

En este par de artículos se esboza un nuevo campo de acción para el químico biólogo, al enlazarlo con los problemas a resolver en el tema del cambio global.

Un nuevo campo de acción en la química biológica

Parte I. Generalidades sobre el cambio global*

Magdalena Oliva¹ y Felipe García-Oliva²

Abstract. (A New Professional Field in Biological Chemistry. Part I. An Overview of Global Change)

The professional activity of the Biological-Chemist or the Pharmacist relates either with the clinical biochemistry laboratory or the pharmaceutical industry and the dispensation of drugs. Nevertheless, this scientist may have a successful development in other areas. This two parts' paper has the general goal of proposing the participation of the Biological-Chemist in the research team of the Global Change. This first part corresponds to a review of the global change problem, particularly the global carbon cycle. The second part analyzes the program curricular elements needed by Biological-Chemist for his/her participation in the global change research.

Resumen

Generalmente, la actividad profesional del Químico-Biólogo o el Farmacéutico se ha relacionado con el laboratorio bioquímico clínico o con la industria farmacéutica y la dispensación de medicamentos. No obstante, este profesional tiene la formación adecuada para desarrollarse exitosamente en otras áreas. El presente artículo es el primero de dos, cuyo objetivo es analizar la importancia de la participación del químico-biólogo en estudios multidisciplinarios sobre el cambio global. En la primera parte se hace una revisión de la problemática de cambio global, con énfasis en el ciclo del carbono. En la segunda se analizan los elementos curriculares que le permitan participar en estudios multidisciplinarios del cambio global.

1. El problema del cambio global: causas del incremento de CO₂ atmosférico

El incremento en la frecuencia de catástrofes climáticas, como la presencia de ciclones muy destructivos

o sequías prolongadas, han obligado a la comunidad científica internacional a realizar trabajos a escalas continental o planetaria, para poder comprender las causas de estas anomalías climáticas. Debido a que el estudio a estas escalas es muy complejo, el Consejo Internacional de Uniones Científicas organizó en 1986 el Programa Internacional de la Geosfera-Biosfera (conocido como IGBP: International Geosphere-Biosphere Program), el cual representa un esfuerzo internacional multidisciplinario que reconoce la existencia de una fuerte interacción entre el clima, los ciclos globales de carbono y de agua, y la estructura y funcionamiento de los ecosistemas naturales (Jaramillo, 1994). Actualmente se sabe que las actividades humanas han tenido impacto en la dinámica de los procesos a nivel planetario, lo que se manifiesta en el incremento de la temperatura atmosférica y otras alteraciones climáticas y ambientales. Los cambios de la dinámica de la Biosfera inducido por las actividades humanas ha recibido el nombre de **Cambio Global**. Vitousek (1992) define al cambio global en dos contextos:

- i) En los cambios que han alterado el comportamiento de flujos atmosféricos (vientos) y oceánicos (corrientes) a escala planetaria, y
- ii) En cambios que ocurren en sitios muy localizados, pero con amplia distribución, teniendo efectos globales.

Ejemplos de cómo las actividades humanas han tenido efectos a nivel mundial son el uso de combustibles fósiles y la deforestación, ya que la concentración del CO₂ en la atmósfera se ha incrementado entre 15 y 25% en los últimos 100 años. Para fines de la década pasada, se estimó una tasa neta de emisión de $7 \times 10^{15} \text{ g C a}^{-1}$, de la cual $5 \times 10^{15} \text{ g C a}^{-1}$ es debida al uso de los combustibles fósiles (Schlesinger, 1991). A pesar de que estos datos sugieren que los combustibles fósiles son la fuente principal de incremento de CO₂ en la atmósfera, los flujos provenientes de la

¹ Departamento de Biología, Facultad de Química, UNAM. México, D.F., México.

² Departamento de Ecología de los Recursos Naturales, Instituto de Ecología, UNAM. Morelia, Michoacán, México.

* Recibido: 7 de agosto de 1997.

Aceptado: 5 de enero de 1998.

* Las unidades expresan la emisión de CO₂ en gramos de carbono por año.

respiración de la vegetación y el suelo son 24 veces mayores ($120 \times 10^{15} \text{ g C a}^{-1}$). Éstos no se incluyen en la emisión neta, porque los modelos utilizados consideran que vegetación y suelo se encuentran en equilibrio dinámico con la atmósfera (figura 1). Sin embargo, esta interacción puede ser muy importante en la emisión neta, debido a la gran capacidad de vegetación y suelo para retener C, por lo que si el equilibrio dinámico se pierde, puede aumentar considerablemente la emisión neta (figura 1). Debido a que el CO_2 y otros gases de la atmósfera (por ejemplo metano, óxido nítrico y cloro-flúor-alcanos, conocidos como gases invernadero) absorben parcialmente la radiación térmica emitida por la superficie terrestre (Crutzen, 1990), el incremento de estos gases en la atmósfera puede modificar significativamente el clima mundial. Por ejemplo, se estima que la temperatura de la atmósfera se va a incrementar en promedio entre 0.2°C y 0.5°C por década en el siguiente siglo, suponiendo las actuales tasas de emisión de gases invernadero (Houghton *et al.*, 1990).

La deforestación en los trópicos debida a la roza-tumba-quema, es responsable de una importante emisión de C a la atmósfera. Se ha estimado una tasa de emisión de C por quema de la vegetación entre 1.8 y $4.7 \times 10^{15} \text{ g C a}^{-1}$, de los cuales 90% es en forma de CO_2 (Crutzen, 1990). Además de las emisiones de CO_2 , existen otros productos que son liberados a la atmósfera durante la quema, como consecuencia de una combustión incompleta: CO , H_2 , hidrocarburos (como el metano), aldehídos, alcoholes, ácidos y otros compuestos orgánicos que contienen nitrógeno y azufre. Éstos pueden representar menos del 10% de las emisiones, pero tienen efectos muy importantes en la química de la atmósfera y por lo tanto en el clima. Por ejemplo, metano (CH_4), CO y los óxidos de nitrógeno (NO_x) son muy importantes en las reacciones fotoquímicas atmosféricas y afectan los contenidos de ozono (O_3) y OH y, por lo tanto, modifican el estado oxidante de la atmósfera.

Particularmente para Latinoamérica, Houghton *et al.* (1991b) estimaron para 1985 una emisión neta de $0.7 \times 10^{15} \text{ g C a}^{-1}$ debida a la deforestación. En esta región, las selvas tropicales son transformadas básicamente en pastizales para la ganadería. En 1988, 44% del área con bosque natural fue transformado así (Houghton *et al.*, 1991a), produciendo 42% de las emisiones totales de C (Houghton *et al.*, 1991b). Desafortunadamente, estas estimaciones están basadas en las emisiones debidas a la quema y no consi-

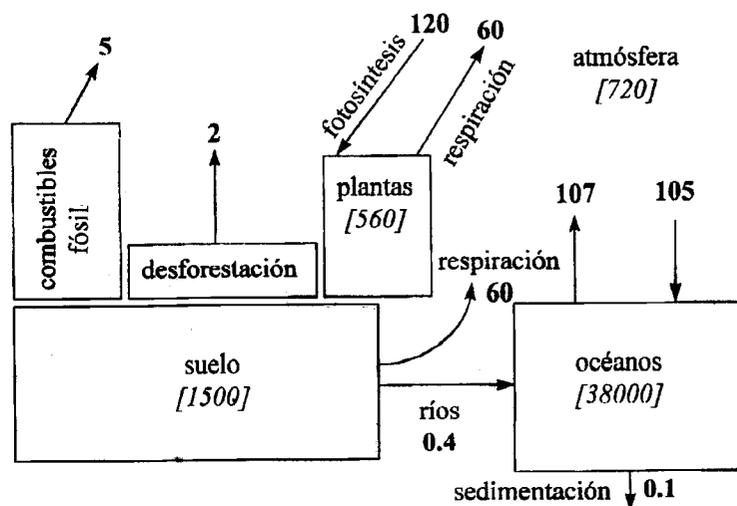


Figura 1. Ciclo global del carbono, los almacenes están expresados en $\text{g C } 10^{15}$, al igual que los flujos (Schlesinger, 1991).

deran los cambios producidos en el equilibrio dinámico entre la vegetación y, principalmente el suelo, con la atmósfera. Existen trabajos que demuestran que la transformación de la selva en pastizales reduce el contenido de C orgánico del suelo, el cual debe formar parte de las emisiones netas de C a la atmósfera (Veldkamp, 1994; García-Oliva *et al.*, 1994).

2. El ciclo del C en los ecosistemas naturales

La composición química actual de la atmósfera es el resultado, en gran medida, de los procesos biológicos a lo largo de su historia. Por ejemplo, la fotosíntesis y la respiración han cambiado la proporción del contenido de O_2 y CO_2 en la atmósfera (más de 95% de la atmósfera primitiva contenía CO_2 , reduciéndose en la actualidad a sólo 0.04%; Jaramillo, 1994). En los ecosistemas terrestres, la vía más importante del flujo de C atmosférico a la vegetación y el suelo debe ser biológica, por medio de la fotosíntesis y la descomposición, respectivamente. Este flujo involucra muchos procesos interactuantes, los cuales mantienen el equilibrio dinámico del intercambio de gases atmósfera-planta-suelo (figura 2). Como se mencionó anteriormente, la deforestación puede afectar este equilibrio dinámico de intercambio de gases, por lo que es muy importante conocer cuáles son los mecanismos que lo controlan. A continuación vamos a mencionar aquellos procesos que determinan el flujo de C en los ecosistemas terrestres (figura 2).

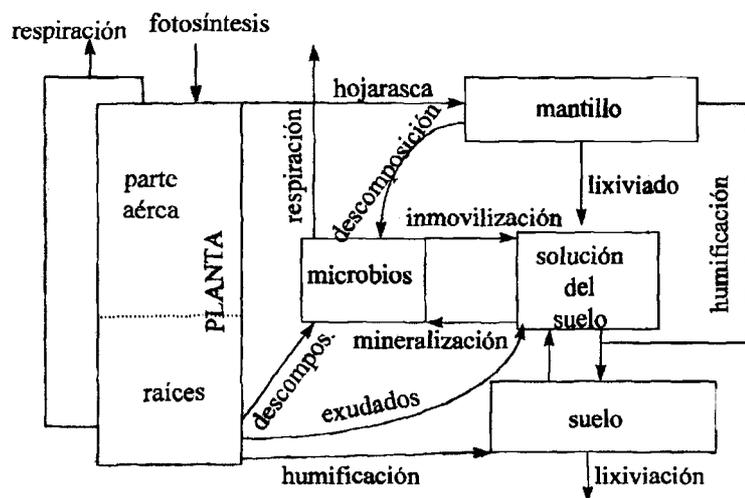


Figura 2. Principales rutas del C en un ecosistema terrestre.

La incorporación de C al ciclo biológico se da por medio de la fotosíntesis, la cual produce energía bioquímica para los procesos fisiológicos y de formación de materia biológica (biomasa) a partir de CO_2 , energía radiante y nutrimento. El CO_2 es tomado directamente de la atmósfera y su asimilación por la planta es conocida como **fotosíntesis gruesa**. Pero no todo el CO_2 asimilado es transformado a biomasa, sino que una parte es regresado a la atmósfera por medio de la respiración, para el mantenimiento de los procesos fisiológicos. A la fotosíntesis gruesa después de la respiración, se le conoce como fotosíntesis neta, que representa la cantidad neta de C que entra al ciclo biológico. La tasa neta de fotosíntesis depende de las características fisiológicas de las especies que la realizan y de la disponibilidad de los otros recursos necesarios para llevarla a cabo (*i.e.* nutrimento, radiación, agua, entre otros). Por ello, la tasa neta de fotosíntesis depende de factores inherentes tanto a las plantas (fisiología de cada especie) como a los otros componentes del ecosistema (*i.e.* suelo). De lo anterior podemos concluir que las distintas especies vegetales (composición específica) presentes en un ecosistema son uno de los mecanismos que controlan el flujo del C atmósfera-planta-suelo, ya que cada especie tiene una eficiencia fotosintética característica. La modificación de la composición específica puede afectar la eficiencia fotosintética neta del ecosistema y, por lo tanto, la cantidad de C que es incorporado al ciclo biológico.

El carbón fijado por las plantas se transforma en moléculas móviles, que se asignan a las diferentes

estructuras de la planta para satisfacer sus demandas fisiológicas y estructurales. Esta asignación va a determinar las rutas por las cuales se dará posteriormente el flujo de C al suelo. Cada especie de planta asignará más o menos C para producir biomasa en la parte aérea o en la parte subterránea. Por ejemplo, la biomasa subterránea en las selva estacional representa entre 40 y 50% de la biomasa total, mientras que en el bosque templado y la selva húmeda, la biomasa subterránea representa menos de 15% (Castellanos, 1991). Esto sugiere que cerca de la mitad del C de la vegetación se encontrará dentro del suelo en la selva estacional, por lo que los mecanismos que controlan los flujos de C en el interior del suelo van a ser más importantes en este tipo de selva que en la húmeda o en el bosque templado.

La biomasa producida por las plantas se llama productividad primaria neta (PPN) a nivel del ecosistema. La PPN puede acumularse en tejidos estructurales, como los troncos, que sirven como almacén de reservas, o en órganos con funciones fisiológicas muy específicas, tales como las hojas y las raíces finas. Ambos tipos de órganos tienen que ser sustituidos continuamente para poder mantener una alta eficiencia fisiológica. Por ejemplo, existe una relación inversa entre la edad de la hoja y su tasa neta de fotosíntesis, es decir, mientras más vieja es la hoja menos fotosíntesis realiza. La misma situación de capacidad es aplicable para las raíces finas que son las encargadas de la absorción de agua y nutrimento del suelo. La tabla 1 presenta la concentración de los principales compuestos orgánicos en hojas y raíces finas. Como se puede observar, dominan los compuestos estructurales (lignina y celulosa), los cuales tienen una estructura química más compleja que los otros compuestos. La distribución relativa de estos compuestos orgánicos depende de cada una de las especies vegetales (tabla 1) y de las condiciones de fertilidad y disponibilidad de agua. Debido a que el recambio de tejidos de las diferentes estructuras representan una inversión energética importante para la planta, éstas tienen la capacidad de poder recuperar algún nutrimento de las hojas viejas antes de su abscisión (corte). Este proceso es conocido como **retroalocación** y sólo se presenta en compuestos móviles dentro de las hojas, como algunas proteínas y carbohidratos. En bosques templados se ha estimado una retroalocación cercana a 50% para el nitrógeno y el fósforo (Aber, 1991). Su consecuencia es un uso eficiente de nutrimentos por parte de la planta y un empobrecimiento de éstos en la hojarasca, por lo

que se afecta la tasa de descomposición de ésta. Así, cuando la hoja cae del árbol, tiene una calidad química menor que cuando está viva.

La incorporación de C al suelo en los ecosistemas naturales es por dos vías principales: por el mantillo (capa superficial de material vegetal) y por la biomasa radicular. La velocidad de la descomposición de este material depende de las poblaciones microbianas del suelo y de las características del material vegetal.

Las características principales que determinan la descomposición del mantillo son:

- 1) La complejidad de las moléculas orgánicas que forman el material vegetal, que está muy relacionado con la energía necesaria que requieren las poblaciones microbianas para su descomposición;
- 2) La forma de las uniones bioquímicas que tienen estas moléculas; y
- 3) Su contenido de nutrientes.

Los compuestos más complejos, como la lignina, tienen menores tasas de descomposición comparados con las moléculas más simples, como la celulosa y otros carbohidratos sencillos. Debido a lo anterior, los compuestos solubles (*i.e.* proteínas, carbohidratos sencillos) van a ser los primeros en ser liberados del material vegetal, seguidos por los compuestos menos complejos (*i.e.* celulosa) y al final por los compuestos más complejos (lignina, figura 3a). Por lo tanto, la relación nutriente a lignina puede ser un buen índice para conocer la susceptibilidad de descomposición del material (Aber, 1991). La composición química de la hojarasca es otro de los mecanismos que controlan el flujo del C atmósfera-planta-suelo y depende de la composición específica de la vegetación.

Una parte importante del ciclo del C, es la biodegradación de polímeros de origen vegetal por medio de las poblaciones microbianas. Las plantas son la principal fuente de C orgánico en el suelo y los microorganismos son los principales responsables de la degradación de polímeros estructurales.

El resultado de la actividad microbiana es una transformación de C, el cual puede ser:

- i) Reintroducción a la atmósfera como CO₂, resultado de la respiración microbiana;
- ii) Formación de compuestos orgánicos más sencillos, fácilmente aprovechables por otras poblaciones microbianas;

Tabla 1. Porcentaje de la concentración de los principales compuestos orgánicos en hojas y raíces finas (Aber & Melillo, 1991; Vitousek *et al.*, 1994).

Especies	Azúcares y almidón	Otros compuestos solubles	Celulosa	Lignina
HOJAS	7.2	37.6	43.1	12.1
Maple	5.7	27.1	44.7	22.5
Pino blanco	33.0		42.0	25.0
Leguminosa				
RAÍCES FINAS	3.9	14.6	47.7	33.8
Maple	5.2	20.0	49.5	25.3
Pino blanco				

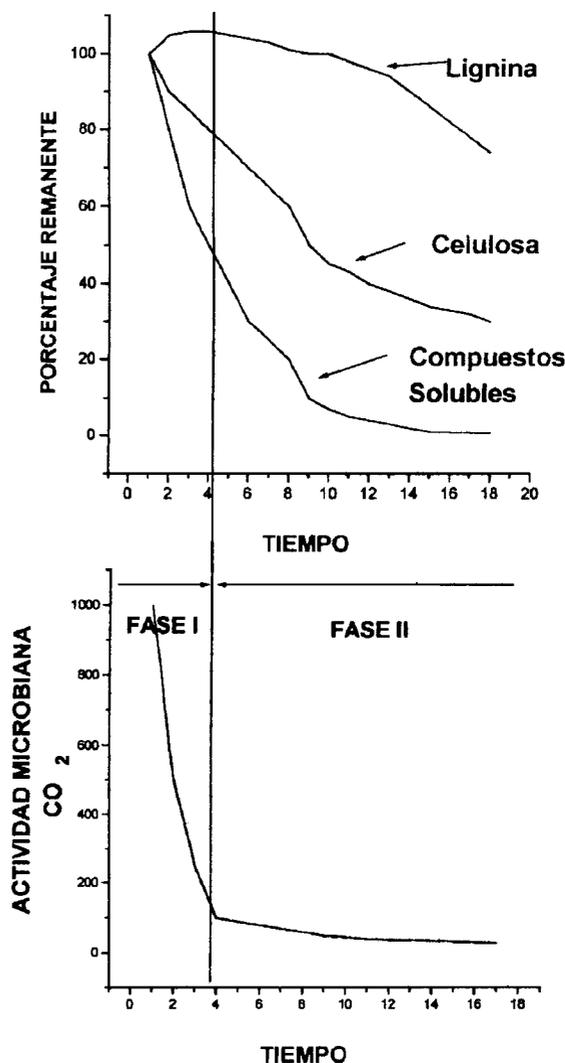


Figura 3. a) Descomposición de los principales compuestos orgánicos vegetales y, b) actividad microbiana estimada a partir de la producción de CO₂.

iii) Producción de biomasa y compuestos microbianos, tales como enzimas; y

iv) Formación de material húmico estable por medio de uniones con compuestos inorgánicos del suelo. Algunos de los polímeros reciclados mediante la degradación microbiana en el suelo son: celulosa, hemicelulosa y lignina.

La actividad microbiana está regulada por la disponibilidad de nutrimento y las estructuras de los polímeros vegetales. Existe una relación directa entre la tasa de actividad microbiana y la presencia de compuestos fácilmente degradables. Cuando el material llega al suelo, primero van a ser descompuestas las formas más sencillas (*i.e.* carbohidratos, figura 3a) aumentando la actividad microbiana (fase I, figura 3b) y posteriormente serán degradados los compuestos más complejos con una menor velocidad y actividad microbiana (fase II, figura 3b). Esto sugiere que la entrada de C nuevo al mantillo y al suelo es muy importante para mantener activas a las poblaciones microbianas. Esta incorporación de C nuevo es por medio de la vegetación, por lo que la productividad y la fenología son otros de los mecanismos que controlan el flujo del C atmósfera-planta-suelo.

Los microorganismos juegan un papel muy importante en el flujo de C de la vegetación al suelo (figura 2), pero no todos ellos tienen la capacidad de descomponer todas las moléculas, ya que existe una especialización a nivel de especie. Principalmente, juegan un papel importante dos reinos: *Fungi* (hongos) y *Monera* (bacterias). Por ello, la diversidad de especies es enorme y desgraciadamente se han descrito formalmente muy pocas. Por ejemplo, se estima que existen por lo menos 1.5 millones de especies de hongos, de las cuales sólo se ha descrito 4% y se calculan de 2 a 3 millones las especies de bacterias, de las cuales sólo se conoce 0.2% (Hawksworth, 1993). La celulosa es descompuesta por varias especies de hongos de los géneros *Aspergillus*, *Tusarium*, *Phoma* y *Trichoderma*, y especies de bacterias como *Cytophaga*, *Polyangium*, *Cellulomonas*, *Streotomyus* y *Nocardia*. Varias especies de hongos del género *Bacillus* y bacterias del género *Actinomycetos* degradan hemicelulosa, como son las xilanas, mananas y galactanas. La degradación de la lignina es llevado a cabo básicamente por hongos (*Basidiomycetes*) y algunas bacterias como *Artkrobactor*, *Pseudomonas* y *Flavobacterium*. El dominio de algunos de los grupos microbianos tiene implicaciones en el ciclo del C: los hongos incorporan más C al suelo que las bacterias, por lo que si dominan las bacterias, mucho del C utilizado va a

regresar a la atmósfera por medio de la respiración. De lo anterior se puede concluir que la composición específica de los microorganismos es otro mecanismo que controla el flujo del C atmósfera-planta-suelo y éstos son muy susceptibles a cambios ambientales, tales como las transformaciones por manejo.

El suelo representa el almacén de C más importante en los ecosistemas terrestres (figura 1). Una vez que se descompone el material vegetal, puede pasar a las distintas formas del carbono del suelo (Tate, 1992). El carbono del suelo está presente en las siguientes fracciones (Tate, 1992; Stevenson, 1994):

- Fracción ligera: que a su vez esta compuesta por el material orgánico particulado (MOP) y la fracción no-húmica del C.
- La biomasa microbiana (BM)
- Fracción húmica del C.

Las primeras dos fracciones del suelo son formas lábiles o "activas" y en ellas se encuentra la mayor concentración del nutrimento que se recicla dentro del sistema. La tercera contiene formas desde lábiles hasta recalcitrantes, dependiendo de su distribución dentro del suelo y de sus características químicas. Esta clasificación del C del suelo, está basada en la susceptibilidad a la descomposición microbiana. Las diferentes proporciones en cada una de las fracciones permite entender la naturaleza de la dinámica del C. La importancia de las formas lábiles o activas radica en que son una fuente real de nutrimento para el crecimiento de las plantas y las formas estables funcionan como reservas de nutrimento y son importantes para el balance de éste y del carbono a largo plazo (Stevenson, 1994). El mayor porcentaje del C del suelo se encuentra en la fracciones húmicas, pero las fracciones activas son las encargadas de los flujos de C dentro del suelo.

La capacidad de estabilización del C en el suelo depende directamente de la estructura física de éste y por lo tanto, es otro factor que controla el flujo de C atmósfera-planta-suelo. Recientemente se ha desarrollado la teoría sobre la importancia que tienen los agregados del suelo en favorecer esta estabilización. Los agregados estables del suelo están formados por la unión de arcillas, compuestos orgánicos y metales polivalentes. La presencia de estos agregados reduce la tasa de descomposición de las formas lábiles, protege a las poblaciones microbianas de ser consumidas por los depredadores y reduce la posibilidad de que compuestos no-húmicos sean lixivia-

dos por el agua en el suelo (Elliott, 1986). Estos efectos en las formas del C se deben básicamente a la protección física que proporcionan los agregados. Debido a lo anterior, los macroagregados (mayores a 250 μm) presentan mayor cantidad de C, biomasa microbiana, N y P que los microagregados (menores a 250 μm ; Tisdall, 1982a; Elliott, 1986; Gupta, 1988). Por ello, la naturaleza, composición y susceptibilidad a la descomposición de la materia orgánica asociada a los macro y microagregados es diferente. El C asociado a los macroagregados es menos humificado, mientras que el asociado a los microagregados lo es más.

Tisdall y Oades (1982b) mencionan que la estabilidad de agregados en varios suelos depende del material orgánico y los clasificaron en tres tipos de acuerdo con sus agentes cementantes:

- 1) Transitorios, principalmente polisacáridos de origen microbiano;
- 2) Temporales, raíces e hifas de hongos; y
- 3) Persistentes, componentes aromáticos resistentes asociados a cationes metálicos polivalentes.

Las raíces y las hifas de los hongos estabilizan los macroagregados, por lo que están controlados por el manejo del suelo (*i.e.* rotación de cultivos, labranza), mientras que los microagregados dependen de la presencia de agentes cementantes orgánicos y éstos dependen, a su vez, de las características del suelo, independientemente del manejo al cual están sujetos. Sin embargo, transformaciones drásticas (como la roza-tumba-quema) reducen la estabilidad de los agregados del suelo (Lal, 1987) e inclusive pueden afectar a los microagregados. La pérdida de los mecanismos estabilizadores de C en el suelo, trae como consecuencia un aumento en las emisiones de CO_2 a la atmósfera o de las salidas de C disuelto por medio de la lixiviación. Estos cambios no solamente disminuyen la cantidad de C en el suelo, sino que pueden reducir la capacidad de estabilización de C en el mismo y por lo tanto, romper el equilibrio dinámico con la atmósfera.

De todo lo anterior, es evidente que los mecanismos que mantienen el equilibrio dinámico del C de la atmósfera con la vegetación y el suelo son muy complejos. Aquí radica la importancia de conocer los más importantes, para poder predecir los cambios de concentración de CO_2 atmosférico por transformaciones de los ecosistemas naturales y optar por el diseño de un manejo alternativo, que permita recuperar el equilibrio dinámico por un

lado y reducir las concentraciones de C atmosférico. Debido a la complejidad de estos procesos es indispensable que sean abordados por grupos interdisciplinarios.

3. Posibilidades de reducción de CO_2 atmosférico: secuestro del C por la vegetación y el suelo

El panorama actual de incremento de CO_2 atmosférico y la tendencia a que pueda aumentar más la tasa de emisión neta es desalentador. Sin embargo, afortunadamente es posible reducir dichas concentraciones de la atmósfera por medio del ciclo biológico conocido como “**secuestro de carbono**”. El único proceso reconocido actualmente para secuestrar C atmosférico es por medio de la reforestación, donde el suelo juega un papel muy importante, por su capacidad de “secuestrar” al carbono (Post, 1990; Johnson, 1992). Por ejemplo, Houghton *et al.* (1993) han estimado que el trópico tiene una capacidad potencial de secuestro de C entre 160 y 170 $\times 10^{15}$ g de carbono, que correspondería a la cantidad de C acumulada en la atmósfera desde el inicio de la revolución industrial o el equivalente a cerca de 25 años de emisión de C por uso de combustibles fósiles con las tasas actuales. Para que la reforestación sea eficiente en el secuestro de C, es necesario tener un conocimiento muy detallado de los mecanismos que controlan los flujos de C (ver sección 2), así como su relación con el flujo de energía, agua y nutrimento en cada uno de los ecosistemas terrestres. Recientemente, se ha reconocido en las zonas tropicales que la reforestación con monocultivos de especies exóticas (*i.e.* eucaliptos) no ha sido exitosa, ya que se requieren especies adaptadas a las condiciones de disponibilidad de agua y que mantengan la fertilidad del suelo (Binkley, 1992). Desafortunadamente, existen muy pocos trabajos formales sobre restauración del ecosistema. Éste es uno de los retos más importantes de la actual generación, no sólo para resolver los problemas locales ambientales y de producción de alimentos, sino porque tienen implicaciones a nivel global.

Agradecimientos

Los autores agradecemos los comentarios y sugerencias al manuscrito de Sonia A. Álvarez y de dos revisores anónimos. Este artículo ha sido posible por el apoyo económico de DGAPA-UNAM (proyecto IN204495). ■

Bibliografía

- Aber, J.D. and J.M. Melillo, *Terrestrial Ecosystems*, Saunders College Pub., San Francisco, 1991, 429 p.
- Binkley, D., K.A. Dunkin, D. DeBell and M.G. Ryan, Production and nutrient cycling in mixed plantations of Eucalyptus and Albizia in Hawaii, *Forest Science*, **38**, 393-408, 1992.
- Castellanos, J., J.M. Maass and J. Kummerow, Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico, *Plant and Soil*, **131**, 225-228, 1991.
- Crutzen, P.J. and M.O. Andreae, Biomass burning in the tropics: impact on atmospheric chemistry and biogeochemical cycles, *Science*, **250**, 1669-1678, 1990.
- Elliott, E.T., Aggregate structure and C, N & P in native and cultivated soils, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **50**, 627-633, 1986.
- García-Oliva, F., I. Casar, J.M. Maass and P. Morales, Forest-to-pasture conversion influences on soil organic carbon dynamic in a tropical deciduous forest, *Oecologia*, **99**, 392-396, 1994.
- Gupta, V.V.S.R. and J.J. Germida, Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation, *Soil Biol. Biochem.*, **20**, 777-786, 1988.
- Hawksworth, D.L. and J.M. Ritchie, *Biodiversity and biosystematic properties: microorganisms and invertebrates*, CAB International, United Kingdom, 120 p., 1993.
- Houghton, J.T., G.J. Jenkins and J.J. Ephraums. *Climate Change. The IPCC Scientific assessment*, Cambridge University Press, New York, 1990.
- Houghton R.A., D.S. Lefkowitz and D.L. Skole, Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985. I. Progressive loss of forest, *Forest Ecology and Management*, **38**, 143-172, 1991a.
- Houghton R.A., D.L. Skole and D.S. Lefkowitz. Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985. II. Net release of CO₂ to the atmosphere, *Forest Ecology and Management* **38**, 173-199, 1991b.
- Houghton, R.A., J.D. Unruh and P.A. Lefebvre, Current land cover in the tropics and its potential for sequestering carbon, *Global Biogeochemical Cycles*, **7**, 305-320, 1993.
- Jaramillo, V.J., El cambio global: interacciones de la biota y la atmósfera, *Ciencias*, **35**, 4-14, 1994.
- Johnson, D.W., Effects of forest management on soil carbon storage, in: *Natural Sink of CO₂*, J. Wisniewski and A.E. Lugo (eds.), Palmas de Mar, Puerto Rico, Kluwer Academic Publishers, p. 83-120, 1992.
- Lal, R. *Tropical Ecology and Physical Edaphology*, John and Wiley Sons, 1987.
- Post, W.M., J. Pastor, A.W. King and W.R. Emanuel, Aspects of the interaction between vegetation and soil under global change, in: *Natural Sink of CO₂*, J. Wisniewski and A.E. Lugo (eds.), Palmas de Mar, Puerto Rico, Kluwer Academic Publishers, p. 345-363, 1990.
- Schlesinger, W.H., *Biogeochemistry. An analysis of Global Change*. Academic Press, New York, 1991, 441 pages.
- Stevenson, F.J. *Humus Chemistry. Genesis, Composition and Reactions*, second edition, John Wiley & Sons, New York, 1994, 496 pages.
- Tate III, R.L., *Soil Organic Matter. Biological and Ecological Effects*, Krieger Publishing Co. Malabar, Florida, 1992, 291 pages.
- Tisdall, J. M. and J.M. Oades, Organic matter and water-stable aggregates in soils, *J. Soil Sci.*, **33**, 141-163, 1982a.
- Tisdall, J.M. and J.M. Oades, Organic matter and water-stable aggregates in a red-brown earth, *Aust. J. Soil Res.*, **18**, 423-433, 1982b.
- Veldkamp, E. "Organic carbon turnover in three tropical soil under pasture after deforestation, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **58**, 175-180, 1994.
- Vitousek, P.M. Global environmental change: An introduction, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **23**, 1-14.
- Vitousek, P.M., D.R. Turner, W.J. Parton and R.L. Sanford, Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: patterns, mechanisms and models, *Ecology*, **75**, 418-429, 1994.