, W. 1998. Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor C/N ratios. *Environmental Pollution* 102:403-407.
- Hart, S., Nason, G.E., Myrold, D., Perry, D.A. 1994. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75(4):880-891.

- Jaramillo, V.J., Sanford, Jr. R.L. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forest. En: Bullock, S.H., Mooney H.A., Medina E. (eds.), *Seasonally dry tropical forest*, pp. 346-361, Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Jha, P.B., Singh, J.S., Kashyap, A.K. 1996. Dynamics of viable nitrifier community and nutrient availability in dry tropical forest habitat as affected by cultivation and soil texture. *Plant and Soil* 180:277-285.
- Joshi, S.R., Sharma, G.D., Mishra, R.R. 1993. Microbial enzyme activities related to litter decomposition near a highway in a subtropical forest of north east India. *Soil Biology and Biochemistry* 25:1763-1770.
- Kaye J.P., Hart, S. 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *TREE* 12(4):139-143.
- Kummerow, J., Castellanos, J., Maass, J.M., Larigauderie, A. 1990. Productions of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90:73-80.
- Kuzyakov, Y., Friedel, J.K., Stahr, K. 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry* 32:1485-1498.
- Langer, U., Böhme, L., Böhme, F. 2004. Classification of soil microorganisms based on growth properties: a critical view of some commonly used terms. *Journal Plant Nutrition Soil Science* 167:267-269.
- Lipson, D.A., Schmidt, K.S., Monson, R.K. 2000. Carbon availability and temperature control the post-snowmelt decline in alpine soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 32:441-448.
- López, N.I. Austin, A.T., Sala, O., Méndez, B.S. 2003. Controls on nitrification in a water-limited ecosystem: experimental inhibition of ammonia-oxidizing bacteria in the Patagonia steppe. *Soil Biology and Biochemistry* 35:1609-1613.
- Magill, A.H., Aber, J. 2000. Variation in soil net mineralization rates with dissolved organic carbon additions. *Soil Biology and Biochemistry* 32:597-601.
- Martínez-Yrizar, A., Sarukhán, J. 1993. Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y uno subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Acta Botánica Mexicana* 21:1-6.
- Martínez-Yrizar, A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (eds.) *Seasonally dry tropical forest*, pp. 327-345, Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Matson, P., Vitousek, P.M. 1990. Ecosystem approach to a global nitrous oxide budget. *BioScience* 40:667-672.
- Montaño, N.M., García-Oliva, F., Jaramillo, V.J. 2007. Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant and Soil* 295:265-267.
- Montaño, N.M., Sandoval-Pérez, A.L., García-Oliva, F., Larsen, J., Gavito, M.E. 2009. Linking bacterial communities to soil C and N dynamics in a tropical deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 25:401-413.
- Montaño, N.M., Sandoval-Pérez, A.L., Nava-Mendoza, M., Sánchez-Yañez, J.M., García-Oliva, F. 2013. Variación espacial y estacional de grupos funcionales de bacterias cultivables del suelo de un bosque tropical seco en México. *Revista de Biología Tropical* 61(1):439-453.
- Nobre, A.D., Keller, M., Crill, P., Harris, R.C. 2001. Short-term nitrous oxide profile dynamics and emissions response to water, nitrogen and C additions in two tropical soils. *Biology Fertile Soils* 34:363-373.
- Park, J., Matzner, E. 2001. Carbon control on nitrogen dynamics in the forest floor of an N-enriched deciduous forest ecosystem. *Water, Air and Soil Pollution* 130:643-648.
- Paul, E.A. 2007. *Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press, San Diego, CA. Estados Unidos.
- Prather, 2001. Other forcing of climate change and an evaluation of the IPCC emission scenarios. En: Houghton, J.T., et al. (eds.), pp. 74-126, Cambridge University press, New York.
- Perroni, Y., Montaño, C., García-Oliva, F. 2010. Carbon-nitrogen interactions in fertility island soil from a tropical semi-arid ecosystem. *Functional Ecology* 24:233-242.
- Roy, S., Singh, J.S. 1995. Seasonal and spatial dynamics of plant-available N and P pools and N-mineralization in relation to fine roots in a dry tropical forest habitat. *Soil Biology and Biochemistry* 27:33-40.
- Schimel, J.P., Weinttraub, M.N. 2003. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry* 35:549-563.
- Singh, J.S., Raghubanshi, A.S., Singh, R.S., Srivastava, S.C. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499-500.
- Srivastava, S.C., Singh, J.S. 1991. Microbial C, N and P in dry tropical forest soils: effects of alternate land-uses and nutrient flux. *Soil Biology and Biochemistry* 23:117-124.
- Stark, J.M., Firestone, M.K. 1995. Mechanisms for soil moisture effects on activity of nitrifying bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 61(1):218-221.
- Strauss, E.A., Lamberti, G.A. 2002. Effect of dissolved organic carbon quality on microbial decomposition and nitrification rates in stream sediments. *Freshwater Biology* 47:65-74.
- Vance, E.D., Chapin, F.S. III. 2001. Substrate limitations to microbial activity in taiga forest floors. *Soil Biology and Biochemistry* 33:173-188.
- Verhagen, F.J., Laanbroek, H.J. 1991. Competition for ammonium between nitrifying and heterotrophic bacteria in dual energy-limited chemostats. *Applied and Environmental Microbiology* 57:3255-3263.
- Vitousek, P., Matson, P.M., Volkmann, C., Maass J.M., García-Méndez, G. 1989. Nitrous oxide flux from dry tropical forests. *Global Biogeochemical Cycles* 3(4):375-382.
- Wheatley, R.E., Ritz, K., Crabb, D., Caul, S. 2001. Temporal variations in potential nitrification dynamics in soil related to differences in rates and types of carbon and nitrogen inputs. *Soil Biology and Biochemistry* 33:2135-2144.
- Wieder, W.R., Nemergut, D.R., Bru, D., Cleveland, C.C., Hinckley, E., Weinttraub, S.R., Taylor, P.G., Philippot, L., Martin, M., Townsend, A.R. 2012. Experimental removal and addition of leaf litter inputs reduces nitrate production and loss in a lowland tropical forest. *Biogeochemistry* DOI 10.1007/s10533-012-9793-1.