UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Departamento de Edafología y Química Agrícola

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES AGROBIOLÓGICAS DE GALICIA

Consejo Superior de Investigaciones Científicas

Forestación de tierras agrícolas: modificación de las actividades enzimáticas del suelo

Félix Zorita Hernández

Tesis Doctoral 2014

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

AUTORIZACIÓN

Dra. Carmen Trasar Cepeda

Investigador Científico del Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Dr. Fernando Gil Sotres

Catedrático (jubilado) de Edafología y Química Agrícola de la Universidad de Santiago de Compostela.

Dra. M. del Carmen Leirós de la Peña

Catedrático de Edafología y Química Agrícola de la Universidad de Santiago de Compostela.

Como Directores de la Tesis Doctoral titulada:

«Forestación de tierras agrícolas: modificación de las actividades enzimáticas del suelo».
Presentada por **D. Félix Zorita Hernández**, alumno del Programa de Doctorado en Medio Ambiente y Recursos Naturales (D1151, R.D. 1393/2007).

Autorizan la presentación de la tesis indicada, considerando que reúne los requisitos exigidos en el artículo 34 del Reglamento de Estudios de Doctorado, y que como Directores de la misma no incurre en las causas de abstención establecidas en la ley 30/1992.

Fdo. Fdo.

Carmen Trasar Cepeda Fernando Gil Sotres

Fdo.

M. Carmen Leirós de la Peña

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo ha sido larga y dura y ha estado plagada de retos. Pero también ha supuesto una experiencia única, apasionante y enriquecedora que me ha enseñado muchas y muy valiosas lecciones, tanto en el campo de la ciencia como a nivel personal.

Para llevar a cabo esta Tesis Doctoral he contado con la ayuda de numerosas personas a las que quiero expresar mi más profundo agradecimiento.

A mis directores de Tesis: la Dra. Carmen Trasar Cepeda, el Dr. Fernando Gil Sotres y la Dra. M. Carmen Leirós de la Peña, por haber dirigido este trabajo y por haberme dado la oportunidad de formar parte de un proyecto de investigación. Asimismo, quiero dar las gracias al Ministerio de Ciencia e Innovación del Gobierno de España por la financiación recibida.

A mis compañeras de laboratorio: Ana, Diana y especialmente a Elena, por su constante ayuda, apoyo y por su eterna paciencia. También quiero dar las gracias a Lupa y a Yoli por su ayuda en los análisis experimentales, y a mis compañeros de edafología de la facultad de farmacia, por haber hecho los largos días de análisis mucho más llevaderos.

A toda la gente del departamento de bioquímica del suelo del IIAG, especialmente a mis amigas y compañeras: María T., Maribel, Vanessa, Cristina, María G., Ana, Alba, y a mis amigos Martín, Fran y Jonay, porque durante todo este tiempo me han hecho sentir como en casa, a pesar de estar lejos de ella, y por haber estado siempre a mi lado, para reírnos en los momentos malos y para celebrar los momentos buenos.

A Fina, por haber tenido siempre palabras amables y cariñosas cada día.

A Charo Heras, investigadora del CIEMAT, por sus siempre buenos y constructivos consejos y por haberme invitado a adentrarme en el apasionante mundo de la investigación.

A toda mi familia, especialmente a mis padres y a mi hermana, porque me hicieron ver que el esfuerzo y el sacrificio merecen la pena, porque siempre confiaron en mí, nunca dejaron de apoyarme, y no me permitieron bajar los brazos cuando las cosas se ponían difíciles.

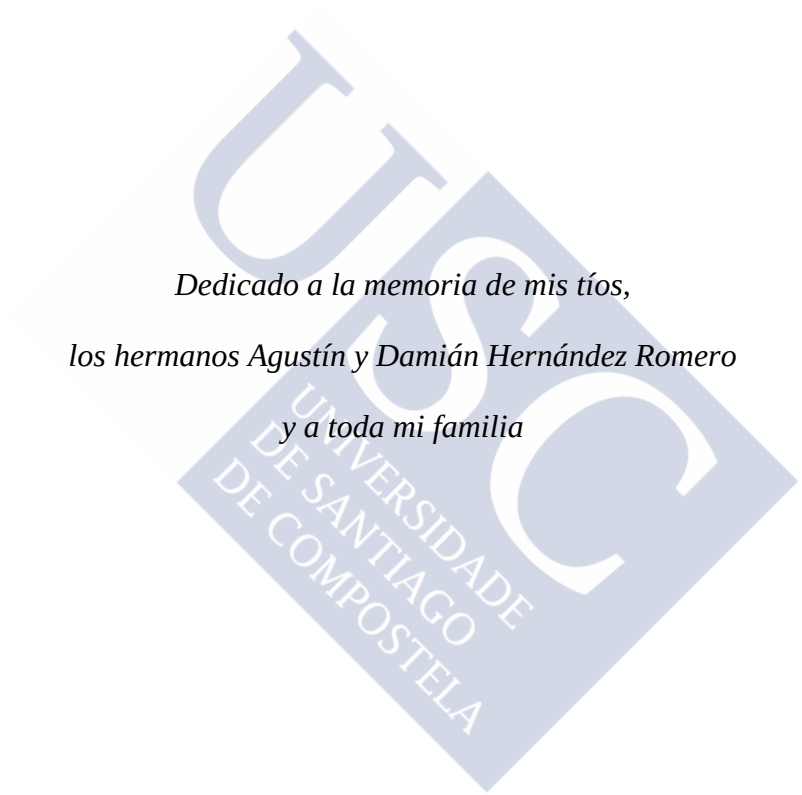
Por último quiero darle las gracias a mi mujer, London, porque me dio la fuerza, el valor, el coraje y la paciencia necesarias para seguir siempre adelante, demostrándome cada día que no importa el tamaño de las piedras que nos encontremos por el camino, porque la fe mueve montañas.

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

Dedicado a la memoria de mis tíos,

los hermanos Agustín y Damián Hernández Romero

y a toda mi familia



USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN 3

1.1 CAMBIO CLIMÁTICO 3

1.1.1 Bosques y cambio climático 5

1.1.2 Deforestación de zonas forestadas y cambio de uso del suelo 7

1.1.3 Forestación de terrenos agrícolas 9

1.1.4 Protocolo de Kyoto y forestación 12

1.2 MODIFICACIONES EN LOS *STOCKS* DE CARBONO EDÁFICO DEBIDO AL CAMBIO DE USO DEL SUELO 13

1.2.1 Materia orgánica edáfica y su acumulación 13

1.2.2 Cambios en la materia orgánica tras el cambio de uso del suelo 16

1.2.3 Forestación: efectividad en su papel como secuestrador de carbono 18

1.3 ACTIVIDADES ENZIMÁTICAS COMO INDICADORAS DEL CAMBIO EN LA DINÁMICA DE LA MATERIA ORGÁNICA TRAS LA FORESTACIÓN 21

1.3.1 Actividades enzimáticas en suelos bajo diferentes usos y en suelos forestales 28

1.3.1.1 Actividades enzimáticas en suelos forestados 32

1.4 JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS 34

2. MATERIAL 39

2.1 SUELOS 39

2.1.1 Suelos empleados para el estudio general de los suelos forestados 39

2.1.2 Suelos empleados para el estudio de la influencia de la forestación en el perfil del suelo y para el estudio de la variación estacional de las propiedades de los suelos forestados 42

2.2 TOMA DE MUESTRAS 44

2.2.1 Toma de muestras para el estudio general de los suelos forestados 44

2.2.2 Toma de muestras para el estudio de la influencia de la forestación en el perfil del suelo 47

2.2.3 Toma de muestras para el estudio de la variación estacional de las propiedades de los suelos forestados 49

3. MÉTODOS ANALÍTICOS 57

3.1 DETERMINACIÓN DE LAS PROPIEDADES GENERALES DE LOS SUELOS 57

3.1.1 Humedad 57

3.1.2 Carbono total 57

3.1.3 Nitrógeno total 57

3.1.4 pH en agua y en KCl 57

3.1.5 Densidad aparente ... 58
3.1.6 Óxidos de hierro y aluminio extraíbles con oxálico-oxalato ... 58
3.1.7 Fósforo inorgánico extraíble con bicarbonato sódico ... 58
3.1.8 Análisis granulométrico ... 59
3.2 DETERMINACIÓN DE LAS ACTIVIDADES ENZIMÁTICAS DE LOS SUELOS ... 59
3.2.1 Actividad proteasa-caseína ... 60
3.2.2 Actividad proteasa-BAA ... 60
3.2.3 Actividad ureasa ... 61
3.2.4 Actividad CM-celulasa ... 61
3.2.5 Actividad β-glucosidasa ... 62
3.2.6 Actividad invertasa ... 63
3.2.7 Actividad fosfodiesterasa ... 63
3.2.8 Actividad fosfomonoesterasa ... 64
3.2.9 Actividad arilsulfatasa ... 64
3.2.10 Actividad deshidrogenasa ... 65
3.2.11 Actividad catalasa ... 65
4. ESTUDIO GENERAL DE LOS SUELOS FORESTADOS ... 69
4.1 RESULTADOS ... 69
4.1.1 Propiedades generales de los suelos de cultivo y de los forestados ... 70
4.1.1.1 Carbono total ... 70
4.1.1.2 Nitrógeno total ... 72
4.1.1.3 pH en agua ... 74
4.1.1.4 pH en KCl ... 76
4.1.1.5 Densidad aparente ... 77
4.1.1.6 Óxidos de hierro extraíbles con oxálico-oxalato ... 79
4.1.1.7 Óxidos de aluminio extraíbles con oxálico-oxalato ... 81
4.1.1.8 Fósforo inorgánico extraíble con bicarbonato sódico ... 84
4.1.1.9 Análisis granulométrico ... 87
4.1.2 Actividades enzimáticas de los suelos de cultivo y de los forestados ... 89
4.1.2.1 Actividad proteasa-caseína ... 90
4.1.2.2 Actividad proteasa-BAA ... 93
4.1.2.3 Actividad ureasa ... 94
4.1.2.4 Actividad CM-celulasa ... 96
4.1.2.5 Actividad β-glucosidasa ... 98
4.1.2.6 Actividad invertasa ... 99
4.1.2.7 Actividad fosfodiesterasa ... 101
4.1.2.8 Actividad fosfomonoesterasa ... 103
4.1.2.9 Actividad arilsulfatasa ... 104
4.1.2.10 Actividad deshidrogenasa ... 106

4.1.2.11 Actividad catalasa ... 108

4.2 DISCUSIÓN ... 110

4.2.1 Influencia de los factores de sitio sobre las propiedades de los suelos forestados ... 112

4.2.1.1 Posición topográfica del suelo ... 112

4.2.1.2 Especie forestal empleada en la forestación ... 120

4.2.1.3 Manejo de la forestación ... 127

4.2.1.4 Edad de la forestación ... 132

4.2.2 Influencia de las características físicas y químicas de los suelos de cultivo de origen sobre las propiedades de los suelos forestados ... 138

4.2.2.1 Carbono y nitrógeno totales ... 139

4.2.2.2 Densidad aparente ... 149

4.2.2.3 pH en KCl ... 153

4.2.2.4 Fósforo inorgánico extraíble con bicarbonato sódico ... 158

4.2.2.5 Textura ... 162

4.3 SÍNTESIS ... 167

5. ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DE LA FORESTACIÓN EN EL PERFIL DEL SUELO ... 171

5.1 RESULTADOS ... 172

5.1.1 Biomasa vegetal en las parcelas estudiadas ... 172

5.1.2 Variación de las propiedades generales con la profundidad ... 175

5.1.2.1 Carbono total ... 175

5.1.2.2 Nitrógeno total ... 176

5.1.2.3 Relación C/N ... 178

5.1.2.4 Densidad aparente ... 179

5.1.2.5 pH en agua y en KCl ... 180

5.1.2.6 Análisis granulométrico ... 182

5.1.3 Variación de las actividades enzimáticas con la profundidad ... 183

5.1.3.1 Actividad proteasa-caseína ... 184

5.1.3.2 Actividad proteasa-BAA ... 186

5.1.3.3 Actividad ureasa ... 188

5.1.3.4 Actividad CM-celulasa ... 189

5.1.3.5 Actividad β-glucosidasa ... 191

5.1.3.6 Actividad invertasa ... 193

5.1.3.7 Actividad fosfodiesterasa ... 195

5.1.3.8 Actividad fosfomonoesterasa ... 197

5.1.3.9 Actividad arilsulfatasa ... 199

5.1.3.10 Actividad deshidrogenasa ... 201

5.1.3.11 Actividad catalasa ... 203

5.2 DISCUSIÓN 205
5.2.1 Variación de las propiedades generales 210
5.2.1.1 Carbono y nitrógeno totales 210
5.2.1.2 Relación C/N 214
5.2.1.3 Densidad aparente 217
5.2.1.4 pH en agua y en KCl 218
5.2.2 Variación de las actividades enzimáticas 222
5.3 SÍNTESIS 238

6. ESTUDIO DE LA VARIACIÓN ESTACIONAL DE LAS PROPIEDADES DE LOS SUELOS FORESTADOS 241

6.1 RESULTADOS 241
6.1.1 Variación estacional de las propiedades generales 243
6.1.1.1 Carbono total 243
6.1.1.2 Nitrógeno total 246
6.1.1.3 pH en agua 248
6.1.1.4 pH en KCl 250
6.1.2 Variación estacional de las actividades enzimáticas 252
6.1.2.1 Actividad proteasa-caseína 252
6.1.2.2 Actividad proteasa-BAA 255
6.1.2.3 Actividad ureasa 257
6.1.2.4 Actividad CM-celulasa 260
6.1.2.5 Actividad β-glucosidasa 262
6.1.2.6 Actividad invertasa 264
6.1.2.7 Actividad fosfodiesterasa 267
6.1.2.8 Actividad fosfomonoesterasa 269
6.1.2.9 Actividad arilsulfatasa 272
6.1.2.10 Actividad deshidrogenasa 274
6.1.2.11 Actividad catalasa 277
6.2 DISCUSIÓN 280
6.2.1 Propiedades generales 281
6.2.1.1 Carbono y nitrógeno totales 281
6.2.1.2 pH en agua y en KCl 282
6.2.2 Actividades enzimáticas 284
6.3 SÍNTESIS 297

7. SÍNTESIS GLOBAL 301

8. CONCLUSIONES 317

9. BIBLIOGRAFÍA 323

INTRODUCCIÓN

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

1. INTRODUCCIÓN

1.1 CAMBIO CLIMÁTICO

Desde tiempos remotos el ser humano ha utilizado los recursos naturales de los que disponía, influyendo sobre el medio natural y su entorno. El impacto que los humanos causaban sobre el medio ambiente hace varios milenios era muy pequeño. Sin embargo, éste ha ido aumentando con el paso del tiempo, hasta que comenzó a ser claramente detectable a partir de la Revolución Industrial decimonónica. Este momento de la historia supuso un punto de inflexión en la relación del ser humano con el medio natural, a partir del cual los impactos sobre el entorno fueron cada vez más agresivos. Con el transcurso del tiempo, la extracción y transformación de los recursos naturales, junto con la producción de residuos, han sido cada vez mayores (Karl y Trenberth, 2003), aumentando exponencialmente hasta nuestros días, provocando lo que se denomina "cambio climático". Según el Panel Intergubernamental para el Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés), se entiende como cambio climático la modificación en el clima atribuida directa o indirectamente a la actividad humana, que altera la composición de la atmósfera y que se suma a la variabilidad natural del clima, observada durante periodos comparables (IPCC, 2001).

Debido a la acción humana, en los últimos 50 años el medio ambiente global ha cambiado drásticamente. El calentamiento global, la deposición del nitrógeno atmosférico, el incremento de la concentración de CO_2 y el aumento de la incidencia de la radiación ultravioleta están amenazando los ecosistemas terrestres. Los efectos del calentamiento global son tan complejos y de tan profunda incidencia que han ganado protagonismo, logrando cada vez mayor relevancia en la sociedad actual (Shaver *et al.*, 2000). A día de hoy ya son perceptibles los cambios ocurridos en los sistemas físicos y biológicos de todos los continentes y de la mayoría de los océanos. Casi la totalidad de estos cambios van en la dirección esperada teniendo en cuenta el aumento global de la temperatura del planeta (Rosenzweig *et al.*, 2008). Para el futuro hay gran incertidumbre, pero las estimaciones más fiables de incremento de temperaturas según el IPCC (2007) son las siguientes: se espera un incremento de entre 1,8 y 4 ºC para el final del siglo XXI (alrededor de los años 2090-2099), en comparación con el final del siglo XX (en torno a los años 1980-1999), dependiendo del escenario que se hubiera utilizado para elaborar los modelos climáticos.

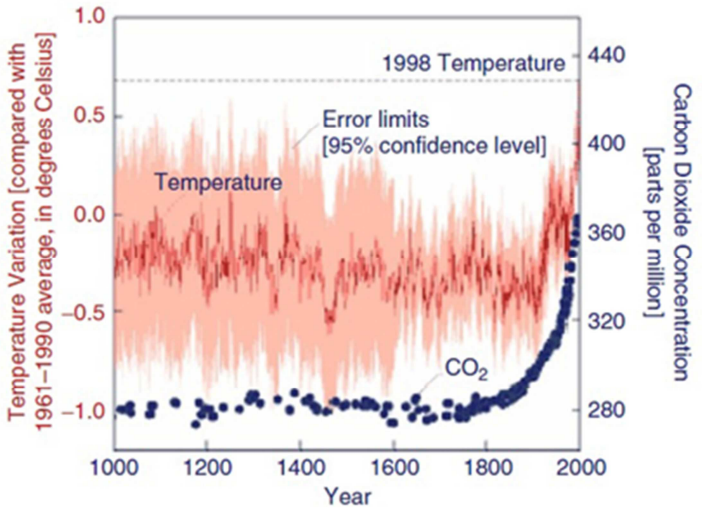


Figura 1.1. Temperatura media de la Tierra (ºC) y concentración atmosférica de CO_2 (ppm) durante los últimos 1000 años. Tomado de Tuckett (2009).

Una de las mayores preocupaciones relacionadas con el cambio climático es la elevada concentración de gases de efecto invernadero que existe actualmente en la atmósfera. Estos gases son los causantes de que la radiación incidente, proveniente del sol, quede retenida dentro de los límites de la atmósfera al ser reflejada por la corteza terrestre y los océanos, lo cual hace que la temperatura media de la superficie del planeta sea de unos 14 ºC (IPCC, 2001). A pesar de que el efecto invernadero es un fenómeno natural, la mayor parte de los gases que lo provocan (CO_2, CH_4, N_2O, etc.) son de origen antropogénico y a ellos se les atribuye el incremento de la temperatura superficial terrestre observado desde la mitad del siglo pasado (IPCC, 2007). De hecho, desde la Primera Revolución Industrial la concentración de CO_2 ha aumentado desde las 280 ppm hasta las 380 ppm actuales (Figura 1.1). Esta concentración es superior a las 350 ppm, la cual se estima que es crítica para preservar la vida en el planeta tal y como se conoce actualmente (Hansen *et al.*, 2008). Por su parte, la concentración de CH_4 se ha visto incrementada durante este mismo periodo en un 150 %, pasando de 0,72 ppm hasta las 1,77 ppm actuales. Así, según el IPCC (2001), el aumento de la concentración en la atmósfera de gases de efecto invernadero sufrido en las últimas décadas (especialmente de CO_2), es uno de los principales responsables del aumento de la temperatura terrestre (Figura 1.1).

Paralelamente a estos incrementos, la temperatura media de la Tierra ha aumentado en torno a 0,3 ºC (Figura 1.1) (Tuckett, 2009), el nivel del mar ha ascendido de 15,2 a 22,9 cm y la cubierta helada del ártico ha disminuido a un ritmo del 2,7 % por década durante el siglo XX (Lal, 2009). Todos los cambios que están aconteciendo en la actualidad en el planeta están

provocando un cambio global nunca antes conocido (Meyer y Turner II, 1992). La transformación de la Tierra por parte del ser humano ha alcanzado una escala mundial, no tiene precedentes en su magnitud ni tasa, e implica cada vez más impactos importantes en los sistemas biogeoquímicos que mantienen la biosfera.

1.1.1 Bosques y cambio climático

A pesar de los cambios inducidos por el ser humano en el medio natural, en la Tierra existen ecosistemas capaces de regular el clima y de influir de manera determinante sobre los ciclos de numerosos bioelementos, ayudando de ese modo a mantener el equilibrio homeostático del planeta (Lovelock, 2009). Los bosques suponen un uso del suelo de vital importancia en todo el mundo y son fundamentales para la salud social, económica y ecológica del planeta. El papel crucial de los bosques en el sostenimiento del equilibrio ecológico de la Tierra es bien conocido. Sin embargo, en ocasiones la definición de este término no está clara, por lo que conviene aclararlo. Según la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO, por sus siglas en inglés) (FAO, 2000), los bosques incluyen tanto los ecosistemas naturales dominados por especies arbóreas como las plantaciones forestales, es decir, incluye tanto bosques utilizados para la producción, protección o conservación, como las superficies forestales localizadas en antiguas tierras de cultivo. Los bosques son áreas en las que las copas de los árboles cubren más del 10 % de la superficie y cuya extensión es superior a 0,5 hectáreas.

Según la FAO (2009), en el año 2005 los bosques cubrían 3.952.925.000 ha de la Tierra, lo cual supone un 30 % de la superficie total del planeta. Estos ecosistemas producen una gran proporción del oxígeno terrestre y secuestran una parte sustancial de su carbono, llegando a absorber alrededor de 0,7± 1,0 Gt de carbono al año (Watson *et al.*, 2000). Asimismo, los bosques contienen aproximadamente el 60 % del carbono de la vegetación terrestre (Van Kooten *et al.*, 1992; Adams *et al.*, 1993) y, a pesar de que una parte del carbono fijado regresa a la atmósfera por medio de la respiración autótrofa y heterótrofa, otra parte es almacenada en la biomasa vegetal, tanto aérea como subsuperficial, en los restos vegetales depositados sobre la superficie del suelo (*litter*) y en el suelo. De este modo, los bosques juegan un papel fundamental en el ciclo global del carbono y en el mantenimiento del clima. Además de este papel ecológico, son grandes refugios de biodiversidad a nivel mundial, proporcionando hábitats para un gran número de plantas, animales y organismos terrestres. También regulan el ciclo hidrológico y el microclima del lugar en el que se encuentran, previenen la erosión del

suelo y son proveedores de recursos naturales, ya que suministran materiales para la construcción y carburantes. Así, debido a los numerosos beneficios tanto ambientales como ecológicos, e incluso económicos, que proporcionan los bosques, es fundamental su conservación, evitando su degradación o desaparición.

A pesar de estar presentes en muchas zonas del planeta, estos ecosistemas se distribuyen de manera muy diferente en la Tierra dependiendo, principalmente, del clima de la zona en la que se localicen. Por otra parte, el tipo de especie forestal y de suelo determinarán la cantidad de carbono que los bosques acumulan. Por ejemplo, se estima que en los bosques tropicales y templados se acumulan unas 1146 Gt de carbono, un tercio de las cuales se encuentran en la biomasa vegetal y el resto en el suelo. Otras 634 Gt de carbono se almacenan en los bosques tropicales, las sabanas y las praderas de latitudes medias (Watson *et al.*, 2000). En particular, los bosques maduros son los que más cantidad de carbono atmosférico fijan. Sin embargo, pese a sus beneficios ambientales los bosques se encuentran permanentemente amenazados. Las actividades humanas han transformado el paisaje del planeta durante mucho tiempo, y el ritmo e intensidad de estas transformaciones han aumentado rápidamente durante los últimos 300 años, intensificándose aún más durante las últimas décadas.

Al igual que sucede con otros recursos naturales, la utilización del suelo varía con los cambios sociales y culturales. El uso del suelo, entendido como el propósito y la forma en la que los atributos biofísicos de la superficie terrestre son manipulados (Turner *et al.*, 1995), representa un amplio rango de conversiones. El cambio en el uso del suelo más común ha sido la conversión de bosques en pastizales, en tierras de cultivo o en áreas urbanas y, previsiblemente, éstas seguirán siendo las conversiones más comunes (Alcamo *et al.*, 2006). La sustitución de los bosques hace referencia a la deforestación, la cual puede definirse como la tala y conversión de los bosques para otros usos, tales como uso agrícola, pastos, áreas urbanas, etc. (Asner *et al.*, 2005). Los bosques están siendo convertidos a otros usos a un ritmo entre 6 y 12 millones de hectáreas por año (Archard *et al.*, 2002; FAO, 2005). En este sentido, según la FAO (2010) debido a la deforestación, la degradación y el mal manejo de los bosques, los *stocks* de carbono en la biomasa forestal decrecieron para el conjunto del planeta a un ritmo estimado de 0,5 Gt anuales durante el período 2005-2010 y actualmente, a pesar de que el ritmo de la deforestación a nivel global ha disminuido, sigue siendo alarmante.

Entre los efectos ambientales negativos de la deforestación cabe destacar la pérdida de biodiversidad por desaparición de ecosistemas, la fragmentación de hábitats, la diferencia de intensidad de manejo dentro del mismo uso del suelo (Fahrig, 2003; Lambin *et al.*, 2003), la

degradación de suelo y su erosión, la desaparición de recursos naturales y el impacto sobre el clima (Ehrhardt-Martinez *et al.*, 2002). Este último efecto es de los más importantes, ya que la deforestación incrementa la producción de gases de efecto invernadero (notablemente las emisiones de CO_2, CH_4 y N_2O), debido a la mineralización de la materia orgánica edáfica y a la sustitución de una cubierta vegetal permanente por otra anual (Davidson y Ackerman, 1993; Murty *et al.*, 2002), así como la de aerosoles, los cuales afectan al clima del planeta por medio de la absorción y reflexión de la radiación solar (Tinker *et al.*, 1996). En este sentido, muchos estudios confirman grandes pérdidas de carbono tras la deforestación. Por ejemplo, Ellert y Gregorich (1996) estiman que 30 años después de la conversión de un bosque a terreno de cultivo, se perdió aproximadamente el 30-35 % del carbono edáfico presente en los horizontes A y B. Otro autor, como Houghton (1999), estima que el 87 % de las emisiones globales ligadas al cambio de uso durante los últimos 150 años se debieron a la expansión agrícola en regiones boscosas. Asimismo, los *stocks* de carbono a nivel mundial se están viendo perturbados, aún más, debido al aumento sin precedentes de las emisiones antropogénicas de CO_2, así como por el uso exacerbado de los recursos forestales (Lorenz y Lal, 2010).

1.1.2 Deforestación de zonas forestadas y cambio de uso del suelo

Uno de los motivos que más ha propiciado la deforestación ha sido la rápida expansión humana, con la consiguiente demanda de bienes y servicios. La población mundial ha pasado de unos 2.500 millones en 1950 a más de 6.500 millones en la actualidad, con 76 millones de habitantes más cada año (Bloom, 2006). Este hecho está propiciando que aumente la presión sobre los sistemas ecológicos hasta el punto que, durante el último siglo, se ha doblado la superficie agrícola en el mundo (Houghton, 1994).

Centrando el problema de la deforestación y el cambio de uso del suelo en Europa, durante la primera mitad del siglo XIX el mencionado crecimiento demográfico propició la transformación de vastas áreas de terrenos de bosque en superficie agrícola dedicada a cultivos, acrecentando aún más las emisiones de gases de efecto invernadero a la atmósfera. El final de la Segunda Guerra Mundial marcó el comienzo de una serie de profundas transformaciones en la agricultura intensiva. La progresiva aparición de máquinas con motores de combustión, así como la construcción de vías de comunicación, modernizaron la agricultura en el continente (Krausmann *et al.*, 2008). La mecanización de las labores agrícolas eliminó la necesidad de mano de obra y aceleró el proceso de migración desde las

zonas rurales a las zonas urbanas, lo cual produjo cambios tanto económicos como sociales (Pfister, 1995). Esto se tradujo en la intensificación de la agricultura en algunas zonas de Europa, mientras que en otras propició la marginalización y el posterior el abandono de tierras (Krausmann *et al.*, 2003; Strijker, 2005).

En cuanto a la situación española, el aislamiento político y económico del gobierno de España durante las décadas posteriores a la Segunda Guerra Mundial previno la migración a gran escala y retrasó el proceso de la despoblación de las zonas rurales hasta finales de la década de los 60 (Collantes-Gutiérrez y Pinilla-Navarro, 2011). Fue a partir de entonces cuando comenzó a producirse un éxodo rural hacia zonas urbanas. Esto implicó cambios profundos en la organización social y en los modos de explotación de los recursos naturales (Jiménez-Morales, 2009), lo cual dio lugar en los años posteriores a una gran reducción de la superficie cultivada, así como a la aparición de extensos terrenos abandonados. Un concepto ligado al del abandono de la actividad agrícola es el de tierra marginal, tradicionalmente entendida como aquélla que presenta una baja fertilidad y/o una gran pendiente y que genera, por tanto, escasos rendimientos (Cerdá, 2003). La conexión entre tierra marginal y abandono es clara, por lo que en caso de producirse un ajuste de la producción agraria, es la tierra marginal la primera en ser abandonada (Corbelle-Rico y Crecente-Maseda, 2008).

El abandono de tierras agrarias causa numerosos problemas ambientales. Entre los más importantes cabe destacar la reducción de la heterogeneidad paisajística, que deriva de la eliminación de los diferentes tipos de cultivo (Lasanta-Martineza *et al.*, 2005), la desertificación, es decir, el proceso de degradación ecológica en el cual los suelos pierden su fertilidad y que está relacionado con la erosión hídrica y eólica resultante de la ausencia de vegetación del suelo (Llorens *et al.*, 1997), la pérdida de biodiversidad, derivada del cese de la producción de biomasa vegetal en los cultivos y que conlleva una reducción de la capacidad del ecosistema agrícola para albergar comunidades de aves e insectos, entre otras (Plieninger y Wilbrand, 2001) y la pérdida de los recursos hídricos, la cual es consecuencia de la disminución de la cantidad de agua interceptada por las plantas, debido a que no existen los cultivos (Robinson *et al.*, 2003). Otro de los efectos negativos, tal vez más devastadores, es el crecimiento espontáneo en cantidad y volumen de biomasa invasiva, lo cual crea las condiciones ideales para los incendios (Moreira *et al.*, 2001). Sin embargo, el abandono de las tierras agrícolas puede tener también consecuencias positivas. Entre éstas se pueden destacar la oportunidad para la restauración de las comunidades vegetales y su evolución con el tiempo hacia comunidades autóctonas de especies forestales, lo cual implica una mejora de las

propiedades edáficas y un incremento de la biodiversidad (Rey-Benayas *et al.*, 2007), la regulación hídrica, el aumento de la conectividad entre espacios forestales y el secuestro de carbono (García-Ruiz *et al.*, 1995; Molinillo *et al.*, 1997; Robinson *et al.*, 2003). A su vez, la vegetación arbórea que crece en antiguos suelos agrícolas abandonados favorece los procesos de formación de suelo, contribuyendo a la formación de materia orgánica, a la acumulación de macronutrientes, al desarrollo de comunidades microbianas y faunísticas (Frouz *et al.*, 2009; Lamb *et al.*, 2011), e influyendo sobre las propiedades físico-químicas de los suelos (Augusto *et al.*, 2000; Hagen-Thorn *et al.*, 2004; Frouz *et al.*, 2009).

1.1.3 Forestación de terrenos agrícolas

El progresivo éxodo del mundo rural supuso que a principios de la década de los 90 muchos países de Europa contaran con extensos terrenos agrícolas abandonados, cuyo cambio de uso podría suponer importantes beneficios económicos, ambientales y paisajísticos. Este cambio en el aprovechamiento del suelo supuso una serie de modificaciones en la legislación Comunitaria. Así, la Comunidad Económica Europea comenzó a promover la transformación de terrenos agrícolas marginales en terrenos forestales, es decir, la forestación. Según la FAO (1990), se entiende por forestación la plantación de nuevos bosques en tierras que históricamente no han contenido bosque (durante un mínimo de 50 años), mientras que la reforestación implica la plantación de árboles en tierras que ya habían sido bosques, pero que habían sido destinadas a otro uso.

La consideración de la transformación de las tierras agrícolas abandonadas nace de la reforma de la Política Agraria Común (PAC) a principios de los años noventa del pasado siglo. En el ámbito europeo esto quedó plasmado mediante el Reglamento 2080/92 del Consejo de 30 de junio de la Unión Europea (UE, 1992), por el que se estableció un régimen comunitario de ayudas económicas, con el fin de reconvertir terrenos agrícolas marginales abandonados en terrenos forestales. Los objetivos fundamentales de este Reglamento fueron:

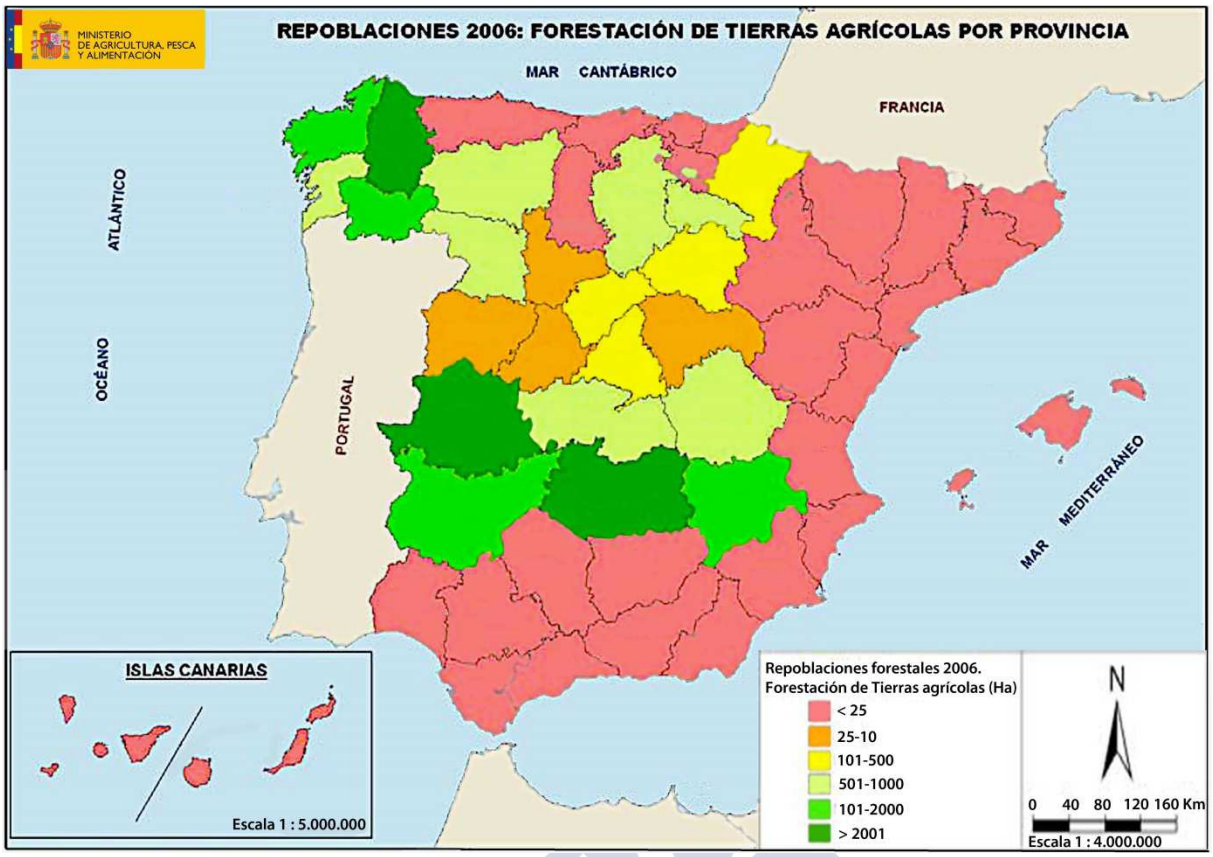
- Disminuir la cantidad de productos agrícolas excedentes mediante la retirada de tierras de producción.
- Promover una actividad agraria más respetuosa con el medio ambiente.
- Contribuir al rejuvenecimiento de la población agraria activa.
- Generar puestos de trabajo estables, ligados a los objetivos del Reglamento.
- Incrementar a largo plazo los recursos forestales comunitarios, así como realizar una gestión del espacio natural más adecuada.

En Europa, gran parte de estos terrenos agrícolas abandonados eran aptos para la forestación, por lo que numerosos gobiernos de la Unión decidieron aumentar la superficie forestal de sus respectivos países promoviendo la transformación de antiguos terrenos de cultivo en terrenos forestales. Hoy en día se estima que alrededor de 12,2 millones de hectáreas de tierras agrícolas están disponibles para un uso alternativo del suelo (Heil *et al.*, 2007). Sin embargo, las nuevas masas forestales difieren de los bosques tradicionales a los que han sustituido en la composición de especies, ya que en muchos casos se emplearon en la forestación especies exóticas y de rápido crecimiento (Thompson *et al.*, 2003).

Este Reglamento europeo fue modificado en los años posteriores. Actualmente está en vigor el Reglamento (CE) 1698/2005 del Consejo de 20 de septiembre, relativo a la ayuda al desarrollo rural a través del Fondo Europeo Agrícola de Desarrollo Rural (FEADER), el cual contempla dar continuidad al régimen de forestación de terrenos agrarios para el período 2007-2013 (UE, 2005). Como consecuencia del Reglamento, la forestación de terrenos agrícolas ha inducido importantes cambios en el uso del suelo. Entre los más destacados cabe mencionar que el área forestal en Europa se ha visto incrementada a ritmo de 0,4 millones hectáreas por año durante la década de los 90 (Mather, 2000).

La normativa europea tuvo su transposición a la legislación estatal y, posteriormente, a la autonómica. Como consecuencia de la transposición a España del Reglamento de 1992, se publicó el Real Decreto 378/1993 de 12 de marzo, el cual establecía ayudas para fomentar inversiones forestales en explotaciones agrarias, así como acciones de desarrollo y aprovechamiento de los bosques en zonas rurales. La aplicación del Real Decreto se llevó a cabo a través de un Programa Nacional de Forestación de Tierras Agrarias, complementado por 17 programas regionales, los cuales se iniciaron en el período 1993-1997 y se extendieron a los años 1998-2000.

El Real Decreto 378/1993, amparado en el Reglamento 2080/92, sentó las bases para lo que supondría una profunda transformación en el paisaje agrario español. En la actualidad se encuentra vigente el Real Decreto 6/2001 de 12 de enero. Éste se dirigió a promover la forestación de tierras agrícolas para contribuir a diversificar la actividad agraria y para diversificar las fuentes de renta y empleo, contribuir a la corrección de los problemas de erosión y desertización, así como para favorecer la conservación y la mejora de los suelos, la conservación de la fauna y la flora, la regulación del régimen hidrológico y la mejora de los recursos forestales.



Mapa 1.1 Superficie agrícola forestada en España en 2006. Modificado del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación (MAPA, 2006).

En el ámbito de la Comunidad Autónoma de Galicia, el Real Decreto 378/93 se aplicó a través del decreto 250/93 de 24 de septiembre de la Xunta de Galicia, por el cual se aprobó el Programa Regional de ayudas a medidas forestales en la agricultura, con unos objetivos similares a los descritos tanto en la normativa española como en la europea. En la actualidad, en la legislación Autonómica está vigente la Orden del 13 de mayo de 2005 de fomento de la forestación de terrenos agrícolas, la cual tiene por objeto establecer un régimen de ayudas para este tipo de actuaciones.

Como consecuencia de las ayudas otorgadas en el territorio nacional, hasta el año 2006 la superficie de las tierras agrícolas forestadas en toda la geografía española era casi de 685.000 hectáreas (Mapa 1.1), cantidad que ascendió hasta las 732.000 hectáreas a finales del año 2009. En el caso particular de la Comunidad Autónoma gallega la superficie forestada hasta el 2006 era de 68.864 hectáreas, mientras que en 2009 ascendió hasta las 75.040 hectáreas (MAPA, 2006; 2009). Según el Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación (MAPA, 2006), los objetivos reales que se han alcanzado tras la aplicación del programa de forestación son:

- Creación de empleo temporal en zonas rurales deprimidas y con fuerte éxodo poblacional.
- Gran potencial de fijación de CO_2.
- Mejora del paisaje.
- Aumento de la población cinegética.

1.1.4 Protocolo de Kyoto y forestación

La década de los 90 también supuso un cambio en las relaciones de la sociedad moderna con el medio ambiente. La creciente preocupación de la humanidad por la sostenibilidad ambiental del planeta, dio lugar a una mayor sensibilización de muchos gobiernos del mundo. Así, la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (UNFCCC, por sus siglas en inglés) de 1992 hizo un primer llamamiento a nivel mundial para intentar estabilizar las emisiones antropogénicas de gases de efecto invernadero, con el fin de evitar las interferencias con el clima (UNFCCC, 1992). Posteriormente, y para blindar las propuestas de la Convención del año 1992, en el año 1997 se firmó el Protocolo de Kyoto de la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (UNFCCC, 1997). Ésta concluyó con un acuerdo por parte de las naciones industrializadas para reducir las emisiones colectivas de gases de efecto invernadero en el periodo 2008-2012, por lo menos en un 5 % respecto a los niveles de 1990. Además, fue en esta Convención de 1997 cuando comenzó a tratarse la posibilidad del secuestro de CO_2 por parte de las masas forestales. Así, el Protocolo de Kyoto sugiere que la reducción de los niveles de carbono puede hacerse mediante la absorción del mismo, lo cual puede ser utilizado por los países participantes para cumplir dichos objetivos. Concretamente en su artículo 3.3, obliga a contemplar en el balance de carbono la absorción debida al cambio de uso del suelo, lo cual es de vital importancia tanto en la lucha contra el cambio climático, como en el balance de carbono terrestre. Sin embargo, la idea de utilizar los recursos forestales como sumideros de CO_2 no era nueva, sino que surgió a finales de los años 80, cuando varios científicos sugirieron que un aumento de la superficie forestal podía contribuir a secuestrar CO_2, ayudando de ese modo a mitigar el efecto del calentamiento global y el posible cambio climático, al menos a corto plazo (Sedjo y Solomon, 1989).

El Protocolo de Kyoto se revisó en julio de 2001 en Bonn, en la Convención de las Naciones Unidas para la Diversidad Biológica (UNCBD, por sus siglas en inglés). En este Protocolo revisado se incluyó una nueva cláusula específica referente al secuestro de carbono: “Los

países pueden restar de sus emisiones industriales de carbono ciertos aumentos que queden secuestrados en los sumideros, tales como los bosques y los suelos" (UNCBD, 2001). La biosfera sólo puede contribuir a reducir las emisiones netas de CO_2 si los *stock*s de carbono se incrementan, por ejemplo, mediante el establecimiento de nuevas masas forestales. Como la superficie total terrestre es fija, los *stock*s de carbono sólo pueden aumentar si la media de *stock*s de carbono por unidad de superficie se incrementa. Por este motivo se deben aumentar y fortalecer los flujos de carbono hacia masas forestales para compensar las emisiones antropogénicas de CO_2 y minimizar, de ese modo, el riesgo de un cambio climático abrupto (Kirschbaum *et al.*, 2001; Lorenz y Lal, 2010).

En un primer momento, los distintos planes de forestación de terrenos agrícolas, con independencia del ámbito al que se referían (europeo, nacional o autonómico), y que habían sido aprobados con anterioridad a la entrada en vigor del Protocolo de Kyoto, no reflejaban explícitamente la captura de carbono atmosférico como uno de los objetivos directos planteados inicialmente. No obstante, tras la ratificación del Protocolo de Kyoto, los diferentes gobiernos de la Unión Europea, incluyendo el español, consideraron los diferentes programas de forestación como una herramienta clave para justificar el balance entre emisiones y capturas de CO_2 de sus respectivas naciones. Así, cuantificando las superficies forestadas como sumideros de carbono atmosférico, los distintos países de la Unión podrían cumplir con los acuerdos alcanzados en Kyoto.

1.2 MODIFICACIONES EN LOS *STOCKS* DE CARBONO EDÁFICO DEBIDO AL CAMBIO DE USO DEL SUELO

1.2.1 Materia orgánica edáfica y su acumulación

En el ecosistema edáfico, entre todos los flujos de nutrientes y de elementos (Figura 1.2) uno de los ciclos más importantes es el de la materia orgánica. Según Johnston *et al.* (2009), ésta no es más que una mezcla de residuos y de tejidos de animales y plantas en diversos estados de descomposición, de sustancias sintetizadas química y biológicamente y de microorganismos. Todo ello forma un complejo dinámico cuyos componentes químicos, bioquímicos y microbianos cambian en el tiempo y en el espacio (Schnitzer y Monreal, 2011). Esta mezcla de sustancias puede sufrir una rápida mineralización y ser aprovechada por los microorganismos y las plantas para sus necesidades metabólicas, o bien puede conformar el humus. Aunque existen muchas definiciones en la literatura, el término humus, tal y como se entiende en edafología, se emplea para representar una mezcla compleja y heterogénea de

productos de humificación, es decir, de materiales orgánicos fuertemente descompuestos que no presentan ningún remanente macro o microscópico de la anatomía del material del cual deriva (Courchesne y Turmel, 2005). Esta mezcla de compuestos presenta una estructura químicamente estable, la cual es resistente a la descomposición y puede estar presente tanto como capa orgánica en la superficie del suelo, como mezclada con el suelo mineral. El resultado del proceso de humificación, esto es, las sustancias húmicas o humus, aparece en los suelos como un material de color marrón oscuro-negruzco, parcialmente aromático, ácido, hidrófilo, polielectrolítico y molecularmente flexible (Kögel-Knabner, 2002; Berg y Laskowski, 2006; Johnston *et al.*, 2009). En algunos suelos, las sustancias húmicas pueden suponer hasta el 80 % de la materia orgánica total (Courchesne y Turmel, 2005).

La materia orgánica tiene un papel de vital importancia en el suelo ya que, además de ser el principal reservorio de nutrientes para el crecimiento de las plantas y servir de sustrato para la actividad microbiológica, aumenta enormemente la capacidad de retención de agua, facilita la cementación de partículas de arcilla en los agregados, ayuda a tamponar el suelo frente a cambios de pH, aumenta en gran medida la capacidad de intercambio catiónico de los suelos y es el factor determinante para mantener e incrementar la productividad agrícola y forestal (Stevenson, 1994; Schnitzer, 2005).

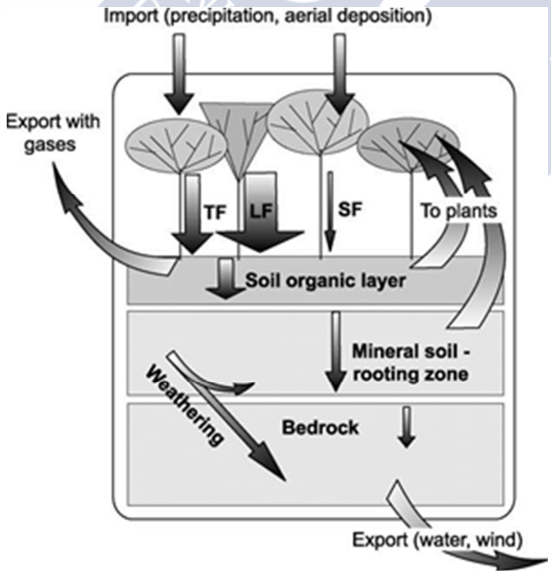


Figura 1.2. Representación general del flujo de nutrientes en el ecosistema edáfico: TF= flujo del follaje; LF= flujo de *litter*; SF= flujo caulinar. Tomado de (Berg y Laskowski, 2006).

Según Johnston *et al.* (2009), existen diferentes factores que influyen en el contenido total de materia orgánica que posee un suelo como, por ejemplo, la cantidad de material orgánico que entra, su velocidad de oxidación, la textura del suelo y el régimen climático del lugar. Así, en

suelos desérticos la cantidad de materia orgánica puede ser inferior al 1 %, suele oscilar entre el 1 y el 5 % en los 15 primeros centímetros de suelos agrícolas en latitudes medias y puede llegar a estar próxima al 100 % en suelos orgánicos (Schnitzer, 2005).

Es precisamente la acumulación de materia orgánica, particularmente del carbono orgánico, la que determina su cantidad total en un suelo. Ésta depende del balance entre la entrada de material y la salida, es decir, la descomposición (Laganière, 2011). Referente a la entrada, en el horizonte A del suelo la materia orgánica deriva principalmente de restos vegetales que se mezclan con la superficie mediante el arado o la bioturbación. En cambio, en horizontes inferiores la entrada de material se produce principalmente a través de la descomposición progresiva de las raíces de las plantas, por el aporte de los exudados radiculares y por la infiltración de los compuestos orgánicos solubles en agua (Sanderman y Amundson, 2003; von Lützow *et al.*, 2006). Por otra parte, la descomposición de la materia orgánica consta de dos procesos secuenciales como son la fragmentación y el metabolismo microbiano. La macrofauna edáfica fragmenta y solubiliza parcialmente los residuos de las plantas facilitando, de este modo, el establecimiento de una comunidad de microorganismos descomponedores (Schlesinger, 1990). Estos se verán afectados, a su vez, por la disponibilidad de nutrientes y de carbono, así como por las condiciones edáficas y climáticas (Tian y Takeda, 1998). Estas comunidades microbianas cambian gradualmente a medida que los restos vegetales más fácilmente degradables son descompuestos y los más recalcitrantes comienzan a acumularse en el suelo.

La estabilización de la materia orgánica en el suelo a partir de los restos vegetales y la *litter* comprende varios procesos químicos, físico-químicos y microbiológicos simultáneos (Stevenson, 1994; Sollins *et al.*, 1996; von Lützow *et al.*, 2006). De todos ellos, los que tienen mayor relevancia son la estabilización química, que se refiere a la asociación de la materia orgánica con la fracción mineral, lo cual reduce la capacidad degradadora de los organismos descomponedores y de las enzimas (Six *et al.*, 2002; Schmidt *et al.*, 2011; Schnitzer y Monreal, 2011), la estabilización bioquímica, que incluye la formación y selección conservativa de moléculas, reajustes estructurales y asociaciones moleculares que llevan a la acumulación de moléculas recalcitrantes (Kögel-Knabner, 1993; von Lützow *et al.*, 2006), y la protección física, que hace referencia a la incapacidad de los organismos descomponedores y de las enzimas para acceder a los sustratos debido a que la materia orgánica queda ocluida entre los agregados del suelo, los cuales actúan como una barrera física que limita su descomposición (Six *et al.*, 2002; Briedis *et al.*, 2012).

La estabilización a largo plazo de la materia orgánica ocurre principalmente por medio de la protección física, pero también cuando la calidad de esa materia orgánica o las condiciones ambientales son desfavorables para la descomposición microbiana (Sollins *et al.*, 1996). Una vez se ha formado, el humus puede permanecer en el suelo por tiempos que oscilan entre varios días y miles de años (von Lützow *et al.*, 2006).

1.2.2 Cambios en la materia orgánica tras el cambio de uso del suelo

Entre todos los ecosistemas de la biosfera, el suelo es el reservorio más extenso de carbono. La cantidad de este elemento en el suelo se estima entre 1200-1550 Gt en el primer metro de espesor y entre 2370–2450 Gt hasta la profundidad de 2 m, cantidad que es muy superior a la contenida en la biomasa viva (560 Gt) y en la atmósfera (760 Gt) (Lal, 2004). Sin embargo, el equilibrio de este elemento en el suelo es muy susceptible de sufrir alteraciones, siendo el cambio de uso del suelo una de las causas principales de las modificaciones de los *stocks* de carbono edáfico (Don *et al.*, 2011). Cualquier cambio de uso que sufra el suelo acarreará variaciones en su contenido de carbono (Tabla 1.1), si bien la dirección de estas modificaciones dependerá del tipo de manejo realizado. Por ejemplo, la eliminación de bosques conlleva reducciones en el contenido en carbono edáfico que oscilan entre un 8,6±2,0 y un 30,3±2,7 %, mientras que la restitución de la cubierta arbórea con plantaciones manejadas puede originar ganancias de carbono variables entre un 17,5±8,0 y un 50,3±11,9 % (Don *et al.*, 2011). En particular, la conversión de ecosistemas naturales a terrenos de cultivo ha sido a la que mayor atención se le ha prestado (Post y Kwon, 2000; Guo y Gifford, 2002). Normalmente, este cambio conduce a una pérdida de los *stocks* de carbono edáficos del 25,2±3,3 % (Tabla 1.1), debido a que en los suelos de cultivo existe un menor aporte de biomasa al suelo, ya que se elimina la biomasa vegetal forestal sustituyéndola por plantas anuales, y existe una mayor descomposición de la materia orgánica como consecuencia de la roturación causada por el arado, la cual conlleva la ruptura de la estructura física del suelo y de los agregados, provocando su exposición frente a los organismos descomponedores (Davidson y Ackerman, 1993; Paustian *et al.*, 1997). Por otra parte, las condiciones microclimáticas en suelos de bosque y en suelos de cultivo son muy distintas, ya que en estos últimos, la ausencia de protección que proporcionan la cubierta vegetal y el horizonte orgánico hace que la temperatura del suelo sea mayor, acrecentando la pérdida de carbono debido a una mayor mineralización de la materia orgánica. Así, de manera general, son muchos los autores que coinciden en que cuando un suelo forestal natural se cultiva, en el suelo de cultivo llega a perderse entre el 20 y el 40 % del carbono orgánico presente en el

ecosistema natural de partida (Davidson y Ackerman, 1993; Murty *et al.*, 2002). En el caso concreto de Galicia, Trasar-Cepeda *et al.* (2008b) señalan que los suelos de cultivo tienen un 70 y un 60 % menos de carbono y nitrógeno, respectivamente, que los suelos de robledal.

Tabla 1.1. Modificación del contenido en C edáfico para diferentes tipos de cambio de uso del suelo.

Tipo de cambio de uso	Cambio relativo de C (%)	Cantidad de C previa al cambio de uso (Mg ha^{-1})	Años tras el cambio de uso	Número de estudios
Bosque a prado	-12,1 (±2,3)	73 (±7)	25 (±3)	93
Bosque a cultivo anual	-25,2 (±3,3)	83 (±9)	28 (±4)	56
Bosque a cultivo perenne	-30,3 (±2,7)	105 (±20)	49 (±12)	20
Bosque a plantación manejada	-8,6 (±2,0)	91 (±9)	28 (±3)	71
Plantación manejada a prado	-6,4 (±2,5)	85 (±6)	27 (±2)	66
Plantación manejada a cultivo anual	-21,3 (±4,1)	88 (±12)	36 (±7)	26
Plantación manejada a cultivo perenne	-2,4 (±4,2)	90 (±17)	23 (±4)	15
Prado a plantación manejada	17,5 (±8,0)	60 (±9)	28 (±4)	32
Cultivo anual a plantación manejada	50,3 (±11,9)	70 (±9)	32 (±7)	25
Prado a cultivo anual	-10,4 (±6,1)	64 (±15)	22 (±5)	15
Cultivo anual a prado	25,7 (±11,1)	61 (±17)	21 (±6)	16
Prado a barbecho	32,2 (±16,1)	43 (±7)	≤ 7	21

Profundidad media 32 cm. Entre paréntesis se muestra el error estándar. Modificado de Don *et al.* (2011).

En la actualidad existe una preocupación cada vez mayor acerca de cómo el cambio de uso del suelo puede afectar al cambio climático. Dado que el suelo contiene tres veces más cantidad de carbono que la atmósfera, cualquier variación que se produzca a nivel edáfico puede inducir grandes cambios en la concentración global de CO_2 a nivel atmosférico (Houghton *et al.*, 1997). En este mismo sentido, Lal (2004) indica que un cambio del 5 % en el contenido de carbono edáfico que se encuentra almacenado en los 2 primeros metros del suelo, sería capaz de alterar la cantidad de carbono atmosférico en un 16 %, de modo que cuando los terrenos con vegetación natural son transformados a cultivos, el suelo pierde carbono y la atmósfera terrestre se enriquece en CO_2.

Tal y como se indicó previamente, el aumento de las emisiones de CO_2 provenientes del cambio de uso del suelo de forestal a agrícola, unidas a aquéllas de origen antrópico que proceden de la quema de combustibles fósiles, son los principales responsables del incremento de la temperatura media de la superficie terrestre. Asimismo, este aumento térmico tendría un efecto de retroalimentación positiva sobre los ecosistemas edáficos ya que,

debido a la estrecha relación que existe entre la temperatura y la mineralización de la materia orgánica edáfica (Leirós *et al.*, 1999a), aumentaría su descomposición, liberando CO_2, e incrementaría aún más la concentración de este gas en la atmósfera (Powlson, 2005). De este modo, en años venideros la Tierra puede verse envuelta en un bucle en el cual el cambio de uso del suelo agrave el problema de las emisiones de CO_2 atmosféricas y éstas, a su vez, magnifiquen el incremento de la temperatura terrestre, lo cual induciría una mayor emisión de CO_2 por parte de los suelos.

1.2.3 Forestación: efectividad en su papel como secuestrador de carbono

Con el cambio de uso el equilibrio del carbono en el suelo es alterado, hasta que se alcanza un nuevo equilibrio potencial (Guo y Gifford, 2002). Numerosos autores afirman que la deforestación causa pérdidas de carbono edáfico, mientras que el proceso contrario, es decir, el restablecimiento de masas boscosas, así como la mejora de las prácticas forestales, pueden reducir los niveles atmosféricos de CO_2 mediante su secuestro en la biomasa y en el suelo. Desde hace varias décadas, numerosos científicos han investigado el papel de la forestación para tratar de dilucidar su eficacia real en el secuestro de carbono atmosférico, así como su papel potencial como instrumento para mitigar el cambio climático. Durante la primera mitad de la década de los 90, estudios como el realizado por Johnson (1992), confirmaron que la conversión de tierras agrícolas a forestales normalmente conllevaba incrementos sustanciales de la cantidad de carbono edáfico. En base a esta premisa, el IPCC (1995) estimó que en 50 años se podrían llegar a captar entre 55 y 76 Gt de carbono mediante prácticas de forestación y reforestación, lo cual supone entre el 12 y el 15 % de las emisiones de carbono predichas para el mismo intervalo de tiempo (Brown *et al.*, 1996). Un estudio más reciente, realizado por Watson *et al.* (2000), estima que mediante la forestación se podría secuestrar hasta una sexta parte de las emisiones antropogénicas anuales, ya que se podrían aumentar los *stocks* de carbono edáfico entre 0,197 y 0,584 Gt cada año entre los años 2008 y 2012. Asimismo, estos autores señalan que si a nivel mundial la tasa de forestación se incrementase en un 20 %, el incremento de los *stocks* de carbono edáfico ascendería, alcanzando entre 0,208 y 0,629 Gt anuales para el mismo periodo de tiempo. En este mismo sentido, Post y Kwon (2000) concluyen que la forestación induce la captura de carbono en el suelo, estimando esta tasa en un valor medio de 0,338 t ha^{-1} $año^{-1}$ a nivel mundial. Por término medio, se considera que la forestación incrementa los *stocks* de carbono edáficos en un 18 % con el transcurso de los años (Guo y Gifford, 2002). Tan positivas son las estimaciones potenciales de este tipo de prácticas, que incluso se calcula que podrían absorber una fracción sustancial del incremento

en 60 ppm sufrido por la concentración de CO_2 atmosférico durante la última centuria como consecuencia de la deforestación (Hansen *et al.*, 2008).

Pese a que el papel potencialmente beneficioso de la forestación como sumidero de carbono ha sido ampliamente señalado, las investigaciones llevadas a cabo *in situ* en parcelas forestadas arrojan conclusiones que son contradictorias en ocasiones, reflejando así la enorme variabilidad de la eficacia de la forestación. Así, la forestación puede resultar en una disminución (Parfitt *et al.*, 1997; Perrott *et al.*, 1999; Ross *et al.*, 1999; Farley *et al.*, 2004), en un aumento (Del Galdo *et al.*, 2003; Lemma *et al.*, 2006; Grünzweig *et al.*, 2007), o no producir ninguna variación en los *stocks* de carbono edáfico (Bashkin y Binkley, 1998; Chen *et al.*, 2000; Davis, 2001; Davis *et al.*, 2007; Smal y Olszewska, 2008). Sin embargo, una tendencia común parece emerger de todos estos estudios. Durante los primeros 10-15 años tras la forestación puede observarse bien una reducción en la cantidad de carbono y de materia orgánica, derivadas de la rápida mineralización de la materia orgánica existente en el suelo y de la reducción de la entrada de material orgánico en superficie como consecuencia del cese de las fertilizaciones orgánicas (Paul *et al.*, 2002; Paul *et al.*, 2003; Laganière *et al.*, 2010; Pérez-Cruzado *et al.*, 2012), o bien pueden no apreciarse variaciones en la cantidad de materia orgánica de los suelos forestados si el desarrollo de la vegetación del sotobosque es bueno y si existe una elevada producción primaria neta de los árboles, que aporten materia orgánica al suelo tras la forestación y ayuden a compensar, de ese modo, las citadas pérdidas derivadas del cambio de uso (Davis y Condron, 2002; Davis *et al.*, 2007). Posteriormente, y a medida que crecen los árboles con el transcurso de los años, suele existir un incremento progresivo en la cantidad de materia orgánica en el suelo como consecuencia de una mayor entrada de restos de biomasa vegetal procedentes de los árboles y de la vegetación del sotobosque (Vesterdal *et al.*, 2002; Degryze *et al.*, 2004), hasta que la cantidad de carbono edáfico se equipara con la que tenía antes de la forestación (Romanya *et al.*, 2000; Turner *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2006; Huang *et al.*, 2007). Finalmente, llega un momento en el que los *stocks* de carbono edáfico muestran ganancias netas, las cuales en algunos casos pueden suponer valores de carbono edáfico inferiores a los que posee un suelo forestal natural (Degryze *et al.*, 2004; Smal y Olszewska, 2008). No obstante, el tiempo que ha de transcurrir hasta que esto sucede es variable, aunque normalmente se señala que son necesarios por lo menos unos 20 ó 30 años para que las ganancias netas sean apreciables y significativas (Laganière *et al.*, 2010; Poeplau *et al.*, 2011; Pérez-Cruzado *et al.*, 2012; Nave *et al.*, 2013).

La mayoría de estudios publicados sobre este tema están relacionados con la modificación de los *stocks* de carbono tras la forestación de terrenos dedicados a prado. De un modo general, este tipo de transformación del terreno provoca pérdidas de carbono en el horizonte mineral del suelo (Guo y Gifford, 2002; Paul *et al.*, 2002; Laganière *et al.*, 2010; Poeplau y Don, 2013). Por ejemplo, en un estudio realizado en Australia, se observó que la forestación de este tipo de terrenos provocaba una pérdida del 1,7 % del carbono edáfico en los 10 primeros años (Paul *et al.*, 2003). Otro estudio realizado por Davis y Condron (2002) en prados forestados de Nueva Zelanda, concluye que este cambio de uso causa una reducción en la cantidad de carbono en la capa superficial del horizonte mineral de alrededor de 4,5 Tm ha^{-1}, o lo que es lo mismo, en un 9,5 %, durante los 20 primeros años tras la plantación de los árboles. En el caso concreto de Galicia, un estudio reciente realizado por Pérez-Cruzado *et al.* (2012), revela importantes pérdidas de carbono orgánico en el horizonte mineral superficial tras los diez primeros años de la forestación de terrenos dedicados a prado.

Por otra parte, la mayoría de las investigaciones llevadas a cabo hasta la fecha en terrenos de cultivo se han centrado en la forestación de suelos de cultivo marginales. En general, este tipo de cambio de uso del suelo supone un incremento neto de los *stocks* de carbono edáfico, transcurridas al menos dos décadas tras la plantación de los árboles (Post y Kwon, 2000; Paul *et al.*, 2002; Don *et al.*, 2011; Poeplau *et al.*, 2011). En un sentido similar, en un estudio realizado en suelos de cultivo forestados con chopos en el SE de España, Sierra *et al.* (2013) señalan que se requieren al menos 30 años para que el incremento en el contenido de carbono edáfico sea significativo. Por término medio, la forestación de este tipo de terrenos agrícolas resulta en un incremento del 18 % en los *stocks* de carbono edáficos. Estos resultados han sido confirmados por Laganière *et al.* (2010), quienes en un estudio de revisión bibliográfica a nivel mundial, concluyen que forestar antiguos terrenos de cultivo provoca un incremento del carbono edáfico del 26 %.

No obstante, además del tiempo transcurrido desde la forestación (el cual es crucial para que los suelos acumulen carbono orgánico), el efecto que este tipo de práctica tiene sobre los *stocks* de carbono edáfico, así como el ritmo al cual se producen estas variaciones dependerá de varios factores. De acuerdo con la literatura los más importantes son el uso previo del suelo (prado, cultivo, etc.), la especie de árbol empleada en la forestación, las características físico-químicas del suelo que se foresta y el clima de la zona (Guo y Gifford, 2002; Paul *et al.*, 2002; Jandl *et al.*, 2007; Berthrong *et al.*, 2009; Laganière *et al.*, 2010; Brockett *et al.*, 2012; Zeng *et al.*, 2014). Otros autores señalan que el estado nutricional del suelo de partida

(Vesterdal *et al.*, 2002), así como el régimen de precipitaciones de la zona (Kirschbaum *et al.*, 2008) son cruciales a la hora de determinar el comportamiento como sumidero o como emisor de carbono de los suelos tras el cambio de uso.

A la vista de esta enorme variabilidad puede concluirse que los suelos ejercen un papel regulador del ciclo del carbono. No obstante, su papel como fuente o sumidero de carbono vendrá determinada por sus características y propiedades físico-químicas, así como por el tipo de manejo y uso a los que son sometidos (Kuzyakov *et al.*, 2002; Ogle *et al.*, 2005).

1.3 ACTIVIDADES ENZIMÁTICAS COMO INDICADORAS DEL CAMBIO EN LA DINÁMICA DE LA MATERIA ORGÁNICA TRAS LA FORESTACIÓN

En todos los ecosistemas edáficos los microorganismos desempeñan un papel fundamental tanto en la descomposición de la materia orgánica, como en los ciclos biogeoquímicos de la mayoría de los elementos. Durante este proceso, el carbono, el fósforo, el nitrógeno, el azufre y otros micronutrientes contenidos en la biomasa del suelo se transforman en diversos compuestos químicos mediante reacciones de mineralización, asimilación y oxidación, entre otras, tras las cuales pasan a ser asimilables, tanto para las plantas como para la propia microbiota edáfica (Chen *et al.*, 2003). Así, dado que la transformación de tierras de cultivo en terrenos forestales debería implicar un cambio en la dinámica de los bioelementos y de la materia orgánica, debido fundamentalmente al cese de las fertilizaciones orgánicas, y a la restitución de una vegetación permanente de porte arbóreo, es lógico pensar que la forestación conllevará, a su vez, una serie de cambios en el suelo, tanto a nivel de las propiedades físicas, químicas y biológicas, como a nivel microbiológico.

Sin embargo, existen determinadas propiedades edáficas que son más sensibles a las modificaciones que tienen lugar en el suelo debido al cambio de uso. Entre todas las propiedades de los suelos, aquéllas que determinan el metabolismo edáfico son altamente sensibles a las transformaciones derivadas del manejo y del cambio de uso (Dick, 1994; Bandick y Dick, 1999; Wang *et al.*, 2012). Éstas incluyen tanto propiedades directamente relacionadas con el número y la actividad de la microbiota edáfica, tales como la biomasa microbiana, la respiración basal, la actividad de oxidorreductasas etc., como propiedades asociadas con la descomposición de compuestos orgánicos presentes en el suelo y la liberación de nutrientes, tales como la actividad de las enzimas de tipo hidrolítico (Nannipieri *et al.*, 1990; Visser y Parkinson, 1992).

Entre las propiedades bioquímicas de los suelos, las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico adquieren especial relevancia. Las enzimas son proteínas producidas biológicamente, las cuales catalizan todas las reacciones bioquímicas y actúan reduciendo la energía de activación de las reacciones para formar monómeros a partir de polímeros que contienen energía y nutrientes (Burns, 1982). Se cree que son fundamentalmente de origen microbiano (Ladd, 1978) y fúngico (Tarafdar y Marschner, 1994), pero también son originadas por plantas y animales (Tabatabai, 1994). Normalmente están asociadas a células en proliferación, aunque pueden ser excretadas por células vivas o ser liberadas a la solución del suelo desde células muertas (Tabatabai, 1994). Cuando son liberadas, las enzimas pueden formar complejos con los coloides húmicos y arcillosos del suelo, lo que les permite ser estabilizadas en la superficie de las arcillas y/o de la materia orgánica (Stotzky y Burns, 1982; Boyd y Mortland, 1990), protegiéndolas de la acción de las proteasas del suelo, que causarían su destrucción.

Entre todas las enzimas del suelo las hidrolasas y las oxidorreductasas han sido las más ampliamente estudiadas. Las hidrolasas son un grupo de enzimas que catalizan la rotura de un enlace químico mediante una reacción de hidrólisis y son una buena elección para indicar el estado del suelo, debido a que la actividad de estas enzimas es, posiblemente, el mayor contribuyente a la descomposición de residuos orgánicos (Speir, 1976). Por su parte, las oxidorreductasas son enzimas que catalizan la transferencia de electrones desde una molécula donante (reductor) a otra aceptora (oxidante) y son capaces de caracterizar el estado microbiológico del suelo (Burns, 1978; Visser y Parkinson, 1992).

En el suelo, las enzimas desempeñan funciones bioquímicas clave en el proceso general de descomposición de la materia orgánica (Burns, 1983; Sinsabaugh *et al.*, 1991). Asimismo, son importantes debido a que catalizan varias reacciones de trascendental importancia en los procesos vitales de los microorganismos en los suelos, influyen en la estabilización de la estructura edáfica, en la descomposición de los residuos orgánicos y en la consiguiente formación de materia orgánica, siendo, por tanto, fundamentales en el ciclo de nutrientes (Dick, 1994). El estudio de la actividad de las diferentes enzimas es de gran interés, ya que son muy sensibles a cualquier tipo de estrés externo, incluyendo el manejo del suelo y reflejan cambios en los procesos edáficos que afectan a los principales ciclos de los bioelementos (Dick, 1994; Bandick y Dick, 1999; Trasar-Cepeda *et al.*, 2008a). No obstante, las enzimas están relacionadas con reacciones concretas y actúan sobre un sustrato específico (Dick *et al.*, 1996), por lo que para caracterizar el estado general del suelo es necesario investigar la

actividad de un amplio grupo de enzimas (Gil-Sotres *et al.*, 2005). Este es el motivo por el cual para analizar las modificaciones del estado del suelo producidas por diversas causas se suelen analizar varias actividades enzimáticas relacionadas con diferentes ciclos biogeoquímicos del suelo como el carbono (actividades CM-celulasa, β-glucosidasa e invertasa), el nitrógeno (actividades proteasa-caseína y proteasa-BAA), el fósforo (actividades fosfodiesterasa y fosfomonoesterasa), y el azufre (actividad arilsulfatasa), así como actividades enzimáticas oxidorreductasas (actividades deshidrogenasa y catalasa).

Numerosas especies de microorganismos se ven involucradas en el proceso de descomposición de la materia orgánica edáfica (especialmente de los compuestos orgánicos de carbono y de nitrógeno), la cual proviene principalmente de la biomasa superficial en forma de *litter* y de la descomposición de las raíces de las plantas, mediante la producción de enzimas de tipo hidrolítico. La fase inicial de la descomposición microbiana se caracteriza por la rápida pérdida de sustancias orgánicas fácilmente mineralizables. Azúcares simples, aminoácidos, la mayoría de las proteínas, así como ciertos polisacáridos se descomponen rápidamente (Sanderman y Amundson, 2003) por la acción de mohos y bacterias formadoras de esporas, las cuales son consumidoras especialmente activas de proteínas, almidón y celulosa (Baldock, 2007). En fases subsiguientes, los productos intermedios, así como los tejidos microbianos recién formados son atacados por una amplia variedad de microorganismos, con la producción final de nueva biomasa microbiana. En las fases finales de la descomposición de la materia orgánica los hongos actinomicetes adquieren especial relevancia, ya que son los encargados de la mineralización gradual de los restos más resistentes tales como la lignina (Sinsabaugh, 2010).

Entre los numerosos compuestos que constituyen la materia orgánica en la biosfera, la celulosa es uno de los más abundantes, ya que comprende casi el 50 % de toda la biomasa sintetizada mediante la fijación fotosintética de CO_2 (Kögel-Knabner, 2002). El crecimiento y la supervivencia de la microbiota edáfica, la cual es de vital importancia en los suelos, depende directamente del carbono contenido en la celulosa, que actúa como fuente de este elemento para los microorganismos del suelo (Deng y Tabatabai, 1994). La celulasa es la enzima que cataliza la hidrólisis de la celulosa, dando como producto D-glucosa, en un proceso en el que participan al menos tres enzimas diferentes de un modo sinérgico. Las endo-β-1,4-glucanasas (Cx-celulasa), atacan las cadenas de celulosa al azar, las exo-β-1,4-glucanasas intervienen en la degradación de la celulosa eliminando la glucosa o celobiosa desde el extremo no reductor de las cadenas de celulosa, y por último, la β-glucosidasa, que

hidroliza celobiosa y otras celodextrinas solubles en agua como los β-D-glucopiranósidos, liberando como producto final la glucosa. La β-glucosidasa interviene en la fase final del proceso de degradación de celulosa, siendo la determinación de su actividad de especial importancia, ya que la hidrólisis de los β-D-glucopiranósidos es una importante fuente de energía para los microorganismos (Tabatabai, 1994). Asimismo, la actividad de la β-glucosidasa indica el potencial del suelo para descomponer la materia orgánica (Caravaca *et al.*, 2002), la cual puede dar una idea de la actividad biológica pasada, y puede ser empleada para detectar efectos del manejo en el suelo, ya que responde rápidamente a las adiciones de enmiendas orgánicas y al arado (Bandick y Dick, 1999). Otra enzima involucrada en la hidrólisis de compuestos del carbono es la invertasa o sacarasa, la cual se encarga de hidrolizar los fructofuranósidos, dando una molécula de β-D-fructofuranosa (fructosa) y un resto que recupera un grupo hidroxilo. La actividad invertasa es también parcialmente responsable de la degradación de la *litter* en el suelo (Frankenberger Jr y Johanson, 1983), aunque su actividad se ve afectada, entre otros factores, por la vegetación y la materia orgánica (Ross, 1975). Dado que las actividades de enzimas relacionadas con la hidrólisis de compuestos carbonados desempeñan un papel fundamental en el reciclaje del polímero más abundante en la naturaleza (la celulosa), su determinación es de vital importancia para la comprensión de la dinámica de la materia orgánica y del ciclo biogeoquímico del carbono en el suelo.

En la dinámica de la materia orgánica el nitrógeno, al igual que el carbono, es un elemento esencial para la fertilidad del suelo y la nutrición de las plantas y, a pesar de suponer una fracción menor que la del carbono dentro de la materia orgánica, el nitrógeno edáfico está reconocido como un nutriente esencial, en cuya transformación y reciclaje las actividades humanas ejercen una enorme influencia, especialmente en ecosistemas agrícolas (McNeill y Unkovich, 2007). Muchas de las reacciones de mineralización del nitrógeno en el suelo están controladas por microorganismos y catalizadas por una enzima específica, ya que para que el nitrógeno del suelo sea asimilable por las plantas y los microorganismos ha de sufrir una serie de procesos bioquímicos para transformarse en compuestos más sencillos (Ladd, 1978). La mayor parte del nitrógeno presente en el suelo está en forma de nitrógeno orgánico, el cual está constituido casi en un 40 % por material de origen proteico (Hayano, 1996). Las proteínas del suelo son descompuestas por un gran número de bacterias y hongos en un proceso denominado proteólisis, en el cual intervienen diversas enzimas denominadas proteasas (Ladd, 1978). En las reacciones sucesivas del proceso de proteólisis, las proteasas

extracelulares rompen los enlaces peptídicos de las proteínas, obteniéndose como producto nitrógeno peptídico, nitrógeno aminoacídico y, finalmente, amonio y nitrato. Este mecanismo de proteólisis es la mayor fuente de movilización de nitrógeno orgánico en los suelos. Así, en suelos que no reciben fertilización mineral, este proceso, junto con la fijación biológica del nitrógeno atmosférico, supone la única vía que tienen las plantas para satisfacer sus requerimientos biológicos de este elemento (Murphy *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2005). Las proteasas más estudiadas son la proteasa-caseína, que cataliza la hidrólisis de grandes cadenas de proteínas, y la proteasa-BAA, que hidroliza la N-benzoil-L-arginina-amida, y cuya actividad refleja la de las peptidasas, esto es, de las proteasas que intervienen en la hidrólisis de los péptidos a amonio (Ladd y Butler, 1972). Una de las actividades hidrolíticas más ampliamente estudiadas, y que también forma parte del ciclo del nitrógeno, es la ureasa, la cual cataliza la hidrólisis de la urea, dando como productos CO_2 y NH_3 (Nannipieri *et al.*, 1980). El gran número de estudios que existen sobre esta enzima se debe al uso que tiene la urea como fertilizante nitrogenado en la agricultura, ya que regula el aporte de nitrógeno a las plantas tras la aplicación de fertilizantes a base de este compuesto.

Además del carbono y del nitrógeno existen otros elementos como el fósforo y el azufre, que son esenciales para todas las células vivas. Entre las biomoléculas que contienen fósforo se encuentran los ácidos nucleicos (ADN, ARN), fosfolípidos, fosfatos de azúcar (por ejemplo, glucosa-6-fosfato) y moléculas con un enlace pirofosfato (por ejemplo, ATP). Por su parte, el azufre está contenido en dos aminoácidos (cisteína y metionina), así como en diversas coenzimas, vitaminas y sulfolípidos.

A la hora de regular la disponibilidad de fósforo en el suelo, las fosfatasas desempeñan un papel primordial (Speir y Ross, 1978). Éstas son un grupo de enzimas capaces de catalizar la hidrólisis de ésteres y anhídridos de ácido fosfórico (Schmidt y Laskowski Sr, 1961). Además de ser un buen indicador de la fertilidad del suelo, las fosfatasas desempeñan un papel importante en el ecosistema edáfico, ya que está demostrado que existe una correlación entre el crecimiento vegetal y las deficiencias de fósforo en el suelo (Speir, 1976). La importancia que este tipo de enzimas tiene para la nutrición vegetal ha sido remarcada en varios estudios, ya que la absorción de fósforo por parte de las plantas requiere la mineralización del fósforo orgánico a ortofosfato (Dalal, 1977; Speir y Ross, 1978; Dick y Tabatabai, 1987; Rastin *et al.*, 1988). Entre las fosfatasas más estudiadas se encuentran las fosfodiesterasas y las fosfomonoesterasas. Las primeras son un grupo de enzimas entre las que se encuentran las nucleasas, las cuales catalizan la degradación de ácidos nucleicos (Browman y Tabatabai,

1978). Por su parte las fosfomonoesterasas catalizan la hidrólisis de los monoésterfosfatos orgánicos a fósforo inorgánico, el cual puede ser tomado por las plantas (Burns, 1978).

Referente al azufre orgánico, su principal entrada al suelo se produce mediante el empleo de agrosanitarios. Bacterias y hongos mineralizan ésteres de sulfato ($RO\text{-}SO_3$), liberando el radical orgánico y proporcionando el azufre disponible para las plantas en forma de sulfato inorgánico (Freney *et al.*, 1975; Sakadevan *et al.*, 1993). La disponibilidad de sulfatos en el suelo dependerá de la hidrólisis extracelular de los ésteres de sulfato aromáticos, reacción catalizada por la arilsulfatasa.

Aparte de las enzimas de tipo hidrolítico, en el suelo existen otras enzimas (oxidorreductasas) de tipo intracelular, cuyas actividades han sido ampliamente estudiadas por ser capaces de caracterizar el estado microbiológico del suelo. Entre este tipo de enzimas se pueden destacar la deshidrogenasa y la catalasa. La primera es un tipo de enzima capaz de catalizar la oxidación de compuestos orgánicos mediante la transferencia de dos átomos de hidrógeno (von Mersi y Schinner, 1991). Su determinación se realiza por ser un buen indicador de la actividad microbiana y biológica de los suelos, ya que se halla sólo en células vivas (Burns, 1978; Visser y Parkinson, 1992). Asimismo, la actividad deshidrogenasa también puede ser tomada como indicador general de la intensidad del metabolismo microbiano (Tabatabai, 1994). Por otra parte, la catalasa es la enzima encargada de catalizar la reacción de descomposición del peróxido de hidrógeno (H_2O_2), producido por la cadena transportadora de electrones mitocondrial en varias reacciones de hidroxilación y oxidación, liberando agua y oxígeno. La catalasa, al igual que la deshidrogenasa, es una enzima de tipo intracelular y es considerada indicadora de la actividad de organismos aerobios, además de haber sido relacionada con la fertilidad del suelo (García y Hernández, 1997).

Independientemente del tipo de enzima que se analice, existe abundante evidencia científica que sugiere que las actividades enzimáticas pueden utilizarse como indicadores de la fertilidad y de la actividad microbiana de los suelos (Badiane *et al.*, 2001). Además, las enzimas pueden ser empleadas como una expresión directa de los requerimientos metabólicos y de la disponibilidad de nutrientes para las comunidades microbianas y proporcionar una comprensión más completa de los procesos clave que relacionan las poblaciones microbianas y la dinámica de los nutrientes (Sinsabaugh y Moorhead, 1994). Asimismo, diversos autores afirman que las actividades enzimáticas del suelo son útiles para indicar su calidad, debido a la sensibilidad que muestran frente a pequeñas variaciones, tanto en los componentes del

suelo, como ante la presencia de agentes degradantes (Nannipieri *et al.*, 1990; Leirós *et al.*, 1999b; Gil-Sotres *et al.*, 2005).

En los suelos que portan árboles, tal y como sucede en el caso de los forestados, la descomposición de la *litter* es un proceso esencial para controlar la transformación de materia orgánica en humus y, por tanto, los ciclos biogeoquímicos de varios elementos como el carbono, el nitrógeno, el fósforo y el azufre (Berg y Laskowski, 2006). Asimismo, debido a que la forestación altera la cantidad y la composición de la materia orgánica del suelo, este cambio de uso debería afectar, a su vez, a la actividad de las enzimas de un modo significativo (Guo y Han, 2008). Por otro lado, las bacterias, los hongos y otros microorganismos descomponen la biomasa y los restos vegetales del suelo mediante la producción de enzimas intra- y extracelulares. De este modo, es de suponer que mediante el análisis de diferentes actividades enzimáticas que participen en varios ciclos biogeoquímicos del suelo, puedan cuantificarse las transformaciones acaecidas en el metabolismo edáfico debido al cambio de uso de agrícola a forestal.

Las actividades enzimáticas también pueden emplearse como un indicador para estudiar en qué medida el cambio climático afecta al ecosistema edáfico. La temperatura de la Tierra, así como los regímenes de precipitaciones a nivel mundial, se están viendo alterados a medida que aumentan las concentraciones de los gases de efecto invernadero. Debido a que la actividad de las enzimas en ecosistemas naturales están controladas tanto por factores abióticos (temperatura y humedad del suelo, pH, etc.), como por factores bióticos (actividad de los microorganismos), se espera que se vean afectadas por una variación en el clima terrestre (Trasar-Cepeda *et al.*, 2007). Estos cambios pueden tener consecuencias importantes para el funcionamiento del ecosistema edáfico, pudiendo afectar a la descomposición de la materia orgánica, al ciclo de los nutrientes y a las interacciones planta-microorganismos (Burns *et al.*, 2013), lo cual se espera que también tenga un efecto sobre el balance de carbono en el suelo. La importancia en el funcionamiento ecológico del suelo y la gran sensibilidad que tienen frente a perturbaciones, confiere a las enzimas un elevado grado de interés, ya que mediante su estudio se podría observar cómo y en qué medida la forestación afecta al ecosistema edáfico, lo que podría ayudar a luchar contra el cambio climático.

Según queda recogido en los numerosos estudios realizados hasta la fecha por distintos autores, las actividades enzimáticas proporcionan una herramienta fiable para estimar cambios en la dinámica y la distribución de los procesos microbianos que tienen lugar en suelos sometidos a diferentes usos y manejos (Burns, 1978; Sinsabaugh *et al.*, 1991; Bandick y Dick,

1999; Leirós *et al.*, 1999b; Bending *et al.*, 2004). Además, el empleo de las actividades enzimáticas para el estudio de las modificaciones a nivel metabólico sufridas por un suelo tras cambiar su uso se basa en su sensibilidad frente al manejo del suelo y a los cambios ambientales, su importancia en el ciclo de los nutrientes y en la descomposición de la materia orgánica y su relación con el contenido en carbono del suelo. Asimismo, el análisis de la actividad de muchas enzimas hidrolíticas y de algunas oxidorreductasas tiene la ventaja sobre el de otro tipo de propiedades del suelo de que se puede llevar a cabo de manera rutinaria, es sencillo, rápido, y los costes requeridos para su determinación experimental son relativamente bajos (Tabatabai y Bremmer, 1970; Frankenberger Jr y Dick, 1983; Dick *et al.*, 1996; Trasar-Cepeda *et al.*, 2008a).

1.3.1 Actividades enzimáticas en suelos bajo diferentes usos y en suelos forestales

Desde hace más de tres décadas, las actividades enzimáticas se han venido empleando en multitud de estudios edafológicos de diversa índole (Burns, 1978). De acuerdo con lo recogido en la literatura, estas propiedades bioquímicas han sido investigadas en innumerables tipos de suelos de muy diversas características, pertenecientes a regiones bioclimáticas de todas partes del mundo. Así, existen estudios que involucran actividades enzimáticas en suelos desérticos (Blank, 2004), en zonas áridas (Miralles *et al.*, 2012), en regiones templado-húmedas (Trasar-Cepeda *et al.*, 2000a), en ambientes árticos de tundra (Sistla y Schimel, 2013), en suelos de sabana (Fontaine *et al.*, 2004), en bosques tropicales (Ushio *et al.*, 2010) e, incluso, en suelos de zonas urbanas (Lorenz y Kandeler, 2005).

Dado que reflejan cambios en el metabolismo edáfico y son altamente sensibles a las perturbaciones sufridas por el suelo, las actividades enzimáticas han sido empleadas como indicadores de calidad del suelo (Trasar-Cepeda *et al.*, 1998; Leirós *et al.*, 1999b; Bastida *et al.*, 2006; Puglisi *et al.*, 2006; Zornoza *et al.*, 2008; Chaer *et al.*, 2009), así como para evaluar el estado nutricional y la actividad microbiana del suelo (Gil-Sotres *et al.*, 2005). Por ejemplo, Palma y Conti (1990) emplearon la actividad ureasa como indicador significativo de la diferenciación entre suelos bajo varios tipos de vegetación en diferentes estaciones del año. Del mismo modo Caravaca *et al.* (2002) además de la actividad ureasa, emplearon la medida de las actividades deshidrogenasa, proteasa-BAA, fosfatasa y β-glucosidasa, para evaluar los efectos del uso del suelo sobre las propiedades bioquímicas relacionadas con la actividad microbiana y el ciclo de los nutrientes, así como sobre la calidad de la materia orgánica. Otros autores, como García y Hernández (1997), utilizaron las actividades de diversas

oxidorreductasas e hidrolasas de los ciclos del carbono, del nitrógeno, del fósforo y del azufre para establecer índices de erosión en suelos abandonados de la región semiárida mediterránea. En esta misma región, Riffaldi *et al.* (2002) utilizaron diversas actividades enzimáticas, entre otras propiedades bioquímicas, para establecer índices biológicos en suelos de prado natural y en suelos de cultivo de trigo, de naranjos y de hortalizas, concluyendo que los suelos con un manejo más intensivo (trigo y hortalizas), presentaban índices biológicos y actividades enzimáticas más bajas que aquellos con menos intervención (prado natural y naranjos). Unos resultados similares fueron alcanzados por Masciandaro y Ceccanti (1999), quienes emplearon varias actividades enzimáticas como la ureasa, la proteasa-BAA, la fosfomonoesterasa, la β-glucosidasa y la deshidrogenasa, para determinar la calidad del suelo en diferentes sistemas agrícolas, concluyendo que ésta es menor cuanto más intensos sean los manejos realizados en el suelo.

Las actividades enzimáticas también han sido utilizadas como indicadoras en diversos ensayos de contaminación de suelos, siendo la actividad deshidrogenasa uno de los parámetros más empleados, por ser un indicador de la actividad microbiana del suelo (Tabatabai, 1994). Así, por ejemplo, Tu (1981) empleó dicha actividad para estudiar el efecto que diferentes pesticidas ejercían en el suelo, mientras que Margesin *et al.* (2000) lo consideraron muy buen indicador para la evaluación del grado de recuperación de suelos contaminados con hidrocarburos. Otras actividades enzimáticas, como por ejemplo la ureasa, también han sido utilizadas por varios autores para estimar el grado de contaminación de un suelo (Tabatabai, 1997; Leirós *et al.*, 1999b), debido al efecto que la presencia de metales pesados tiene sobre ella. En un estudio más reciente, Bello (2012) empleó diversas actividades enzimáticas oxidorreductasas como la deshidrogenasa y la catalasa, así como varias hidrolasas como la fosfomonoesterasa, ureasa y β-glucosidasa, para diagnosticar el efecto contaminante de los clorofenoles sobre los suelos gallegos. Sin embargo, a pesar de haber sido empleadas en muchas ocasiones, las actividades enzimáticas no siempre han dado resultados positivos, ya que autores como Trasar-Cepeda *et al.* (2000b), indican que el empleo de enzimas individuales no reflejan con exactitud el grado de contaminación de los suelos.

Otra de las aplicaciones que se les ha dado a las actividades enzimáticas es como indicadores del nivel de degradación que sufren los suelos tras un incendio forestal. Por ejemplo, en bosques de robles en Estados Unidos, Boerner *et al.* (2005) estudiaron la variación del contenido en materia orgánica y de la actividad de varias hidrolasas y oxidorreductasas, a lo largo del tiempo tras un incendio. En un sentido similar, Allison *et al.* (2010) estudiaron la

actividad de enzimas celulolíticas y degradadoras de la quitina, entre otras propiedades bioquímicas, para comprobar el estado de un suelo que hacía siete años que había sido afectado por un incendio en bosques boreales. A su vez, otros autores también emplearon diversas actividades enzimáticas para tratar de comprender la respuesta de la microbiota edáfica en suelos quemados (Saá *et al.*, 1993; Barreiro *et al.*, 2010; Fontúrbel *et al.*, 2012; Pourreza *et al.*, 2014).

Sin embargo, entre todos los tipos de ensayos realizados, donde más extensamente se investigaron estas propiedades bioquímicas es en los suelos agrícolas, de modo que la bibliografía sobre estudios que involucran actividades enzimáticas en suelos agrícolas de diversa índole es muy numerosa. En este ámbito, autores como Bandick y Dick (1999) estudiaron diversas actividades enzimáticas, como la α y la β-glucosidasa, la α y la β-galactosidasa, la celulasa, la invertasa y la arilsulfatasa, entre otras, en suelos agrícolas con diferentes tipos de vegetación y manejo, con el objetivo de establecer índices de calidad para dichos suelos. Estos investigadores llegaron a la conclusión de que las actividades enzimáticas, a excepción de la α y β-glucosidasa y la α y β-galactosidasa, eran generalmente más altas en los suelos de prado permanente, que en los suelos de cultivo. Otro trabajo realizado para investigar cómo el laboreo del suelo afecta a las actividades enzimáticas a largo plazo fue llevado a cabo por Dick (1997). En él se compararon las actividades fosfatasa, β-glucosidasa y amidasa en suelos de terrazas, actualmente en cultivo y abandonadas, con las de otros terrenos de cultivo abandonados, llegando a la conclusión de que los niveles de actividad mostrados por los terrenos de cultivo eran más altos que en aquellos suelos en los que ya no se realizaba ningún tipo de laboreo. También en la década de los 90, Deng y Tabatabai (1997) investigaron cómo las actividades de varias fosfatasas (fosfomonoesterasa ácida y alcalina, fosfodiesterasa y pirofosfatasa) y de la arilsulfatasa se ven afectadas por distintos tipos de laboreos agrícolas, así como por diferentes adiciones de abonos orgánicos. Estos autores concluyeron que las actividades de estas enzimas se ven favorecidas por la adición de enmiendas y que son mayores cuanto menores sean las perturbaciones en el suelo causadas por el arado. Díaz-Molina (2003) también realizó estudios acerca de la influencia de las labores agrícolas sobre las propiedades bioquímicas en suelos agrícolas de diferentes usos y estableció comparaciones tanto entre ellos, como con suelos de Galicia con vegetación clímax. En su trabajo observó una disminución en los suelos agrícolas de las actividades enzimáticas de los ciclos del carbono, del nitrógeno, del fósforo y del azufre frente a las registradas en suelos bajo vegetación clímax. En lo referente a actividades enzimáticas oxidorreductasas, este autor

observó una disminución de la actividad catalasa en suelos de cultivo, pero un incremento de la actividad deshidrogenasa en estos frente a los suelos con vegetación clímax. Por otra parte, Trasar-Cepeda *et al.* (2008a) analizaron y compararon las actividades de varias enzimas hidrolíticas en suelos con diferentes cultivos y con diferentes especies forestales, concluyendo que el manejo del suelo causa una reducción en el contenido en materia orgánica, pero afecta de manera distinta a las actividades enzimáticas dependiendo del tipo de laboreo que el suelo reciba y de la enzima analizada. Otras muchas investigaciones realizadas en suelos agrícolas se centraron en analizar la respuesta de la microbiota edáfica y de las actividades enzimáticas de varios ciclos biogeoquímicos a los diferentes tipos de manejo (Dick, 1992; Acosta-Martinez *et al.*, 2007; Trasar-Cepeda *et al.*, 2008b; Jin *et al.*, 2009; Qin *et al.*, 2010; Lagomarsino *et al.*, 2011), así como a variaciones de pH derivadas de adiciones de cantidades variables de productos encalantes (Acosta-Martinez y Tabatabai, 2000).

Las actividades enzimáticas también fueron empleadas por diversos autores para establecer las características bioquímicas y microbiológicas en suelos dedicados a prado. Por ejemplo, en un estudio en el que se analizó la actividad de diversas enzimas en suelos de prado de Nueva Zelanda, Saratchandra *et al.* (1984) concluyeron que los altos valores de las actividades enzimáticas obtenidos en su estudio estaban relacionados con el alto contenido en materia orgánica de los suelos. Por su parte, Paz-Ferreiro (2006) llevó a cabo estudios comparando varias actividades enzimáticas, tanto hidrolasas como oxidorreductasas, en suelos de prado de Galicia con distinta intensidad de manejo, con la finalidad de establecer una base de datos al respecto y proporcionar índices de calidad para este tipo de suelos. Este autor observó que, en general, las enzimas presentan menor actividad en los prados manejados intensivamente que en los prados con escaso manejo.

Otro tipo de suelos que también fueron objeto de numerosas investigaciones relacionadas con las actividades enzimáticas son los suelos forestales. En Nueva Zelanda, Saviozzi *et al.* (2001) investigaron diversas actividades enzimáticas en suelos forestales con chopos (*Populus* sp.), así como en suelos de cultivo de maíz y de prado natural. Estos autores concluyeron que, por lo general, todas las actividades enzimáticas tenían la máxima actividad en los suelos de prado, seguidos de los forestales y de los maizales. Otros investigadores como Zornoza *et al.* (2007), utilizaron varios parámetros físico-químicos, así como la actividad de la fosfatasa, la ureasa y la β-glucosidasa, para establecer índices de calidad en suelos forestales de la provincia de Alicante. Los suelos forestales de Galicia también han sido caracterizados en cuanto a las actividades enzimáticas. Así, Trasar-Cepeda *et al.* (2000a) establecieron una base

de datos para diferentes actividades enzimáticas de los ciclos del fósforo, del nitrógeno, del carbono y del azufre en cuarenta suelos bajo vegetación clímax de *Q. robur* L. y *Q. pyrenaica* L., analizando después las correlaciones entre ellas, así como con otras propiedades físicas y químicas de estos mismos suelos. También en esta misma región, Miguéns (2005) realizó un estudio de las propiedades bioquímicas en suelos forestales de repoblación con *Eucalyptus globulus* Labill, *Pinus pinaster* Ait y *Pinus radiata* D. Don, obteniendo resultados variables en función de la enzima y del tipo de vegetación investigados. En general, los estudios que involucran actividades enzimáticas en suelos forestales son abundantes. Así, además de los trabajos ya mencionados, hay investigaciones acerca de la relación entre microorganismos, actividades enzimáticas y nutrientes edáficos en bosques subalpinos (Pang *et al.*, 2009) y en bosques atlánticos reforestados de Brasil (Vasconcellos *et al.*, 2013), estudios respecto a la influencia de la especie forestal en procesos microbiológicos de suelos tropicales (Ushio *et al.*, 2010), trabajos relacionados con la variabilidad temporal del metabolismo microbiano en suelos de bosque mediterráneo (Quilchano y Marañón, 2002), así como otros acerca de la influencia de la temperatura, el manejo y la variabilidad espacial en procesos enzimáticos en suelos de bosques de robles de regiones templadas centroeuropeas (Matinizadeh *et al.*, 2008; Šnajdr *et al.*, 2008; Baldrian *et al.*, 2013).

1.3.1.1 Actividades enzimáticas en suelos forestados

A tenor de los resultados obtenidos por muchos investigadores en diferentes estudios, es bien conocido que la forestación afecta a las propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos, siendo las más notables las modificaciones relacionadas con el carbono edáfico. Así, debido a que se piensa que la forestación supone un instrumento para luchar contra el cambio climático, gran parte de los estudios relacionados con la forestación se han centrado en el papel del suelo como fijador del CO_2 atmosférico tras el cambio de uso (Paul *et al.*, 2002; Vesterdal *et al.*, 2002; Paul *et al.*, 2003; Laganière *et al.*, 2010; Tang y Li, 2013). Tal y como se indicó previamente, en el ciclo del carbono edáfico y de la materia orgánica, las actividades enzimáticas adquieren especial relevancia, ya que intervienen de manera directa en la dinámica de los nutrientes del suelo. Sin embargo, a pesar de que pueden ser empleadas para determinar la intensidad con la que el cambio de uso del suelo afecta a la dinámica de la materia orgánica, los efectos de la forestación sobre la actividad de las enzimas del suelo no son del todo conocidos, ya que apenas hay estudios al respecto.

En el caso concreto de los suelos forestados, se sabe que la forestación origina cambios en el suelo, tanto en las propiedades físicas como en las químicas y existen numerosos trabajos relacionados con el impacto de este cambio de uso sobre varias propiedades físico-químicas del suelo, como por ejemplo el realizado por Berthrong *et al.* (2009), en el cual se evalúan los efectos de la forestación sobre varias propiedades físicas y químicas del suelo. También existen estudios que investigan el efecto de la forestación sobre algunas propiedades bioquímicas del suelo tales como la biomasa microbiana o la respiración (Mao *et al.*, 1992; Priha y Smolander, 1997; Chen, 2008; Laik *et al.*, 2009), así como las modificaciones originadas por la forestación sobre la estructura y la composición de las comunidades fúngicas y microbianas del suelo (Macdonald *et al.*, 2009; Carson *et al.*, 2010; Yannikos *et al.*, 2014).

Sin embargo, el impacto que este cambio de uso provoca sobre las actividades de las enzimas del suelo ha recibido poca atención. Entre los pocos trabajos publicados se puede citar el de Sicardi *et al.* (2004), quienes realizaron un estudio de las modificaciones sufridas por la actividad de enzimas como la fosfatasa y la deshidrogenasa en pastizales de Uruguay forestados con *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. Estos autores observaron valores más bajos de estas actividades enzimáticas en los eucaliptales forestados que en los suelos de prado, y concluyeron que ambas actividades enzimáticas son buenos indicadores del estrés generado debido al cambio de uso del suelo. Relacionado también con la forestación de pastizales, Chen (2008) concluye que la plantación de coníferas en este tipo de suelos acarrea una disminución de la actividad fosfatasa, hecho que relacionó con el menor aporte de materia orgánica lábil que reciben los suelos forestados en comparación con los pastizales. En un trabajo relativo a las modificaciones sufridas por suelos áridos del norte de China tras ser forestados con chopos, Guo y Han (2008) analizaron las actividades enzimáticas deshidrogenasa, fosfatasa y ureasa. Estos investigadores concluyeron que la actividad de estas enzimas se ven afectadas negativamente tras el cambio de uso del suelo.

En definitiva, a pesar del gran potencial que ofrecen las actividades enzimáticas como indicadoras del metabolismo edáfico tras el cambio de uso del suelo, su empleo en suelos forestados es escaso.

1.4 JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

El Reglamento (CE) 2080/92 era el marco legal mediante el cual se concedían subvenciones para la forestación de terrenos agrícolas marginales. Asimismo, tras la entrada en vigor del Protocolo de Kyoto el citado Reglamento se empleó como un instrumento de lucha contra el cambio climático, por lo que su nueva finalidad era correcta, al menos desde un punto de vista medioambiental. Sin embargo, su aplicación fue incontrolada, al menos en ciertos países (García y Pérez, 2001; Crecente y Miranda, 2002), ya que en muchos casos se forestaron terrenos agrícolas de calidad. En el caso concreto de Galicia, la forestación que se realizó, al menos durante los primeros años de aplicación del Reglamento, tuvo lugar mayoritariamente sobre terrenos agrícolas de calidad y no sobre tierras marginales, lo cual era la idea inicial de esta política. Este hecho supuso una modificación en el paisaje agrario gallego, así como la pérdida de tierras de alto valor agrológico (García y Pérez, 2001; Corbelle-Rico *et al.*, 2012). Pese a esto, y aunque han transcurrido ya más de veinte años desde que comenzaron las forestaciones en las tierras agrícolas, el coste ambiental de estos cambios, así como la efectividad real de la forestación en la lucha contra el cambio climático, no han sido evaluados aún en el territorio gallego.

Asimismo, la mayoría de estudios que se han llevado a cabo hasta la fecha en diferentes partes del mundo, se han centrado principalmente en los efectos de la forestación sobre las modificaciones de los distintos *stocks* de carbono y de la materia orgánica en terrenos agrícolas marginales, siendo muy escasas las investigaciones realizadas en suelos agrícolas de elevada productividad. Del mismo modo, tal y como se indicó previamente, los trabajos que evalúan los cambios que se producen a nivel metabólico en este tipo de suelos son prácticamente inexistentes. Para contribuir a paliar la escasez de estudios acerca del impacto de la forestación sobre la actividad de las enzimas del suelo se desarrolló el proyecto de investigación titulado “Mitigación del cambio climático por forestación de terrenos agrícolas” (financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación, CGL2008-01992/BTE), con el cual se pretendían evaluar las modificaciones sufridas por las diferentes propiedades bioquímicas del suelo (tanto directamente relacionadas con el número y la actividad de los microorganismos como diversas actividades enzimáticas de tipo hidrolítico) tras la transformación de uso agrícola a forestal, y en el cual se encuadra el presente trabajo de investigación. Asimismo, debido, por una parte, a la importancia que las actividades enzimáticas tienen sobre el metabolismo edáfico y el ciclo de los nutrientes en el suelo y, por otra, a que son buenos indicadores del cambio en la dinámica de la materia orgánica edáfica y reflejan el nivel de

estrés de un suelo tras el cambio de uso, en este trabajo se estudiaron las modificaciones producidas por la forestación sobre la actividad de las enzimas del suelo.

Debido a la escasez de datos acerca del comportamiento de las actividades enzimáticas en suelos forestados, este trabajo pretende ser un punto de partida que promueva la realización de estudios más detallados respecto a cómo y en qué medida el cambio de uso de un suelo de agrícola a forestal afecta al metabolismo edáfico y a la dinámica de los nutrientes y de la materia orgánica. Por otro lado, dado que para caracterizar el estado fisiológico y metabólico del suelo es necesario estudiar diferentes ciclos biogeoquímicos, en este estudio se han investigado varias hidrolasas relacionadas con los ciclos edáficos del nitrógeno (actividad proteasa-caseína, actividad proteasa-BAA y actividad ureasa), del carbono (actividad CM-celulasa, actividad β-glucosidasa y actividad invertasa), del fósforo (actividad fosfodiesterasa y actividad fosfomonoesterasa) y del azufre (actividad arilsulfatasa), así como la actividad de enzimas oxidorreductasas que reflejan el metabolismo de la microbiota del suelo (actividad deshidrogenasa y actividad catalasa). Asimismo también se han investigado los efectos que la forestación tiene sobre varias propiedades físicas y químicas de los suelos, fundamentalmente sobre los contenidos en carbono y nitrógeno, la densidad y el pH, por ser las propiedades que, a *priori*, se esperaría que fueran más afectadas por el cambio de uso de agrícola a forestal.

El trabajo realizado en esta tesis se divide en dos partes. En la primera se trató de caracterizar, de manera general, el cambio que la forestación induce en las diferentes actividades enzimáticas y propiedades físico-químicas de los suelos. Para ello se estudiaron las capas superficiales (10 primeros centímetros) en un gran número de suelos forestados con diferentes características (especies forestales variadas y de diferentes edades, localizaciones geográficas y tipos de suelos diferentes, etc.), y se compararon dichas actividades con las de suelos agrícolas adyacentes a cada una de las plantaciones forestadas investigadas y que mantienen el uso del suelo previo a la forestación.

En la segunda parte se estudiaron, de un modo detallado, los efectos de la forestación sobre las actividades enzimáticas y las propiedades físicas y químicas de los suelos. Para ello se seleccionaron dos de los suelos forestados analizados previamente (que portan la misma especie forestal y de la misma edad), así como sus suelos de cultivo originales (uno de ellos un monocultivo de maíz y el otro una rotación prado-maíz), y se llevaron a cabo dos tipos de estudios. En uno de ellos se analizó el efecto de la forestación sobre la actividad enzimática y sobre algunas propiedades generales del suelo a lo largo del perfil hasta una profundidad de 100 cm, para lo cual se tomaron muestras cada 10 cm y se compararon las profundidades

similares de los suelos forestados con las de su correspondiente suelo de cultivo de origen. Por otra parte, en el segundo de los estudios se investigó el efecto de la forestación sobre la variación estacional de las actividades enzimáticas y propiedades generales en estas mismas parcelas a lo largo de un año. Para ello se tomaron muestras cada dos meses de los 30 cm superiores (dividiéndolas en submuestras cada 10 cm) de los suelos forestados comparándolas con las de sus respectivos suelos de cultivo de procedencia. Además, durante el periodo de estudio se llevó a cabo un control de las labores agrícolas realizadas en los terrenos de cultivo.

Los objetivos concretos que se pretenden alcanzar con este trabajo de tesis son los siguientes:

1. Comprobar de qué manera la forestación afecta al metabolismo edáfico tras el cambio de uso de suelo.

2. Averiguar e identificar qué factores influyen en las modificaciones de las diferentes actividades enzimáticas cuando el suelo cambia de uso, y determinar su importancia.

3. Estudiar cómo la forestación afecta al metabolismo edáfico a lo largo del perfil del suelo, al plantar árboles de similares características sobre suelos de cultivo que eran empleados previamente para usos diferentes: rotación prado-maíz y monocultivo de maíz alternado con barbecho.

4. Obtener información acerca de cómo la forestación afecta a los patrones temporales de variación de las actividades enzimáticas de las capas superiores de los suelos y compararlos con los patrones de variación de las actividades en los suelos de cultivo de los que proceden, con el fin de diferenciar aquellas modificaciones debidas a las condiciones ambientales y climáticas, de aquellas debidas al uso y manejo de los suelos de cultivo de partida.

MATERIAL

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

2. MATERIAL

2.1 SUELOS

2.1.1 Suelos empleados para el estudio general de los suelos forestados

Los suelos empleados en esta parte del estudio se localizan en las cuencas hidrográficas de los ríos Ulla y Tambre (Mapa 2.1). En diferentes lugares de esta zona se seleccionaron un total de veinticuatro parcelas. Cada una de ellas consta, como mínimo, de un suelo forestado y de un suelo de cultivo adyacente, el cual representa el uso del suelo previo a la forestación y que fue tomado como control o referencia para comparar todos los parámetros que se analizaron en los suelos forestados. Las características y la localización de los suelos utilizados en esta primera parte del estudio se muestran en el la Tabla 1.1 del Anexo.

Mientras que el número de suelos de cultivo estudiados fue de veinticuatro, el número de suelos forestados analizados fue de treinta y cinco, ya que en algunos casos había varios suelos forestados derivados del mismo suelo de cultivo. Esto ocurrió con los suelos de seis de las parcelas: Río Vea, Casal, A Estrada; Anllada 2, Rodiño y A Barquiña (Tabla 2.1), de modo que cada una de dichas parcelas comprende un suelo de cultivo con sus correspondientes suelos forestados asociados.

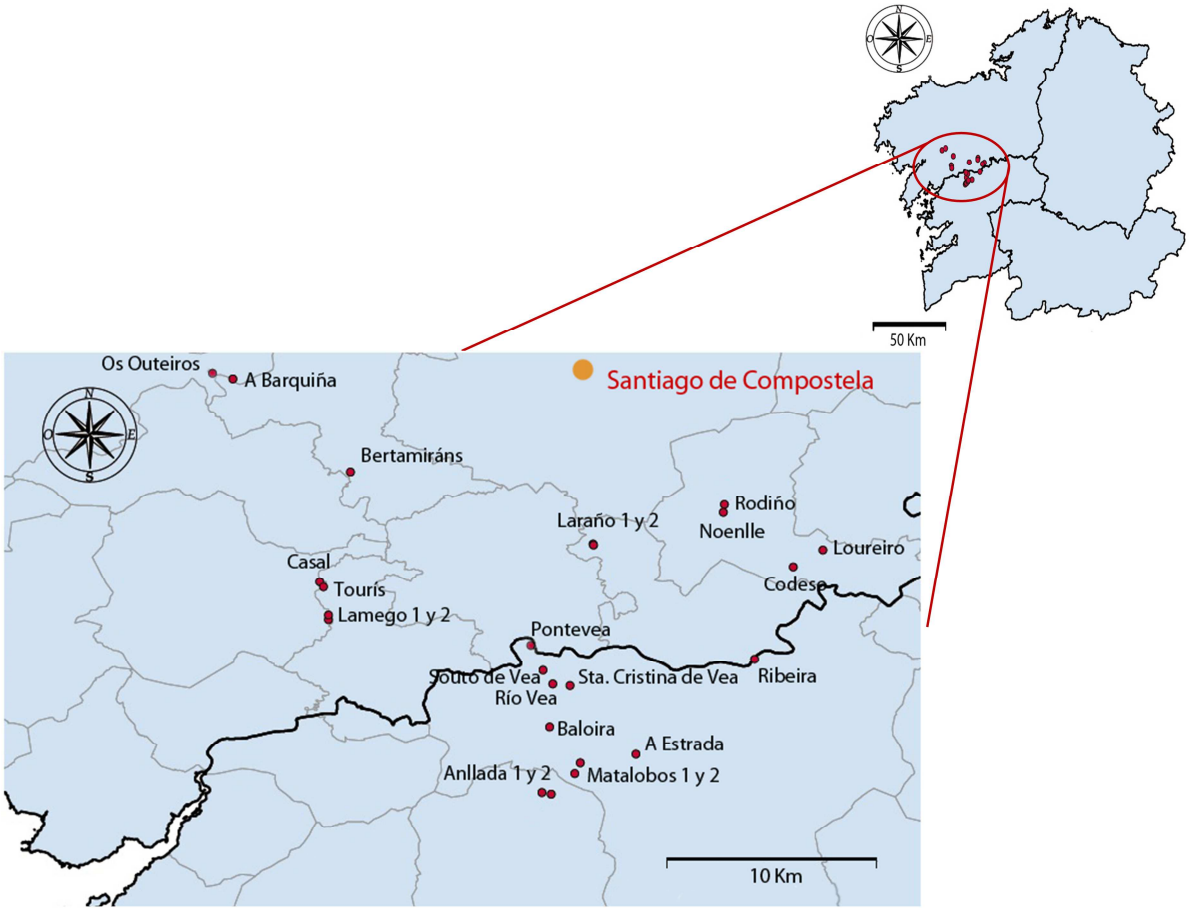
La parcela de Río Vea cuenta con un suelo de cultivo de maíz y tres suelos forestados situados en las proximidades. Uno de ellos es una forestación con chopos (*Populus* sp.) de siete años (Río Vea chopo), otro porta una mezcla de chopos y robles americanos (*Populus* sp. y *Quercus rubra* L.; Río Vea chopo+roble a.) de seis años de edad, mientras que el tercero es una forestación realizada cinco años antes del comienzo del estudio con robles americanos (Río Vea roble a.).

La parcela de Casal cuenta con un suelo dedicado al cultivo de maíz y con tres forestaciones circundantes que portan chopos de siete, seis y cinco años, las cuales se denominaron Casal chopo 1, Casal chopo 2 y Casal chopo 3, respectivamente.

A Estrada es una parcela conformada por un suelo de cultivo, el cual en el momento de la toma de muestras se encontraba en barbecho, y varios suelos forestados circundantes. Uno de ellos porta arces (*Acer pseudoplatanus* L.) de diez años (A Estrada arce), otro pino radiata (*Pinus radiata* D. Don) de once años (A Estrada pino rad.) y el último fresnos (*Fraxinus excelsior* L.) plantados siete años antes del inicio del estudio (A Estrada fresno) (Tabla 2.1).

La parcela de Rodiño está formada por un suelo de cultivo, el cual en el momento de la toma de muestras se encontraba arado y preparado para ser cultivado, y dos forestaciones adyacentes. Ambas portan chopos, una de ellas de doce años y la otra de cinco y se denominaron, respectivamente, Rodiño chopo 1 y Rodiño chopo 2.

Por último la parcela de A Barquiña cuenta con un suelo dedicado al cultivo de maíz y tres suelos forestados circundantes. Uno de ellos porta chopos de nueve años de edad (A Barquiña chopo), otro porta pino radiata de catorce años (A Barquiña pino rad.) y el tercero castaños (*Castanea sativa* Mill) de once años de edad (A Barquiña castaño).



Mapa 2.1. Localización de las veinticuatro parcelas empleadas en el estudio

El conjunto de suelos forestados estudiados, incluyendo los descritos previamente en los que un único suelo cultivo lleva asociados varios suelos forestados, tienen características diferenciadas. Así, poseen un rango de edades variado, portan especies forestales diferentes, se encuentran localizados en posiciones fisiográficas distintas y están sometidos a diferentes tipos de manejo.

Las edades de las forestaciones oscilan entre los cuatro y los quince años de edad. La mayoría de las plantaciones (veintidós) pueden considerarse recientes, pues tiene menos de diez años de edad. Las trece forestaciones restantes fueron plantadas hace más de diez años.

Respecto a las especies forestales, catorce de los suelos forestados portan distintas variedades de chopos (*Populus* spp.), seis portan robles americanos (*Quercus rubra* L.), cinco portan pino radiata (*Pinus radiata* D. Don), cuatro se forestaron con arces (*Acer pseudoplatanus* L.) y otros dos portan mezclas de especies, uno tiene chopos y robles americanos y el otro robles americanos y castaños. De los cuatro suelos forestados restantes uno se forestó con fresnos (*Fraxinus excelsior* L.), uno con píceas (*Picea* sp.), otro con cipreses (*Cupressus sempervirens* L.) y un último se forestó con castaños (*Castanea sativa* Mill). De este modo, veintiocho de los suelos forestados portan especies de hoja caduca (chopos, robles americanos, arces, fresnos, alisos y castaños), mientras que los restantes siete suelos portan especies de hoja perenne (pino radiata, píceas y cipreses) (Tabla 2.1).

Las parcelas objeto de estudio se encuentran en posiciones fisiográficas diferentes, de modo que diecinueve de los suelos forestados se recogieron en la vega de diferentes ríos (suelos de vega), mientras que los restantes dieciséis se recogieron en laderas de colinas (suelos de ladera). Los suelos de vega son fluvisoles, mientras que los suelos de ladera son regosoles. (ISSS Working Group, 1998).

Respecto al manejo de las plantaciones hay que destacar que la mayoría de suelos forestados (veinticinco) no recibe ningún tipo de manejo, por lo que poseen hojarasca en descomposición o, lo que es lo mismo, una capa de *litter* en superficie. Además, todos estos suelos presentan vegetación en el sotobosque cuyas plantas más comunes son las gramíneas, entre las que destacan *Dactylis glometata* L., así como varias especies del género *Lolium* spp. Sin embargo, la vegetación espontánea que crece bajo los árboles muestra algunas diferencias en función de la posición fisiográfica en la que se encuentran los suelos. Así, y de un modo general, en los suelos próximos a cauces fluviales la vegetación dominante es de porte más herbáceo, incluyendo plantas de la familia de las asteráceas como *Chrysantemum* sp. y *Senecio vulgaris* L., así como ortigas (*Urtica dioica* L.) y varias especies de los géneros *Plantago* spp. y *Rumex* spp. Por otra parte, en los suelos localizados en laderas abundan más los helechos (*Pteris aquilina* L.) y las zarzas (*Rubus* sp.), así como varias especies de *Erodium* spp., hiedras (*Hedera helix* L.) y cardos (*Carduus* spp.). No obstante independientemente de su localización, todos estos suelos forestados no están limpios debido a la abundante biomasa vegetal, tanto viva como muerta, presente en su superficie. Por otra parte, los diez suelos

forestados restantes están limpios, ya que como parte del manejo su superficie se encuentra rozada y desprovista de la capa de *litter*, así como de plantas en el sotobosque. No obstante, en todos estos suelos crece vegetación herbácea formada principalmente por algunas gramíneas.

Entre los suelos de cultivo, veinte de ellos se dedican al cultivo de maíz (*Zea mays* L.), mientras que dos estaban en barbecho y otros dos estaban arados y preparados para ser cultivados en el momento de la toma de muestras. Los suelos agrícolas con maíz poseían algo de vegetación herbácea con predominancia de gramíneas, así como diversas especies de *Poa* spp. y *Dactilys golmerata* L., algunas compuestas como *Senecio* sp. y algunas clusiáceas, principalmente del género *Hypericum* sp. Por su parte, los dos suelos en barbecho mostraban una vegetación típica dominada fundamentalmente por gramíneas y leguminosas, entre las que destacan *Poa* spp., *Lolium* spp., *Plantago* spp. y *Trifolium* spp.

2.1.2 Suelos empleados para el estudio de la influencia de la forestación en el perfil del suelo y para el estudio de la variación estacional de las propiedades de los suelos forestados

La segunda parte del trabajo de investigación de la presente memoria tuvo como objetivo realizar un análisis detallado de la influencia que tiene la forestación sobre las actividades enzimáticas de los suelos. Para ello se estudiaron tanto la modificación de las actividades enzimáticas a lo largo del perfil del suelo (hasta los 100 cm de profundidad), como su variación estacional. Ambos estudios se llevaron a cabo en dos de las parcelas analizadas en la primera parte del estudio: Laraño y Pontevea. A continuación se describen brevemente las dos parcelas, con sus correspondientes suelos de cultivo y forestados.

Laraño es una parcela situada a 76 m de altitud sobre materiales no consolidados en una llanura aluvial del río Santa Lucía. El terreno de cultivo tiene una extensión de 0,87 ha y en él se alterna el cultivo de maíz, entre mayo y septiembre, con el uso como prado durante el siguiente año y medio tras la recogida del maíz. Así, entre los años 2000-2010, en este suelo se realizaron cinco siembras de maíz en los años 2000, 2002, 2004, 2006 y 2009. Tanto el maíz cosechado como la hierba que se recoge son para alimentación de ganado bovino, por lo que todo el material vegetal es retirado de la finca tras su cosecha. El suelo recibe periódicamente aportes de fertilizante orgánico e inorgánico. La fertilización orgánica consiste en purín de vacuno, de los que el suelo recibe cantidades que oscilan entre los 85-110 m^3 ha^{-1} $año^{-1}$. En cuanto a la fertilización inorgánica el suelo recibe urea del 46 % (entre 170-230 kg ha^{-1} $año^{-1}$), NPK de la variedad 15-15-15 (entre 170-230 kg ha^{-1} $año^{-1}$) y enmiendas de

nitrato amónico (NH_4NO_3) al 27 % (entre 170-230 kg ha^{-1} $año^{-1}$). Del mismo modo el suelo recibe aportes de cal (alrededor de 400 kg ha^{-1} $año^{-1}$) y herbicidas.

La finca adyacente, la cual tiene una extensión de 0,25 ha, fue forestada 10 años antes del inicio del estudio con la variedad de chopos *Populus x euroamericana* (Dode) Guinier. En ella la única labor de mantenimiento llevada a cabo es la corta del sotobosque una vez al año a mediados del verano, aunque el material vegetal cortado no es exportado, sino que permanece sobre la superficie del suelo hasta su descomposición. El sotobosque está formado fundamentalmente por plantas anuales de tipo herbáceo, fundamentalmente gramíneas, urticáceas y asteráceas. Asimismo, hay que destacar que desde la plantación de los árboles no se han retirado nunca de la finca restos herbáceos o leñosos.

La parcela de Pontevea se localiza en una antigua terraza fluvial sobre sedimentos aluviales del río Ulla, a 28 m de altitud sobre el nivel del mar y a unos 5 m sobre el cauce actual del río. El terreno de cultivo tiene una extensión de 0,23 ha y se dedica exclusivamente al cultivo de maíz entre los meses de mayo y septiembre, por lo que el resto del año queda en barbecho. A la hora de la cosecha se retiran las plantas enteras, pues son empleadas para la alimentación de ganado bovino. El suelo recibe principalmente aporte de fertilizante orgánico en forma de purín de vacuno (entre 95-110 m^3 ha^{-1} $año^{-1}$), así como fertilizante inorgánico NPK de la variedad 18-7-5 en el momento de la siembra (alrededor de 300 kg ha^{-1} $año^{-1}$). A su vez se realizan enmiendas de cal (350 kg ha^{-1} $año^{-1}$) y herbicida una vez al año.

La parcela contigua, que tiene una extensión de 0,17 ha, se empleaba también para el cultivo de maíz y fue forestada 10 años antes de comenzar el estudio con la misma variedad de chopos que se empleó en la parcela de Laraño, esto es, *Populus x euroamericana* (Dode) Guinier. A pesar de ser también un suelo de vega, su mayor distancia del cauce fluvial ha propiciado que la composición de especies del sotobosque sea algo diferente con respecto al suelo forestado de Laraño. Así, entre las especies dominantes aparecen plantas leñosas de porte arbustivo, tales como las zarzas (*Rubus* sp.). Además, hay abundancia de helechos y hiedras, así como retoños jóvenes de chopos, robles y castaños. Como labor de mantenimiento en el suelo forestado, únicamente se realiza la corta del sotobosque cada dos o tres años, no obstante los restos vegetales permanecen en la superficie del suelo tras el desbroce. Asimismo, y al igual que en el terreno forestado de Laraño, en Pontevea tampoco se realizó ninguna exportación de la madera de los árboles desde que estos fueron plantados.

2.2 TOMA DE MUESTRAS

2.2.1 Toma de muestras para el estudio general de los suelos forestados

La toma de muestras se realizó entre septiembre de 2009 y mayo de 2010. De todos los suelos se recogieron los 10 primeros centímetros, que se corresponden con el horizonte Ah en los suelos forestados y con el horizonte Ap en el caso de los suelos de cultivo. En todos los suelos se recogieron dos tipos de muestras, unas para determinar la densidad aparente, cuyo cálculo se llevó a cabo siguiendo el procedimiento descrito en el epígrafe 3.1.5 y otras para llevar a cabo todos los análisis correspondientes. La toma de muestras de suelos empleados para los análisis se realizó tomando entre diez y quince muestras individuales en distintos puntos de la zona para lograr la mayor representatividad posible, juntándolas y homogeneizándolas en una única muestra tras su colecta. En los suelos forestados se retiró la capa orgánica de *litter*, así como cualquier tipo de biomasa existente en superficie. Por otra parte, en los suelos agrícolas en barbecho y en los que se encontraban como prado, para recoger muestras de suelo se retiró la vegetación superficial, así como las raíces subsuperficiales antes del muestreo. Por último, en los suelos cultivados con maíz se retiró la vegetación herbácea de la superficie y se tomaron muestras de suelo, tanto entre filas de plantas como entre plantas de diferentes filas.

Las muestras se transportaron al laboratorio en bolsas isotérmicas, donde se tamizaron por 4 mm y se homogeneizaron. Tras esto se conservaron en nevera a 4 ºC durante el tiempo que duraron los análisis de las actividades enzimáticas, así como los análisis de otras propiedades bioquímicas, que forman parte de otra tesis doctoral. En todos los casos, todas las propiedades bioquímicas se determinaron en los quince días posteriores a la recogida de las muestras. Además, una submuestra de cada suelo se secó al aire para ser usada en los análisis para la caracterización general de los suelos. De esta submuestra una parte se molió finamente para ser utilizada en aquellos análisis en los que se requería suelo molido.

Tabla 2.1. Localización y algunas características de las parcelas donde se tomaron las muestras de los suelos utilizados para el estudio general de la influencia de la forestación sobre la actividad enzimática.

Parcela	Material partida	Altitud (m)	Posición fisiográfica	Vegetación	Denominación	Limpieza	Edad forestación
Pontevea	A	28	Vega	Maíz			
Pontevea	A	28	Vega	Chopo		N L	9
Río Vea	A	58	Vega	Maíz			
Rio vea	A	58	Vega	Chopo		L	7
Río Vea	A	58	Vega	Chopo y roble americano	Chopo + Roble a.	L	6
Río Vea	A	59	Vega	Roble americano	Roble a.	L	5
Laraño1	A	76	Vega	Maíz			
Laraño1	A	76	Vega	Chopo		N L	9
Laraño2	A	76	Vega	Maíz			
Laraño2	A	76	Vega	Chopo		N L	8
Casal	A	20	Vega	Maíz			
Casal	A	20	Vega	Chopo	Chopo 1	L	5
Casal	A	26	Vega	Chopo	Chopo 2	L	6
Casal	A	20	Vega	Chopo	Chopo 3	L	7
Tourís	A	20	Vega	Maíz			
Tourís	A	20	Vega	Chopo		N L	4
Bertamiráns	A	40	Vega	Maíz			
Bertamiráns	A	40	Vega	Roble americano	Roble a.	N L	7
Lamego 1	A	20	Vega	Maíz			
Lamego 1	A	20	Vega	Arce		L	4
Lamego 2	A	20	Vega	Maíz			
Lamego 2	A	20	Vega	Arce		L	4
Rodiño	A	220	Vega	Cultivo			
Rodiño	A	220	Vega	Chopo	Chopo 1	N L	12
Rodiño	A	220	Vega	Chopo	Chopo 2	N L	5
Ribeira	A	50	Vega	Maíz			
Ribeira	A	50	Vega	Roble americano	Roble a.	N L	11
A Barquiña	A	150	Vega	Maíz			
A Barquiña	A	150	Vega	Chopo		N L	9
A Barquiña	A	146	Vega	Pino radiata	Pino rad.	N L	14
A Barquiña	A	146	Vega	Castaño		N L	11

Tabla 2.1. (Continuación).

Parcela	Material partida	Altitud (m)	Posición fisiográfica	Vegetación	Denominación	Limpieza	Edad forestación
Baloira	E y P	80	Ladera	Maíz			
Baloira	E y P	80	Ladera	Roble americano	Roble a.	N L	12
A Estrada	M y D	250	Ladera	Barbecho			
A Estrada	M y D	250	Ladera	Arce		N L	10
A Estrada	M y D	250	Ladera	Pino rad.		N L	11
A Estrada	M y D	250	Ladera	Fresno		N L	7
Anllada 1	E y P	250	Ladera	Maíz			
Anllada 1	E y P	250	Ladera	Pícea		N L	8
Anllada 2	E y P	260	Ladera	Maíz			
Anllada 2	E y P	250	Ladera	Pino radiata	Pino rad.	N L	7
Anllada 2	E y P	250	Ladera	Ciprés		L	7
Anllada 2	E y P	250	Ladera	Roble americano	Roble a.	N L	7
Sta. Cristina de Vea	E y P	86	Ladera	Maíz			
Sta. Cristina de Vea	E y P	86	Ladera	Chopo		N L	10
Souto de Vea	E y P	76	Ladera	Maíz			
Souto de Vea	E y P	76	Ladera	Arce		L	5
Noenlle	E y P	235	Ladera	Maíz			
Noenlle	E y P	235	Ladera	Pino radiata	Pino rad.	N L	15
Loureriro	E y P	200	Ladera	Maíz			
Loureiro	E y P	200	Ladera	Pino radiata	Pino rad.	N L	9
Codeso	E y P	210	Ladera	Maíz			
Codeso	E y P	210	Ladera	Chopo		N L	15
Matalobos 1	E y P	350	Ladera	Barbecho			
Matalobos 1	E y P	350	Ladera	Roble americano	Roble a.	N L	15
Matalobos 2	E y P	320	Ladera	Maíz			
Matalobos 2	E y P	320	Ladera	Roble americano y castaño	Roble a.+ Castaño	N L	15
Os Outeiros	G B	165	Ladera	Cultivo			
Os Outeiros	G B	165	Ladera	Chopo		N L	15

Material de partida: A= aluvial; E y P= esquistos y paragnéises; M y D= metatexitas y diatexitas; G B= granitoide biotítico.

Limpieza: L= Limpio; NL= No Limpio.

2.2.2 Toma de muestras para el estudio de la influencia de la forestación en el perfil del suelo

La toma de muestras de suelos para el estudio de la variación de las actividades enzimáticas en profundidad se realizó entre finales del mes de octubre de 2010 y finales del mes de abril de 2011. Para ello se utilizó una sonda manual con entubado Eijkelkamp ® 04.15 de 35 cm de longitud y 5 cm de diámetro.

Con el objetivo de lograr representatividad de las muestras, en cada uno de los suelos estudiados se realizaron cuatro sondeos en puntos diferentes de la finca. Cada uno de los testigos de suelo extraídos se dividió en secciones de 10 cm de longitud y las profundidades similares recogidas en los diferentes sondeos se juntaron y homogeneizaron para formar una única muestra. De este modo se lograron muestras de 10 en 10 cm de profundidad de cada uno de los suelos. Además se realizaron otros dos sondeos para estimar la variación de la densidad aparente con la profundidad. Estos, al igual que los testigos anteriores, se dividieron en secciones de 10 cm para poder calcular la densidad aparente del suelo cada 10 cm de profundidad en cada uno de los sondeos, lo cual se llevó a cabo siguiendo el procedimiento descrito en el epígrafe 3.1.5.

Ilustración 2.1. A la izquierda la parcela de Pontevea con el suelo de cultivo y el forestado. A la derecha un testigo de suelo extraído en uno de los sondeos.

La toma de muestras en la parcela de Laraño se realizó los días 27 y 27 de octubre 2010. Según los datos recogidos por la estación meteorológica de Sergude, la cual pertenece a la Red Autonómica (Meteogalicia) y se encuentra localizada próxima a la parcela de Laraño, la temperatura media del aire durante los 15 días previos a la toma de muestras fue de 12,4 ºC. Además, en los 30 días anteriores la precipitación registrada fue de 150 l m^{-2}, de los cuales únicamente 4,1 l m^{-2} cayeron en los 15 días anteriores al muestreo.

El suelo de cultivo de la parcela de Laraño se encontraba como prado en el momento de la toma de muestras, el cual se realizó el 28 de octubre de 2010. Para ello se retiró la vegetación existente de la superficie, así como las raíces subsuperficiales. Las seis perforaciones se llevaron a cabo en puntos aleatorios de la finca y la profundidad de sondeo alcanzada fue de 90 cm. Por su parte, la toma de muestras en el suelo forestado de la parcela de Laraño se realizó el día 27 de octubre de 2010. Las seis perforaciones se llevaron a cabo en puntos aleatorios de la finca tras haber sido retirada la vegetación herbácea existente, así como la biomasa y capa de *litter* de la superficie. La profundidad alcanzada en los sondeos fue también de 90 cm.

Respecto a la parcela de Pontevea, la toma de muestras se realizó los días 10 y 11 de marzo de 2011. De acuerdo con los datos recogidos por la estación meteorológica de Santiago de Compostela (Meteogalicia), próxima a la parcela de Pontevea, la temperatura media de la zona durante los 15 días previos fue de 9,3 ºC. Asimismo, en los 30 días anteriores a los muestreos la precipitación registrada fue de 136,2 l m^{-2}, de los cuales únicamente 1,8 l m^{-2} se recogieron en los 15 días previos.

En el suelo de cultivo de Pontevea la toma de muestras se realizó el día 11 de marzo de 2011. En ese momento el suelo se encontraba en barbecho, con algo de vegetación herbácea y con restos de los tallos de las plantas cosechadas de maíz en superficie. Las perforaciones se llevaron a cabo tras haber retirado la vegetación. Tres de ellas se realizaron entre filas de plantas y otras tres entre plantas de distintas filas. La profundidad alcanzada en los sondeos fue de 100 cm. Por su parte, el muestreo en profundidad del suelo forestado de la parcela de Pontevea se realizó el día 10 de marzo de 2011. Las seis perforaciones se hicieron en puntos aleatorios de la finca, tras haber retirado de la superficie del suelo toda la biomasa y capa de *litter* existente. La profundidad de sondeo alcanzada fue de 100 cm.

En todos los casos, las muestras de suelo de las cuatro perforaciones empleadas para los análisis se unieron en el campo para formar una única muestra, mezclándola bien. Una vez en el laboratorio las muestras se tamizaron por 4 mm y se homogeneizaron. Tras esto se conservaron en nevera a 4 ºC durante el tiempo que duraron los análisis de las distintas actividades enzimáticas (no más de 15 días) y de las demás propiedades bioquímicas analizadas, las cuales forman parte de otra tesis doctoral. Una submuestra se secó al aire y

fue utilizada para los análisis generales y, de dicha submuestra, una parte se molió finamente para ser empleada en los análisis en los que se requería suelo molido.

2.2.3 Toma de muestras para el estudio de la variación estacional de las propiedades de los suelos forestados

Para el seguimiento temporal de las actividades enzimáticas de los suelos se realizaron muestreos bimensuales, que comenzaron en julio de 2011 y finalizaron en julio de 2012. Durante este año de mediciones las condiciones meteorológicas fueron muy similares en las dos parcelas. En la Tabla 2.2, se exhiben las temperaturas atmosféricas y precipitaciones mensuales recogidas por dos estaciones meteorológicas de la red autonómica localizadas en lugares próximos a las parcelas investigadas. Para la parcela de Laraño se utilizaron los datos recogidos por la estación de Sergude, en Boqueixón, mientras que para la parcela de Pontevea se emplearon los datos meteorológicos recogidos por la estación de Santiago de Compostela.

Tabla 2.2. Temperatura del aire máxima, mínima y media mensual, y precipitación mensual media que afectaron a las dos parcelas durante el periodo de estudio.

	Laraño				Pontevea			
Fecha	**T máx (ºC)**	**T mín (ºC)**	**T media (ºC)**	**Precipitación (l m^{-2})**	**T máx (ºC)**	**T mín (ºC)**	**T media (ºC)**	**Precipitación (l m^{-2})**
julio 2011	33,2	10,3	17,9±1,9	16,7	33,2	11,5	17,6±1,9	11,4
agosto 11	34,5	8,1	18,9±2,5	63,0	34,4	8,4	18,5±2,3	51,9
septiembre 2011	29,7	8,5	17,9±1,7	25,5	28,5	9,8	17,9±1,8	20,4
octubre 2011	31,8	4,4	15,6±3,6	98,6	31,9	5,1	15,9±3,8	114,8
noviembre 2011	20,7	1,4	11,3±2,0	133,4	22,3	2,2	11,4±1,8	170,4
diciembre 2011	14,9	-1,1	8,6±2,6	116,3	14,6	0,3	9,0±2,2	118,8
enero 2012	15,6	-2,7	7,7±2,7	35,4	15,2	-1,2	8,1±2,5	43,2
febrero 2012	21,8	-3,5	7,3±2,7	3,8	21,1	-1,3	7,5±2,7	7,0
marzo 2012	26,0	-0,3	12,2±3,3	27,7	26,5	0,6	12,4±3,4	32,2
abril 2012	23,5	0,5	9,3±1,6	132,3	23,4	1,8	9,3±1,5	130,4
mayo 2012	33,8	4,7	14,9±3,3	107,1	33,9	5,2	14,7±3,4	104,9
junio 2012	36,3	7,0	16,7±3,2	85,0	35,7	7,9	16,5±3,2	123,8
julio 2012	34,3	7,6	18,0±2,6	18,4	34,7	8,8	17,8±2,6	28,5

Fuente: Meteogalicia. T= temperatura

Los regímenes térmicos fueron similares en los dos lugares, ya que no se aprecian grandes diferencias de temperaturas en las dos parcelas. En cambio, las precipitaciones registradas fueron más abundantes en la parcela de Laraño, donde se recogieron un total de 958 l m^{-2}, mientras que en Pontevea las precipitaciones acumuladas fueron de 863 l m^{-2}.

Además de los datos proporcionados por la red meteorológica autonómica, tanto en los suelos de cultivo como en los forestados de las dos parcelas se tomaron datos de temperatura y humedad del suelo durante todo el periodo de estudio. Estas medidas se realizaron en días aleatorios, aproximadamente una vez al mes durante el invierno y cada 15 días durante el resto del año (Figura 2.1). Las temperaturas se midieron insertando un termómetro digital en el suelo a una profundidad de 5 cm una vez cada hora en puntos aleatorios de cada uno de los suelos, y calculando posteriormente el valor medio diario. Por otra parte, para el cálculo de la humedad se recogieron entre 5 y 10 muestras de suelo en puntos aleatorios de cada una de las subparcelas una vez cada día de medida, las cuales se homogeneizaron para obtener una única muestra. Posteriormente en el laboratorio se determinó el contenido de humedad de cada suelo mediante el procedimiento descrito en el apartado de métodos analíticos (epígrafe 3.1.1). Tanto en la parcela de Laraño como en la de Pontevea se aprecian diferencias entre las temperaturas de los dos suelos, principalmente en los meses de verano, donde son algo inferiores en los suelos forestados que en sus correspondientes suelos agrícolas de partida (Figura 2.1). Por su parte, la humedad de los suelos forestados es algo superior a la de sus respectivos suelos agrícolas de procedencia durante la mayor parte del año.

Respecto a las labores realizadas en las parcelas, hay que recalcar que los suelos forestados no son sometidos a manejo, al contrario que los de cultivo, en los cuales se realizan labores agrícolas periódicamente. Así, durante el año de estudio estos suelos fueron labrados y fertilizados con regularidad. En la Tabla 3.1 del Anexo se detallan las cantidades de fertilizantes añadidos en cada suelo de cultivo a lo largo del año. Asimismo, en la Figura 2.2 y en la Figura 2.3 se muestran unos diagramas, a modo de resumen, con todas las labores realizadas en los dos suelos agrícolas (Laraño y Pontevea, respectivamente), así como las fechas en las que se tomaron las muestras de suelos.

El suelo de cultivo de Laraño tenía plantas de maíz en desarrollo cuando se realizaron los dos primeros muestreos, de modo que en el primer muestreo (julio de 2011) las plantas se

encontraban en fase de crecimiento y floración, mientras que en el segundo muestreo (septiembre de 2011) ya se encontraban en la fase de madurez.

Posteriormente, tras la cosecha del maíz a finales del mes de septiembre, se rotó el uso del suelo y fue dedicado a prado. De este modo en los muestreos III, IV y V (noviembre de 2011 y enero y marzo de 2012, respectivamente) el suelo ya se encontraba como prado y en los días anteriores a la toma de muestras no se había realizado ninguna labor en el suelo. Por el contrario, una semana antes de que se tomasen las muestras correspondientes al muestreo VI (mayo de 2012), la hierba había sido cortada. En último lugar, cuando se realizó la última toma de muestras (muestreo VII, julio de 2012) el suelo también se encontraba como prado. Pocas horas después de la toma de muestras el suelo recibió 23 m^3 ha^{-1} de purín aunque, claramente, esta práctica no afectó a las muestras de suelo recogidas.

Respecto al suelo de cultivo de Pontevea, cuando se realizaron los muestreos I y II (julio y septiembre de 2011), el suelo portaba plantas de maíz que estaban en las fases de inflorescencia y madurez, respectivamente. Ya a partir de noviembre, en los muestreos III y IV (noviembre de 2011 y enero de 2012), el maíz había sido cosechado, por lo que el terreno estaba en barbecho y no se había realizado ningún tipo de labor previa a la recogida de las muestras. A partir del mes de marzo de 2012 comenzaron nuevamente las labores de preparación del terreno para la siembra. De este modo, 15 días antes de que se llevase a cabo el muestreo V (marzo de 2012), el suelo había sido fertilizado con 35 m^3 ha^{-1} de purín, había sido encalado con 350 kg ha^{-1} de carbonato de calcio y había sido fresado. Cuando se realizó el muestreo VI en mayo de 2012, el suelo se encontraba ya listo para la siembra del maíz, pues había sido arado unos 5 días antes. En último lugar, cuando se llevó a cabo el muestreo VII (julio de 2012), las plantas de maíz se encontraban en crecimiento.

Cada día de muestreo se tomaron muestras de los dos suelos (agrícola y forestado) de cada parcela. Para la toma de las muestras correspondientes al estudio de la variación estacional, el procedimiento fue similar al de los muestreos en profundidad, con la diferencia de la profundidad del sondeo, la cual fue tan sólo de 30 cm en todos los suelos.

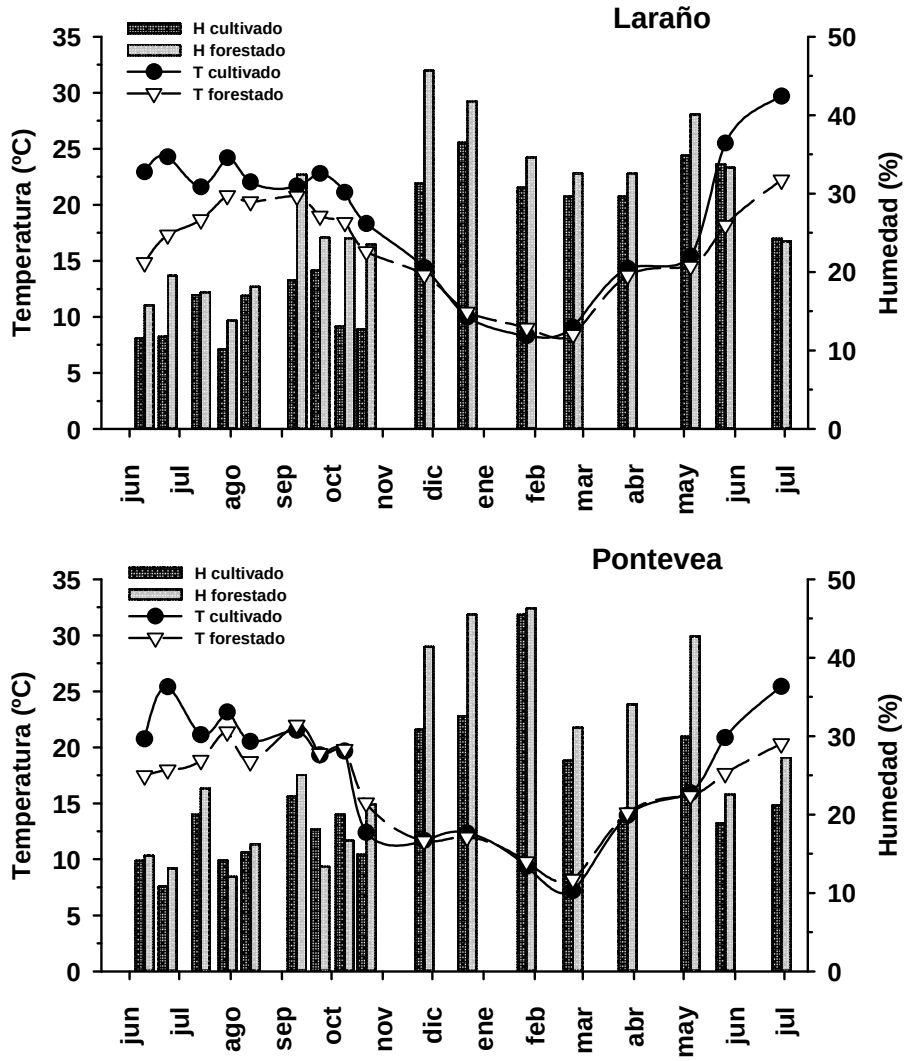


Figura 2.1. Variación anual de los valores de humedad y temperatura media diaria de los suelos (0-5 cm) de las parcelas de Laraño y Pontevea. T= temperatura; H= humedad.

En todos los casos se hicieron cuatro perforaciones, con las que se extrajeron testigos que se dividieron en secciones de 10 cm de longitud. Cuando en los suelos de cultivo había plantas de maíz, a la hora de tomar las muestras dos de las perforaciones se realizaban entre filas de plantas y otras dos entre plantas de diferentes filas. Por otra parte, cuando el suelo de cultivo de Laraño se encontraba como prado, la toma de muestras se realizaba tras haber eliminado la vegetación superficial y la capa de raíces subsuperficiales. Una vez en el laboratorio, las muestras fueron sometidas al mismo proceso descrito con anterioridad para los otros muestreos.

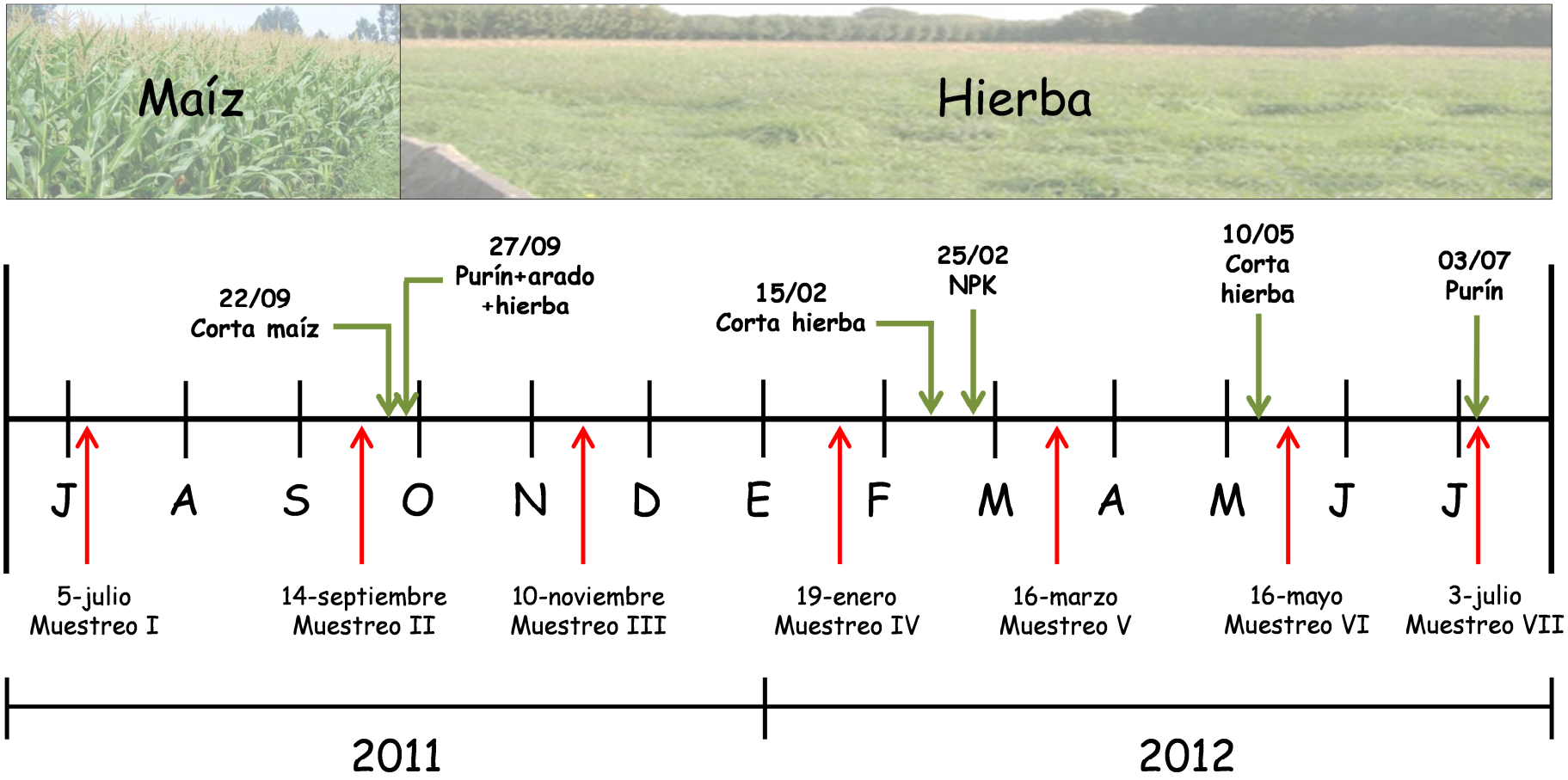


Figura 2.2. Calendario de muestreos y labores agrícolas realizadas en el suelo de cultivo de Laraño.

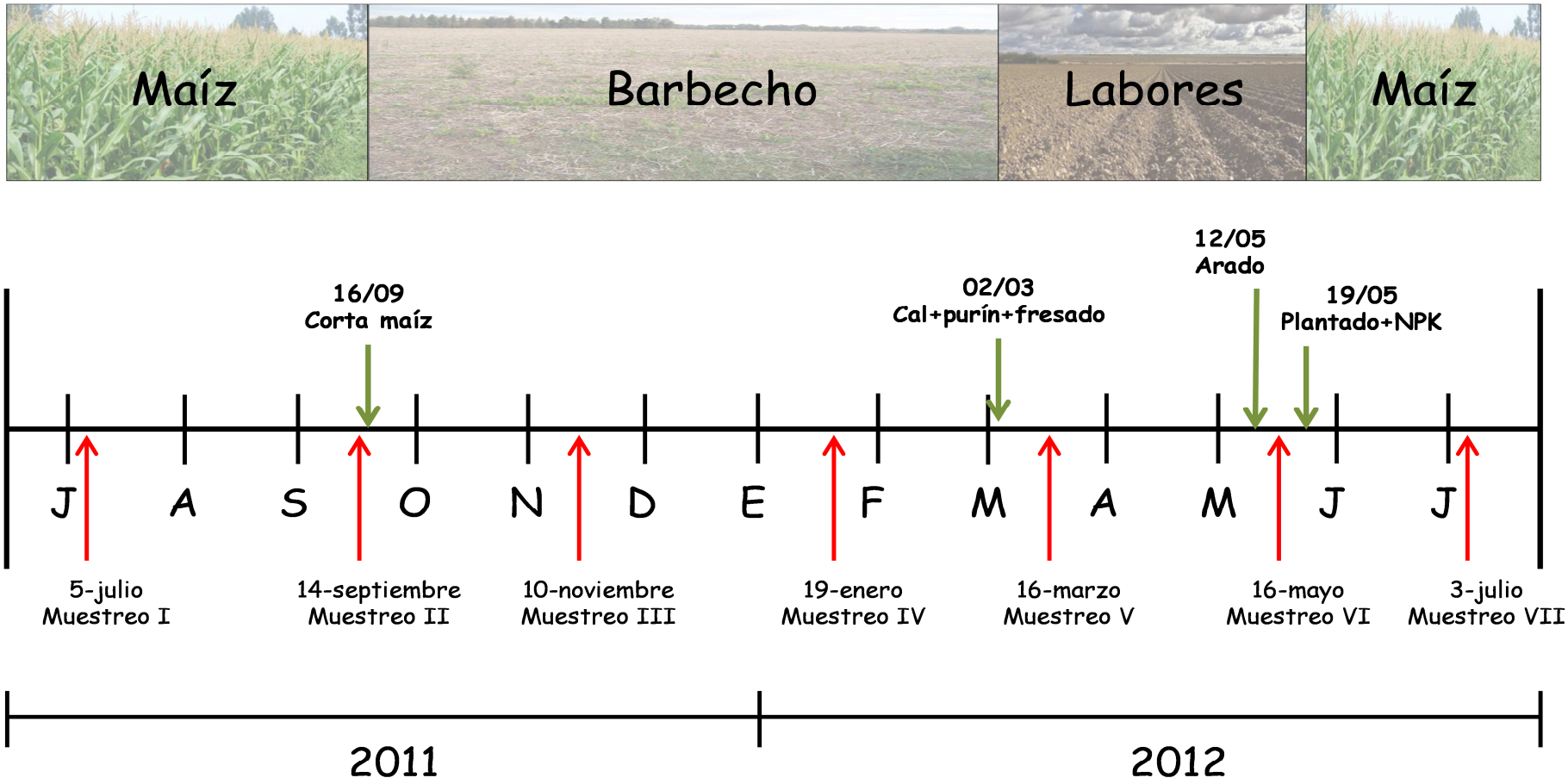


Figura 2.3. Calendario de muestreos y labores agrícolas realizadas en el suelo de cultivo de Pontevea.

MÉTODOS ANALÍTICOS

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

3. MÉTODOS ANALÍTICOS

3.1 DETERMINACIÓN DE LAS PROPIEDADES GENERALES DE LOS SUELOS

3.1.1 Humedad

Lo primero que se hizo nada más llegar al laboratorio fue determinar la humedad de las muestras. Ésta se realizó por diferencia de peso de una muestra de suelo antes y después de dejarla secar en una estufa a 110 ºC durante 24 h.

3.1.2 Carbono total

Para la determinación del carbono total (Ct) del suelo se utilizó el método propuesto por Sauerlandt y Berwecke (1952), modificado por Guitián y Carballas (1976), en el cual se lleva a cabo la oxidación de la materia orgánica del suelo por vía húmeda con dicromato potásico ($K_2Cr_2O_7$) en un medio fuertemente ácido. Posteriormente se valora el exceso de oxidante con Sal de Mohr [$SO_4(NH_4)_2SO_4Fe•6H_2O$] de concentración exactamente conocida, en presencia de ácido fosfórico para evitar las interferencias generadas por la presencia de hierro.

3.1.3 Nitrógeno total

El método empleado para la determinación del nitrógeno total (Nt) del suelo fue el método clásico de Kjeldahl, que consiste en la destrucción de la materia orgánica del suelo por hidrólisis ácida y la transformación del nitrógeno orgánico en sales amónicas. Dichas sales se valoran, por arrastre en corriente de vapor de agua, después de liberar el amoníaco con hidróxido sódico, y de recogerlo sobre una solución indicadora de ácido bórico. Posteriormente, se lleva a cabo una valoración de este amoníaco con ácido sulfúrico de concentración exactamente conocida.

3.1.4 pH en agua y en KCl

La determinación de este parámetro se llevó a cabo mediante una medida potenciométrica de la actividad de los iones H_3O^+ de una suspensión de suelo en agua y en una disolución de KCl 1 M, con una relación 1:2,5 (Guitián y Carballas, 1976).

3.1.5 Densidad aparente

Para el cálculo de la densidad aparente de las muestras de suelo empleadas para el estudio general de los suelos forestados se tomaron dos muestras de suelo, una de 0 a 5 cm y otra de 5 a 10 cm de profundidad, insertando en el suelo un cilindro de acero inoxidable con una altura de 5 cm y un diámetro de 5,8 cm. De la muestra de suelo extraída se eliminaron los fragmentos mayores a 4 mm y se calculó la densidad tras determinar la cantidad de suelo seco (110 ºC tras 24 h) que contenía el cilindro.

Por otra parte, el procedimiento seguido para el cálculo de la densidad aparente de las muestras de suelo empleadas para el estudio de la influencia de la forestación en el perfil del suelo fue similar al descrito para el estudio general. Así, de los testigos de suelo extraídos se eliminaron los fragmentos superiores a 4 mm y se determinó la cantidad de suelo seco (110 ºC tras 24 h) que contenía cada sección de 10 cm del testigo.

3.1.6 Óxidos de hierro y aluminio extraíbles con oxálico-oxalato

Para determinar los óxidos de hierro y aluminio (Fe_2O_3 y Al_2O_3) existentes en el suelo se empleó el método descrito por McKeague y Day (1966), en el cual se lleva a cabo la extracción con una solución de oxalato amónico 0,2 M tamponado con ácido oxálico a pH 3,0 con una relación 1:50 suelo:extractante. La extracción se realiza en oscuridad en un agitador rotatorio durante 2 h. A continuación los extractos se centrifugan a 2000 rpm durante 15 minutos y se filtran. La cuantificación de los metales se hace por espectrometría de absorción atómica.

3.1.7 Fósforo inorgánico extraíble con bicarbonato sódico

Para la determinación del fósforo inorgánico (P inorg) del suelo se empleó el método descrito por Hedley y Stewart (1982). El procedimiento consiste en realizar una extracción con bicarbonato sódico 0,5 M durante 16 h en agitación rotatoria. A continuación se centrifuga a 4500 rpm durante 15 minutos y se filtra el sobrenadante. En los extractos obtenidos se determina el fósforo inorgánico mediante el método colorimétrico descrito por Murphy y Riley (1962).

3.1.8 Análisis granulométrico

El análisis granulométrico tiene por objeto determinar la distribución porcentual de las partículas minerales según su tamaño lo que, a su vez, permite determinar la textura del suelo (Guitián y Carballas, 1976).

El método se basa en la separación de las partículas más gruesas del suelo usando tamices de diferente tamaño de luz de malla. Las partículas más finas se separan debido a la diferente velocidad de sedimentación en un medio líquido según su tamaño (ley de Stokes). La clasificación de las partículas del suelo en función de su diámetro es la siguiente (Tabla 3.1):

Tabla 3.1. Tamaño de las diferentes fracciones separadas en el análisis granulométrico.

Fracción	Arena gruesa	Arena fina	Limo grueso	Limo fino	Arcilla
Diámetro (Ø) (en µm)	200< Ø <2000	50 < Ø < 200	20 < Ø < 50	2< Ø < 50	Ø < 2

Posteriormente se determinaron las diferentes texturas en función de las tres fracciones que posea el suelo (arena, limo y arcilla), lo cual se llevó a cabo según lo indicado por USDA (2004).

3.2 DETERMINACIÓN DE LAS ACTIVIDADES ENZIMÁTICAS DE LOS SUELOS

Para la determinación de todas las actividades enzimáticas del presente estudio se empleó suelo a la humedad de campo. No obstante, los resultados se expresan por unidad de suelo seco (en estufa a 110 ºC).

La determinación de todas las actividades enzimáticas se realizó mediante los métodos que se describen a continuación, la mayoría de los cuales han sido modificados con respecto a los métodos originalmente descritos por los correspondientes autores para su adecuación a las características de los suelos gallegos (elevado contenido en materia orgánica, alta capacidad de retención de algunos compuestos orgánicos y fuerte capacidad de amortiguación del pH). Las modificaciones realizadas se refieren, fundamentalmente, al pH del tampón que es necesario utilizar para mantener la mezcla de reacción, al pH óptimo de la reacción enzimática, a la necesidad de realizar rectas de calibrado en presencia de suelo y al cambio en la concentración de la solución utilizada para extraer el producto de alguna reacción enzimática o para complejar la materia orgánica del suelo (Trasar-Cepeda *et al.*, 2003).

3.2.1 Actividad proteasa-caseína

Se conocen bajo esta denominación a aquellas proteasas del suelo que son capaces de hidrolizar la caseína, liberando péptidos de menor tamaño y aminoácidos, por lo que se considera que representa la capacidad del suelo para degradar proteínas (Ladd y Butler, 1972). La determinación de esta actividad enzimática se llevó a cabo siguiendo el procedimiento descrito por Ladd y Butler (1972), modificado por Nannipieri *et al.* (1979).

Para llevar a cabo la determinación de esta actividad se emplea como sustrato caseína al 1 % disuelta en tampón Tris-HCl pH 9,0, incubándose las muestras a 50 ºC durante dos horas en un incubador o en un baño termostatado con agitación (120 v.p.m.). También es necesario preparar un blanco de modo similar a las muestras, con la diferencia de que el sustrato se añade tras la incubación. A su vez se prepara una recta de calibrado, para todas las muestras que se midan a la vez, la cual tiene concentraciones de tirosina entre 0 y 200 μg ml^{-1}.

Tras la incubación, se añade ácido tricloroacético (TCA), que causa la precipitación de la caseína que no reaccionó. La determinación de los aminoácidos liberados por la acción de la proteasa (solubles en TCA) se realiza por colorimetría mediante la reacción de Folin-Ciocalteu, que produce un compuesto de color azul, cuya absorbancia se mide en un espectrofotómetro a 578 nm. La concentración de aminoácidos se calcula por referencia a la recta patrón de tirosina, una vez se ha sustraído el valor de absorbancia del blanco a la de las muestras. Los resultados de la actividad proteasa-caseína (CAS) se expresan en μmoles tirosina liberada g^{-1} suelo h^{-1}.

3.2.2 Actividad proteasa-BAA

Esta proteasa es la responsable de la hidrólisis de la N-benzoil-L-arginina amida (BAA), un dipéptido de síntesis, por lo que refleja la actividad de las peptidasas del suelo. Su determinación se realizó según el método descrito por Ladd y Butler (1972), modificado por Nannipieri *et al.* (1980) y en el que se mide el NH_4^+ liberado durante la hidrólisis de la amida correspondiente al carboxilo terminal del BAA.

Para determinar esta actividad enzimática se emplea como sustrato BAA 0,03 M. Las muestras se incuban en un incubador o en un baño termostatado con agitación (120 v.p.m.) durante una hora y media a 37 ºC, en un medio tamponado con tampón fosfato 1 M de pH 8,00. También es necesario realizar un blanco, que se prepara siguiendo el mismo

procedimiento que para las muestras, con la diferencia que son incubados con agua destilada en lugar de con sustrato.

Tras la incubación se añade KCl 2 M para extraer el amonio liberado durante la hidrólisis enzimática del BAA. La medida de la actividad se realiza utilizando un electrodo específico de amoníaco, por lo que previamente es necesario añadir NaOH 10 M para elevar el pH por encima de 12 y asegurarse de que todo el NH_4^+ liberado se encuentra en forma de amoníaco. La actividad proteasa-BAA (BAA) se expresa en µmoles de NH_3 liberados g^{-1} suelo h^{-1}, calculados como la diferencia entre el contenido en NH_3 determinado en las muestras y el determinado en sus correspondientes blancos.

3.2.3 Actividad ureasa

La ureasa es la enzima que cataliza la hidrólisis de la urea, liberando CO_2 y amonio. La determinación de esta actividad se realizó según el método descrito por Nannipieri *et al.* (1980), que se basa en la medida del amonio liberado por la acción de la ureasa tras la incubación del suelo con urea. El procedimiento es el mismo que el utilizado en el análisis de la proteasa-BAA, con la única diferencia del sustrato empleado, que en este caso es urea al 6,4%. La actividad ureasa (URE) se expresa en µmoles de NH_3 liberados g^{-1} suelo h^{-1}.

3.2.4 Actividad CM-celulasa

La degradación de la celulosa a glucosa está catalizada por un grupo de enzimas de tipo hidrolítico, conocido como celulasas, las cuales actúan de forma sinérgica. La determinación de la actividad carboximetil-celulasa, o CM-celulasa, (CEL) se realizó según el método descrito por Schinner y von Mersi (1990), el cual se fundamenta en la cuantificación de los azúcares reductores generados por una parte del sistema enzimático celulolítico en la transformación de la celulosa amorfa utilizada como sustrato.

Para determinar esta actividad, las muestras de suelo se incuban con CM-celulosa 0,7 % en medio tamponado con tampón acetato de pH 5,50, realizando la incubación a 50 ºC durante 24 h en un incubador o baño termostatado con agitación (120 v.p.m.). Para cada muestra de suelo hay que hacer un blanco, que se prepara de la misma manera que las muestras, con la diferencia de que el sustrato se añade tras la incubación.

La reacción enzimática libera azúcares reductores, que se miden por colorimetría mediante el método del azul de Prusia, que se forma tras la reacción de las muestras con hexacianuro férrico potásico. La absorbancia de las muestras se mide a 690 nm y la concentración de

azúcares se calcula por referencia a una recta de calibrado preparada con concentraciones crecientes de glucosa (entre 0 y 0,110 µmoles glucosa ml^{-1}), tras restarle a la absorbancia de las muestras la de sus correspondientes blancos. La actividad CM-celulasa se expresa en µmoles glucosa liberados g^{-1} suelo h^{-1}.

3.2.5 Actividad β-glucosidasa

La actividad β-glucosidasa (GLU) es la encargada de catalizar la hidrólisis de los β-D-glucopiranósidos con liberación final de glucosa, por lo que interviene en la fase final del proceso de degradación de celulosa. Su determinación se realizó empleando el método propuesto por Eivazi y Tabatabai (1988), con las modificaciones posteriores introducidas por Trasar-Cepeda *et al.* (2008a).

El análisis se basa en la determinación espectrofotométrica del *p*-nitrofenol liberado durante la hidrólisis enzimática. El procedimiento consiste en la incubación del suelo con el sustrato en un incubador o baño termostatado con agitación (120 v.p.m.) durante 1 h a 37 ºC. Como sustrato se emplea *p*-nitrofenil glucopiranósido (PNG) de concentración 0,25 mM y la reacción transcurre en un medio tamponado a pH 5,0 con tampón MUB-HCl.

Previamente a la determinación de la actividad hay que hacer una curva de neutralización para cada muestra de suelo. Esto se lleva a cabo porque el tampón MUB-HCl no es capaz de mantener la mezcla de reacción (suelo-tampón-sustrato) al pH deseado, por lo que es necesario añadir HCl 0,5 M para conseguirlo. La curva de neutralización se utiliza para calcular la cantidad de HCl 0,5 M que es necesario añadir a cada muestra para mantener un pH de 5,0 (Trasar-Cepeda *et al.*, 1985), pH óptimo para que tenga lugar la actividad en los suelos gallegos.

Además, para cada suelo hay que preparar un blanco de la misma forma que se hace para las muestras, pero con la diferencia de que el sustrato se añade tras la incubación y tras haber añadido $CaCl_2$ 2 M (que compleja la materia orgánica y evita la dispersión de arcillas) y THAM NaOH 0,1 M de pH 12,0 (solución extractante del *p*-nitrofenol). También es necesario preparar una recta de calibrado para cada suelo, con concentraciones crecientes de *p*-nitrofenol entre 25 y 200 µg ml^{-1}, utilizando la misma cantidad de suelo que para muestras y blancos.

La absorbancia de los extractos con el *p*-nitrofenol liberado se mide a una longitud de onda de 400 nm y la concentración del *p*-nitrofenol se calcula, para cada suelo, por referencia a la

recta de calibrado tras sustraer la absorbancia de los blancos a la de las muestras. El valor de esta actividad se expresa en µmoles de *p*-nitrofenol liberado g^{-1} suelo h^{-1}.

3.2.6 Actividad invertasa

Esta enzima es la encargada de catalizar la hidrólisis de la sacarosa, liberando una molécula de fructosa y una de glucosa. La determinación de la actividad invertasa (INV) se realizó según el método descrito por Schinner y von Mersi (1990), el cual está basado en la cuantificación de los azúcares reductores liberados por la hidrólisis enzimática. El procedimiento experimental es el mismo que el empleado para la CM-celulasa, aunque con algunas diferencias, que consisten en que el sustrato empleado es sacarosa 1,2 % y el tiempo de incubación es de 3 h. Los resultados de la actividad invertasa se expresan en µmoles glucosa liberados g^{-1} suelo h^{-1}.

3.2.7 Actividad fosfodiesterasa

Las fosfatasas son enzimas que catalizan la hidrólisis tanto de ésteres como de anhídridos de ácido fosfórico. Las fosfodiesterasas hidrolizan uno o dos enlaces éster en los complejos diésterforfato, y en este grupo se incluyen las nucleasas, las cuales catalizan la hidrólisis de enlaces fosfodiéster de los ácidos nucleicos (Nannipieri *et al*., 2011).

Para la determinación de la actividad fosfodiesterasa (DIES) se empleó el método descrito por Bowman y Tabatabai (1978), con las modificaciones señaladas por Saá *et al.* (1993). Este método se basa en la extracción y determinación colorimétrica del *p*-nitrofenol liberado tras la incubación del suelo con una solución de bis-*p*-nitrofenilfosfato (BPNF) 10 mM, en medio tamponado a pH 5,00 con tampón THAM 0,05 M y bajo agitación (120 v.p.m.), durante 1 h a 37 ºC.

El procedimiento experimental es similar al descrito para la actividad β-glucosidasa pero con algunas variaciones. Así, el sustrato es BPNF y el tampón es THAM 0,05 M. Además, para lograr que el pH de la mezcla suelo-tampón-sustrato sea de 5,0 también ha de prepararse una curva de neutralización por cada muestra de suelo, pero para alcanzar dicho pH en vez de HCl 0,5 M se utiliza H_2SO_4 0,2 N. Los resultados de la actividad fosfodiesterasa se expresan en µmoles de *p*-nitrofenol liberado g^{-1} suelo h^{-1}.

3.2.8 Actividad fosfomonoesterasa

Por su parte, la fosfomonoesterasa cataliza la hidrólisis de los monoésterfosfatos orgánicos a fósforo inorgánico, el cual ya puede ser tomado por las plantas (Burns, 1978).

La determinación de la actividad fosfomonoesterasa (MONO) se realizó utilizando el método propuesto por Tabatabai y Bremmer (1969), con las modificaciones indicadas por Saá *et al.* (1993). Este método se basa en la medición del *p*-nitrofenol liberado por la enzima tras treinta minutos de incubación del suelo a 37 ºC (en un incubador o baño termostatado con agitación a 120 v.p.m.), utilizando *p*-nitrofenil fosfato (PNP) de concentración 16 mM como sustrato, y en un medio tamponado a pH 5,0 con tampón MUB-HCl. El procedimiento experimental es similar al descrito para la actividad β-glucosidasa pero con algunas variaciones. Así, el sustrato es PNP, el tiempo de incubación es de treinta minutos y como extractante del *p*-nitrofenol se utiliza NaOH 0,2 N.

Para llevar el pH de la mezcla suelo-tampón-sustrato a 5,0, previo a la medida de la actividad enzimática ha de realizarse también una curva de neutralización por cada muestra de suelo. Para ello ha de seguirse el mismo proceso descrito para la actividad β-glucosidasa. Los resultados de la actividad fosfomonoesterasa se expresan en µmoles de *p*-nitrofenol liberado g^{-1} suelo h^{-1}.

3.2.9 Actividad arilsulfatasa

La arilsulfatasa forma parte de las sulfatasas, que son enzimas que se encargan de catalizar la reacción que libera aniones sulfato, provenientes de la hidrólisis de sulfatos orgánicos (Freney *et al.*, 1975).

Para la determinación de la actividad alrilsulfatasa (ARIL) se empleó el método propuesto por Tabatabai y Bremmer (1970), modificado según algunas de las indicaciones de Saá *et al.* (1993). Éste método se basa en la extracción y determinación colorimétrica del *p*-nitrofenol liberado tras la incubación del suelo durante 1 h, bajo agitación (120 v.p.m.), a 37 ºC y con una solución de *p*-nitrofenilsulfato (PNS) de concentración 5 mM en medio tamponado con tampón acetato 0,5 M de pH 5,8.

El procedimiento experimental es muy parecido al descrito para la actividad β-glucosidasa, pero con algunas variaciones. El sustrato utilizado es PNS, el tampón es tampón acetato 0,5 M de pH 5,8 y como extractante del *p*-nitrofenol se utiliza NaOH 0,2 N. Por otro lado, para la determinación de la actividad arilsulfatasa no es necesario hacer una curva de neutralización,

ya que el tampón utilizado sí es capaz de mantener la mezcla de reacción al pH deseado. Los resultados obtenidos para esta actividad se expresan en µmoles de *p*-nitrofenol liberado g^{-1} suelo h^{-1}.

3.2.10 Actividad deshidrogenasa

Las deshidrogenasas son un tipo de oxidorreductasas intracelulares capaces de catalizar la oxidación de compuestos orgánicos mediante la transferencia de dos átomos de hidrógeno (von Mersi y Schinner, 1991).

Para la determinación de la actividad deshidrogenasa (DES) se empleó el método propuesto por von Mersi y Schinner (1991), con las modificaciones posteriores introducidas por Camiña *et al.* (1998). El método se basa en la medición espectrofotométrica del INTF (idonitrotetrazolio formazán) formado por la reducción del INT (2-*p*-idofenil-3-*p*-nitrofenil-5-feniltetrazolio), usado como sustrato.

El procedimiento experimental consiste en la incubación del suelo con INT 0,5 %, en un medio tamponado con tampón Tris-HCl 1 M de pH 7,5, a 40 ºC, durante 1 h, en oscuridad y bajo agitación (120 v.p.m.). Para cada muestra es necesario preparar un blanco del mismo modo que se hace con las muestras, pero sustituyendo el INT por agua destilada. Además, también es necesario preparar para cada muestra una recta patrón que llevará suelo y concentraciones crecientes de INTF [desde 0 (P_0) hasta 400 µg ml^{-1}].

Tras la incubación se extrae el INTF formado por la reducción del INT, mediante una mezcla de etanol:dimetilformamida (1:1 v:v) y los extractos obtenidos se miden en un espectrofotómetro a una longitud de onda de 490 nm. La cantidad de INTF formado se calcula, para cada suelo, por referencia a la recta patrón, tras sustraer el valor de absorbancia del blanco al obtenido para las muestras. Los resultados obtenidos para esta actividad se expresan en µmoles de INTF formado g^{-1} suelo h^{-1}.

3.2.11 Actividad catalasa

La catalasa es una oxidorreductasa intracelular encargada de catalizar la reacción de descomposición del peróxido de hidrógeno (H_2O_2), produciendo agua (H_2O) y oxígeno (O_2). La determinación de la actividad catalasa (CAT) se realizó según el método descrito por Trasar-Cepeda *et al.* (1999).

El procedimiento experimental consiste en incubar a 20 ºC las muestras de suelo en presencia de H_2O_2 (1 %), en un agitador rotatorio durante diez minutos, tiempo en el cual la catalasa actúa descomponiendo el H_2O_2 en H_2O y O_2. Por cada muestra es necesario realizar un blanco, que se preparará en presencia de suelo y se incubará bajo las mismas condiciones de las muestras, pero añadiendo agua en vez de H_2O_2. También es necesario hacer una recta de calibrado con concentraciones crecientes de H_2O_2 [entre 0 (P_0) y 0,88 mM].

Tras la incubación la actividad enzimática se detiene empleando H_2SO_4 3N. El H_2O_2 residual, esto es, el que no fue descompuesto por la acción de la catalasa, se mide mediante una reacción enzimática catalizada por la peroxidasa (POD), en la que se forma un complejo de color rosa que se mide a 505 nm.

$$2\ H_2O_2 + 4\ \text{aminoantipirina} + \text{fenol} \xrightarrow{\text{POD}} \text{complejo coloreado}$$

La cantidad remanente de H_2O_2 de las muestras se estima, tras restar la absorbancia del blanco a la obtenida para las muestras, por referencia a la recta de calibrado y, posteriormente, se le resta a la cantidad de H_2O_2 adicionada a cada muestra, para estimar el H_2O_2 que se descompuso por acción de la catalasa. La actividad catalasa se expresa en mmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} suelo h^{-1}.

ESTUDIO GENERAL DE LOS SUELOS FORESTADOS

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

4. ESTUDIO GENERAL DE LOS SUELOS FORESTADOS

Según se indicó en el apartado de material (epígrafe 2.1.1), las actividades enzimáticas y las propiedades físico-químicas de los suelos forestados de este estudio se compararon con las de suelos de cultivo adyacentes, los cuales mantienen el uso agrícola previo a la forestación. El empleo de parejas de suelos ha sido utilizado en numerosas ocasiones y constituye la base teórica para otros estudios en los que se comparan diferentes propiedades de suelos bajo diferentes usos (Parfitt *et al.*, 1997; Ross *et al.*, 1999; Degryze *et al.*, 2004; Matinizadeh *et al.*, 2008; Gupta *et al.*, 2009). De este modo, en el caso de los suelos de este estudio, comparar los suelos forestados con sus correspondientes suelos de cultivo de origen puede proporcionar una idea de los efectos que la forestación tiene sobre la actividad microbiana y enzimática. Asimismo, la bibliografía que trata sobre *stocks* de carbono edáfico indica que la capa superficial del horizonte mineral del suelo responde más rápidamente a los cambios de uso que las capas profundas (Guo y Gifford, 2002; Jandl *et al.*, 2007; Nave *et al.*, 2013). Del mismo modo, numerosos estudios sobre la dinámica de la materia orgánica en distintos tipos de suelo, indican que los primeros 10 cm son los que mejor representan el estado ecológico del suelo (Bashkin y Binkley, 1998; Paul *et al.*, 2002; Tolbert *et al.*, 2002; Farley *et al.*, 2004; Wellock *et al.*, 2011), motivo por el cual para investigar los efectos globales de la forestación sobre la actividad enzimática del suelo, se analizaron los 10 cm superficiales.

4.1 RESULTADOS

En el Anexo (Tablas 1.3, 1.4, 1.5 y 1.6) se muestran los valores obtenidos para las propiedades generales y las actividades enzimáticas de todos los suelos estudiados, tanto en valor absoluto por peso de suelo y por volumen, como los valores de las actividades enzimáticas expresadas en relación al contenido en carbono total de cada suelo (actividades específicas). En el Anexo (Tablas 1.8, 1.9, 1.10, 1.11 y 1.12) también se muestran los porcentajes de variación de cada propiedad en el suelo forestado respecto a su correspondiente valor en el suelo de cultivo. Las variaciones porcentuales se calcularon tanto para los valores absolutos, expresados en relación al peso y al volumen de suelo, como para las actividades enzimáticas específicas. Dado el gran número de suelos analizados, y para facilitar la descripción de los resultados, en el siguiente epígrafe se muestran únicamente los valores medios y los rangos de variación de cada una de las propiedades investigadas.

4.1.1 Propiedades generales de los suelos de cultivo y de los forestados

En la Tabla 4.1 se presentan el valor medio, el máximo y el mínimo (expresados por peso de suelo), la desviación estándar y el coeficiente de variación de las propiedades generales en los suelos de cultivo y en los forestados.

Tabla 4.1. Valor medio±desviación estándar (sd), valores mínimo y máximo, y coeficiente de variación (CV) de las propiedades generales en los suelos de cultivo y en los forestados. Para cada propiedad, letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre los valores medios de los suelos de cultivo y de los forestados.

	Suelos de cultivo				Suelos forestados			
	Medio±sd	**Mínimo**	**Máximo**	**CV (%)**	**Medio±sd**	**Mínimo**	**Máximo**	**CV (%)**
C total (%)	3,48±1,37a	1,99	6,99	39	3,81±1,13a	1,80	7,15	30
N total (%)	0,29±0,10a	0,16	0,49	36	0,31±0,09a	0,14	0,50	30
pH H_2O	5,33±0,48a	4,53	6,42	9	5,09±0,41b	4,23	5,71	8
pH KCl	4,22±0,38a	3,34	5,24	9	4,10±0,29a	3,48	4,63	7
Densidad (g cm^{-3})	1,00±0,19a	0,63	1,33	19	0,89±0,20b	0,54	1,47	22
Fe_2O_3 extraíble (%)	0,55±0,22a	0,19	1,11	40	0,57±0,24a	0,18	1,23	43
Al_2O_3 extraíble (%)	0,84±0,49a	0,31	2,28	58	0,74±0,44a	0,32	2,20	59
P inorg extraíble (mg kg^{-1})	71±55a	6	248	78	62±55a	5	224	88

4.1.1.1 Carbono total

El contenido en carbono total (Ct) en los suelos de cultivo oscila entre 1,99 y 6,99 % (Tabla 4.1). El valor mínimo corresponde a un terreno dedicado al cultivo de maíz situado en la vega del río Ulla (Pontevea), mientras que el máximo lo muestra un terreno en posición de ladera, que en el momento del muestreo estaba en barbecho y presentaba abundante vegetación de gramíneas y leguminosas (Matalobos 1) (Tabla 1.1 del Anexo).

En los suelos forestados, el rango de valores del contenido en carbono total es ligeramente más amplio, ya que abarca entre 1,80 y 7,15 % (Tabla 4.1). El suelo con un contenido en carbono total más bajo corresponde a una forestación con chopos realizada 9 años antes del muestreo en un terreno situado en una vega (Laraño 2). El bajo contenido en carbono de este suelo es significativamente diferente ($p \leq 0,05$) del contenido mostrado por su suelo de cultivo de procedencia, que es 2,70 % (Tabla 1.3 del Anexo), por lo que en esta parcela el cambio de uso agrícola a uso forestal causó una reducción significativa en el contenido en carbono total.

Por otra parte, el valor máximo de carbono total en los suelos forestados lo muestra un suelo localizado en una ladera, el cual porta robles americanos de 15 años de edad (Matalobos 1). Así, hay que destacar que la parcela de Matalobos 1 exhibe los contenidos más altos de

carbono total, tanto en el conjunto de suelos de cultivo como en el de los forestados. Además, la diferencia entre el contenido del suelo de cultivo (6,99 %) y del forestado (7,15 %) es significativa para $p \leq 0,05$ (Tabla 1.3 del Anexo). Hay que llamar la atención acerca de los dos suelos de la parcela de Matalobos 1, ya que presentan valores extremos (bien máximos o mínimos) de muchas de las propiedades generales investigadas, tal y como se verá a lo largo de este epígrafe.

Al comparar los valores medios, puede advertirse que los suelos forestados tienen más cantidad de carbono total que los suelos de cultivo, siendo estos valores 3,81±1,13 y 3,48±1,37 %, respectivamente, aunque la diferencia entre ambos no es significativa. Por otra parte, el coeficiente de variación (Tabla 4.1) es más elevado en los suelos de cultivo (39 %) que en los forestados (30 %).

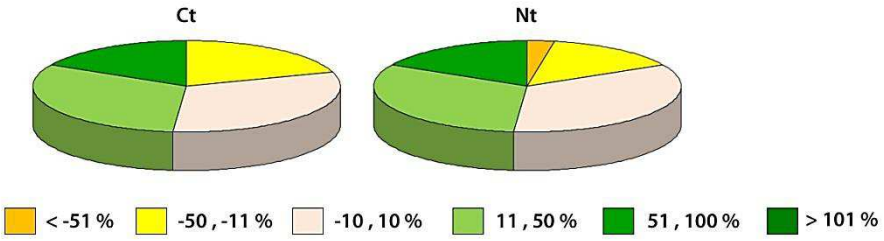


Figura 4.1. Porcentajes de variación, agrupados en intervalos, de los contenidos en carbono total (Ct) y en nitrógeno total (Nt) de los suelos forestados respecto a los de sus suelos de cultivo de origen, calculados con los valores expresados en relación al peso de suelo.

Una forma de estimar el efecto que tuvo la forestación sobre el contenido en carbono total del suelo sería comprobando cómo varía dicho contenido en los suelos forestados con respecto al de los suelos de cultivo de los cuales proceden. Para ello se calcularon los porcentajes de variación de los contenidos en carbono total de cada uno de los suelos forestados respecto a los de sus correspondientes suelos de cultivo de origen, agrupándose los valores obtenidos para todos los suelos en intervalos de variación. Se establecieron 6 intervalos, que fueron los siguientes: intervalo de reducción fuerte (< 51 %), de reducción leve (entre 50 y 11 %), de no variación (entre ±10 %), de aumento leve (entre 11 y 50 %), de aumento fuerte (entre 51 y 100 %) y de aumento muy fuerte (> 101 %). El intervalo de no variación se estableció al considerar ±10 % como el margen de error admitido en las técnicas analíticas empleadas, en concordancia con lo indicado por Bello (2012).

Puede apreciarse que casi un 25 % de los suelos forestados estudiados tiene menos cantidad de carbono total que sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia (Figura 4.1). Algo más del 30 % de los suelos no experimentó cambios, ya que sus porcentajes de variación se

encuentran en el ±10 % y, por último, el 48 % de los suelos forestados sufrió un enriquecimiento en carbono total debido a la forestación. Sin embargo, este enriquecimiento no fue igual en todos los suelos forestados, ya que el 31 % de estos suelos exhibe incrementos leves, que oscilan entre el 11 y el 50 %, mientras que el 17 % restante muestra incrementos fuertes, con contenidos en carbono total entre un 51 y un 100 % superiores a los de sus suelos de cultivo iniciales. Este comportamiento indica que, a pesar de que no existen diferencias significativas entre los valores medios de carbono total de ambos conjuntos de suelos (Tabla 4.1), sí que se aprecia una ligera tendencia hacia el aumento en el contenido de este elemento cuando los suelos agrícolas son forestados.

Otra forma de estimar el efecto global de la forestación sería, en lugar de agrupar los porcentajes de variación por rangos, calcular el valor medio de dichas variaciones. En la (Figura 4.2) se muestra dicho valor medio el cual se calculó, además de para los valores de carbono total expresados en relación al peso de suelo, para los valores referidos al volumen. Así, y de un modo general, puede comprobarse que la forestación originó un incremento leve (14 %) en el contenido en carbono total si los valores se refieren a peso de suelo. En cambio, si se consideran los valores en relación a volumen de suelo, puede advertirse que la forestación no habría modificado esta propiedad.

4.1.1.2 Nitrógeno total

Los suelos de cultivo tienen contenidos en nitrógeno total (Nt) que oscilan entre 0,16 y 0,49 % (Tabla 4.1). El contenido más bajo lo muestra un suelo dedicado al cultivo de maíz localizado en una ladera (Souto de Vea). Por otra parte, son dos los suelos de cultivo con el contenido en nitrógeno total más elevado. Se trata de sendos maizales situados en una vega (Lamego 1) y en una ladera (Matalobos 2) (Tabla 1.1 del Anexo).

Los valores extremos en los suelos forestados son similares a los de los suelos de cultivo, ya que el contenido en nitrógeno total fluctúa entre 0,14 y 0,50 % (Tabla 4.1). Al igual que sucedía en los suelos de cultivo, el valor más bajo también lo muestra el suelo de Souto de Vea, que es una forestación que porta arces que tenían 5 años de edad en el momento de la toma de muestras. Además, dado que los valores de desviación estándar de los contenidos en nitrógeno total de los dos suelos de la parcela de Souto de Vea son próximos a cero, la diferencia entre el contenido del suelo de cultivo (0,16 %) y el de su suelo forestado (0,14 %) es significativa ($p \leq 0,05$). Por otra parte, el suelo forestado que presenta mayor cantidad total de nitrógeno se encuentra situado en un terreno de vega (Rodiño chopo 1). Es necesario

destacar que en la parcela de Rodiño existen dos forestaciones colindantes (Rodiño chopo 1 y Rodiño chopo 2) realizadas sobre el mismo suelo de cultivo 12 y 5 años antes de la toma de muestras, respectivamente. Dado que el suelo de cultivo de partida tiene un contenido en nitrógeno total del 0,28 %, significativamente menor ($p \leq 0,05$) de los contenidos mostrados por los suelos forestados derivados de él (0,50 % en Rodiño chopo 1 y 0,34 % en Rodiño chopo 2), puede afirmarse que en la parcela de Rodiño la forestación provocó un incremento en el contenido en nitrógeno total en el suelo, tanto mayor cuanto más antigua es la forestación (Tabla 1.3 del Anexo).

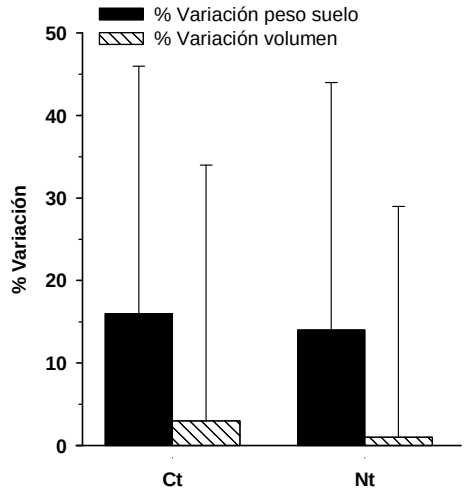


Figura 4.2. Porcentajes medios de variación del Ct y el Nt, calculados para los valores expresados en relación a peso y a volumen de suelo, en los suelos forestados con respecto a los valores de los suelos de cultivo de origen.

A pesar de que existen algunas diferencias significativas entre los valores de nitrógeno total de algunos suelos forestados y sus respectivos suelos de cultivo de partida, al comparar los contenidos medios para ambos conjuntos de suelos (Tabla 4.1) puede comprobarse que no existen tales diferencias, ya que estos valores son 0,29±0,10 y 0,31±0,09 %, respectivamente. Por otra parte, los coeficientes de variación indican que, al igual que sucedía para el contenido en carbono, los suelos de cultivo presentan una mayor heterogeneidad en cuanto a los valores de nitrógeno total que la que exhiben los forestados, ya que dichos coeficientes son del 36 % en los primeros frente al 30 % mostrado por los segundos.

Pese a que los valores medios son muy similares tanto en el conjunto de suelos de cultivo como en el de los forestados, si se observa la Figura 4.1 puede intuirse cierta tendencia al incremento en el contenido en nitrógeno total de los suelos causada por la forestación. De hecho, tanto para el nitrógeno total como para el carbono total descrito anteriormente, los porcentajes de variación agrupados que se muestran en la Figura 4.1 son parecidos, lo cual sugiere que la forestación tiende a incrementar en igual medida el contenido de estos dos elementos en el suelo. Así, un 17 % de los suelos forestados presenta incrementos fuertes en el contenido en nitrógeno total, mientras que el 31 % de los suelos exhibe incrementos leves.

Esto hace que el 48 % de los suelos forestados tengan más nitrógeno total que sus respectivos suelos de cultivo de origen. Por otra parte, un 34 % de los suelos no vio modificado su

contenido en nitrógeno, y sólo un 17 % tiene menos nitrógeno total que sus correspondientes suelos de cultivo, de los cuales únicamente un 3 % experimentaron reducciones fuertes, superiores al 51 %.

El que la forestación tienda a causar un aumento del contenido en nitrógeno del suelo puede apreciarse también en la Figura 4.2, en la que se muestra el valor medio de las variaciones porcentuales, tanto expresadas en relación al peso de suelo como al volumen. El incremento en nitrógeno que generó la forestación sólo se aprecia al expresar los valores del contenido en nitrógeno total en relación al peso de suelo (17 % de incremento, por término medio). Por el contrario, si los contenidos en nitrógeno total se expresan en relación al volumen de suelo, habría que indicar que la forestación no provocó modificación alguna en el contenido de este elemento, ya que el valor medio de variación frente a los suelos de cultivo está comprendido entre el ±10 %.

4.1.1.3 pH en agua

Si se considera la clasificación de Guitián y Carballas (1976), todos los suelos analizados, tanto los de cultivo como los forestados serían ácidos. Dentro del conjunto de suelos de cultivo los valores de pH en agua oscilan entre 4,53 y 6,42 (Tabla 4.1). El pH más ácido lo presentan dos suelos que se dedican al cultivo de maíz (Bertamiráns y Matalobos 1) y que se encuentran situados en posiciones de vega. Por su parte el valor de pH más elevado lo muestra un suelo de cultivo de maíz (A Barquiña), que también está situado en posición de vega (Tabla 2.1; Tabla 1.1 del Anexo).

En los suelos forestados, los valores de pH en agua oscilan entre 4,23 y 5,71 (Tabla 4.1). El valor de pH más ácido lo muestra una forestación en posición de ladera con robles americanos de 15 años de edad (Matalobos 1). Así, coincide que los dos suelos de la parcela de Matalobos 1 poseen el pH en agua más ácido de todos los suelos estudiados. Además, los valores de pH de los dos suelos considerados en esta parcela (4,53 en el cultivo y 4,23 en el forestado) son significativamente diferentes para $p \leq 0,05$, lo cual indica que en Matalobos 1 la forestación causó un descenso del pH del suelo. Por otra parte, son dos los suelos forestados que tienen el valor más alto de pH en agua (5,71), ambos situados en posiciones de ladera. Uno de ellos (Souto de Vea) se forestó con arces 5 años antes de la toma de muestras, mientras que el otro (Loureiro) se forestó con pinos radiata 9 años antes de que se realizasen los muestreos (Tabla 2.1). De estos dos suelos forestados es destacable que sus respectivos suelos agrícolas de origen también muestran valores elevados de pH. Así, el suelo forestado de Souto de Vea

tiene un pH de 5,71, siendo la diferencia con el valor de pH del suelo de cultivo (5,40) significativa para $p \leq 0,05$ (Tabla 1.3 del Anexo). El comportamiento del pH en esta parcela de Souto de Vea es llamativo ya que, en contra de lo esperado, aumenta con la forestación. Esto resulta raro y no se ha encontrado una explicación para ello, ya que lo que sucede habitualmente es que el pH en un suelo forestado se mantiene invariable o desciende, bien debido a que se dejan de aportar sustancias encalantes al suelo (práctica habitual en los cultivos de la región gallega) o bien porque la descomposición de los restos orgánicos de la superficie del suelo forestado provocan un descenso del pH. Por otra parte, el suelo forestado de Loureiro exhibe un valor de pH en agua de 5,71, el cual es significativamente menor ($p \leq 0,05$) que el del suelo de cultivo de origen (6,37).

Si se comparan los valores medios de pH en agua de los suelos de cultivo y de los forestados (Tabla 4.1), se advierte que son significativamente diferentes ($p \leq 0,05$), siendo menores para los suelos forestados (5,09±0,41) que para los de cultivo (5,33±0,48). La razón por la que una diferencia tan pequeña entre los valores de pH de ambos conjuntos de suelos es estadísticamente significativa puede estar relacionada con el hecho de que las desviaciones estándar de estos valores medios son muy pequeñas. Así, dentro de cada grupo de suelos los valores de pH en agua son muy homogéneos entre sí, tal y como indican sus coeficientes de variación (9 y 8% en suelos de cultivo y forestados, respectivamente; Tabla 4.1), que son los más bajos entre los obtenidos para cualquiera de las propiedades generales analizadas. En consecuencia, la diferencia de pH entre ambos grupos, aunque pequeña, es significativa.

Si se observan los porcentajes de variación de los valores de pH en agua de los suelos forestados agrupados por intervalos (Figura 4.3), destaca que la forestación indujo un descenso en el pH en un 26 % de los suelos forestados investigados. Por otro lado, el 74 % de los suelos forestados restantes no experimentaron variaciones importantes en el pH, ya que ninguna de éstas supera el ±10 %.

El efecto de la forestación sobre el pH de los suelos también puede apreciarse en la Figura 4.4. El valor medio de estas variaciones porcentuales, indica que son pequeñas (reducción del 6 %). No obstante, y tal y como se indicó con anterioridad, el pequeño descenso de los valores de pH en agua causado por la forestación de terrenos agrícolas es significativo (Tabla 4.1).

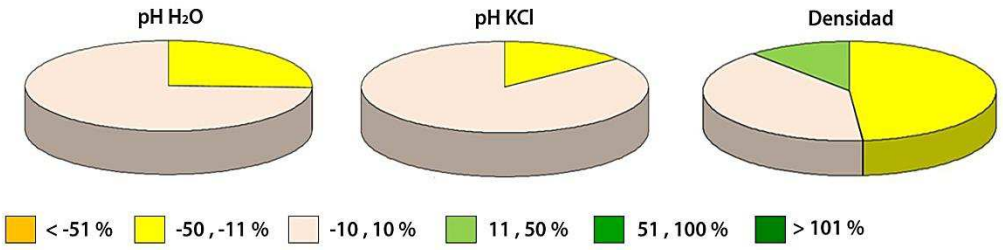


Figura 4.3. Porcentajes de variación, agrupados en intervalos, de los valores de pH en agua, pH KCl y densidad aparente de los suelos forestados respecto a los de sus suelos de cultivo de origen.

4.1.1.4 pH en KCl

El pH medido en cloruro potásico (pH KCl) en los suelos de cultivo fluctúa entre 3,34 y 5,34 (Tabla 4.1). El valor más bajo corresponde a un terreno en barbecho en posición de ladera (Matalobos 1), mientras que el valor máximo lo muestra un terreno en posición de ladera dedicado al cultivo de maíz (Loureiro) (Tabla 1.1 del Anexo).

Por su parte, los suelos forestados presentan un rango de valores de pH KCl más estrecho, entre 3,48 y 4,63 (Tabla 4.1). El valor más ácido corresponde a la forestación de Matalobos 1. Este hecho está en relación con lo que sucede en los suelos de cultivo, donde el valor de pH KCl más ácido también corresponde al cultivo de Matalobos 1. Además, en esta parcela el valor de pH KCl del suelo forestado (3,48) y el del de cultivo (3,34) son significativamente diferentes para $p \leq 0,05$ (Tabla 1.3 del Anexo). En el otro extremo, el valor de pH KCl más elevado en los suelos forestados (4,63) lo muestra una forestación situada en posición de vega que porta chopos de 9 años de edad (Laraño 1; Tabla 2.1). Este suelo destaca por tener un valor de pH KCl significativamente mayor ($p \leq 0,05$) que el del suelo de cultivo del cual procede (4,36) lo que, al igual que sucedía con lo descrito para el pH en agua en la parcela de Souto de Vea, resulta llamativo si se tiene en cuenta que en los suelos agrícolas de Galicia se realizan labores periódicas de encalado para aumentar el pH de los suelos.

Los valores medios de pH KCl en los suelos de cultivo y en los forestados, son 4,24±0,38 y 4,11±0,29, respectivamente (Tabla 4.1), no siendo, al contrario de lo que sucede con el pH en agua, la diferencia entre ambos valores de pH KCl significativa. No obstante, los valores de pH KCl se asemejan a los de pH en agua en que ambos conjuntos de suelos tienen valores muy homogéneos, ya que sus coeficientes de variación son del 9 y 7 % en los suelos de cultivo y en los forestados, respectivamente (Tabla 4.1).

En la Figura 4.3 puede apreciarse cómo el 86 % de las forestaciones no experimenta modificaciones relevantes del valor de pH KCl con respecto al de sus correspondientes suelos

de cultivo, ya que las variaciones se encuentran comprendidas en el intervalo de no variación (±10 %). En cambio, el 14 % de los suelos forestados restantes tiene valores de pH KCl que son entre un 11 % y un 50 % inferiores a los mostrados por sus correspondientes suelos de cultivo de partida. El hecho de que en la mayoría de los suelos forestados apenas varíe el valor de pH KCl también se puede observar en la Figura 4.4, en la cual se puede apreciar cómo el valor medio de los porcentajes de variación indica que el pH KCl de los suelos no se vio afectado por la forestación.

4.1.1.5 Densidad aparente

El valor de densidad aparente en los suelos de cultivo varía entre 0,63 y 1,33 g cm^{-3} (Tabla 4.1). El valor mínimo corresponde a un terreno en barbecho en posición de ladera (Matalobos 1), mientras que el valor más elevado lo exhibe un terreno dedicado al cultivo de maíz (Santa Cristina de Vea) situado también en posición de ladera (Tabla 2.1).

Los valores de densidad aparente en los suelos forestados fluctúan entre 0,54 y 1,47 g cm^{-3} (Tabla 4.1). El valor máximo de esta propiedad en los suelos forestados lo muestra una forestación con robles americanos realizada en posición de ladera 7 años antes de que se tomasen las muestras para el estudio (Anllada 2 roble americano), y que forma parte de una parcela en la que otras dos forestaciones derivan de un mismo suelo de cultivo. El valor de densidad de Anllada 2 roble americano es extraordinariamente alto para tratarse de un suelo forestado, debido a que se aleja mucho de los valores de densidad exhibidos por el resto de suelos forestados investigados (Tabla 1.3 del Anexo), así como del valor medio (0,89±0,20 g cm^{-3}; Tabla 4.1). Asimismo, este valor llama la atención porque tanto el suelo de cultivo como los otros suelos forestados pertenecientes a la parcela de Anllada 2 tienen valores de densidad aparente significativamente menores al de la citada forestación con robles americanos, siendo el valor de densidad aparente en el suelo de cultivo de Anllada 2 1,12 g cm^{-3} y en los otros dos suelos forestados (Anllada 2 pino radiata y Anllada 2 ciprés) 0,87 y 1,04 g cm^{-3}, respectivamente (Tabla 1.3 del Anexo).

Además del forestado de Anllada 2 roble americano, existe otro suelo que también destaca por presentar un valor muy alto de densidad aparente. Se trata de una forestación realizada con arces 5 años antes de la toma de muestras, también en posición de ladera (Souto de Vea), y en la que tiene una densidad aparente de 1,29 g cm^{-3} (Tabla 1.3 del Anexo). El elevado valor de densidad de este suelo también resulta llamativo por dos razones. En primer lugar porque la densidad aparente del suelo de cultivo de maíz del cual procede es inferior (1,16 g cm^{-3}) y

en segundo lugar porque este valor se aleja de la mayoría de valores de densidad aparente mostrados por el resto de los suelos forestados (Tabla 1.3 del Anexo), así como del valor medio de densidad aparente de los mismos (0,89±0,20 g cm^{-3}; Tabla 4.1). De este modo, si al analizar los valores de densidad aparente del conjunto de los suelos forestados no se tuviesen en cuenta los valores de los dos suelos citados, por ser estos excesivamente elevados, el nuevo valor máximo en el conjunto de suelos forestados sería 1,13 g cm^{-3}, el cual es exhibido por un suelo que se forestó en una vega 7 años antes del estudio (Río Vea chopo; Tabla 2.1) y se aproxima más al resto de valores de densidad de los suelos forestados.

Por otra parte, el valor de densidad aparente más bajo dentro del conjunto de suelos forestados (0,54 g cm^{-3}) corresponde a un terreno en vega con chopos de 12 años (Rodiño chopo 1) que forma parte de una parcela donde existen dos forestaciones distintas derivadas del mismo suelo de cultivo (Tabla 2.1). El suelo de cultivo tiene un valor de densidad aparente de 1,01 g cm^{-3}, mientras que los suelos de ambas forestaciones adyacentes (Rodiño chopo 1 y chopo 2) presentan valores de 0,54 g cm^{-3} y 0,72 g cm^{-3}, respectivamente (Tabla 1.3 del Anexo). Los valores de densidad de ambas forestaciones son significativamente más bajos ($p \leq 0,05$) que el mostrado por el cultivo, por lo que en esta parcela de Rodiño, la forestación provocó una clara disminución en la densidad aparente del suelo (Tabla 1.3 del Anexo).

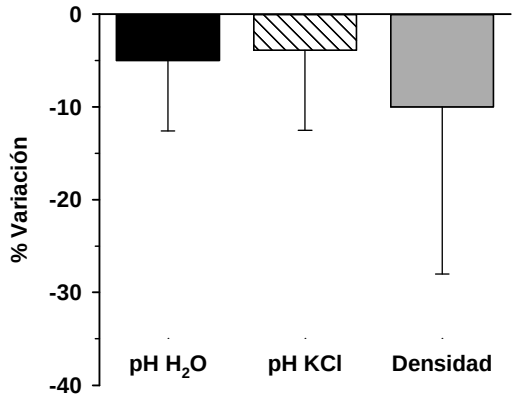


Figura 4.4. Porcentajes medios de variación del pH en agua, el pH KCl y la densidad aparente en los suelos forestados con respecto a los valores de los suelos de cultivo de origen.

Los valores medios de densidad aparente de los suelos de cultivo y de los forestados son 1,00±0,19 y 0,89±0,20 g cm^{-3}, respectivamente (Tabla 4.1), siendo la diferencia entre ambos valores estadísticamente significativa ($p \leq 0,05$). Esto indica que, de un modo general, la forestación de terrenos agrícolas provoca una disminución en los valores de densidad aparente. Además, esta reducción sería ligeramente más evidente si en los suelos forestados no se tuviesen en cuenta los valores inusualmente elevados que se citaron con anterioridad (Anllada 2 roble americano y Souto de Vea). Si se excluyen esos casos, el valor medio sería 0,86±0,16 g cm^{-3}, el cual también sería significativamente menor ($p \leq 0,05$) del valor medio mostrado por los suelos de cultivo.

Por lo que se refiere a los coeficientes de variación hay que señalar que son relativamente bajos y similares en ambos grupos de suelos (19 % en los de cultivo y 22 % en los forestados;

Tabla 4.1), lo cual indica que cada grupo de suelos muestra una homogeneidad similar. Por otro lado, si en el conjunto de suelos forestados no se tuvieran en cuenta los dos valores inusualmente elevados de densidad aparente nombrados previamente, el coeficiente de variación sería del 20 %, esto es, menor y aún más próximo al mostrado por los suelos de cultivo. Además, el hecho de que los valores de estos coeficientes sean bajos en ambos grupos de suelos, contribuye a que la diferencia entre los valores medios de densidad aparente sea significativa.

También se puede observar cómo varía la densidad aparente en los suelos forestados respecto a los de cultivo en la Figura 4.3, en la que puede comprobarse cómo la mayoría de los suelos (49 %) exhibe valores de densidad aparente inferiores (entre 11 y 50 %) a los de sus suelos de cultivo de origen. Por otra parte, el 40 % de los suelos forestados investigados no exhibe ningún tipo de variación, ya que sus valores de densidad aparente oscilan entre el ±10 % de los mostrados por los suelos de cultivo y tan sólo el 11 % de los suelos forestados tiene una densidad aparente superior a la de sus correspondientes suelos de cultivo, exhibiendo aumentos leves que oscilan entre el 11 y el 50 %. Atendiendo a los intervalos de variación porcentual descritos anteriormente (Figura 4.3), puede comprobarse cómo el cambio de uso agrícola a forestal indujo una disminución en la densidad aparente de la mayoría de los suelos. Sin embargo, si se observa el valor medio de las variaciones de los suelos forestados con respecto a sus suelos de cultivo de procedencia (Figura 4.4), se comprueba que la reducción fue muy escasa, ya que el porcentaje medio de variación de todos los suelos forestados es del 10 %, por lo que esta tendencia a la reducción queda enmascarada.

4.1.1.6 Óxidos de hierro extraíbles con oxálico-oxalato

En el conjunto de los suelos de cultivo el contenido en óxidos de hierro extraíbles (Fe_2O_3) fluctúa entre 0,19 y 1,11 % (Tabla 4.1). Ambos valores los muestran dos suelos de cultivo de maíz (A Barquiña y Bertamiráns) que están localizados en posición de vega (Tabla 2.1 y Tabla 1.1 del Anexo). Por otra parte, los suelos forestados presentan un rango de valores de óxidos de hierro ligeramente más amplio, entre 0,18 y 1,23 % (Tabla 4.1). Al igual que sucede con los suelos de cultivo, el valor mínimo corresponde a un suelo de vega (A Barquiña chopo), que fue forestado 9 años antes de la toma de muestras. Este suelo forma parte de una parcela donde tres suelos forestados derivan de un mismo cultivo de maíz, que tiene un contenido en óxidos de hierro de 0,19 %, cantidad que no es significativamente diferente a la mostrada por el suelo forestado de A Barquiña chopo (0,18 %). Por el contrario, los otros dos suelos forestados de esta parcela (A Barquiña pino radiata y A Barquiña castaño) presentan

contenidos en óxidos de hierro extraíbles de 0,32 y 0,26 %, respectivamente, los cuales sí son significativamente más altos ($p \leq 0,05$) que el mostrado por el suelo de cultivo de procedencia (Tabla 1.3 del Anexo).

Por otra parte, el contenido más alto en estos óxidos en el conjunto de suelos forestados (1,23 %) lo exhibe un suelo de vega con una forestación que en el momento de la toma de muestras tenía 12 años (Rodiño chopo 1). El contenido en óxidos de hierro del suelo de cultivo es de 0,47 %, mientras que en Rodiño chopo 1 es de 1,23 % y en Rodiño chopo 2 (5 años), que como se dijo anteriormente es otra forestación derivada del mismo suelo agrícola, es de 0,53 % (Tabla 1.3 del Anexo). Sin embargo, únicamente es significativa la diferencia entre el valor del suelo de cultivo y el del suelo de Rodiño chopo 1 ($p \leq 0,05$), de modo que en esta parcela tras la forestación se produjo un incremento en el contenido en óxidos de hierro, aunque en diferentes cuantías según la forestación de que se trate. En cualquier caso, el contenido en Fe_2O_3 que muestra el suelo forestado Rodiño chopo 1 es extraordinariamente elevado y puede considerarse un valor excepcional, debido a que es muy diferente a los contenidos que muestran los otros dos suelos de esta parcela (cultivo de Rodiño y Rodiño chopo 2), así como al valor medio de los suelos forestados, que es 0,57±0,24 % (Tabla 4.1).

A pesar de que entre algunos suelos forestados y los de cultivo de los que proceden existen diferencias significativas, los valores medios del contenido en óxidos de hierro extraíbles en los conjuntos de suelos de cultivo y forestados son muy similares entre sí (0,55±0,22 y 0,57±0,24 %, respectivamente). Del mismo modo, los coeficientes de variación son también parecidos, 40 y 43 % en los suelos de cultivo y en los forestados, respectivamente (Tabla 4.1). Los valores de estos coeficientes son elevados si se consideran los mostrados por el resto de las propiedades generales investigadas. Además, el hecho de que sean similares indica que tanto los suelos de cultivo como los forestados poseen una heterogeneidad similar en cuanto a los valores de esta propiedad.

Pese a que los contenidos medios en óxidos de hierro de los suelos de cultivo y los forestados son similares, si se observan las variaciones porcentuales de los suelos forestados en relación a los de cultivo, agrupadas por intervalos (Figura 4.5), puede apreciarse que sí se producen algunos cambios. Un 26 % de las forestaciones tiene un contenido en óxidos de hierro inferior al de sus suelos de cultivo de origen. Entre estos suelos, un 23 % sufre reducciones leves, mientras que el 3 % restante presenta un descenso más pronunciado (superior al 51 %). Por otra parte, un 25 % de los suelos no muestra ninguna modificación (variaciones comprendidas entre el ±10 %) en la cantidad de óxidos de hierro como consecuencia de la forestación y, en

último lugar, el 49 % de los suelos forestados analizados exhibe más cantidad de Fe_2O_3 que sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia, aunque el aumento no fue de igual magnitud en todos los casos. Así, la gran mayoría de aumentos (un 40 %) fueron leves, ya que oscilan entre el 11 y el 50 %. Además, en este intervalo de aumento leve el porcentaje máximo de incremento es del 36 % (Tabla 1.8 del Anexo), lo cual confirma que los mencionados incrementos en el contenido en óxidos de hierro fueron leves y poco importantes. Por otra parte, un 6 % de los suelos aumentaron su contenido en Fe_2O_3 entre el 51 % y el 100 % (forestaciones de A Barquiña pino radiata y Santa Cristina de Vea; Tabla 1.8 del Anexo) y el 3 % experimentaron incrementos muy fuertes, de más de un 101 % (forestación de Rodiño chopo 1; Tabla 1.8 del Anexo). Así, aunque según lo mostrado en la Figura 4.5 parece que la forestación provocó un aumento generalizado del contenido en óxidos de hierro en el suelo, estos aumentos sólo son fuertes en tres de los suelos (Tabla 1.8 del Anexo). Es necesario destacar que el contenido en óxidos de hierro de los suelos está ligado fundamentalmente a su material de partida y, tal y como se describió en el apartado de material (epígrafe 2.1.1; Tabla 2.1), el material de partida de todos los suelos forestados investigados es el mismo que el de sus correspondientes suelos de cultivo de origen, por lo que no debería de existir una diferencia tan elevada entre los contenidos en óxidos de hierro de ambos tipos de suelo (de cultivo y forestado) en algunas de las parcelas citadas con anterioridad. Estas variaciones en la cantidad de Fe_2O_3 podrían deberse, bien a los procesos de remoción y homogeneización del suelo que pueden haber tenido lugar en algunos de los suelos al pasar de cultivo a forestal, o bien a la propia variabilidad espacial que pueden tener los óxidos de hierro en el suelo.

Otra manera de evaluar cómo el cambio de uso del suelo afecta al contenido en óxidos de hierro extraíbles, es observar el valor medio de las variaciones (Figura 4.6). Así, puede apreciarse que éste indica un incremento leve frente a los suelos de cultivo (12 %) cuando los valores del contenido en óxidos de hierro se expresan en relación al peso de suelo. En cambio, cuando estos valores se expresan en relación al volumen de suelo, destaca que la cantidad de estos óxidos en el suelo no se ve afectada por la forestación.

4.1.1.7 Óxidos de aluminio extraíbles con oxálico-oxalato

El rango de valores del contenido en óxidos de aluminio extraíbles (Al_2O_3) es muy parecido en los suelos de cultivo y en los forestados. En los primeros fluctúan entre 0,31 y 2,28 % (Tabla 4.1) y ambos valores los muestran sendos terrenos de cultivo de maíz situados en posición de ladera (Santa Cristina de Vea y Loureiro, respectivamente). Respecto al valor

máximo, hay que destacar que el contenido en óxidos de aluminio mostrado por el suelo de cultivo de Loureiro llama la atención por ser muy alto, ya que se aleja mucho de los contenidos mostrados por los demás suelos de cultivo (Tabla 1.3 del Anexo), por lo que podría considerarse excepcional. De este modo, si se no se tuviese en cuenta este valor, el contenido más alto en óxidos de aluminio (1,42 %) pasaría a mostrarlo un suelo situado en posición de vega dedicado al cultivo de maíz (Lamego 2).

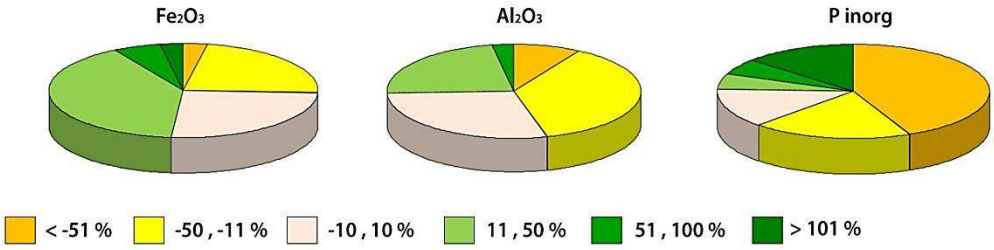


Figura 4.5. Porcentajes de variación, agrupados en intervalos, de los contenidos en óxidos de hierro (Fe_2O_3) y de aluminio (Al_2O_3) extraíbles con oxálico-oxalato y del fósforo inorgánico extraíble con bicarbonato sódico (P inorg) de los suelos forestados respecto a los de sus suelos de cultivo de origen, calculados con los valores expresados en relación al peso de suelo.

Por su parte, los suelos forestados exhiben valores de óxidos de aluminio extraíbles que varían entre 0,32 y 2,20 % (Tabla 4.1). El valor mínimo corresponde a un suelo situado en una vega que se forestó con robles americanos 15 años antes del muestreo (Ribeira). El contenido en Al_2O_3 de este suelo es significativamente diferente ($p \leq 0,05$) al mostrado por su suelo agrícola de partida, que es 0,50 %. En el otro extremo, el contenido más alto corresponde a un suelo que se forestó con pino radiata 9 años antes del estudio en un terreno situado en posición de ladera (Loureiro). De este modo, los suelos de la parcela de Loureiro son los que más cantidad de óxidos de aluminio tienen, tanto de los suelos de cultivo como de los forestados. Así, el suelo de cultivo de Loureiro, tiene un 2,28 % y el forestado un 2,20 %, sin que ambos valores sean significativamente diferentes entre sí (Tabla 1.3 del Anexo). Coincidiendo con lo que sucede para los suelos de cultivo, donde Loureiro se consideraba un caso anómalo, el contenido de Al_2O_3 en el suelo forestado de Loureiro también puede considerarse excepcional por los mismos motivos. De este modo, si no se tuviese en cuenta este suelo, el valor más alto entre los suelos forestados pasaría a ser 1,55 %, y lo exhibiría un suelo de vega forestado con arces de 4 años de edad (Lamego 2). Así, si se descartase la parcela de Loureiro (tanto el suelo de cultivo como el forestado), la parcela que pasaría a presentar el mayor contenido en óxidos de aluminio sería ahora Lamego 2, cuyas cantidades de Al_2O_3 en el suelo de cultivo y en el forestado serían 1,42 y 1,55 %, respectivamente.

Si se consideran todos los suelos investigados, los contenidos medios de óxidos de aluminio son 0,84±0,49 y 0,74±0,44 % en los suelos de cultivo y en los forestados, respectivamente, sin que la diferencia entre ambos sea estadísticamente significativa (Tabla 4.1). No obstante si, tal y como se comentó con anterioridad, no se considerase la parcela de Loureiro, los valores medios serían 0,78±0,38 % para el conjunto de suelos de cultivo y 0,70±0,36 % para los forestados, siendo la diferencia entre ambos valores no estadísticamente significativa.

La gran disparidad en los contenidos de este elemento de todos los suelos se traduce en coeficientes de variación muy elevados, que son muy grandes en comparación con los mostrados por la mayoría de las propiedades generales analizadas. Así, en los suelos de cultivo el coeficiente de variación es del 56 %, mientras que en los forestados es del 57 % (Tabla 4.1). No obstante, si no se tuviesen en cuenta los suelos de la parcela de Loureiro, los coeficientes de variación se reducirían apreciablemente, ya que serían del 49 %, tanto en los suelos de cultivo como en los forestados.

A pesar de que no existen diferencias significativas entre los contenidos medios de óxidos de aluminio de ambos conjuntos de suelos, al analizar los porcentajes de variación agrupados en los distintos intervalos sí pueden advertirse ciertos cambios (Figura 4.5). De este modo, casi la mitad de los suelos forestados analizados (46 %) exhiben contenidos en óxidos de aluminio inferiores a los de sus correspondientes suelos de cultivo de origen. Este descenso no es de igual intensidad en todos los suelos, ya que en un 37 % de los mismos es leve y en un 9 % de las forestaciones es fuerte. Por otra parte, en un 28 % de los suelos no se modificó en gran medida su contenido en óxidos de aluminio, pues las variaciones están comprendidas entre el ±10 % (Figura 4.5). Por último, un 26 % de los suelos tiene más cantidad de óxidos de aluminio que sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia. De estos suelos que muestran aumentos, en el 23 % se incrementa su contenido en Al_2O_3 de manera leve, mientras que solamente el 3 % experimenta incrementos fuertes, que fluctúan entre el 51 y el 100 %. Tal y como se mencionó previamente para los óxidos de hierro, el contenido en óxidos de aluminio de los suelos está ligado a su material de partida. Dado que éste material es el mismo para los dos tipos de suelo (de cultivo y forestado) de cada una de las parcelas de suelo analizadas (epígrafe 2.1.1; Tabla 2.1), las variaciones en la cantidad de óxidos de aluminio que pudieran existir entre los suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia pueden estar relacionadas bien con las labores de preparación del terreno previas al plantado de los árboles, o bien con la propia variabilidad espacial que puede tener este elemento en el suelo.

Este comportamiento variable que exhiben los óxidos de aluminio guarda relación con lo mostrado en la Figura 4.6, en la que se observa que cuando el contenido en Al_2O_3 se expresa en relación al peso de suelo el valor medio de variación es del 6 %, indicando que no existen variaciones tras la forestación. Sin embargo, cuando los valores se expresan en relación al volumen de suelo el porcentaje de variación medio es del 15 % y, por tanto, existe una leve disminución en el contenido en óxidos de aluminio.

4.1.1.8 Fósforo inorgánico extraíble con bicarbonato sódico

El contenido en fósforo inorgánico extraíble (P inorg) en los suelos de cultivo oscila entre 6 y 248 mg kg^{-1} (Tabla 4.1). El valor inferior corresponde a un suelo en barbecho situado en una ladera (Matalobos 1) y que ya fue citado anteriormente debido a su bajo valor de pH y su elevado contenido en carbono total. Por otra parte, el valor más elevado lo exhibe un maizal situado también en una ladera (Anllada 2), que tiene una cantidad de fósforo inorgánico extraíble extraordinariamente elevada (Tabla 1.3 del Anexo). De hecho, ésta podría considerarse inusual si se compara con las cantidades que exhiben los demás suelos de cultivo investigados (Tabla 1.3 del Anexo) y si se tienen en cuenta los contenidos en este elemento que normalmente tienen este tipo de suelos en la región, cuyo valor medio es de 126±68 mg kg^{-1} (Trasar-Cepeda *et al.*, 2008b). Si no se considerase el suelo de cultivo de Anllada 2, el suelo que más contenido en fósforo inorgánico tendría sería otro dedicado al cultivo de maíz localizado en posición de vega (Bertamiráns), el cual tiene una cantidad de 158 mg kg^{-1}.

Los suelos forestados también exhiben contenidos en fósforo inorgánico extraíble muy variados, ya que oscilan entre 5 y 224 mg kg^{-1} (Tabla 4.1). La forestación cuyo suelo presenta el menor contenido Matalobos 1. Así, los contenidos en fósforo inorgánico de la parcela de Matalobos 1, que es la que menos cantidad de fósforo inorgánico tiene, llaman la atención por ser muy bajos tanto en el suelo de cultivo como en el forestado (6 y 5 mg kg^{-1}, respectivamente). Estos valores sugieren que ninguno de los dos suelos recibió aportes de fertilizantes fosfatados recientemente, lo cual es llamativo en el caso del suelo de cultivo, debido a que el aporte de enmiendas fosfatadas es una práctica habitual en los suelos agrícolas de la región.

En el extremo contrario, el suelo forestado que tiene el contenido más elevado en fósforo inorgánico (224 mg kg^{-1}) corresponde a un suelo situado en una ladera, que fue forestado con arces 5 años antes de la toma de muestras (Souto de Vea).

Este valor es elevado y podría considerarse excepcional por varios motivos. En primer lugar, se trata de un terreno en el que ya no se realizan labores agrícolas, si bien la corta edad de la forestación sugiere que pudo haber sido fertilizado poco tiempo atrás. Otro motivo por el cual resulta extraño, es que el suelo de cultivo del cual procede tiene un contenido en fósforo inorgánico de 94 mg kg^{-1}, que es significativamente inferior ($p \leq 0,05$) al del suelo forestado (Tabla 1.3 del Anexo). Además, este valor llama la atención debido a que la mayoría de suelos forestados investigados tienen cantidades de fósforo inorgánico inferiores a él (Tabla 1.3 del Anexo). Además de la forestación de Souto de Vea, existe otro suelo forestado que tiene una cantidad de fósforo inorgánico muy elevada. Se trata de un suelo de vega con una forestación de arces de 7 años de edad (Bertamiráns) cuyo contenido en fósforo es de 193 mg kg^{-1}. Del mismo modo que sucede en la forestación de Souto de Vea, la cantidad de fósforo inorgánico presente en el suelo forestado de Bertamiráns puede considerarse excepcionalmente elevada ya que es, además, significativamente superior ($p \leq 0,05$) a la de su suelo de cultivo de procedencia, que es de 158 mg kg^{-1}.

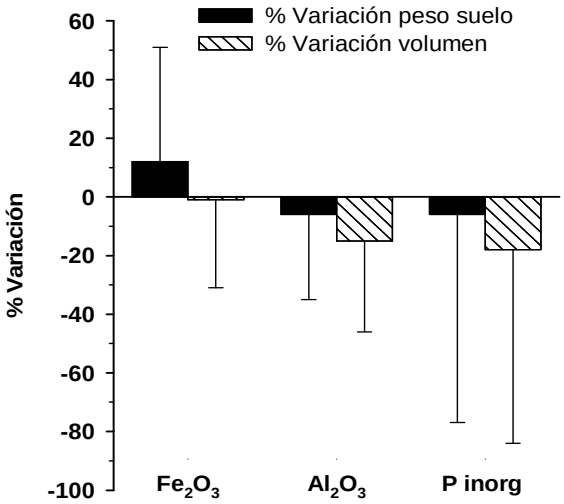


Figura 4.6. Porcentajes medios de variación de los contenidos en Fe_2O_3, Al_2O_3 y P inorgánico en los suelos forestados con respecto a los de los suelos de cultivo de origen, calculados para los valores expresados en relación al peso y al volumen de suelo.

Cuando se consideran todos los suelos, los valores medios de fósforo inorgánico en los suelos de cultivo y en los forestados son 71±55 y 62±55 mg kg^{-1}, respectivamente, sin que la diferencia entre ambos sea significativa (Tabla 4.1). No obstante, si no se tuviesen en cuenta los valores excepcionalmente altos de fósforo inorgánico existentes tanto en los suelos de cultivo como en los forestados antes citados (Souto de Vea y Bertamiráns), los valores medios serían 63±41 mg kg^{-1} en los suelos de cultivo y 53±42 mg kg^{-1} en los suelos forestados, diferencia que tampoco es estadísticamente significativa. Precisamente debido al amplio rango de variación de los valores de fósforo inorgánico en ambos conjuntos de suelos y a las elevadas desviaciones estándar que presentan los valores medios, los coeficientes de variación son los más elevados de todas las propiedades generales investigadas: 78 y 88 % en los suelos

de cultivo y en los forestados, respectivamente (Tabla 4.1). Una vez descartados los valores de fósforo inorgánico considerados inusuales, los coeficientes de variación serían 65 % en los suelos de cultivo y 79 % en los suelos forestados los cuales, a pesar de disminuir respecto a los coeficientes de variación iniciales, siguen siendo muy altos.

Debido a que existe una gran heterogeneidad en los valores de fósforo inorgánico extraíble de todos los suelos, no se aprecia ningún comportamiento o tendencia clara en este elemento cuando el suelo cambia de uso. No obstante, si se observa cómo varían las cantidades en los suelos forestados respecto a las de sus suelos de cultivo de inicio (Figura 4.5), sí que puede intuirse un comportamiento generalizado. Así, puede apreciarse que el 60 % de las forestaciones tiene menos cantidad de fósforo inorgánico que sus suelos agrícolas de procedencia. De estos suelos, el 40 % sufrieron reducciones leves y el 20 % han experimentado descensos fuertes. Esta tendencia general de que los suelos forestados presenten menor contenido en fósforo inorgánico que los de cultivo parece algo lógico si se tiene en cuenta que al dejar de cultivar un suelo dejan de aplicarse fertilizantes fosfatados. Por otra parte, el 14 % de los suelos forestados no experimentaron ninguna modificación en relación a los de cultivo, mientras que el 26 % de suelos forestados restante tiene mayor contenido en fósforo inorgánico extraíble que sus correspondientes suelos de cultivo (Figura 4.5). Llama la atención tanto este aumento, como el hecho de que éste no sea de igual magnitud en todos los casos, ya que en un 6 % de los suelos forestados éste oscila entre el 11 y el 50 %, pero en otro 6 % de los suelos el incremento varía entre el 51 y el 100 % y en el 14 % de los suelos el aumento es muy elevado, superando el 101 %. En cualquier caso, el hecho de que algunas forestaciones tengan más cantidad de fósforo inorgánico que sus correspondientes suelos de cultivo de partida posiblemente sea debido a que éstas hayan sido fertilizadas, bien en el momento inicial tras la forestación o bien pasados varios años, para favorecer el crecimiento y desarrollo de los árboles.

Si en lugar de agrupar los porcentajes de variación por intervalos se analizan los valores medios de estas variaciones (Figura 4.6), la tendencia que se observa es que la forestación causó una disminución del contenido en fósforo inorgánico de los suelos, aunque esta disminución media fue bastante pequeña, debido a que los fuertes aumentos observados en las forestaciones en las que se produjo un incremento enmascaran lo ocurrido en la mayoría de las forestaciones. De este modo, cuando los contenidos en fósforo inorgánico se expresan en relación al peso de suelo, el porcentaje de variación medio es del 6 %, indicando que la forestación no tuvo efecto sobre este elemento, mientras que cuando estos se expresan en

relación al volumen de suelo, se observa una pequeña disminución media (18 %). Además, son llamativas las elevadas desviaciones estándar de estas variaciones porcentuales medias, lo que corrobora la gran variabilidad de contenidos en fósforo inorgánico existentes en los suelos investigados.

4.1.1.9 Análisis granulométrico

Los porcentajes de cada fracción granulométrica, así como la textura de cada uno de los suelos estudiados se muestran en la Tabla 1.2 del Anexo. Asimismo, el material de partida de cada uno de los suelos y la posición fisiográfica en la que se encuentran se detalla en el apartado de material (Tabla 2.1). En la Tabla 4.2 se muestran únicamente el valor medio, rango y coeficiente de variación de las tres fracciones granulométricas (arena, limo y arcilla) para el conjunto de suelos de cultivo y para el de los forestados.

Tabla 4.2. Valor medio±desviación estándar (sd), valores máximo y mínimo y coeficiente de variación (CV) de las fracciones granulométricas en los suelos de cultivo y en los forestados. Para cada fracción granulométrica letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre los valores medios de los suelos de cultivo y de los forestados.

	Suelos de cultivo				Suelos forestados			
	Medio±sd	**Mínimo**	**Máximo**	**CV (%)**	**Medio±sd**	**Mínimo**	**Máximo**	**CV (%)**
Arena (%)	60±13a	34	78	22	62±11a	28	76	18
Limo (%)	28±9a	14	47	34	27±8a	16	52	30
Arcilla (%)	12±4a	6	19	32	11±3a	7	21	29

De los suelos investigados, aquellos localizados en vega y que, por consiguiente, son de origen aluvial, tienen textura franco-arenosa, a excepción de los dos suelos de la parcela de Bertamiráns y de los de Lamego 2, los cuales tienen textura franca (Tabla 1.2 del Anexo). Por otra parte, la mayoría de suelos situados en ladera provienen de esquistos y paragnéises salvo los suelos de la parcela de A Estrada, cuyo material de partida son metatexitas y diatexitas, y los de la parcela de Os Outeiros, que se formaron a partir de granitoides biotíticos. Al igual que sucede con los suelos de vega, la mayoría de los suelos de ladera tienen textura franco-arenosa. No obstante existen algunas excepciones, como son los suelos de cultivo y los forestados de las parcelas de Noenlle, Loureiro y Codeso, cuyas texturas son francas. De esta manera, la mayoría de suelos analizados tiene una textura franco-arenosa (Figura 4.7), independientemente de cual sea su material de partida.

Como era de esperar, y de un modo general, el cambio de uso del suelo no afectó a la textura de los suelos. De los veinticuatro suelos de cultivo iniciales derivaron treinta y cinco suelos forestados (ya que, como se indicó en el apartado de material, en algunas de las parcelas de un mismo suelo de cultivo derivaron varias forestaciones, bien con la misma especie pero diferente edad, o bien con diferentes especies) y la textura de estos últimos únicamente es diferente de la de sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia en dos de ellos. Así, mientras que la textura del suelo de cultivo de Rodiño es franca, la de uno los suelos forestados derivados de éste (Rodiño chopo 1) es franco-limosa. También existe diferencia en la parcela de Matalobos 2, donde la textura del suelo de cultivo es franca, mientras que la del forestado es franco-arenosa. Es necesario indicar que los cambios en la textura no son consecuencia directa de la forestación, ya que el mero hecho de plantar árboles no debería afectar a la distribución porcentual de los tamaños de partícula en el suelo. Tal y como se sugirió para los óxidos de hierro y de aluminio descritos previamente, estas variaciones pueden atribuirse, bien a los procesos de remoción y de homogeneización del terreno que pueden haber tenido lugar en alguna de las parcelas investigadas al prepararlo para plantar los árboles, o bien a la propia variabilidad espacial que pueden tener las diferentes fracciones granulométricas en el suelo, y que puede dar lugar a que algún suelo forestado tenga una textura distinta a la de su correspondiente suelo de cultivo de procedencia.

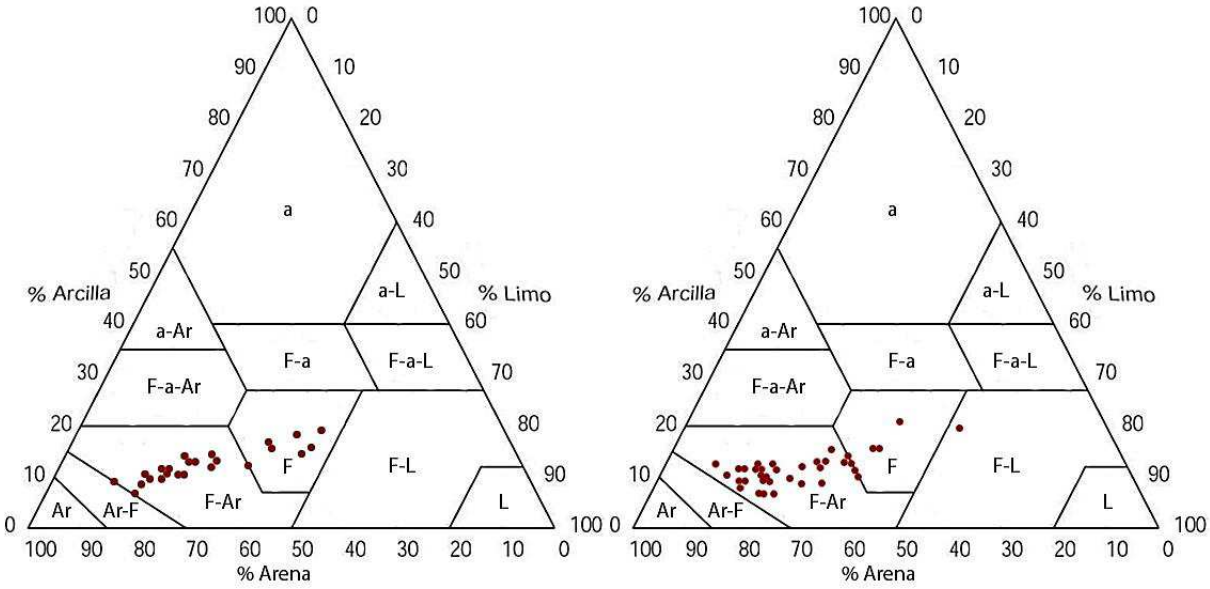


Figura 4.7. Distribución de las texturas de los suelos de cultivo (izquierda) y de los forestados (derecha).

Analizando las tres fracciones granulométricas en los suelos de cultivo, puede advertirse que el porcentaje más alto de arena es 78 % (Tabla 4.2) y corresponde a un suelo dedicado a maíz

situado en una ladera (Santa Cristina de Vea). Por otra parte, el suelo con menor contenido en arena (34 %) es un terreno de cultivo situado en posición de ladera (Matalobos 2). Estos mismos suelos también son los que presentan los valores extremos en cuanto al contenido de limo. El mayor porcentaje de limo (47 %) corresponde a Matalobos 2, mientras que el menor (14 %) lo exhibe Santa Cristina de Vea. Respecto a la arcilla, el porcentaje más alto es de 19 % y corresponde a un maizal en posición de ladera (Noenlle), mientras que el suelo con menos cantidad de arcilla (6 %) es un terreno en barbecho (Matalobos 1) (Tabla 4.2. y Tabla 1.2 del Anexo).

Por otra parte, en los suelos forestados la fracción arena oscila entre el 76 y el 28 % (Tabla 4.2). El porcentaje más alto lo muestra un suelo de vega forestado con robles americanos 11 años antes de la toma de muestras (Ribeira), mientras que el más bajo lo exhibe una forestación de 11 años situada también en una vega (Rodiño chopo 1). Estos mismos suelos son los que poseen, a su vez, las cantidades extremas de limo. El suelo forestado que más cantidad de limo presenta (52 %) es Rodiño chopo 1 y el que menos (16%) es Ribeira. El contenido en arcilla en los suelos forestados oscila entre el 21 y el 7 % (Tabla 4.2). El suelo forestado con la mayor cantidad de arcilla está localizado en una ladera y soporta desde hace 15 años pino radiata (Noenlle). Por otra parte, existen tres suelos forestados con contenido en arcilla del 7 %, todos ellos en posición de ladera. Uno se forestó 7 años antes del estudio (Anllada 2 ciprés) y los otros dos se forestaron con robles americanos 15 años antes de los muestreos (Matalobos 1 y Matalobos 2).

Coincidiendo con la similitud que existe entre las texturas de los suelos de cultivo y los forestados, los valores extremos de cada fracción granulométrica son también parecidos (Tabla 4.2). Asimismo, los coeficientes de variación mostrados por las tres fracciones granulométricas son similares en los suelos de cultivo y en los forestados, lo cual confirma que los contenidos en arena, limo y arcilla poseen una homogeneidad similar en ambos conjuntos de suelos, tal y como se indicó previamente.

4.1.2 Actividades enzimáticas de los suelos de cultivo y de los forestados

A continuación se procede a la descripción de los resultados obtenidos para las diferentes actividades enzimáticas referidos al peso de suelo. No obstante, los valores de las actividades enzimáticas expresados en relación al volumen, así como por unidad de carbono total (actividades enzimáticas específicas) se muestran en el Anexo (Tablas 1.5 y 1.6). Asimismo, los valores de los porcentajes de variación de las actividades enzimáticas de todos los suelos

forestados investigados, en relación a los de sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia, expresados tanto por peso de suelo, como por volumen y por unidad de carbono total, se presentan también en el Anexo (Tablas 1.10, 1.11 y 1.12).

En la Tabla 4.3 se muestra el valor medio con la desviación estándar, el valor máximo y el mínimo, así como el coeficiente de variación de todas las actividades enzimáticas investigadas, tanto en los suelos de cultivo como en los forestados.

Tabla 4.3. Valor medio±desviación estándar (sd), valores máximo y mínimo y coeficiente de variación (CV) de las actividades enzimáticas en los suelos de cultivo y en los forestados. Para cada actividad enzimática, letras diferentes indican que las diferencias entre los valores medios de ambos grupos de suelos son significativas ($p \leq 0,05$).

	Suelos de cultivo				Suelos forestado			
	Medio±sd	Mínimo	Máximo	CV (%)	Medio±sd	Mínimo	Máximo	CV (%)
CAS $^{\varepsilon}$	0,83±0,35a	0,32	1,84	42	1,02±0,31b	0,42	1,96	30
BAA $^{\varphi}$	16,37±6,76a	5,42	27,98	41	19,67±6,05a	7,79	36,66	31
URE $^{\varphi}$	10,37±7,71a	3,19	38,25	74	13,31±6,59a	4,16	33,30	50
CEL $^{\sigma}$	0,17±0,07a	0,07	0,31	41	0,16±0,06a	0,05	0,28	37
GLU $^{\omega}$	0,59±0,22a	0,26	1,16	37	0,71±0,36a	0,21	1,85	51
INV $^{\sigma}$	3,83±2,12a	0,43	8,70	55	4,63±2,50a	0,38	12,81	54
DIES $^{\omega}$	0,36±0,17a	0,16	0,71	48	0,32±0,16a	0,14	0,93	51
MONO $^{\omega}$	2,21±0,78a	1,07	4,65	35	2,36±1,31a	0,57	5,96	56
ARIL $^{\omega}$	0,19±0,11a	0,08	0,48	57	0,27±0,16b	0,11	0,74	58
DES $^{\pi}$	0,24±0,10a	0,13	0,48	41	0,26±0,12a	0,11	0,61	45
CAT $^{\lambda}$	0,81±0,32a	0,42	1,54	39	0,90±0,44a	0,34	2,28	49

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}.

4.1.2.1 Actividad proteasa-caseína

La actividad proteasa-caseína en los suelos de cultivo oscila entre 0,32 y 1,84 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor más bajo de esta actividad corresponde a un suelo de vega dedicado al cultivo de maíz (Laraño 2), mientras que el más elevado lo exhibe un terreno en barbecho situado en posición de ladera (Matalobos 1). Tal y como sucede para las propiedades generales, destaca la parcela de Matalobos 1 porque muestra valores elevados no sólo para esta actividad enzimática, sino también para muchas de las actividades enzimáticas investigadas (Tabla 1.4 del Anexo), tal y como se irá describiendo a lo largo de este epígrafe.

En los suelos forestados, la actividad proteasa-caseína oscila entre 0,42 y 1,96 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor de actividad más bajo corresponde a un suelo en ladera que fue forestado 11 años antes del estudio (A Estrada pino radiata) y que forma parte de una parcela en la cual de un suelo agrícola, que en el momento del muestreo se encontraba en barbecho, derivaron tres suelos forestados: uno con arces, otro con pinos y un tercero con fresnos. El suelo agrícola de A Estrada tiene una actividad proteasa-caseína de 0,64 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, la forestación de A Estrada arce (10 años de edad) de 0,85 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, la mencionada forestación con pinos 0,42 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, y por último, A Estrada fresno (7 años) exhibe una actividad de 1,24 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}. El valor de actividad del suelo agrícola en barbecho es significativamente diferente ($p \leq 0,05$) del valor de las tres forestaciones, lo cual indica que el cambio de uso de suelo afectó a la actividad proteasa-caseína (Tabla 1.4 del Anexo). Sin embargo, este cambio no siempre fue en el mismo sentido, ya que en las forestaciones realizadas con arces y fresnos la actividad proteasa-caseína aumentó, mientras que en la forestación que porta pino radiata sufrió una disminución.

El valor más elevado de la actividad proteasa-caseína dentro del conjunto de suelos forestados (1,96 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}) corresponde a un suelo situado en una ladera que porta árboles de 7 años (Anllada 2 roble americano). Al igual que sucede en la citada parcela de A Estrada, la parcela de Anllada 2 consta de un terreno dedicado al cultivo de maíz del cual derivaron tres suelos forestados, todos ellos 7 años antes del estudio (Tabla 2.1). En el suelo agrícola la actividad proteasa-caseína es 1,05 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, en Anllada 2 pino radiata es 1,03 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, en Anllada 2 ciprés 1,09 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, y en el suelo con robles americanos 1,96 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1} (Tabla 1.4 del Anexo). Por tanto, únicamente existe diferencia, que además es significativa ($p \leq 0,05$), entre el cultivo y la forestación con robles americanos. En otras palabras, en la parcela de Anllada 2 la forestación únicamente causó un incremento de esta actividad en una de las tres realizadas.

Los valores medios de actividad para el conjunto de suelos de cultivo y forestados son 0,83±0,35 y 1,02±0,31 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, respectivamente (Tabla 4.3), siendo la diferencia entre ambos valores significativa ($p \leq 0,05$). A pesar de tener un valor medio inferior, el coeficiente de variación es más elevado en el conjunto de suelos de cultivo que en el de los forestados (42 y 30% respectivamente), lo cual proporciona una idea de la mayor heterogeneidad de los valores de actividad proteasa-caseína que existe entre los suelos de cultivo.

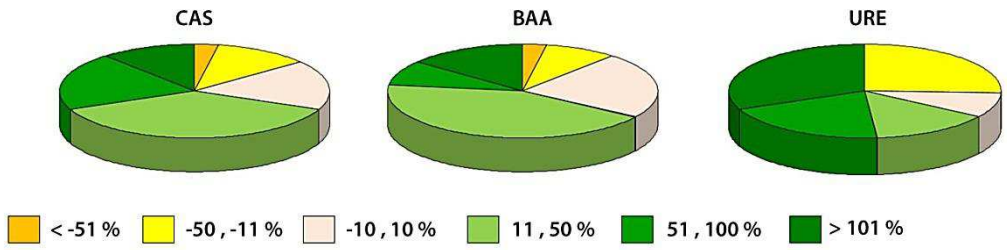


Figura 4.8. Porcentajes de variación, agrupados en intervalos, de las actividades enzimáticas proteasa-caseína (CAS), proteasa-BAA (BAA) y ureasa (URE) de los suelos forestados respecto a las de sus suelos de cultivo de origen, calculados con los valores expresados en relación al peso de suelo.

Tal y como se hizo para las propiedades generales, se puede comprobar cómo varían las actividades enzimáticas en los suelos forestados mediante los porcentajes de variación agrupados en intervalos (Figura 4.8). Hay que destacar que son pocos (14 %) los suelos forestados que tienen menor actividad proteasa-caseína que sus respectivos suelos de cultivo iniciales. Además, entre estos suelos, tan sólo el 3 % experimentó reducciones fuertes, superiores al 51 %. Por otra parte, menos de la cuarta parte de los suelos (17 %) no experimentó ninguna variación en sus valores de actividad proteasa-caseína al cambiar de uso. Sin embargo, lo más llamativo es que la mayoría de los suelos forestados tiene un valor de actividad superior al de sus suelos de cultivo de procedencia. Entre estos suelos que sufrieron incrementos, el 38 % fueron aumentos leves, el 20 % fueron aumentos fuertes, y el 11 % restante de los suelos sufrió incrementos muy fuertes, superiores al 101 % (Figura 4.8).

En lugar de agrupar las variaciones en diferentes intervalos, también se puede calcular el valor medio de variación, tal y como se hizo para las propiedades generales. Los diagramas de barras de las Figuras 4.9, 4.11, 4.13 y 4.15 exhiben estos valores medios para todas las actividades enzimáticas investigadas, expresados tanto en relación al peso como al volumen de suelo y también expresadas en relación al contenido en carbono total de cada suelo (actividades específicas). Para la actividad proteasa-caseína, debido también a que la mayoría de suelos forestados tiene valores de actividad más elevados que sus respectivos suelos de cultivo de procedencia, la variación media de esta actividad en los suelos forestados frente a los de cultivo es positiva cuando los valores se expresan en relación al peso de suelo (Figura 4.9). También la variación es positiva cuando estos son expresados en referencia al volumen de suelo y al contenido en carbono total, aunque el valor de esta variación es menor que cuando se comparan los valores de actividad en relación al peso de suelo.

4.1.2.2 Actividad proteasa-BAA

La otra actividad enzimática proteásica investigada (proteasa-BAA) tiene valores que oscilan entre 5,42 y 27,98 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1} en los suelos de cultivo analizados (Tabla 4.3). El valor más bajo corresponde a un suelo de vega dedicado al cultivo de maíz (A Barquiña), mientras que el valor más elevado corresponde a otro terreno también de vega y también dedicado al cultivo de maíz (Lamego 2).

Por otra parte, los suelos forestados presentan un rango de valores más amplio que los de cultivo, oscilando entre 7,79 y 36,66 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). La actividad más baja corresponde a un suelo de vega forestado con chopos 9 años antes de la toma de muestras (Laraño 1). Este valor llama la atención porque es significativamente menor ($p \leq 0,05$) que el valor de actividad proteasa-BAA mostrado por su correspondiente suelo de cultivo (25,45 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}) (Tabla 1.4 del Anexo). En el otro extremo, el valor más alto de actividad proteasa-BAA en los suelos forestados (36,66 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}) corresponde también a un suelo de vega, aunque forestado con chopos sólo 4 años antes del estudio (Tourís), y cuyo valor de actividad es significativamente diferente ($p \leq 0,05$) del mostrado por su suelo de cultivo de procedencia (27,40 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}) (Tabla 1.4 del Anexo).

Los valores medios de actividad proteasa-BAA son 16,37±6,76 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1} obtenidos para el conjunto de suelos de cultivo y 19,67±6,05 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1} para el de los forestados, sin que la diferencia entre ambos valores sea significativa (Tabla 4.3). En relación a estos valores medios, también es destacable la mayor heterogeneidad que existe en el conjunto de suelos de cultivo, ya que el coeficiente de variación es del 41 %, frente al 31 % mostrado por los suelos forestados (Tabla 4.3).

A pesar de que los valores medios de ambos conjuntos de suelos no son significativamente diferentes, puede tenerse una idea un poco más clara de la influencia que tiene la forestación sobre la actividad proteasa-BAA observando los intervalos de variación de dicha actividad en los suelos forestados respecto a la de sus suelos de cultivo de origen (Figura 4.8). Es destacable que ambas proteasas (proteasa-caseína y proteasa-BAA), muestran comportamientos similares. En el caso de la proteasa-BAA, sólo el 12 % de los suelos forestados tiene menor actividad que sus suelos de cultivo iniciales y, de estos, solamente el 3 % sufre reducciones fuertes (superiores al 51 %). Algo menos del 25 % no experimentan ninguna modificación y, por el contrario, la mayoría de los suelos forestados sufrieron un aumento en la actividad proteasa-BAA debido a la forestación. No obstante, este incremento no fue igual en todos los suelos. Así, el 42 % de las forestaciones investigadas la actividad

proteasa-BAA experimentó incrementos leves, en el 9 % aumentó de forma fuerte y en el 14 % de los suelos se incrementó en más de un 101 % (Figura 4.8). Esta tendencia a incrementar la actividad proteasa-BAA del suelo tras el cambio de uso también puede apreciarse en la Figura 4.9. En ella se observa que, independientemente de la manera en la que se expresen los valores de esta actividad enzimática (en relación al peso de suelo, al volumen o al contenido en carbono total), las variaciones porcentuales medias de los suelos forestados señalan un incremento frente a los suelos de cultivo. No obstante, este aumento es mayor cuando los valores de actividad se expresan en relación al peso de suelo.

4.1.2.3 Actividad ureasa

La actividad enzimática encargada de la hidrólisis de la urea oscila entre 3,19 y 38,25 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1} en los suelos de cultivo (Tabla 4.3). El valor más bajo de actividad corresponde a un suelo de vega (A Barquiña), mientras que el valor más elevado lo muestra otro en posición de ladera (Matalobos 2), ambos dedicados al cultivo de maíz (Tabla 2.1).

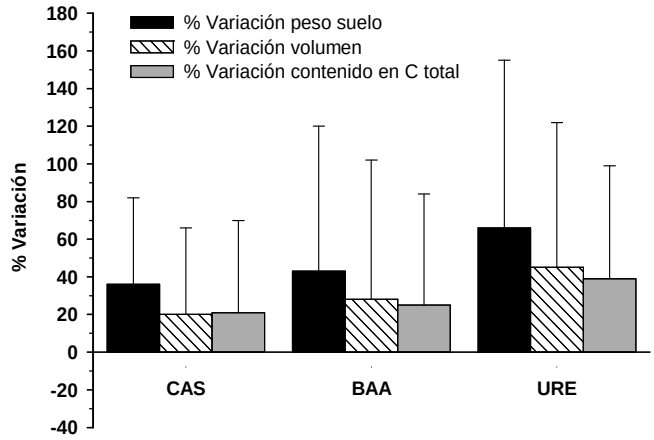


Figura 4.9. Porcentajes medios de variación de las actividades enzimáticas del ciclo del N en los suelos forestados con respecto a las de los de cultivo, calculados para los valores expresados en relación al peso, al volumen y al contenido en C total del suelo.

Por su parte, los suelos forestados exhiben un rango de valores más estrecho que el de los de cultivo, ya que oscilan entre 4,16 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}. El menor valor corresponde a un suelo de ladera forestado 5 años antes del estudio (Souto de Vea), mientras que el mayor corresponde también a un suelo de ladera, aunque forestado 7 años antes de la toma de muestras (A Estrada fresno) (Tabla 4.3). En la parcela de Souto de Vea, es destacable que la forestación no provocó ninguna alteración en la actividad ureasa, ya que el suelo de cultivo de maíz de partida tiene una actividad de 4,15 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, valor prácticamente idéntico al del suelo forestado (4,16 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}; Tabla 1.4 del Anexo). Por otra parte, el suelo que exhibe el valor máximo de actividad ureasa en el conjunto de los suelos forestados (A Estrada fresno) pertenece a una parcela en la que de un terreno agrícola, que se encontraba en barbecho en el momento del muestreo, derivaron tres suelos forestados. El terreno de cultivo en barbecho de A Estrada tiene una actividad ureasa de 14,76 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, mientras

que A Estrada arce (10 años) tiene una actividad de 17,33 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, A Estrada pino radiata (11 años) un valor de 14,19 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1} y la mencionada forestación con fresnos una actividad de 33,30 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1} (Tabla 1.4 del Anexo). El valor de actividad del terreno en barbecho inicial únicamente es significativamente diferente ($p \leq 0,05$) de aquél mostrado por el suelo con fresnos, indicando que en esta parcela la forestación sólo provocó un incremento de la actividad ureasa en este último suelo.

Comparando ambos conjuntos de suelos entre sí, es destacable que los valores medios de actividad son parecidos y no muestran diferencias significativas. Estos valores son 10,37±7,71 y 13,31±6,59 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1} en los suelos de cultivo y en los forestados, respectivamente (Tabla 4.3). Asimismo, es destacable que los valores de desviación estándar son altos, por lo que los coeficientes de variación también lo son. Así, en el caso de los suelos de cultivo este valor es 74 % siendo, además, el más alto entre los coeficientes de variación mostrados por cualquiera de las actividades enzimáticas investigadas, tanto en los suelos de cultivo como en los forestados. Esto indica que en este grupo de suelos existe una gran variabilidad en los valores de actividad ureasa. Por otra parte, en los suelos forestados el coeficiente de variación es del 50 % (Tabla 4.3), sensiblemente inferior al de los de cultivo, lo que señala que en el primer grupo de suelos la actividad ureasa muestra valores mucho más homogéneos entre sí que en el segundo.

Pese a que al comparar el conjunto de suelos de cultivo con el de los suelos forestados los valores medios de actividad ureasa no muestran diferencias significativas (Tabla 4.3), cuando se observan las variaciones porcentuales de esta actividad en los suelos forestados con respecto a la de sus correspondientes suelos de cultivo de origen puede apreciarse una tendencia predominante. Así, en la Figura 4.8 se aprecia que el 65 % de los suelos experimentó un aumento de la actividad ureasa, lo cual sugiere que la forestación tiende a producir un aumento de la actividad de esta enzima en el suelo. Sin embargo, este incremento no fue igual en todos los suelos, ya que un 14 % de las forestaciones muestra incrementos leves, un 20 % de los suelos experimenta aumentos fuertes y el 31 % de las forestaciones analizadas tiene valores de actividad ureasa muy superiores (más de un 101 % de incremento) a los de sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia. Por otra parte, un 9 % de los suelos no experimentó variación en esta actividad enzimática tras el cambio de uso, ya que sus variaciones están comprendidas entre el ±10 % y, en último lugar, sólo el 26 % de los suelos forestados tienen menos actividad ureasa que sus correspondientes suelos de cultivo de

partida, siendo las disminuciones que experimentaron relativamente leves, ya que varían entre el 11 y el 50 %.

Si en lugar de estudiar las variaciones porcentuales de la actividad ureasa en los suelos forestados con respecto a los de cultivo agrupadas en intervalos, se analiza el valor medio de estas variaciones, puede apreciarse que esta variación media es siempre positiva, independientemente de la manera en la que se expresen los resultados (Figura 4.9). Cuando la estimación de la variación se hace con los valores expresados en relación al peso de suelo el aumento medio roza el 70 % y cuando se hace en relación al volumen o por unidad de carbono total los incrementos son similares entre sí, pero algo inferiores a los obtenidos cuando los valores son expresados en relación al peso de suelo.

4.1.2.4 Actividad CM-celulasa

La actividad CM-celulasa, una de las actividades enzimáticas involucradas en el ciclo del carbono, fluctúa entre 0,07 y 0,31 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} en los suelos de cultivo (Tabla 4.3). El valor más bajo corresponde a un suelo dedicado a maíz y localizado en una vega (Pontevea), mientras que el valor máximo es exhibido por otro suelo también dedicado al cultivo de maíz, pero situado en una ladera (Anllada 1) (Tabla 1.1 del Anexo).

Por otra parte, los suelos forestados exhiben un rango de valores de actividad CM-celulasa similar al de los de cultivo, entre 0,05 y 0,28 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor mínimo lo exhibe un suelo situado en una ladera que fue forestado con arces 5 años antes del estudio (Souto de Vea). Esta forestación deriva de un suelo de cultivo de maíz, cuyo valor de actividad CM-celulasa es 0,09 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, siendo la diferencia entre los valores de actividad de ambos suelos significativa para $p \leq 0,05$ (Tabla 1.4 del Anexo). Por otra parte, el valor más elevado de esta actividad en el conjunto de suelos forestados (0,28 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}) lo muestran dos suelos. Uno de ellos ya fue nombrado en diversas ocasiones, se trata de una forestación con arces realizada 15 años antes del estudio (Matalobos 1), siendo destacable que el valor de actividad de este suelo es significativamente diferente ($p \leq 0,05$) al del terreno en barbecho del cual procede (0,30 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}) (Tabla 1.4 del Anexo). El otro suelo forestado que muestra el valor más alto de actividad CM-celulasa es un terreno situado en una ladera que porta robles americanos de 7 años de edad (Anllada 2 roble americano). Este suelo pertenece a una parcela que tiene varios suelos forestados que derivan de un mismo suelo de cultivo. El cultivo de maíz de Anllada 2 tiene un valor de actividad CM-celulasa de 0,22 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, el suelo forestado con pino radiata (Anllada 2

pino radiata) tiene una actividad de 0,22 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} y el suelo forestado con cipreses (Anllada 2 ciprés) tiene una actividad de 0,13 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, valor significativamente menor al del suelo de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Por último, el suelo forestado con robles americanos citado previamente exhibe el valor máximo de actividad, que es 0,28 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, valor que también es significativamente diferente al del suelo de cultivo ($p \leq 0,05$). Así, en esta parcela de Anllada 2 el cambio de uso del suelo tuvo un efecto variable sobre la actividad CM-celulasa, ya que la forestación con pino radiata no provocó ninguna modificación, la forestación con cipreses provocó un descenso, y la realizada con robles americanos causó un incremento.

Considerando los valores medios de actividad en el conjunto de suelos de cultivo y en el de los forestados (Tabla 4.3) puede comprobarse que no existen diferencias significativas entre ambos, ya que estos valores son 0,17±0,07 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} en los suelos de cultivo y 0,16±0,06 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} en los forestados. Del mismo modo, los coeficientes de variación son similares en ambos conjuntos de suelos (41 % en los suelos de cultivo y 37 % en los forestados).

Una vez se ha comprobado que no existen diferencias significativas entre los valores medios de actividad CM-celulasa de ambos conjuntos de suelos, para tener una idea más clara del efecto que la forestación provocó sobre esta actividad enzimática, se estudió cómo varía ésta en los suelos forestados, agrupando sus porcentajes de variación en intervalos. En la Figura 4.10 puede comprobarse cómo las variaciones de actividad en los suelos forestados tienen una distribución más o menos homogénea. Así, el 37 % de las forestaciones tiene valores de actividad inferiores a los de sus suelos de cultivo de origen, de las cuales la mayoría (34 %) exhibe descensos leves, mientras que el 3 % restante sufre disminuciones fuertes. Por otra parte, el 29 % de los suelos forestados investigados no experimentó ninguna modificación (variaciones comprendidas entre el ±10 %) en los valores de actividad CM-celulasa y, por último, el 34 % de los suelos forestados analizados tiene valores de actividad superiores a los de sus suelos de cultivo iniciales. No obstante, este incremento no fue de igual magnitud en todos los casos, ya que el 23 % de las forestaciones experimentó aumentos leves, mientras que el 11 % mostró incrementos fuertes (Figura 4.10).

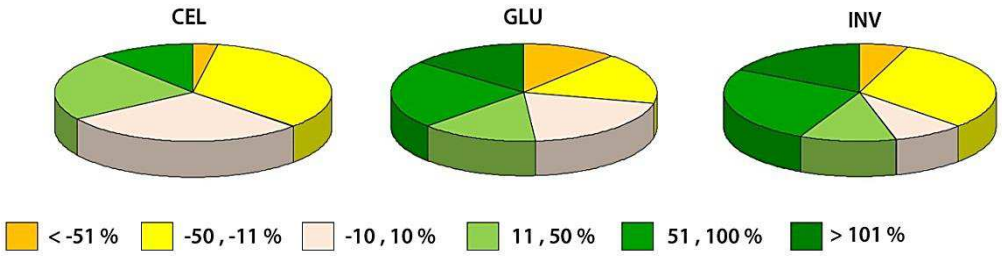


Figura 4.10. Porcentajes de variación, agrupados en intervalos, de las actividades enzimáticas CM-celulasa (CEL), β-glucosidasa (GLU) e invertasa (INV) de los suelos forestados respecto a las de sus suelos de cultivo de origen, calculados con los valores expresados en relación al peso de suelo.

También se calculó el valor medio de las variaciones porcentuales de los valores de actividad CM-celulasa expresados en peso, en volumen y por unidad de carbono (Figura 4.11), pudiendo comprobarse que, independientemente de la forma en la que se expresen los valores de actividad, la forestación no tuvo ningún efecto sobre la actividad CM-celulasa.

4.1.2.5 Actividad β-glucosidasa

La actividad β-glucosidasa tiene unos rangos de valores diferentes en los suelos de cultivo y en los suelos forestados. En los primeros esta actividad oscila entre 0,26 y 1,16 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor mínimo corresponde a un suelo dedicado al cultivo de maíz situado en una ladera (Santa Cristina de Vea), mientras que el valor máximo lo muestra un terreno también dedicado al cultivo de maíz (Lamego 1), pero localizado en una vega (Tabla 2.1, Tabla 1.1 del Anexo). Por su parte, la actividad β-glucosidasa en los suelos forestados varía entre 0,21 y 1,85 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor más bajo de actividad corresponde a un suelo de ladera que fue forestado con arces 4 años antes del muestreo (Lamego 2). Este suelo tiene un valor de actividad significativamente diferente ($p \leq 0,05$) al del suelo de cultivo del cual procede, cuya actividad es 0,58 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}. El otro valor extremo (valor máximo) corresponde a un suelo de ladera forestado 7 años antes del estudio y ya mencionado anteriormente (Anllada 2 roble americano) por tener también valores elevados de otras actividades enzimáticas (Tabla 1.4 del Anexo).

Si se atiende a los valores medios de actividad en los suelos de cultivo y en los forestados (0,59±0,22 y 0,71±0,36 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, respectivamente) puede comprobarse que, en términos generales, la forestación no causó grandes modificaciones en la actividad β-glucosidasa, aunque se incrementó ligeramente en los suelos forestados, sin que la diferencia entre ambos grupos de suelos sea significativa (Tabla 4.3). Al igual que sucede con los valores medios, el coeficiente de variación es menor en el conjunto de suelos de cultivo

(37 %) que en el de los forestados (51 %), indicando una mayor heterogeneidad de valores en los suelos con nuevo uso.

Aunque atendiendo únicamente a los valores medios de actividad β-glucosidasa no se aprecia ningún efecto de la forestación, puede estudiarse la variación que muestra esta actividad en cada uno de los suelos forestados con respecto a sus suelos de cultivo de origen, agrupando esas variaciones por intervalos (Figura 4.10). Así, puede comprobarse cómo la forestación tiende a incrementar la actividad β-glucosidasa de los suelos, ya que más de la mitad de los suelos forestados investigados tiene valores de actividad superiores a los de sus correspondientes suelos agrícolas de procedencia. Los aumentos de actividad no son iguales en todos los suelos forestados, ya que en el 14 % de los mismos el incremento fue leve, un 23 % sufrió aumentos fuertes y en el 14 % de las forestaciones el incremento fue muy fuerte (superior al 101 %). Por otra parte, el 21 % de las forestaciones no exhibe ninguna modificación en la actividad β-glucosidasa y el 28 % restante exhibe descensos. De estos, el 17 % son descensos leves, mientras que el 11 % restante experimenta reducciones más acusadas, superiores al 51 % (Figura 4.10). Esta tendencia que indica que, de un modo general, la forestación causó un aumento de la actividad β-glucosidasa en los suelos, también puede observarse para los valores medios de variación (Figura 4.11), ya que éstos señalan un aumento de la actividad β-glucosidasa causado por la forestación, mayor cuando los valores de actividad se expresan en relación al peso de suelo, que cuando se expresan en relación al volumen o por unidad de carbono total.

4.1.2.6 Actividad invertasa

La tercera de las actividades enzimáticas pertenecientes al ciclo biogeoquímico del carbono que se estudió exhibe en los suelos de cultivo un rango de valores que fluctúa entre 0,43 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, valor mostrado por un suelo de vega y que se dedica al cultivo de maíz (Laraño 1), y 8,70 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, el cual corresponde a un suelo de ladera en barbecho (Matalobos 1), ya nombrado con anterioridad por presentar los valores máximos de varias de las actividades enzimáticas investigadas (Tabla 4.3 y Tabla 1.4 del Anexo).

Por su parte, los suelos forestados tienen un rango de valores de actividad invertasa más amplio, ya que estos fluctúan entre 0,38 y 12,81 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor más bajo de actividad corresponde a un suelo de vega que fue forestado con chopos 8 años antes del muestreo (Laraño 2), valor que es significativamente menor ($p \leq 0,05$) al mostrado por su suelo de cultivo de procedencia, 0,91 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} (Tabla 1.4 del Anexo). Por

otra parte, el valor más elevado de actividad invertasa en los suelos forestados corresponde a la forestación de 15 años con robles americanos de Matalobos 1. Así, la parcela de Matalobos 1 tiene los valores más elevados de actividad invertasa, tanto en el conjunto de suelos de cultivo como en el de los forestados, siendo además la diferencia entre ambos valores (8,70±0,35 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} en el barbecho y 12,81 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} en el suelo forestado) significativa para $p \leq 0,05$ (Tabla 1.4 del Anexo).

A pesar de que en algunas parcelas las diferencias entre los valores de actividad de los suelos forestados y los de sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia son significativas (Tabla 1.4 del Anexo), la diferencia entre los valores medios de ambos conjuntos de suelos (3,83±2,12 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} en los suelos de cultivo y 4,64±2,50 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} en los forestados) no es significativa (Tabla 4.3). También destacan las elevadas desviaciones estándar (Tabla 4.3), lo cual provoca que los coeficientes de variación sean también elevados, aunque similares entre sí (55 % en los suelos de cultivo y 54 % en los forestados).

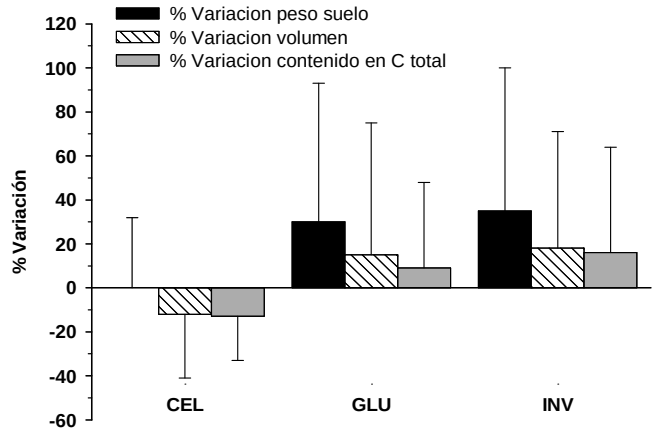


Figura 4.11. Porcentajes medios de variación de las actividades enzimáticas del ciclo del C en los suelos forestados con respecto a las de los suelos de cultivo, calculados para los valores expresados en relación al peso, al volumen y al contenido en C total.

Si en lugar de los valores medios de actividad en ambos conjuntos de suelos se analizan las variaciones porcentuales de cada uno de los suelos forestados agrupadas en intervalos (Figura 4.10), puede apreciarse una tendencia al incremento de esta actividad enzimática en los suelos como consecuencia de la forestación. De este modo, más de la mitad de los suelos forestados estudiados (54 %) tienen valores de actividad invertasa superiores a los exhibidos por sus correspondientes suelos de cultivo de partida. De estos, el 11 % sufrió aumentos leves, el 26 % de las forestaciones experimentó incrementos moderados y en el 17 % de los suelos forestados se incrementó el valor de la actividad invertasa en más de un 101 % (Figura 4.10). Por otra parte, el 9 % de los suelos forestados analizados no experimentó ninguna modificación (variaciones entre el ±10 %) y el 37 % restante sufrió una disminución significativa en los valores de esta actividad enzimática, de los cuales tan sólo el 6 % vieron reducido el valor de la actividad invertasa en más de un 51 % (Figura 4.10).

Esta tendencia que muestran los suelos a incrementar su actividad invertasa con la forestación también queda de manifiesto al analizar los valores medios de variación. Así, puede comprobarse (Figura 4.11) que estos valores medios también indican un incremento en la actividad invertasa de los suelos forestados con respecto a la de sus suelos de cultivo de partida, independientemente de la manera en la que se expresen los resultados. No obstante, este aumento es mayor cuando los valores de actividad invertasa se expresan en relación al peso de suelo.

4.1.2.7 Actividad fosfodiesterasa

En los suelos de cultivo analizados, la actividad fosfodiesterasa oscila entre 0,16 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, valor mostrado por un suelo de vega dedicado al cultivo de maíz (A Barquiña) y 0,71 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3), valor exhibido por el ya diversas veces mencionado terreno en barbecho de Matalobos 1.

Por su parte, los valores extremos en los suelos forestados fluctúan entre 0,14 y 0,93 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor más bajo corresponde a un suelo (A Barquiña pino radiata) que forma parte de una parcela en la que de un solo suelo de cultivo derivaron varios suelos forestados. En esta parcela, la actividad fosfodiesterasa en el suelo de cultivo es 0,16 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, en la forestación con chopos de 9 años (A Barquiña chopo) 0,18 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, en el suelo forestado con pino radiata de 14 años (A Barquiña pino radiata) 0,14 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} y, por último, la parcela que se forestó con castaños 11 años antes del estudio (A Barquiña castaño) muestra un valor de actividad de 0,15 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} (Tabla 1.4 del Anexo). Por tanto, los valores de actividad de todos los suelos de esta parcela son muy parecidos y no existen diferencias significativas en ningún caso, por lo que el cambio de uso del suelo no provocó ninguna modificación en los valores de esta actividad enzimática.

El extremo opuesto del rango en el conjunto de suelos forestados, es decir, el valor más elevado de actividad fosfodiesterasa (0,93 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}), corresponde a la forestación de Matalobos 1, realizada con roble americano en un suelo de ladera 15 años antes de la toma de muestras. De este modo, esta parcela posee el valor más alto de actividad fosfodiesterasa, tanto entre los suelos de cultivo como entre los forestados. Además, en Matalobos 1 el cambio de uso del suelo causó un incremento estadísticamente significativo ($p \leq 0,05$) en la actividad de esta enzima (Tabla 1.4 del Anexo).

Al analizar los valores medios de la actividad fosfodiesterasa en ambos conjuntos de suelos puede advertirse que son muy similares entre sí, de modo que para los suelos de cultivo es 0,36±0,17 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, mientras que para los forestados es 0,32±0,16 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}. Del mismo modo, los coeficientes de variación también son parecidos, ya que su valor en el conjunto de suelos de cultivo es del 48 %, mientras que en los suelos forestados es del 51 % (Tabla 4.3).

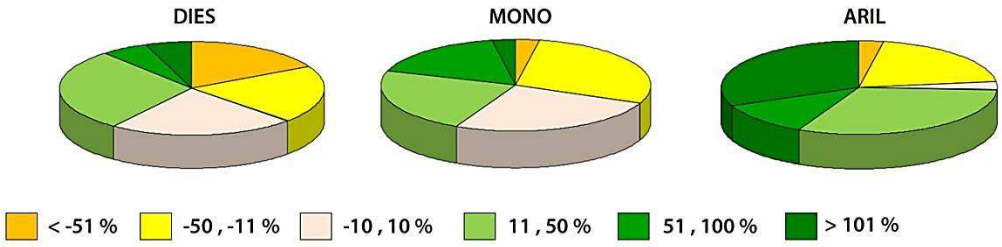


Figura 4.12. Porcentajes de variación, agrupados en intervalos, de las actividades enzimáticas fosfodiesterasa (DIES), fosfomonoesterasa (MONO) y arilsulfatasa (ARIL) de los suelos forestados respecto a las de sus suelos de cultivo de origen, calculados con los valores expresados en relación al peso de suelo.

Aunque los valores medios no indican ninguna modificación en la actividad fosfodiesterasa causada por la forestación, se estudió cómo varían los valores de actividad en los suelos forestados respecto a sus suelos agrícolas iniciales, agrupando dichas variaciones en intervalos. Si se observa la Figura 4.12 puede advertirse que la forestación causó efectos variables sobre esta actividad enzimática. Así, el 23 % de las forestaciones investigadas no experimentó ninguna modificación, al mostrar variaciones comprendidas entre el ±10 %. Por otra parte, el 37 % de los suelos forestados tiene valores de actividad fosfodiesterasa inferiores a los de sus correspondientes suelos de cultivo, de los cuales el 17 % son reducciones fuertes, superiores al 51 %. En último lugar, el 40 % de las forestaciones muestra incrementos de actividad tras el cambio de uso. De ellas, un 28 % aumentó de manera leve, un 6 % lo hizo fuertemente y un 6 % experimentó incrementos muy fuertes (Figura 4.12).

Si en lugar de las variaciones descritas se analiza el valor medio de dichas variaciones (Figura 4.13) puede apreciarse que, debido al comportamiento tan variable que muestra la actividad fosfodiesterasa como consecuencia de la forestación, únicamente cuando los valores se expresan en relación al volumen o en relación al contenido en carbono total se aprecia una leve disminución de esta actividad (un 12 % en ambos casos), mientras que si se consideran los valores expresados en relación al peso de suelo no se observa ninguna modificación en la misma.

4.1.2.8 Actividad fosfomonoesterasa

En los suelos de cultivo, la otra actividad fosfatasa investigada, la fosfomonoesterasa, oscila entre 1,07 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, valor obtenido para un suelo de cultivo de maíz localizado en una vega (A Barquiña), y 4,65 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, valor mostrado por el terreno en barbecho de Matalobos 1. Un dato a destacar es que estos mismos terrenos agrícolas son los que poseen también los valores extremos de actividad fosfodiesterasa, descritos con anterioridad (Tabla 4.3).

En cuanto a los suelos forestados, el valor más bajo de actividad fosfomonoesterasa corresponde a una forestación sobre un suelo de vega (Casal chopo 2) que forma parte de una parcela con varios suelos. La actividad fosfomonoesterasa en el suelo de cultivo de esta parcela es de 2,53 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, mientras que en el suelo Casal chopo 1 (5 años) es de 1,89 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, en el suelo Casal chopo 2 (6 años) es de 0,57 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} (como ya se dijo, valor más bajo de todos los suelos forestados) y en el suelo Casal chopo 3 es de 1,35 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} (Tabla 1.4 del Anexo). El valor de actividad del suelo de cultivo es significativamente diferente ($p \leq 0,05$) al mostrado por las tres forestaciones, de modo que puede afirmarse que en la parcela de Casal la forestación causó una disminución en la actividad fosfomonoesterasa, aunque la intensidad de la reducción es muy diferente en los tres suelos.

Por otra parte, el valor más elevado para esta actividad en los suelos forestados es 5,96 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, el cual corresponde a la forestación de Matalobos 1 (Tabla 1.4 del Anexo), que ya fue nombrada previamente por tener valores elevados de varias de las actividades enzimáticas antes descritas. Cabe señalar, por otro lado, que esta parcela es la que muestra los valores de actividad fosfomonoesterasa más elevados, tanto para el conjunto de suelos de cultivo como para el de los forestados.

A pesar de que en algunas parcelas la diferencia entre los valores de actividad de los suelos forestados y los de sus suelos de cultivo de procedencia es notable, si se consideran los valores medios de actividad (Tabla 4.3), puede advertirse que no existe una diferencia significativa entre ambos grupos de suelos. Estos valores medios son 2,21±0,78 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en los suelos de cultivo y 2,36±1,31 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en los forestados. Además, en ambos casos destacan las elevadas desviaciones estándar, especialmente en los suelos forestados, lo cual se traduce en unos coeficientes de variación relativamente elevados (35 % y 56 %, respectivamente), indicando una gran heterogeneidad de los valores de actividad fosfomonoesterasa en los suelos investigados.

Si se atiende a los intervalos de los porcentajes de variación de la actividad fosfomonoesterasa con respecto a los suelos de cultivo de origen, destaca que existe una gran variabilidad en los diferentes grupos (Figura 4.12). Así, un 32 % de los suelos forestados tienen un valor de actividad fosfomonoesterasa inferior a la de sus suelos de cultivo de origen, de los cuales tan sólo el 3 % son disminuciones fuertes (superiores al 51 %), un 25 % no experimentó ninguna modificación (variaciones comprendidas entre el ±10 %) y el 43 % restante exhibe un aumento. Sin embargo, este incremento de actividad no fue de igual magnitud en todos los suelos, ya que en el 23 % de los suelos forestados fue leve, en el 17 % el incremento fue fuerte, y en el 3 % de los suelos forestados restantes los aumentos fueron muy fuertes, superiores al 101 % (Figura 4.12).

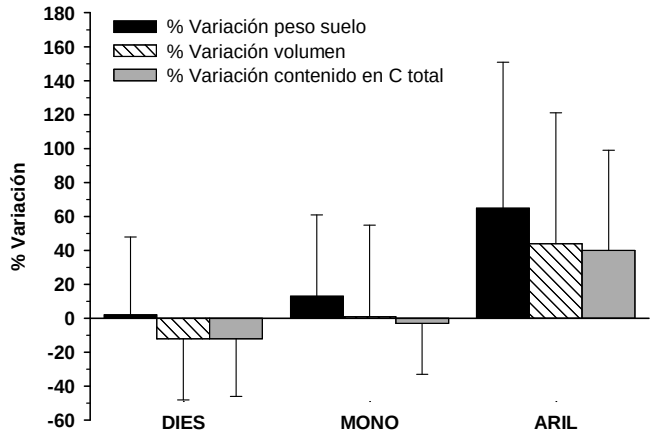


Figura 4.13. Porcentajes medios de variación de las actividades enzimáticas de los ciclos del P y el S en los suelos forestados con respecto a las de los suelos de cultivo, calculados para los valores expresados en relación al peso, al volumen y al contenido en C total.

Debido a que la forestación afectó de un modo variable a la actividad fosfomonoesterasa de los suelos, y a pesar de que la mayoría de los suelos forestados tienen un valor de actividad superior al de sus suelos de cultivo de origen, cuando se observa el valor medio de estas variaciones (Figura 4.13) puede apreciarse que éste únicamente indica un incremento medio muy leve (13 %) cuando los resultados de las actividades se expresan en relación al peso de suelo, y que cuando éstas se expresan en relación al volumen o al contenido en carbono total de cada suelo no se observa ninguna modificación.

4.1.2.9 Actividad arilsulfatasa

La única actividad enzimática relacionada con el ciclo biogeoquímico del azufre que se investigó, la arilsulfatasa, oscila entre 0,08 y 0,48 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en el conjunto de los suelos de cultivo (Tabla 4.3). El valor más bajo corresponde a un suelo de vega dedicado al cultivo de maíz (A Barquiña), mientras que el valor más elevado lo exhibe el suelo en barbecho de Matalobos 1 (Tabla 1.4 del Anexo), que ya fue mencionado varias veces.

Por otra parte, los suelos forestados poseen un rango de valores de actividad más amplio, ya que fluctúan entre 0,11 y 0,74 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor mínimo lo muestra un suelo de ladera que se forestó con arces 5 años antes del estudio (Souto de Vea), mientras que el valor más elevado corresponde a otro suelo localizado en una ladera (A Estrada fresno) que porta fresnos que fueron plantados 7 años antes de la toma de muestras (Tabla 1.1 del Anexo). La parcela de A Estrada, tal y como se describió anteriormente, consta de tres suelos forestados que derivaron de un mismo suelo de cultivo. Éste último tiene un valor de actividad arilsulfatasa de 0,29 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, mientras que la forestación con arces de 10 años (A Estrada arce) muestra una actividad de 0,41 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, el suelo forestado con pino radiata 11 años antes de la toma de muestras (A Estrada pino radiata) tiene una actividad de 0,22 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} y, por último, el suelo forestado con fresnos 7 años antes del estudio (A Estrada fresno) tiene un valor de 0,74 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} que, como se dice más arriba, es el valor máximo de actividad en el conjunto de suelos forestados (Tabla 1.4 del Anexo). En esta parcela, por tanto, el cambio de uso del suelo tuvo un efecto variable sobre la actividad arilsulfatasa, aunque en todos los casos el valor de actividad mostrado por el suelo de cultivo es significativamente diferente ($p \leq 0,05$) al de los suelos forestados. Sin embargo, mientras que la forestación indujo una disminución de la actividad en el suelo que porta pino radiata, en los que portan arces y fresnos produjo un incremento.

Los valores medios de actividad en ambos conjuntos de suelos (Tabla 4.3) son 0,19±0,11 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en los suelos de cultivo y 0,27±0,16 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en los suelos forestados, siendo la diferencia entre ambos estadísticamente significativa ($p \leq 0,05$). Relacionados con estos valores medios están los coeficientes de variación, los cuales son similares entre sí (57 % y 58 %, respectivamente, en suelos de cultivo y forestados) y son elevados en comparación con los coeficientes de variación mostrados por el resto de actividades investigadas. Esto señala una gran heterogeneidad de valores de actividad arilsulfatasa en todos los suelos estudiados.

Para tener una idea más clara acerca de la forma en la que la forestación de terrenos agrícolas afecta a la actividad arilsulfatasa de los suelos pueden observarse las variaciones porcentuales agrupadas en intervalos que se muestran en la Figura 4.12, las cuales ponen de manifiesto cómo casi las tres cuartas partes de los suelos forestados (74 %) exhiben valores de actividad superiores a los de sus correspondientes suelos de cultivo. Además, entre los suelos que experimentaron aumentos, el 31 % fueron incrementos de actividad muy fuertes, el 11 % de

los suelos sufrió aumentos fuertes y el 32 % de las forestaciones experimentó incrementos leves (Figura 4.12). Por otra parte, el 23 % de los suelos forestados exhibe valores de actividad arilsulfatasa que son inferiores a los de sus suelos de cultivo de origen, siendo el 20 % descensos leves y el 3 % restante disminuciones fuertes (> 51 %). Por último, sólo un 3 % de los suelos forestados investigados tiene valores de actividad arilsulfatasa similares a los de sus suelos de cultivo de procedencia, ya que sus variaciones están comprendidas en el intervalo de no variación.

Otra forma de evaluar cómo la forestación afecta a la actividad arilsulfatasa es analizando el valor medio de todas las variaciones (Figura 4.13), quedando de manifiesto cómo, independientemente de la manera en la que se expresen los resultados, se produjo un aumento generalizado de la actividad en los suelos forestados, si bien éste es mayor cuando se expresan en relación al peso de suelo.

4.1.2.10 Actividad deshidrogenasa

Los suelos de cultivo presentan valores de actividad deshidrogenasa que varían entre 0,13 y 0,48 µmoles INTF g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor más bajo lo muestran varios de los suelos, todos ellos dedicados al cultivo de maíz. Uno se encuentra en posición de vega (Tourís), mientras que los otros tres están localizados en posición de ladera (Santa Cristina de Vea, Souto de Vea y Noenlle). Por otra parte el valor más elevado de actividad es exhibido por dos suelos. Uno es un suelo de cultivo de maíz situado en una vega (Laraño 2), mientras que el otro es un suelo de ladera (Matalobos 2), el cual en el momento del muestreo estaba listo para ser cultivado (Tabla 1.4 del Anexo).

Por otra parte, la actividad deshidrogenasa en los suelos forestados fluctúa entre 0,11 y 0,61 µmoles INTF g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor mínimo corresponde a una forestación con robles americanos realizada 7 años antes del estudio en un suelo de vega (Bertamiráns), valor significativamente inferior ($p \leq 0,05$) al mostrado por su suelo de cultivo de procedencia (0,23 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}; Tabla 1.4 del Anexo). En el otro extremo, el valor máximo de actividad deshidrogenasa entre los suelos forestados lo exhibe el suelo de Anllada 2 roble americano. Tal y como se comentó en varias ocasiones a lo largo de este epígrafe, este suelo pertenece a una parcela en la que de un solo suelo de cultivo derivaron otros tres, todos con forestaciones de 7 años realizadas con diferentes especies. El suelo con maíz tiene un valor de actividad deshidrogenasa de 0,25 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}, el suelo forestado con pino radiata de 0,22 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}, el suelo con cipreses posee una actividad de 0,19 µmoles INTF g^{-1} h^{-1} y,

por último, el suelo que se forestó con robles americanos muestra el valor de actividad más alto de todos los suelos forestados, que es 0,61 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}. La actividad del suelo de cultivo exhibe diferencias significativas para $p \leq 0,05$ con la de los tres suelos forestados (Tabla 1.4 del Anexo). Por consiguiente, en esta parcela la forestación tuvo un efecto variable sobre la actividad deshidrogenasa del suelo, ya que en las realizadas con pino radiata y con cipreses causó una disminución, mientras que en la que se hizo con robles americanos causó un incremento.

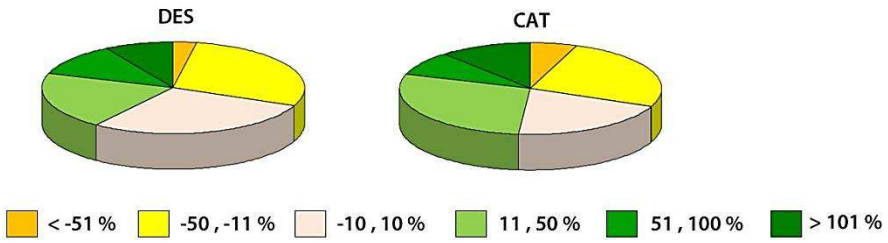


Figura 4.14. Porcentajes de variación, agrupados en intervalos, de las actividades enzimáticas deshidrogenasa (DES) y catalasa (CAT) de los suelos forestados respecto a las de sus suelos de cultivo de origen, calculados con los valores expresados en relación al peso de suelo.

A pesar de que en algunas parcelas existen diferencias significativas entre el valor de la actividad deshidrogenasa del suelo de cultivo y el de su correspondiente suelo forestado (Tabla 1.4 del Anexo), cuando se consideran los valores medios de ambos conjuntos de suelos (0,24±0,10 µmoles INTF g^{-1} h^{-1} en los suelos de cultivo y 0,26±0,12 µmoles INTF g^{-1} h^{-1} en los forestados) no se aprecian tales diferencias (Tabla 4.3). La ausencia de diferencias significativas puede estar en relación con las elevadas desviaciones estándar que muestran los valores medios de ambos conjuntos de suelos. Estas altas desviaciones hacen que los coeficientes de variación sean relativamente altos en ambos grupos de suelos: 41 % en los suelos de cultivo y 45 % en los forestados, lo que indica una variabilidad bastante elevada en los valores de actividad deshidrogenasa de todos los suelos investigados.

Otra forma de analizar las modificaciones que el cambio de uso del suelo produjo en la actividad deshidrogenasa es mediante los intervalos de variación porcentual, que se muestran en la Figura 4.14, en la que se aprecia cómo la mayoría de los suelos forestados (40 %) experimentó un aumento en esta actividad enzimática respecto a la de sus suelos agrícolas iniciales. Sin embargo, la intensidad de los aumentos no fue igual en todos los suelos, ya que un 20 % de las forestaciones experimentaron incrementos leves, un 11 % de los suelos forestados sufrieron aumentos fuertes y un 9 % sufrieron incrementos muy fuertes, superiores al 101 %. Por otra parte, un 28 % de los suelos forestados no experimentaron ninguna

modificación en sus valores de actividad deshidrogenasa y el 32 % restante vio reducido el valor de esta actividad al cambiar el uso del suelo. De estos últimos suelos, hay que destacar que en el 29 % de los casos la disminución de la actividad fue leve (entre un 11 y un 50 %), mientras que tan sólo en el otro 3 % la reducción fue de más de un 51 % (Figura 4.14).

El hecho de que la forestación haya generado un incremento de la actividad deshidrogenasa también puede comprobarse atendiendo al valor medio de los porcentajes de variación (Figura 4.15). Así, los suelos forestados exhiben un incremento medio leve (16 %) cuando los valores de actividad se expresan en relación al peso de suelo. En cambio, si se expresan en relación al volumen o al contenido en carbono total, se pone de manifiesto que esta actividad enzimática no se vio afectada por la forestación.

4.1.2.11 Actividad catalasa

La otra actividad enzimática implicada en procesos de oxidación-reducción que se investigó fue la catalasa, la cual en los suelos de cultivo oscila entre 0,42 y 1,54 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1} (Tabla 4.3). El valor mínimo corresponde a un suelo de ladera dedicado al cultivo de maíz (Santa Cristina de Vea), mientras que el valor máximo es el de un suelo localizado en una zona de vega (Rodiño), que en el momento de la toma de muestras estaba preparado para ser cultivado.

Por otra parte, en el conjunto de suelos forestados el valor más bajo (0,34 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}) lo exhibe un suelo de vega que porta robles americanos de 11 años (Ribeira), valor que es significativamente diferente ($p \leq 0,05$) al mostrado por el suelo de cultivo del cual procede (1,01 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}). El otro valor extremo de actividad catalasa en el conjunto de suelos forestados corresponde a un suelo de ladera que fue forestado con robles americanos 15 años antes del estudio, y es 2,28 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1} (Matalobos 1), valor significativamente diferente ($p \leq 0,05$) al de su suelo de cultivo de origen, cuya actividad es 0,94 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1} (Tabla 1.4 del Anexo).

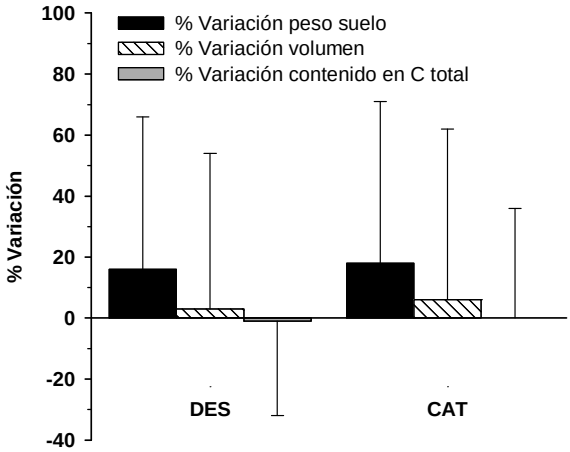


Figura 4.15. Porcentajes medios de variación de las actividades oxidorreductasa en los suelos forestados con respecto a las de los suelos de cultivo, calculados para los valores expresados en relación al peso, al volumen y al contenido en C total.

Si se analizan los valores medios de actividad catalasa en ambos conjuntos de suelos, puede apreciarse que estos son similares entre sí, siendo 0,81±0,32 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1} en el conjunto de suelos de cultivo y 0,90±0,44 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1} en los forestados, sin que la diferencia entre ambos sea estadísticamente significativa (Tabla 4.3). Del mismo modo, la variabilidad de los valores de esta actividad queda de manifiesto en sus coeficientes de variación, que son del 39 % y del 49 %, respectivamente, en los suelos de cultivo y en los forestados.

A pesar de que no existen diferencias significativas entre los valores medios, cuando se agrupan en intervalos las variaciones porcentuales de la actividad catalasa de cada suelo forestado en relación a la de sus suelos de cultivo de procedencia, sí que se aprecia una tendencia dominante (Figura 4.14). Así, casi la mitad de los suelos forestados (48 %) exhibe un incremento en esta actividad enzimática. No obstante, el incremento fue variable, ya que en el 28 % de las forestaciones fue leve, en el 9 % el aumento fue fuerte y en el 11 % el aumento de la actividad catalasa fue muy fuerte, superior al 101 %. En el otro extremo, el 32 % de los suelos forestados analizados sufrieron reducciones en sus valores de actividad catalasa como consecuencia del cambio de uso, si bien éstas tampoco fueron de igual intensidad en todos los suelos. Así, un 26 % de los suelos forestados experimentaron reducciones leves, mientras que en el 6 % restante esas disminuciones fueron mayores, superando el 51 %. Por último, existe un 20 % de los suelos forestados investigados que no experimentaron ninguna modificación en los valores de actividad catalasa debida a la forestación, ya que sus porcentajes de variación están comprendidos entre el ±10 % (Figura 4.14).

Si en lugar de los porcentajes de variación agrupados en intervalos se estudian los valores medios de dichas variaciones (Figura 4.15) se aprecia un incremento de la actividad en los suelos forestados frente a la de los suelos de cultivo de partida, aunque esto sucede únicamente cuando los valores de actividad catalasa se expresan en relación al peso de suelo (incremento medio del 18 %), ya que si es en relación al volumen o al contenido en carbono total no se aprecia ninguna modificación.

4.2 DISCUSIÓN

Para interpretar el por qué la forestación modifica o no las actividades enzimáticas de los suelos, hay que tener en cuenta que una de las principales diferencias que existe entre los suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida es la diferente cantidad y calidad de los materiales orgánicos que llegan al suelo. Los cultivos más habituales en la región gallega incluyen la rotación entre el prado y el maíz o el monocultivo de maíz alternado con barbecho, por lo que el suelo estaría con prado o en barbecho durante las épocas de otoño-invierno y con el maíz durante la primavera-verano (Piñeiro y González, 2002). Para abonar los cultivos está muy extendido el empleo del purín de vacuno como fertilizante, lo cual supone un gran aporte de material orgánico al suelo que constituye un sustrato lábil fácilmente mineralizable por los microorganismos del suelo (Leirós *et al.*, 1983). Además, los beneficios que la aplicación de este tipo de fertilizantes orgánicos tiene sobre la bioquímica y la dinámica de la materia orgánica edáfica han sido confirmados en numerosos estudios (Johnston, 1986; Kandeler *et al.*, 1999b; Martens, 2000; Parham *et al.*, 2002). Aparte del purín de vacuno, los restos de las cosechas, formados por las raíces del maíz y de la las plantas que constituyen el prado o que crecen en el campo en barbecho, así como por los restos de las plantas de maíz que quedan sobre el suelo, constituyen otra entrada importante de materia orgánica. Estos restos vegetales son enterrados debido a las sucesivas labores de arado, acumulándose de manera continuada a lo largo de los años y provocando unos incrementos en el *pool* de carbono orgánico edáfico que son beneficiosos para la actividad microbiológica y metabólica del suelo (Bolton *et al.*, 1985; Cookson *et al.*, 1998; Shi, 2011). Así, el empleo de fertilizantes orgánicos junto con los residuos de las cosechas, incrementan la disponibilidad de nutrientes para las plantas e influyen directamente en las comunidades microbianas edáficas al alterar la disponibilidad de sustratos (Lovell *et al.*, 1995), lo cual puede causar modificaciones en las actividades enzimáticas de los suelos de cultivo. Sin embargo, toda esta dinámica de nutrientes cambia cuando los suelos se forestan, ya que desaparecen las prácticas de fertilización, cambia el tipo de vegetación y ya no se recogen las cosechas. De este modo, la cantidad y composición de la materia orgánica que entra al suelo forestado es totalmente distinta a la de sus suelos agrícolas de partida, ya que en los suelos forestados los únicos sustratos disponibles para las comunidades vegetales y microbianas serán los que se deriven de la descomposición de los restos vegetales de los árboles y del sotobosque que llegan al suelo y de las raíces, pero ya no dispondrían de aquellos procedentes de la fertilización orgánica. Por otro lado, y excepto en aquellos casos en los que el manejo de

la parcela forestada incluya la limpieza del sotobosque, toda la producción vegetal se depositaría sobre suelo, ya que cesa la exportación de la misma a través de las cosechas.

A tenor de los resultados expuestos previamente, queda de manifiesto cómo la forestación ejerce una influencia variable sobre los suelos de procedencia, tanto a nivel de las actividades enzimáticas como de las propiedades generales. Respecto a las primeras, parece que la forestación tiende a incrementar la actividad de la mayoría de ellas, aunque cuando se comparan los valores medios del conjunto de los suelos forestados con el de los suelos de cultivo las diferencias únicamente son significativas para las actividades proteasa-caseína y arilsulfatasa. Por el contrario, las actividades CM-celulasa y fosfodiesterasa parecen exhibir ligeros descensos ligados al cambio de uso del suelo.

Respecto a las propiedades generales, una de las que más variaciones muestra es la densidad aparente, la cual disminuye significativamente con la forestación. Diversos autores indican que esta propiedad puede cambiar tanto espacial como temporalmente, especialmente en los suelos agrícolas, ya que son sometidos constantemente a labores de arado y en ellos es frecuente el empleo de maquinaria pesada, que provoca la compactación de los suelos (Soane *et al.*, 1981; Domżł *et al.*, 1993; Murty *et al.*, 2002). Además, la densidad aparente también puede cambiar con el cambio de uso del suelo (Gifford y Roderick, 2003; Wuest, 2009). Así, cuando los suelos de cultivo son forestados esta propiedad puede variar enormemente debido a la remoción del terreno que se lleva a cabo antes del plantado de los árboles y debido al crecimiento radicular, tanto de los árboles como de las plantas del sotobosque, lo cual causa un aumento de la porosidad del suelo y, por consiguiente, una reducción en su compactación (Messing *et al.*, 1997; Tang y Li, 2013). Asimismo, la forestación implica la incorporación en superficie de materia orgánica procedente de los restos vegetales, cuya densidad es mucho menor que la de la fracción mineral del suelo (Peichl *et al.*, 2012), lo cual puede contribuir también a la reducción de los valores de esta propiedad en estos suelos. Además, la disminución de la densidad aparente en los suelos forestados favorecería la aireación y, por tanto, podría afectar a su vez a la microbiota edáfica y a la dinámica de la materia orgánica (Vasconcellos *et al.*, 2013), por lo que esta propiedad tiene una gran importancia y ha de tenerse en cuenta cuando se trabaja con ecosistemas edáficos. De hecho, dado que en los suelos investigados la densidad aparente se modifica de manera significativa con la forestación, parece lógico que la discusión de los efectos de la forestación sobre las propiedades físico-químicas y las actividades enzimáticas se realice en base a un volumen constante de suelo (cm^3) en lugar de hacerlo en referencia a una masa (g). Además, son varios

los autores que hacen hincapié en la necesidad de emplear los valores de densidad aparente del suelo cuando se estudian procesos relacionados con la dinámica del carbono y de la materia orgánica en el suelo (Murty *et al.*, 2002; Don *et al.*, 2011; Wellock *et al.*, 2011). No obstante, a pesar de su mayor exactitud, expresar los resultados en relación al volumen de suelo tiene la desventaja de hacer difícil la comparación con otros estudios, ya que existen pocas referencias en la literatura en las cuales, bien las propiedades generales o bien las diferentes actividades enzimáticas, estén expresadas en relación a volumen de suelo.

Varios autores afirman que los cambios tanto en las propiedades físicas y químicas como en el metabolismo del suelo que se producen tras la forestación de suelos agrícolas están controlados por una serie de factores. Entre los más importantes y más citados se incluyen el uso previo del suelo (prado, cultivo, etc.) y la especie y edad de los árboles plantados (Guo y Gifford, 2002; Paul *et al.*, 2002; Laganière *et al.*, 2010), los mecanismos empleados en la forestación y la intensidad del manejo pasado y presente (Balesdent *et al.*, 2000; Jandl *et al.*, 2007), las propiedades físicas y químicas del suelo sobre el que se realiza la forestación (disponibilidad de nutrientes, entre otras) (Berthrong *et al.*, 2009) y el clima y la topografía (Paul *et al.*, 2002; Brockett *et al.*, 2012). Por ello, a continuación se analizarán algunos de los factores mencionados para comprobar si éstos ejercen alguna influencia sobre la variación de las propiedades generales y las actividades enzimáticas de los suelos forestados investigados en este estudio. Los factores que se investigarán serán, por un lado, factores relacionados con el sitio, como la posición fisiográfica de los suelos, el tipo de árbol plantado, el manejo realizado en los suelos (referido éste a la limpieza o no del sotobosque) y la edad de las plantaciones y, por otro, factores relacionados con las características físicas y químicas de los suelos de cultivo sobre los que se realiza la forestación, tales como el contenido en carbono y en nitrógeno totales (materia orgánica), el pH (medido en KCl), la densidad aparente, la cantidad de fósforo inorgánico extraíble con bicarbonato sódico y la textura de los suelos (cantidad de elementos finos) (McLauchlan, 2006; Berthrong *et al.*, 2009).

4.2.1 Influencia de los factores de sitio sobre las propiedades de los suelos forestados

4.2.1.1 Posición topográfica del suelo

La topografía es un factor de formación del suelo que, entre otras propiedades, afecta a su régimen hídrico (Emeis y Knoche, 2009) y origina que los suelos en posiciones fisiográficas diferentes tengan, por tanto, propiedades diferentes. De los 35 suelos forestados estudiados,

16 se encuentran situados en posiciones de ladera y, tanto estos como los suelos de cultivo de los que procedían, corresponden taxonómicamente a regosoles. Los 19 suelos restantes están localizados en zonas próximas a cauces fluviales, específicamente en sus vegas, y tanto los suelos forestados como los suelos de cultivo de los que derivan corresponden, lógicamente, a fluvisoles (epígrafe 2.1.1). Los suelos localizados en zonas más elevadas o en zonas de pendiente, al ser zonas de erosión, pueden tener menos cantidad de materia orgánica que los suelos situados en posiciones de fondo de valle, al ser éstas zonas de acumulación (Aguilar y Heil, 1988; Chen y Chiu, 2000; Lal, 2005). Estas diferencias pueden afectar a la actividad bioquímica de los suelos (Pulford y Tabatabai, 1988; Ushio *et al.*, 2010; Brockett *et al.*, 2012) de modo que, normalmente, los suelos en zonas topográficas deprimidas muestran más actividad enzimática que los suelos localizados en zonas más elevadas (Kawaguchi *et al.*, 1995). Analizando este factor relacionado con la localización topográfica de las forestaciones, se pretende dilucidar si la posición topográfica del suelo de cultivo previo (vega o ladera) influye en los efectos que la forestación pudiera tener sobre las propiedades físicas, químicas y bioquímicas del suelo.

Propiedades generales de los suelos

Tal y como se indicó en el apartado de resultados (epígrafe 4.1.1.5), la forestación de terrenos agrícolas causa una reducción significativa, aunque muy ligera, en los valores de densidad aparente de los suelos (Tabla 4.1). Considerando lo mencionado previamente, la reducción de la densidad aparente causada por la forestación puede deberse al aumento de la porosidad del suelo originada por el crecimiento de los árboles y de las plantas del sotobosque (Messing *et al.*, 1997; Tang y Li, 2013) y a la incorporación en superficie de materia orgánica procedente de los restos vegetales, cuya densidad es mucho menor que la de la fracción mineral del suelo (Peichl *et al.*, 2012). No obstante, en comparación con sus correspondientes suelos de cultivo iniciales, esta disminución es similar tanto en los suelos forestados en vega como en los forestados en ladera (Figura 4.16), sugiriendo así que la posición fisiográfica en la que se encuentra el suelo donde se realiza el cambio de uso no tiene ninguna influencia sobre esta propiedad.

Por otra parte, la forestación no provoca ninguna modificación en el contenido en materia orgánica (carbono y nitrógeno totales), independientemente de que se realice en suelos de vega o de ladera (Figura 4.16). El hecho de que la forestación no origine modificaciones en la cantidad de materia orgánica puede deberse a que el balance entre la entrada de restos vegetales al suelo y la mineralización de la materia orgánica, responsable de que se produzca

o no su acumulación en el suelo (Sanderman y Amundson, 2003), no se haya modificado aún por el cambio de uso del suelo.

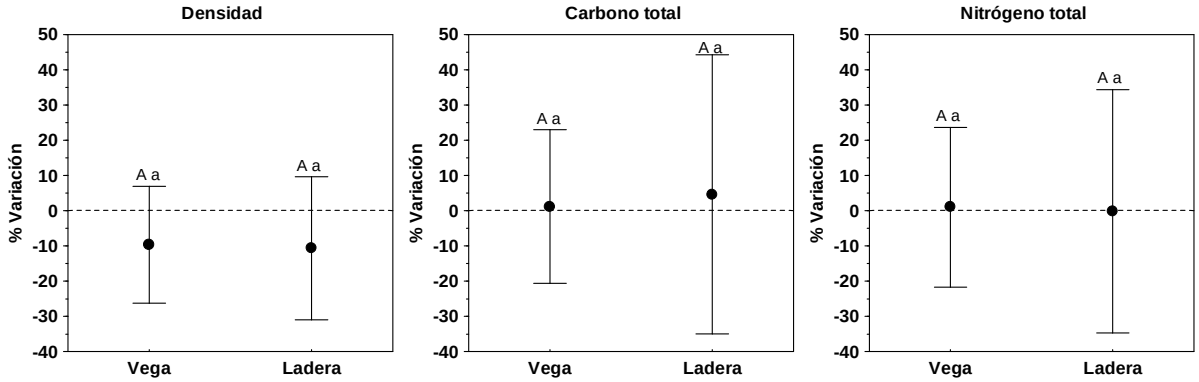


Figura 4.16. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las propiedades generales de los suelos forestados en vega y en ladera. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

Por otra parte, que la posición fisiográfica no tenga influencia sobre la materia orgánica tras la forestación puede estar sugiriendo que, al contrario de lo que cabría esperar, el régimen hídrico al que están sometidos los suelos de vega no es muy diferente al de los suelos de ladera. Otra posible explicación puede ser que la corta edad de las plantaciones (máximo de 15 años cuando se recogieron las muestras) no permita que se aprecien las citadas diferencias ni en el régimen hídrico ni en el balance de materia orgánica.

Actividades enzimáticas

A tenor de lo mostrado en la Figura 4.17, parece que no hay un comportamiento claro de las actividades enzimáticas en los suelos forestados en relación a la posición fisiográfica. No obstante, y de un modo general, parece que el cambio de uso provoca un incremento similar de las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico en todos los suelos forestados investigados. Este aumento registrado en las dos posiciones fisiográficas puede deberse al cese de las labores agrícolas, ya que la interrupción del arado en los suelos forestados origina que no haya una mezcla periódica de las capas superficiales del suelo de modo que se favorece la acumulación de *litter* y de restos vegetales sobre la superficie de los suelos, proveyendo de sustratos a los microorganismos y a las diferentes enzimas y causando, por tanto, su incremento. También puede ser consecuencia del cambio en la vegetación del suelo, el cual conlleva una transformación en la dinámica de los nutrientes (Poeplau *et al.*, 2011) debido a que, en lugar de fertilizantes y restos vegetales provenientes de las cosechas, ahora se aporta

litter y biomasa superficial por medio de los árboles y plantas del sotobosque. Por otra parte, para las actividades β-glucosidasa y fosfomonoesterasa este aumento es ligeramente superior en los suelos forestados en ladera, aunque las diferencias no son significativas con respecto a los suelos de cultivo de los que proceden, ni tampoco con respecto a las variaciones mostradas por los suelos forestados de vega (Figura 4.17).

Varios autores han estudiado diversas actividades enzimáticas en suelos situados en diferentes posiciones topográficas, aunque no tratan específicamente con suelos forestados. Entre las enzimas de tipo hidrolítico, la actividad β-glucosidasa ha sido la más estudiada y no siempre se han reportado resultados similares. Así, Rastin *et al.* (1990a) investigando bosques de píceas de la zona central de Alemania encuentran más actividad β-glucosidasa en zonas de ladera que en zonas topográficamente más deprimidas. Estas diferencias las atribuyen a las condiciones ambientales más favorables para la degradación de la materia orgánica que existen en las zonas de ladera. Un resultado diferente para esta misma actividad enzimática fue hallado por Kawaguchi *et al.* (1995), quienes aprecian que la actividad es mayor en los suelos de zonas topográficamente más deprimidas y sugieren que el incremento del contenido en materia orgánica del suelo en esas posiciones podría influir en dicho aumento.

También hay investigadores que relacionan la actividad metabólica del suelo con la hidromorfía derivada del régimen hídrico y el nivel freático, los cuales son diferentes para los suelos localizados en diferentes posiciones fisiográficas (Pulford y Tabatabai, 1988; Ushio *et al.*, 2010; Brockett *et al.*, 2012) y pueden afectar negativamente a la actividad enzimática de los suelos (Wang y Lu, 2006). Entre los suelos analizados en este estudio, es posible que aquellos que se encuentran próximos a cauces de ríos (suelos de vega) estén sometidos a un régimen hídrico diferente que los que se encuentran en pendiente (suelos de ladera), ya que los primeros se ven afectados por inundaciones estacionales y tienen una mayor disponibilidad de agua durante todo el año. Sin embargo, la posición fisiográfica afecta de un modo parecido a la actividad metabólica de los suelos forestados en vega y en ladera, ya que para casi todas las enzimas investigadas este aumento es similar en los suelos de ambas posiciones fisiográficas (Figura 4.17). Coincidiendo con lo que se comentó con anterioridad para la materia orgánica, es posible que la corta edad de las forestaciones (máximo de 15 años en el momento de la recogida de las muestras) impida que se aprecien diferencias en la actividad metabólica de los suelos en relación al régimen hídrico.

Para las actividades enzimáticas CM-celulasa y fosfodiesterasa el efecto de la topografía también es similar. Sin embargo, y a diferencia de las demás actividades de tipo hidrolítico investigadas, estas actividades sufren descensos frente a sus correspondientes suelos de cultivo de origen, los cuales son, además, similares en las dos posiciones fisiográficas (Figura 4.17), señalando que tampoco en este caso la topografía es un factor determinante en la variación de su actividad cuando se forestan los suelos.

En el caso de la actividad CM-celulasa existen dos factores que explicarían el descenso que se aprecia en los suelos forestados. El primero sería la menor cantidad de restos vegetales ricos en celulosa que entran a los suelos forestados (principalmente *litter* y biomasa superficial procedente de los árboles), en comparación con la que entra a los suelos de cultivo originaros (continuos aportes de materiales vegetales ricos en celulosa provenientes de los restos de las cosechas, fundamentalmente de gramíneas, que son enterrados periódicamente). Así, la *litter* procedente de la vegetación de los bosques tiene por lo general unas cantidades más elevadas de lignina (15-40 %) que de celulosa (10-20 %) (Berg y Laskowski, 2006), mientras que los restos vegetales que se incorporan a los suelos agrícolas tienen normalmente una menor cantidad de lignina (10-20 %), pero una elevada proporción de celulosa (30-40 %) (Machinet *et al.*, 2011), que proporcionan una gran cantidad de sustrato de alto peso molecular sobre el cual puede actuar la actividad celulasa (Bolton *et al.*, 1985; Lovell *et al.*, 1995; Cookson *et al.*, 1998). El segundo factor estaría relacionado con el cese de los aportes de fertilizantes orgánicos (purines) en los suelos forestados, los cuales tienen abundantes cantidades de celulosa (Leirós *et al.*, 1983). Según Carballas y Díaz-Fierros (1990), el purín posee una fracción orgánica fácilmente degradable formada básicamente por restos vegetales de gramíneas, tanto sin digerir como parcialmente transformados en las heces, de modo que su aplicación a los suelos de cultivo puede ocasionar que la actividad de la CM-celulasa se incremente (Paz-Ferreiro, 2006). De acuerdo con esto, el hecho de que la posición fisiográfica no influya en el comportamiento de la actividad de esta enzima puede deberse, precisamente, a que tanto la sustitución de la vegetación como el cese de los aportes de purín, tienen lugar en todos los suelos forestados investigados, independientemente de la posición fisiográfica en la que estos se encuentren, de modo que el descenso relativo para la actividad CM-celulasa se apreciaría en todas las forestaciones analizadas.

Por otra parte, para explicar el descenso que muestra la actividad fosfodiesterasa, tanto en los suelos forestados en vega como en ladera (Figura 4.17), habría que tener en cuenta dos

hechos. Por un lado, es posible que la cantidad de fósforo inorgánico extraíble en el conjunto de suelos forestados en vega (56±52 mg kg^{-1}) y en los forestados en ladera (63±59 mg kg^{-1}) sea suficiente para el crecimiento vegetal, tanto de los árboles como de las plantas que conforman el sotobosque. De hecho, en ambos casos, se trata de cantidades muy elevadas, ya que el contenido medio en fósforo inorgánico extraíble de los suelos forestales de Galicia oscila entre los 8 mg kg^{-1} de los suelos de pinar (Trasar-Cepeda *et al.*, 2008a) y los 20 mg kg^{-1} de los suelos bajo vegetación de robledal (Leirós *et al.*, 2000; Trasar-Cepeda *et al.*, 2008a), de modo que es posible que en los suelos forestados no se precise tanta actividad fosfodiesterasa y, por consiguiente, ésta exhiba descensos frente a sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia. Además, también hay que tener en cuenta el menor requerimiento de fósforo inorgánico que, por lo general, tienen los árboles (Chapin III, 1983; Ribet y Drevon, 1996), en comparación con los elevados requerimientos de este elemento que muestran los cultivos de maíz (Palm, 1995). Así, la menor necesidad de este nutriente por parte de los árboles en los suelos forestados estaría propiciando el descenso relativo de la actividad fosfodiesterasa. En cualquier caso, la topografía no tiene influencia sobre la variación de la actividad fosfodiesterasa en los suelos forestados debido, posiblemente, a que los requerimientos de fósforo por parte de los árboles en los suelos forestados son independientes de la posición fisiográfica en la que estos se encuentran. En cualquier caso, la topografía no tiene influencia sobre la variación de la actividad fosfodiesterasa en los suelos forestados debido, posiblemente, a que los requerimientos de fósforo por parte de los árboles en los suelos forestados son independientes de la posición fisiográfica en la que estos se encuentran.

Un aspecto llamativo relacionado también con las enzimas del ciclo biogeoquímico del fósforo es el diferente comportamiento que exhiben las actividades fosfodiesterasa y fosfomonoesterasa en los suelos forestados investigados (Figura 4.17). Las fosfodiesterasas y las fosfomonoesterasas suelen actuar de un modo secuencial (Nannipieri *et al.*, 2011), por lo que este distinto comportamiento puede estar relacionado con los diferentes compuestos sobre los que actúan ambas enzimas. Así, de un modo general, los valores de actividad de las fosfomonoesterasas son superiores a los de las fosfodiesterasas (Eivazi y Tabatabai, 1977; Criquet *et al.*, 2007) debido a que la acción de las segundas produce monoésterfosfatos que pueden estimular, a su vez, la síntesis de fosfomonoesterasas (Turner y Haygarth, 2005), resultando en unos valores de actividad fosfomonoesterasa más elevados.

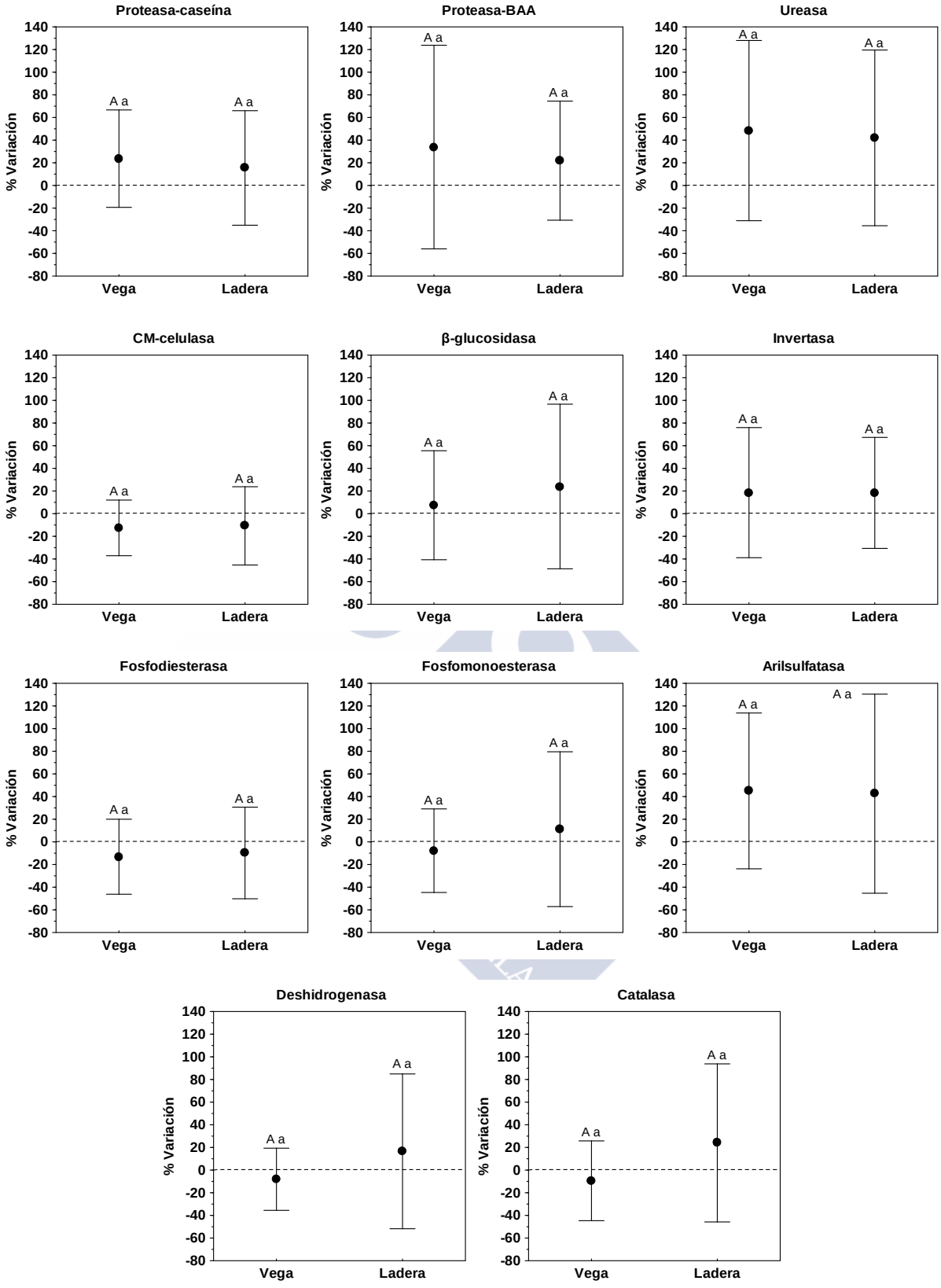


Figura 4.17. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas de los suelos forestados en zonas de vega y de ladera. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

Un comportamiento diferente al que presentan las enzimas de tipo hidrolítico en función de la posición fisiográfica lo exhiben las enzimas oxidorreductasas. Si se observa la Figura 4.17 puede apreciarse cómo la forestación tiene un efecto distinto sobre las mismas, dependiendo de si se realiza en una u otra posición fisiográfica. Así, forestar suelos de cultivo que se encuentran en posiciones topográficas bajas (suelos de vega) no causa ninguna variación respecto a sus suelos agrícolas de procedencia en la actividad de ambas enzimas oxidorreductasas, mientras que cambiar el uso de suelos de cultivo que se encuentran en posición de ladera provoca un incremento relativo en el valor de actividad de ambas enzimas. No obstante, estas diferencias no son significativas al comparar cada grupo de suelos forestados con sus correspondientes suelos de cultivo de origen, ni tampoco al comparar las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí.

Las dos enzimas oxidorreductasas son de tipo intracelular, por lo que dependen de los microorganismos vivos del suelo. Por ello, y debido a las reacciones que cataliza cada una de ellas, la catalasa ha sido propuesta como un indicador de la actividad de organismos aerobios (Trevors, 1984), mientras que la deshidrogenasa ha sido relacionada con la intensidad del metabolismo microbiano en el suelo (Tabatabai, 1994) y se considera un buen indicador de la capacidad microbiana oxidativa del suelo (Skujinš, 1973; Casida, 1977). Tal y como se indicó con anterioridad, la forestación tiene un efecto similar sobre la dinámica de la materia orgánica (Figura 4.16) y la capacidad metabólica (actividades enzimáticas de tipo hidrolítico) de los suelos, independientemente de su posición fisiográfica y su régimen hídrico. Sin embargo, se aprecia un efecto diferente sobre la actividad de la microbiota edáfica (actividades enzimáticas oxidorreductasas) cuando los suelos que cambian de uso están localizados en diferentes posiciones fisiográficas (Figura 4.17). De este modo, es posible que la mayor disponibilidad de agua y las inundaciones estacionales, con la consiguiente falta de aireación, ralenticen los procesos metabólicos que tienen lugar en los suelos de vega (Bergstrom *et al.*, 1998), provocando que tanto en los suelos de cultivo como en los forestados en posición de vega exista una actividad microbiana parecida y que, por tanto, no se aprecie ninguna variación en la actividad de las enzimas oxidorreductasas cuando se foresta una vega. Por el contrario, es posible que los suelos de ladera, al no verse afectados por episodios temporales de encharcamiento, tengan una mayor disponibilidad de oxígeno. De este modo, al contrario de lo que sucede al forestar terrenos de vega, forestar este tipo de suelos puede estar causando un aumento en la actividad microbiana con respecto a la de los

suelos de partida, lo cual se traduce en el incremento de las actividades enzimáticas oxidorreductasas en los suelos de ladera.

4.2.1.2 Especie forestal empleada en la forestación

Los residuos de la biomasa forestal están compuestos por complejas mezclas de componentes orgánicos, principalmente polisacáridos (almidón, celulosa, hemicelulosa y pectina; entre el 50-60 %) y lignina (15-20 %), pero también proteínas, polifenoles, clorofila, suberina, cutina, lípidos y ceras (10-20 %) (Kögel-Knabner, 2002). La proporción de estos componentes varía enormemente entre especies forestales, por lo que sus diferentes composiciones estructurales causan variaciones en la biodegradabilidad de los restos que llegan al suelo (Theuerl y Buscot, 2010). Así, tras la forestación el balance de carbono y la actividad enzimática están fuertemente influenciados por la especie de árbol plantada y el tipo de sotobosque que se desarrolla, así como por la distinta velocidad de crecimiento, y por la cantidad y calidad de su *litter* (Berg, 2000; Vesterdal *et al.*, 2008). En otras palabras, tras la forestación, el metabolismo edáfico estará influido por las características de los restos forestales que llegan al suelo, el contenido en nutrientes y la velocidad de mineralización de los compuestos orgánicos (Thomas y Prescott, 2000; Priha *et al.*, 2001; Grayston y Prescott, 2005).

La *litter*, tras su descomposición y mineralización, es la principal fuente de energía y nutrientes para los microorganismos del suelo. Dicha mineralización está catalizada por la actividad de diferentes enzimas producidas, en gran parte, por las comunidades fúngicas y microbianas. Por este motivo, en el caso de los suelos investigados resulta obvio pensar que tanto el cambio de uso de suelo, de agrícola a forestal, como el emplear en la forestación especies forestales variadas, harán que se produzca *litter* que tendrá diferente composición lo que, probablemente, llevará asociada la presencia de comunidades microbianas edáficas distintas. Esto debería provocar que la variación de la actividad enzimática en los suelos forestados frente a la de los de cultivo de procedencia sea diferente en función de la especie que se emplee en la forestación. Esta hipótesis se basa en los resultados obtenidos por numerosos autores los cuales, sin investigar específicamente el cambio de uso tratado en este trabajo, encuentran diferentes valores de actividades enzimáticas en suelos forestales con distintos tipos de vegetación, tanto en horizontes orgánicos (O) como en horizontes superficiales (Ah). Esta variabilidad suele atribuirse no sólo a las características físico-químicas y ambientales de los suelos, sino también a la composición de la materia orgánica y, por tanto, a las propiedades químicas de la *litter* que se forma a partir de los restos vegetales procedentes de diferentes especies arbóreas (Ushio *et al.*, 2010; Brockett *et al.*, 2012; Šnajdr *et al.*, 2013).

Para comprobar si las propiedades del suelo, incluyendo las actividades enzimáticas, se modifican de diferente manera en relación a las de los suelos de cultivo de procedencia en función de la especie forestal empleada en la forestación, los suelos forestados se agruparon en tres conjuntos de acuerdo con las especies de árboles que portan y que se detallan en el apartado de material (epígrafe 2.1.1). Así, dos de los grupos corresponden a los suelos forestados con caducifolias: uno de ellos con las diferentes especies de chopo (chopo, *n*=14), el otro con el resto de especies caducifolias (otras, *n*=14). Por último, el tercer grupo engloba a aquellos suelos forestados con especies perennifolias (perennifolias, *n*=7).

Propiedades generales

Tal y como ya se vio en el apartado anterior, donde se evaluó la influencia de la forestación según la posición fisiográfica, la forestación de terrenos agrícolas provoca una disminución de la densidad aparente de los suelos forestados, similarmente a lo encontrado por otros investigadores (Messing *et al.*, 1997; Tang y Li, 2013). Hay que destacar que esta disminución de la densidad aparente se produce cualquiera que sea la especie empleada en la forestación (Figura 4.18). No obstante, esta reducción es más apreciable en el caso de los suelos forestados con chopos, lo cual puede deberse al mayor crecimiento radicular superficial y subsuperficial de este tipo de árboles (Alameda *et al.*, 2012) frente a otras especies que presentan raíces pivotantes. De acuerdo con esto, el aumento de la porosidad y la reducción de la compactación de la capa superior de los suelos serían mayores cuando en la forestación se emplean chopos, que cuando se emplean otras especies, tanto caducifolias como perennifolias.

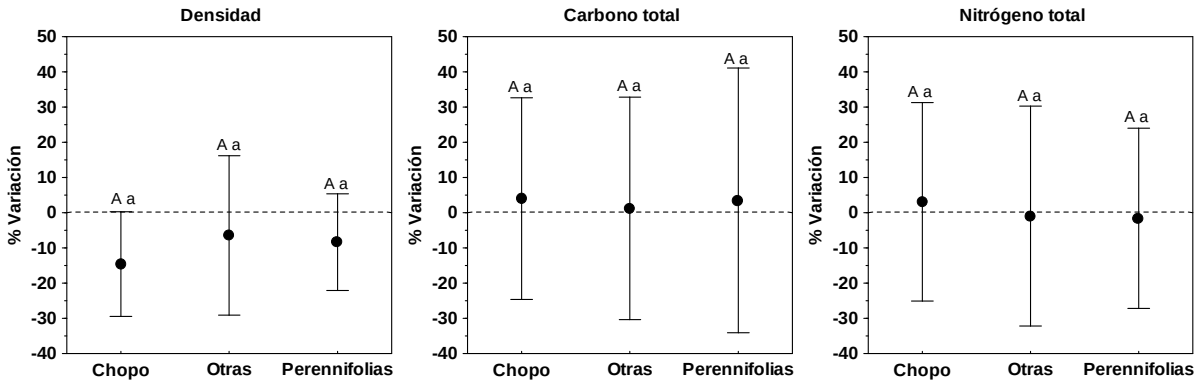


Figura 4.18. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las propiedades generales de los suelos forestados en vega y en ladera. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

Por otra parte, ni el carbono ni el nitrógeno total de la capa superficial del suelo forestado experimentan variaciones frente a los contenidos de estos elementos en los suelos de cultivo iniciales (porcentajes de variación comprendidos entre el ±10 %; Figura 4.18), independientemente de la especie de árbol empleada en dicha forestación. Estas observaciones son llamativas, ya que existen estudios en los cuales se observan diferencias en la dinámica de la materia orgánica en suelos forestados con diferentes especies, las cuales se suelen relacionar con el ritmo de transformación y con la composición de la *litter*, así como con la vegetación del sotobosque (Paul *et al.*, 2002; Vesterdal *et al.*, 2002; Vesterdal *et al.*, 2008; Laganière *et al.*, 2010).

Por otro lado, un estudio de revisión bibliográfica a nivel mundial realizado por Guo y Gifford (2002) concluye que cuando se forestan con pináceas suelos dedicados a prado se produce una reducción en los *stocks* de carbono edáfico, mientras que si las forestaciones se realizan con especies caducifolias no se aprecian tales reducciones. Sin embargo, Paul *et al.* (2002) observan que, tras varias décadas, las forestaciones realizadas con especies caducifolias acumulan más cantidad de carbono en el horizonte mineral superficial que aquéllas realizadas con eucaliptos o con pino radiata. Este comportamiento lo justifican debido a las diferentes tasas de transferencia de elementos orgánicos desde los compuestos que forman la *litter* hasta el horizonte mineral del suelo, ya que esta tasa de transferencia depende en gran medida de la composición de los residuos vegetales de cada especie forestal. Así, por norma general, los residuos foliares y madereros de los árboles caducifolios contienen una menor cantidad de lignina y de compuestos aromáticos y menores relaciones C/N (Berg, 2000; Kuzyakov y Domanski, 2000) que los de las especies perennifolias (Leirós, 1972), lo que los convierte en materiales más fáciles de descomponer. De este modo, los compuestos provenientes de la *litter* de especies caducifolias serían incorporados al suelo con mayor facilidad que los provenientes de la biomasa en descomposición de especies perennifolias. No obstante, todos los estudios publicados hasta la fecha indican que para que el diferente efecto de la forestación sobre el contenido en materia orgánica al emplear distintas especies forestales sea detectable, han de transcurrir un elevado número de años desde la forestación, ya que la influencia de la especie de árbol sólo es apreciable en un primer momento en el horizonte orgánico, el cual no se había formado aún de manera clara en los suelos forestados investigados, mientras que las diferencias en el horizonte mineral superficial aparecen más tarde (Vesterdal *et al.*, 2002).

Así, incluso hay autores como Vesterdal *et al.* (2002) que observan que durante los primeros 30 años tras la forestación de terrenos de cultivo, tanto con píceas como con robles, se

produce un descenso en el contenido en carbono del horizonte mineral superficial. Este comportamiento lo justifican debido a que, durante las tres primeras décadas, la mayor entrada de biomasa vegetal proveniente de los árboles a la superficie del suelo no es suficiente para compensar la pérdida de carbono que sufrieron los suelos agrícolas a lo largo de todos los años que se dedicaron al cultivo. Por otro lado, autores como Laganière *et al.* (2010) observan comportamientos variables en los contenidos en materia orgánica de suelos forestados con diferentes especies, y recalcan que se requieren un mínimo de 30 años para que estos cambios sean apreciables. De acuerdo con estos autores, forestar terrenos agrícolas con eucaliptos o pinos provoca un incremento del carbono edáfico próximo al 12 %, mientras que hacerlo con especies caducifolias incrementa el contenido en carbono en el suelo en más de un 25 % y emplear especies coníferas distintas de pinos no produce ninguna variación. Además, en el estudio de revisión bibliográfica a nivel mundial realizado por Guo y Gifford (2002) citado anteriormente, también se señala que se requieren varias décadas para que sean apreciables las variaciones en los contenidos en materia orgánica ligados a las diferentes especies de árboles empleadas en la forestación.

Por todo ello, en el caso de los suelos de este estudio, es probable que la corta edad de las forestaciones (entre 4 y 15 años) sea la causa de que no se observe ninguna diferencia en función del tipo de especie forestal en la variación del contenido en materia orgánica de los suelos forestados.

Actividades enzimáticas

Un aspecto que llama la atención al observar la Figura 4.19 son las elevadas desviaciones estándar que muestran los diferentes porcentajes medios de variación de las actividades enzimáticas, tanto hidrolasas como oxidorreductasas, en los suelos forestados frente a sus suelos de cultivo de procedencia. Esto da una idea del efecto tan variable que la forestación de terrenos agrícolas con diferentes especies forestales produce sobre la actividad enzimática de los suelos. No obstante, y de un modo general, a pesar de que no existen diferencias significativas ni entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ni entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí, parece que forestar antiguos terrenos de cultivo con especies perennifolias provoca menos modificaciones de las hidrolasas que cuando se emplean chopos u otras especies caducifolias en la forestación. Esto llama la atención, ya que sorprende que la forestación no cause ningún tipo de modificación sobre el contenido en carbono total del suelo cuando se emplean diferentes tipos de árbol para ello (Figura 4.18), pero sí cause diferentes variaciones en la actividad enzimática de tipo

hidrolítico en función del tipo de árbol empleado (Figura 4.19). Una posible explicación puede ser que la microbiota edáfica, uno de los principales responsables de la actividad enzimática en los suelos (Ladd, 1978; Burns, 1982), tiende a reflejar los cambios acaecidos en el suelo debido al cambio de uso de manera rápida, a diferencia de la materia orgánica del suelo, cuyos cambios en su contenido tardan mucho más en ser detectados (Bandick y Dick, 1999; Wang *et al.*, 2012).

También cabe la posibilidad de que el tipo de sotobosque que crece bajo cada suelo forestado sea responsable de las variaciones observadas en las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico. Esto es de gran importancia, ya que las raíces de las plantas incorporan más cantidad de carbono y sustratos lábiles al suelo que el propio horizonte orgánico (Jones *et al.*, 2009; Laungani y Knops, 2009), proveyendo a las distintas enzimas de compuestos fácilmente hidrolizables, los cuales serán diferentes en función del tipo y composición vegetal del sotobosque. Por ello, las diferencias en las modificaciones que sufren las actividades debido a la forestación con distintas especies puede deberse, en parte, al diferente contenido en nutrientes de la *litter* (que dependerá del tipo de árbol usado), así como a las diferentes comunidades fúngicas que crezcan en los diferentes tipos de *litter* (Voříšková *et al.*, 2011; Šnajdr *et al.*, 2013).

Respecto a las actividades enzimáticas del ciclo del carbono, la actividad CM-celulasa exhibe disminuciones relativas en su actividad sin importar el tipo de especie que se emplee en la forestación (Figura 4.19). Esto sugiere que el aporte de celulosa al suelo de los restos de cualquiera de las especies usadas en la forestación no llega a compensar la pérdida del aporte de celulosa que suponía la fertilización orgánica en los suelos de cultivo y la incorporación al suelo de los restos de las cosechas.

Respecto a las actividades enzimáticas β-glucosidasa e invertasa, la diferente intensidad en las variaciones que muestran los suelos forestados con distintas especies forestales (Figura 4.19) podrían explicarse también por la distinta composición de los restos vegetales, de lo cual dependerá su distinta velocidad de descomposición sobre la superficie de los suelos forestados (Theuerl y Buscot, 2010). Así, en función de la composición que tengan estos restos, su velocidad de degradación variará, lo cual se verá reflejado en diferentes valores de las actividades enzimáticas involucradas en las últimas etapas de la degradación de la celulosa. Por ejemplo, la hojarasca derivada de especies caducifolias, como es el caso de los chopos y de las demás especies deciduas, tiene una relación C/N baja en comparación con la de especies perennifolias, lo cual puede propiciar una mayor velocidad de descomposición de las primeras (Leirós, 1972; Calvo de Anta, 1979).

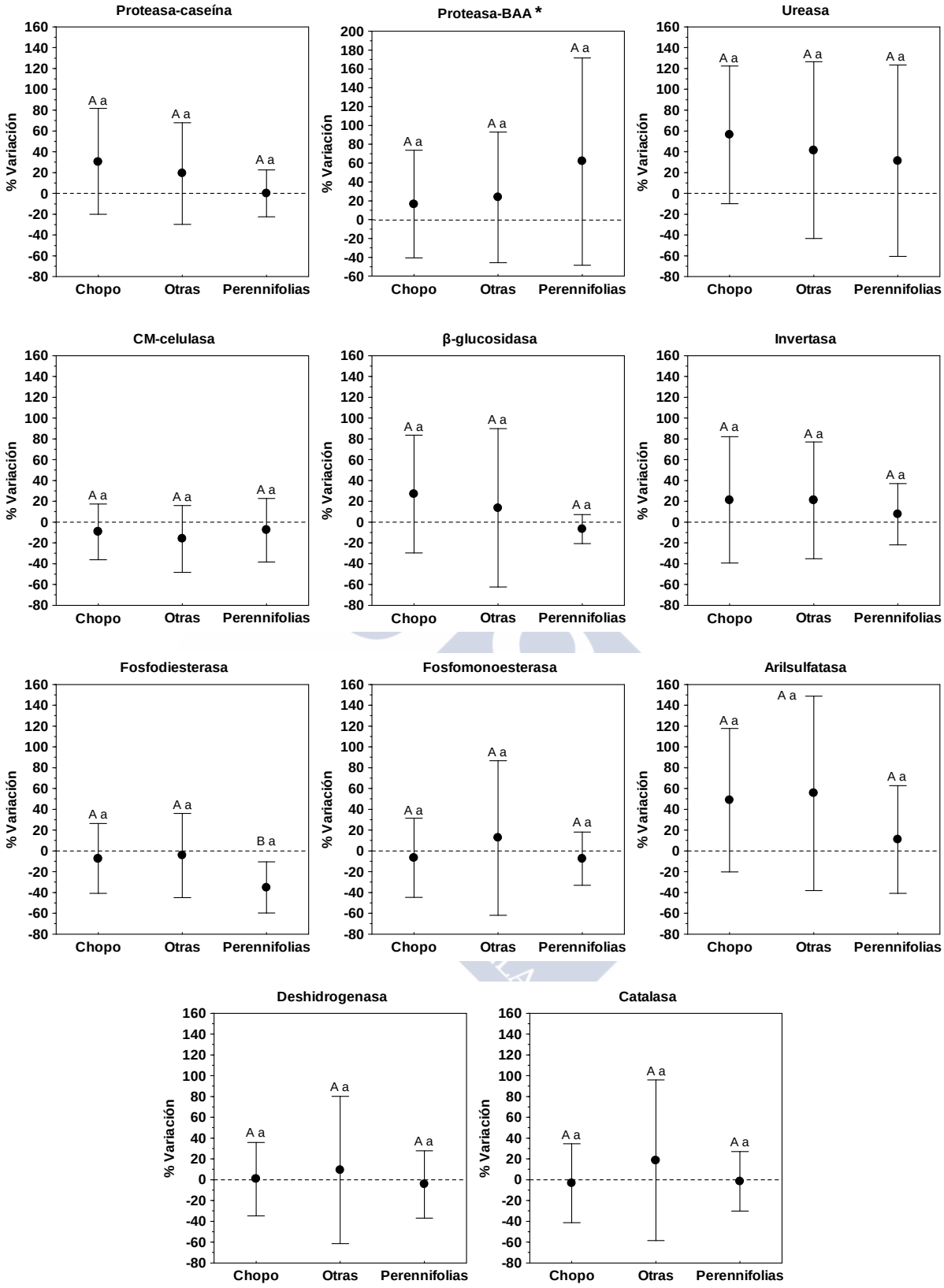


Figura 4.19. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas de los suelos forestados con diferentes especies forestales. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$). *= escala diferente.

Esta diferente velocidad de descomposición puede estar detrás del comportamiento exhibido por la β-glucosidasa o la invertasa, de modo que en aquellas forestaciones que portan especies caducifolias (chopos y otras) puede existir una mayor cantidad de sustratos disponibles para este tipo de enzimas, haciendo que estos suelos exhiban aumentos de estas actividades en relación a la de sus correspondientes suelos de cultivo de partida (Figura 4.19). En cambio, el hecho de que la *litter* proveniente de las especies perennifolias sea más recalcitrante puede estar detrás del hecho de que no existan variaciones frente a sus suelos agrícolas de origen (Figura 4.19).

De un modo general, las actividades enzimáticas involucradas en el ciclo del fósforo experimentan pocas variaciones cuando los suelos se forestan con distintas especies. El caso más destacable es el de la actividad fosfodiesterasa, la cual desciende significativamente ($p \leq 0,05$) frente a la de sus correspondientes suelos de cultivo de partida si se emplean especies perennifolias en la forestación, pero no varía si la especie plantada es caducifolia (Figura 4.19). La composición de la materia orgánica que entra a los suelos forestados tras el cambio de uso juega también un papel importante en la regulación de la actividad de las fosfatasas. Binkley y Fisher (2012) afirman que la *litter* y la madera proveniente de especies caducifolias se descomponen y liberan fósforo más deprisa que la *litter* y la madera de las pináceas, por lo que es posible que la síntesis de fosfatasas se inhiba en los suelos que portan especies perennifolias, causando así el mencionado descenso relativo de la actividad fosfodiesterasa en estos suelos forestados.

Por último, parece que el tipo de especie empleada en la forestación no afecta de un modo determinante a las enzimas oxidorreductasas, ya que las variaciones son similares para todas las especies consideradas (Figura 4.19). Esto puede llamar la atención, ya que destaca que las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico sí se ven afectadas por la forestación, mientras que las de tipo oxidorreductasas no. Tal y como se describió anteriormente, ambas actividades son de tipo intracelular (Trevors, 1984; Tabatabai, 1994), por lo que la actividad de este tipo de enzimas está directamente ligada a la actividad de los microorganismos del suelo. Para los suelos investigados, el hecho de que únicamente se aprecien variaciones en función de la especie empleada en la forestación para las actividades enzimáticas hidrolasas pero no para las oxidorreductasas sugiere que la microbiota edáfica existente en el suelo reacciona con relativa facilidad al cambio de uso (Wardle, 1992), adaptándose a las variaciones tanto en las cantidades como de los tipos de sustrato presentes en el suelo, de modo que no se producen

modificaciones en la actividad de ambas enzimas independientemente del tipo de especie forestal plantada.

4.2.1.3 Manejo de la forestación

Tal y como se indicó en el apartado de material (epígrafe 2.1.1), en el presente estudio hay suelos forestados cuyo sotobosque se limpia y está desprovisto de vegetación y de horizonte orgánico (*n*=10) y suelos forestados que no se limpian y poseen en su superficie tanto vegetación de sotobosque como capa de *litter* (*n*=25). La importancia del horizonte orgánico de los suelos arbolados ha sido bien documentada (Berg y Laskowski, 2006). Por ejemplo, la remoción del horizonte orgánico para su empleo como cama de ganado causa una pérdida de materia orgánica edáfica (Johnson y Curtis, 2001), habiéndose comprobado que esta práctica supuso la degradación y el empobrecimiento en nutrientes de muchos bosques en Alemania (Evers, 1991). En comparación con los cultivos, en los que se produce la extracción de prácticamente toda la biomasa vegetal producida, en los suelos forestales la biomasa muerta procedente de los árboles queda sobre la superficie de los suelos. Esta biomasa que se acumula paulatinamente es la fuente principal para el desarrollo de un horizonte orgánico tras la forestación (Manies *et al.*, 2005), de modo que el retorno de las hojas y las ramas al suelo y su incorporación a la capa de *litter*, así como el crecimiento y desarrollo de una cubierta vegetal en el sotobosque son muy importantes para el ecosistema y juegan un papel fundamental en el balance de carbono, de nitrógeno y de otros elementos en el suelo (Harmon *et al.*, 1995; Johnson y Curtis, 2001; Chen *et al.*, 2003; Chen *et al.*, 2007; Müller y Kögel-Knabner, 2009). En este mismo sentido, Spehn *et al.* (2000) afirman que la pérdida o eliminación del sotobosque en ciertos ecosistemas (tal y como sucede en este estudio con los suelos forestados que se limpian), puede conllevar cambios en la comunidad de organismos edáficos descomponedores, lo cual afectaría a la mineralización de la materia orgánica. Asimismo, un creciente número de investigadores reportan que el proceso contrario, es decir, el restablecimiento de la cubierta vegetal y el desarrollo de un horizonte orgánico, influyen positivamente en la diversidad y en la actividad biológica de los suelos (Johnson *et al.*, 2003; Rodriguez-Loinaz *et al.*, 2008) y contribuyen a un mejor balance de nutrientes. La biomasa vegetal presente en la superficie del suelo, junto con las raíces de las plantas que derivan de la producción primaria, representan la principal fuente de materia orgánica para los microorganismos y los hongos edáficos los cuales, mediante la producción de exoenzimas, se encargan de su degradación y mineralización (Tarafdar y Marschner, 1994; Joner y Jakobsen, 1995).

Por estos motivos resulta lógico pensar que, tras el cambio de uso del suelo, retirar o no la biomasa de la superficie puede afectar de un modo distinto a la actividad metabólica y enzimática

de los suelos. Es por ello por lo que se quiere comprobar el efecto de la forestación sobre las actividades enzimáticas y las propiedades generales, tanto cuando los suelos reciben manejo (limpieza) como cuando no lo reciben.

Propiedades generales

Tal y como puede apreciarse en la Figura 4.20, los suelos forestados que no se limpian exhiben un descenso en su densidad aparente media en relación a los suelos agrícolas de los que derivan. Coincidiendo con lo descrito con anterioridad, esta disminución puede estar ocasionada por el aumento de la porosidad del suelo derivada del crecimiento radicular de la vegetación (Messing *et al.*, 1997; Tang y Li, 2013) y por la incorporación en superficie de materia orgánica procedente de los restos vegetales, cuya densidad es mucho menor que la de la fracción mineral del suelo (Peichl *et al.*, 2012). En cambio, en los suelos forestados que se limpian hay menos vegetación en el sotobosque y menos *litter*, por lo que tanto la cantidad de raíces en el suelo como la incorporación de materia orgánica de baja densidad aparente será menor, de modo que la reducción en la compactación del suelo también será menor. Así, en las forestaciones limpias la densidad aparente permanece invariable, mientras que en los suelos forestados limpios se aprecia un descenso frente a sus suelos de cultivo de partida.

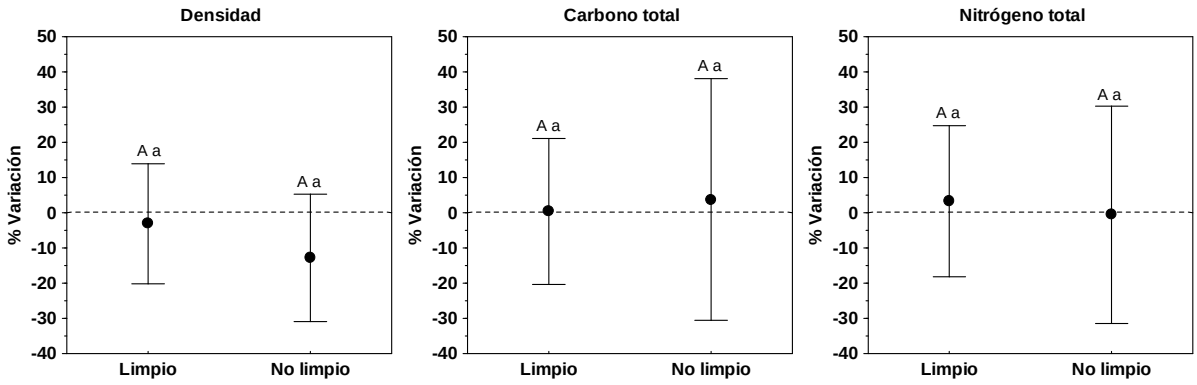


Figura 4.20. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las propiedades generales de los suelos forestados limpios y de los no limpios. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

Respecto a la materia orgánica (carbono y nitrógeno totales), los porcentajes de variación en los suelos forestados señalan que no existen modificaciones, tanto si estos se limpian como si no (Figura 4.20). En el caso de las forestaciones limpias estos resultados eran en cierta medida esperables, ya que al no existir un aumento de la biomasa no se espera que se aprecien variaciones respecto a sus suelos de partida. En cambio es llamativo en el caso de los suelos no limpios, ya

que cabría esperar que el no eliminar la biomasa de la superficie en estas forestaciones originase incrementos en el contenido en carbono y en nitrógeno totales respecto al de sus suelos de cultivo de origen. No obstante, es posible que estas variaciones no se detecten debido a la corta edad de las forestaciones (máximo de 15 años cuando se tomaron las muestras) ya que, tal y como se indicó previamente, se requieren incluso varias décadas para que se produzca una incorporación de materia orgánica desde la superficie de los suelos hasta el horizonte mineral y se aprecien incrementos en el contenido en materia orgánica del horizonte mineral superficial (Ah) de los suelos forestados (Vesterdal *et al.*, 2002; Laganière *et al.*, 2010). Así, la juventud de todas las forestaciones puede ser el motivo por el cual no se aprecian variaciones en el contenido en carbono y en nitrógeno totales, independientemente de que los suelos forestados estén limpios o no lo estén.

Actividades enzimáticas

En los suelos que se limpian, la mayoría de las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico no experimenta ninguna variación frente a sus suelos de cultivo de origen, salvo las actividades CM-celulasa y ambas fosfatasas, las cuales descienden (Figura 4.21). En cambio, cuando los suelos forestados no se limpian, la mayoría de dichas actividades se incrementan frente a las de sus suelos de cultivo de procedencia, si bien las diferencias con respecto a estos suelos no son significativas. Excepciones a este aumento generalizado en los suelos no limpios los muestran las actividades CM-celulasa y ambas fosfatasas, las cuales en este caso no varían tras la forestación.

Del mismo modo que sucedía con las forestaciones en diferentes posiciones topográficas o con distintas especies de árboles, resulta llamativo el hecho de que el manejo de las forestaciones no cause modificaciones sobre el contenido en materia orgánica, pero sí provoque distintas variaciones sobre las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico. Esto podría explicarse, tal y como se describió con anterioridad, debido a que las actividades enzimáticas responden al cambio de uso en el suelo de un modo más rápido de lo que lo hace la materia orgánica (Bandick y Dick, 1999; Wang *et al.*, 2012). En el caso de los suelos forestados que se limpian, eliminar toda la biomasa vegetal de los suelos supone privarlos del aporte externo de sustratos lábiles que supone la forestación (Spehn *et al.*, 2000), motivo por el cual la mayoría de las actividades enzimáticas no reflejan modificaciones frente a sus suelos de cultivo de procedencia. Sin embargo, cuando se foresta un suelo y no se realiza ningún manejo en él (suelos forestados no limpios), toda la biomasa existente en la superficie, así como la biomasa subsuperficial proveniente de la descomposición de las raíces de las plantas del sotobosque, proveen de sustratos fácilmente hidrolizables a las diferentes hidrolasas (Sinsabaugh *et al.*, 1992; 1993; Johnson *et al.*, 2003; Rodriguez-Loinaz *et al.*, 2008), lo que se traduce en el aumento en los suelos forestados no

limpios mostrado en la Figura 4.21. El hecho de que exista una mayor cantidad de biomasa en descomposición que actúa como sustrato para las diferentes actividades enzimáticas de tipo hidrolítico se puede ver reflejado también en la variación que experimentan las actividades de tipo oxidorreductasas, relacionadas con el metabolismo microbiano. Así, los suelos forestados que se limpian presentan un leve descenso para ambas actividades (deshidrogenasa y catalasa), señalando una diminución en la actividad microbiana que seguramente esté ligada a la menor cantidad de sustratos disponibles en estos suelos limpios. Por el contrario, los suelos forestados que no reciben manejo experimentan un ligero ascenso de la actividad de las dos oxidorreductasas frente a la de sus suelos de cultivo de origen, que estaría ligado a la mayor actividad microbiana derivada de la presencia de sustratos en superficie que derivan de los restos forestales.

Sin embargo, un comportamiento distinto es exhibido por las actividades enzimáticas CM-celulasa y por ambas fosfatasas. Según lo observado hasta ahora, y de forma general, la forestación de terrenos agrícolas provoca una disminución relativa en la actividad de estas enzimas. Tal y como se discutió previamente, la reducción de la actividad de estas enzimas tras la forestación depende en gran medida de la eliminación de los restos vegetales ricos en celulosa que existían en el suelo y de los aportes de fertilizantes orgánicos que recibían durante su uso previo. De esta manera, cuando se forestan los suelos y además se retira la biomasa que los provisiona de sustratos lábiles, tanto la actividad CM-celulasa como las dos fosfatasas experimentan reducciones en los valores medios de variación. De un modo contrario, si los suelos se forestan pero no se limpian, toda esa biomasa en superficie provee al suelo de sustratos, lo que parece compensar la pérdida del aporte de restos vegetales derivados de los restos de las cosechas y de los abonos orgánicos que sufren los suelos al cambiar de uso. Por este motivo, los suelos forestados que no se limpian no experimentan modificaciones de estas tres actividades enzimáticas con respecto a las mostradas por los suelos de cultivo de los que derivan, tal y como muestra la Figura 4.21.

Asimismo, en las forestaciones que no se limpian resulta sorprendente que la actividad CM-celulasa no exhiba modificaciones, pero que las otras dos actividades del ciclo del carbono, las actividades β-glucosidasa e invertasa, exhiban ligeros incrementos (del 22 y el 24 %, respectivamente). Este comportamiento puede deberse a la composición de los restos vegetales que forman la *litter* y la biomasa en la superficie de los suelos forestados que no se limpian. De un modo general, los restos de biomasa arbórea tienen mucha cantidad de compuestos orgánicos de bajo peso molecular, que es precisamente donde no actúa la actividad CM-celulasa (Berg, 2000; Criquet et al., 2002), pero sí otras actividades enzimáticas

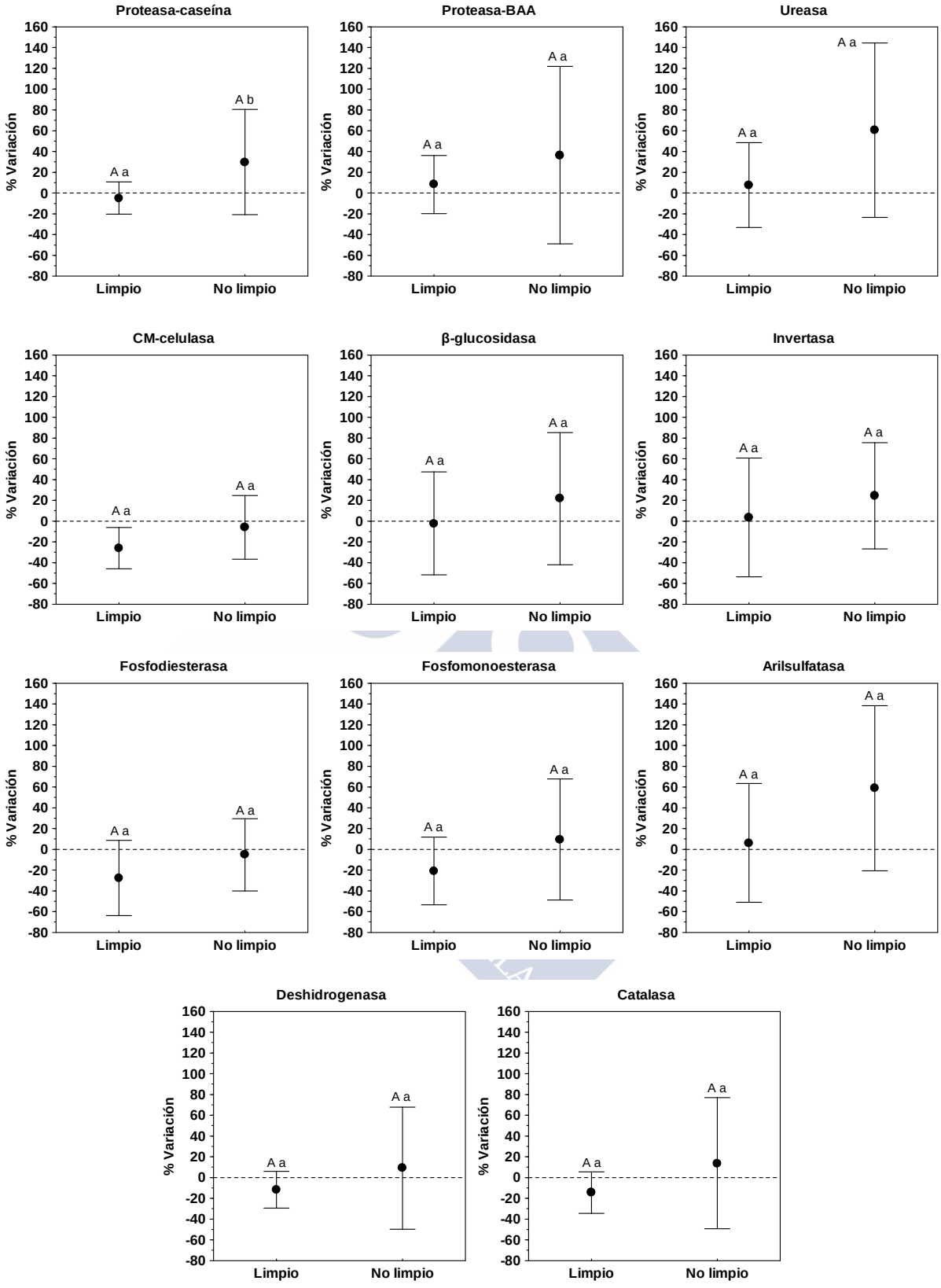


Figura 4.21. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas de los suelos forestados limpios y de los no limpios. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

como la β-glucosidasa o la invertasa, las cuales hidrolizan sustratos de menor peso molecular (Eivazi y Tabatabai, 1988), lo cual justificaría que la actividad CM-celulasa no se modifique, al tiempo que se incrementan las actividades β-glucosidasa e invertasa en los suelos forestados no limpios frente a las de sus suelos de cultivo de procedencia.

En resumen, queda de manifiesto que el desarrollo de una capa de restos vegetales en descomposición y de una cubierta vegetal en el sotobosque en los suelos forestados origina un aumento en su actividad enzimática, lo cual es importante desde el punto de vista del reciclaje de nutrientes y de la actividad microbiana edáfica. Asimismo, estos resultados dejan entrever el éxito que podría llegar a tener la forestación sobre el secuestro de carbono atmosférico si se pudiera favorecer, de algún modo, el rápido desarrollo de un horizonte orgánico y de una cubierta vegetal en el sotobosque en los suelos forestados que propiciase así su acumulación como carbono orgánico.

4.2.1.4 Edad de la forestación

Tal y como se vio con los factores descritos con anterioridad, la edad de las plantaciones influye mucho en los procesos edáficos. Así, de acuerdo con lo indicado por numerosos autores, a medida que pasan los años más se asemejan las propiedades físico-químicas y metabólicas de los suelos forestados a aquéllas mostradas por los suelos naturales de cada región (Guo y Gifford, 2002; Paul *et al.*, 2002; Vesterdal *et al.*, 2002; Laganière *et al.*, 2010), por lo que la edad de las plantaciones es otro de los factores que se tuvo en cuenta a la hora de evaluar las modificaciones sufridas por las actividades enzimáticas y por las propiedades generales de los suelos forestados. Dado que en este estudio la edad de las plantaciones varía entre los cuatro y los quince años, para facilitar el análisis de su influencia se han establecido tres grupos. El primero comprende aquellos suelos forestados con árboles que tienen entre cuatro y siete años (n=16), otro engloba a los suelos que portan árboles que tienen entre ocho y once años (n=11) y un último conjunto de suelos forestados engloba a todos aquellos que tienen árboles con edades entre los doce y los quince años (n=8).

El tiempo transcurrido desde la forestación puede influir tanto sobre la dinámica de la materia orgánica, como sobre la actividad enzimática de los suelos forestados. Así, de un modo general, cuanta más edad tengan los árboles plantados, mayor será su densidad radicular y su producción primaria, por lo que se espera que una mayor cantidad de biomasa vegetal retorne al suelo y que haya más sustrato susceptible de ser mineralizado

para volver a formar parte del ciclo de nutrientes (Veldkamp *et al.*, 1999). Esto tendrá un efecto directo sobre la microbiota edáfica, la cual puede variar su actividad y composición aumentando la proporción hongos:bacterias (Aguilera *et al.*, 1993; Yannikos *et al.*, 2014) y, por tanto, influir sobre la actividad enzimática de los suelos. Del mismo modo, tal y como se indicó previamente, numerosos investigadores coinciden en que el tiempo transcurrido desde el cambio de uso del suelo de agrícola a forestal ejerce un papel fundamental sobre los procesos físico-químicos y metabólicos que tienen lugar en él.

Propiedades generales

Tal y como se comentó hasta el momento, la forestación de terrenos agrícolas origina una disminución de la densidad aparente. Sin embargo, si se observa la influencia de la edad en la variación de esta propiedad en los suelos forestados, puede comprobarse que esta modificación no es igual en todos los casos (Figura 4.22). Así, los suelos forestados con los árboles más jóvenes (4-7 años) y con los de edades intermedias (8-11 años) no experimentan modificaciones en sus valores medios de densidad aparente frente a los de sus correspondientes suelos de cultivo de partida (Figura 4.22), lo cual puede deberse a que la escasa edad de los árboles no ha permitido un crecimiento radicular suficiente que permita un descenso de la densidad aparente. Estas observaciones coinciden con las de Davis y Condron (2002) o Davis *et al.* (2007), quienes en forestaciones realizadas sobre antiguos prados de Nueva Zelanda, tampoco aprecian variaciones en la densidad aparente durante los diez primeros años. En cambio, los suelos que portan árboles de más edad (12-15 años) sufren una reducción en la densidad aparente frente a la de sus suelos de partida (Figura 4.22), lo cual parece confirmar el efecto de la edad sobre la reducción de la densidad aparente de los suelos forestados y su dependencia del mayor crecimiento radicular vegetal en los forestaciones con árboles de más edad. Además, si se comparan los valores de variación de los diferentes intervalos de edades entre sí, puede comprobarse que entre las plantaciones de 4-7 años y las de 12-15 años la diferencia es significativa ($p \leq 0{,}05$). Estos resultados coinciden con los reportados por autores como Ritter (2007), quién afirma que la densidad aparente de los suelos forestados comienza a disminuir a partir de los 10 años y que lo hace de manera más intensa cuanta más edad tienen los árboles plantados.

El contenido medio en carbono y en nitrógeno totales de los suelos forestados no se modifica con la edad en relación a los de sus suelos de cultivo de procedencia (Figura

4.22). Tal y como se señaló previamente, cuando se analizó la influencia de los factores de localización y forestación, la explicación más probable para esta ausencia de variaciones puede ser, precisamente, la corta edad de las forestaciones empleadas en este estudio, que hace que la materia orgánica del nuevo ecosistema no se encuentre aún en equilibrio (Berthrong *et al.*, 2009). Este comportamiento sigue aproximadamente la línea de la mayoría de trabajos recogidos en la literatura, en los que se suele indicar que la materia orgánica de los suelos no empieza a incrementarse hasta pasados un mínimo de 10-15 años y que no lo hace de forma significativa hasta que pasan más de 20 ó 30 años (Laganière *et al.*, 2010; Pérez-Cruzado *et al.*, 2012).

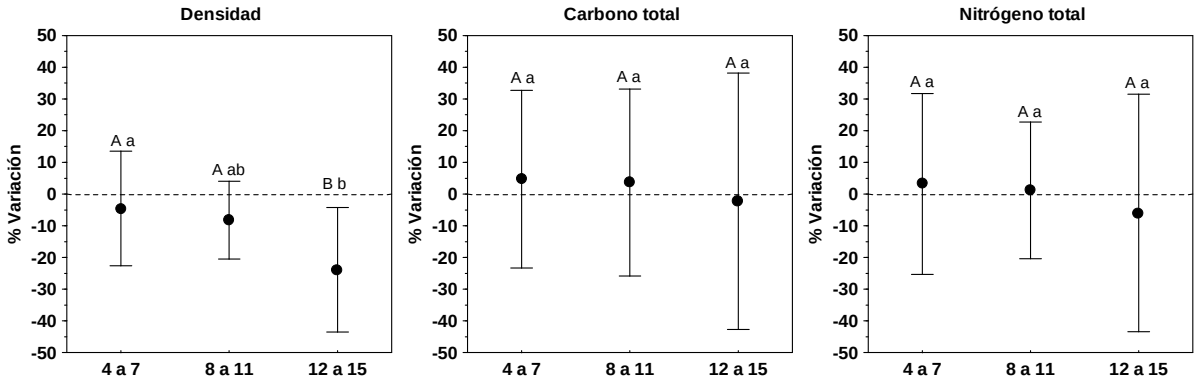


Figura 4.22. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las propiedades generales de los suelos forestados para los diferentes intervalos de edades considerados. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

Existen discrepancias acerca del tiempo necesario para que se produzcan variaciones en el contenido en materia orgánica de los suelos tras la forestación, pues el ritmo de acumulación tras el cambio de uso varía notablemente entre los diferentes estudios (Degryze *et al.*, 2004). No obstante, al evaluar el comportamiento de la materia orgánica en suelos forestados, numerosos autores coinciden en que no existe un patrón común de respuesta en función de la edad de los árboles. Durante los primeros 10-15 años tras la forestación pueden observarse dos tipos de comportamientos: bien una reducción en la cantidad de carbono y de materia orgánica, derivadas de la rápida mineralización de la materia orgánica existente en el suelo y de la reducción de entrada de material orgánico en superficie derivada del cese de las fertilizaciones (Paul *et al.*, 2002; Paul *et al.*, 2003; Laganière *et al.*, 2010; Pérez-Cruzado *et al.*, 2012; Nave *et al.*, 2013), o bien pueden no apreciarse variaciones en la cantidad de materia orgánica de los suelos forestados, en el

caso de que exista un buen desarrollo de la vegetación del sotobosque y una elevada producción primaria neta de los árboles que aporten materia orgánica al suelo tras la forestación y ayuden a compensar, de ese modo, las citadas pérdidas derivadas del cambio de uso (Davis y Condron, 2002; Davis *et al.*, 2007).

Posteriormente, conforme avanza el tiempo y a medida que crecen los árboles, suele existir un incremento progresivo en la cantidad de materia orgánica en el suelo, consecuencia de una mayor entrada de restos de biomasa procedentes de los árboles. Así, y en función del tipo y manejo del sotobosque que se desarrolle, los restos vegetales tanto aéreos como superficiales pueden contribuir al incremento en la cantidad de materia orgánica del suelo (Vesterdal *et al.*, 2002; Degryze *et al.*, 2004). Finalmente, a medida que avanzan los años desde el momento de la forestación llega un momento en el que los *stocks* de carbono edáficos se incrementan hasta mostrar ganancias netas. No obstante, la edad a la que esto sucede es variable, aunque normalmente se señala que son necesarios por lo menos unos 20 ó 30 años hasta que las ganancias netas sean apreciables y significativas (Laganière *et al.*, 2010; Poeplau *et al.*, 2011; Pérez-Cruzado *et al.*, 2012; Nave *et al.*, 2013).

Actividades enzimáticas

Las diferentes actividades enzimáticas responden a la forestación tras el paso de los años de un modo similar a cómo lo hacen para los factores de localización y forestación que se han discutido previamente. Así, las actividades enzimáticas relacionadas con los ciclos del nitrógeno y del azufre muestran siempre incrementos de actividad frente a sus suelos agrícolas de partida, independientemente de la edad de los árboles, lo mismo que sucede con las relacionadas con el ciclo del carbono, a excepción de la actividad CM-celulasa la cual experimenta descensos (Figura 4.23). En cuanto a las enzimas implicadas en el ciclo del fósforo, la actividad fosfodiesterasa también exhibe descensos para los tres intervalos de edad considerados, mientras que la actividad fosfomonoesterasa permanece invariable, también para todas las edades (Figura 4.23). En cualquier caso, las modificaciones que sufren las distintas actividades enzimáticas analizadas son similares para los diferentes intervalos de edades considerados, ya que en ningún caso existen diferencias significativas entre los valores medios obtenidos para cada uno de ellos. De esta manera, parece que la forestación de terrenos agrícolas tiene un efecto similar sobre la actividad metabólica del suelo, independientemente del tiempo transcurrido desde que se plantaron los árboles. En

otras palabras, la edad de la forestación no parece tener influencia sobre el grado de modificación que sufre la actividad metabólica del suelo como consecuencia de la forestación. Coincidiendo con lo indicado para el resto de factores discutidos hasta ahora, la posible explicación puede ser, precisamente, el corto período de tiempo transcurrido desde el cambio de uso (máximo de 15 años), lo que hace que los cambios inducidos por la forestación a nivel de las actividades enzimáticas sean similares para todas las edades de los árboles de este estudio.

En la bibliografía no se han encontrado referencias acerca del comportamiento de las actividades enzimáticas en suelos forestados con árboles de diferentes edades, aunque sí existen investigaciones en suelos de bosque con árboles de distinta edad. Que la forestación tenga un efecto similar sobre las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico para los tres intervalos de edad considerados de los árboles (Figura 4.23) es un comportamiento similar al hallado para la fosfomonoesterasa por Vasconcellos *et al.* (2013) en bosques reforestados de Brasil. Así, estos autores no aprecian diferencias de actividad para esta enzima en función de la edad en suelos con árboles de entre 5 y 20 años.

En último lugar, las actividades oxidorreductasas no se ven afectadas por la forestación, sin importar cuántos años hayan pasado desde el cambio de uso del suelo (Figura 4.22). Esto resulta llamativo, ya que la cantidad y composición del material del horizonte orgánico en suelos con árboles, así como las comunidades bacterianas y fúngicas suelen incrementarse durante el crecimiento y desarrollo de la masa boscosa (Aguilera *et al.*, 1993), hecho que debería de verse reflejado en las variaciones relativas de las actividades oxidorreductasas de los suelos analizados. No obstante, las actividades de estas dos enzimas no sólo están ligadas a la microbiota edáfica, sino también a la materia orgánica de los suelos (Ladd, 1978; Burns, 1982). De este modo, es posible que en el presente estudio la escasez de modificaciones que la forestación de terrenos agrícolas causa sobre la materia orgánica, independientemente de la edad de los árboles, sea también la responsable de que las actividades enzimáticas oxidorreductasa no exhiban variaciones con el cambio de uso del suelo, independientemente del tiempo transcurrido.

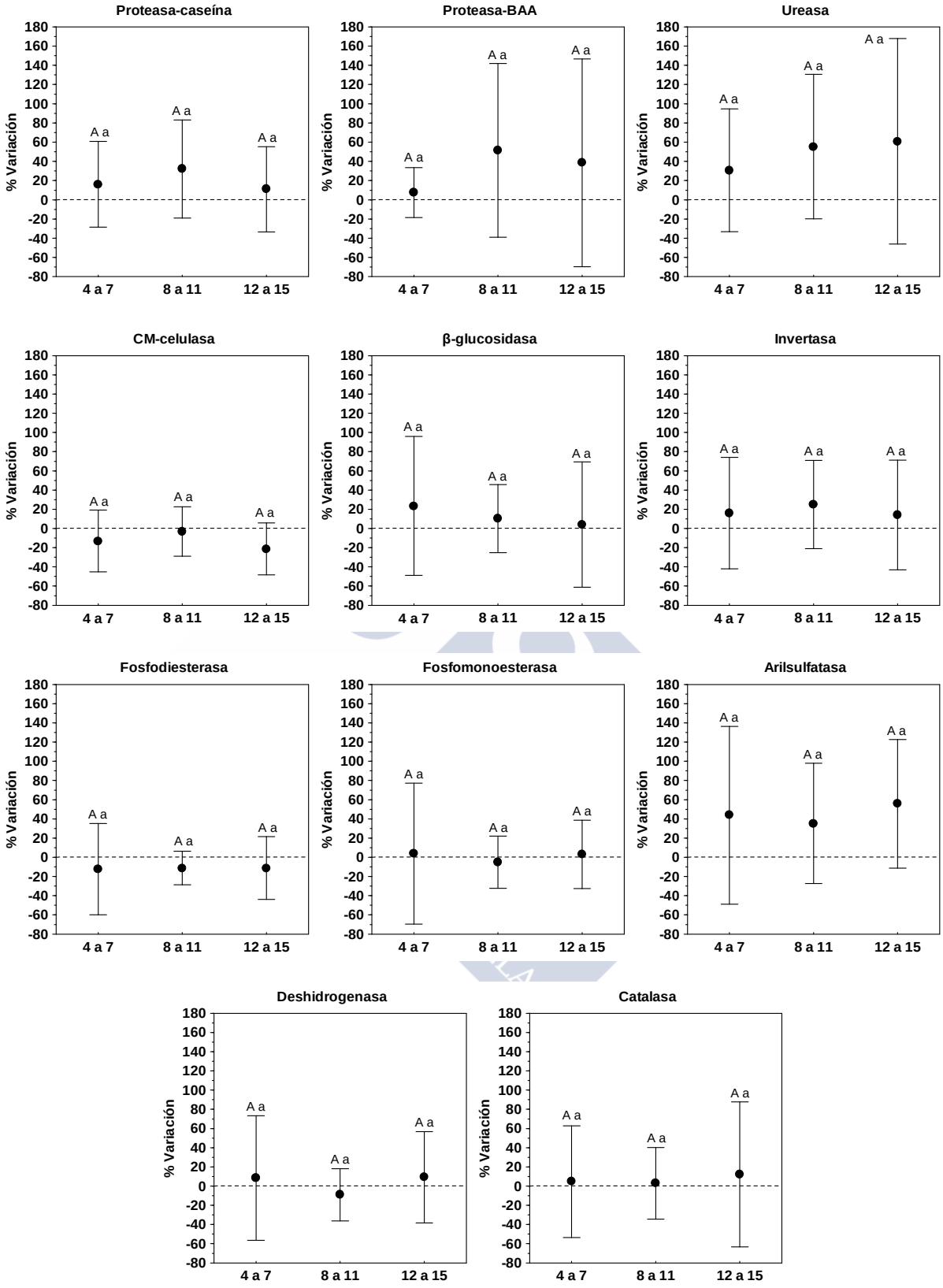


Figura 4.23. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas de los suelos forestados para los diferentes intervalos de edades consideradas. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0{,}05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0{,}05$).

4.2.2 Influencia de las características físicas y químicas de los suelos de cultivo de origen sobre las propiedades de los suelos forestados

En los ecosistemas agrarios la naturaleza e intensidad del laboreo desempeña una función crucial en el ciclo de nutrientes y en la vegetación. Dependiendo de la naturaleza e intensidad del manejo realizado, sus efectos sobre los contenidos en carbono y nitrógeno, en la actividad microbiana y en la mineralización de la materia orgánica edáfica pueden perdurar en el tiempo desde décadas hasta milenios (McLauchlan, 2006). De acuerdo con esto, al forestar suelos que han sido empleados para la agricultura durante varios decenios, como es el caso de los suelos de este estudio, los efectos de la historia de esas labores agrícolas deberían de ser perceptibles en los suelos recientemente forestados, tanto a nivel de las propiedades físicas y químicas como de las bioquímicas.

Son numerosos los estudios que confirman que la historia agrícola previa, así como el estado de partida de los suelos que se forestan, influyen de manera determinante en la evolución de las propiedades generales y de las actividades enzimáticas de los suelos que cambian de uso, como por ejemplo las investigaciones realizadas por Parfitt *et al.* (1997), Foster *et al.* (1998), Compton *et al.* (1998), Compton y Boone (2000) o Hooker y Compton (2003). Atendiendo a las modificaciones sufridas por los suelos, existen algunas propiedades físicas y químicas que son más susceptibles a los efectos del laboreo agrícola y cuyas modificaciones, además de ejercer una gran influencia sobre el metabolismo edáfico, pueden perdurar más tiempo en el suelo una vez éste ha cambiado de uso. Se trata del contenido en materia orgánica (carbono y nitrógeno totales), la densidad aparente, el pH, la cantidad de fósforo inorgánico y la textura de los suelos. (Dick, 1992; McLauchlan, 2006; Berthrong *et al.*, 2009).

En este epígrafe se pretende evaluar la influencia de los valores de las mencionadas propiedades generales en los suelos de cultivo de origen sobre la variación de las actividades enzimáticas, los contenidos en carbono y en nitrógeno totales y la densidad aparente en los suelos que han sido forestados. Con ello se pretende dilucidar en qué medida los valores de las propiedades físicas y químicas de los suelos de cultivo de partida favorecen o ralentizan el metabolismo edáfico una vez el suelo ha sido forestado. Para ello se han establecido unos intervalos en función de los rangos de valores que los suelos de cultivo poseen para cada una de las propiedades generales del suelo consideradas.

4.2.2.1 Carbono y nitrógeno totales

La mayoría de estudios confirman que el cultivo de los suelos origina la pérdida de materia orgánica de los mismos (Davidson y Ackerman, 1993; Paustian *et al.*, 1997), si bien ésta puede recuperarse progresivamente una vez cesan las labores agrícolas al ser forestado el suelo. No obstante, la tasa y la velocidad de recuperación vendrán determinadas en gran medida por la historia agrícola previa de los suelos antes de la forestación (McLauchlan, 2006). Esto se debe a que cuando un suelo cambia de uso agrícola a forestal, la cantidad de materia orgánica en los suelos con nuevo uso no dependerá únicamente de la descomposición de la *litter* y de la biomasa subsuperficial proveniente de las nuevas masas forestales, sino también de la cantidad de materia orgánica que ya existía en los suelos agrícolas de los que partieron (Dick, 1992; Goodale y Aber, 2001; Laganière *et al.*, 2010; Pérez-Cruzado *et al.*, 2014).

Debido a que la materia orgánica juega un papel fundamental en la actividad bioquímica y metabólica de los suelos, se quiere comprobar cómo influye la forestación de terrenos agrícolas sobre la actividad de las diferentes enzimas cuando los suelos de cultivo de partida tienen cantidades de materia orgánica (carbono y nitrógeno totales) diferentes. Para ello se han establecido unos intervalos para los contenidos de estos elementos en los suelos de cultivo de inicio. Para el caso del carbono total, el contenido en este elemento en los suelos de cultivo de origen varía entre 2 y 7 %, (Tabla 4.1) por lo que se establecieron tres intervalos: 2-3, 3-4 y más del 4 %. El número de suelos forestados cuyos suelos de cultivo de procedencia tienen un contenido en carbono total de entre el 2-3 % es de n=16, entre el 3-4 % de n=11 y de más del 4% de n=8. Por su parte, atendiendo al rango de valores de nitrógeno total de los suelos de cultivo de partida (entre 0,16 y 0,49 %; Tabla 4.1), se establecieron 4 intervalos: 0,1-0,2 %; 0,2-0,3 %; 0,3-0,4 % y 0,4-0,5 % y el número de suelos forestados cuyos suelos de origen tienen un contenido en nitrógeno total entre el 0,1-0,2 % es de n=9, entre el 0,2-0,3 % de n=14, entre 0,3-0,4 % de n=8 y entre 0,4-0,5 % de n=4.

Propiedades generales

La forestación tiene un efecto variable sobre la modificación de la densidad aparente en función del contenido en materia orgánica de los suelos de cultivo de partida. Así, la densidad aparente de los suelos forestados disminuye frente a la de sus suelos de partida, excepto cuando el contenido en materia orgánica de estos es más elevado (> 4% de

carbono total y > 0,4 % de nitrógeno total), en cuyo caso la densidad aparente no varía frente a la de sus correspondientes suelos de cultivo de origen (Figura 4.24). En otras palabras, la densidad aparente no se modifica con la forestación cuando ésta se realiza en suelos de cultivo con contenidos en materia orgánica relativamente elevados.

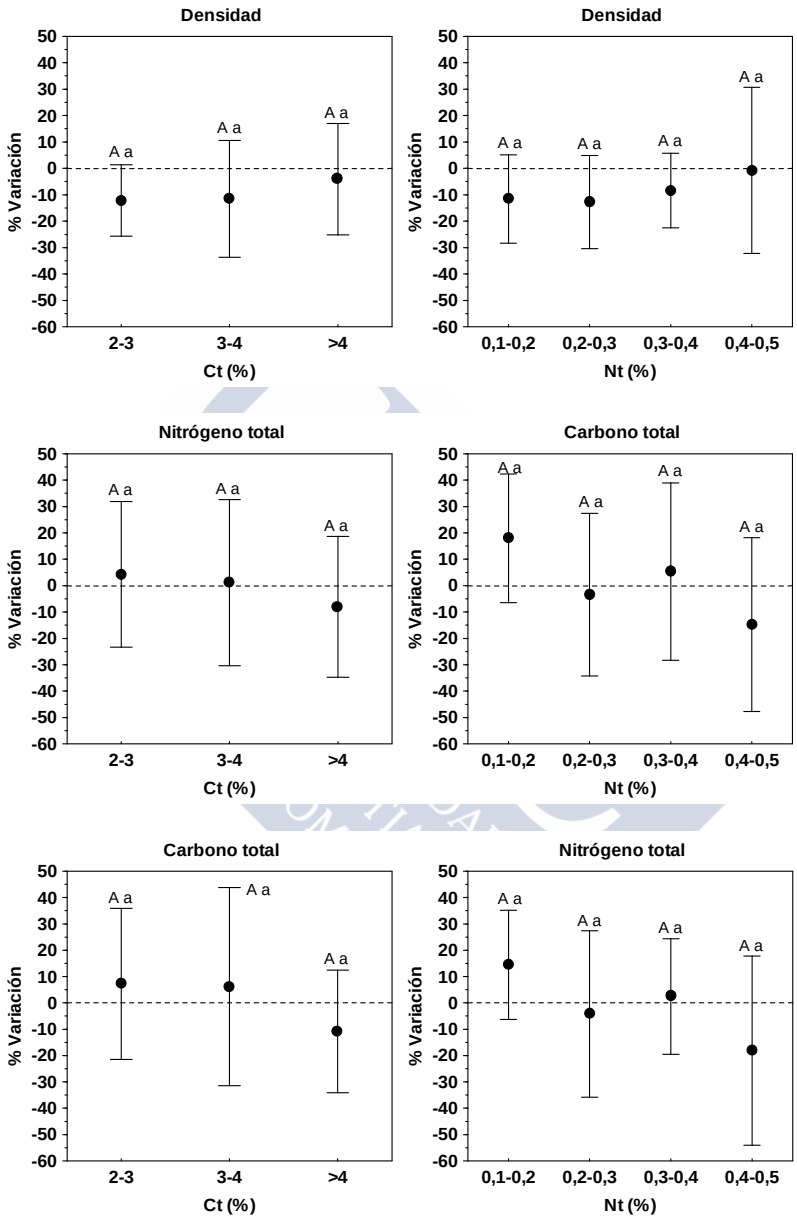


Figura 4.24. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las propiedades generales de los suelos forestados para los distintos intervalos considerados en función de los contenidos en carbono y en nitrógeno totales de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

Esos resultados pueden explicarse considerando que, en este estudio, los suelos agrícolas que tienen poca cantidad de materia orgánica son los que tienen, a su vez, los valores de

densidad aparente más altos. De hecho, en concordancia con lo observado por numerosos autores (Keller y Håkansson, 2010; Kätterer *et al.*, 2011), en estos suelos existe una correlación negativa y estadísticamente significativa ($p \leq 0,05$) entre los contenidos en carbono y en nitrógeno totales y la densidad aparente (Tabla 1.15 del Anexo). La relación negativa se debe fundamentalmente a la elasticidad de la materia orgánica y a su capacidad para formar agregados, los cuales aumentan la cantidad y el volumen de poros en el suelo y disminuyen, así, su densidad aparente (Soane, 1990). Por este motivo, forestar este tipo de suelos de cultivo que tienen poca materia orgánica origina una reducción apreciable en los valores de densidad aparente y un aumento en el contenido en materia orgánica (Figura 4.24). Por otra parte, los suelos agrícolas que tienen unas cantidades de materia orgánica más elevadas tienen los valores de densidad aparente más bajos (Tabla 1.3 del Anexo), dificultando la modificación que sobre la misma pudiera ejercer la forestación.

Por otro lado, los contenidos en carbono y en nitrógeno totales en los suelos forestados muestran una cierta tendencia a la disminución a medida que es mayor el contenido en materia orgánica de los suelos de cultivo de partida (Figura 4.24). Este comportamiento sugiere que existe una relación entre la cantidad de materia orgánica inicial de los suelos de origen y la acumulada por los suelos una vez estos han sido forestados, indicando una menor capacidad de los suelos forestados para acumular materia orgánica, cuanto mayor fuese el contenido inicial de sus suelos de cultivo de partida. De un modo similar, Pérez-Cruzado *et al.* (2014) concluyen que la cantidad inicial de materia orgánica es el principal factor que influye en los cambios en la materia orgánica edáfica tras la forestación de suelos de prado de Galicia, de modo que cuando la cantidad inicial de carbono total de los suelos agrícolas que se forestan es baja (<3 %) se observan incrementos variables en la cantidad de carbono de los suelos forestados, mientras que si los prados de partida tienen cantidades de materia orgánica más elevadas (> 3 %) se aprecian reducciones en la cantidad de materia orgánica de los suelos tras la forestación.

Varios estudios sugieren que cuando cesan las labores agrícolas y los suelos son forestados la materia orgánica que se perdió debido al manejo del suelo puede recuperarse debido, principalmente, al establecimiento de una cubierta vegetal permanente que favorece la acumulación de carbono en el suelo. No obstante, el ritmo de recuperación es más lento de lo que tarda en perderse (Davidson y Ackerman, 1993; Johnson y Curtis,

2001). Cada suelo presenta un equilibrio en su capacidad de almacenar carbono, el cual resulta del correspondiente balance de entradas y pérdidas (Gupta y Rao, 1994), de modo que cuando este equilibrio se interrumpe como consecuencia del cambio de uso el nuevo ecosistema evoluciona hasta alcanzar un nuevo equilibrio (Guo y Gifford, 2002). De este modo, el comportamiento de los suelos forestados investigados puede estar en relación con la capacidad de recuperación que estos tienen una vez cesan las labores agrícolas. Así, para suelos cuyo contenido en materia orgánica se hubiese reducido mucho como consecuencia del cultivo o fuese muy bajo, cualquier variación positiva puede traducirse en un incremento en materia orgánica en un breve periodo de tiempo (Hooker y Compton, 2003). Sin embargo, en los suelos de cultivo de partida cuyos contenidos en materia orgánica fuesen más elevados, cualquier perturbación que se produzca en el ecosistema, incluyendo la forestación, puede derivar en una pérdida de materia orgánica en poco tiempo (Guo y Gifford, 2002; Berthrong *et al.*, 2009), por lo que el resultado de la forestación sería una reducción de los contenidos en carbono y en nitrógeno, al menos a corto plazo, pero que con el tiempo podría revertirse.

Actividades enzimáticas

Si se observan las Figuras 4.25 y 4.26 puede advertirse que la forestación tiene un efecto variable sobre las diferentes actividades enzimáticas investigadas según sea el contenido en materia orgánica de sus suelos de cultivo de inicio. De un modo general, las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico de los suelos forestados se incrementan cuando las cantidades de carbono y nitrógeno totales de los suelos de origen son bajas, y tienden a disminuir cuanta más materia orgánica tienen sus correspondientes suelos de cultivo de origen. El comportamiento similar entre las variaciones de la actividad enzimática en los suelos forestados y las variaciones de la materia orgánica (tanto carbono total como nitrógeno total), sugiere una interdependencia entre los diferentes procesos enzimáticos involucrados en los distintos ciclos de nutrientes en el suelo (Trasar-Cepeda *et al.*, 2000a), los cuales son necesarios para la nutrición vegetal y para el mantenimiento de la actividad microbiana del suelo. El comportamiento mostrado por las actividades enzimáticas puede indicar un incremento de la mineralización potencial de la materia orgánica en aquellos suelos forestados que parten de suelos de cultivo con bajos contenidos en materia orgánica, incremento que va reduciéndose (e incluso se transforma en una disminución) a medida que sus suelos de cultivo de procedencia tienen más cantidad de materia orgánica. Estos

resultados son llamativos y en cierta medida inesperados, pues se espera que en los suelos forestados la actividad enzimática sea mayor cuanto más se incremente la cantidad de materia orgánica en relación a la de los suelos de cultivo de partida (Guo y Gifford, 2002; Wang *et al.*, 2012).

Sin embargo, no todas las enzimas investigadas siguen la tendencia general descrita. En aquellas forestaciones realizadas sobre los terrenos de cultivo con los menores contenidos en materia orgánica, las actividades CM-celulasa y fosfodiesterasa no exhiben variaciones. Sin embargo, a medida que aumenta el contenido en materia orgánica de los suelos de cultivo de partida la actividad de estas enzimas desciende, indicando menos actividad en estos suelos forestados que en sus correspondientes suelos de cultivo (Figuras 4.25 y 4.26). Tal y como se comentó previamente, la actividad CM-celulasa está directamente ligada a la cantidad de restos vegetales ricos en celulosa que existen en el suelo. Se sabe que la incorporación sucesiva de restos vegetales de las cosechas y de fertilizantes de tipo orgánico incrementan los contenidos de materia orgánica en suelos agrícolas (Bolton *et al.*, 1985; Lovell *et al.*, 1995; Cookson *et al.*, 1998), por lo que es probable que los suelos de cultivo que tienen bajos contenidos en materia orgánica tengan también poca cantidad de estos materiales, los cuales son el sustrato para la actividad CM-celulasa. De este modo, al cambiar el uso de este tipo de suelos con poca materia orgánica y plantar árboles, si el cambio en cuanto a la entrada de sustratos sobre los que actúa esta enzima no es muy drástico, no se manifestaría ninguna diferencia en cuanto a su actividad. Esto puede producirse cuando los árboles que portan los suelos forestados investigados son jóvenes y su producción primaria neta es baja (Davis, 1995; Manies *et al.*, 2005), tal y como sucede en este estudio, en el que la edad máxima de los árboles plantados era de 15 años en el momento de los muestreos. Este hecho implica que la biomasa vegetal forestal y la *litter*, que proveen de sustratos a la actividad celulasa, no son suficientes como para que se muestren ganancias netas en estos suelos que han sido forestados sobre terrenos de cultivo con poca materia orgánica. En un sentido opuesto, los suelos de cultivo de origen que tienen más cantidad de materia orgánica, posiblemente dispongan de un *pool* mayor de restos ricos en celulosa procedentes de los restos vegetales enterrados tras las sucesivas cosechas (estos restos vegetales tienen entre un 30 y un 40 % de celulosa) (Machinet *et al.*, 2011) y de los aportes de fertilizantes orgánicos. De esta manera, la eliminación de estas cosechas y su sustitución por una vegetación permanente de porte arbóreo, es decir, la forestación, conlleva el cese en el aporte de estos restos vegetales ricos en celulosa, ya que la *litter* procedente de los árboles tiene menos cantidad de este

compuesto que los restos vegetales de las cosechas (entre un 10 y un 20 %) (Berg y Laskowski, 2006). Por consiguiente, la pérdida de sustratos en los suelos forestados tras el cambio de uso no puede compensarse con el aporte de biomasa superficial procedente de los árboles, ya que su cantidad de celulosa es menor, lo cual deriva en el descenso relativo de actividad CM-celulasa exhibido por los suelos de forestaciones realizadas sobre los antiguos suelos de cultivo que tenían contenidos más elevados en materia orgánica (Figuras 4.25 y 4.26).

Respecto a la fosfodiesterasa, tal y como ya se indicó con anterioridad cuando se evaluó el efecto de la forestación en distintas posiciones fisiográficas (epígrafe 4.2.1.1), la actividad de esta enzima está relacionada con la adición de abonos orgánicos. A pesar de las numerosas investigaciones realizadas al respecto, la relación entre la actividad de las fosfatasas, la mineralización del fósforo orgánico y la fertilización de los suelos no está del todo clara (Condron y Tiessen, 2005). Aunque la mayoría de autores afirman que la fertilización inorgánica puede inhibir la actividad de las fosfatasas si la cantidad de fósforo disponible en el suelo es suficiente (Dick, 1992; Olander y Vitousek, 2000), otros investigadores consideran que la actividad de estas enzimas se puede incrementar debido a que la estimulación del crecimiento radicular y del desarrollo de las plantas, derivada de la aplicación de fertilizantes fosfatados inorgánicos (Lynch y Panting, 1980; López Pérez *et al.*, 1990) puede dar lugar a un enriquecimiento en compuestos orgánicos, debido a la transferencia y a la rizodeposición de carbono orgánico proveniente de las raíces de las plantas (McNair Bostick *et al.*, 2007; Zhong y Cai, 2007). En este estudio, los suelos forestados que sustituyen a antiguos suelos de cultivo que tienen bajos contenidos en materia orgánica tienen, por lo general, unas cantidades de fósforo inorgánico muy elevadas, y similares a las de sus correspondientes suelos de cultivo (Tabla 1.3 del Anexo). Debido a esto, no se aprecia ninguna modificación en la actividad fosfodiesterasa tras la forestación de este conjunto de suelos agrícolas. Por otra parte, las forestaciones realizadas sobre antiguos suelos de cultivo que tienen cantidades más altas de materia orgánica exhiben, generalmente, cantidades de fósforo inorgánico que son inferiores a las de sus correspondientes suelos de cultivo de origen (Tabla 1.3 del Anexo). A pesar de estos menores contenidos en fósforo inorgánico extraíble, la actividad fosfodiesterasa disminuye, posiblemente debido a que los árboles suelen tener, por lo general, unos requerimientos de fósforo inorgánico menores a los de los cultivos de maíz (Chapin III, 1983; Palm, 1995; Ribet y Drevon, 1996).

Tal y como se comentó al principio del presente epígrafe de discusión, la sustitución de suelos de cultivo por suelos forestales implica un cambio en la dinámica de la materia orgánica debido al distinto balance que existe entre la entrada y la mineralización de la misma en los dos tipos de suelos. Así, mientras que los suelos agrícolas reciben periódicamente aportes de fertilizantes orgánicos y restos vegetales provenientes de las cosechas que son enterrados debido a los arados, en los suelos forestados dicha entrada proviene únicamente de la biomasa vegetal, por lo que la descomposición de la *litter* y de las raíces y biomasa subsuperficiales constituyen los únicos sustratos disponibles para las comunidades vegetales y microbianas. Por este motivo, la nueva vegetación arbórea y la microbiota edáfica tienen que adaptarse a este cambio, es decir, a unos nuevos requerimientos nutricionales particulares (Parfitt *et al.*, 2003), los cuales son diferentes a los que tienen sus suelos de cultivo de procedencia. Sin embargo, este cambio drástico en el ciclo de los bioelementos no afecta a todos los suelos forestados por igual. Así, y a tenor de lo que se observa en las Figuras 4.25 y 4.26, parece que el *pool* o cantidad de materia orgánica existente en los suelos agrícolas de partida, el cual puede afectar al funcionamiento de la comunidad edáfica microbiana (Bending *et al.*, 2002), es el factor que condiciona en mayor medida el comportamiento enzimático de los suelos forestados. De acuerdo con esto, el hecho de que la actividad enzimática de tipo hidrolítico en suelos forestados sobre antiguos suelos de cultivo con poca materia orgánica aumente, puede sugerir que existe una mayor necesidad por parte de los árboles y los microorganismos, de adaptarse a estas nuevas condiciones eco-fisiológicas y nutricionales del suelo, lo cual se traduce en un metabolismo más intenso. Sin embargo, cuando la forestación se realiza sobre antiguos suelos de cultivo que ya tenían más cantidad de materia orgánica, es posible que este mayor *pool* de sustrato cause que tanto los árboles como los microorganismos no requieran de un metabolismo tan intenso para adaptarse a estas nuevas condiciones del suelo, provocando que las diferentes actividades de las enzimas hidrolíticas, o bien no mostrasen modificaciones, o bien señalasen descensos, indicando así una intensidad en el metabolismo edáfico menor que la que tienen sus respectivos suelos de cultivo de partida. De hecho, la diferente actividad de los microorganismos se puede apreciar en las actividades enzimáticas oxidorreductasas, las cuales siguen la misma tendencia que las enzimas de tipo hidrolítico (Figuras 4.25 y 4.26) sugiriendo, de este modo, una intensidad metabólica distinta (en sentidos opuestos) en los suelos que fueron forestados sobre terrenos de cultivo con baja y con elevada cantidad de materia orgánica.

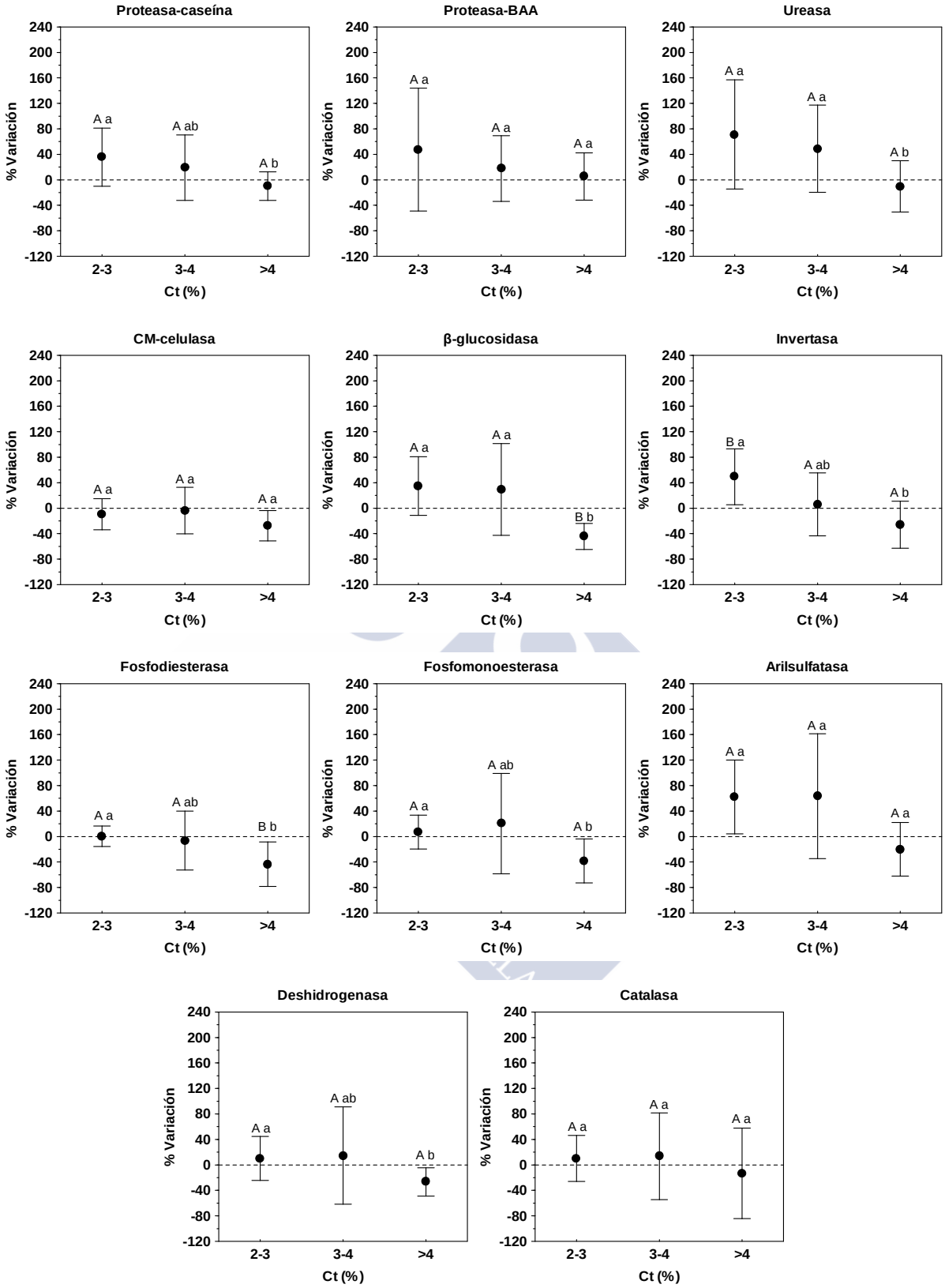


Figura 4.25. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas de los suelos forestados para los distintos intervalos considerados en función del contenido en carbono total de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

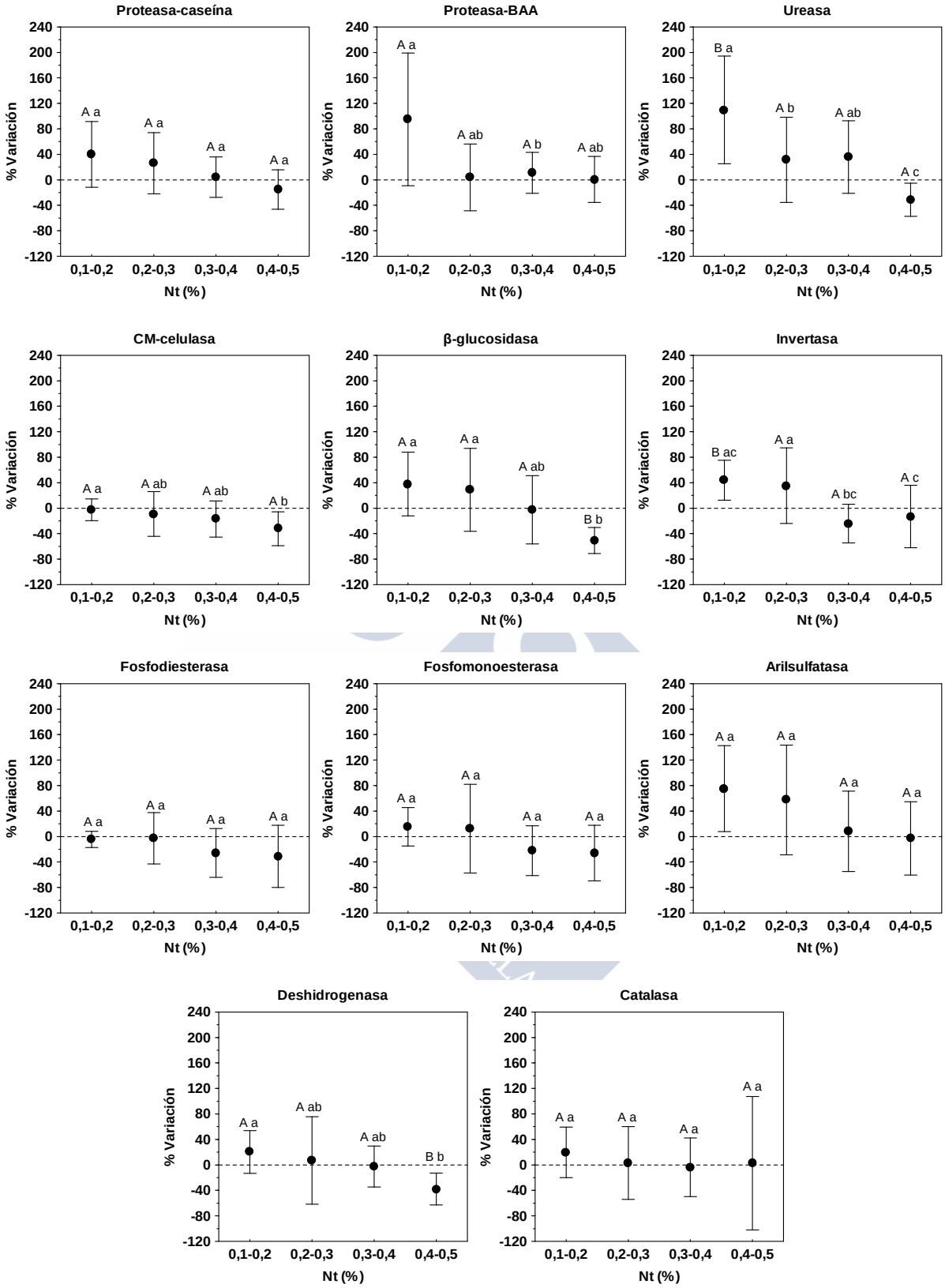


Figura 4.26. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas de los suelos forestados para los distintos intervalos considerados en función del contenido en nitrógeno total de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

Una forma de comprobar la intensidad en el metabolismo de los microorganismos es mediante el empleo del cociente de actividad hidrolítica/actividad deshidrogenasa (actividad enzimática/DES), el cual aporta información ecológica importante, ya que proporciona una idea del estado o intensidad metabólica de la comunidad microbiológica del suelo (Allison *et al.*, 2007; Lagomarsino *et al.*, 2011) y permite normalizar las diferencias entre la actividad de la microbiota, permitiendo así una mejor comparación entre las enzimas de suelos con diferentes usos (Masciandaro y Ceccanti, 1999; Nsabimana *et al.*, 2004).

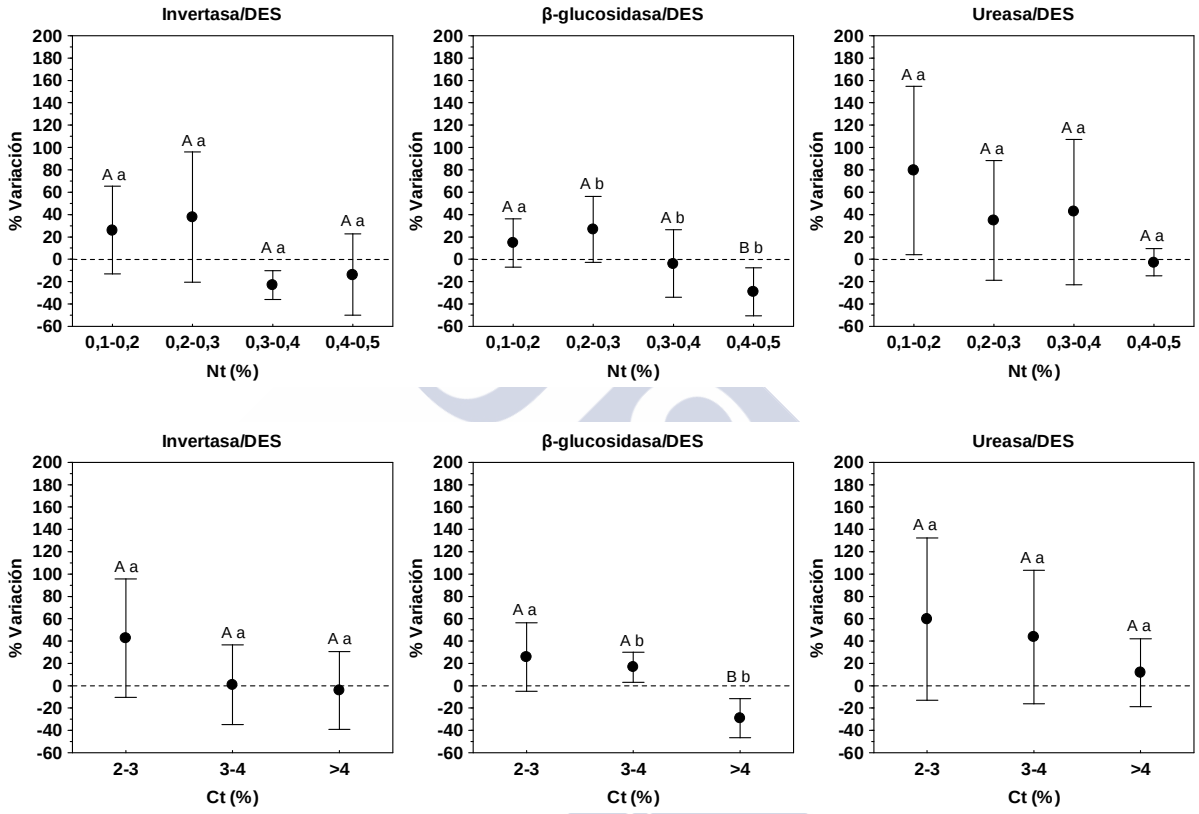


Figura 4.27. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas por unidad de actividad deshidrogenasa de los suelos forestados en función de los contenidos en carbono y en nitrógeno totales de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

En la Figura 4.27 se muestran las variaciones porcentuales de las actividades enzimáticas hidrolíticas por unidad de actividad deshidrogenasa. A modo de ejemplo se muestran únicamente algunas de las actividades enzimáticas investigadas, las cuales se han agrupado en función de los contenidos en carbono total y en nitrógeno total de los suelos de cultivo de partida. No obstante, los valores de las demás actividades enzimáticas de tipo hidrolítico por unidad de actividad deshidrogenasa, así como los porcentajes de variación de la actividad

enzimática/DES de cada suelo forestado en relación a su correspondiente suelo agrícola de origen se muestran en las Tablas 1.7 y 1.13 del Anexo.

Las actividades enzimáticas por unidad de actividad deshidrogenasa aumentan cuando la cantidad de materia orgánica de los suelos de cultivo de origen es baja y disminuyen a medida que ésta aumenta, sugiriendo así una mayor producción de enzimas por parte de las comunidades microbianas únicamente cuando la cantidad inicial de materia orgánica es baja. Éste comportamiento coincide con el exhibido por las actividades enzimáticas expresadas en valor absoluto (Figuras 4.25 y 4.26), confirmando lo que se había sugerido entonces: los suelos que han sido forestados sobre terrenos de cultivo que tienen bajos contenidos en materia orgánica presentan unas comunidades microbianas metabólicamente más activa o en situación de estrés fisiológico (Lagomarsino *et al.*, 2011), la cual responde con una mayor producción de enzimas, posiblemente para mantener el potencial hidrolítico de los suelos (Doran, 1980; Trasar-Cepeda *et al.*, 2008a). Este estrés puede ser consecuencia de la necesidad que tienen tanto los árboles como la microbiota edáfica de adaptarse a las nuevas condiciones eco-fisiológicas del suelo, las cuales son muy diferentes de las de sus correspondientes suelos de cultivo de origen. En el extremo opuesto, la menor intensidad metabólica (actividad hidrolítica/DES desciende) que muestran aquellos suelos que han sido forestados sobre antiguos terrenos de cultivo que tienen más cantidad de materia orgánica (Figura 4.27) sugiere que, tanto los árboles como la microbiota edáfica, no requieren de una actividad tan intensa ni de una producción de enzimas tan elevada para adaptarse a estas nuevas condiciones ecológicas y nutricionales del suelo tras el cambio de uso. Este sería el motivo por el cual las diferentes actividades enzimáticas o bien no varían, o bien descienden, frente a sus correspondientes suelos de cultivo de origen en estos suelos forestados.

4.2.2.2 Densidad aparente

Los terrenos agrícolas son labrados de manera continuada, en muchos casos durante decenios, por lo que es de suponer que, al igual que sucede con otras propiedades de los suelos como el contenido en carbono o en nitrógeno, los efectos del laboreo sobre la densidad aparente pueden perdurar durante mucho tiempo en el suelo, incluso después de que su uso haya cambiado. En este sentido, en un estudio acerca del efecto de la historia agrícola sobre suelos forestados en terrenos de cultivo abandonados hace más de 40 años, Compton *et al.* (1998) concluyen que el incremento de la densidad aparente asociado a la compactación de los suelos agrícolas perdura en el suelo a lo largo del tiempo y puede provocar la resistencia del mismo a la penetración de las raíces y reducir la disponibilidad de agua en el suelo, afectando de este

modo a la biodisponibilidad de los nutrientes necesarios para las plantas (Lee *et al.*, 1996; Li *et al.*, 2002), lo cual puede causar, a su vez, una disminución del tamaño y la actividad de las comunidades microbianas (Welbaum *et al.*, 2004), afectando así también a la actividad enzimática del suelo.

Por ello, se pretende comprobar el efecto de los diferentes grados de compactación que tienen los suelos de cultivo de partida sobre la variación de las actividades enzimáticas y las propiedades generales de los suelos que han sido forestados, estableciéndose una serie de intervalos en función de los valores de densidad aparente de dichos suelos agrícolas. Así, se establecieron cuatro intervalos de densidad aparente: de 0,6 a 0,8, de 0,8 a 1,0, de 1,0 a 1,2 y de 1,2 a 1,4 g cm^{-3}. El número de suelos forestados cuyos suelos de cultivo de partida tienen valores de densidad aparente que oscilan entre 0,6-0,8 g cm^{-3} es de n=4, entre 0,8-1,0 g cm^{-3} de n=12, entre 1,0-1,2 g cm^{-3} de n=16 y entre 1,2-1,4 g cm^{-3} de n=3.

Propiedades generales

Atendiendo a los datos mostrados en la Figura 4.28, parece que el valor de densidad aparente de los suelos de cultivo no ejerce ninguna modificación sobre la variación de la materia orgánica, ya que en ningún caso ésta supera el ±10 %. Posiblemente esto se deba a que los suelos forestados investigados provienen de antiguos suelos de cultivo que tienen valores de densidad aparente comprendidos entre 0,6 y 1,4 g cm^{-3} (Tabla 1.3 del Anexo) y, aunque éste es un rango de variación amplio, no debería suponer ningún impedimento para el crecimiento radicular de plantas y árboles (Moehring y Rawls, 1970; Jordan *et al.*, 2003). Autores como Jordan *et al.* (2003) o Li *et al.* (2002) reportan valores críticos de densidad aparente del suelo de 1,8 g cm^{-3} y 1,6 g cm^{-3}, respectivamente, para que los efectos negativos sobre el crecimiento radicular de las plantas y los contenidos en materia orgánica sean claros. Del mismo modo, la textura franco-arenosa de la gran mayoría de los suelos estudiados (epígrafe 4.1.1.9; Tabla 1.2 del Anexo) ayuda al buen desarrollo radicular y a la aireación de los suelos, independientemente de su densidad aparente (Greacen y Sands, 1980; Aguilar y Heil, 1988). Esto favorece los procesos relacionados con la dinámica de la materia orgánica (Beyer *et al.*, 1992) y causa que la forestación del suelo no tenga un efecto diferente sobre ésta, al menos dentro del rango de densidades o grados de compactación de los suelos de cultivo investigados en este estudio que, tal y como se indicó previamente, están por debajo de los valores críticos.

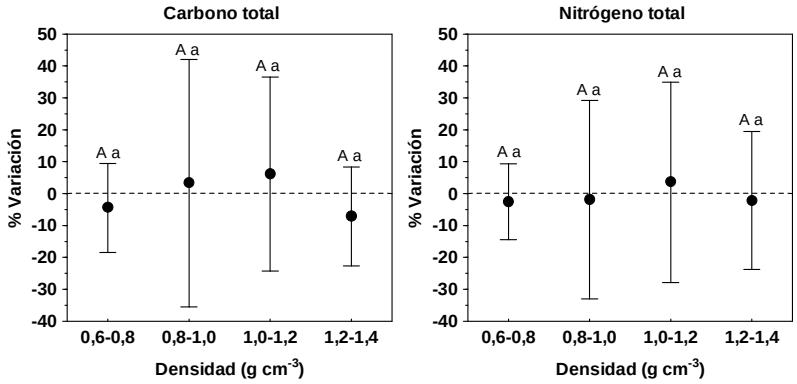


Figura 4.28. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de los contenidos en carbono y en nitrógeno totales de los suelos forestados para los intervalos considerados en función de la densidad aparente de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

Actividades enzimáticas

Observando la Figura 4.29 puede apreciarse que la influencia de la densidad aparente del suelo de cultivo previo sobre las actividades enzimáticas es muy variable. No obstante, parece que los rangos de 0,8-1,0 y de 1,0-1,2 g cm^{-3} son los más favorables para la actividad enzimática de los suelos forestados, ya que en ese intervalo la mayoría de las enzimas muestran incrementos relativos de actividad, mientras que para densidades tanto por encima como por debajo de este intervalo (0,6-0,8 cm^{-3} y 1,2-1,4 cm^{-3}, respectivamente) las actividades enzimáticas o no exhiben variaciones, o disminuyen. Varios autores afirman que la reducción de la porosidad del suelo originada por la compactación en los terrenos agrícolas puede propiciar deficiencias de oxígeno debido a la reducción en su difusión. Esto puede afectar negativamente a la actividad de enzimas como la catalasa (Pagliai y De Nobili, 1993), que en el caso de los suelos investigados en este estudio no se modifica, la fosfomonoesterasa y la proteasa-caseína (Tan *et al.*, 2008) o la amidasa y la deshidrogenasa (Dick *et al.*, 1988; Jordan *et al.*, 2003). Sin embargo, cuando los suelos agrícolas son forestados, la densidad aparente de los suelos disminuye (Messing *et al.*, 1997; Tang y Li, 2013; Vasconcellos *et al.*, 2013) y las consecuencias negativas de la compactación se podrían revertir, con lo que puede aumentar la productividad vegetal y microbiana y favorecer la aireación del suelo, lo cual puede favorecer, a su vez, a la actividad enzimática de los suelos. No obstante, y coincidiendo con lo indicado previamente, en el caso de los suelos investigados parece que la forestación únicamente ocasiona un aumento de la actividad de las enzimas cuando se lleva a cabo en suelos agrícolas que tienen valores de densidad aparente comprendidos entre 0,8 y 1,2 g cm^{-3}.

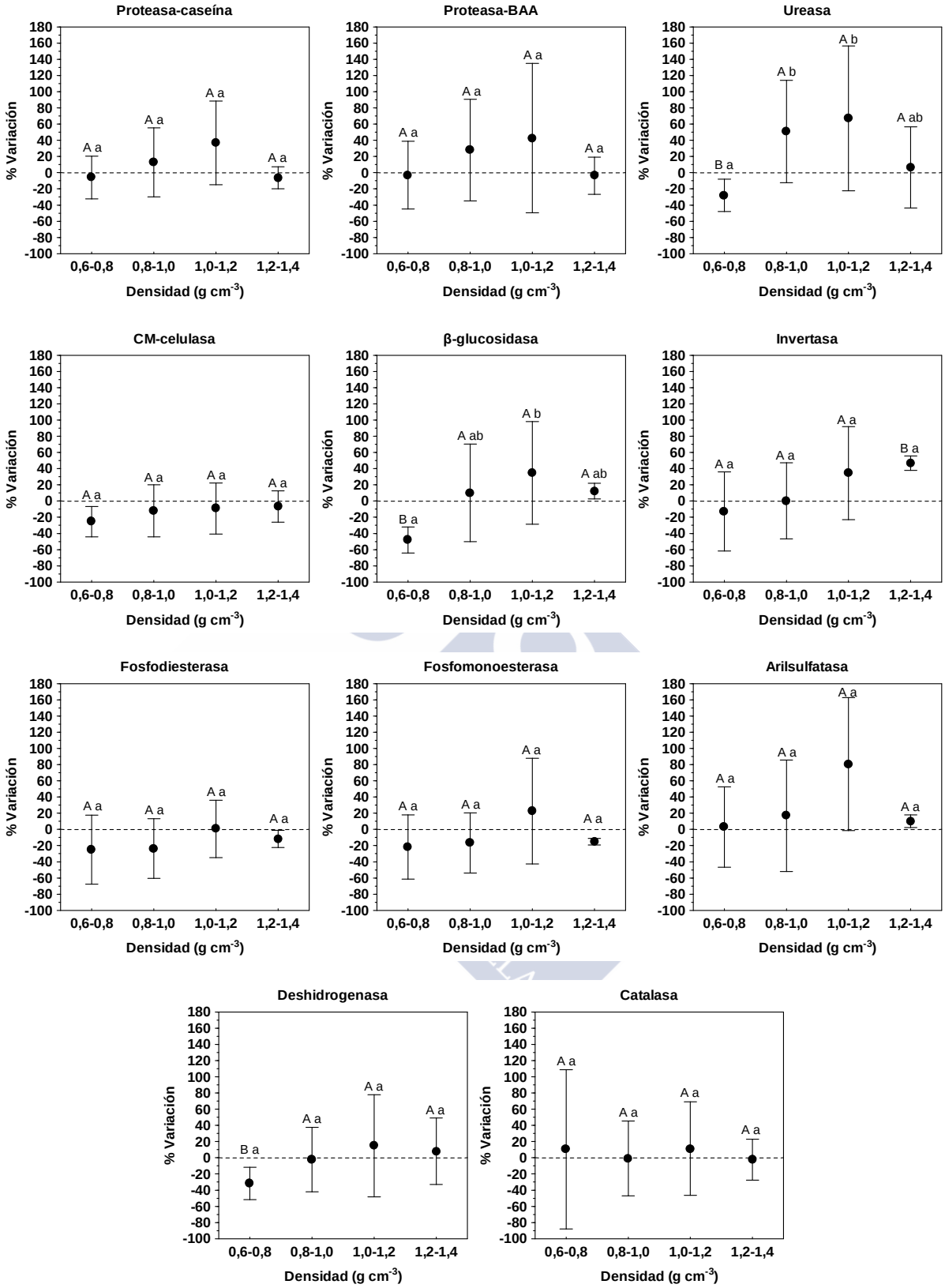


Figura 4.29. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas de los suelos forestados para los distintos intervalos considerados en función de la densidad aparente de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

4.2.2.3 pH en KCl

Los suelos de Galicia suelen tener carácter ácido debido a la elevada pluviosidad, y a la acidez del material de partida (Guitián y Muñoz Taboadela, 1960), lo cual puede limitar su productividad agrícola. De hecho, en la región gallega el pH de los suelos de cultivo (medido en cloruro potásico) suele oscilar entre 3,8 y 7,0, con un valor medio de 4,6±0,3 (Trasar-Cepeda *et al.*, 2008b). Estos valores de pH son ligeramente superiores a los de los suelos de cultivo investigados en este estudio, los cuales fluctúan entre 3,5 y 5,5, con un valor medio de 4,2±0,4, aunque la mayoría de los suelos investigados tienen pH medido en KCl en torno a 4,0-4,5. La diferencia entre los valores de pH reportados por Trasar-Cepeda *et al.* (2008b) y los de este estudio posiblemente se deba a que los materiales de partida, la zona de muestreo y los tipos de cultivo eran más amplios en el citado estudio.

Debido a la acidez de los suelos agrícolas de Galicia es frecuente el aporte de sustancias encalantes que hagan disminuir su acidez, tanto en suelos dedicados a prado como en los dedicados al cultivo de maíz. Hay que tener en cuenta que en este estudio la mayoría de las forestaciones se realizaron sobre antiguos suelos de cultivo con valores de pH entre 4,0-4,5, lo que indica que, a pesar de que estos suelos se encalan con frecuencia, este encalado no es suficiente ya que, según la clasificación de Guitián y Carballas (1976), el pH de los suelos analizados sigue siendo fuertemente ácido y no se consigue subir su pH, ni tampoco tener suelos de cultivo con un amplio rango de valores (por ejemplo de suelos ácidos a alcalinos). No obstante, pese a que el rango de valores de pH KCl de los suelos de partida de este estudio es estrecho, se quiere comprobar el efecto que la forestación tiene sobre la variación de la actividad enzimática de los suelos, cuando el cambio de uso se realiza en suelos de cultivo que tienen valores de pH distintos.

El estudio de esta propiedad es importante, ya que se ha demostrado que elevar el pH de suelos ácidos mediante encalado influye en las reacciones químicas y bioquímicas, así como en los procesos microbiológicos (Acosta-Martinez y Tabatabai, 2000), promoviendo cambios en la solubilidad de los nutrientes, aumentando el desarrollo radicular de las plantas y, de ese modo, favoreciendo el desarrollo de la actividad de la biomasa microbiana edáfica (Edmeades *et al.*, 1981; Adams y Adams, 1983; Robson, 1989). El pH de los suelos también afecta a la actividad de las enzimas debido a la sensibilidad de los grupos de aminoácidos funcionales frente al pH, que puede hacer que vean alteradas sus conformaciones químicas esenciales para la unión y la catálisis. Del mismo modo, el pH

puede afectar a la actividad de las enzimas al influir en la concentración de inhibidores o activadores en la solución del suelo y en la concentración efectiva del sustrato (Dick *et al.*, 2000), o mediante la ionización o protonación de los grupos ácidos o básicos de su centro activo (Wang *et al.*, 2006). Asimismo, la revisión bibliográfica realizada por Sinsabaugh *et al.* (2008), que utiliza datos de más de cuarenta ecosistemas diferentes, prueba que el pH del suelo es uno de los principales factores de control de la actividad enzimática.

Las modificaciones en el pH de los suelos agrícolas pueden ser detectables en el suelo incluso décadas después del cambio de uso (Binkley *et al.*, 1989) y, dado que los suelos de cultivo donde fueron realizadas las forestaciones han sido sometidos durante años a variaciones del pH, es posible que dichos efectos aún perduren y puedan tener influencia sobre la actividad enzimática de los suelos forestados. Para evaluar los mencionados efectos del pH de los suelos de cultivo iniciales se emplearán los valores de esta propiedad medidos en KCl, por ser esta medida un reflejo de la acidez potencial del suelo (Schofield y Taylor, 1955).

De este modo, de acuerdo con el rango de valores de pH KCl de los suelos de cultivo de partida y que, tal y como se dijo previamente, oscila entre 3,5 y 5,5, si se realizan divisiones cada media unidad de pH se obtienen cuatro intervalos. El número de suelos forestados cuyos suelos de cultivo de partida tienen valores de pH KCl que oscilan entre 3,5-4,0 es de n=7, entre 4,0-4,5 de n=22, entre 4,5-5,0 de n=2 y entre 5,0-5,5 de n=4.

Propiedades generales

La forestación de terrenos agrícolas que tienen diferentes valores de pH KCl causa efectos variables sobre la densidad aparente, sin que se aprecie ninguna tendencia o evolución clara (Figura 4.30). De este modo, en los intervalos de 3,5-4,0 y 4,5-5,0 se produce un descenso, mientras que en los intervalos de 4,0-4,5 y 5,0-5,5 no se observa ninguna variación (Figura 4.30). No obstante, hay que llamar la atención sobre el intervalo de 4,5-5,0, ya que el bajo número de individuos que lo conforman (n=2) puede estar causando que no se refleje el comportamiento real que tiene la forestación sobre la variación de la densidad aparente en antiguos suelos de cultivo con estos valores de pH KCl.

Al contrario de lo que sucede para la densidad, los valores de pH KCl que tienen los suelos de partida sí que parecen tener una influencia más clara en el efecto de la

forestación sobre la variación de la materia orgánica (carbono y nitrógeno totales). Así, ésta tiende a aumentar conforme lo hacen los valores de pH KCl de los suelos de cultivo iniciales (Figura 4.30), sugiriendo que el cambio de uso del suelo favorece la acumulación de materia orgánica únicamente cuando éste se realiza sobre antiguos suelos de cultivo con valores de pH KCl relativamente elevados (5,0-5,5). Nuevamente, parece que las variaciones del intervalo 4,5-5,0 no siguen la tendencia al aumento descrita (Figura 4.30) si bien, tal y como se expuso previamente, el escaso número de individuos de este intervalo puede ser la causa de dicho comportamiento.

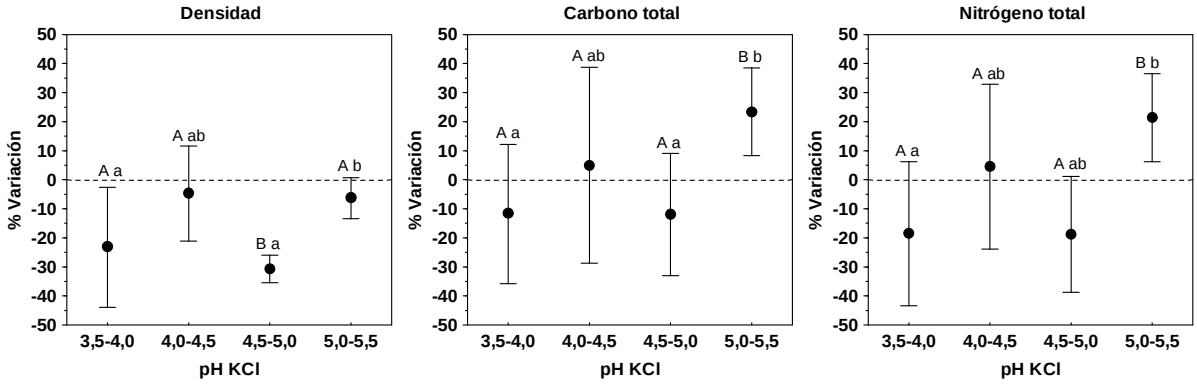


Figura 4.30. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las propiedades generales de los suelos forestados para los intervalos considerados en función del pH KCl de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

El pH de los suelos ha sido relacionado con la capacidad y el ritmo de mineralización de la materia orgánica de los suelos por numerosos autores (Motavalli *et al.*, 1995; Curtin *et al.*, 1998; Acosta-Martinez y Tabatabai, 2000). Según se comprobó hasta el momento, y de un modo general, la forestación provoca un descenso en los valores de pH KCl de los suelos investigados, el cual puede deberse al cese de los encalados en los suelos forestados, así como a la producción de ácidos orgánicos originados por la descomposición de la *litter* presente en la superficie del suelo y por la producción de exudados radiculares (Jobbágy y Jackson, 2003). Dicho descenso en los valores de pH KCl de los suelos forestados es, además, más marcado cuanto mayores son los valores de pH KCl de los suelos de cultivo de partida, es decir, el descenso se nota más para aquellos suelos forestados cuyos suelos de cultivo iniciales tienen valores de pH KCl comprendidos en el intervalo de 5,0-5,5. Además, estos suelos forestados cuyo pH desciende frente al de sus correspondientes suelos agrícolas de origen, muestran un

incremento en el contenido en materia orgánica (Tabla 1.8 del Anexo), lo cual se confirma por la correlación significativa ($p \leq 0,05$) y negativa entre los contenidos en materia orgánica (carbono y nitrógeno totales) y los valores de pH KCl (Tabla 1.14 del Anexo), poniendo de manifiesto que son precisamente los suelos forestados con valores de pH KCl más bajos los que más cantidad de materia orgánica tienen. De este modo, el cambio de uso del suelo conlleva un descenso en el pH KCl, el cual lleva asociado, a su vez, un incremento en los contenidos en materia orgánica de estos suelos. Esta relación podría explicar el distinto efecto que origina la forestación de antiguos suelos de cultivo que tienen diferentes valores de pH KCl sobre la materia orgánica (Figura 4.30). Así, autores como Motavalli *et al.* (1995) han sugerido que la acidez de los suelos reduce los ritmos de descomposición de la materia orgánica, lo cual se puede explicar debido a que a valores bajos de pH se produce una disminución de la biomasa microbiana, lo cual ralentiza la mineralización de la materia orgánica y favorece su acumulación (Rousk *et al.*, 2009). También, a valores bajos de pH KCl se puede producir un aumento de la cantidad de materia orgánica recalcitrante debido a la formación de complejos con el aluminio (González-Prieto y Carballas, 1991). Esta reacción podría estar teniendo lugar en los suelos analizados, ya que en las forestaciones de este estudio los óxidos de aluminio están positiva y significativamente correlacionados ($p \leq 0,05$) con el pH KCl (Tabla 1.14 del Anexo).

Actividades enzimáticas

La influencia que el pH KCl de los suelos de cultivo de origen tiene sobre las actividades de las enzimas varía dependiendo de la enzima considerada (Figura 4.31). No obstante, a pesar de esta variabilidad existe un comportamiento común para la mayoría de ellas. Así, la forestación origina un aumento de la actividad enzimática, tanto de hidrolasas como de oxidorreductasas, cuando ésta tiene lugar en los antiguos suelos de cultivo con los valores de pH KCl iniciales más elevados entre los investigados en este estudio (entre 5,0-5,5; Figura 4.31). Coincidiendo con lo discutido en relación a la influencia del pH KCl de los suelos de cultivo sobre la variación de las propiedades generales tras la forestación, este incremento en las actividades enzimáticas posiblemente esté ligado al aumento en el contenido en materia orgánica que la forestación causa sobre estos antiguos suelos de cultivo de pH KCl más elevado.

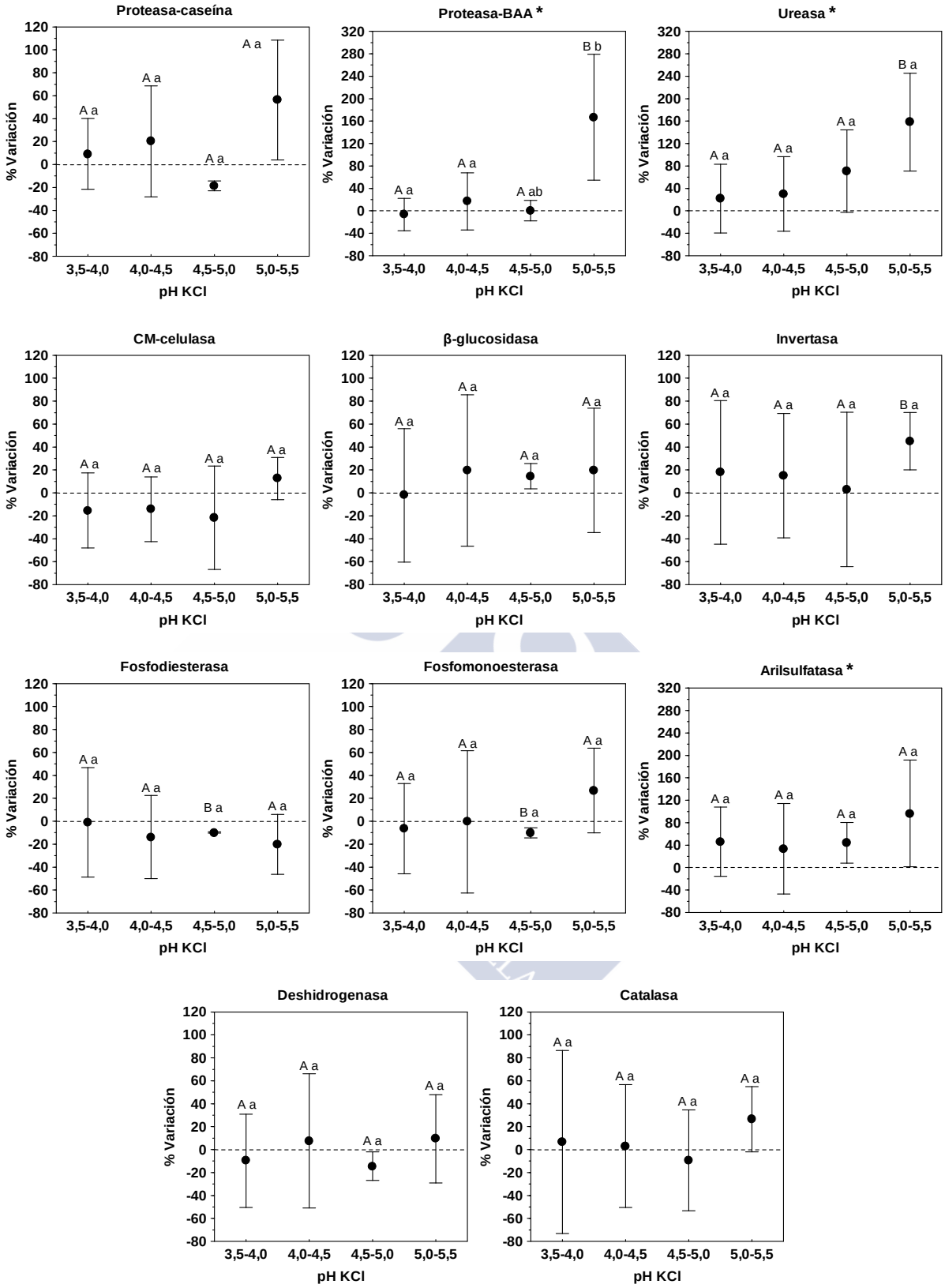


Figura 4.31. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas de los suelos forestados para los diferentes intervalos considerados en función del pH KCl de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).*= escala diferente.

4.2.2.4 Fósforo inorgánico extraíble con bicarbonato sódico

La mayoría de las formas químicas del fósforo presentes en el suelo son orgánicas, relativamente insolubles en agua y no se encuentran inmediatamente disponibles para las plantas. Debido a ello, para mantener los niveles de producción en ecosistemas agrarios es necesario aportar fertilizantes fosfatados inorgánicos de forma continuada. Estos son los que mantienen constantes los niveles de fósforo disponible en el suelo y hacen que sus efectos sean detectables a largo plazo (Newman, 1997). Por otra parte, cuando los suelos agrícolas son forestados este tipo de adiciones cesan y, a pesar de que los niveles de fósforo en estos suelos normalmente descienden con el tiempo, hay evidencias de que los elevados niveles de fósforo derivados de la agricultura pueden permanecer altos incluso décadas después del cambio de uso (Compton y Boone, 2000).

Tal y como se comentó con anterioridad, la aplicación de fertilizantes fosfatados inorgánicos en suelos agrícolas promueve el crecimiento radicular vegetal debido al aporte inmediato de nutrientes (Lynch y Panting, 1980; López Pérez *et al.*, 1990). Este hecho favorece la acumulación de materia orgánica edáfica debido a la transferencia y rizodeposición de carbono orgánico proveniente de las raíces de las plantas (McNair Bostick *et al.*, 2007; Zhong y Cai, 2007), lo cual puede provocar variaciones en la actividad bioquímica de los suelos. Por ello, para comprobar si la forestación de terrenos agrícolas que tienen cantidades de fósforo inorgánico afecta de un modo distinto a la variación de la actividad enzimática se establecieron cuatro rangos en base a los contenidos en fósforo inorgánico extraíble con bicarbonato sódico (fósforo inorgánico) de los suelos de cultivo de origen. Los rangos y el número de suelos forestados cuyos suelos de cultivo pertenecen a cada uno de ellos se indican a continuación; aquellas forestaciones cuyos suelos de cultivo de origen tienen entre 0-50 mg kg^{-1} de fósforo inorgánico son n=13, entre 50-100 mg kg^{-1} son n=14, entre 100-150 de mg kg^{-1} n=4 y con más de 150 mg kg^{-1} hay 4 suelos.

Propiedades generales

Tal y como se mencionó en varias ocasiones a lo largo de esta memoria, los suelos forestados tienen valores de densidad aparente menores que sus correspondientes suelos de cultivo de origen, con la excepción del intervalo de más de 150 mg kg^{-1} de fósforo inorgánico, para el que no se aprecia ninguna variación en la densidad aparente (Figura 4.32), lo cual posiblemente pueda ser atribuible a que de los 4 individuos que lo forman, tres corresponden a las tres forestaciones de Anllada 2 (Tabla 1.3 del Anexo), lo que podría enmascarar el efecto

real de la forestación sobre la variación de esta propiedad. Así, la disminución de los valores de la densidad aparente como consecuencia de la forestación parece ser independiente de la cantidad de fósforo inorgánico extraíble que tienen los suelos de cultivo de partida (Figura 4.32).

En los suelos investigados parece que las modificaciones en el contenido en materia orgánica no están relacionadas con el contenido en fósforo inorgánico. Esto puede deberse a que, posiblemente, el contenido en este elemento de los suelos analizados sea suficiente en todos los casos, de modo que esto causaría que no existiesen diferencias entre los suelos forestados y los de cultivo en relación a la acumulación de materia orgánica en función del contenido en fósforo inorgánico extraíble de los suelos agrícolas de origen. No obstante existe una excepción a esta ausencia de modificaciones, ya que para el intervalo 100-150 mg kg^{-1} se observa un aumento, tanto en el contenido en carbono como en el de nitrógeno. Este comportamiento puede deberse a que de los cuatro suelos forestados que conforman este grupo, tres corresponden a la misma parcela (A Barquiña) la cual, tal y como se indicó en el apartado de material (epígrafe 2.1.1), está formada por un solo suelo agrícola y tres forestaciones que derivan de él y que portan distintas especies forestales de edades variadas. Estos tres suelos forestados tienen significativamente ($p \leq 0,05$) más materia orgánica que su suelo de cultivo de procedencia (Tabla 1.3 del Anexo), de modo que podrían estar enmascarando el efecto real del contenido en fósforo inorgánico en la modificación del contenido en materia orgánica de los suelos forestados.

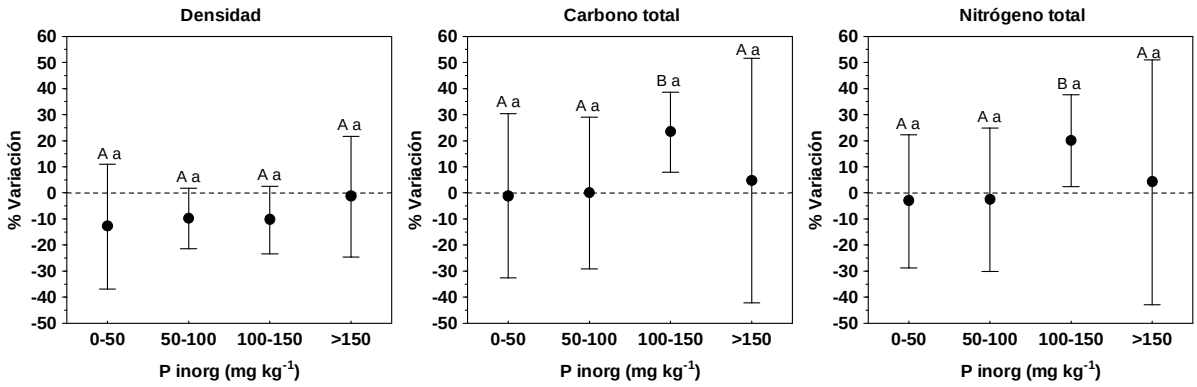


Figura 4.32. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las propiedades generales de los suelos forestados para los diferentes intervalos considerados en función del contenido en fósforo inorgánico extraíble en bicarbonato sódico de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

Actividades enzimáticas

Si se observa la Figura 4.33 puede comprobarse que las cantidades de fósforo inorgánico extraíble de los suelos de cultivo de partida no parecen tener una influencia determinante, ya que el comportamiento de las actividades enzimáticas (tanto hidrolasas como oxidorreductasas) en los suelos forestados es parecido al de sus correspondientes suelos de cultivo de origen, independientemente del intervalo de fósforo inorgánico considerado (Figura 4.33). Sin embargo, una excepción a este comportamiento aproximadamente homogéneo lo muestra el intervalo 100-150 mg kg^{-1}, en el que para muchas de las actividades enzimáticas investigadas se aprecian aumentos marcados. Tal y como se comprobó para la materia orgánica (Figura 4.32), el hecho de que los suelos que se forestaron sobre suelos agrícolas que tienen entre 100-150 de mg kg^{-1} de fósforo inorgánico extraíble exhiban unos aumentos tan claros puede deberse, precisamente, a la mayor cantidad de materia orgánica que tienen estos suelos forestados en relación a sus suelos de procedencia.

Los suelos de cultivo de este estudio tienen un contenido medio en fósforo inorgánico de 71±55 mg kg^{-1}; sin embargo, el cambio de uso causó escasas variaciones en el contenido de este elemento, ya que su valor medio en los suelos forestados es de 62±55 mg kg^{-1}. Esta diferencia tan pequeña y no significativa puede resultar extraña, ya que se espera que cuando los suelos dejan de fertilizarse, su contenido en fósforo inorgánico descienda progresivamente con el paso de los años, hasta alcanzar los niveles previos a la fertilización, si bien se pueden mantener elevados durante muchos años (Compton y Boone, 2000). De hecho, en los suelos clímax de Galicia con vegetación de robledal, los cuales se consideran que son suelos de la máxima calidad y que nunca sufrieron la influencia antrópica (Trasar-Cepeda *et al.*, 1998; Gil-Sotres *et al.*, 2005), exhiben un contenido medio en fósforo inorgánico extraíble de 20±9 mg kg^{-1} (Leirós *et al.*, 2000). El contenido medio en fósforo inorgánico extraíble de los suelos forestados investigados (62±55 mg kg^{-1}) es muy superior al de los mencionados suelos clímax, que nunca fueron fertilizados. De acuerdo con esto, el hecho de que la forestación de suelos agrícolas que tienen distintos contenidos en fósforo inorgánico origine un efecto parecido sobre las actividades enzimáticas puede deberse a que, de momento, en todos los suelos forestados existe una cantidad suficiente de este elemento para satisfacer las necesidades de este elemento de los árboles, por lo que no se aprecian diferencias en las modificaciones de las actividades enzimáticas en relación al contenido en fósforo inorgánico de los suelos.

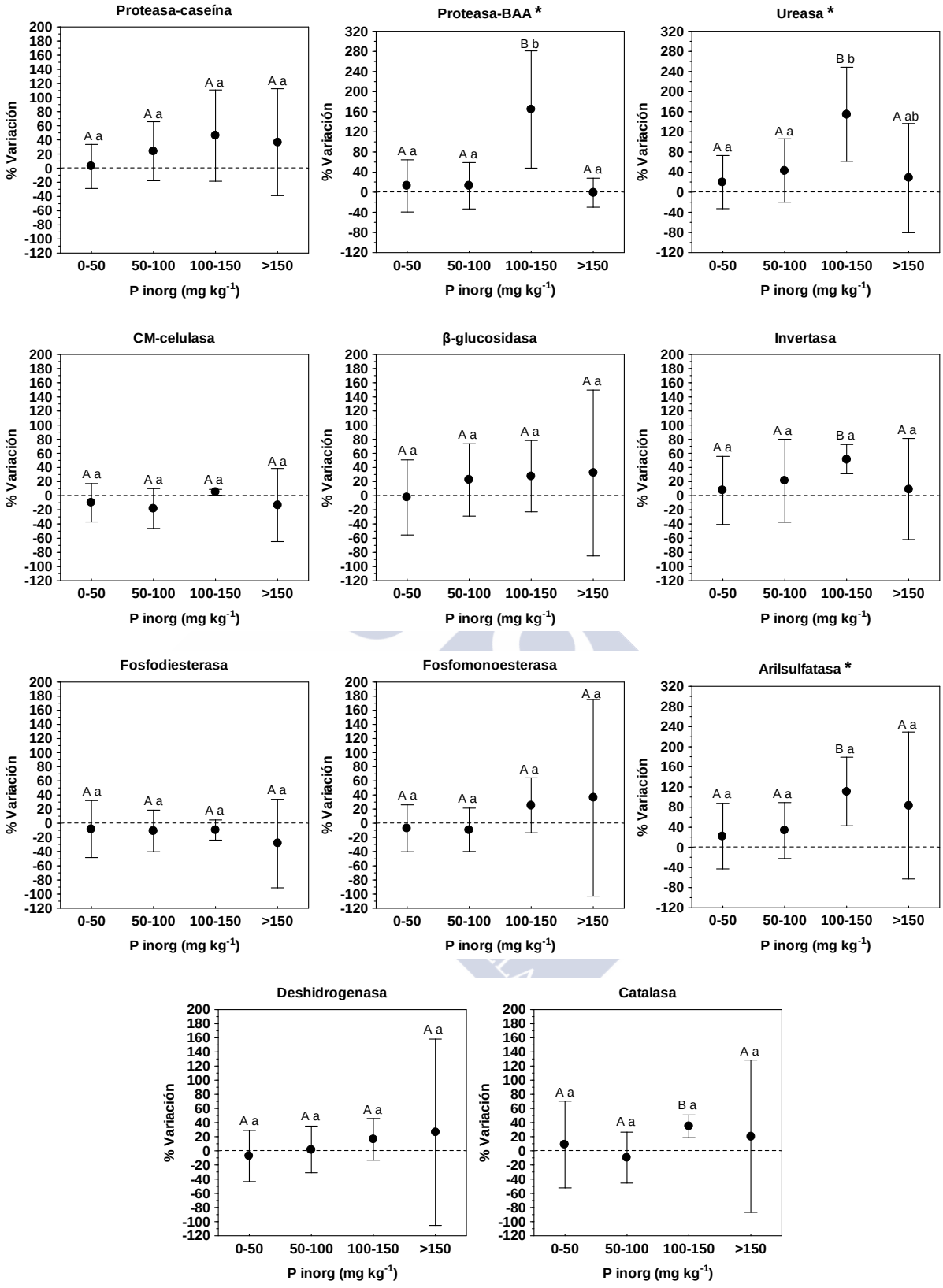


Figura 4.33. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas de los suelos forestados para los diferentes intervalos considerados en función del contenido en fósforo inorgánico de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$). *= escala diferente.

4.2.2.5 Textura

Varios autores han propuesto la textura del suelo como uno de los principales factores que influyen en la estabilización del carbono y del nitrógeno orgánico del suelo (Burns, 1978; 1982; Six *et al.*, 1999; Giardina *et al.*, 2001). Entre las diferentes fracciones granulométricas, el grado de descomposición y de estabilización de la materia orgánica normalmente aumenta en el sentido arena<limo<arcilla (Christensen, 1992), lo cual es atribuido a una mayor protección física de la materia orgánica en las fracciones más finas del suelo (Six *et al.*, 2000). Esto quiere decir que, para suelos que presenten contenidos similares de materia orgánica, aquellos ricos en arcilla tendrán una mayor proporción de carbono y de nitrógeno orgánico físicamente estabilizados que aquellos suelos pobres en arcilla.

Por lo que respecta a los suelos forestados, en la revisión bibliográfica realizada por Laganière *et al.* (2010) se concluye que los suelos con una gran proporción de arcilla (más del 33 %) acumulan significativamente más carbono orgánico tras la forestación que suelos con poca arcilla (menos del 33 %). Estos autores justifican sus conclusiones debido al importante papel de las interacciones órgano-minerales en la estabilización del carbono orgánico, así como a la protección física que confieren las texturas más finas del suelo a los microorganismos y a la materia orgánica edáfica. En relación a esto último, se sabe que los microorganismos presentes en el suelo, responsables en gran medida de sus niveles de actividad enzimática, suelen adherirse al interior de los agregados estables y a las fracciones más finas del suelo o con más cantidad de microporos, ya que son los lugares que les son más favorables para su proliferación (Six *et al.*, 2006; Burns *et al.*, 2013). Así, numerosos investigadores han encontrado una relación directa entre la actividad de diversas enzimas y la cantidad de elementos finos (especialmente arcilla y limo fino) en diferentes tipos de suelos (Stemmer *et al.*, 1998; Kandeler *et al.*, 1999a; Kandeler *et al.*, 1999b; Poll *et al.*, 2003; Qin *et al.*, 2010), relaciones que asocian fundamentalmente a la formación de complejos enzima-arcilla o enzima-arcilla-humus y que influye en la persistencia de las enzimas en la matriz del suelo (Ladd, 1978; Stotzky y Burns, 1982).

Debido a la enorme importancia que las fracciones finas del suelo pueden tener sobre su actividad metabólica, en este estudio se quiere comprobar si la cantidad de elementos finos de los suelos agrícolas de partida ejerce algún efecto sobre la modificación de las actividades enzimáticas en los suelos que son forestados. Aunque generalmente se habla del contenido en arcilla como el que tiene una mayor influencia en la estabilización de la materia orgánica y de las enzimas, en este estudio además del contenido en arcilla se incluyó también el contenido

en limo fino, por presentar éste propiedades coloidales (Christensen, 1992; Christensen, 2001), de modo que en los suelos analizados se considerará la cantidad total de elementos finos, esto es, el contenido en limo fino+arcilla. De este modo, atendiendo al rango de valores de estas dos fracciones granulométricas (limo fino+arcilla) en los suelos de cultivo, se han establecido una serie de intervalos. Los intervalos y el número de suelos forestados que corresponden a cada uno de ellos se indican a continuación: el primero de los intervalos corresponde a los suelos de cultivo que presentan unos contenidos de limo fino+arcilla entre el 14-25 % y el número de suelos es de n=14, entre el 25-35 % de n=13, entre 35-45 % de n=4 y entre 45-55 % de n=3. Además existe una parcela (Matalobos 2) que muestra un comportamiento extraño ya que, a diferencia de lo que sucede en los demás casos, el suelo forestado de la misma presenta una textura diferente a la de su suelo de cultivo de origen (Tabla 1.2 del Anexo) y tiene un 58 % de limo fino+arcilla. Debido a este valor tan singular, éste se dejó como una muestra aparte y su porcentaje de variación no se incluyó dentro del intervalo de 45-55 % de limo fino+arcilla para evitar introducir un error en el valor medio de variación.

Propiedades generales

Según lo mostrado en la Figura 4.34, la densidad aparente en los suelos forestados permanece invariable para los intervalos de 14-25 y 25-35 % de elementos finos, disminuyendo posteriormente de manera progresiva a medida que el contenido en dichos elementos en los suelos de cultivo de origen aumenta. Normalmente, las partículas de mayor diámetro del suelo son las menos susceptibles a sufrir variaciones en su compresibilidad (Smith *et al.*, 1997), de modo que cuanta menos cantidad de elementos finos tenga un suelo, menos susceptible será de ser compactado. Este puede ser el motivo por el cual la forestación de los suelos de cultivo que tienen las menores cantidades de limo fino+arcilla, es decir, que tienen la mayor cantidad de arena, no provoque ninguna modificación en sus valores de densidad aparente. Por otra parte, en los suelos investigados, aquellos terrenos de cultivo que tienen las mayores cantidades de elementos finos (en este caso, intervalos de 35-45 y 45-55 %), dado que son más susceptibles a ser compactados son los suelos que tienen, por lo general, los valores de densidad aparente también más elevados (Tablas 1.2 y 1.3 del Anexo). De este modo, y coincidiendo con lo que ya se mencionó con anterioridad, la forestación de terrenos agrícolas causa una disminución de la densidad aparente, motivo por el cual aquellas forestaciones que fueron realizadas sobre terrenos de cultivo que tienen las cantidades de elementos finos más elevadas exhiben disminuciones con respecto a sus suelos de cultivo de partida (Figura 4.34).

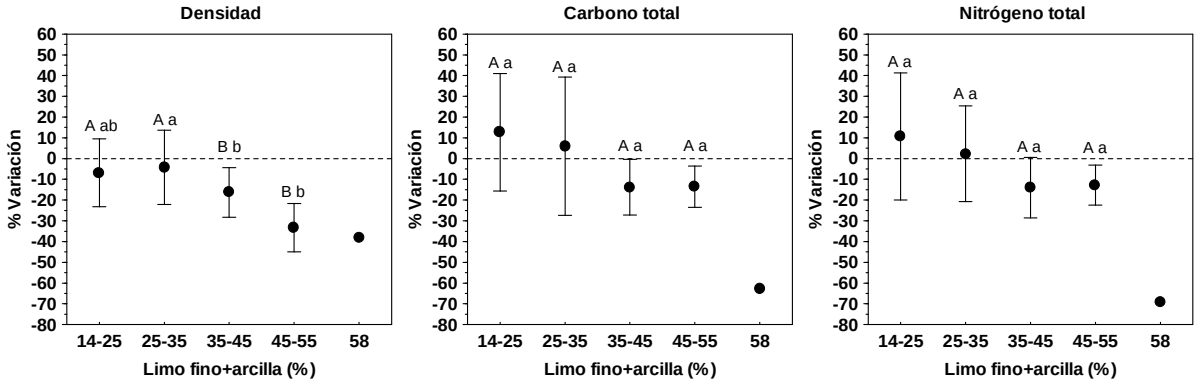


Figura 4.34. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las propiedades generales de los suelos forestados para los diferentes intervalos considerados en función de los contenidos en limo fino+arcilla de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

En cuanto a la materia orgánica, tanto el carbono total como el nitrógeno total se comportan de un modo muy similar. Así, puede apreciarse una tendencia descendente a medida que el contenido en limo fino+arcilla de los suelos de cultivo de partida aumenta (Figura 4.34).

Cultivar los suelos provoca una pérdida de materia orgánica, normalmente de la fracción más lábil y que se encuentra menos estabilizada en la fracción mineral (Davidson y Ackerman, 1993; Chen *et al.*, 2007), de modo que la fracción orgánica que no se ha perdido por el laboreo se encontrará estabilizada mediante la formación de complejos órgano-minerales, asociada a la arcilla y a las fracciones más finas del suelo (Tiessen y Stewart, 1983; Schulten y Leinweber, 2000; Bronick y Lal, 2005). Asimismo, entre los suelos de cultivo investigados, aquellos con menos cantidad de elementos finos (14-25 y 25-35 %) son también los que tienen los contenidos más bajos en carbono y en nitrógeno totales (Tablas 1.2 y 1.3 del Anexo) por lo que, de un modo similar a lo que se describió previamente para la influencia de la materia orgánica de los suelos agrícolas de partida (epígrafe 4.2.2.1), la forestación de este tipo de suelos que tienen pocos elementos finos y, además, poca materia orgánica, originaría un aumento relativo en los contenidos en carbono y en nitrógeno totales (Figura 4.34).

Por otra parte, entre los suelos de cultivo de este estudio, aquellos que tienen las cantidades de elementos finos más elevadas (35-45, 45-55 y 58 %) son los que tienen, a su vez, las mayores cantidades de carbono y de nitrógeno totales (Tabla 1.9 del Anexo), ya que la materia orgánica de los suelos tiene tendencia a asociarse con las partículas más finas de su fracción mineral (Sollins *et al.*, 1996). De este modo, y coincidiendo también con lo descrito para la influencia de la cantidad de materia orgánica de los suelos de cultivo de partida (epígrafe

4.2.2.1), forestar estos suelos que tienen cantidades elevadas tanto de elementos finos como de materia orgánica, estaría originando una disminución relativa en los contenidos en carbono y en nitrógeno totales.

Actividades enzimáticas

Las variaciones de las actividades enzimáticas siguen la misma tendencia descendente que muestran las de la materia orgánica presentada en la Figura 4.34, es decir, disminuyen a medida que los suelos de cultivo iniciales tienen más cantidad de elementos finos (Figura 4.35). No obstante, esta tendencia a la disminución se rompe para todas las actividades enzimáticas investigadas en el intervalo de antiguos suelos de cultivo que tienen entre el 45 y el 55 % de limo fino+arcilla, salvo para aquellas enzimas relacionadas con el ciclo biogeoquímico del nitrógeno y para la actividad catalasa. Esta excepción a la tendencia descendente generalizada puede deberse a que de los tres suelos forestados que conforman este intervalo (Rodiño chopo 1, Rodiño chopo 2 y Noenlle) el de Rodiño chopo 2 exhibe variaciones frente a su suelo de cultivo de procedencia extraordinariamente elevadas para las actividades enzimáticas citadas (Tabla 1.10 del Anexo), lo cual distorsiona los valores medios de variación de los suelos pertenecientes a este intervalo.

A pesar de este caso excepcional, el hecho de que exista esta tendencia descendente en las distintas actividades enzimáticas sugiere una relación directa entre la textura de los suelos, su contenido en materia orgánica y su capacidad metabólica (Stotzky y Burns, 1982). Así, en los suelos forestados el contenido de materia orgánica disminuye frente al de sus suelos de cultivo de partida a medida que estos suelos originales tienen más cantidad de elementos finos. Asimismo, la menor cantidad de materia orgánica asociada a los elementos finos (coloides órgano-minerales) origina que exista una menor superficie específica y, por tanto, que se reduzca el hábitat disponible para los microorganismos del suelo y, por tanto, la microbiota edáfica también se reducirá lo que, a su vez, dará lugar a un descenso relativo de la actividad de los microorganismos, tal y como pone de manifiesto la disminución de las actividades deshidrogenasa y catalasa (Figura 4.35). Además, la reducción de la microbiota podría dar lugar a un descenso en la actividad de las diferentes enzimas hidrolíticas analizadas (Stemmer *et al.*, 1998; Kandeler *et al.*, 1999a; Kandeler *et al.*, 1999b; Poll *et al.*, 2003; Qin *et al.*, 2010). De acuerdo con esto, las diferencias en las variaciones en las actividades enzimáticas derivadas de la forestación de terrenos de cultivo con diferentes contenidos en elementos finos, serían consecuencia de la relación que existe entre la fracción fina, la materia orgánica y la actividad metabólica de los microorganismos.

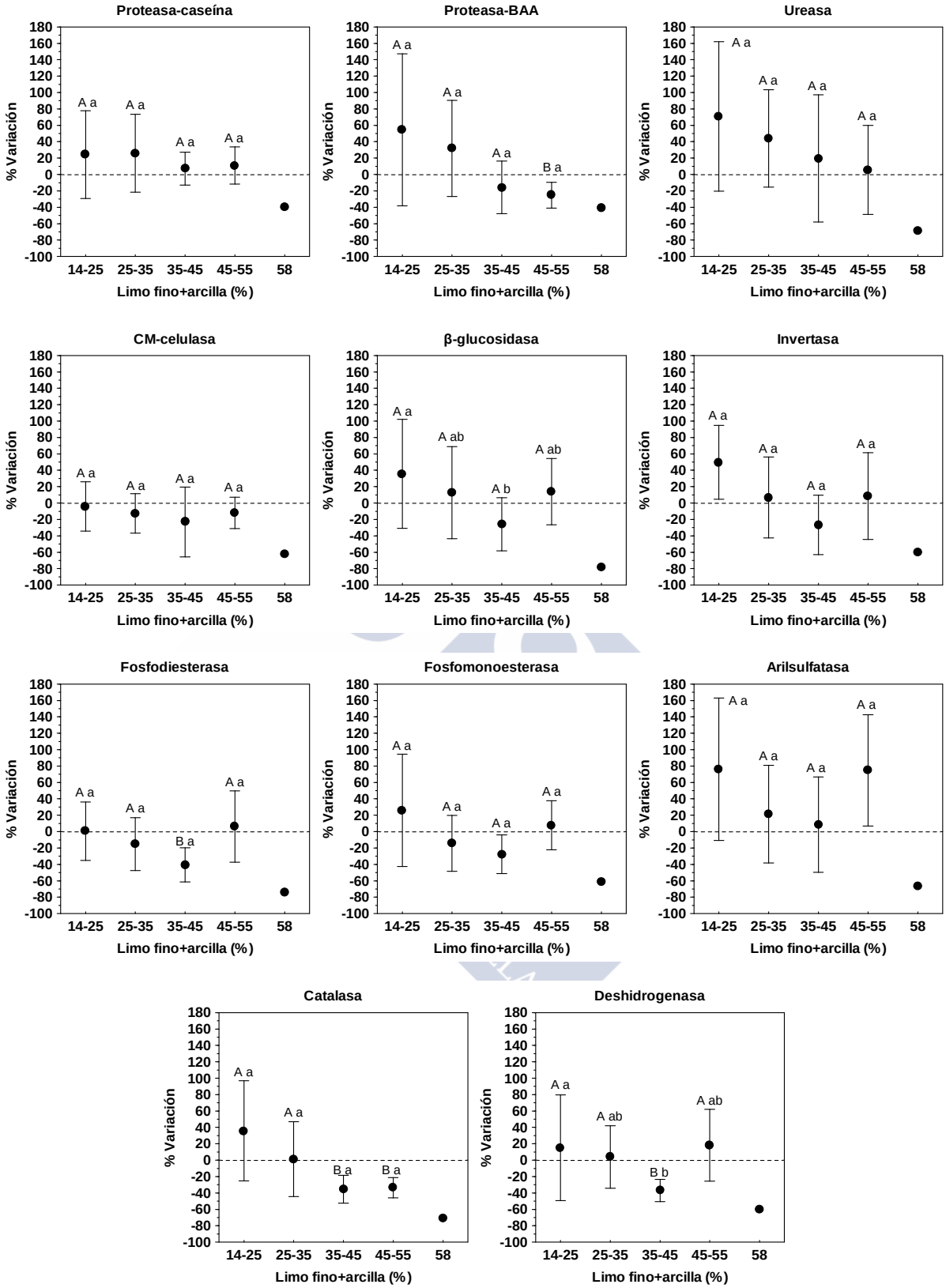


Figura 4.35. Variaciones porcentuales medias y desviaciones estándar de las actividades enzimáticas de los suelos forestados para los diferentes intervalos considerados en función del contenido en limo fino+arcilla de sus suelos agrícolas de partida. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de cada conjunto de suelos forestados y sus correspondientes suelos de cultivo de partida ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las variaciones observadas para cada uno de los dos conjuntos de suelos forestados entre sí ($p \leq 0,05$).

4.3 SÍNTESIS

Se puede decir, por tanto, que de un modo general la forestación de terrenos agrícolas provocó un ligero incremento del contenido en materia orgánica (carbono y nitrógeno totales) de la mayoría de suelos forestados en relación al de sus suelos de cultivo de procedencia, aunque en general no fue estadísticamente significativo. Por otra parte, el efecto sobre las actividades enzimáticas fue variable, posiblemente, como consecuencia de la corta edad de las plantaciones (entre 4 y 15 años en el momento de la toma de muestras), la cual impediría que los efectos de la misma sobre el metabolismo edáfico fuesen claros. Además, el efecto de la forestación sobre la actividad metabólica dependió de la enzima considerada y de las características tanto de las forestaciones, como de los suelos de cultivo de los que provienen.

La localización de las forestaciones (ladera o fondo de valle), no pareció tener una especial relevancia en el comportamiento de la actividad enzimática en estos suelos respecto a la actividad de los suelos de cultivo de partida tras el cambio de uso del suelo.

Por su parte, la especie de árbol empleada en la forestación sí influyó sobre la variación de la actividad enzimática de los suelos tras el cambio de uso, ya que aquellas forestaciones realizadas con especies perennifolias exhibieron pocas modificaciones en la actividad de las distintas enzimas frente a la de sus correspondientes suelos de cultivo de origen, mientras que en aquéllas en las que se emplearon chopos, u otras especies caducifolias distintas del chopo, la actividad de la mayoría de las enzimas investigadas mostró una tendencia al incremento.

Otro factor que influyó en gran medida sobre la actividad enzimática de los suelos forestados fue el manejo que reciben. Así, aquellos cuyo sotobosque se limpia y que, por tanto, se encuentran desprovistos de restos vegetales en superficie y de *litter*, mostraron menos actividad enzimática que sus correspondientes suelos agrícolas de procedencia. En cambio, en los suelos forestados que no reciben manejo la actividad enzimática fue generalmente mayor que en sus respectivos suelos de cultivo de inicio.

En último lugar, el factor que más influyó en el comportamiento de las actividades enzimáticas de los suelos tras la forestación fue el contenido en materia orgánica de los suelos de partida. De este modo, las forestaciones realizadas en suelos de cultivo cuyo contenido en materia orgánica era bajo sufrieron un marcado incremento en la actividad enzimática. Por el contrario, aquellas forestaciones realizadas en terrenos agrícolas cuyo contenido en materia orgánica ya era elevado experimentaron escasas modificaciones, o incluso descendieron, respecto a la de sus suelos de cultivo de inicio.

A modo de sumario, parece que el manejo que las plantaciones forestales reciben y el contenido inicial de materia orgánica de los suelos de cultivo de partida fueron los factores más determinantes en la variación de la actividad enzimática de los suelos al cambiar el uso, de agrícola a forestal. Asimismo, hay que destacar que la corta edad de las forestaciones impide que los efectos derivados del cambio de uso sobre la actividad metabólica de los suelos sean claros.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DE LA FORESTACIÓN EN EL PERFIL DEL SUELO

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

5. ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DE LA FORESTACIÓN EN EL PERFIL DEL SUELO

El capítulo anterior, en el que se describen y discuten los resultados del estudio general para investigar el efecto de la forestación en la capa superficial del suelo (diez primeros centímetros), ofrece información básica acerca del comportamiento del metabolismo edáfico tras la forestación de suelos agrícolas, pero limitada a esos centímetros superficiales. No obstante, existen autores que afirman que investigar únicamente la capa más superficial puede dar lugar a un sesgo en las conclusiones (Ellert y Bettany, 1995; Baker *et al.*, 2007) debido, principalmente, a que las profundidades radiculares de las distintas especies vegetales de los suelos agrícolas suelen ser menores que las de los árboles en los suelos forestados. Además, hay que tener en cuenta las variaciones en profundidad de los horizontes del suelo ya que, especialmente en el caso de los suelos de cultivo, la profundidad del horizonte Ap puede ser variable (Laganière *et al.*, 2010; Don *et al.*, 2011). Igualmente, a pesar de su menor contenido en carbono, diversos autores señalan que el conjunto de horizontes subsuperficiales contribuyen a más de la mitad del *stock* total de carbono edáfico, de modo que en el perfil del suelo la mayoría del carbono edáfico se concentra en el primer metro (Batjes, 1996; Rumpel y Kögel-Knabner, 2011). Por este motivo, dado que la cantidad y distribución de la materia orgánica en el perfil del suelo puede condicionar en gran medida su actividad metabólica, a la hora de investigar las modificaciones en las actividades enzimáticas derivadas de la forestación conviene tener en consideración lo que sucede en el perfil del suelo hasta un mínimo de 1 m (Jobbágy y Jackson, 2000; Lorenz y Lal, 2005; Lal, 2009). De acuerdo con esto, se consideró necesario investigar cómo se modifican las propiedades en el perfil del suelo (tanto las propiedades generales como las actividades enzimáticas) tras la forestación.

Para llevar a cabo dicho estudio, y tal y como se indicó en el apartado de material (epígrafe 2.1.2), de entre todas las parcelas analizadas en el estudio general, se seleccionaron dos (Laraño y Pontevea). La elección de las parcelas de Laraño y Pontevea se debe a que tienen características similares. Así, tanto los suelos de cultivo como los suelos forestados de las dos parcelas son de fácil acceso y están localizados en posición de vega (fluvisoles), por lo que deberían de tener una profundidad suficiente como para realizar sondeos hasta 1 m. Además, ambas parcelas se encuentran localizadas a poca distancia una de la otra (Mapa 2.1; Tabla 1.1 del Anexo), por lo que se sitúan en una región geográfica con características bioclimáticas similares (Carballeira *et al.*, 1983), y lo que facilita, además, la toma de muestras incluso en el mismo día. Asimismo, ambas parcelas tienen en común que los dos suelos forestados portan

la misma variedad de chopo [*Populus x euroamericana* (Dode) Guinier] que fue, además, plantada en el mismo año (2000). No obstante, también hay diferencias entre ellas, ya que la forestación de Laraño proviene de un terreno agrícola en el que se alternaba el cultivo de maíz con el uso como prado (rotación maíz-prado), mientras que la forestación de Pontevea procede de un terreno agrícola que se dedicaba únicamente al cultivo de maíz, con periodos de barbecho entre un cultivo y el siguiente (monocultivo de maíz). La distinta procedencia permite comparar entre sí suelos forestados con vegetación similar, pero cuyo uso previo era diferente. Igualmente, al conocer la historia agrícola de los diez últimos años de los terrenos de cultivo (información directa de los propietarios), se pueden evaluar de un modo más preciso los cambios en la actividad enzimática del suelo tras el cambio de uso.

5.1 RESULTADOS

5.1.1 Biomasa vegetal en las parcelas estudiadas

El paso de uso agrícola a forestal conlleva el establecimiento de una vegetación arbórea permanente, cuyo crecimiento y desarrollo puede afectar a la dinámica de la materia orgánica y a los procesos metabólicos que tienen lugar en el suelo. Sin embargo, este tipo de modificaciones inducidas por el crecimiento vegetal son muy variables, ya que dependen de la edad y del tamaño de los árboles, de su estado vegetativo, de su producción primaria neta y del manejo de las plantaciones, entre otros factores (Heil *et al.*, 2007). Así, en los suelos forestados la biomasa vegetal viva, además de aportar materiales orgánicos al suelo por medio de los exudados radiculares, determinará la cantidad de biomasa que retorna a los suelos para volver a formar parte del ciclo de los nutrientes, afectando así a la actividad de las diferentes enzimas de los suelos. Con el objetivo de conocer la cantidad de biomasa existente en los dos suelos forestados, a finales de octubre de 2010 se realizó una estimación de la cantidad de biomasa forestal viva de ambos suelos. Esta tarea fue llevada a cabo por la Unidade de Xestión Forestal Sostible de la Universidade de Santiago de Compostela, siguiendo la metodología descrita por Montero *et al.* (2005).

A pesar de que Laraño tiene una mayor densidad de árboles que Pontevea, si se considera la cantidad total de biomasa viva por hectárea destaca que es en el terreno de Pontevea donde existe más cantidad de dicha biomasa (Tabla 5.1). Esto puede ser consecuencia del menor crecimiento de los árboles en el suelo de Pontevea, el cual se puede comprobar al observar los al observar los valores del diámetro medio del tronco, significativamente menor ($p \leq 0{,}05$) en

los árboles de la parcela de Laraño que en los de Pontevea, lo que puede ser consecuencia, a su vez, de la menor separación entre árboles que existe en Laraño en comparación con Pontevea (Tabla 5.1). Esta diferencia en el crecimiento vegetal ha de ser tenida en cuenta cuando se comparan los suelos forestados con sus respectivos suelos de origen, ya que afecta a su vez al crecimiento de las raíces y puede causar diferencias en el balance de materia orgánica y en el comportamiento de las enzimas en el perfil de los suelos.

Tabla 5.1. Biomasa vegetal viva estimada para los suelos forestados. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre los valores de los dos suelos forestados ($p \leq 0,05$).

	Laraño	**Pontevea**
Superficie del terreno forestado (ha)	0,25	0,17
Número de árboles	197	89
Densidad de árboles por ha	788	524
Separación entre árboles (m)	3 x 3	4 x 3,5
Altura media (m)	23,9±2,9a	23,3±1,5a
Diámetro medio de tronco (cm)	24,5±5,1a	30,4±3,6b
Biomasa fustes (kg)	26015	22832
Biomasa ramas (kg)	7773	6970
Biomasa hojas (kg)	1108	803
Biomasa raíces (kg)	10583	9764
Total biomasa vegetal viva en el terreno forestado (kg)	45479	40369
Total biomasa vegetal viva (Tm ha^{-1})	182	237

Tal y como se indicó en el apartado de material (epígrafe 2.2.1), en el terreno de cultivo de Laraño se alterna el cultivo de maíz (mayo-septiembre) con el uso como prado durante el siguiente año y medio. Este suelo se encontraba como prado el día del muestreo y presentaba abundante vegetación de gramíneas y leguminosas, que superaban los 20 cm de altura media. Como labor agrícola realizada con anterioridad, hay que indicar que 12 días antes de realizar los sondeos para la toma de muestras del perfil del suelo de cultivo, éste había recibido un aporte de purín equivalente a 23 m^3 ha^{-1}.

Por su parte, el suelo forestado de Laraño presentaba una vegetación de sotobosque dominada por plantas anuales de tipo herbáceo tales como gramíneas, urticáceas y asteráceas, principalmente, las cuales se encontraban en su mayoría en fase de senescencia debido a la época del año en la que se recogieron las muestras (finales del mes de octubre). Asimismo, sobre la superficie del suelo había abundantes restos de vegetación, entre los cuales se

diferenciaba una capa de *förna* en avanzado estado de descomposición, una capa de *litter* compuesta fundamentalmente por hojarasca recién caída de los árboles y de las plantas del sotobosque, y numerosas ramas provenientes de los chopos. De toda la biomasa vegetal muerta se tomaron muestras representativas para calcular la cantidad total existente sobre la superficie del suelo forestado, cuyas cantidades se muestran en la Tabla 5.2. Dicha biomasa está formada por hojas caídas recientemente, por restos foliares de años anteriores que se encontraban en proceso de descomposición (*litter+förna*) y por ramas de los árboles caídas recientemente.

Tabla 5.2. Biomasa muerta depositada sobre la superficie de los dos suelos forestados expresada en toneladas de materia seca por hectárea Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los valores de los dos suelos forestados ($p \leq 0,05$).

	Laraño	**Pontevea**
Ramas (Tm ha^{-1})	0,252±0,046a	0,226±0,040a
***Litter+förna* (Tm ha^{-1})**	4,040±1221a	12,662±7125b
Total biomasa muerta (Tm ha^{-1})	4,292	12,888

El día que se realizaron los sondeos para la toma de muestras, el suelo de cultivo de Pontevea se encontraba en barbecho y desprovisto de vegetación. En la superficie únicamente había tallos semidescompuestos de las plantas de maíz, que había sido recogido en el mes de septiembre de 2010, y algunas gramíneas dispersas. Hay que señalar que desde la recogida del maíz, el suelo de Pontevea permaneció en barbecho y no recibió ningún tipo de labor agrícola.

Por su parte, en el suelo forestado de Pontevea había mucha vegetación de sotobosque en crecimiento. Ésta estaba formada fundamentalmente por zarzas (*Rubus* sp.), las cuales superaban los 50 cm de altura en casi todos los puntos del terreno forestado, así como hiedras, gramíneas y algunos ejemplares de robles y castaños jóvenes. Sobre la superficie del suelo había mucha biomasa muerta, la cual estaba formada en su mayoría por restos recientes de las zarzas, así como por hojas y ramas de los chopos en avanzado estado de descomposición. Al igual que en el suelo forestado de Laraño, se tomaron muestras representativas de la biomasa muerta en la superficie del suelo: de la förna más descompuesta, así como de la *litter* y de las ramas más recientes de los chopos, cuyas cantidades se muestran en la Tabla 5.2.

5.1.2 Variación de las propiedades generales con la profundidad

En este epígrafe se describen los valores obtenidos para cada una de las propiedades generales investigadas y para cada una de las capas analizadas, en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y de Pontevea. Dichos valores se muestran en una serie de gráficas, en las que se representan los valores medios con la desviación estándar. Para el caso del contenido en carbono y en nitrógeno totales dichos valores están expresados tanto en relación al peso de suelo como al volumen. Por otra parte, los valores correspondientes a todas las propiedades analizadas para cada una de las profundidades y los cuatro perfiles de suelo investigados en este estudio, incluyendo los análisis estadísticos, se presentan en las Tablas 2.1, 2.2, 2.10 y 2.11 del Anexo.

5.1.2.1 Carbono total

Si se observa la Figura 5.1 puede apreciarse que los valores de carbono total muestran comportamientos parecidos para cada perfil de suelo, tanto si estos se expresan en relación al peso, como si se expresan en relación al volumen de suelo. En el suelo de cultivo de Laraño, las tres primeras capas son las que tienen los valores de carbono total más elevados de todo el perfil y son, además, muy similares entre sí (Tabla 2.1 del Anexo). Por debajo de los 30 cm estos valores disminuyen, manteniéndose relativamente similares hasta los 70 cm, profundidad a la que se reducen de nuevo.

A diferencia del suelo de cultivo, en el forestado la cantidad de carbono total desciende progresiva y significativamente ($p \leq 0{,}05$) desde la superficie hasta la capa de 40-50 cm. Entre esa capa y la de 60-70 cm el carbono total aumenta ligeramente, permaneciendo prácticamente invariable a partir de los 70 cm, momento en el que iguala los valores mostrados por el suelo de cultivo.

Para los dos suelos de la parcela de Pontevea el carbono total en profundidad muestra una distribución similar tanto si se expresan los valores en relación al peso de suelo como si se hace en relación al volumen, con la excepción de la capa superficial (Figura 5.1). Los valores de carbono total en el suelo de cultivo se mantienen prácticamente constantes desde la superficie hasta los 40 cm. Es justamente en esas capas donde se concentra casi la totalidad del carbono en el perfil edáfico (Tabla 2.10 del Anexo). Pasada esa profundidad, los valores de carbono total se reducen considerablemente y son prácticamente nulos, permaneciendo invariables hasta las capas más profundas del perfil.

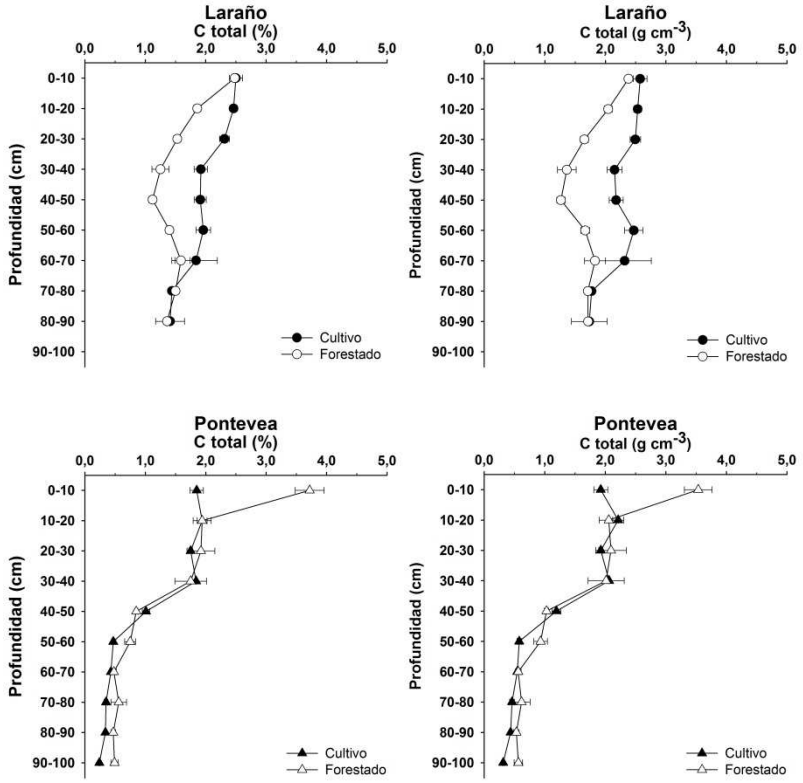


Figura 5.1. Variación en profundidad del contenido en carbono total en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresados tanto en relación al peso (izquierda) como en relación al volumen de suelo (derecha).

Del mismo modo, al observar los valores de carbono total en el suelo forestado de Pontevea (Figura 5.1) puede apreciarse cómo la mayor parte del carbono total del suelo forestado se concentra en la capa superficial (0-10 cm), donde este valor es significativamente más elevado ($p \leq 0,05$) que el de la capa similar del suelo de cultivo, independientemente del modo en que se expresen los valores. Tras esta capa, la cantidad de este elemento desciende, permaneciendo constante hasta la capa de 30-40 cm. Por debajo de los 40 cm la cantidad de carbono total del suelo forestado de Pontevea es prácticamente nula y permanece invariable en profundidad.

5.1.2.2 Nitrógeno total

Tal y como se aprecia en la Figura 5.2 la distribución del contenido en nitrógeno total de los dos suelos de Laraño es muy similar, independientemente de la forma en la que se expresen los valores (en relación al peso o al volumen de suelo). En el suelo de cultivo la cantidad de nitrógeno total desciende de forma progresiva desde la superficie hasta la capa de 30-40 cm. Por debajo de los 40 cm los valores permanecen bajos y con pocas variaciones hasta la capa más profunda.

Por otra parte, la forestación en Laraño no parece haber inducido muchos cambios en el comportamiento del nitrógeno total en el perfil. Así, tal y como se aprecia en la Figura 5.2, puede observarse cómo la distribución de este elemento es similar a la descrita en el suelo de cultivo, si bien los valores son significativamente inferiores ($p \leq 0,05$) en todas las capas (Tabla 2.1 del Anexo), confirmando que en Laraño el cambio de uso del suelo propició una reducción del contenido en nitrógeno total.

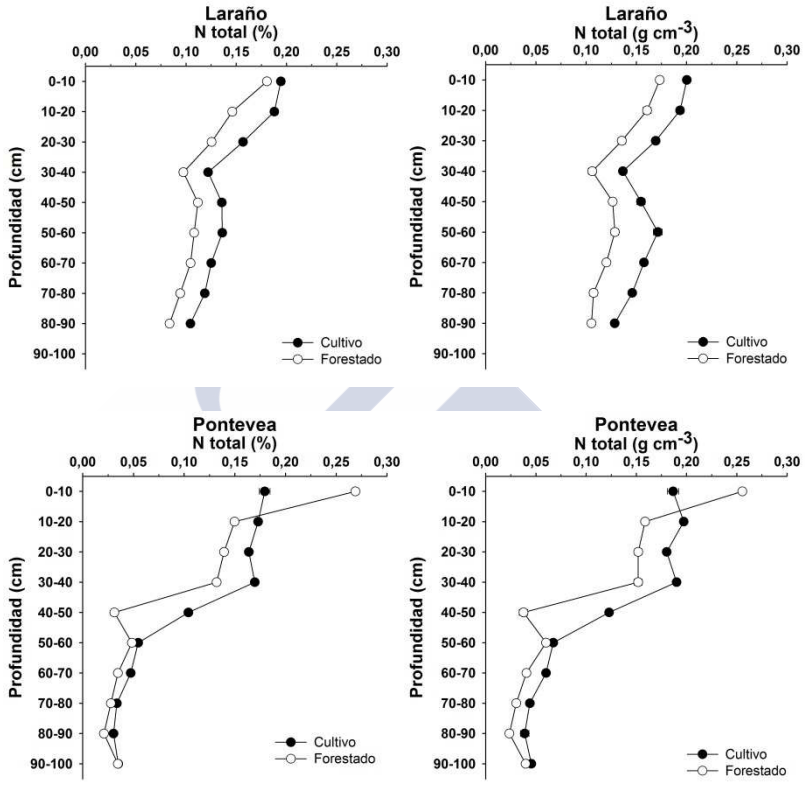


Figura 5.2. Variación en profundidad del contenido en nitrógeno total en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresados tanto en relación al peso (izquierda) como en relación al volumen de suelo (derecha).

Por su parte, en la parcela de Pontevea la distribución del nitrógeno total también exhibe un comportamiento similar en los dos suelos, tanto si se expresan los valores en relación al peso como al volumen de suelo (Figura 5.2). En el suelo de cultivo la cantidad de nitrógeno total permanece casi constante hasta los 40 cm, siendo estas capas más superficiales las que más cantidad de nitrógeno total tienen de todo el perfil. Por debajo de dicha profundidad se aprecia una fuerte reducción, con valores que se aproximan a cero por debajo de los 60 cm.

Por su parte, en el suelo forestado de Pontevea la distribución del nitrógeno total es similar a la del suelo de cultivo de procedencia excepto en la capa superficial (0-10 cm). Así, al igual que sucede para el contenido en carbono total descrito previamente (Figura 5.1), una gran

parte del nitrógeno total del suelo forestado se acumula en la capa superficial (0-10 cm). A esta profundidad el valor de nitrógeno total del suelo forestado es significativamente superior ($p \leq 0,05$) al del suelo de cultivo (Figura 5.2; Tabla 2.10 del Anexo). Pasada esta primera capa, el contenido en este elemento desciende significativamente, permaneciendo prácticamente invariable hasta la capa de 30-40 cm. Por debajo de los 40 cm el contenido en nitrógeno total en el suelo forestado se reduce mucho, mostrando valores próximos a cero en el resto del perfil.

5.1.2.3 Relación C/N

En el suelo de cultivo de Laraño la relación C/N aumenta de manera progresiva desde la superficie hasta los 30-40 cm (Figura 5.3). Por debajo de los 40 cm los valores de C/N se reducen y posteriormente, aunque exhiben algunas fluctuaciones, se mantienen relativamente constantes hasta la capa más profunda del perfil.

A diferencia del comportamiento exhibido por el suelo de cultivo de partida, la relación C/N en el suelo forestado de Laraño permanece prácticamente invariable hasta los 40 cm. Tras esa profundidad se aprecia una reducción en el valor de esta relación en la capa de 40-50 cm, a la que sigue un aumento paulatino conforme aumenta la profundidad (Figura 5.3).

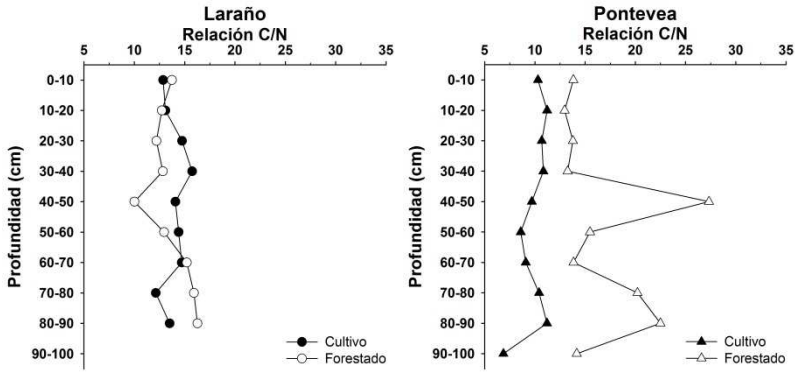


Figura 5.3. Variación en profundidad de la relación C/N en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea.

En Pontevea la relación C/N exhibe un comportamiento muy diferente en los dos suelos investigados (Figura 5.3). En el suelo de cultivo exhibe valores que permanecen casi constantes hasta la capa de 30-40 cm. A partir de los 40 cm los valores fluctúan de manera suave a lo largo del perfil, mostrando únicamente una fuerte reducción en la capa más profunda.

Por su parte, en todo el perfil del suelo forestado de Pontevea los valores de la relación C/N son más elevados que los de las capas similares del suelo de cultivo de origen. Además, al igual que en el suelo forestado de Laraño y que en el cultivo de Pontevea, los valores de la relación C/N también permanecen prácticamente invariables hasta los 40 cm (Figura 5.3; Tabla 2.10 del Anexo). A partir de esa profundidad los valores de la relación C/N son muy variables, apreciándose algunos repuntes marcados en la capa de 40-50 cm y en las de 70-80 y 80-90 cm. No obstante, hay que destacar que dichos repuntes son consecuencia de los bajos contenidos en nitrógeno total que presentan las mencionadas capas del suelo forestado de Pontevea los cuales, al ser muy próximos a cero (Figura 5.1), provocan que el cociente C/N muestre valores elevados.

5.1.2.4 Densidad aparente

De un modo general, la densidad aparente es una propiedad que varía poco con la profundidad en todos los suelos analizados (Figura 5.4). En el suelo de cultivo de Laraño los valores de densidad aparente exhiben escasas variaciones hasta los 50 cm. Pasada esta profundidad se percibe un incremento en la capa de 50-60 cm, tras el cual permanece con valores casi constantes hasta la última capa del perfil.

Por su parte, la forestación en Laraño propició ciertas modificaciones en los valores de densidad aparente. Así, el valor de esta propiedad en la capa más superficial es el más bajo de todo el perfil, siendo significativamente inferior ($p \leq 0{,}05$) al de la capa similar del suelo de cultivo (Tabla 2.1 del Anexo). A continuación, se aprecia un incremento a los 10-20 cm, tras el cual la densidad aparente exhibe escasas variaciones hasta el fondo del perfil.

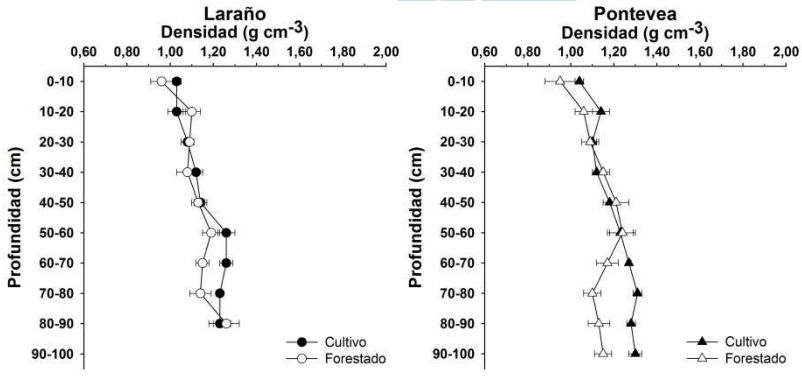


Figura 5.4. Variación en profundidad de la densidad aparente en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea.

En la parcela de Pontevea también puede apreciarse un comportamiento ligeramente diferente entre los dos suelos. Así, en el suelo de cultivo los valores de densidad aparente van

aumentando paulatinamente desde la superficie hasta las capas más profundas (Figura 5.4). Por otra parte, los valores de densidad aparente en el suelo forestado también aumentan progresivamente desde la superficie hasta la capa de 50-60 cm, pero a partir de ahí, la densidad aparente decrece hasta la capa de 70-80 cm, profundidad a partir de la cual sus valores permanecen prácticamente invariables en el resto del perfil y son, además, significativamente inferiores ($p \leq 0,05$) a los del suelo de cultivo de partida (Tabla 2.10 del Anexo).

5.1.2.5 pH en agua y en KCl

Tanto en Laraño como en Pontevea, los valores de pH en agua y en KCl son significativamente menores ($p \leq 0,05$) en el suelo forestado que en sus correspondientes suelos de cultivo de referencia, con las excepciones de la capa superficial (0-10 cm), en la cual el pH de los suelos forestados es más elevado y de las capas de suelo en torno a los 30-40 ó 40-50 cm, en las que los valores de pH del suelo forestado y del suelo de cultivo se aproximan en ambas parcelas, aunque las diferencias no son significativas en todos los casos (Tablas 2.1 y 2.10 del Anexo)

En el suelo de cultivo de Laraño la distribución en profundidad de los valores de pH de los dos suelos exhibe ciertas diferencias según se considere la medida en agua o en cloruro potásico (Figura 5.5). Así, los valores de pH en agua experimentan pocas variaciones en las tres primeras capas. Tras éstas, se aprecia una disminución significativa del valor de pH, seguido de un aumento progresivo del pH del suelo que continúa hasta las capas más profundas. En cambio, si en lugar de los valores de pH medidos en agua, se consideran los medidos en cloruro potásico, el pH en el perfil del suelo de cultivo de Laraño exhibe unos valores mucho más uniformes (Figura 5.5). Así, tras un incremento en la capa de 10-20 cm, estos varían poco hasta la capa de 50-60 cm, aumentando muy levemente y de manera progresiva tras esa profundidad hasta el final del perfil.

Por su parte, el pH en el suelo forestado de Laraño exhibe un comportamiento muy parecido, independientemente de que se considere la medida en agua o en KCl. El valor de pH es máximo en la capa superficial donde es, además, significativamente superior al de la capa similar del suelo de cultivo, tanto si se considera la medida en agua como en KCl. Por debajo de la capa superficial el pH desciende y muestra valores que permanecen aproximadamente constantes hasta el fondo del perfil.

Al igual que sucede en la parcela de Laraño, el pH de los suelos de Pontevea muestra comportamientos ligeramente diferentes según se consideren los valores de pH medidos en agua o en cloruro potásico en cada uno de los perfiles. De esta manera, en el suelo de cultivo los valores de pH en agua exhiben un comportamiento variable hasta los 50 cm, con un aumento hasta la capa de 20-30 cm y un posterior descenso hasta la de 40-50 cm (Figura 5.5). Pasados los 50 cm, el pH en agua del suelo de cultivo aumenta de manera progresiva hasta la capa más profunda. Si en lugar del pH medido en agua se consideran los valores de pH en cloruro potásico, el pH del suelo de cultivo de Pontevea se incrementa, casi de manera continuada, desde la superficie hasta la capa más profunda, donde el pH es 0,72 unidades más elevado que en superficie.

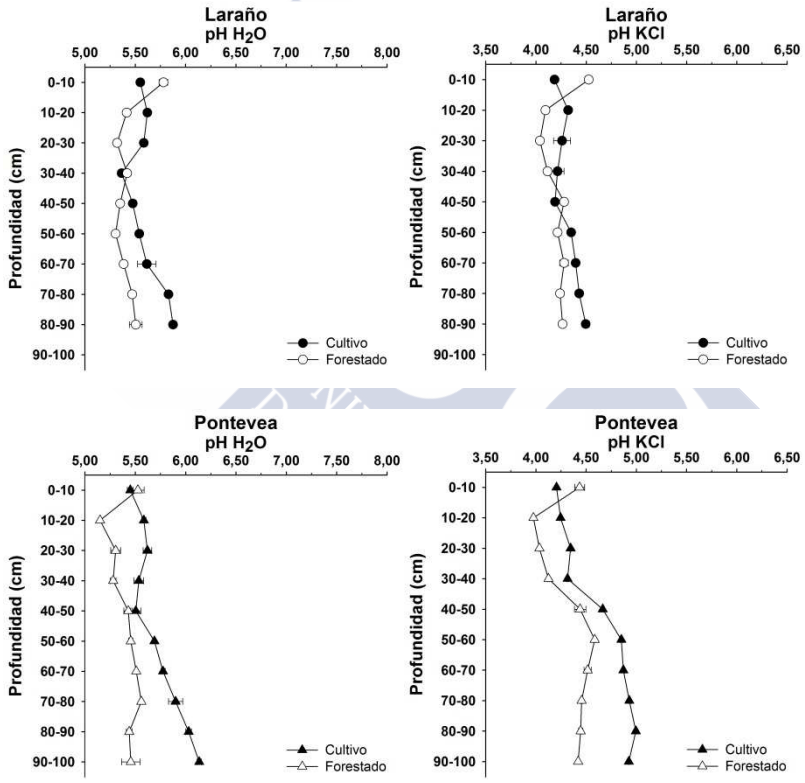


Figura 5.5. Variación en profundidad del pH medido en agua (izquierda) y en KCl (derecha) de los suelos de cultivo y de los forestados de Laraño y Pontevea.

En Pontevea, la forestación causó una alteración importante de los valores de pH en agua, ya que éstos son significativamente menores ($p \leq 0,05$) a los del suelo de cultivo de procedencia en todas las capas, a excepción de las correspondientes a las profundidades de 0-10 y 40-50 cm, donde el valor de pH en agua es similar en ambos suelos (Figura 5.5; Tabla 2.10 del Anexo). Así, en el suelo forestado de esta parcela el pH en agua es elevado en la capa de 0-10 cm, disminuye significativamente en la capa de 10-20 cm, donde se

registra el valor de pH en agua más ácido de todo el perfil, y pasada esta profundidad el pH aumenta de manera progresiva hasta la capa de 70-80 cm, profundidad tras la cual se vuelve a registrar un nuevo descenso. En cambio, si en lugar de los valores de pH medidos en agua se considera el pH medido en cloruro potásico, el comportamiento de esta propiedad en el perfil del suelo forestado es algo diferente a partir de los 20 cm (Figura 5.5). De esta manera, al igual que cuando se consideran los valores del pH en agua, el pH es más alto en la superficie, si bien no existen diferencias significativas con la capa similar del suelo de cultivo, y desciende significativamente en la capa de 10-20 cm, que es donde muestra el valor de pH más ácido. Por debajo de los 20 cm los valores de pH KCl aumentan pero, a diferencia de lo que sucedía cuando se consideraban los valores de pH en agua, el incremento es bastante pronunciado y sólo se produce hasta la capa de 50-60 cm, descendiendo posteriormente de forma progresiva hasta el fondo del perfil, donde el valor de pH KCl es similar al de la capa superficial (Figura 5.5; Tabla 2.10 del Anexo).

5.1.2.6 Análisis granulométrico

Tal y como se exhibe en la Figura 5.6, la distribución de las fracciones granulométricas muestra escasas variaciones con la profundidad en los dos suelos de la parcela de Laraño, siendo la textura de ambos suelos franco-arenosa en todas las capas (Tabla 2.2 del Anexo). En el suelo de cultivo, la proporción de las tres fracciones granulométricas permanece invariable en las tres primeras capas y, aunque a partir de la de 40-50 cm los contenidos en arena y limo exhiben pequeñas oscilaciones, éstas son mínimas y el contenido en arcilla permanece prácticamente invariable en todas las capas del suelo.

Tal y como era de esperar, la distribución porcentual de las diferentes fracciones granulométricas en el suelo forestado de Laraño es muy similar a la del suelo de cultivo de procedencia, ya que la simple plantación de los árboles no debería provocar variaciones en la distribución por tamaño de partícula en el perfil del suelo. Así, de manera general en el suelo forestado los porcentajes de arena, limo y arcilla exhiben pocas modificaciones en el perfil. No obstante, se aprecia un pequeño aumento en la cantidad de limo a partir de los 50 cm.

Al igual que en Laraño, la textura de los dos suelos de Pontevea es franco-arenosa en todas las capas (Tabla 2.11 del Anexo). En el suelo de cultivo la distribución de las diferentes

fracciones granulométricas es prácticamente similar a lo largo de todo el perfil, con porcentajes de arena que superan el 60 % en todas las capas (Figura 5.6).

Tampoco se aprecian grandes modificaciones en la distribución por tamaño de partícula en el perfil del suelo forestado de Pontevea, el cual tiene aproximadamente los mismos porcentajes de arena, limo y arcilla en todas las profundidades (Figura 5.6; Tabla 2.11 del Anexo). La similitud que existe en la distribución granulométrica entre el perfil del suelo forestado y el de su suelo de cultivo inicial también era de esperar pues, tal y como se comentó para la parcela de Laraño, el cambio de uso del suelo de cultivo a forestal no debe alterar la distribución porcentual de las tres fracciones.

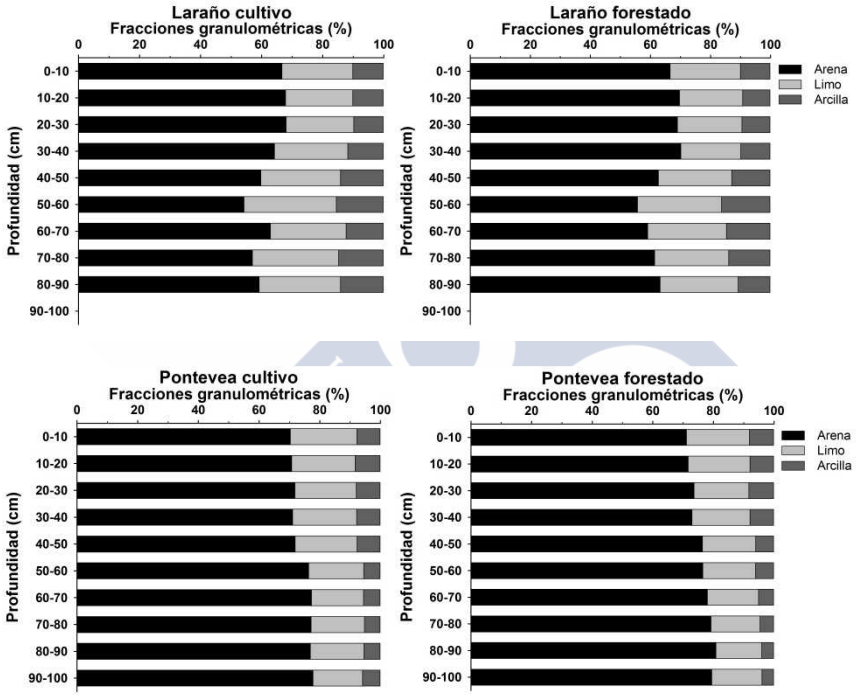


Figura 5.6. Variación en profundidad de las diferentes fracciones granulométricas en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea.

5.1.3 Variación de las actividades enzimáticas con la profundidad

En este epígrafe se describen los valores obtenidos para cada una de las actividades enzimáticas investigadas y para cada una de las capas analizadas, para los suelos de cultivo y los forestados de Laraño y de Pontevea. Dichos valores se muestran en una serie de gráficas, en las que se representan los valores medios con la desviación estándar, y expresados tanto en relación al peso como al volumen de suelo (valores absolutos), así como las actividades enzimáticas específicas (actividades enzimáticas en relación al contenido en carbono total de cada capa). Por otra parte, los valores correspondientes a

todas las actividades enzimáticas analizadas para cada una de las profundidades y los cuatro perfiles de suelo investigados en este estudio, incluyendo los análisis estadísticos, se presentan en las Tablas 2.3, 2.4, 2.5, 2.12, 2.13 y 2.14 del Anexo.

5.1.3.1 Actividad proteasa-caseína

La actividad proteasa-caseína muestra comportamientos diferenciados en el perfil de ambos suelos de la parcela de Laraño, independientemente de la manera en la que se expresen los valores de actividad (en relación al peso o al volumen de suelo, o en relación al contenido en carbono total; Figura 5.7). En el suelo de cultivo de procedencia casi toda la actividad enzimática se concentra en los 30 primeros centímetros, mostrando el máximo valor de actividad en la capa de 20-30 cm. A partir de los 30 cm los valores de actividad proteasa-caseína se reducen considerablemente, disminuyendo progresivamente y aproximándose a cero a medida que aumenta la profundidad.

A diferencia del suelo de cultivo, en el suelo forestado de Laraño la actividad proteasa-caseína se concentra en la capa superficial (0-10 cm). Tras esta profundidad los valores de la actividad enzimática se reducen drásticamente, exhibiendo pocas variaciones hasta los 80 cm, y a partir de esa profundidad la actividad proteasa-caseína es nula. Por otra parte, si en lugar de los valores absolutos (en relación al peso o al volumen de suelo) de actividad proteasa-caseína se consideran los valores de actividad enzimática específica en el suelo forestado de Laraño (Figura 5.7), se pueden observar algunas diferencias. Así, puede apreciarse cómo estos valores muestran más fluctuaciones a lo largo del perfil, observándose un repunte en los valores de actividad en la capa de 40-50 cm, el cual se debe a que la cantidad de carbono total en esa capa es muy próxima a cero (Figura 5.1; Tablas 2.1 y 2.5 del Anexo).

En el suelo de cultivo de Pontevea el comportamiento de la actividad proteasa-caseína es similar cualquiera que sea la forma en la que se expresen los valores de actividad (Figura 5.7). La actividad de esta enzima varía muy poco en los primeros 40 cm. Tras esta profundidad los valores se reducen drásticamente y permanecen próximos a cero en el resto de del perfil.

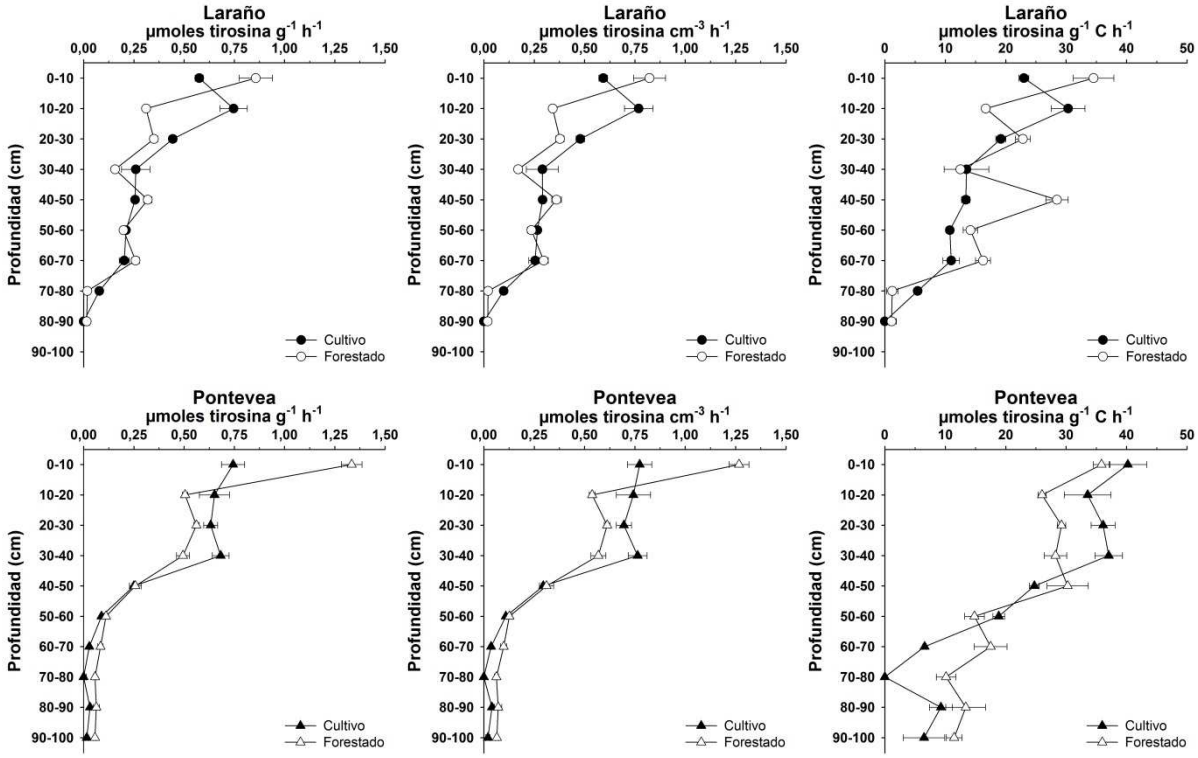


Figura 5.7. Variación en profundidad de la actividad proteasa-caseína en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

Por otra parte y al igual que sucede en el suelo de cultivo, la variación de la actividad proteasa-caseína en el suelo forestado de Pontevea es parecida bien se expresen los valores de actividad en relación a peso o a volumen de suelo. Así, es destacable el hecho de que en la capa superficial (0-10 cm), la actividad enzimática del suelo forestado sea significativamente mayor ($p \leq 0,05$) a la de la misma capa del suelo de cultivo de partida (Figura 5.7). Tras esta primera capa, los valores de actividad se reducen mucho hasta la capa de 30-40 cm, pasando a ser incluso significativamente inferiores ($p \leq 0,05$) a los valores de actividad del suelo de cultivo. Por debajo de los 40 cm los valores de actividad proteasa-caseína del suelo forestado son prácticamente nulos y muy similares a los del suelo de cultivo. Sin embargo, si se considera la actividad enzimática específica del suelo forestado de Pontevea se puede apreciar un comportamiento diferente al mostrado cuando se consideran los valores en relación al peso o al volumen. Así, llama la atención que, al contrario que en valor absoluto, el valor de actividad específica en la capa de 0-10 cm es significativamente inferior ($p \leq 0,05$) al del suelo de cultivo. Tras esta capa, los valores específicos de actividad proteasa-caseína se mantienen casi constantes hasta los 50 cm de profundidad, a partir de los cuales disminuyen

progresivamente y, aunque muestran fluctuaciones a medida que se incrementa la profundidad, en general se mantienen por encima de los valores del suelo de cultivo.

5.1.3.2 Actividad proteasa-BAA

En el suelo de cultivo de Laraño, el comportamiento de la actividad proteasa-BAA es prácticamente idéntico, tanto si se expresa la actividad en relación al peso o al volumen de suelo, como en relación al contenido en carbono total (Figura 5.8). Al igual que para la actividad proteasa-caseína, descrita anteriormente, en el suelo de cultivo destaca que la mayor parte de la actividad enzimática de todo el perfil se concentra en los 30 cm superiores, exhibiendo su valor más elevado en la capa de 10-20 cm. Por debajo de los 30 cm los valores de actividad proteasa-BAA se reducen considerablemente, disminuyendo progresivamente en el perfil.

Si se observa el comportamiento de la actividad proteasa-BAA en valor absoluto en el suelo forestado de Laraño, puede advertirse que la actividad de esta enzima se concentra también en los primeros 30 cm. Asimismo, llama la atención que en estas tres primeras capas de suelo, la actividad proteasa-BAA en el suelo forestado es inferior a la del suelo de cultivo, si bien las diferencias no son significativas en todas las capas (Tabla 2.3 del Anexo). A partir de los 40 cm, la actividad enzimática disminuye progresivamente a lo largo del perfil, exhibiendo valores parecidos a los del suelo de cultivo de procedencia (Figura 5.8). Por otra parte, cuando los valores de actividad proteasa-BAA del suelo forestado de Laraño se refieren al contenido en carbono total, el comportamiento en profundidad es algo diferente. Así, la actividad enzimática específica aumenta hasta los 20-30 cm y tras esta capa los valores se reducen conforme aumenta la profundidad, si bien existe una actividad enzimática elevada hasta los 60 cm. Asimismo, los valores específicos de actividad son significativamente mayores ($p \leq 0,05$) en el suelo forestado que en el de cultivo de partida para casi todas las capas del perfil del suelo.

Independientemente de la manera en la que se expresen los resultados de la actividad proteasa-BAA (en relación al peso o al volumen de suelo, o en relación al contenido en carbono total), en el suelo de cultivo de Pontevea se aprecian valores elevados hasta la capa de 30-40 cm, siendo el valor más elevado el correspondiente a la capa de 10-20 cm (Figura 5.8). Por debajo de los 40 cm la actividad de esta enzima exhibe valores muy bajos.

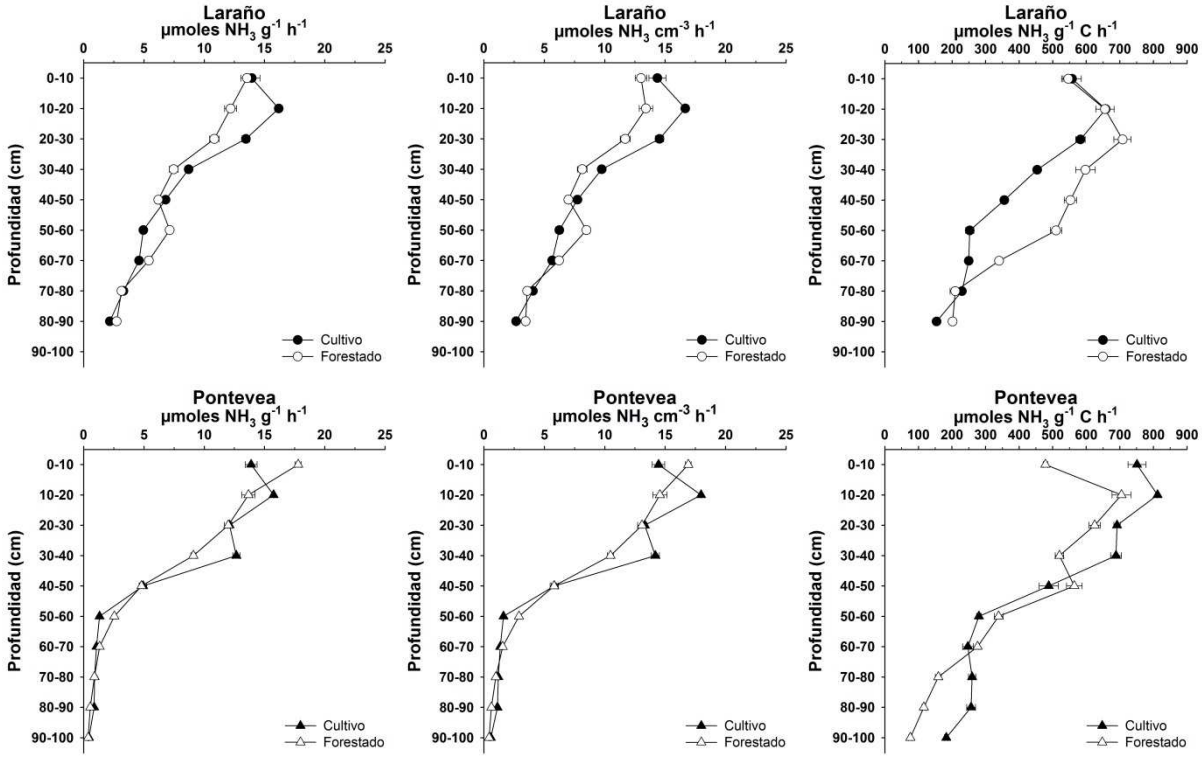


Figura 5.8. Variación en profundidad de la actividad proteasa-BAA en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

En lo que respecta al suelo forestado de Pontevea sí se observan ciertas diferencias en función de las unidades empleadas para expresar los valores de actividad proteasa-BAA. Cuando los resultados se expresan en valor absoluto, la actividad de esta enzima disminuye progresivamente a lo largo del perfil. No obstante, y de un modo análogo a su suelo de cultivo de partida, exhibe los valores más elevados en los primeros 40 cm. Asimismo, destaca que de entre las capas en las cuales se concentra la mayor parte de la actividad enzimática (desde la superficie hasta los 40 cm), la capa de 0-10 cm es la única que exhibe un valor de actividad significativamente mayor ($p \leq 0{,}05$) a la del suelo de cultivo de origen (Figura 5.8; Tablas 2.12 y 2.13 del Anexo).

Sin embargo, si en lugar de los valores absolutos se tienen en cuenta los valores específicos de actividad enzimática, destaca cómo éstos se mantienen elevados hasta los 50 cm (capa de 40-50 cm), profundidad tras la cual se reducen mucho. A su vez, hay que llamar la atención sobre la capa de 0-10 cm del suelo forestado la cual, al contrario de lo que sucede para los valores absolutos de actividad, muestra un valor de actividad específica que es significativamente inferior ($p \leq 0{,}05$) al mostrado por el suelo de cultivo de procedencia.

5.1.3.3 Actividad ureasa

Si se observa el comportamiento de la actividad ureasa en el suelo de cultivo de Laraño, se comprueba que, independientemente de la manera en la que se expresen los resultados (en relación al peso o al volumen de suelo, o en relación al contenido en carbono total; Figura 5.9), ésta se concentra en los primeros 30 cm del perfil, exhibiendo el valor máximo en la capa superficial y disminuyendo progresivamente con la profundidad. Pasados los 30 cm los valores de actividad se reducen mucho, siendo casi nulos y prácticamente invariables hasta el final del perfil.

Por su parte, la actividad ureasa en el suelo forestado de la parcela de Laraño exhibe un comportamiento similar al de su suelo de cultivo de origen (Figura 5.9). Así, cualquiera que sea la manera en la que se expresen los valores de actividad, ésta también se concentra en los primeros 30 cm de suelo y es máxima en la capa superficial, pero la disminución con la profundidad es menos intensa que en el suelo de cultivo. A partir de la capa de 30-40 cm la ureasa disminuye mucho y muestra valores prácticamente invariables y próximos a cero hasta las capas más profundas. No obstante, es destacable que en las mencionadas tres primeras capas del perfil, la actividad ureasa en el suelo forestado es significativamente inferior ($p \leq 0,05$) a la de su suelo de cultivo de procedencia.

El comportamiento de la actividad ureasa en los dos suelos de la parcela de Pontevea también es muy parecido, independientemente de si los valores se expresan en relación al peso de suelo, al volumen de suelo o en relación a la actividad enzimática específica. En el suelo de cultivo la actividad ureasa es muy similar hasta la profundidad de 40 cm, tras la cual la actividad ureasa es prácticamente nula (Figura 5.9).

Por su parte, y al igual que sucede en el suelo de cultivo de inicio, en el perfil del suelo forestado la actividad enzimática se concentra en los primeros 40 cm, ya que pasada esa profundidad la actividad ureasa es prácticamente nula. No obstante, al contrario de lo que sucede en el suelo de cultivo, la actividad no es igual en todas las capas entre 0 y 40 cm, sino que disminuye con la profundidad.

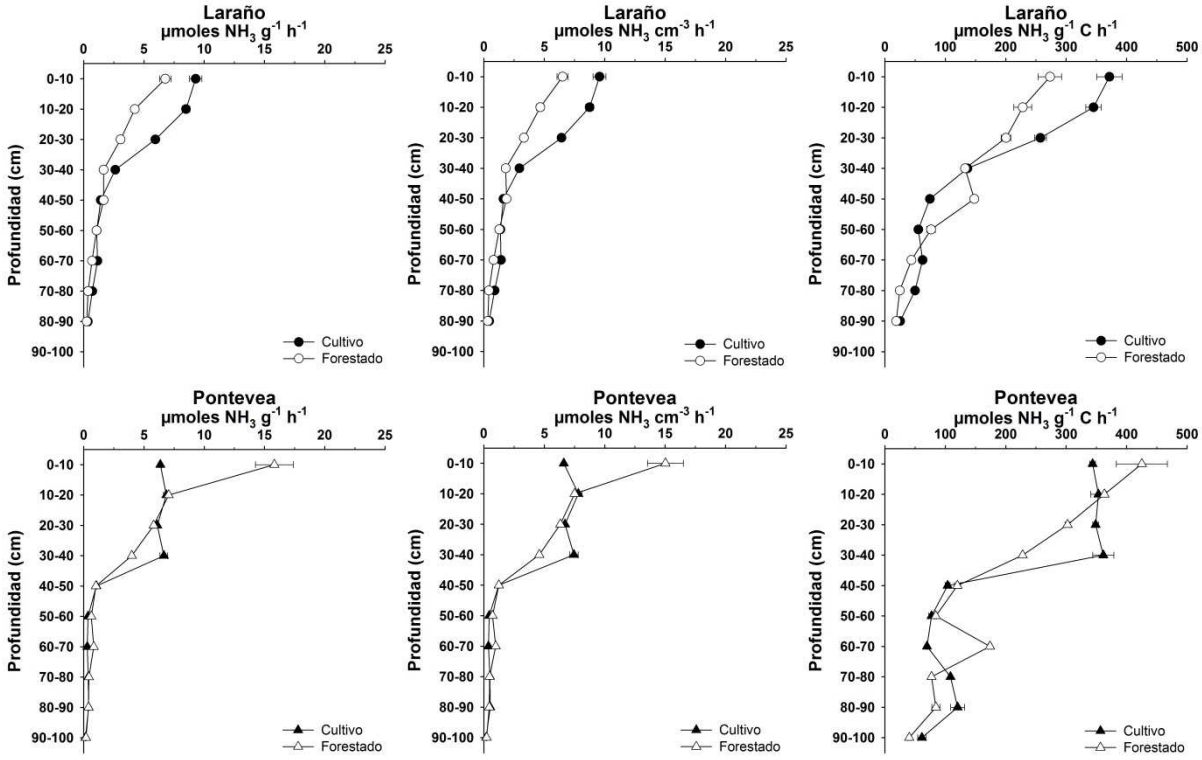


Figura 5.9. Variación en profundidad de la actividad ureasa en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

Así, cuando los valores de actividad ureasa se expresan en valor absoluto (peso o volumen de suelo), la capa superior (0-10 cm) exhibe un valor de actividad ureasa muy elevado en comparación con el resto de las capas, existiendo una diferencia significativa ($p \leq 0{,}05$) entre el valor de actividad de la capa superficial y el de la capa de 10-20 cm del perfil del suelo forestado (Figura 5.9; Tablas 2.12 y 2.13 del Anexo). En cambio, si se consideran los valores específicos de actividad, la diferencia entre el valor de actividad de esas dos capas del suelo forestado se reduce considerablemente.

5.1.3.4 Actividad CM-celulasa

En la parcela de Laraño, la actividad CM-celulasa de los dos suelos investigados exhibe comportamientos parecidos a través del perfil del suelo en cualquiera de las tres formas de expresión de los resultados (Figura 5.10). En el suelo de cultivo, la actividad de esta enzima se concentra fundamentalmente en las capas de 0-10 y 10-20 cm, exhibiendo el valor más elevado de actividad en la capa superior. Tras los 20 cm de profundidad los valores de actividad CM-celulasa descienden paulatinamente hasta los 30-40 cm, profundidad tras la cual la actividad es prácticamente nula.

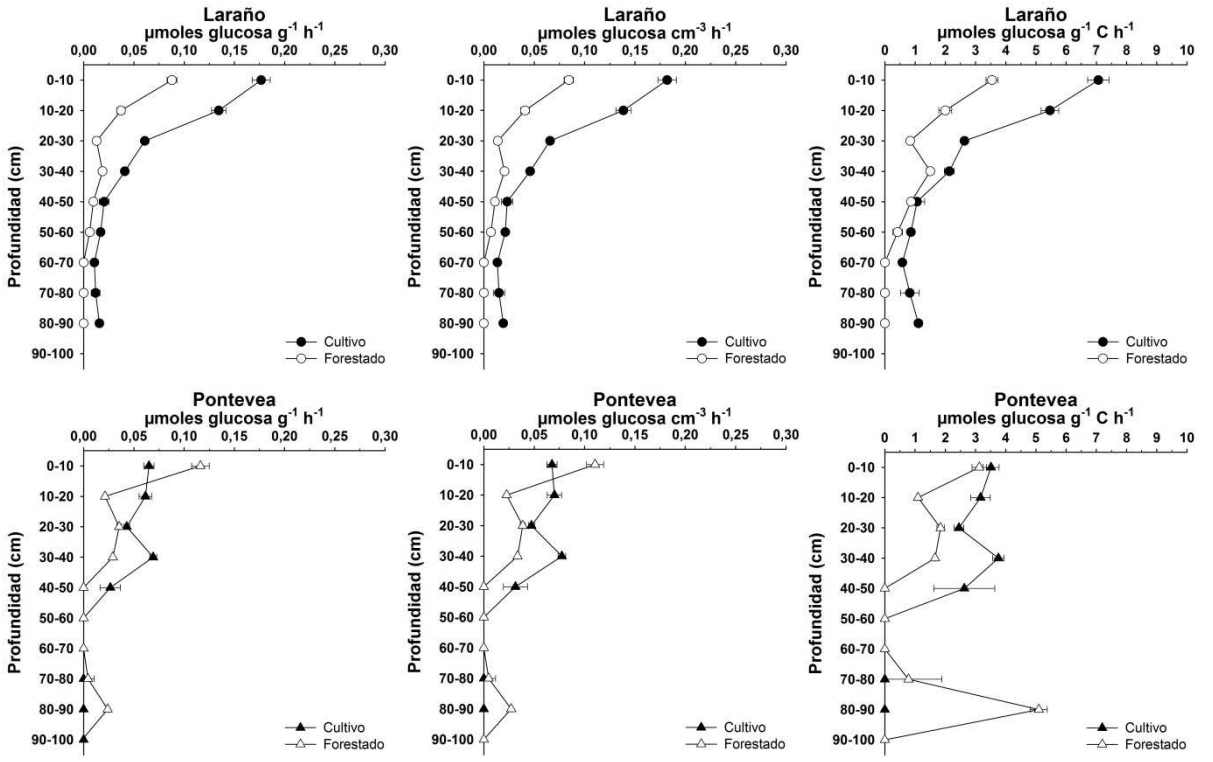


Figura 5.10. Variación en profundidad de la actividad CM-celulasa en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

Al igual que sucede en el suelo de cultivo, en el suelo forestado de Laraño puede apreciarse cómo, independientemente de la manera en la que se expresen los valores de actividad, ésta es máxima en la capa de 0-10 cm, y se concentra en las dos primeras capas del suelo. Sin embargo, y a diferencia de su suelo de cultivo de origen, tras la capa de 10-20 cm la actividad CM-celulasa en el suelo forestado es casi inexistente. Hay que destacar, además, que en Laraño el cambio de uso del suelo, de agrícola a forestal, indujo una disminución en la actividad CM-celulasa, ya que ésta es inferior a la del suelo de cultivo a lo largo de todo el perfil, si bien a partir de la capa de 30-40 cm las diferencias no son significativas en todas las capas (Figura 5.10; Tablas 2.3, 2.4 y 2.5 del Anexo).

En el suelo de cultivo de Pontevea la actividad CM-celulasa tiene una distribución similar en el perfil para cualquiera de las tres formas de expresión de los resultados (Figura 5.10). Al igual que sucede para otras actividades enzimáticas ya descritas, tales como las proteasas o la ureasa, la actividad de esta enzima se concentra fundamentalmente en los 40 cm superiores, siendo precisamente a la profundidad de 30-40 cm donde el valor de actividad es el más elevado de todo el perfil. A la profundidad de 40-50 cm el valor de actividad desciende, tanto si se expresa por peso de suelo como si se hace por volumen, aunque si se consideran los

valores específicos de actividad exhibe un valor similar al de la capa de 20-30 cm (Figura 5.10). A profundidades inferiores a los 50 cm la actividad de esta enzima en el suelo de cultivo de Pontevea es nula.

Por su parte, en el suelo forestado de Pontevea las variaciones de la actividad CM-celulasa a lo largo del perfil son similares si los valores de actividad se expresan en relación al peso o al volumen de suelo. Así, la capa de 0-10 cm exhibe el valor máximo de todo el perfil, siendo éste significativamente superior ($p \leq 0,05$) al de la capa equivalente del suelo de cultivo. Tras estos primeros 10 cm de profundidad los valores de actividad descienden drásticamente, siendo el valor de actividad de la capa 10-20 cm significativamente inferior ($p \leq 0,05$) al de la capa inmediatamente superior (0-10 cm). Entre las capas de 10-20 y de 30-40 cm, la actividad CM-celulasa del suelo forestado muestra valores casi constantes, los cuales son inferiores a los de las capas similares del suelo de cultivo (Figura 5.10), aunque las diferencias no son significativas para todas las capas (Tablas 2.12 y 2.13 del Anexo). Posteriormente, por debajo de los 40 cm, los valores de actividad CM-celulasa son nulos, con la excepción de la capa de 80-90 cm, en donde se aprecia un aumento muy pequeño de esta actividad enzimática.

Al considerar los valores específicos de actividad CM-celulasa en el perfil del suelo forestado de Pontevea, pueden observarse algunas diferencias respecto a los valores absolutos. Así, la capa superior del suelo forestado tiene menos actividad que la capa correspondiente del suelo de cultivo de partida (Figura 5.10), si bien la diferencia entre ambos valores no es significativa (Tabla 2.14 del Anexo). Además, aunque la capa de 0-10 cm sigue teniendo más actividad que la inmediatamente siguiente (capa de 10-20 cm), la diferencia entre los valores de actividad de ambas capas se reduce. Por otra parte, el repunte de actividad CM-celulasa que se aprecia en la capa de 80-90 cm se magnifica como consecuencia del bajo contenido en carbono total de esta capa (Figura 5.1), convirtiéndose así en el valor máximo de actividad específica de todo el perfil (Figura 5.10).

5.1.3.5 Actividad β-glucosidasa

Atendiendo a la distribución de la actividad β-glucosidasa en el perfil de los dos suelos de la parcela de Laraño (Figura 5.11), es destacable que ésta muestra comportamientos similares, tanto si se expresan los resultados en valor absoluto como si se hace en relación al contenido en carbono total. En el suelo de cultivo, aunque la actividad β-glucosidasa se concentra en los 30 primeros centímetros, va disminuyendo paulatinamente desde la superficie. Desde la capa

de 30-40 cm hasta la más profunda la actividad de esta enzima en el suelo de cultivo es prácticamente nula.

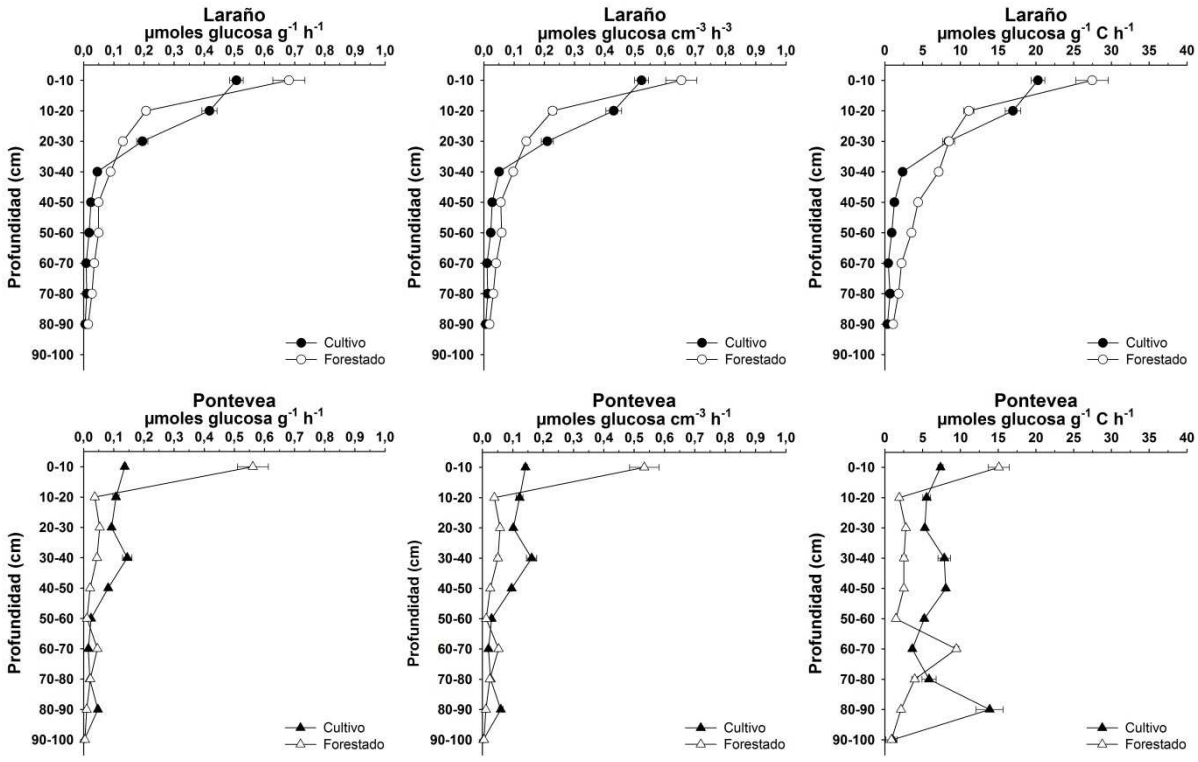


Figura 5.11. Variación en profundidad de la actividad β-glucosidasa en los suelos de cultivo y forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

Por su parte, el cambio de uso de agrícola a forestal en esta parcela de Laraño propició una redistribución de la actividad enzimática en el perfil del suelo, ya que ésta se concentra en gran medida en la capa superficial (0-10 cm). Tras la primera capa se aprecia un descenso brusco, seguido de una disminución progresiva de la actividad β-glucosidasa hasta la capa de 30-40 cm. Desde esta profundidad hasta la última, el suelo forestado de Laraño exhibe valores de actividad β-glucosidasa próximos a cero (Figura 5.11). Otro aspecto destacable es cómo se modificó la actividad de esta enzima en las tres primeras capas del perfil del suelo forestado en relación a las de su suelo de cultivo de partida. Así, en la capa de 0-10 cm del suelo forestado ésta es significativamente más elevada ($p \leq 0{,}05$), tendencia que se invierte en las dos siguientes capas (10-20 y 20-30 cm).

En los dos suelos de la parcela de Pontevea, el comportamiento de la actividad β-glucosidasa es similar para cada perfil, tanto si se consideran los valores referidos al peso como al volumen. No obstante, este comportamiento varía ligeramente cuando se tienen en cuenta los valores específicos de actividad (Figura 5.11). En el suelo de cultivo, cuando los valores de

actividad β-glucosidasa se expresan en valor absoluto se observa que exhiben pocas variaciones hasta la capa de 40-50 cm, pasada la cual la actividad es muy escasa en el resto del perfil. En cambio, si se tienen en cuenta los valores específicos de actividad β-glucosidasa del suelo de cultivo de Pontevea, llama la atención cómo estos muestran oscilaciones en el perfil hasta la capa de 80-90 cm, en donde se registra un pico de actividad que corresponde al valor máximo del perfil. No obstante, este repunte en la actividad en esta capa tan profunda se debe al bajo contenido en carbono de la misma, el cual es prácticamente cero (Figura 5.1; Tabla 2.10 del Anexo).

Por su parte, los valores absolutos de actividad β-glucosidasa en el suelo forestado de Pontevea muestran que la práctica totalidad de la actividad se concentra en la capa de 0-10 cm, tras la cual la actividad en el resto del perfil del suelo es muy escasa. Asimismo, si se comparan los valores absolutos de actividad del suelo de cultivo y del forestado (tanto en peso como en volumen), es destacable que la actividad en la capa de 0-10 cm del suelo forestado es significativamente superior ($p \leq 0,05$) a la del suelo de cultivo. Sin embargo, tras la capa superficial el suelo forestado tiene menos actividad enzimática que el de cultivo para casi todas las capas del perfil, aunque las diferencias no son significativas en todas ellas (Tablas 2.12 y 2.13 del Anexo).

Los valores específicos de actividad β-glucosidasa en el suelo forestado de Pontevea (Figura 5.11), también muestran que la actividad de esta enzima se concentra en la capa de 0-10 cm. Sin embargo, la diferencia que existe entre el valor de actividad de la capa superficial en el suelo forestado en comparación con el suelo de cultivo se reduce notablemente con respecto a las diferencias observadas cuando se consideraban los valores absolutos. Tras la capa superficial, los valores específicos de actividad β-glucosidasa en el suelo forestado son muy bajos, con la excepción de la capa de 60-70 cm, en la cual se aprecia un pequeño aumento.

5.1.3.6 Actividad invertasa

En el perfil de los dos suelos de la parcela de Laraño, la actividad invertasa tiene un comportamiento similar al que exhibe para la actividad β-glucosidasa, descrita con anterioridad. Además, las variaciones de la actividad invertasa en cada suelo son parecidas, bien se expresen los resultados en relación al peso o al volumen de suelo, o bien se haga en relación al contenido en carbono total de cada capa (Figura 5.12). En el suelo de cultivo de Laraño la actividad invertasa es elevada en las tres primeras capas, siendo máxima en la

profundidad de 0-10 cm y descendiendo paulatinamente hasta la capa de 20-30 cm. Por debajo de los 30 cm los valores de actividad invertasa son prácticamente nulos.

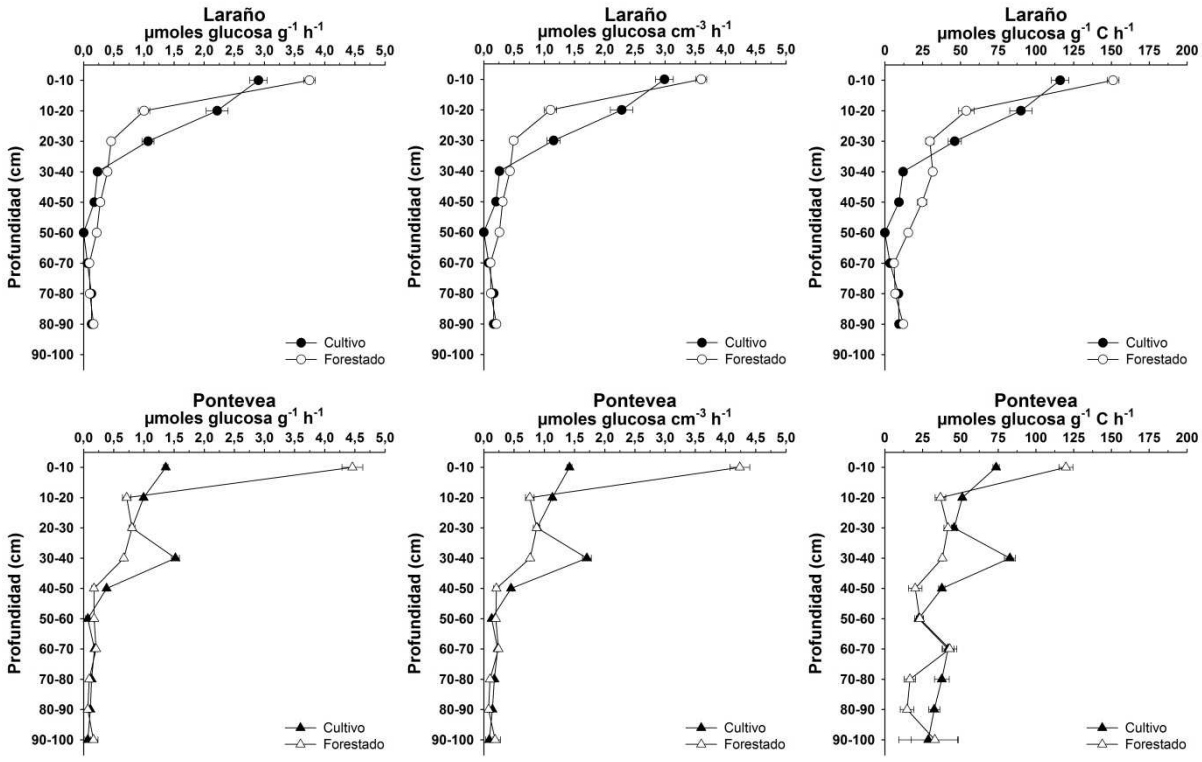


Figura 5.12. Variación en profundidad de la actividad invertasa en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

Por su parte, el suelo forestado de Laraño concentra la mayor actividad en los primeros 20 cm del perfil. A partir de esa profundidad los valores son próximos a cero hasta la capa más profunda. Otro aspecto a destacar, es que la actividad en la capa superior del suelo forestado es significativamente mayor ($p \leq 0{,}05$) que en la capa correspondiente del suelo de cultivo de partida, independientemente de las unidades en las que se expresen los valores de actividad invertasa. Sin embargo, en las dos siguientes capas esta tendencia se invierte, exhibiendo el suelo forestado unos valores significativamente inferiores ($p \leq 0{,}05$) a los del suelo de cultivo de procedencia (Figura 5.12; Tablas 2.3, 2.4 y 2.5 del Anexo).

En la parcela de Pontevea, el comportamiento de la actividad invertasa de cada suelo apenas varía independientemente de que se expresen los resultados en unas u otras unidades (Figura 5.12). El suelo de cultivo concentra casi toda la actividad invertasa en los 40 cm superiores, siendo la capa de 30-40 cm en la que la actividad de esta enzima es máxima. Pasada esta capa, los valores descienden y permanecen bajos para el resto del perfil.

Por su parte, la forestación en Pontevea propició una redistribución de la actividad invertasa en el perfil. Así, en el suelo forestado la actividad de esta enzima se concentra en los primeros 10 cm de suelo, reduciéndose posteriormente hasta los 40 cm (capa de 30-40 cm). Pasada esa profundidad los valores de actividad invertasa son muy bajos (Figura 5.12). Hay que destacar que los valores de actividad de la capa de 0-10 cm son muy elevados y significativamente superiores ($p \leq 0,05$) a los del suelo de cultivo de partida, independientemente de la manera en la que estos se expresen (Tablas 2.12, 2.13 y 2.14 del Anexo).

5.1.3.7 Actividad fosfodiesterasa

La actividad fosfodiesterasa varía de una forma parecida con la profundidad en los dos suelos de la parcela de Laraño, tanto si se expresan los resultados en valor absoluto, como si se consideran los valores específicos de actividad (Figura 5.13). Tal y como sucede para otras actividades enzimáticas ya descritas, como las proteasas o la ureasa, la actividad fosfodiesterasa en el suelo de cultivo de Laraño se concentra en los primeros 30 cm del perfil, siendo el valor máximo el correspondiente a la capa de 10-20 cm. Por debajo de los 30 cm los valores de actividad se reducen considerablemente, permaneciendo próximos a cero y con escasas variaciones en el resto del perfil.

Por otra parte, y tal y como ocurre en el suelo de cultivo de partida, en el suelo forestado de Laraño los valores más elevados de actividad fosfodiesterasa se concentran también en las tres primeras capas de suelo, disminuyendo posteriormente de manera paulatina conforme aumenta la profundidad (Figura 5.13). No obstante, hay que destacar que tras la capa superficial, que es donde se registra el valor máximo de actividad de todo el perfil, los valores decrecen considerablemente. Otro aspecto destacable de la forestación es la redistribución en los valores de actividad fosfodiesterasa que se produce en las tres primeras capas del suelo. Así, aunque las diferencias no son siempre significativas para las tres formas de expresión de la actividad enzimática (Tablas 2.3, 2.4 y 2.5 del Anexo), la capa superficial del suelo forestado exhibe un valor más elevado que la del suelo de cultivo, mientras que en las capas de 10-20 y 20-30 cm esta tendencia se invierte.

En la parcela de Pontevea, la variación de la actividad fosfodiesterasa tanto en el perfil del suelo de cultivo como en el forestado exhibe comportamientos similares si los valores de actividad se expresan en relación al peso o al volumen de suelo. Sin embargo, esta actividad muestra una variación algo diferente en el perfil de cada uno de los suelos si los valores se

expresan en relación al contenido de carbono total (Figura 5.13). Cuando los valores de actividad fosfodiesterasa del suelo de cultivo se expresan en valor absoluto (peso o volumen de suelo), puede comprobarse cómo estos descienden desde la superficie, aunque presentan valores elevados hasta la capa de 40-50 cm. Por debajo de los 50 cm los valores de actividad fosfodiesterasa son casi nulos. En cambio, si se consideran los valores específicos de actividad puede comprobarse cómo estos son más variables a lo largo del perfil, exhibiendo el valor máximo en la capa de 40-50 cm, así como otro repunte de actividad en la capa de 80-90 cm (Figura 5.13).

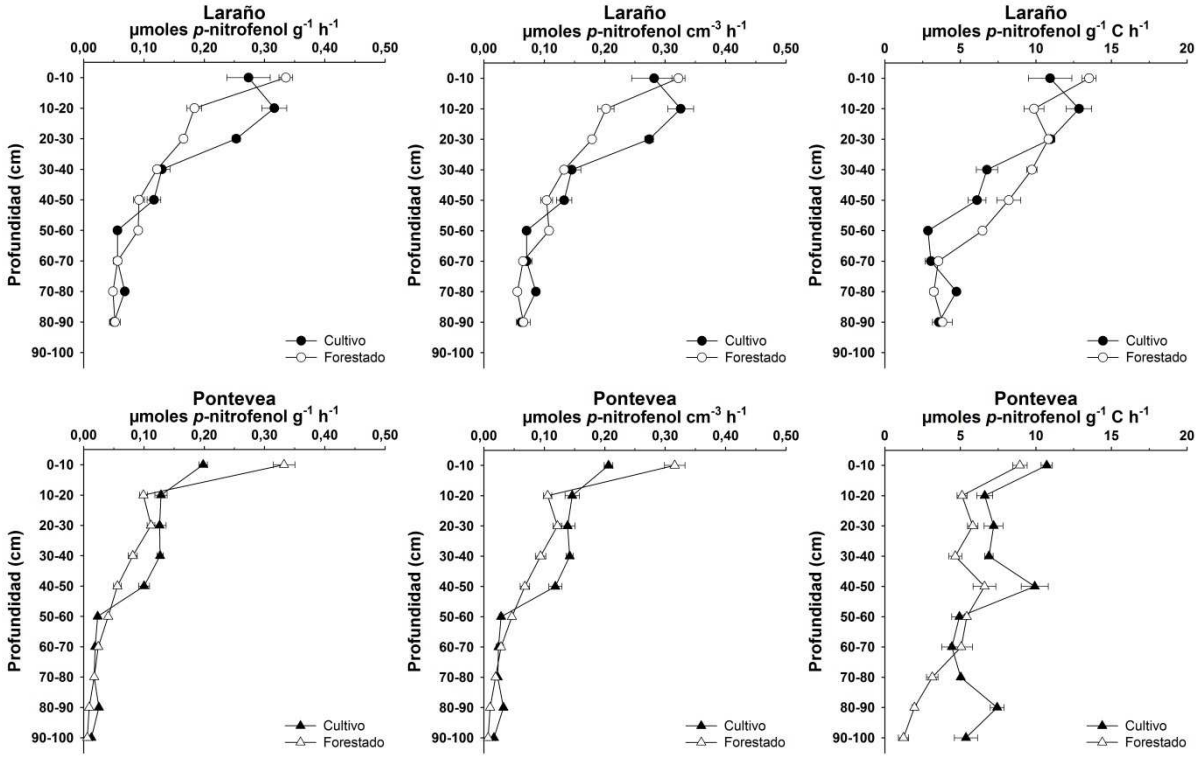


Figura 5.13. Variación en profundidad de la actividad fosfodiesterasa en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

Tal y como sucede para otras actividades enzimáticas ya descritas, tales como la CM-celulasa o la ureasa, cuando se observan los valores absolutos de actividad fosfodiesterasa en el perfil del suelo forestado de Pontevea (Figura 5.13) se comprueba que esta enzima concentra la mayor parte de su actividad en la capa de 0-10 cm, siendo estos valores significativamente mayores ($p \leq 0{,}05$), tanto expresados en peso como en volumen, a los de la capa similar del suelo de cultivo de partida. Pasada esta capa superficial, los valores absolutos de actividad fosfodiesterasa descienden progresivamente en el perfil y son bajos en todas las capas, especialmente a partir de los 50-60 cm. En cambio, si los valores de actividad fosfodiesterasa

del suelo forestado de Pontevea se expresan en relación al contenido en carbono total de cada capa (actividad enzimática específica), puede destacarse un aspecto importante. Así, aunque la capa de 0-10 cm sigue siendo la que más actividad enzimática tiene de todo el perfil, ésta es significativamente inferior ($p \leq 0,05$) a la mostrada en la capa de 0-10 cm del suelo de cultivo de partida. En capas más profundas, los valores específicos de actividad fosfodiesterasa del suelo forestado de Pontevea descienden progresivamente a lo largo del perfil.

5.1.3.8 Actividad fosfomonoesterasa

En el perfil de los dos suelos de la parcela de Laraño, la actividad fosfomonoesterasa exhibe comportamientos similares cuando se expresa en valores absolutos. En cambio, si se considera la actividad enzimática específica el comportamiento en profundidad es algo diferente en el suelo forestado y en el de cultivo (Figura 5.14). Los valores de actividad fosfomonoesterasa en el suelo de cultivo de Laraño descienden paulatinamente desde la superficie hasta los 30-40 cm, siendo las tres primeras capas las que exhiben los valores de actividad más elevados. Por debajo de los 40 cm los valores de actividad fosfomonoesterasa permanecen bajos y casi constantes en el resto del perfil.

Tal y como sucede en el suelo de cultivo de partida, la actividad fosfomonoesterasa del suelo forestado de Laraño se concentra en las tres primeras capas de suelo, mostrando valores más bajos y que descienden progresivamente a partir de los 40 cm. Además, hay que destacar que en las tres primeras capas los valores absolutos del suelo forestado (tanto en peso como en volumen) son significativamente inferiores ($p \leq 0,05$) a los de su suelo de cultivo de partida (Figura 5.14; Tablas 2.3 y 2.4 del Anexo). Sin embargo, cuando se consideran los valores específicos de actividad de los treinta primeros centímetros del suelo forestado se aprecia un comportamiento diferente. Así, estos valores aumentan progresivamente desde la superficie, de tal modo que en la capa de 20-30 cm la actividad específica en el suelo forestado es significativamente superior ($p \leq 0,05$) a la del suelo de cultivo original (Figura 5.14; Tabla 2.5 del Anexo).

Tal y como puede observarse en la Figura 5.14 el comportamiento de la actividad fosfomonoesterasa en el perfil de los dos suelos de la parcela de Pontevea es parecido al considerar, para cada suelo, los valores absolutos de actividad.

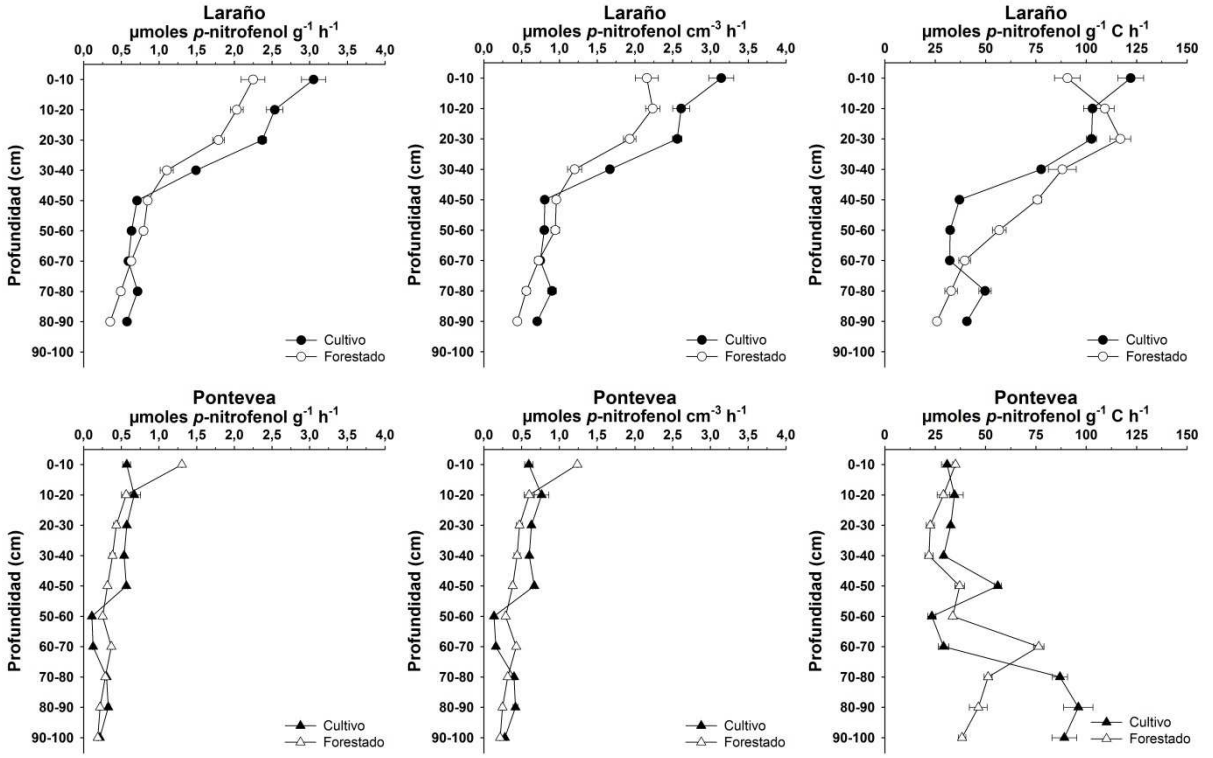


Figura 5.14. Variación en profundidad de la actividad fosfomonoesterasa en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

Sin embargo, tanto en el suelo de cultivo como en el forestado, el comportamiento en el perfil es algo diferente si se considera la actividad fosfomonoesterasa específica. Así, los valores absolutos de actividad del suelo de cultivo de Pontevea permanecen prácticamente constantes hasta los 40-50 cm. De ahí en adelante los valores disminuyen y permanecen bajos en el resto de las capas, aunque exhiben algunas fluctuaciones. Sin embargo, si se consideran los valores específicos de actividad fosfomonoesterasa en el perfil del suelo de cultivo de Pontevea el comportamiento cambia, ya que existe un pico de actividad en la capa de 40-50 cm. Tras la capa de 60-70 cm hay un incremento significativo ($p \leq 0,05$) en el valor de actividad específica y, por debajo de esa profundidad, la actividad fosfomonoesterasa específica permanece prácticamente invariable hasta la capa más profunda.

En la parcela de Pontevea la forestación indujo una cierta uniformización en los valores de actividad fosfomonoesterasa (Figura 5.14). De este modo, si se tienen en cuenta los valores absolutos de actividad, bien en relación al peso o bien en relación al volumen de suelo, se aprecia cómo casi toda la actividad de esta enzima se concentra en la capa superficial del suelo forestado, la cual muestra significativamente ($p \leq 0,05$) más actividad que la capa similar del suelo de cultivo del cual procede (Tablas 2.12 y 2.13 del Anexo). Tras la capa de 0-10 cm,

los valores absolutos de actividad fosfomonoesterasa permanecen bajos y casi no varían en el resto de las capas estudiadas. En cambio, si se consideran los valores específicos de actividad del suelo forestado de Pontevea, destaca que la diferencia entre el valor de la capa superficial de este suelo y del de cultivo desaparece, ya que ambos suelos exhiben valores de actividad casi idénticos a la profundidad de 0-10 cm (Figura 5.14). Conforme avanza la profundidad en el suelo forestado, la actividad específica experimenta ligeras oscilaciones, apreciándose un claro repunte a los 60-70 cm, el cual supone el máximo de todo el perfil.

5.1.3.9 Actividad arilsulfatasa

Tal y como sucede para otras actividades enzimáticas ya descritas, en los dos suelos de la parcela de Laraño los valores de actividad arilsulfatasa exhiben comportamientos parecidos independientemente de la manera en la que éstos se expresen (Figura 5.15). En el suelo de cultivo la actividad arilsulfatasa se concentra en los primeros 30 cm, exhibiendo su valor máximo en la capa de 20-30 cm. Posteriormente, a partir de los 30 cm la actividad de esta enzima permanece prácticamente invariable.

Por su parte, en el perfil del suelo forestado la actividad arilsulfatasa se comporta de un modo algo diferente a como lo hace en el suelo de cultivo del cual procede. Casi toda la actividad de esta enzima se concentra en la capa de 0-10 cm. Pasada esta profundidad, la actividad arilsulfatasa exhibe valores bajos para el resto del perfil, con la excepción de la capa de 40-50 cm, en la cual se aprecia un pequeño repunte de la actividad, más apreciable si se consideran los valores específicos de actividad.

En el suelo de cultivo de Pontevea la actividad arilsulfatasa se comporta de una manera similar a como lo hacen otras actividades enzimáticas ya descritas. Así, cuando se consideran los valores absolutos de actividad, esta enzima muestra valores elevados y prácticamente constantes hasta la capa de 30-40 cm (Figura 5.15). A partir de esa capa la actividad arilsulfatasa desciende hasta los 60 cm, donde esta actividad tiene valores muy bajos, que apenas varían en el resto del perfil. Por otra parte, al observar los valores de actividad arilsulfatasa específica en el suelo de cultivo de Pontevea, puede apreciarse un comportamiento ligeramente diferente en las capas más profundas. Así, se observa un repunte de la actividad a la capa de 80-90 cm, el cual deriva del bajo contenido en carbono total de esa capa del suelo (Figura 5.1; Tabla 2.10 del Anexo).

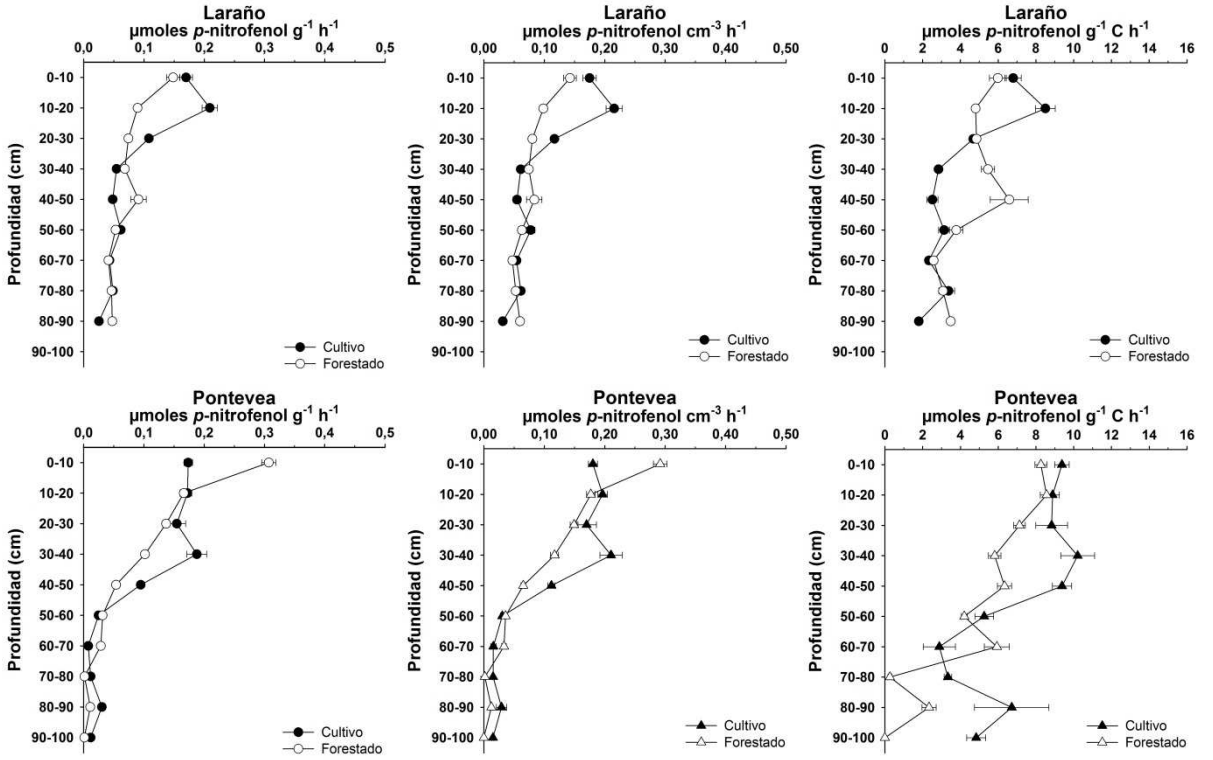


Figura 5.15. Variación en profundidad de la actividad arilsulfatasa en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

Tal y como sucede en el suelo de cultivo, la variación de la actividad arilsulfatasa en el perfil del suelo forestado de Pontevea exhibe algunas diferencias según se consideren los valores de actividad absolutos (en relación al peso o al volumen de suelo) o los específicos. Si se observan los valores absolutos, puede apreciarse cómo esta actividad exhibe su valor máximo en la capa superficial (Figura 5.15). Además este valor es, tanto en relación al peso de suelo como al volumen, significativamente superior ($p \leq 0,05$) al de la capa similar del suelo de cultivo del cual procede (Tablas 2.12 y 2.13 del Anexo). Tras la capa de 0-10 cm, los valores absolutos de actividad descienden progresivamente hasta la capa de 30-40 cm y por debajo de los 40 cm la actividad de esta enzima es prácticamente nula y permanece invariable en el resto de capas del perfil. Sin embargo, si en lugar de los valores absolutos de actividad se consideran los valores específicos en los suelos de la parcela de Pontevea se aprecia un comportamiento diferente en la capa de 0-10 cm. Así, a diferencia de los valores absolutos de actividad, este valor es significativamente inferior ($p \leq 0,05$) en el suelo forestado que en el suelo de cultivo. Tras la capa superficial, los valores específicos de actividad arilsulfatasa van descendiendo progresivamente a lo largo del perfil, aunque se aprecian algunas fluctuaciones, tales como dos repuntes de la actividad en las capas de 60-70 y de 80-90 cm, respectivamente. Al igual que ocurre en el suelo de cultivo, estas oscilaciones de la actividad específica en las

capas profundas del suelo forestado de Pontevea son consecuencia de los bajos contenidos en carbono total a esas profundidades (Figura 5.1; Tabla 2.10 del Anexo).

5.1.3.10 Actividad deshidrogenasa

En los dos suelos de la parcela de Laraño la actividad deshidrogenasa exhibe variaciones similares en el perfil, independientemente de la manera en la que se expresen los resultados (Figura 5.16). Así, tal y como sucede para muchas de las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico descritas previamente, en el suelo de cultivo de Laraño la actividad deshidrogenasa exhibe sus valores más elevados en las tres primeras capas analizadas, siendo el máximo valor de todo el perfil el correspondiente a la capa de 10-20 cm. Pasados los 30 cm, los valores de actividad deshidrogenasa descienden drásticamente y permanecen casi invariables en el resto de las capas de suelo.

Por otra parte, la distribución de la actividad de esta enzima en el suelo forestado es algo diferente a la del suelo de cultivo del cual procede. Así, la actividad es máxima en la capa de 0-10 cm, que es la capa en la cual se concentra casi toda la actividad en el perfil del suelo forestado. En la capa inmediatamente siguiente (10-20 cm) los valores de actividad deshidrogenasa se reducen significativamente ($p \leq 0{,}05$) respecto a los de la capa superficial, independientemente de las unidades en las que se expresen (Figura 5.16; Tablas 2.3, 2.4 y 2.5 del Anexo). Por debajo de los 20 cm, los valores de esta actividad permanecen bajos y prácticamente invariables en el resto de capas del perfil.

En los dos suelos de la otra parcela investigada (Pontevea), los valores de actividad deshidrogenasa exhiben comportamientos muy parecidos en el perfil tanto cuando se expresan en valor absoluto como cuando se consideran los valores específicos de esta actividad (Figura 5.16), aunque para cada uno de los suelos el comportamiento es diferente en función de cómo se expresen los valores de actividad. Así, los valores absolutos de actividad deshidrogenasa en el suelo de cultivo de Pontevea, muestran que es máxima en la capa superficial, aunque se mantiene relativamente constante hasta los 40 cm, descendiendo después progresivamente a medida que avanza la profundidad. Hay que destacar, además, que a partir de los 50 cm (capa de 50-60 cm) los valores absolutos de actividad deshidrogenasa son muy bajos y próximos a cero. En cambio, si en lugar de los valores absolutos se consideran los valores específicos de actividad, llama la atención cómo en el suelo de cultivo de Pontevea la actividad deshidrogenasa no exhibe una clara tendencia descendente. Por el contrario, los valores de actividad específica se mantienen aproximadamente constantes hasta la profundidad de 70-80

cm, en la cual se aprecia un marcado repunte, que supone el máximo de actividad de todo el perfil y que probablemente se debe al bajísimo contenido en carbono de esta capa del suelo, al que sigue un descenso progresivo hasta la capa más profunda.

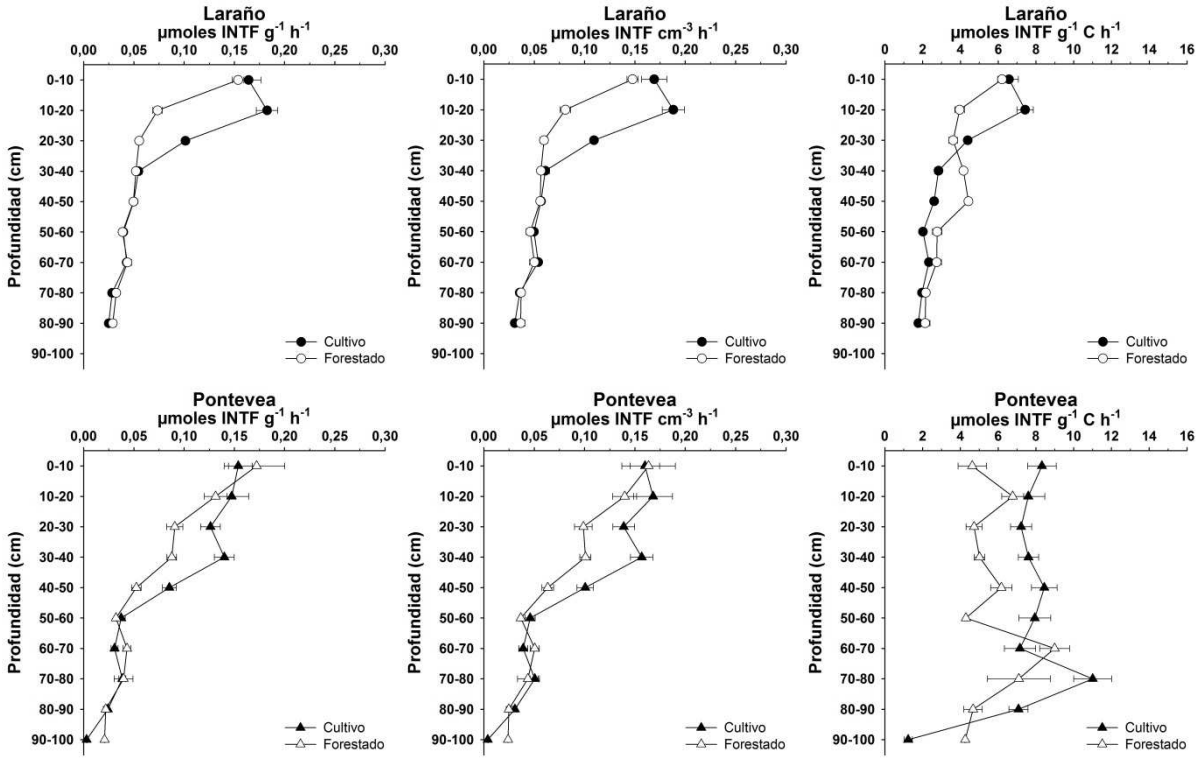


Figura 5.16. Variación en profundidad de la actividad deshidrogenasa en los suelos de cultivo y forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

Por su parte, los valores absolutos de actividad deshidrogenasa en el suelo forestado de Pontevea también son máximos en superficie, donde son similares a los de la capa de 0-10 cm del suelo de cultivo de origen, y descienden progresivamente hasta las capas más profundas. Hay que destacar que, tal y como sucede en el suelo de cultivo, por debajo de los 50 cm los valores absolutos de actividad deshidrogenasa del suelo forestado son muy bajos y casi invariables hasta el fondo del perfil (Figura 5.16). Por el contrario, si en lugar de los valores absolutos se consideran los valores específicos de actividad del suelo forestado llama la atención que, al igual que sucede en el suelo de cultivo, estos se mantienen en el mismo rango de actividad en todo el perfil, con la excepción de la capa de 60-70 cm en la cual se aprecia un pico en la actividad específica, también consecuencia de la cantidad prácticamente nula de carbono total que tiene el suelo forestado a esa profundidad (Figura 5.1; Tabla 2.10 del Anexo). Otro aspecto a destacar del comportamiento de los valores específicos de actividad deshidrogenasa en el suelo forestado de Pontevea es que, al contrario de lo que sucede con los

valores absolutos, la actividad en la capa de 0-10 cm del suelo forestado es significativamente inferior ($p \leq 0,05$) a la de la capa similar del suelo de cultivo (Figura 5.16; Tabla 2.14 del Anexo).

5.1.3.11 Actividad catalasa

Del mismo modo que sucede para la actividad deshidrogenasa, el comportamiento de la actividad catalasa en el perfil del suelo de cultivo y en el del forestado de la parcela de Laraño es parecido, bien se tengan en cuenta los valores absolutos de actividad o bien se consideren los específicos (Figura 5.17). Coincidiendo con el comportamiento de otras actividades enzimáticas ya descritas, en el suelo de cultivo de Laraño la actividad catalasa se concentra fundamentalmente en los primeros 30 cm, aunque va disminuyendo desde la superficie hasta dicha profundidad. Por debajo de los 30 cm los valores de actividad catalasa son bajos y muestran escasas variaciones en el resto de capas del perfil.

Por otra parte, y a diferencia del suelo de cultivo del cual procede, en el suelo forestado de Laraño la actividad catalasa se concentra principalmente en la capa superficial del mismo. Tras esos primeros centímetros, la actividad desciende paulatinamente en el perfil del suelo, con la excepción de las capas de 50-60 y 60-70 cm, en las cuales la actividad catalasa del suelo forestado exhibe un ligero incremento, más acentuado si se consideran los valores de actividad específica.

Respecto a la parcela de Pontevea, tanto en el suelo de cultivo como en el forestado la distribución de la actividad catalasa en profundidad exhibe comportamientos muy parecidos, tanto si se consideran los valores de actividad de esta enzima referidos al peso como al volumen de suelo. Por su parte, el comportamiento de la actividad catalasa específica de los dos suelos exhibe algunas diferencias respecto al comportamiento en valores absolutos (Figura 5.17). Así, los valores absolutos señalan que la actividad catalasa en el suelo de cultivo de Pontevea es elevada hasta la capa de 40-50 cm y que por debajo de los 50 cm, los valores permanecen muy bajos para el resto del perfil. Sin embargo, si en lugar de los valores absolutos de actividad se consideran los específicos, destaca cómo la actividad catalasa es más variable y oscila a lo largo del perfil, exhibiendo repuntes y disminuciones en distintas capas.

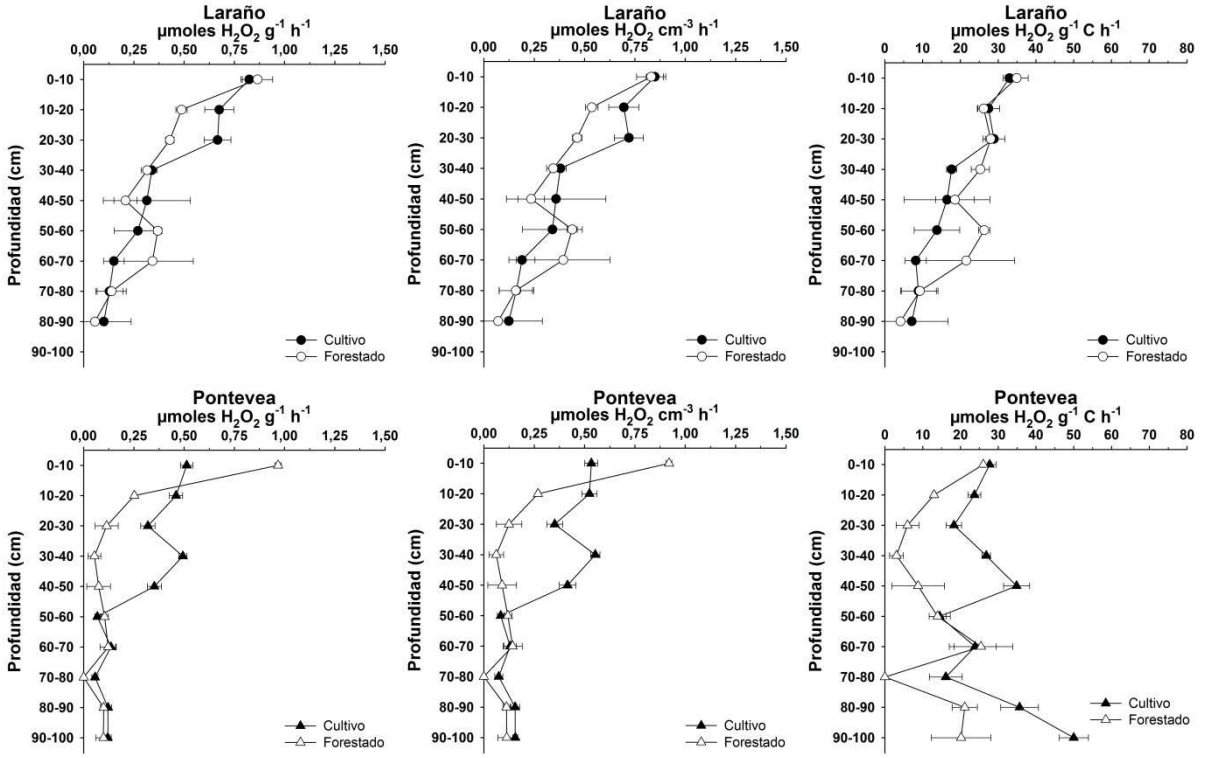


Figura 5.17. Variación en profundidad de la actividad catalasa en los suelos de cultivo y en los forestados de Laraño y Pontevea, expresada en unidades de peso (izquierda) y de volumen (centro) y en relación al contenido en carbono total del suelo (derecha).

En Pontevea, la forestación causó una clara redistribución de la actividad catalasa en el perfil, tal y como puede apreciarse en la Figura 5.17. Si se tienen en cuenta los valores absolutos de actividad, destaca que ésta es máxima en la capa más superficial, disminuyendo mucho y permaneciendo baja en el resto de capas del perfil (Figura 5.17). Además, los valores absolutos de actividad de la capa 0-10 cm son significativamente más elevados ($p \leq 0{,}05$) que los de la capa similar del suelo de cultivo de procedencia, mientras que en las demás capas hasta los 40-50 cm de profundidad sucede lo contrario, ya que la actividad es significativamente más baja en el suelo forestado que en el de cultivo (Tablas 2.12 y 2.13 del Anexo).

Por otra parte, y a diferencia de los valores absolutos, cuando se consideran los valores específicos de actividad catalasa en el suelo forestado de Pontevea, destaca el hecho de que la actividad de la capa superficial es muy parecida a la de la capa similar del suelo de cultivo de partida. Tras esta primera capa, la actividad desciende progresivamente hasta los 40 cm, profundidad a partir de la cual exhibe valores que fluctúan en el resto de las capas del perfil, siendo siempre mayor la actividad específica en el suelo de cultivo que en el forestado, especialmente hasta la capa de 40-50 cm.

5.2 DISCUSIÓN

A lo largo de la descripción de los resultados se ha podido comprobar que, tal y como era de esperar, en los suelos investigados todas las actividades enzimáticas disminuyen con la profundidad. Este descenso en la actividad metabólica, también ha sido reportado por otros investigadores en suelos dedicados a diferentes usos (Aon y Colaneri, 2001; Venkatesan y Senthurpandian, 2006; Pang *et al.*, 2009; Krämer *et al.*, 2013) y suele estar relacionado con un descenso en el contenido en materia orgánica con la profundidad (Eivazi y Tabatabai, 1990), el cual también se aprecia en los suelos analizados (epígrafe 5.1.2). Así, en este estudio, tanto la actividad de la mayoría de las enzimas como la materia orgánica se concentran en los primeros 30 ó 40 cm de cada uno de los perfiles investigados, disminuyendo posteriormente y exhibiendo valores muy bajos, en algunos casos casi nulos, en capas más profundas. Estos resultados coinciden con los de otros autores, como Jobbágy y Jackson (2000), Venkatesan y Senthurpandian (2006) o Wall y Heiskanen (2003), quienes concluyen que, a pesar de ser variable con la profundidad, la distribución vertical muestra que la materia orgánica y la actividad bioquímica de los suelos se concentran en los primeros 30 ó 40 cm del perfil. En el caso de los perfiles de los suelos estudiados en este trabajo, la distribución vertical del carbono total del suelo y de la actividad de las enzimas investigadas se puede comprobar en la Tabla 5.3 y en la Tabla 5.4, donde se muestra el porcentaje que cada una de las capas aporta al total de la actividad de cada una de las diferentes enzimas y del carbono total en los perfiles de los suelos de cultivo y en los forestados de las parcelas de Laraño y Pontevea.

A pesar de que en todos los suelos la actividad enzimática es máxima en las capas superiores, la profundidad a la que ésta se concentra muestra algunas diferencias entre Laraño y Pontevea. Así, en el suelo de cultivo de la parcela de Laraño, la actividad de la mayoría de las enzimas se concentra en los 30 primeros centímetros del suelo (hasta la capa de 20-30 cm) y, fundamentalmente, en los primeros 20 cm, en los que se concentra al menos en torno al 60% de la actividad total que presenta el perfil del suelo para cada una de las enzimas investigadas (Tabla 5.3). No obstante, hay que resaltar que también existe algo de actividad enzimática en la capa de 30-40 cm, y que por debajo de los 40 cm ésta es muy baja ya que supone menos del 10 % de la actividad total del perfil para las enzimas analizadas.

Tabla 5.3. Porcentaje que cada una de las capas supone con respecto al total de la actividad de las enzimas y del contenido en carbono total en el perfil de los suelos de cultivo y forestado de Laraño.

	Suelo de cultivo												Suelo forestado											
Prof. (cm)	**Ct**	**CAS**	**BAA**	**URE**	**CEL**	**GLU**	**INV**	**DIES**	**MONO**	**ARIL**	**DES**	**CAT**	**Ct**	**CAS**	**BAA**	**URE**	**CEL**	**GLU**	**INV**	**DIES**	**MONO**	**ARIL**	**DES**	**CAT**
0-10	15	21	19	30	36	41	42	21	24	22	24	24	19	35	20	34	51	53	58	29	22	23	29	27
10-20	14	27	22	27	28	34	32	24	20	27	27	19	14	13	18	21	22	16	16	16	20	14	14	15
20-30	14	16	18	19	13	16	15	19	19	14	15	19	12	14	16	16	7	10	7	14	17	11	11	14
30-40	13	9	12	8	8	4	3	10	12	7	8	10	9	6	11	9	11	7	6	11	11	10	11	10
40-50	10	9	9	5	4	2	3	9	6	6	7	9	8	13	9	8	6	4	4	8	8	14	9	6
50-60	10	8	7	4	4	1	0	4	5	8	6	8	9	8	9	5	3	4	3	8	8	8	7	11
60-70	9	7	6	4	2	1	1	4	5	6	6	4	10	9	8	4	0	3	1	5	6	6	8	11
70-80	8	3	4	2	2	1	2	5	5	6	4	4	10	1	5	2	0	2	2	4	5	7	6	4
80-90	7	0	3	1	3	0	2	4	4	4	3	3	9	1	4	1	0	1	3	5	3	7	5	2
90-100*																								

* En la parcela de Laraño no se tomaron muestras de la capa 90-100 cm.

Ct= carbono total; CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Tabla 5.4. Porcentaje que cada una de las capas supone con respecto al total de la actividad de las enzimas y del contenido en carbono total en el perfil de los suelos de cultivo y forestado de Pontevea.

	Suelo de cultivo												Suelo forestado											
Prof. (cm)	**Ct**	**CAS**	**BAA**	**URE**	**CEL**	**GLU**	**INV**	**DIES**	**MONO**	**ARIL**	**DES**	**CAT**	**Ct**	**CAS**	**BAA**	**URE**	**CEL**	**GLU**	**INV**	**DIES**	**MONO**	**ARIL**	**DES**	**CAT**
0-10	18	24	22	22	25	20	24	26	14	20	20	19	29	38	28	44	51	69	59	43	30	37	25	51
10-20	19	21	25	24	23	16	18	17	17	20	19	17	15	14	22	19	9	5	10	13	13	20	19	13
20-30	18	20	19	21	16	14	15	16	14	18	16	12	15	16	19	16	15	7	11	14	10	16	13	7
30-40	18	22	20	23	26	22	27	16	13	22	18	19	14	14	14	11	13	5	9	11	9	12	13	3
40-50	10	8	8	5	10	12	7	13	14	11	10	13	7	7	8	3	0	3	2	7	7	7	8	4
50-60	5	3	2	1	0	4	1	3	4	3	5	3	6	3	4	2	0	1	2	5	6	4	5	6
60-70	4	1	2	1	0	2	3	2	3	1	4	5	4	2	2	2	0	5	3	3	9	3	6	6
70-80	3	0	1	1	0	3	2	2	8	1	5	2	4	2	1	1	2	3	1	2	7	0	6	0
80-90	3	1	1	1	0	7	2	3	8	3	3	5	3	2	1	1	10	1	1	1	5	1	3	5
90-100	2	0	0	1	0	0	1	2	5	1	0	5	3	2	1	1	0	1	2	1	4	0	2	5

Ct= carbono total; CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa

Por su parte, en el suelo de cultivo de Pontevea, la profundidad a la cual la actividad metabólica es máxima llega hasta los 40 cm (capa de 30-40 cm), en los que se concentra más del 70 % de la actividad total del perfil para la mayoría de las enzimas investigadas (Tabla 5.4). Esta diferencia entre ambos suelos de cultivo puede ser consecuencia de la diferente profundidad radicular de la vegetación en los dos suelos de cultivo, ya que se observó que las raíces de la vegetación del prado en el suelo de Laraño (uso agrícola en que se encontraba la parcela en el momento de la toma de muestras) alcanzaban una profundidad media de 30 cm, mientras que en el de Pontevea las raíces de las plantas de maíz eran más profundas, llegando hasta los 40 cm de media. Asimismo, dicha profundidad radicular podría estar relacionada con la diferente profundidad de arado (mayor en Pontevea que en Laraño), la cual favorece una penetración más profunda de las raíces de las plantas en Pontevea y, por consiguiente, una actividad microbiológica y enzimática más elevada en capas más profundas.

Asimismo, también se aprecian diferencias en la distribución de la actividad enzimática en el perfil de los suelos al comparar cada suelo forestado con su correspondiente suelo de cultivo de procedencia de modo que, tanto en Laraño como en Pontevea, se advierte que la forestación indujo una redistribución de dichas actividades en los 40 cm superficiales. De este modo, mientras que en los suelos de cultivo de Laraño y Pontevea la distribución de las actividades enzimáticas en las citadas capas superficiales es, tal y como se acaba de señalar, aproximadamente homogénea, la forestación favoreció en ambos terrenos la formación de un gradiente en la actividad de las diferentes enzimas que ha llevado a una estratificación, por lo que la mayoría de enzimas muestra su valor máximo de actividad en la capa de 0-10 cm, en la que se concentra una elevada proporción de la actividad de todo el perfil del suelo que llega a representar hasta el 69 % de la misma, como sucede con la β-glucosidasa en el suelo forestado de Pontevea, por ejemplo (Tabla 5.4). Esto se debe a que tras la forestación cesan la labores de arado y homogeneización del suelo, por lo que se evita así la continua remoción y mezcla de las capas superficiales del suelo y se inicia, además, la acumulación en la superficie del suelo de la biomasa vegetal y la *litter* procedentes de los restos de los árboles y del sotobosque, especialmente en los casos en los que éste no se limpia (tal y como sucede en las forestaciones de Laraño y Pontevea), lo cual proporciona gran cantidad de sustratos que favorecen la actividad microbiana y enzimática en el suelo (Venkatesan y Senthurpandian, 2006; Müller y Kögel-Knabner, 2009; Peichl *et al.*, 2012).

El carbono total también sufrió modificaciones parecidas a las de las actividades enzimáticas tras la forestación. Sin embargo, la redistribución en los primeros 40 cm del suelo originada

tras el cambio de uso se observa de una manera más clara en Pontevea, ya que en Laraño no se aprecia apenas ninguna modificación en el gradiente vertical del carbono edáfico si se compara el suelo forestado con su suelo de cultivo de procedencia, siendo tan sólo detectable un muy pequeño incremento en la proporción del total que representa este elemento en la capa de 0-10 cm (Tabla 5.3).

Según se describió en el apartado de resultados (epígrafe 5.1.3), la actividad de las diferentes enzimas en todos los suelos investigados se reduce mucho por debajo de los 40 cm, siendo incluso cero en algunos casos. Por este motivo, y debido a que la mayor proporción (en relación al total del perfil) tanto de la actividad de las enzimas como de la materia orgánica, aunque varía algo entre las dos parcelas, se concentra fundamentalmente en los primeros 40 cm del perfil, la discusión de las variaciones provocadas por la forestación en profundidad se centrará en aquellas capas en las que la actividad bioquímica de los suelos es máxima. Por otra parte, aunque existen otras propiedades generales, como la densidad aparente o el pH, cuya distribución con la profundidad es relativamente uniforme y no exhiben un gradiente desde las capas más superficiales, para facilitar la comparación de las modificaciones derivadas del cambio de uso del suelo, la discusión de todas las propiedades generales investigadas se centrará también en los mencionados 40 cm superficiales. Asimismo, debido a que tanto los valores de las propiedades generales como los de las actividades enzimáticas son prácticamente iguales bien se expresen estos en relación al peso o al volumen de suelo (apartado de resultados; epígrafes 5.1.2 y 5.1.3), las variaciones inducidas por la forestación en el perfil del suelo en dichas propiedades se calcularán a partir de los valores expresados en unidades de peso de suelo, por ser éstas las unidades más empleadas cuando se realizan estudios del metabolismo edáfico en el perfil del suelo (Venkatesan y Senthurpandian, 2006; Raiesi y Beheshti, 2014).

Hasta ahora se vio que la forestación originó una estratificación de las propiedades del suelo relacionadas con el metabolismo edáfico, como son el contenido en carbono total o las actividades enzimáticas, de modo que dichas propiedades sufrieron modificaciones en relación a los valores mostrados por los suelos de cultivo de origen. Por ello, tal y como se hizo en el capítulo anterior del presente estudio (epígrafe 4.2), para expresar el cambio experimentado como consecuencia de la forestación se estimó el porcentaje de variación en cada una de las capas (hasta los 30-40 cm) de cada suelo forestado tomando como referencia el correspondiente suelo de cultivo de partida, el cual tiene un 0 % de variación. Aunque esta

discusión se centrará sobre las variaciones producidas en los 40 cm superiores del suelo, los porcentajes de variación de todas las propiedades analizadas en todas las capas de cada suelo (hasta los 100 cm) se muestran en las Tablas 2.6, 2.7, 2.8, 2.9, 2,15, 2.16, 2.17 y 2.18 del Anexo.

5.2.1 Variación de las propiedades generales

5.2.1.1 Carbono y nitrógeno totales

En el suelo forestado de Laraño las modificaciones causadas en los contenidos en carbono y en nitrógeno totales son muy parecidas (Figura 5.18). El cambio de uso no provocó ninguna modificación en la capa de 0-10 cm, mientras que en las otras tres capas inferiores (10-20, 20-30 y 30-40 cm) se aprecia una disminución de la cantidad de materia orgánica frente a su suelo de cultivo de procedencia. Por otra parte, la forestación en Pontevea únicamente indujo un aumento de materia orgánica (tanto carbono como nitrógeno) en la capa de 0-10 cm. En las otras tres capas más profundas no se observa ninguna modificación en el contenido en carbono total, al estar los porcentajes de variación comprendidos entre el ±10 %, mientras que el nitrógeno total sufrió ligeras reducciones (Figura 5.18).

Las citadas modificaciones en los contenidos en materia orgánica (tanto carbono como nitrógeno) de los dos suelos forestados analizados, señalan un comportamiento diferente al reportado por otros investigadores. Por ejemplo, Jug *et al.* (1999) o Paul *et al.* (2002) señalan que tras la forestación de suelos agrícolas normalmente se aprecia un incremento en el contenido en materia orgánica en la capa superior del horizonte mineral, debido a la acumulación de biomasa vegetal en superficie. En cambio, en las capas subsiguientes suele apreciarse un descenso en el contenido de materia orgánica debido, por una parte, al incremento de la mineralización de los restos vegetales existentes en el suelo que provienen del uso previo y, por otra, debido a la menor entrada de biomasa a esas profundidades.

En suelo forestado de Laraño, es posible que la reducción relativa que se aprecia por debajo de los 10 cm para los contenidos en carbono y en nitrógeno totales sea consecuencia de la menor acumulación de restos vegetales que tiene este suelo en comparación con su suelo de cultivo de procedencia.

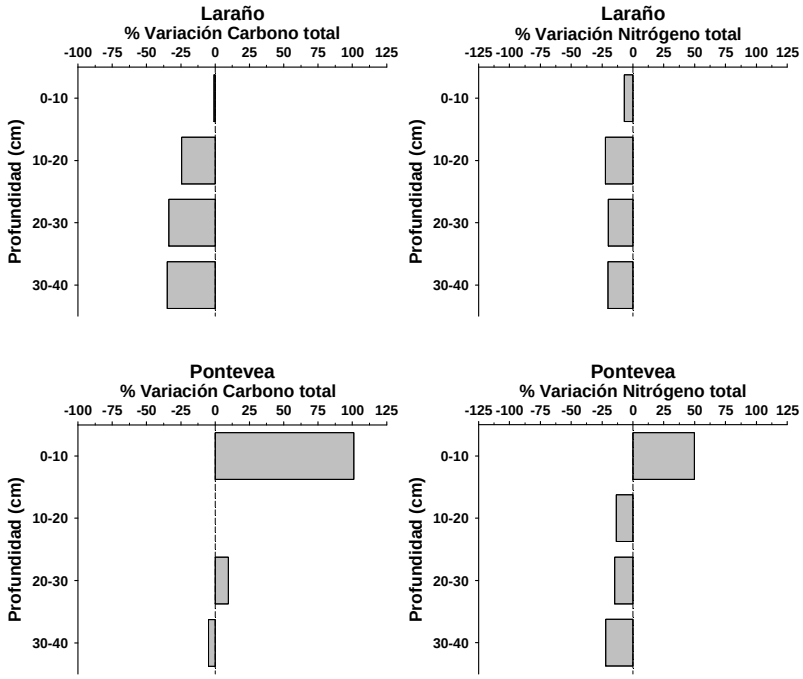


Figura 5.18. Variaciones porcentuales de los contenidos en carbono (izquierda) y nitrógeno totales (derecha) en los dos suelos forestados con respecto a los de los suelos de cultivo de procedencia.

Hay que recordar que el suelo agrícola de Laraño es una rotación prado-maíz y que, al igual que los prados, porta vegetación durante todo el año, al contrario de otros suelos agrícolas en los que únicamente se cultiva el suelo durante una parte del año. Este tipo de uso agrícola (rotación de cultivos) aporta con el paso de los años gran cantidad de biomasa al suelo que queda enterrada con los sucesivos arados, pudiendo provocar unos incrementos en el contenido en materia orgánica total de los suelos mayores que en aquellos suelos que son cultivados únicamente durante un periodo determinado (Bolton *et al.*, 1985; Lovell *et al.*, 1995; Cookson *et al.*, 1998). En cambio, cuando los suelos agrícolas que portan vegetación durante todo el año (como es el caso del suelo de cultivo de Laraño) son forestados, toda la biomasa vegetal procedente de las cosechas de maíz y de las raíces del prado (antiguo uso agrícola) y que aportaban materia orgánica a las capas subsuperficiales del terreno de cultivo dejan de incorporarse al suelo, por lo que hasta que no se produzca suficiente biomasa vegetal derivada de los árboles y del sotobosque se incorporarían al suelo una menor cantidad de sustratos orgánicos, pudiendo justificar el descenso relativo en materia orgánica (carbono y nitrógeno totales) observado en las mencionadas capas subsuperficiales del suelo forestado de Laraño (Figura 5.18). Asimismo hay que tener en cuenta que el suelo agrícola de Laraño es fertilizado regularmente con purín de vacuno, el cual favorece a largo plazo la acumulación de carbono y, especialmente de nitrógeno, en las capas subsuperficiales del suelo (Carballas y Díaz-Fierros, 1990; Cookson *et al.*, 1998), de modo que la reducción relativa en el contenido

en estos elementos que se aprecian en las capas de 10-20, 20-30 y 30-40 cm del suelo forestado de Laraño también puede estar relacionada con el cese de la fertilización orgánica tras el cambio de uso. Por otra parte, la mencionada reducción relativa en el contenido en carbono y en nitrógeno totales también puede derivar de una escasa incorporación de restos orgánicos a las capas subsuperficiales del suelo forestado de Laraño, lo cual puede ser consecuencia del corto periodo de tiempo transcurrido tras la plantación de los árboles (10 años en el momento de la toma de muestras) (Degryze *et al.*, 2004), ya que dicha entrada suele ser limitada en los suelos forestados durante las primeras décadas (al menos 30 años) (Chen, 2008).

En un sentido contrario, esta pérdida de materia orgánica que experimenta el suelo forestado de Laraño en las capas de 10-20, 20-30 y 30-40 cm (Figura 5.18), se ve compensada en superficie por la acumulación del material orgánico procedente de la biomasa de los árboles, en concordancia con lo indicado por otros investigadores (Attiwill y Adams, 1993; Chen *et al.*, 2000). No obstante, los aportes de biomasa que recibe la superficie del suelo forestado de Laraño no parecen ser suficientes como para inducir un aumento neto (superior al 10 % de variación) en la cantidad de carbono y nitrógeno totales de la capa superior del suelo.

En lo que respecta al suelo de Pontevea, al contrario de lo que sucede en el suelo forestado de Laraño, puede observarse que la forestación provocó un aumento considerable de los contenidos en carbono y en nitrógeno totales (Figura 5.18), los cuales serían consecuencia de la acumulación en superficie de biomasa y *litter* procedente de la biomasa vegetal. Por otro lado, en las capas de 10-20, 20-30 y 30-40 cm la materia orgánica se comporta de un modo muy diferente a como lo hace en la capa más superficial del suelo de Pontevea. Para el carbono total no se aprecian variaciones en dichas capas (porcentajes de variación comprendidos entre ±10 %), indicando que la entrada de material orgánico en estas profundidades es similar a la de su suelo de cultivo de origen. El comportamiento del carbono total en el suelo forestado de Pontevea coincide con lo observado por Degryze *et al.* (2004), quienes también encuentran un incremento en la capa más superficial (0-7 cm) de suelos de cultivo forestados con chopos de 10 años de edad, pero no hallan ninguna modificación en las capas siguientes hasta los 50 cm. Estos autores justifican la ausencia de diferencias en las capas subsuperficiales por la corta edad de las forestaciones, que no ha permitido que se produzcan incrementos significativos en la cantidad de materia orgánica por debajo de la capa superficial, justificación que concuerda con lo indicado por otros autores que también señalan que cuando el periodo de tiempo transcurrido desde la plantación de los árboles es corto (unos

10 años), éste no es suficiente para que se acumule carbono en las capas inferiores a los 10 cm (Vesterdal *et al.*, 2002; Laganière *et al.*, 2010; Poeplau y Don, 2013). Referente al nitrógeno total, las leves reducciones relativas que se aprecian en estas mismas capas (Figura 5.18) pueden estar relacionadas con el cese de los aportes de purín tras la plantación de los árboles, coincidiendo de este modo con el comportamiento registrado en el suelo forestado de Laraño.

Al comparar el efecto que la forestación tuvo en las dos parcelas es llamativo el hecho de que el mismo cambio de uso haya provocado comportamientos tan diferentes en la materia orgánica de los dos perfiles de suelo (Figura 5.18), lo cual puede estar en relación con los laboreos que los suelos recibieron cuando se dedicaban al uso agrícola. Hay que tener en cuenta que Laraño era antiguamente un suelo agrícola en el que se rotaba el cultivo de maíz con el uso como prado y que se fertilizaba de manera periódica tanto con fertilizantes orgánicos como inorgánicos durante todo el año (entre 85-110 m^3 ha^{-1} $año^{-1}$ de purín, entre 170-230 kg ha^{-1} $año^{-1}$ de urea al 46 %, entre 170-230 kg ha^{-1} $año^{-1}$ de NPK 15-15-15 y entre 170-230 kg ha^{-1} $año^{-1}$ de nitrato amónico al 27 %). Por su parte, antes de la plantación de los árboles el suelo forestado de Pontevea se dedicaba exclusivamente al cultivo de maíz, quedando el resto del año en barbecho, y recibía también aportes de fertilizantes, aunque en menores cantidades (entre 95-110 m^3 ha^{-1} $año^{-1}$ de purín de vacuno y alrededor de 300 kg ha^{-1} $año^{-1}$ de fertilizante inorgánico NPK 18-7-5) y sólo durante una determinada época del año (entre los meses de marzo y mayo). Diversos estudios señalan que las rotaciones agrícolas que son fertilizadas frecuentemente proporcionan abundantes cantidades de residuos vegetales al suelo, debido a que la vegetación crece de manera permanente durante todo el año, pudiendo así provocar mayores incrementos en los contenidos en materia orgánica edáfica en capas subsuperficiales que aquellos sistemas agrícolas de monocultivo que permanecen en barbecho el resto del año, y donde el crecimiento vegetal se produce únicamente durante parte del año (Miller y Dick, 1995; Doran *et al.*, 1998; West y Post, 2002; Franzluebbers *et al.*, 2012). De este modo, el que el tipo de cultivo (rotación maíz-prado en Laraño y monocultivo de maíz alternado con barbecho en Pontevea) y las labores agrícolas que ambos suelos recibieron antes de la forestación fuesen diferentes pueden ser las responsables de que en el suelo forestado de Laraño exista una reducción de los contenidos en carbono y en nitrógeno totales por debajo de la capa superficial, mientras que en el suelo forestado de Pontevea no existan modificaciones.

Sin embargo, además del diferente comportamiento de las capas subsuperficiales, lo más llamativo al comparar las variaciones del contenido en materia orgánica en los dos suelos forestados es la capa de 0-10 cm (Figura 5.18). De acuerdo con lo mencionado anteriormente,

las variaciones del carbono y el nitrógeno totales en la capa superficial del suelo forestado están relacionadas con la cantidad de biomasa vegetal y de *litter* que estos reciben, las cuales son muy diferentes en las dos plantaciones. Así, en el suelo forestado de Laraño se deposita el equivalente a 4,292 Tm ha^{-1} de biomasa vegetal muerta, mientras que el suelo forestado de Pontevea esta cantidad es de 12,888 Tm ha^{-1} (Tabla 5.2), es decir, tres veces más. Estas cantidades tan diferentes serían las responsables de que en Laraño no se aprecien variaciones en el contenido de materia orgánica frente a su suelo de cultivo de partida, mientras que en Pontevea se aprecien claros incrementos.

Aparte de las variaciones porcentuales, las cuales se calcularon en relación al correspondiente suelo de cultivo de procedencia, y coincidiendo con lo señalado previamente, la forestación originó una estratificación en el contenido en materia orgánica, ya que tanto en Laraño como en Pontevea la capa superficial tiene unas cantidades de carbono y nitrógeno totales más elevadas que las de sus respectivas capas de 10-20 cm (Tablas 2.1 y 2.10 del Anexo). Este comportamiento no se observa en sus correspondientes suelos agrícolas de partida, donde los contenidos en carbono y nitrógeno totales de cada suelo son muy similares en los 40 cm superficiales. La explicación a esta estratificación en la capa superficial de los suelos forestados estaría relacionada con el cese del arado, el cual deja de realizarse una vez los suelos son forestados. Los objetivos principales del arado son reducir la compactación del suelo rompiendo los agregados mediante su acción mecánica, favoreciendo así su aireación y preparándolo de cara a la siguiente cosecha y, por otro lado, la incorporación de residuos orgánicos al subsuelo. De este modo, el arado ocasiona una distribución homogénea de la materia orgánica en las capas superficiales de los suelos agrícolas debido a la mezcla del terreno (Aon y Colaneri, 2001; Franzluebbers, 2002) hasta una profundidad que, aunque variable, oscila entre los 30 y los 40 cm (Balesdent *et al.*, 2000). Por otra parte, y a diferencia de los suelos de cultivo, en los suelos forestados la *litter* y la biomasa de los árboles se acumulan en la superficie del suelo, originando así un incremento en los contenidos en carbono y en nitrógeno totales en los centímetros más próximos a la superficie. Esto coincide con lo indicado por autores como Chen *et al.* (2000) o Peichl *et al.* (2012), quienes afirman que las diferencias entre las propiedades químicas de los suelos agrícolas y de los forestados se concentran en los diez primeros centímetros del horizonte mineral.

5.2.1.2 Relación C/N

La forestación de terrenos agrícolas causa modificaciones tanto en la cantidad como en la calidad de la materia orgánica edáfica (Guo y Gifford, 2002; Berthrong *et al.*, 2009), ya que la

composición de los residuos orgánicos que entran al suelo están ligados al tipo de vegetación (Quideau *et al.*, 2001). La relación C/N está considerada como un indicador de la calidad de la materia orgánica edáfica, estando generalmente aceptado que ésta será tanto más recalcitrante cuanto mayor sea el valor de dicha relación (Parr y Papendick, 1978). Asimismo, el cociente C/N proporciona una idea del tipo de comunidad edáfica microbiana existente en el suelo, debido a que la microbiota edáfica está condicionada por la composición y la calidad de la materia orgánica (Marschner *et al.*, 2003). De manera general, valores elevados de la relación C/N se asocian con la predominancia de los hongos sobre las bacterias, mientras que los bajos valores de esta relación sugieren el predominio de bacterias (Macdonald *et al.*, 2009).

En Laraño, la forestación induce una disminución progresiva de la variación de la relación C/N con la profundidad, la cual pasa de mostrar un aumento del 7 % en la capa más superficial, a mostrar una disminución del 18 % en la capa de 30-40 cm (Figura 5.19). Estas observaciones son llamativas ya que, generalmente, la forestación resulta en un aumento de la relación C/N en todo el perfil del suelo (Berthrong *et al.*, 2009). La capa superficial del suelo forestado está directamente influenciada por los aportes de biomasa y *litter* derivados de los árboles, los cuales suelen dar lugar a una materia orgánica más recalcitrante y con una relación C/N más elevada que los restos vegetales de las cosechas (Heal *et al.*, 1997; Lorenz y Lal, 2005); sin embargo, en el suelo forestado de Laraño tan sólo se advierte una tendencia a este incremento (el porcentaje de variación es únicamente del 7 %). Este comportamiento puede estar relacionado con la composición del sotobosque el cual, tal y como se indicó en el apartado de material (epígrafe 2.1.2), está principalmente formado por plantas anuales de tipo herbáceo, las cuales dan lugar a una materia orgánica con una relación C/N menor que la originada a partir de la *litter* y la biomasa procedente de los árboles (Seneviratne, 2000; Berg y Laskowski, 2006; Jensen *et al.*, 2006). De acuerdo con esto, la mezcla de restos vegetales de diferente naturaleza en la superficie del suelo forestado de Laraño (biomasa más recalcitrante procedente de los árboles y biomasa más lábil procedente del sotobosque), podría ser la causante de que la variación relativa de la relación C/N en la capa superficial del suelo forestado de Laraño no sea clara. Por otra parte, las capas subsuperficiales (por debajo de los 10 cm) ya no reciben los aportes periódicos de materiales vegetales derivados de los restos enterrados de las cosechas, que sí se incorporaban a estas capas antes de la forestación. Asimismo, el suelo forestado deja de recibir aportes de purín, por lo que se reducen considerablemente las entradas de nitrógeno al suelo, pero aún más, también se reducen las de carbono, ya que el purín que se añade al suelo agrícola de Laraño tiene un 38 % de carbono

total, y un 3,5 % de nitrógeno total (Relación C/N de 11) (García-Campos, datos no publicados). De hecho, tal y como se indicó previamente (epígrafe 5.2.1.1), la forestación origina una pérdida relativa similar tanto de carbono como de nitrógeno totales en las capas subsuperficiales del suelo forestado de Laraño, lo cual deriva en una reducción de la relación C/N. Además, tras la plantación de los árboles la única entrada de material orgánico a estas profundidades proviene, fundamentalmente, de la descomposición y de los exudados de las raíces de las plantas del sotobosque los cuales, al provenir principalmente de plantas anuales de tipo herbáceo, suelen dar lugar a una materia orgánica lábil y de fácil degradación, cuya relación C/N puede ser incluso menor que la originada a partir de los restos vegetales de las cosechas en el suelo de cultivo (Seneviratne, 2000; Berg y Laskowski, 2006; Jensen *et al.*, 2006). Todo ello puede contribuir a que en el suelo forestado de Laraño exista por debajo de los 10 cm una reducción en las variaciones de la relación C/N en relación a su suelo de cultivo de procedencia (Figura 5.19).

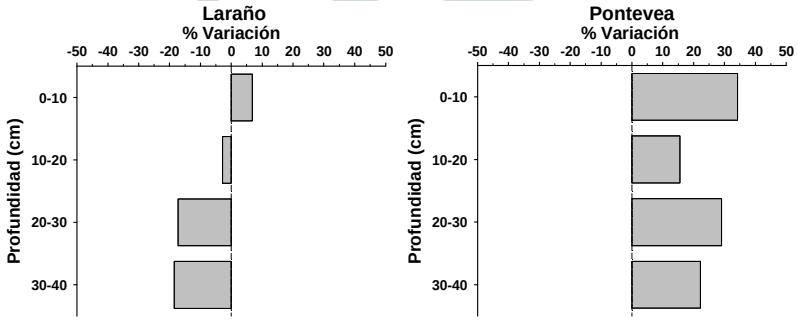


Figura 5.19. Variaciones porcentuales de la relación C/N en los dos suelos forestados con respecto a los de los suelos de cultivo de procedencia.

Por su parte, en Pontevea el cambio de uso originó un aumento generalizado del cociente C/N hasta los 40 cm de profundidad, aunque éste es máximo en la capa de 0-10 cm (Figura 5.19). En esta capa superficial, y al igual que sucede en el suelo de Laraño, la materia orgánica procede principalmente de la *litter* y de la biomasa de los árboles, la cual es de baja calidad y alta relación C/N. Sin embargo, al contrario que en el suelo forestado de Laraño la vegetación del sotobosque de Pontevea está dominada por una cubierta de plantas más leñosas, la cual da lugar a una materia orgánica recalcitrante, con un elevado contenido en carbono, pero pobre en nitrógeno y, por consiguiente, con relaciones C/N más elevadas que la vegetación herbácea, hecho señalado por diversos autores (Seneviratne, 2000; Berg y Laskowski, 2006; Jensen *et al.*, 2006). Por este motivo parece lógico que la forestación ocasione un aumento

relativo de la relación C/N en la capa más superficial del suelo de Pontevea y que éste sea, además, mayor que el que se registra en la capa similar del suelo de Laraño.

Por otro lado, dado que en las capas subsuperficiales la incorporación de materiales orgánicos ya no depende tanto de la biomasa acumulada en la superficie, sino de la descomposición de las raíces de las plantas del sotobosque, la composición de este último en Pontevea (sotobosque más leñoso que deriva en una materia orgánica con una relación C/N elevada) daría lugar a un aumento de la relación C/N en las capas subsuperficiales tras el cambio de uso, debido a su mayor proporción de carbono que de nitrógeno. Además, tal y como se describió en el apartado anterior para las variaciones de la materia orgánica, el cese de las fertilizaciones con purín estarían provocando una reducción en los niveles de nitrógeno en las capas subsuperficiales del suelo, lo cual favorece el aumento en las variaciones relativas de la relación C/N a estas profundidades (Figura 5.19).

5.2.1.3 Densidad aparente

La densidad aparente de los suelos es una propiedad que está directamente relacionada tanto con el material de partida, como con su uso (Compton *et al.*, 1998; Wuest, 2009). En este estudio, los suelos forestados de Laraño y Pontevea, al igual que sus correspondientes suelos de cultivo iniciales, parten de una edafogénesis similar (son fluvisoles; Tabla 2.1) y tienen, además, la misma textura (Tablas 2.2 y 2.11 del Anexo), de modo que cualquier diferencia que exista entre los valores de densidad aparente entre ambas parejas de suelos podría atribuirse al efecto derivado de la forestación.

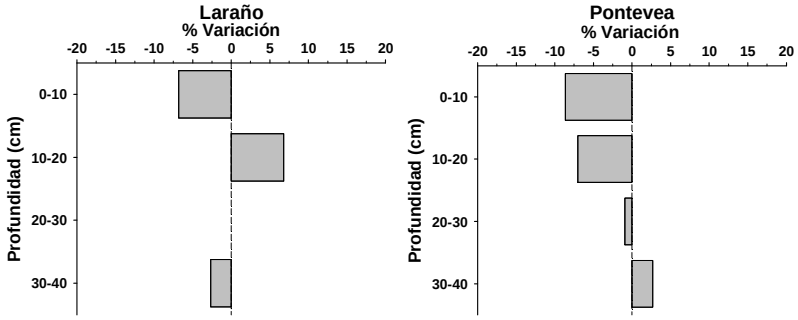


Figura 5.20. Variaciones porcentuales de la densidad aparente en los dos suelos forestados con respecto a la de los suelos de cultivo de procedencia.

Se sabe que cultivar un suelo causa un aumento de la densidad aparente debido, principalmente, al empleo de maquinaria pesada (Soane *et al.*, 1981; Domżł *et al.*, 1993; Murty *et al.*, 2002). Por otra parte, la forestación puede inducir una disminución de esta

propiedad debido al crecimiento radicular, tanto de los árboles como de las plantas del sotobosque, que causa un aumento de la porosidad del suelo y su consecuente expansión (Messing *et al.*, 1997; Tang y Li, 2013). No obstante, las variaciones en los valores de esta propiedad derivadas de la forestación, indican que el cambio de uso no supuso grandes modificaciones ni en Laraño ni en Pontevea, ya que únicamente se observa una tendencia a la disminución de la densidad en la capa superficial (0-10 cm), que en el caso de Pontevea se prolonga hasta los 20 cm, diferencia probablemente atribuible al distinto tipo de sotobosque en ambas forestaciones. Además, las variaciones son siempre muy escasas puesto que se encuentran comprendidas entre el ±10 % para todas las capas (Figura 5.20).

La ausencia de modificaciones de la densidad aparente en profundidad en los dos suelos forestados investigados puede ser consecuencia del corto periodo de tiempo transcurrido desde la plantación de los árboles (10 años en el momento de la toma de muestras). Debido a esto, es posible que la reducción en la compactación de los suelos provocada por el crecimiento en profundidad de las raíces de los árboles y de las plantas del sotobosque, no sea suficiente como para que se puedan detectar grandes variaciones de la densidad aparente en el perfil de los dos suelos forestados. Esto estaría de acuerdo con lo encontrado por otros autores, quienes afirman que la modificación de la densidad aparente en el perfil de los suelos tras la forestación está ligada a la edad de los árboles. Por ejemplo, en un estudio acerca de los efectos de la forestación de terrenos agrícolas abandonados en el que los árboles tenían entre 8 y 24 años, Zeng *et al.* (2014) reportan una disminución significativa de esta propiedad, tanto mayor cuanto más edad tienen los árboles, únicamente en los primeros 20 cm, mientras que no aprecian variaciones a mayores profundidades. Este comportamiento lo atribuyen, fundamentalmente, al crecimiento radicular de las plantas del sotobosque y de los árboles, el cual se intensifica con los años. Igualmente relacionando la edad de los árboles con las variaciones en la densidad aparente, Sierra *et al.* (2013) también concluyen que la disminución de los valores de esta propiedad con la profundidad es mayor cuanto más edad tienen los árboles, de modo que en suelos con forestaciones de 10 años la densidad aparente no varía en los 0-20 cm, mientras que aumenta entre los 20 y los 50 cm. En cambio, cuando las plantaciones tienen al menos 100 años, estos investigadores reportan una disminución en los primeros 20 cm y escasas variaciones entre los 20 y los 50 cm.

5.2.1.4 pH en agua y en KCl

Los suelos agrícolas de Galicia se encalan con cierta frecuencia para elevar su pH y corregir su carácter ácido (Guitián y Muñoz Taboadela, 1960). Por ello, tras la forestación los suelos

deberían de recuperar los valores naturales de pH con el paso del tiempo, tanto como consecuencia del cese de esta práctica agrícola, como debido a la producción de ácidos orgánicos derivados de la descomposición de la *litter* presente en la superficie del suelo y la producción de exudados radiculares (Jobbágy y Jackson, 2003).

Las variaciones en el pH del suelo tras la forestación han sido estudiadas por varios autores, especialmente tras la conversión de suelos de prado, encontrándose normalmente un incremento de la acidez, independientemente de si se trataba de suelos previamente encalados o no. Por ejemplo, Jobbágy y Jackson (2003) reportan una disminución de los valores de pH entre los 5 y los 35 cm de profundidad de suelos de prado forestados con eucaliptos de edades comprendidas entre los 10 y los 100 años. Estos autores justifican la acidificación de los suelos forestados mediante el secuestro y la redistribución de los cationes en el suelo tras el establecimiento de los árboles. Unas conclusiones similares fueron alcanzadas por Berthrong *et al.* (2009), quienes en un estudio de revisión bibliográfica a nivel mundial, concluyen que la forestación de antiguos prados con coníferas y eucaliptos provoca una disminución en el pH de los primeros 30 cm del suelo. Según estos autores, la acidificación de los suelos forestados puede deberse, bien a un aumento en la producción de ácidos orgánicos debido a la mayor respiración autótrofa, o bien al aumento en la absorción de cationes del complejo de cambio edáfico por parte de las raíces de los árboles. Por todo ello, resulta extraño el hecho de que la forestación de las parcelas de Laraño y Pontevea no haya provocado apenas modificaciones relativas en la acidez de los dos suelos en sus respectivos perfiles, lo cual puede comprobarse en la Figura 5.21, donde se aprecia que ni las variaciones del pH medido en agua ni las del pH medido en KCl superan el ±10 %.

Se podría pensar en varias explicaciones para este comportamiento. En primer lugar, es posible que el encalado que se ha venido realizado después de la forestación en los suelos agrícolas de las dos parcelas, utilizados para comparar con los suelos forestados al representar a los suelos agrícolas de origen, no haya sido suficiente como para haber elevado el pH de forma significativa. De hecho, y a pesar de la continua adición de productos encalantes, los valores de pH tanto en agua como en KCl de ambos suelos de cultivo son ácidos; esto justificaría el que, a pesar del cese de los aportes de este tipo de enmiendas tras la forestación, no exista una gran diferencia entre los valores de pH de los suelos forestados respecto a los de sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia. Otra posible causa estaría ligada al tipo de árbol empleado en la forestación. Se sabe que algunas especies caducifolias, tales como los chopos, aportan una menor cantidad de ácidos orgánicos al perfil del suelo que otros tipos de

árboles como las coníferas o los eucaliptos (McClaugherty *et al.*, 1985; Boothroyd-Roberts *et al.*, 2013; Yannikos *et al.*, 2014) causando, por consiguiente, pocas modificaciones en el pH del suelo. Esto justificaría que al comparar cada suelo forestado con su correspondiente suelo de cultivo de procedencia no se aprecien grandes modificaciones del pH con la profundidad, ni en el suelo de Laraño ni en el de Pontevea. Una última explicación puede ser el escaso tiempo que ha transcurrido desde la forestación (10 años desde la toma de muestras) (Berthrong *et al.*, 2009) ya que, normalmente, los cambios en el pH de los suelos después de los cambios de uso suelen ocurrir a escala de tiempo de unas pocas décadas (Binkley *et al.*, 1989), motivo por el cual también se podría justificar que las variaciones relativas en cada perfil de suelo forestado sean escasas.

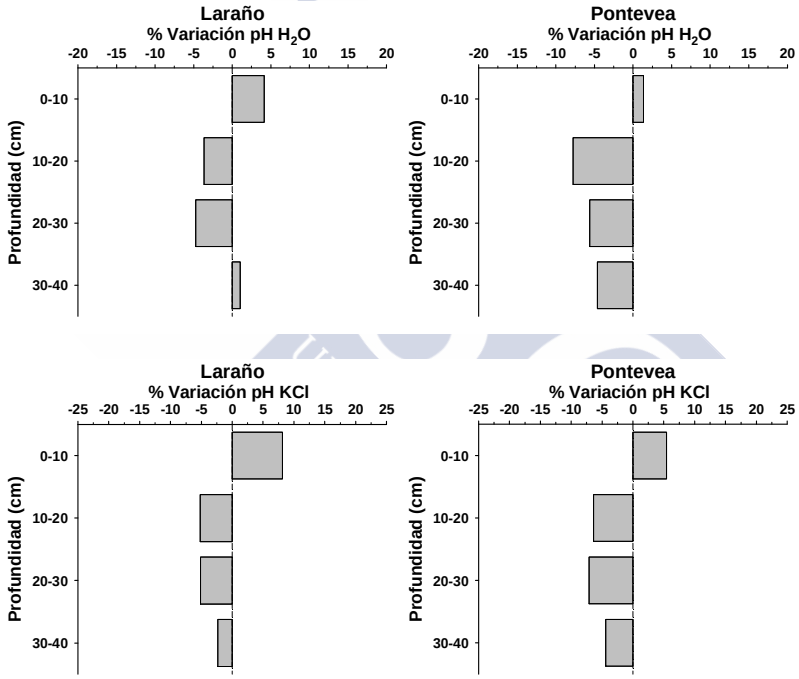


Figura 5.21. Variaciones porcentuales de los valores de pH medidos en agua (imagen superior) y en cloruro potásico (imagen inferior) en los dos suelos forestados con respecto a los de los suelos de cultivo de procedencia.

Sin embargo, independientemente de las variaciones porcentuales relativas hay que llamar la atención sobre el valor de pH en la capa superficial del suelo de Laraño (descrita en el apartado de resultados epígrafe 5.1.2.5), ya que dicha capa tiene un valor de pH (tanto medido en agua como en KCl) que es significativamente superior al de la capa similar de su suelo de cultivo de origen. Existen dos razones que contribuyen a que los valores de pH que exhiben los dos suelos de la parcela de Laraño sean diferentes. Por una parte, el valor de pH de la capa superficial del suelo de cultivo de Laraño (5,55±0,03 y 4,19±0,01 medidos en agua y en KCl, respectivamente; Tabla 2.1 del Anexo) es algo más bajo que el que suelen mostrar los suelos

agrícolas de Galicia, cuyos valores medios de pH medido en agua y en KCl son 5,83±0,69 y 4,57±0,32, respectivamente (Trasar-Cepeda *et al.*, 2008b), lo cual puede ser consecuencia de las repetidas y abundantes adiciones de purín y de fertilizantes nitrogenados al suelo (entre 85-110 m^3 ha^{-1} $año^{-1}$ de purín, entre 170-230 kg ha^{-1} $año^{-1}$ de urea al 46 % y entre 170-230 kg ha^{-1} $año^{-1}$ de nitrato amónico al 27 %). Adiciones en exceso de este tipo de productos, unidas a la disponibilidad permanente de agua en el suelo de cultivo de Laraño, pueden causar un descenso en los valores de pH en este suelo debido a un incremento en la nitrificación del NH_4^+-N añadido, o formado tras la adición de los fertilizantes, y la oxidación de los sulfuros que pudieran estar presentes en los fertilizantes orgánicos añadidos (Christie y Beattie, 1989; Gianfreda y Ruggiero, 2006), haciendo que dichos valores de pH puedan ser incluso más bajos que los del suelo forestado. Por otra parte, el otro motivo causante de que los valores de pH de la capa superficial de los suelos de la parcela de Laraño sean significativamente diferentes se debe al aumento de la basicidad en el propio suelo forestado, cuyo valor de pH en la capa de 0-10 cm es, además, superior al mostrado por el suelo forestado de Pontevea (Tablas 2.1 y 2.10 del Anexo). La *litter* y la biomasa procedentes de los árboles pueden originar diferentes efectos sobre el pH de los suelos en función de la especie de árbol considerada. De manera general los árboles perennifolios como las coníferas originan un descenso en el pH de los suelos (Laganière *et al.*, 2010), mientras que algunas especies caducifolias como los abedules (*Betula* sp. L.) pueden originar incrementos en el pH de los suelos (Gardiner, 1968; Miles y Young, 1980; Mikola, 1985) debido a la producción de amonio durante la descomposición de la biomasa, o debido a un exceso de cationes sobre los aniones inorgánicos en el material vegetal (Hoyt y Turner, 1975; Noble y Randall, 1999). Sin embargo, en el caso de las dos forestaciones analizadas en este estudio, ambos suelos portan la misma variedad de chopo, por lo que el incremento significativo del pH en la capa superficial del suelo forestado de Laraño no puede justificarse en base a la especie forestal. En cambio, esta diferencia puede estar originada por la vegetación del sotobosque el cual, tal y como se describió en el apartado de material (epígrafe 2.1.2), difiere en las dos forestaciones. Así, la descomposición de la biomasa procedente de plantas anuales de tipo herbáceo (como la que domina en el suelo forestado de Laraño) y que es pobre en lignina y en sustancias aromáticas (Seneviratne, 2000; Berg y Laskowski, 2006; Jensen *et al.*, 2006), puede originar incrementos en el pH de los suelos, mientras que la descomposición de la biomasa procedente de especies leñosas y de porte arbustivo (tal y como la que se encuentra presente en el suelo forestado de Pontevea) y que tiene una mayor concentración en sustancias recalcitrantes (Augusto *et al.*, 2003; Nilsson y Wardle, 2005; Berg y Laskowski, 2006) puede, bien no

causar variaciones en el pH de los suelos (Priha y Smolander, 1997), o bien originar la acidificación de los suelos debido a la mayor cantidad de ácidos orgánicos que se producen en su descomposición.

De acuerdo con esto, es posible que el distinto tipo de sotobosque presente en los dos suelos investigados sea el responsable del diferente efecto que la forestación tiene sobre el pH de la capa superior de los mismos.

5.2.2 Variación de las actividades enzimáticas

Tal y como se describió previamente en el apartado de discusión de las propiedades generales (epígrafe 5.2.1), también ahora cuando los suelos agrícolas son forestados la dinámica de la materia orgánica se ve alterada debido al cese de las labores agrícolas y al establecimiento de una cubierta vegetal de tipo leñoso y permanente. De este modo, en estos suelos los aportes superficiales de biomasa en forma de *litter* pasan a ser la principal entrada de materiales orgánicos en el perfil del suelo. Estos aportes de materia orgánica fresca actúan como fuente de energía y como sustrato para las comunidades microbianas edáficas (Venkatesan y Senthurpandian, 2006; Müller y Kögel-Knabner, 2009) y, a su vez, los microorganismos pueden inducir una mayor producción de enzimas extracelulares debido a que la presencia de sustratos conduce a una mayor adquisición de recursos para la microbiota (Allison y Vitousek, 2005; Pang *et al.*, 2009). En un sentido contrario, en las capas subsuperficiales de los suelos forestados la entrada de materia orgánica es más escasa debido a que ya no se incorporan los restos vegetales de las cosechas y también como consecuencia del cese de las fertilizaciones y del arado, que distribuía y homogenizaba la materia orgánica en las capas superiores del perfil del suelo.

Según se indicó en el apartado de resultados (epígrafe 5.1.3) y de un modo general, la forestación origina un aumento en la actividad de las diferentes enzimas en la capa superficial, ya que tanto en Laraño como en Pontevea la capa de 0-10 cm tiene valores de actividad superiores que la capa subsiguiente (10-20 cm) para la mayoría de actividades enzimáticas (Tablas 2.3, 2.4, 2.5, 2.12, 2.13 y 2.14 del Anexo). Este comportamiento coincide con el hallado por los pocos investigadores que han estudiado suelos forestados de diversas partes del mundo, quienes afirman que la actividad enzimática de los suelos forestados tiende a concentrarse en los diez primeros centímetros del suelo, en los que también se observa una mayor concentración de nutrientes (Chen *et al.*, 2000; Peichl *et al.*, 2012; Raiesi y Beheshti, 2014). De hecho, los resultados de este estudio muestran que en cada suelo forestado la

estratificación en la actividad de las diferentes enzimas coincide con la estratificación de la materia orgánica (carbono y nitrógeno totales) la cual, tal y como se comentó previamente, también exhibe valores más elevados en los diez primeros centímetros que en la capa inmediatamente siguiente. De este modo, la acumulación de biomasa vegetal y de *litter* en la superficie de los suelos forestados tras el cambio de uso contribuye a que tanto la forestación de Laraño como la de Pontevea tengan valores más elevados de actividad enzimática en la capa de 0-10 cm que en las subsiguientes. Además, el cese de las labores de arado tiene un efecto añadido y es que se dificulta la aireación de las capas subsuperficiales de los suelos, así como la transferencia de compuestos orgánicos desde la superficie a las capas más profundas (Mijangos y Garbisu, 2010). Esto último podría estar contribuyendo a que en cada uno de los suelos forestados investigados las capas subsuperficiales (por debajo de los 10 cm) tengan valores más bajos de actividad de la mayoría de enzimas analizadas que la capa superficial.

En un sentido similar, y según se vio a lo largo del apartado de resultados (epígrafe 5.1.3), las actividades de las diferentes enzimas en el perfil de los suelos forestados analizados siguen la misma tendencia que la que exhibe el contenido en carbono total de cada suelo. Numerosos autores han indicado que la cantidad de materia orgánica en los suelos forestados puede condicionar la actividad microbiana y, por tanto, la actividad metabólica de los suelos (Acosta-Martinez *et al.*, 2003; Nsabimana *et al.*, 2004). Esta relación puede observarse mediante las matrices de correlación de las propiedades generales y actividades enzimáticas de cada suelo forestado (Tablas 2.19 y 2.20 del Anexo), en las que puede apreciarse una fuerte intercorrelación directa y significativa ($p \leq 0{,}01$) entre la materia orgánica (carbono y nitrógeno totales), la actividad de los microorganismos (actividad de las oxidorreductasas) y la actividad hidrolítica del suelo (actividad de las hidrolasas). En concordancia con este comportamiento, numerosos autores que han investigado un amplio abanico de ecosistemas edáficos, afirman que la inducción de la actividad enzimática en el perfil de los suelos, derivada de su actividad microbiana, está relacionada con la disponibilidad de materia orgánica y nutrientes (Allison y Vitousek, 2005; Venkatesan y Senthurpandian, 2006; Pang *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2011; Liang *et al.*, 2014), de modo que puede afirmarse que en el perfil de los dos suelos forestados investigados las variaciones en la actividad metabólica respecto a la de sus suelos de cultivo de partida vienen propiciadas por cambios en la actividad microbiana, los cuales derivan, a su vez, de modificaciones en la cantidad de materia orgánica y de la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Debido a la fuerte interdependencia que existe entre las actividades enzimáticas y la materia orgánica en el perfil de cada suelo forestado, el empleo de valores absolutos de las distintas actividades enzimáticas hace difícil discernir entre el verdadero efecto que la forestación tiene sobre la actividad metabólica del perfil del suelo y el efecto asociado a las citadas variaciones en el contenido en materia orgánica. Numerosos autores señalan que se pueden emplear las actividades enzimáticas específicas (valores de las actividades enzimáticas por unidad de carbono) para normalizar las diferencias en los contenidos en materia orgánica entre suelos de diferentes usos (Barriuso *et al.*, 1988; Trasar-Cepeda *et al.*, 2008a). De esta manera, se omiten las diferencias entre los contenidos en materia orgánica de los suelos de cultivo y los forestados, de modo que los cambios introducidos en el metabolismo edáfico pueden ser atribuidos a la forestación de los suelos agrícolas. El empleo de las actividades enzimáticas específicas permite comprobar el estado nutricional de la materia orgánica presente desde la perspectiva de los microorganismos (Wang *et al.*, 2012) y proporciona una idea acerca de la actividad enzimática estabilizada por unidad de carbono del suelo (complejos humo-enzimáticos) y de la actividad bioquímica del *pool* de humus (Masciandaro y Ceccanti, 1999). Siguiendo el mismo esquema empleado a lo largo del presente trabajo, el cambio experimentado en las diferentes actividades enzimáticas específicas tras el cambio de uso en cada capa de suelo (hasta los 40 cm) se representará calculando la variación porcentual en las actividades específicas en cada una de las capas de los suelos forestados, respecto a las del correspondiente suelo de cultivo de partida.

Existen varios estudios que confirman que la transformación de suelos forestales en suelos de cultivo origina un incremento de las actividades enzimáticas específicas, el cual representa un mecanismo ecológico para mantener la actividad metabólica en estos suelos, derivado de la pérdida de materia orgánica lábil causada por el laboreo de los suelos agrícolas (Trasar-Cepeda *et al.*, 2008a; Wang *et al.*, 2012). Sin embargo, apenas se han encontrado en la literatura trabajos que investiguen las modificaciones sufridas por las actividades enzimáticas específicas cuando tiene lugar el cambio de uso contrario, es decir, la forestación. Asimismo, hay que destacar que en las dos parcelas investigadas la forestación origina comportamientos diferentes en el contenido en carbono total de los suelos. Tal y como se indicó en el apartado de resultados de esta parte del estudio (epígrafe 5.1.2), la forestación en Laraño no originó modificaciones en la cantidad de carbono total de la capa de 0-10 cm y en las demás capas originó disminuciones (Figura 5.18), mientras que en Pontevea causó un aumento en el

carbono total de la capa de 0-10 cm y en las demás capas no se produjeron modificaciones importantes (Figura 5.18).

Según puede comprobarse en las Figuras 5.22 y 5.23, la forestación indujo modificaciones parecidas en las tres primeras capas de los perfiles de los dos suelos investigados para las actividades enzimáticas específicas del ciclo del carbono y del azufre. Hay que llamar la atención sobre la capa de 30-40 cm del suelo forestado de Laraño, ya que en el caso de las actividades β-glucosidasa, invertasa y arilsulfatasa se aprecian marcados incrementos con respecto al suelo agrícola de partida (Figura 5.22) los cuales, tal y como se describió en el apartado de resultados (epígrafe 5.1.3), pueden ser consecuencia del bajo contenido en carbono total que tiene la capa de 30-40 cm del suelo forestado de Laraño en relación al suelo de cultivo de procedencia, lo cual origina que el cálculo de la actividad de dichas enzimas por unidad de carbono exhiba aumentos sobredimensionados. Por otra parte, las actividades enzimáticas específicas relacionadas con el ciclo del nitrógeno, del fósforo y las dos oxidorreductasas, muestran comportamientos totalmente diferentes en el perfil de los suelos forestados de Laraño y de Pontevea (Figuras 5.22 y 5.23). Al igual que para las actividades β-glucosidasa, invertasa y arilsulfatasa, el marcado incremento relativo que se observa en la capa de 30-40 cm del suelo forestado de Laraño para las actividades fosfodiesterasa y para ambas oxidorreductasas estaría relacionado con el bajo contenido en carbono total que la capa de 30-40 cm de dicho suelo tiene en relación al suelo de cultivo de procedencia. Referente a las actividades enzimáticas específicas del ciclo del nitrógeno, en el suelo forestado de Laraño el comportamiento de ambas proteasas es aleatorio y no muestra ninguna tendencia clara con la profundidad (Figura 5.22). En cambio, la actividad ureasa desciende en el perfil del suelo, aunque también lo hace de un modo variable según la profundidad considerada. El hecho de que la forestación origine variaciones tan poco consistentes en el perfil del suelo de Laraño puede ser consecuencia de los laboreos recibidos en el suelo de cultivo original, ya que éste había recibido fertilización orgánica de purín (23 m^3 ha^{-1}) 12 días antes de la toma de muestras. Este tipo de abono orgánico contiene abundantes cantidades de proteínas y urea (Carballas y Díaz-Fierros, 1990) y su aplicación al suelo tiende a originar incrementos en la cantidad de carbono lábil de los suelos (Carballas y Díaz-Fierros, 1990; Bol *et al.*, 2003), así como aumentos en la actividad de las enzimas involucradas en el ciclo del nitrógeno (Kandeler y Eder, 1993; Kandeler *et al.*, 1994; Bol *et al.*, 2003), lo cual puede derivar en un aumento de las actividades enzimáticas específicas (Paz-Ferreiro, 2006).

Sin embargo, y al contrario de lo que cabría esperar, en el perfil del suelo forestado de Laraño no se aprecian descensos homogéneos en la actividad específica de estas enzimas como consecuencia del cese de las fertilizaciones con purín. Esto se debe a que las modificaciones en las propiedades físicas, químicas y bioquímicas derivadas del aporte de fertilizantes orgánicos a los suelos agrícolas son variables en el perfil del suelo, especialmente en los días posteriores a su adición, ya que el purín se infiltra progresivamente desde la superficie en las sucesivas capas del suelo y sus efectos pueden perdurar en el tiempo hasta varias semanas (Leirós *et al.*, 1983; Díaz-Fierros *et al.*, 1988). Un comportamiento parecido también ha sido puesto de manifiesto por otros autores como Martens *et al.* (1992) o Lalande *et al.* (2000), quienes detectaron un incremento en la actividad de varias actividades enzimáticas del ciclo del nitrógeno durante varias semanas después de la aplicación de purines a suelos de cultivo. Además, un factor que puede haber ayudado a la infiltración progresiva del purín en el suelo sin que existiese un lavado completo de este fertilizante en el perfil del suelo, son las escasas lluvias registradas en los 15 días previos a la toma de muestras, las cuales fueron únicamente de 4,1 l m^{-2}. Asimismo, en el momento del muestreo el suelo de cultivo de Laraño se encontraba como prado y tenía abundante vegetación de leguminosas, las cuales pueden inducir aumentos en las actividades de las enzimas relacionadas con el ciclo del nitrógeno (Burns, 1978). Todo ello contribuiría a que el suelo forestado de Laraño exhiba unas modificaciones tan variables en el perfil para las actividades enzimáticas específicas del ciclo del nitrógeno (Figura 5.22).

Por otra parte, y al contrario que en el suelo forestado de Laraño, la forestación en Pontevea origina disminuciones variables en todas las capas para las tres actividades enzimáticas específicas del ciclo del nitrógeno, con la excepción de un pequeño incremento de la actividad ureasa en la capa de 0-10 cm (Figura 5.23). Tal y como se mencionó previamente en el apartado de discusión de las propiedades generales (epígrafe 5.2.1), la forestación en Pontevea únicamente origina una variación (aumento) del contenido de materia orgánica en la capa de 0-10 cm, por lo que esta pérdida de actividad específica de las enzimas del ciclo del nitrógeno puede ser consecuencia de la menor cantidad de compuestos nitrogenados que llegan al suelo forestado, en comparación con la que llega a su suelo de cultivo de origen. Según se indicó con anterioridad, el suelo de cultivo de Pontevea recibe los restos vegetales de las cosechas de maíz, los cuales son enterrados con regularidad y proporcionan materia orgánica al suelo y, además, también recibe entre 95-110 m^3 ha^{-1} $año^{-1}$ de purín, los cuales suponen un aporte aproximado de entre 2542-2944 kg ha^{-1} $año^{-1}$ de nitrógeno al suelo (García-Campos, datos no

publicados). Así, este fertilizante orgánico aporta gran cantidad de carbono y de sustratos orgánicos nitrogenados para las hidrolasas del ciclo del nitrógeno (Kandeler y Eder, 1993; Kandeler *et al.*, 1994) y, con el paso del tiempo, favorece la acumulación de enzimas estabilizadas en la materia orgánica (Bol *et al.*, 2003; Liang *et al.*, 2014). Por otra parte, un suelo con árboles caducifolios como el terreno forestado de Pontevea, suele recibir aportes de nitrógeno equivalentes a 20-40 kg ha^{-1} $año^{-1}$ (Berg y Laskowski, 2006) procedentes de la *litter* y la biomasa de los árboles. Estas cantidades de nitrógeno son muy inferiores a las que recibe el suelo de cultivo y, por tanto, proporciona una cantidad mucho menor de sustratos para las enzimas hidrolasas. Así, el hecho de que la forestación en Pontevea origine descensos en las actividades enzimáticas específicas del ciclo del nitrógeno frente a su suelo de cultivo de partida (Figura 5.23), puede ser consecuencia de la menor cantidad de sustratos disponibles, lo cual hace menos necesaria la producción y la acción de las hidrolasas que actúan sobre dichos sustratos y, además, dificulta la acumulación extracelular de las enzimas mediante la formación de complejos humo-enzimáticos (Paz-Ferreiro, 2006; Wang *et al.*, 2012).

Al contrario de lo que sucede con las enzimas específicas del ciclo del nitrógeno, las cuales muestran comportamientos diferentes en el suelo forestado de Laraño y en el de Pontevea, para las actividades enzimáticas específicas relacionadas con el ciclo del carbono y del azufre la forestación origina variaciones similares en los perfiles de los dos suelos forestados (Figuras 5.22 y 5.23). No obstante, y tal y como se comentó con anterioridad, los fuertes incrementos que se aprecian para las actividades β-glucosidasa, invertasa y arilsulfatasa en la capa de 30-40 cm del suelo forestado de Laraño pueden ser consecuencia del bajo contenido en carbono total en esa capa, lo que origina que las variaciones estén sobredimensionadas (Figura 5.22).

En el caso de las actividades CM-celulasa y arilsulfatasa específicas, el descenso que se aprecia en el perfil de ambos suelos forestados frente a los valores de estas actividades en sus suelos de cultivo de origen puede estar motivado, al igual que en el caso de las actividades enzimáticas del ciclo del nitrógeno, por el cese de los aportes de fertilizantes tras el cambio de uso. Así, la actividad de estas enzimas está relacionada en gran medida con la fertilización orgánica de los suelos (Eivazi y Tabatabai, 1990; Tabatabai, 1994; Deng y Tabatabai, 1997), la cual puede favorecer a largo plazo la estabilización de estas enzimas en la materia orgánica en los suelos agrícolas (Burns, 1982; Tabatabai, 1994; Deng y Tabatabai, 1997; Bandick y Dick, 1999). Por ejemplo, Knauff *et al.* (2003) reportan un aumento de la actividad arilsulfatasa asociada a la materia orgánica en suelos agrícolas que recibieron el aporte de

fertilizantes orgánicos durante mucho tiempo, de modo que parece lógico que estos valores desciendan tras la forestación. Algo similar estaría sucediendo en el caso de la actividad CM-celulasa específica, la cual disminuye en todas las capas de ambos suelos forestados. Los dos suelos de cultivo son fertilizados con purín de vacuno de forma periódica (85-110 m^3 ha^{-1} $año^{-1}$ en Laraño y 95-110 m^3 ha^{-1} $año^{-1}$ en Pontevea) y este tipo de fertilizante orgánico favorece la acumulación de materia orgánica edáfica a largo plazo y tiene, además, abundantes cantidades de celulosa (Carballas y Díaz-Fierros, 1990), lo cual puede favorecer un aumento de la actividad CM-celulasa por unidad de carbono (Paz-Ferreiro, 2006). Igualmente, el terreno agrícola recibe periódicamente los restos vegetales procedentes de las cosechas que son enterrados en el suelo como consecuencia del arado y que pueden favorecer la acumulación de enzimas en la materia orgánica a lo largo del tiempo (Bolton *et al.*, 1985; Cookson *et al.*, 1998; Shi, 2011). De acuerdo con esto, el descenso en la actividad CM-celulasa específica que se aprecia en los perfiles de los dos suelos forestados, en relación con la de sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia puede ser consecuencia tanto del cese de los aportes de este tipo de fertilizante orgánico tras la plantación de los árboles, como de la menor entrada de restos vegetales procedentes de las cosechas.

La forestación también introdujo modificaciones similares en las actividades β-glucosidasa e invertasa de los dos perfiles de suelo investigados. En la capa de 0-10 cm de Laraño y Pontevea se aprecia un aumento de la actividad enzimática específica (Figuras 5.22 y 5.23). Esta mayor actividad metabólica específica estaría relacionada directamente con la *litter* y con la biomasa vegetal acumuladas en la superficie de los dos suelos forestados, las cuales proporcionan gran cantidad de materia orgánica y, por tanto, sustratos a varias enzimas como las glucosidasas o las invertasas, las cuales actúan sobre compuestos carbonados (Masciandaro y Ceccanti, 1999). Un aspecto llamativo en esta capa superficial es que tanto la actividad β-glucosidasa específica como la invertasa específica se incrementan más en el suelo de Pontevea que en el de Laraño. Esta diferencia puede estar originada por la mucho mayor cantidad de *litter* y de biomasa vegetal y, por consiguiente, de sustratos para estas enzimas, presentes en el suelo forestado de Pontevea (12,888 Tm ha^{-1}) frente a la cantidad que se encuentra sobre la superficie del suelo forestado de Laraño, la cual es de 4,292 Tm ha^{-1} (Tabla 5.2), lo que puede estar favoreciendo una mayor acumulación y estabilización de estas enzimas en la capa superficial del suelo de Pontevea que en la del suelo de Laraño. Asimismo, dicha diferencia entre las actividades β-glucosidasa e invertasa específicas en los 10 primeros centímetros de los dos suelos forestados también puede estar en relación con la diferente composición de los mencionados restos vegetales de la *litter* y de la biomasa que se encuentran sobre la superficie de las dos forestaciones los cuales, tal y

como se indicó con anterioridad, están formados por los restos de los árboles y de las plantas del sotobosque de tipo herbáceo en el suelo de Laraño, y por los restos vegetales de los árboles y de las plantas del sotobosque más leñoso y de tipo arbustivo en Pontevea.

Por debajo de los 10 cm (y con la excepción de la ya mencionada capa de 30-40 cm del suelo de Laraño), se aprecian disminuciones variables en las actividades β-glucosidasa e invertasa específicas en los suelos forestados de Laraño y Pontevea (Figuras 5.22 y 5.23), indicando así que el cambio de uso originó una pérdida de la actividad enzimática asociada al carbono total. Varios autores afirman que los suelos de cultivo suelen exhibir valores más elevados de actividades enzimáticas específicas que aquellos suelos forestales que nunca han sido sometidos a labores agrícolas (Trasar-Cepeda *et al.*, 2008a; Wang *et al.*, 2012), lo que formaría parte de un mecanismo ecológico para mantener el potencial hidrolítico y metabólico de los suelos agrícolas, los cuales tienen menos cantidad de carbono que los suelos forestales naturales. En este trabajo se está investigando la transformación contraria, es decir, el paso de suelos de cultivo a suelos forestales. Además, el comportamiento de la materia orgánica indica que la forestación en Laraño originó una pérdida en el contenido en carbono total frente a su suelo de cultivo de origen por debajo de los 10 cm de profundidad, mientras que en Pontevea la cantidad de carbono total no experimentó modificaciones tras la forestación por debajo de la capa superficial (Figura 5.18; epígrafe 5.2.1). De este modo, si se relaciona el comportamiento de las actividades enzimáticas específicas en los suelos de este estudio con lo señalado por los autores citados previamente en este mismo párrafo, llama la atención que la forestación de suelos de cultivo haya originado pérdidas de actividad específica en el perfil de los dos suelos forestados.

Una posible explicación a este comportamiento puede estar relacionada con el diferente tipo de vegetación existente en los suelos analizados, así como con los manejos llevados a cabo en cada uno de ellos. Los suelos agrícolas de origen de Laraño y Pontevea son cosechados y arados con cierta frecuencia, por lo que la vegetación se elimina y las capas superficiales del suelo se mezclan. Este proceso puede favorecer que enzimas como la β-glucosidasa o la invertasa se puedan ligar con la materia orgánica y/o con las arcillas para formar complejos estables que mantengan el potencial hidrolítico de los suelos y evitar así la síntesis de nuevas enzimas cada vez que sea necesaria su acción, puesto que ya se encontrarían presentes y activas en el suelo (Burns, 1982; Masciandaro y Ceccanti, 1999). Por su parte el proceso contrario, es decir, la forestación de los suelos de Laraño y Pontevea conlleva el cese del arado, así como el establecimiento de una cubierta de vegetación permanente. Esto implicaría que en los suelos forestados la síntesis de nuevas enzimas ocurriría de manera continua, por lo que la estabilización sobre los coloides húmico-arcillosos del suelo de las enzimas extracelulares para

mantener la capacidad metabólica de los suelos ya no sería necesaria a un nivel tan elevado. Así, la ausencia de laboreo y de renovación de la vegetación en los suelos forestados podrían justificar la disminución de las actividades enzimáticas β-glucosidasa e invertasa específicas en las capas subsuperficiales (por debajo de los 10 cm) de ambos suelos forestados en relación a la de sus correspondientes suelos de cultivo de partida (Figuras 5.22 y 5.23).

Referente al ciclo del fósforo, la forestación origina un comportamiento muy diferente en las actividades enzimáticas fosfodiesterasa y fosfomonoesterasa específicas en el perfil de los dos suelos forestados investigados (Figuras 5.22 y 5.23). En Laraño, la actividad fosfodiesterasa varía de un modo irregular en las diferentes capas del perfil (Figura 5.22). Tal y como se comentó con anterioridad, el marcado aumento que se aprecia en la capa de 30-40 cm, aparece sobredimensionado probablemente como consecuencia del bajo contenido en carbono total de esa capa en el suelo forestado de Laraño el cual, de hecho, es muy inferior al de su suelo de cultivo de procedencia. Por otra parte, la actividad fosfomonoesterasa también exhibe un comportamiento variable en el perfil del suelo forestado de Laraño, mostrando un descenso en la capa más superficial, seguido de valores que apenas varían en las capas siguientes (Figura 5.22).

La actividad de las fosfatasas está muy ligada a la fertilización fosfatada de los suelos, así como al contenido que los suelos tienen de este elemento (Eivazi y Tabatabai, 1977; Dick, 1992). El suelo de cultivo de Laraño tiene una cantidad de fósforo inorgánico extraíble de 70±0 mg kg^{-1} en su capa más superficial (Tabla 1.3 del Anexo), la cual es inferior al contenido medio en fósforo inorgánico que exhiben los suelos de cultivo de Galicia, que es de 126±68 mg kg^{-1} (Trasar-Cepeda *et al.*, 2008b). Por su parte, el suelo forestado de Laraño tiene una cantidad de fósforo inorgánico extraíble algo inferior a la de su suelo agrícola de origen (55±2 mg kg^{-1}, Tabla 1.3 del Anexo), lo cual resulta lógico si se tiene en cuenta que tras la forestación los aportes de fertilizantes fosfatados cesan. Aunque existe mucha controversia respecto al comportamiento de la actividad de las fosfatasas en relación a la fertilización de los suelos (Condron y Tiessen, 2005), normalmente cantidades elevadas de fósforo inorgánico pueden reprimir la actividad de estas enzimas (Dick, 1992; Olander y Vitousek, 2000), mientras que una cantidad muy baja puede favorecer la actividad de las fosfatasas como respuesta de las plantas a condiciones deficitarias de fósforo (Yadav y Tarafdar, 2001). Sin embargo, las cantidades de fósforo inorgánico extraíble en los dos suelos de la parcela de Laraño no son tan diferentes entre sí, por lo que el comportamiento variable de ambas fosfatasas en el perfil del suelo forestado en relación a su suelo de cultivo de procedencia tiene que deberse a otro motivo.

Laraño

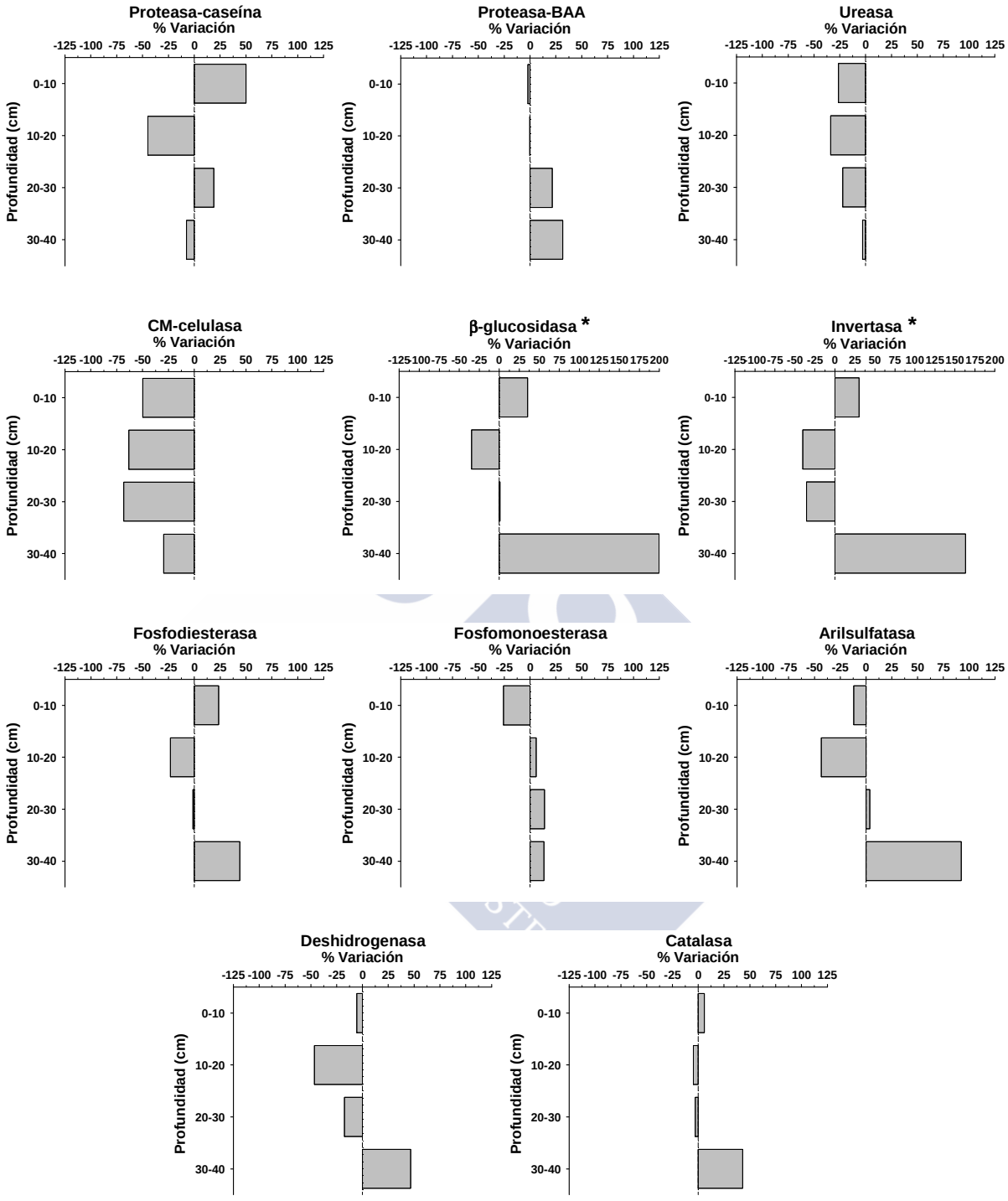


Figura 5.22. Variaciones porcentuales de las actividades enzimáticas específicas en el suelo forestado de Laraño con respecto a las del suelo de cultivo. * indica una escala diferente.

Pontevea

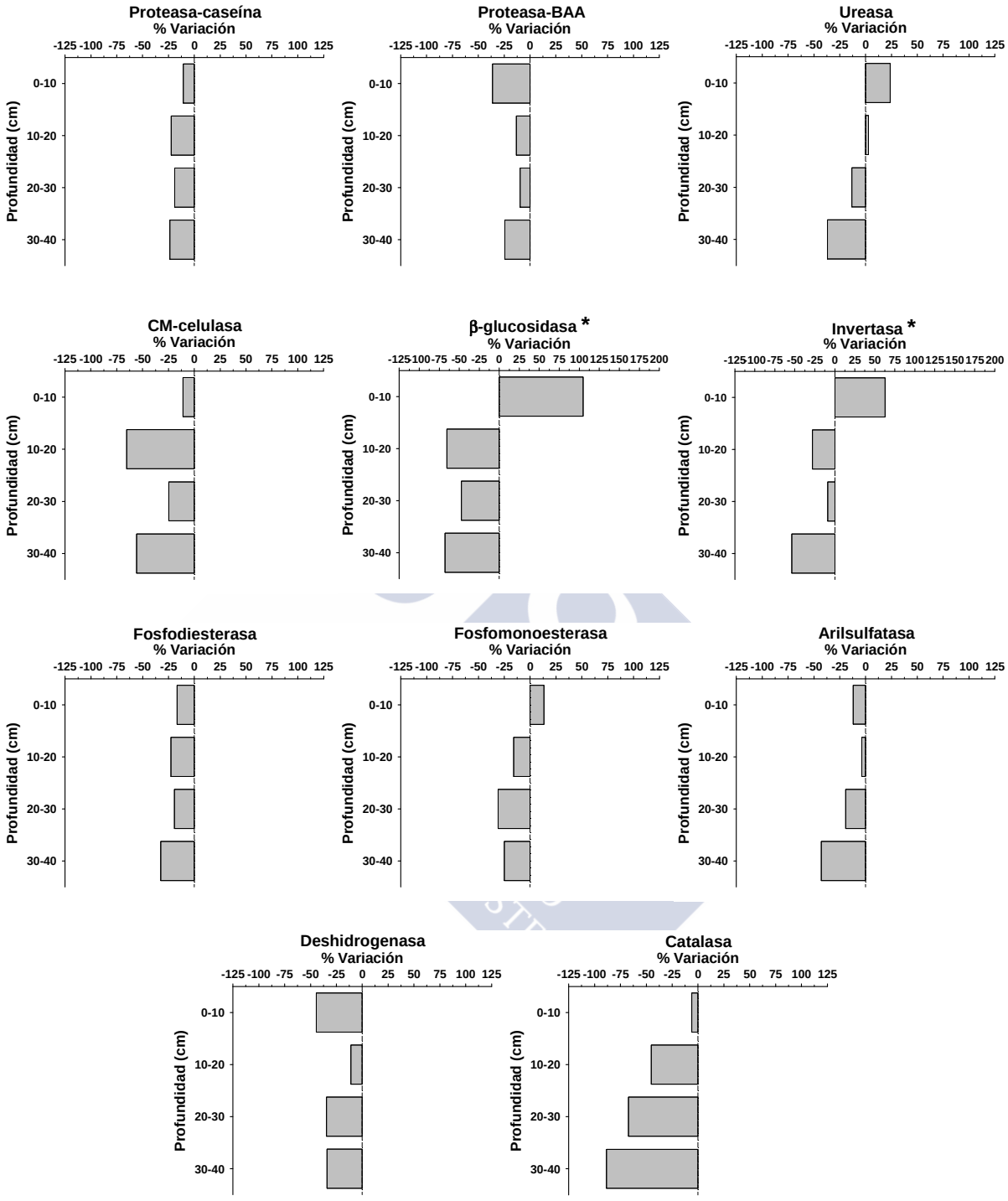


Figura 5.23. Variaciones porcentuales de las actividades enzimáticas específicas en el suelo forestado de Pontevea con respecto a las del suelo de cultivo. * indica una escala diferente.

Es preciso recordar que el suelo agrícola de Laraño fue fertilizado con purín (23 m^3 ha^{-1}) 12 días antes de la toma de muestras. Este tipo de fertilizante aporta al suelo gran cantidad de materia orgánica, así como una cantidad de fósforo orgánico aproximada de 18 kg ha^{-1} (Carballas y Díaz-Fierros, 1990), lo cual puede estimular la actividad de las fosfatasas y favorecer la estabilización extracelular de este tipo de enzimas en la materia orgánica (Garg y Bahl, 2008; Liang *et al.*, 2014). Relacionando el aporte de purín con la actividad de las fosfatasas, varios autores como Lalande *et al.* (2000) o Martens *et al.* (1992) reportan aumentos significativos en la actividad fosfatasa varias semanas después de la aplicación de purín a suelos agrícolas, por lo que resulta lógico pensar que el aporte de este tipo de fertilizante al suelo de cultivo pueda estar detrás de las variaciones relativas tan poco consistentes de las actividades fosfodiesterasa y fosfomonoesterasa específicas en el suelo forestado de Laraño. Tal y como sucede con las actividades enzimáticas específicas del ciclo del nitrógeno descritas con anterioridad, esto puede deberse a que las modificaciones en las propiedades físico-químicas y bioquímicas derivadas del aporte de fertilizantes orgánicos a los suelos agrícolas son variables en el perfil del suelo, especialmente en los días posteriores a su adición, debido a que el purín se infiltra progresivamente desde la superficie hasta las sucesivas capas del suelo y sus efectos pueden perdurar en el tiempo hasta varias semanas (Leirós *et al.*, 1983; Díaz-Fierros *et al.*, 1988). De hecho y según se indicó con anterioridad, las escasas precipitaciones registradas en la parcela de Laraño en los días posteriores a la adición del purín (4,1 l m^{-2}) es un factor que puede haber ayudado a que la penetración en el suelo de la fase pastosa del purín, que es la fracción que se infiltra de manera más progresiva y la que contiene la mayor parte del fósforo orgánico del suelo (Carballas y Díaz-Fierros, 1990), haya sido gradual, sin que existiera un lavado de este fertilizante en perfil del suelo.

En el caso de Pontevea, la forestación originó variaciones parecidas para las dos actividades fosfatasas específicas en el perfil del suelo (Figura 5.23). La actividad fosfodiesterasa exhibe disminuciones similares en todas las capas. Lo mismo sucede para la actividad fosfomonoesterasa, con la excepción de la capa de 0-10 cm, en la que se aprecia un aumento muy leve (Figura 5.23; Tabla 2.14 del Anexo). Tal y como sucede para otras actividades enzimáticas específicas descritas previamente, como la β-glucosidasa o la invertasa, el incremento de esta actividad enzimática estaría directamente relacionado con la acumulación de *litter* y de biomasa procedentes de los árboles y de la vegetación del sotobosque en la superficie del suelo forestado de Pontevea, las cuales proporcionan gran cantidad de materia orgánica, así como sustratos a enzimas como la fosfomonoesterasa (Chen, 2008).

Respecto al contenido en fósforo inorgánico de los dos suelos de la parcela de Pontevea, el cual puede afectar a la actividad de las fosfatasas (Eivazi y Tabatabai, 1977; Dick, 1992), hay que tener en cuenta que tanto el suelo agrícola de procedencia como el suelo forestado tienen cantidades muy altas de este elemento. El suelo de cultivo de Pontevea tiene una cantidad de fósforo inorgánico extraíble de 143±1 mg kg^{-1}, en la capa de 0-10 cm (Tabla 1.3 del Anexo), la cual es superior a la cantidad media que exhiben los suelos de cultivo de la región gallega que, como ya se indicó previamente, es de 126±68 mg kg^{-1} (Trasar-Cepeda et al., 2008b). Asimismo, el suelo forestado tiene una cantidad de fósforo inorgánico extraíble de 129±3 mg kg^{-1} (Tabla 1.3 del Anexo), la cual es algo inferior a la de su suelo de cultivo de procedencia, pero que también es muy elevada para tratarse de un suelo que ya no se fertiliza, siendo además, muy superior al contenido medio que tienen los suelos forestales de Galicia (20±9) (Leirós *et al.*, 2000). Considerando que los dos suelos de la parcela de Pontevea tienen cantidades muy elevadas de fósforo inorgánico y que normalmente cantidades elevadas de este elemento pueden reprimir la actividad de las fosfatasas (Dick, 1992; Olander y Vitousek, 2000), se podría esperar que las fosfatasas se comportasen de un modo parecido en el suelo de cultivo y en el forestado de la parcela de Pontevea, de modo que resulta llamativo que la forestación conlleve una pérdida de actividad de ambas fosfatasas en el perfil del suelo (Figura 5.23). No obstante, dicha pérdida relativa puede estar en relación con el menor requerimiento de fósforo inorgánico que, por lo general, tienen los árboles (Chapin III, 1983; Ribet y Drevon, 1996), en comparación con los elevados requerimientos de este elemento que muestran los cultivos de maíz (Palm, 1995).

Otra explicación para el descenso relativo en la actividad de las fosfatasas en el perfil del suelo forestado de Pontevea estaría relacionada con la fertilización de su suelo agrícola de procedencia. De acuerdo con lo descrito previamente en el apartado de material (epígrafe 2.1.2), el suelo de cultivo de Pontevea es fertilizado frecuentemente tanto con fertilizantes inorgánicos (NPK 18-7-5, 300 kg ha^{-1} $año^{-1}$) como con purín (entre 95-110 m^3 ha^{-1} $año^{-1}$). Éste último, aporta al suelo gran cantidad de materia orgánica y de fósforo orgánico (alrededor de 18 kg ha^{-1}) (Carballas y Díaz-Fierros, 1990), lo cual puede favorecer la estabilización a largo plazo de las fosfatasas mediante su unión con la materia orgánica edáfica (Garg y Bahl, 2008; Liang *et al.*, 2014) causando, por tanto, un incremento de las actividades fosfatasas específicas. Tras la forestación los suelos dejan de fertilizarse, por lo que deja de favorecerse el aumento de las fosfatasas estabilizadas en la materia orgánica del perfil del suelo. Así, el descenso ocasionado por la forestación para esta pareja de enzimas en

el suelo de Pontevea en relación a su suelo de cultivo de origen podría ser consecuencia del cese de los aportes de fertilizantes tras el cambio de uso.

Según lo indicado hasta el momento, la forestación de terrenos agrícolas causa, por lo general, un descenso de las actividades específicas de los suelos (Figuras 5.22 y 5.23). Dado que el empleo de las actividades enzimáticas específicas ayuda a normalizar las diferencias en el contenido en materia orgánica de suelos con diferentes usos, el hecho de que éstas exhiban descensos generalizados en el perfil de cada suelo forestado respecto a las de su correspondiente suelo de cultivo de origen sugiere que la cantidad de carbono no es el causante de las variaciones en la actividad metabólica tras la forestación, por lo que debe existir algún otro factor que esté condicionando la actividad de las distintas enzimas en el perfil de cada suelo forestado.

Según se observa en las Figuras 5.22 y 5.23, la forestación originó, de un modo general, un descenso en las actividades enzimáticas oxidorreductasas en el perfil de los dos suelos forestados investigados, con la excepción de la actividad catalasa en Laraño, la cual apenas exhibe variaciones. Asimismo en el suelo de Laraño, y al igual que sucede para otras actividades enzimáticas descritas previamente, como la β-glucosidasa o la invertasa, el marcado incremento que se aprecia en la capa de 30-40 cm para las dos enzimas oxidorreductasas por unidad de carbono sería consecuencia del bajo contenido en este elemento de esta capa, el cual origina que el cálculo de la variación de estas actividades enzimáticas con respecto a las de su suelo de cultivo de partida exhiba aumentos sobredimensionados (Figura 5.22).

Normalmente, la conversión de ecosistemas naturales a cultivos conlleva la pérdida de materia orgánica más lábil, lo cual suele causar un incremento de las actividades oxidorreductasas en el suelo, especialmente cuando éstas se expresan en base a la materia orgánica edáfica (Sinsabaugh, 2010; Stone *et al.*, 2014). De acuerdo con esto, resulta sorprendente que cuando los suelos son sometidos al cambio de uso contrario, es decir son forestados, no se aprecie un incremento en la actividad específica de ambas actividades oxidorreductasas en el perfil de los suelos forestados investigados. Hay que tener en cuenta que esta disminución en la actividad de ambas oxidorreductasas por unidad de carbono refleja una disminución en la actividad microbiana que es independiente de la cantidad de materia orgánica de los suelos forestados, ya que las actividades enzimáticas oxidorreductasas están asociadas a células vivas y, por lo general, no se acumulan de manera extracelular formando coloides con la materia orgánica (Sinsabaugh, 2010; Vittori Antisari *et al.*, 2011). La menor

actividad microbiana en el perfil de los suelos forestados en relación a la de sus correspondientes suelos de cultivo de partida puede sugerir que la microbiota edáfica de los suelos forestados se encuentra limitada en energía (Flanagan y Cleve, 1983). El argumento para explicar la limitación de energía en suelos que tienen abundante cantidad de materia orgánica, tal y como es el caso de los dos perfiles de los suelos forestados de Laraño y Pontevea, es que la forestación puede haber originado un cambio en la composición de dicha materia orgánica en el perfil de los suelos (Müller y Kögel-Knabner, 2009), derivando en un aumento en la cantidad de sustratos más recalcitrantes que los del suelo agrícola de procedencia (Heal *et al.*, 1997; Lorenz y Lal, 2005). Así, como la disponibilidad de sustratos orgánicos para la actividad microbiana y enzimática depende de la calidad de la materia orgánica del suelo (Pancholy y Rice, 1973; Burns, 1978; Elliott y Coleman, 1988), un cambio en la composición de la misma limitaría la disponibilidad de estos sustratos para la actividad de los microorganismos en el perfil de los suelos forestados (Schimel y Weintraub, 2003; Wallenius *et al.*, 2011), de modo que aunque la microbiota edáfica no se encontrase realmente limitada en cuanto al contenido en carbono, sí que estaría limitada en energía (Flanagan y Cleve, 1983).

En este estudio no se ha determinado la composición de la materia orgánica en el perfil de los suelos investigados, por lo que no se puede relacionar de forma concluyente su composición con la actividad de la microbiota edáfica en el perfil de ambos suelos forestados. No obstante, según varios autores (Berg y Laskowski, 2006; Müller y Kögel-Knabner, 2009)la composición de la materia orgánica que llega a los suelos forestados (principalmente *litter* y biomasa de los árboles y de las plantas del sotobosque) es muy diferente de la que reciben sus correspondientes suelos agrícolas de origen (restos vegetales de cosechas y fertilizantes orgánicos), por lo que es de esperar que esto afecte a la actividad de los microorganismos en el perfil de los suelos forestados. Así, es probable que en el caso de los suelos forestados investigados, la materia orgánica edáfica en sus respectivos perfiles tenga una composición diferente a la de sus correspondientes suelos de cultivo de origen. Estas diferencias de composición pueden haber causado limitaciones en la disponibilidad de los sustratos para la actividad de los microorganismos (Fontaine *et al.*, 2007; Alarcón-Gutiérrez *et al.*, 2009), pudiendo ser así los responsables de las citadas disminución de la actividad de las oxidorreductasas en el perfil de los suelos forestados investigados.

Otra posible explicación para dichas disminuciones puede estar relacionada con cambios en la composición de la microbiota edáfica en los respectivos perfiles de los suelos de Laraño y

Pontevea. Varios autores afirman que modificaciones en la dinámica y en la composición de la materia orgánica tras la forestación pueden derivar en cambios en la composición y el funcionamiento de la microbiota, los cuales pueden alterar, a su vez, la actividad enzimática de los suelos. Por ejemplo, McLean y Huhta (2002) reportan un cambio hacia unas comunidades microbianas dominada por hongos tras la forestación de terrenos de cultivo en Finlandia. En la misma dirección, Macdonald *et al.* (2009) concluyen que las comunidades bacterianas y fúngicas se ven afectadas por el cambio de uso del suelo, confirmando que la forestación de terrenos de prado con coníferas provoca un aumento de la relación hongos:bacterias, la cual puede dar lugar a diferencias entre la actividad microbiana de los dos tipos de suelo. Más recientemente, un estudio realizado por Yannikos *et al.* (2014) confirma que la forestación de terrenos de cultivo con chopos afecta a la estructura de las comunidades microbianas, derivando también en un aumento significativo de la relación hongos:bacterias, el cual ya es apreciable a los 7 años desde la plantación de los árboles. Según estos autores, estas modificaciones se deben tanto a la introducción de un huésped ectomicorrícico asociado a este tipo de árboles, como al cambio en la cantidad y composición de los aportes de materia orgánica derivados del cambio de uso. En resumen, las disminuciones en las actividades específicas de las enzimas oxidorreductasas en los perfiles de los suelos forestados de Laraño y Pontevea podrían estar relacionadas, bien con una menor disponibilidad de la materia orgánica derivada de un cambio en su composición tras el cambio de uso, o bien en relación con un cambio en la composición de la microbiota edáfica tras el cambio de uso.

5.3 SÍNTESIS

Tanto en los suelos forestados como en los suelos de cultivo de origen, la actividad enzimática se concentra en los 30 ó 40 cm superficiales del perfil (la profundidad varía según el suelo de que se trate). Sin embargo, mientras que en los suelos de cultivo la actividad es relativamente homogénea en estos primeros 30 ó 40 cm del suelo, en los suelos forestados, y como consecuencia del cese de las labores de arado, se produjo una estratificación en el contenido en materia orgánica y en la actividad de las enzimas del suelo, la cual es máxima en la capa más superficial de cada suelo forestado. Por otro lado, los valores de actividad para la mayoría de las enzimas en los centímetros superiores son mayores en la forestación de Pontevea que en la de Laraño, debido a la mayor entrada de biomasa vegetal en el primer suelo que en el último.

Al comparar las actividades enzimáticas específicas en el perfil de los suelos forestados en relación a las de sus correspondientes suelos de cultivo de origen se apreciaron comportamientos variables en las dos parcelas investigadas debido, en parte, a que la actividad de las enzimas en los suelos forestados está condicionada por el uso agrícola previo. Sin embargo, y de un modo general, se observó que la forestación de terrenos agrícolas causó una disminución de las actividades específicas a partir de los 10 cm del suelo. Dichos descensos en la actividad específica de las distintas enzimas estarían relacionados en gran medida con el cese de los aportes de materia orgánica a estas profundidades, ya que son las capas subsuperficiales las que reciben menos aportes de materia orgánica tras el cambio de uso derivado de la ausencia de fertilizaciones.

Asimismo, en ambas parcelas la forestación originó un descenso de las actividades oxidorreductasas por unidad de carbono por debajo de los 10 cm. Este comportamiento se atribuyó tanto un cambio en la composición de la materia orgánica edáfica, como a un cambio en las comunidades microbianas en el perfil de los suelos de Laraño y Pontevea, lo cual estaría limitando la actividad de la microbiota edáfica en las capas subsuperficiales de los dos suelos forestados investigados.

ESTUDIO DE LA VARIACIÓN ESTACIONAL DE LAS PROPIEDADES DE LOS SUELOS

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

6. ESTUDIO DE LA VARIACIÓN ESTACIONAL DE LAS PROPIEDADES DE LOS SUELOS FORESTADOS

Las variaciones climáticas de temperatura y humedad a las que están sometidos los suelos a lo largo del año influyen sobre las comunidades microbianas y causan modificaciones en las propiedades bioquímicas de los suelos (Debosz *et al.*, 1999). Asimismo, tanto los manejos que se realizan en los suelos agrícolas durante el año, como la estacionalidad de la entrada de biomasa vegetal a los suelos forestales pueden causar modificaciones sobre la dinámica de la materia orgánica edáfica y originar, por consiguiente, variaciones en las actividades enzimáticas de los suelos (Dick, 1992; Bandick y Dick, 1999; Quilchano y Marañón, 2002), de modo que el resultado de medidas individuales, ya sean éstas en el horizonte superficial o en profundidad, no constituyen indicadores fehacientes del estado bioquímico real del suelo. Precisamente debido a esta variabilidad estacional, determinar la actividad enzimática de los suelos a lo largo del tiempo puede proporcionar más información acerca de la dinámica de la materia orgánica y el metabolismo edáfico (Trasar-Cepeda *et al.*, 1998; Nannipieri *et al.*, 2002; Kirchmann *et al.*, 2004; Paz-Ferreiro, 2006; Mora *et al.*, 2012). Por estas razones se hizo un seguimiento anual de la variación de las actividades enzimáticas de los suelos, tanto los forestados como sus suelos de cultivo de origen, de las parcelas de Laraño y Pontevea que utilizaron para investigar la variación de dichas actividades hasta la profundidad de 1 m.

Los suelos de cultivo suelen registrar las mayores pérdidas de carbono edáfico en los primeros 30 cm de profundidad (Doran *et al.*, 1998), de modo que tras la forestación es esta misma zona la que suele acumular gran parte del carbono orgánico perdido (Jobbágy y Jackson, 2000). Asimismo, las directrices del IPCC para los inventarios nacionales de gases de efecto invernadero sugieren que cuando se investigan procesos relacionados con el cambio en los *stocks* de carbono en el suelo han de evaluarse los 30 cm superficiales del horizonte mineral (IPCC, 2006). Por estos motivos, para el estudio de la variación estacional de las propiedades de los suelos forestados se tomaron muestras de los suelos hasta esta profundidad.

6.1 RESULTADOS

Tal y como se indicó anteriormente, y en el apartado de material (epígrafe 2.2.1), el estudio de las modificaciones causadas por la forestación en la variación temporal de las propiedades del suelo se realizó en las mismas parcelas que el estudio de las modificaciones en el perfil del

suelo, esto es, en Laraño y en Pontevea. Como ya se señaló previamente, la influencia de la forestación en la variación anual de las propiedades del suelo se investigó durante un año (julio 2011-julio 2012), durante el cual se tomaron muestras de los suelos de cultivo y de los forestados de ambas parcelas con una periodicidad bimensual. En cada muestreo se realizaron sondeos de los treinta primeros centímetros de los suelos, dividiendo las muestras correspondientes en submuestras cada diez centímetros

Al analizar los resultados obtenidos, se comprobó que en los dos suelos forestados investigados tanto las actividades enzimáticas como las propiedades generales exhibían, en general, valores muy similares en las capas de 10-20 cm y 20-30 cm durante todo el período de estudio, mientras que en la capa de 0-10 cm los valores eran diferentes, en general más altos, que en las dos capas inferiores. Por otra parte, en los suelos de cultivo de Laraño y de Pontevea los valores obtenidos para dichas propiedades fueron similares en las tres capas analizadas. En otras palabras, la estratificación causada por la forestación que fue puesta de manifiesto en el capítulo anterior, se mantiene a lo largo de todo el año, independientemente de los cambios estacionales de los suelos o de las diferentes labores agrícolas llevadas a cabo. Para ilustrar estas similitudes, a modo de ejemplo se muestra la evolución temporal del contenido en carbono y en nitrógeno totales y de la actividad ureasa en el caso de la parcela de Laraño (Figura 6.1) y del contenido en carbono y en nitrógeno totales y de la actividad deshidrogenasa en el caso de la parcela de Pontevea (Figura 6.2). Debido a la similitud en los resultados obtenidos para las dos capas inferiores, tanto en los suelos de cultivo como en los forestados y en cualquiera de las dos parcelas investigadas, para cada uno de los cuatro suelos y para cada muestreo se calculó la media de los valores obtenidos en las capas de 10-20 y 20-30 cm para todas las propiedades investigadas, con el fin de facilitar la descripción y comparación de los resultados y, por tanto, el análisis de las modificaciones en la variación temporal de las propiedades de los suelos causadas por la forestación. Así, en este epígrafe únicamente se muestran los resultados de las propiedades generales y de las actividades enzimáticas de los suelos de las dos parcelas para las capas de 0-10 cm y 10-30 cm expresados en relación al peso de suelo. No obstante, los valores obtenidos para todas las propiedades en los cuatro suelos y para las tres capas (0-10, 10-20 y 20-30 cm) se muestran en las Tablas 3.2, 3.3, 3.4, 3.8, 3.9 y 3.10 del Anexo.

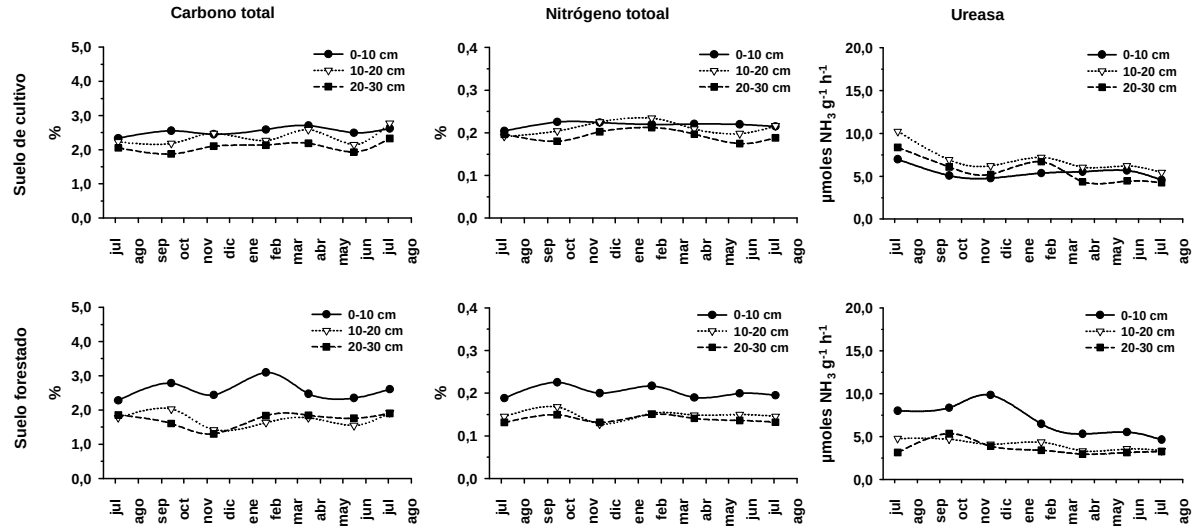


Figura 6.1. Evolución temporal del contenido en carbono y en nitrógeno totales y de la actividad ureasa en los dos suelos de la parcela de Laraño.

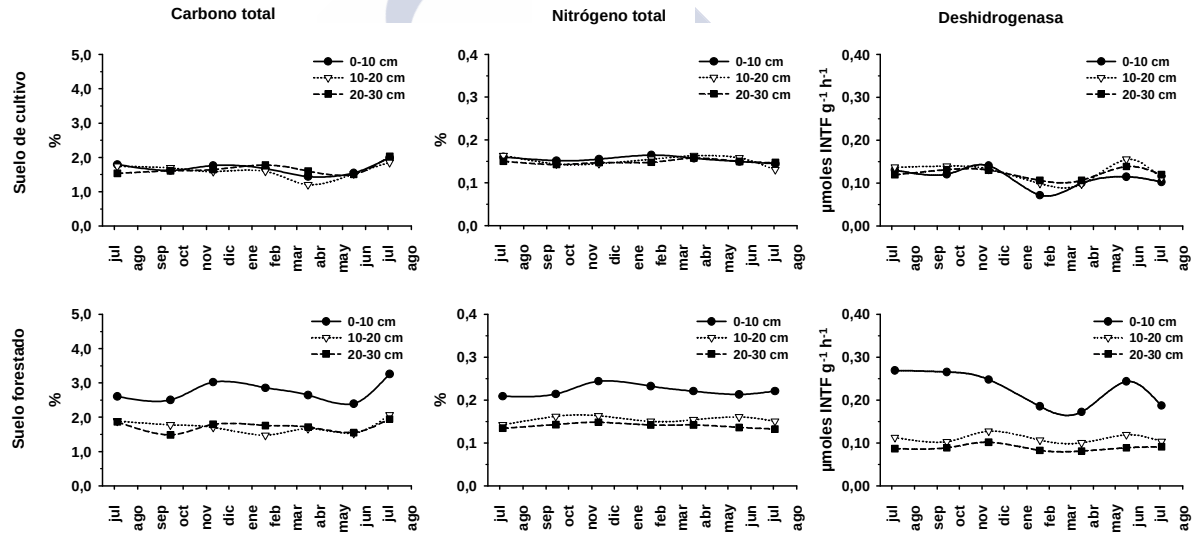


Figura 6.2. Evolución temporal del contenido en carbono y en nitrógeno totales y de la actividad deshidrogenasa en los dos suelos de la parcela de Laraño.

6.1.1 Variación estacional de las propiedades generales

6.1.1.1 Carbono total

Según se aprecia en la Figura 6.3a, el contenido de carbono total en el suelo de cultivo de Laraño varía poco en cualquiera de las dos capas consideradas a lo largo del tiempo. Además, el contenido en este elemento es parecido en las dos profundidades. Así, en la capa superficial (0-10 cm), los valores de carbono total oscilan entre 2,34±0,14 % en julio de 2011 y 2,71±0,11 % en el mes de marzo. Por su parte, el contenido en carbono total en la capa de 10-30 cm del suelo de cultivo de Laraño también oscila poco a lo largo del tiempo, ya que sus

valores fluctúan entre 2,03±0,13 %, que representa el mínimo anual y fue obtenido en el mes de septiembre de 2011, y 2,55±0,14 %, valor obtenido en el mes de julio de 2012.

Por otra parte, tal y como se indicó previamente, el cambio de uso del suelo de Laraño provocó una clara estratificación en el contenido en carbono total en las dos capas de suelo, mostrando la capa superior (0-10 cm) más cantidad que la inferior (10-30 cm) durante todo el año (Figura 6.3b). En la capa de 0-10 cm del suelo forestado, a diferencia de lo que ocurre en su suelo de cultivo de partida, se aprecian ligeras oscilaciones estacionales en el contenido en carbono total, siendo la oscilación más clara el incremento que se registra en enero de 2012, donde se aprecia el valor máximo anual (3,09±0,06 %), mientras que el valor mínimo en esta capa se obtiene en el mes de julio de 2011 (2,28±0,05 %).

Referente a la capa de 10-30 cm del suelo forestado de Laraño hay que señalar que ésta también exhibe fluctuaciones anuales, las cuales son aproximadamente paralelas a las de la capa superior, si bien mucho más suavizadas y con valores más constantes a lo largo del año. De este modo los valores de carbono total para esta profundidad oscilan entre 1,36±0,09 % (obtenido en noviembre de 2011) y 1,91±0,11 %, valor que se registra en julio de 2012.

Al comparar cómo varía el carbono total en el suelo forestado en relación al del suelo de cultivo de origen a lo largo del tiempo, se observan diferencias entre las dos capas de suelo (Figura 6.3c). Así, en los diez primeros centímetros el cambio de uso del suelo no provocó modificaciones en la cantidad de este elemento en ninguna época del año, a excepción del mes de enero de 2012, en donde existe un incremento próximo al 20 %. Sin embargo, la capa de 10-30 cm experimentó descensos en comparación con la profundidad similar de su suelo agrícola de procedencia. No obstante, estas disminuciones son variables, ya que oscilan entre el 11 % en septiembre de 2011 y el 41 % en noviembre de 2011.

Al observar la evolución del contenido en carbono total del suelo de cultivo de la parcela de Pontevea, llama la atención la escasa variación que existe a lo largo del año (Figura 6.3a). Asimismo, también es llamativa la prácticamente nula diferencia registrada entre los contenidos en carbono total de las capas 0-10 cm y 10-30 cm, lo cual sugiere una mezcla de las capas de suelo causada por el laboreo. Así, en la capa de 0-10 cm los valores extremos son 1,44±0,10 %, registrado en el mes de marzo, y 1,99±0,14 %, obtenido en julio de 2012. En un sentido similar, la capa de 10-30 cm exhibe valores extremos casi idénticos, oscilando entre 1,40±0,28 % en marzo y 1,94±0,13 %, el cual se observa también en julio de 2012.

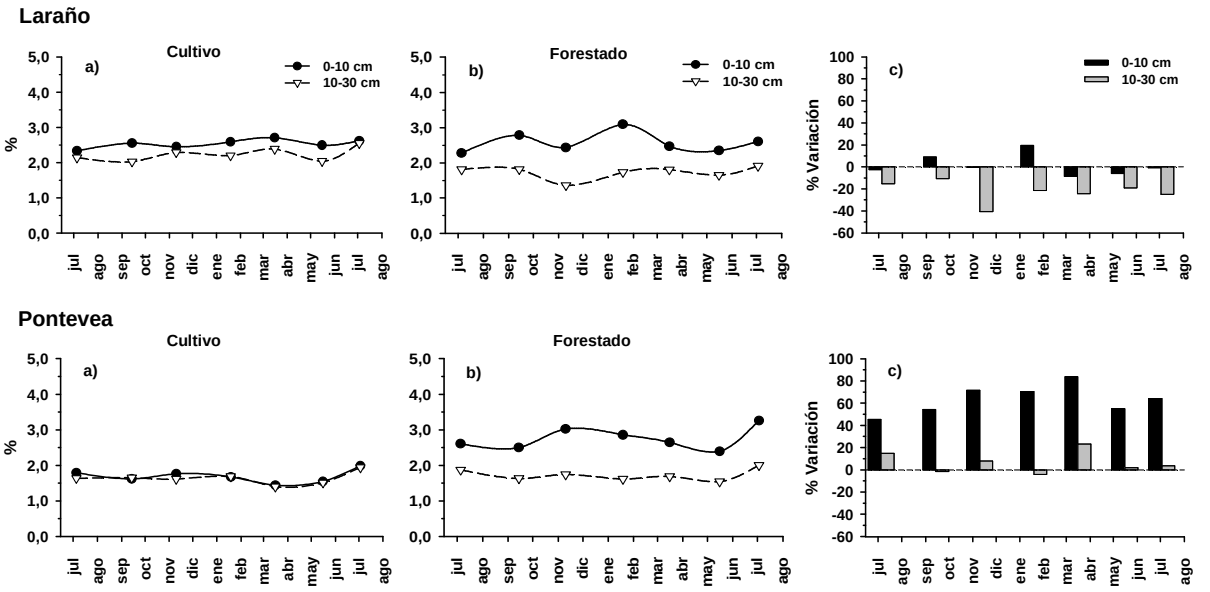


Figura 6.3. Evolución temporal del contenido en carbono total en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

Al igual que sucede en la parcela de Laraño, la forestación en Pontevea también originó una estratificación entre los valores de carbono total de las dos capas, de modo que la capa de 0-10 cm tiene más cantidad de carbono total que la de 10-30 cm durante todo el año (Figura 6.3b). El contenido en carbono total en esta capa superior sufre fluctuaciones temporales, a diferencia de lo que sucede en la capa de 0-10 cm del suelo de cultivo inicial. Así, se aprecia una marcada disminución en el mes de mayo, donde se registra el valor anual más bajo en la capa de 0-10 cm (2,40±0,04 %), e incrementos en los meses de noviembre de 2011 y junio de 2012, registrándose en este último el valor más elevado de todo el año (3,30±0,05 %). Por otra parte, y a diferencia de la capa superior, la capa de 10-30 cm del suelo forestado de Pontevea exhibe valores de carbono total que apenas varían a lo largo del año. De este modo el valor más bajo en esta capa es 1,54±0,02 %, obtenido en el mes de mayo de 2012, mientras que el más elevado es 2,01±0,08 %, medido en julio de 2012.

La variación porcentual del contenido en carbono total del suelo forestado de Pontevea con respecto a su suelo de cultivo inicial pone de manifiesto varias diferencias (Figura 6.3c). En la capa superior existe siempre un incremento que supera el 40 %, si bien éste fluctúa a lo largo de los meses. Por el contrario, en la capa de 10-30 cm apenas existen modificaciones, ya que la variación oscila entre el ±10 % durante casi todos los meses del año, a excepción de los meses de julio de 2011 y mayo de 2012, en los cuales se aprecian incrementos leves del 15 y del 23 %, respectivamente.

Otro aspecto destacable es la distinta modificación que la forestación provocó sobre el contenido en carbono total de los suelos de las dos parcelas. Así, cambiar a forestal el uso de un suelo de cultivo en el cual se rotaba prado-maíz (Laraño) ocasionó escasas modificaciones anuales en la capa superior, pero originó descensos en la de 10-30 cm durante todo el año (Figura 6.3c). Por el contrario, la plantación de los árboles en un terreno dedicado exclusivamente al cultivo de maíz alternado con barbecho (Pontevea) provocó importantes aumentos en el contenido en carbono total de la capa superior durante todo el período de estudio, pero apenas causó modificaciones en la capa de 10-30 cm.

6.1.1.2 Nitrógeno total

La variación del contenido en nitrógeno total a lo largo del año es diferente en los dos suelos de la parcela de Laraño. En el suelo de cultivo el contenido en este elemento permanece prácticamente constante y es igual en las dos capas a lo largo de todo el año de estudio (Figura 6.4a). El rango de valores en la capa superficial es muy pequeño, ya que oscila entre 0,19±0,00 y 0,23±0,00 %, registrados en los meses de julio de 2011 y enero de 2012, respectivamente. Por otra parte, el rango de valores del contenido en nitrógeno total en la capa de 10-30 cm de este suelo también es muy estrecho, ya que oscila entre 0,19±0,01 y 0,22±0,00 %, obtenidos en los meses de mayo y enero, respectivamente.

En cambio, la forestación propició una clara separación entre los valores de nitrógeno total en ambas capas durante todo el periodo de estudio (Figura 6.4b). Además, a diferencia del suelo de cultivo de partida, el contenido en nitrógeno total del suelo forestado exhibe algunas oscilaciones a lo largo del año, las cuales no son muy amplias y muestran un paralelismo entre las dos capas de suelo. A su vez, hay que destacar que las oscilaciones anuales del contenido en nitrógeno total en el suelo forestado siguen una evolución parecida a las que se aprecian para el contenido en carbono total, descritas anteriormente (Figura 6.3b). Así, en la capa de 0-10 cm los valores de nitrógeno total fluctúan entre 0,19±0,00 % en julio de 2011 y 0,23±0,01 % en septiembre de 2011. Por otra parte, en la capa de 10-30 cm el contenido de este elemento varía a lo largo del año entre 0,13±0,00 y 0,15±0,00 %, valores obtenidos en los meses de julio de 2011 y enero de 2012, respectivamente.

De un modo global, tal y como se aprecia en la Figura 6.4c, la forestación en la parcela de Laraño provocó pocas modificaciones con respecto al suelo de cultivo en el contenido en nitrógeno total de los 10 cm superiores, salvo en los meses de noviembre de 2011 y marzo de 2012, en los cuales se aprecia un leve descenso del 11 % y el 14 %, respectivamente. Sin

embargo, la capa de 10-30 cm experimentó un descenso generalizado a lo largo de todo el año, si bien éste es variable en función de la época, ya que fluctúa entre el 18 % en septiembre de 2011 y el 39 % en noviembre de 2011.

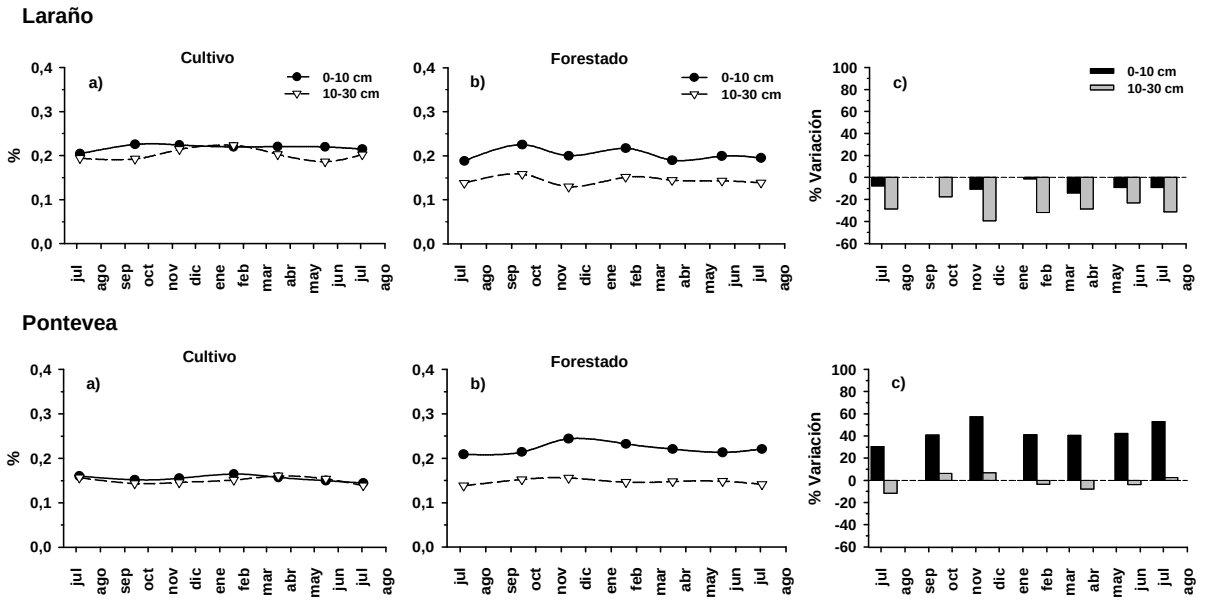


Figura 6.4. Evolución temporal del contenido en nitrógeno total en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

Por su parte, el contenido en nitrógeno total en el suelo de cultivo de la parcela de Pontevea exhibe un comportamiento prácticamente homogéneo e invariable durante todo el año para las dos capas de suelo (Figura 6.4a), exhibiendo un rango de valores idéntico. De este modo, en la capa superior oscila entre 0,14±0,01 y 0,16±0,01 % en los meses de julio de 2011 y enero de 2012, respectivamente. En la capa de 10-30 cm los valores extremos son los mismos que en la capa superior, con la diferencia de que el máximo se observa en el mes de marzo en lugar del mes de enero.

Al igual que sucede en la forestación de Laraño, también en Pontevea el paso de uso agrícola a forestal, provocó la estratificación de los contenidos en nitrógeno total en las dos capas de suelo, siendo el de la capa superior más elevado que el de la capa de 10-30 cm durante todo el año (Figura 6.4b). Además, tal y como ocurre en el suelo de cultivo de origen, en el suelo forestado apenas existen fluctuaciones a lo largo del año, ya que tan sólo se aprecia un pequeño aumento en la capa superior en el mes de noviembre, que marca el valor máximo (0,24±0,00 %), siendo el contenido más bajo, que se observa en el mes de julio de 2011, muy similar (0,21±0,00 %). Por otra parte, la capa inferior (10-30 cm) muestra un contenido en nitrógeno muy constante durante todo el año; el valor anual más bajo se aprecia, al igual que

en la capa de 0-10 cm, en julio de 2011 y es 0,14±0,01 %, mientras que el valor más elevado es 0,16±0,01 % y se registra en el mes de noviembre.

En la parcela de Pontevea, el cambio inducido por la forestación es muy notable, sobre todo en la capa superficial, y se aprecian claras diferencias entre el comportamiento de las dos capas de suelo (Figura 6.4c). Así, la capa de 0-10 cm exhibe aumentos y disminuciones en el contenido en nitrógeno total en todas las épocas del año, mostrando el máximo incremento en el mes de noviembre, donde la cantidad de nitrógeno total en el suelo forestado es casi un 60 % superior respecto a la del suelo de partida. Por el contrario, la capa de 10-30 cm se comporta de un modo muy diferente, ya que apenas experimenta variaciones anuales frente a su suelo de cultivo de procedencia.

Del mismo modo que sucede para el carbono total, el cambio de uso del suelo de agrícola a forestal, provocó modificaciones diferentes en el contenido en nitrógeno total en las dos parcelas investigadas (Figura 6.4c). Así, mientras que Laraño sufrió reducciones generalizadas a lo largo de todo el año, las cuales son más notables en la capa de 10-30 cm, el suelo forestado de Pontevea sufrió importantes incrementos durante todos los meses de estudio, pero únicamente en la capa superior.

6.1.1.3 pH en agua

En los suelos de cultivo la modificación del pH a lo largo del año está íntimamente ligada a las labores agrícolas que se llevan a cabo. De este modo puede observarse cómo en la parcela de Laraño existen oscilaciones en los valores de pH en ambas capas de suelo a lo largo del tiempo, si bien éstas son mayores en la capa superficial (Figura 6.5a). En esta capa la mayor variación se aprecia entre los meses de septiembre y enero de 2011, donde existe un fuerte incremento en el valor de pH, el cual pasa de mostrar el valor mínimo anual (4,61±0,01) al valor máximo (5,51±0,12). Por otra parte, los valores extremos de pH en la capa de 10-30 coinciden en el tiempo con los de la capa superior, es decir, muestra los valores máximo y mínimo en los meses de septiembre y enero. No obstante, en esta capa las fluctuaciones del pH son mucho más suaves que en la superior, ya que los valores extremos varían entre 5,04±0,02 y 5,43±0,03.

La capa superior del suelo forestado de Laraño tiene valores de pH más altos que la del suelo de cultivo durante todo el año (Figura 6.5b). Este hecho llama la atención, ya que en el suelo forestado no se añaden enmiendas de productos encalantes. Además, a lo largo del año las fluctuaciones en los valores de pH en las dos capas son mucho más suaves que las del suelo

de cultivo de partida, permaneciendo los valores de pH prácticamente constantes a lo largo de todo el estudio. En la capa superficial los valores de pH varían entre 5,81±0,00 y 6,07±0,04, obtenidos en los meses de septiembre de 2011 y julio de 2012, respectivamente, mientras que en la capa de 10-30 cm estos fluctúan entre 5,39±0,02 y 5,58±0,01 en los meses de mayo y julio de 2012, respectivamente.

Las modificaciones de los valores de pH en ambas capas de suelo, en comparación con los de su suelo de cultivo original pueden apreciarse en la Figura 6.5c. Las modificaciones más importantes se producen únicamente en la capa superior, en los meses de julio y septiembre de 2011, donde el valor de pH en el suelo forestado es en torno a un 20 % superior al del suelo de cultivo. En cambio, durante el resto del año apenas se aprecian modificaciones en ninguna de las dos capas, ya que los valores de variación están en torno al 10 %.

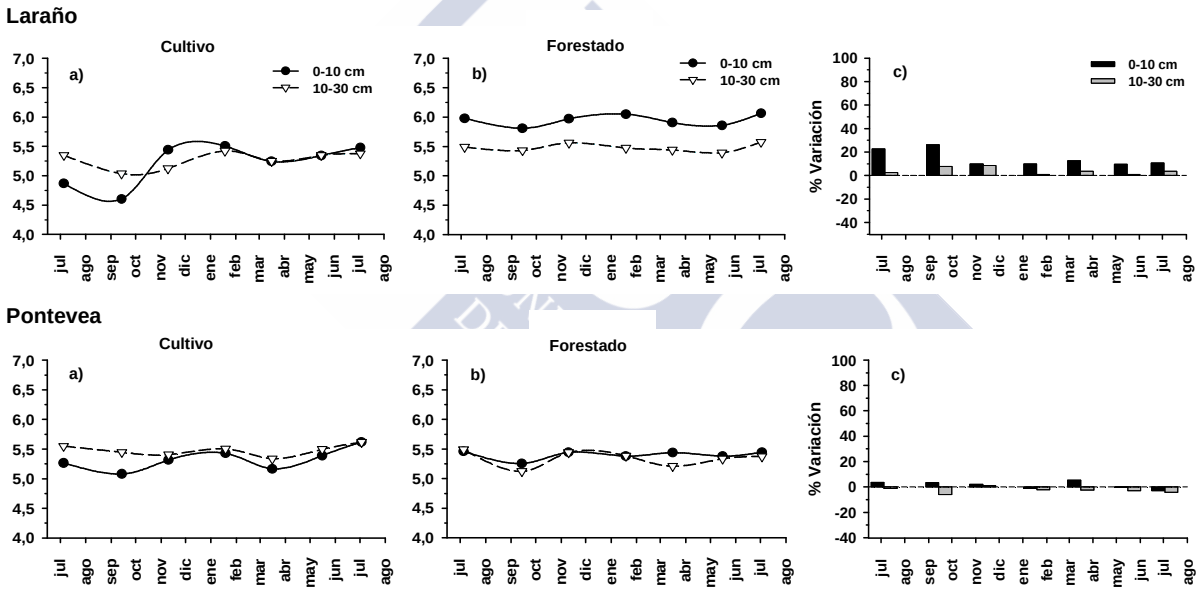


Figura 6.5. Evolución temporal de los valores de pH en agua en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

En el suelo de cultivo de la parcela de Pontevea, el pH exhibe poca variabilidad a lo largo del año (Figura 6.5a). Destaca el hecho de que la capa de 0-10 cm tiene valores de pH más bajos que la capa inferior durante todo el período de estudio, ya que varían entre 5,08±0,01 y 5,62±0,03 en los meses de septiembre de 2011 y julio de 2012, respectivamente. Por otra parte, la capa de 10-30 cm exhibe valores de pH mucho más constantes a lo largo del año, fluctuando estos entre 5,34±0,04 y 5,62±0,01, obtenidos en los meses de marzo y julio de 2012, respectivamente.

En la parcela de Pontevea, la forestación del suelo propició que los valores de pH apenas variasen a lo largo del tiempo en cualquiera de las dos capas (Figura 6.5b), siendo estos valores, además, muy parecidos en las dos profundidades. En este suelo los valores de pH en la capa superficial oscilan entre 5,26±0,01 en septiembre de 2011 y 5,46±0,04, que es el valor máximo y fue observado en el mes de julio de 2011. Por su parte, la capa de 10-30 cm también exhibe un rango de valores de pH estrecho a lo largo del año, con unos valores máximo y mínimo (5,12±0,01 y 5,49±0,06, respectivamente) que coinciden en el tiempo con los momentos en los que se obtienen los valores extremos en la capa de 0-10 cm.

Los valores de pH del suelo forestado de Pontevea son muy parecidos a los de su suelo de cultivo de partida durante todo el año en las dos capas de suelo, lo cual significa que en esta parcela la forestación no propició modificaciones de los valores de pH en ningún momento del año. Esto puede comprobarse en el diagrama de barras de la Figura 6.5c, donde se aprecia que los porcentajes de variación en ambas capas de suelo están comprendidos entre el ±10 % durante todo el periodo de estudio. Otro aspecto llamativo es el diferente efecto que la forestación originó en las dos parcelas (Figura 6.5c). Así, mientras que en Pontevea la forestación no causó modificaciones en los valores de pH a lo largo del tiempo en ninguna de las capas, en Laraño generó incrementos variables en los valores de pH, los cuales son más acusados en la capa superior.

6.1.1.4 pH en KCl

El pH KCl se comporta de un modo diferente en los dos suelos de la parcela de Laraño (Figura 6.6a y b). En el suelo de cultivo los valores de pH KCl son aproximadamente constantes a lo largo del tiempo y similares entre sí en ambas capas. La única excepción a este comportamiento generalizado se aprecia en la capa superior en el mes de noviembre de 2011 (Figura 6.6a), donde existe un claro aumento en el valor de pH KCl, siendo éste el valor máximo de todo el año (4,52±0,21). Por otra parte, el valor más bajo de pH KCl en la capa de 0-10 cm es 4,12±0,02, el cual se observa en el mes de septiembre de 2011. En la capa de 10-30 cm, los valores de pH KCl apenas oscilan a lo largo del tiempo, exhibiendo valores que varían entre 4,13±0,01 (marzo de 2012) y 4,32±0,00 (julio de 2011).

Al observar el comportamiento a lo largo del tiempo de los valores de pH KCl en el suelo forestado, llama la atención la diferencia que existe entre los valores de ambas capas de suelo, los cuales son significativamente mayores en la de 0-10 cm (Figura 6.6b; Tabla 3.5 del Anexo) que en la de 10-30 cm. Es en la capa superficial donde se aprecian las mayores

fluctuaciones, existiendo un descenso en septiembre de 2011, el cual marca el valor mínimo en esta profundidad (4,76±0,02), seguido de un incremento en noviembre de 2011, en donde se registra el valor máximo anual de pH KCl en la capa de 0-10 cm del suelo forestado (5,06±0,01). Por otra parte, en la capa de 10-30 cm los valores permanecen casi constantes a lo largo del tiempo y no existen grandes fluctuaciones, siendo los valores extremos 4,12±0,05 (julio de 2012) y 4,33±0,01 (noviembre de 2011).

La variación en los valores de pH KCl de las dos capas del suelo forestado de Laraño en relación a los de su suelo de cultivo de procedencia puede apreciarse en la (Figura 6.6c). Llama la atención que los valores de pH KCl muestran incrementos que rondan el 15 % a lo largo del año en la capa superior, mientras que en la profundidad de 10-30 cm permanecen invariables.

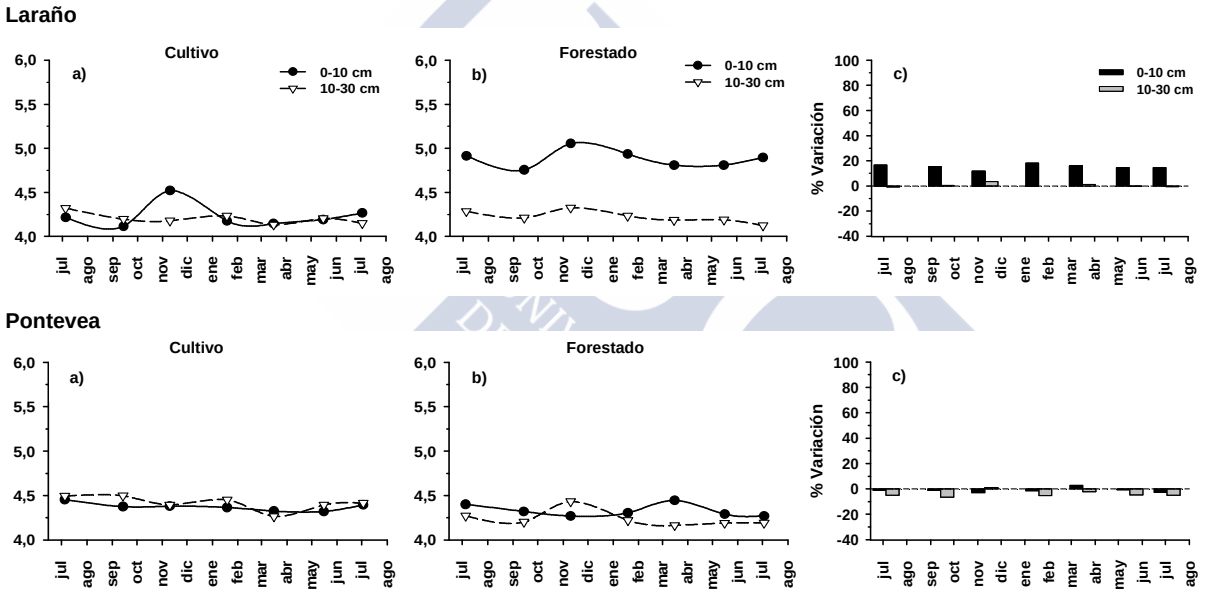


Figura 6.6. Evolución temporal de los valores de pH KCl en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

Al igual que sucede para el pH medido en agua, descrito previamente, los valores de pH KCl en el suelo de cultivo de Pontevea fluctúan poco a lo largo del tiempo y son muy similares en las dos capas de suelo (Figura 6.6a). En la capa superficial el pH KCl muestra valores que oscilan entre 4,32±0,01, obtenido en el mes de mayo, y 4,46±0,00 en julio de 2011. Por otra parte, el pH KCl en la capa de 10-30 cm de este suelo fluctúa entre 4,27±0,00, el cual se aprecia en mayo, y 4,49±0,00, el cual se registra en el mes de septiembre.

Según se muestra en la Figura 6.6b, la forestación en Pontevea no supuso grandes modificaciones en los valores de pH KCl de ninguna de las dos capas de suelo a lo largo del

año de estudio. Así, en la capa superficial estos valores oscilan entre 4,27±0,00 y 4,45±0,02 alcanzados en los meses de noviembre de 2011 y marzo de 2012, respectivamente. Por otra parte, a la profundidad de 10-30 cm el pH KCl oscila entre 4,43±0,21 y 4,17±0,04, valores obtenidos en los meses de noviembre de 2011 y marzo de 2012, respectivamente.

Las escasas diferencias existentes entre los valores de pH KCl a lo largo del periodo de estudio en las dos capas del suelo forestado de Pontevea con respecto a los del suelo de cultivo de partida, se ponen de manifiesto en el gráfico de barras de la Figura 6.6c. En él se aprecia que la variación porcentual no supera el ±10 % en ningún momento del año, lo cual constata que en la parcela de Pontevea la forestación no indujo modificaciones de los valores de pH KCl a lo largo del tiempo. En cambio, si se comparan los efectos que tuvo la forestación sobre los valores de pH KCl en las dos parcelas (Figura 6.6c) llama la atención que, mientras que en Pontevea estos no se vieron alterados en ningún momento del año, en Laraño se observa un incremento todos los meses, el cual afecta esencialmente a la capa superior.

6.1.2 Variación estacional de las actividades enzimáticas

6.1.2.1 Actividad proteasa-caseína

En el suelo de cultivo de Laraño la actividad proteasa-caseína es muy similar en las dos capas y, además, varía poco durante todo el año (Figura 6.7a). No obstante, existen algunas fluctuaciones a lo largo del tiempo, las cuales son prácticamente paralelas en las dos capas de suelo y parecen estar relacionadas con las labores agrícolas llevadas a cabo. Así, en este suelo, que es una rotación prado-maíz, se aprecia un incremento de la actividad de esta enzima en la capa de 0-10 cm durante los meses de septiembre y noviembre, justo tras la siembra de la hierba y la adición de fertilizante orgánico (ver calendario de labores en el apartado de material; Figura 2.2). Es precisamente en el mes de noviembre cuando se aprecia el valor anual más elevado de actividad proteasa-caseína en la capa superficial (0,60±0,03 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}). En cambio, el valor más bajo de esta actividad enzimática en la capa de 0-10 cm se observa en el mes de mayo de 2012 (0,38±0,02 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}). Por otra parte, la capa de 10-30 cm de este suelo muestra valores extremos de actividad proteasa-caseína similares a los de la capa superior, siendo estos 0,29±0,01 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1} en mayo de 2012 y 0,53±0,06 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1} en el mes de julio de 2011.

Según se aprecia en la Figura 6.7b, la forestación en Laraño tuvo dos efectos fundamentales. Por un lado provocó una clara estratificación de los valores de actividad proteasa-caseína, los cuales son más elevados durante todo el año en la capa superior y, por otro, hizo que existiesen menos oscilaciones en los valores de actividad a lo largo del tiempo. Así, en la capa superior del suelo forestado la actividad proteasa-caseína varía poco, exhibiendo valores comprendidos entre 0,60±0,01 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, en julio de 2012 y 0,84±0,05 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, en el mes de septiembre de 2011 (Figura 6.7b). Por su parte, los valores de actividad en la capa de 10-30 cm son aún mucho más constantes, ya que fluctúan entre 0,26±0,01 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, obtenidos en julio de 2011, y 0,35±0,01 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, valor alcanzado en el mes de enero de 2012.

El efecto que tuvo la forestación sobre la actividad proteasa-caseína en las dos capas del suelo forestado de Laraño se muestra en la Figura 6.7c. En ella se puede apreciar cómo la capa superior exhibe aumentos de actividad frente a la del suelo de cultivo de origen para todos los meses del año, mientras que la capa de 10-30 cm experimenta descensos que son variables a lo largo del tiempo.

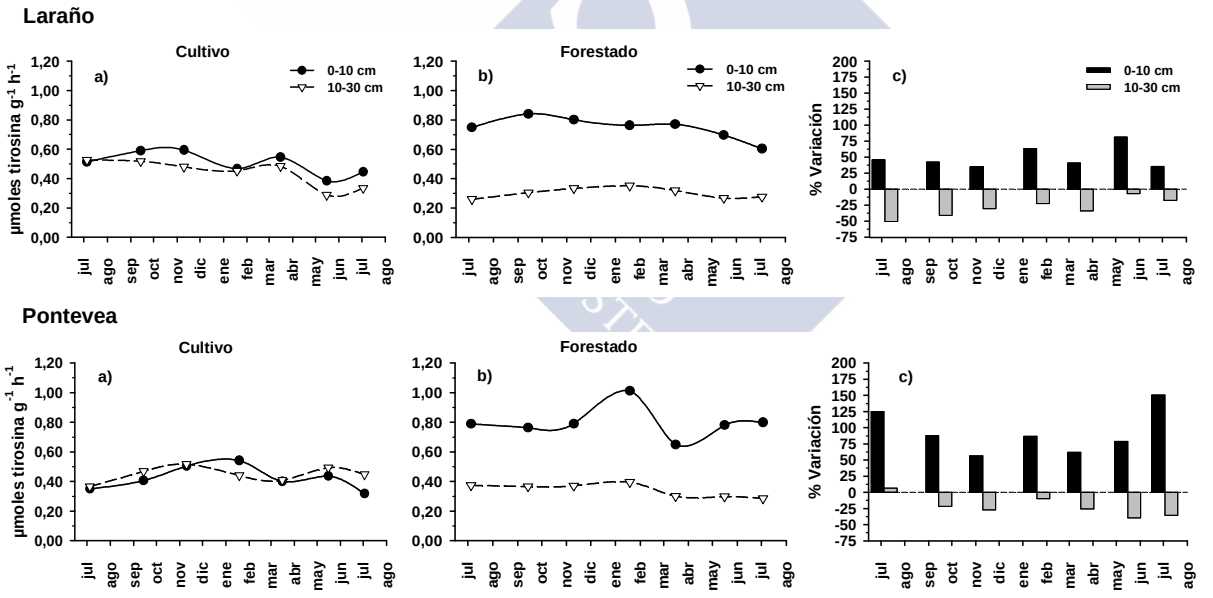


Figura 6.7. Evolución temporal de los valores de la actividad proteasa-caseína en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

Al igual que sucede en el suelo de cultivo de Laraño, la actividad proteasa-caseína en el suelo de cultivo de Pontevea también exhibe valores que fluctúan de una forma similar en las dos capas de suelo a lo largo de todo el año (Figura 6.7a). Así, estos valores tienden a aumentar progresivamente en la capa superficial hasta el mes de enero, momento en el cual el suelo de

cultivo se encontraba en barbecho y donde se registra el valor máximo anual de actividad (0,54±0,02 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}). Posteriormente, con el comienzo de las labores agrícolas en el suelo (ver calendario de labores en el apartado de material; Figura 2.3), los valores de actividad proteasa-caseína descienden de manera gradual, exhibiendo el valor más bajo de la capa superficial en el mes de julio de 2012 (0,32±0,01 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}). La capa de 10-30 cm del suelo de cultivo de Laraño tiene valores parecidos a los de la capa superior. Según puede apreciarse en la (Figura 6.7a), estos varían entre 0,37±0,16 y 0,49±0,02 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}, obtenidos en los meses de julio de 2011 y mayo de 2012, respectivamente.

Al igual que ocurre en la parcela de Laraño, descrita con anterioridad, la forestación en Pontevea causó una clara separación entre los valores de actividad de las dos capas de suelo (Figura 6.7b). Además, a lo largo del año se observan oscilaciones en los valores de actividad proteasa-caseína, las cuales son apreciables únicamente en la capa superior. Así, se observa un claro aumento en el mes de enero, donde el valor de actividad es 1,01±0,04 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}. Pasado este mes la actividad proteasa caseína desciende notablemente en esta capa y muestra el valor mínimo en el mes de marzo 0,65±0,05 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}. Por otra parte, la capa de 10-30 cm del suelo forestado de Pontevea tiene valores de actividad prácticamente constantes a lo largo del tiempo, presentando el valor máximo en el mes de enero (0,40±0,00 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}) y el valor mínimo en el mes de julio de 2012 (0,28±0,00 µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}).

Los cambios en los valores de actividad proteasa-caseína en ambas capas del suelo forestado de Pontevea con respecto a los del suelo de cultivo se muestran en el diagrama de barras de la Figura 6.7c. En él se pone de manifiesto que el cambio de uso del suelo causó un incremento de esta actividad enzimática en la capa superior del suelo, el cual es extraordinariamente elevado en los meses de julio de 2011 y julio de 2012, donde supera el 125 y el 150 %, respectivamente. En cambio, en la capa de 10-30 cm se aprecia el efecto contrario, ya que la actividad proteasa-caseína experimenta descensos para casi todos los meses en los que se tomaron muestras. Asimismo, también es destacable el efecto parecido que la forestación tuvo en las dos parcelas a lo largo del tiempo. Si se comparan entre sí los diagramas de barras de los suelos forestados de Laraño y Pontevea (Figura 6.7c), puede comprobarse que en ambas forestaciones la actividad proteasa-caseína exhibe aumentos variables en la capa de 0-10 cm durante todo el año y reducciones, también de diferente intensidad, en la capa de 10-30 cm.

6.1.2.2 Actividad proteasa-BAA

En el suelo de cultivo de la parcela de Laraño, la actividad proteasa-BAA exhibe valores muy dispares a lo largo del año de estudio (Figura 6.8a). Hay que destacar que, en contra de lo que normalmente se observa en este tipo de suelos, todos los meses la capa de 10-30 cm muestra más actividad que la capa superficial, si bien las oscilaciones a lo largo del año de esta actividad enzimática son prácticamente paralelas en las dos capas. Así, en la capa de 10-30 cm la actividad proteasa-BAA exhibe su valor máximo anual en julio de 2011 (21,96±1,98 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}), seguido de un fuerte descenso en el mes de septiembre. En los meses posteriores, la actividad proteasa-BAA en esta capa (10-30 cm) se muestra variable, y exhibe su valor mínimo en julio de 2012 (12,43±0,37 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}). En la capa de 0-10 cm los valores de actividad proteasa-BAA varían a lo largo del tiempo de una forma muy similar a los de la capa de 10-30 cm. Así, para esta profundidad el valor de actividad es máximo en el mes de julio de 2011 (17,49±0,83 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}) y mínimo en el mes de noviembre del mismo año (6,84±0,48 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}).

Al contrario de lo que sucede en el suelo de cultivo, la forestación en Laraño favoreció que la actividad proteasa-BAA exhibiese valores más elevados a lo largo del tiempo en la capa de 0-10 cm que en la de 10-30 cm (Figura 6.8b), lo cual puede estar relacionado con el cese de las labores de arado tras la plantación de los árboles. Sin embargo, no existe una gran diferencia entre los valores de las dos capas de suelo, ya que estos son similares a las dos profundidades y, además, las oscilaciones que se producen a lo largo del año varían de forma paralela en las dos capas. Así, durante el año se aprecia un descenso en el mes de marzo, seguido de un repunte en mayo y de otro descenso en junio de 2012. En la capa superior, los valores de actividad proteasa-BAA oscilan entre 14,86±0,59 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, que es el valor máximo y fue registrado en el mes de julio de 2011, y 8,61±0,12 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, el cual es el mínimo valor y fue observado en julio de 2012. Por su parte, en la capa de 10-30 cm los valores extremos de actividad coinciden en el tiempo con los de la capa superior. Así, el valor más elevado a esta profundidad se aprecia en julio de 2011 (13,31±0,53 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}), mientras que el valor mínimo se observa en julio de 2012 (8,27±0,29 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}).

En cuanto a la variación relativa de la actividad proteasa-BAA en el suelo forestado, en relación a la del suelo de cultivo de procedencia, destaca que ambas capas muestran un comportamiento muy diferente (Figura 6.8c). Así, la capa de 10-30 cm sufre descensos en la actividad de esta enzima, los cuales rondan siempre el 30 %. Sin embargo, en la capa superior

el cambio es más variable, ya que se aprecia un ligero descenso en julio de 2011, aumentos de diferente intensidad en septiembre, noviembre y enero, y ningún tipo de modificación en el resto de los meses del año.

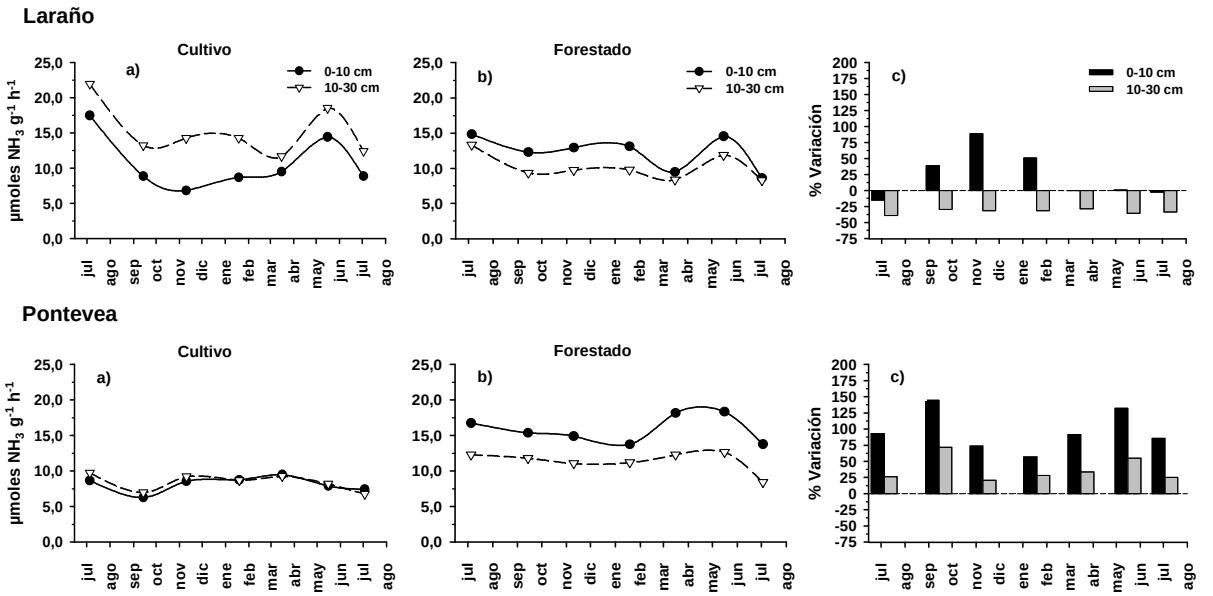


Figura 6.8. Evolución temporal de los valores de la actividad proteasa-BAA en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

La actividad proteasa-BAA en el suelo de cultivo de Pontevea se comporta de un modo muy diferente a como lo hace en el suelo de cultivo de Laraño (Figura 6.8a). Así, a lo largo del tiempo se aprecian unos valores aproximadamente constantes los cuales son, además, prácticamente iguales en las dos capas. De este modo, la capa de 0-10 cm exhibe valores que fluctúan entre 6,28±0,17 y 9,50±0,44 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, medidos en los meses de septiembre y marzo, respectivamente. Por su parte, la capa de 10-30 cm exhibe valores de actividad proteasa-BAA que varían entre 6,78±0,19 y 9,27±0,42 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, obtenidos en los meses de julio de 2012 y marzo de 2012, respectivamente.

La forestación en Pontevea propició una estratificación de la actividad proteasa-BAA, ya que la capa superior del suelo tiene más actividad enzimática que la capa de 10-30 cm durante todo el año (Figura 6.8b). En la capa superficial la actividad de esta enzima muestra valores aproximadamente constantes hasta el mes de enero, momento en el que se aprecia el valor mínimo de actividad (13,77±0,19 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}). Posteriormente la actividad aumenta, mostrando el valor máximo en el mes de mayo (18,34±1,08 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}), tras lo cual desciende nuevamente. Por otra parte, la actividad proteasa-BAA en la capa de 10-30 cm

exhibe el valor más elevado en el mes de mayo (12,67±3,09 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}) y el valor mínimo en julio de 2012 (8,44±2,00 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}).

En cuanto a las modificaciones experimentadas tras la forestación, hay que destacar que en Pontevea ésta provocó un incremento relativo de la actividad proteasa-BAA en ambas capas durante todo el periodo de estudio, tal y como se aprecia en el diagrama de barras de la Figura 6.8c. El incremento de actividad es muy variable en la capa de 0-10 cm, ya que oscila entre el 57 % en enero y el 145 % en septiembre. Por otra parte en la capa de 10-30 cm el incremento es más moderado, oscilando entre el 20 % en el mes de noviembre y el 72 % en el mes de septiembre. Asimismo, también hay que llamar la atención sobre el diferente efecto que tiene forestar un antiguo terreno dedicado a la rotación prado-maíz (Laraño) y forestar un antiguo terreno dedicado al cultivo de maíz (Pontevea). Si se observan los dos diagramas de barras con las variaciones relativas de la actividad proteasa-BAA, destaca que la forestación en Laraño produjo un incremento de la actividad de esta enzima en la capa superior únicamente durante los meses de septiembre, noviembre y enero, mientras que el cambio de uso del suelo en Pontevea propició un incremento generalizado en las dos capas de suelo durante todos los meses del año.

6.1.2.3 Actividad ureasa

La actividad enzimática implicada en la hidrólisis de la urea se comporta de un modo diferente a lo largo del tiempo en los dos suelos de la parcela de Laraño (Figura 6.9a y b). En el suelo de cultivo las dos capas de suelo tienen valores de actividad parecidos a lo largo del año aunque, al igual que sucede para la actividad proteasa-BAA descrita previamente, estos son algo más elevados en la capa de 10-30 cm que en la de 0-10 cm durante casi todo el tiempo de estudio. La actividad ureasa muestra fluctuaciones en la capa de 10-30 cm a lo largo del tiempo. Así, exhibe el valor máximo (9,29±0,74 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}) en julio de 2011 y el mínimo en julio del año siguiente (5,07±0,21 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}). Por otra parte, la capa de 0-10 cm tiene valores de actividad ureasa más constantes a lo largo del año, siendo el valor máximo 6,97±0,60 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, registrado en julio de 2011, tal y como sucede en la capa de 10-30 cm, y el valor mínimo 4,56±0,38 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, el cual se registra en el mes de julio de 2012.

El suelo forestado de Laraño exhibe algunas diferencias en las variaciones durante el año de la actividad ureasa, respecto a las mostradas por su suelo de cultivo de procedencia (Figura 6.9b). Así, al contrario que en el suelo de cultivo, en el forestado los valores en la capa

superior son más elevados que en la capa 10-30 durante todos los meses. Además, únicamente la capa superior exhibe fluctuaciones, ya que los valores de actividad en la capa de 10-30 cm permanecen prácticamente constantes durante todo el tiempo de estudio. En los 10 centímetros superiores del suelo se aprecia un repunte de la actividad ureasa en el mes de noviembre, donde la actividad exhibe su valor máximo (9,85±1,16 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}), seguida de un descenso que continúa durante el resto del año, hasta mostrar el valor mínimo en julio de 2012 (4,63±0,28 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}). Tal y como se dijo anteriormente, en la capa de 10-30 cm de este suelo la actividad ureasa apenas varía, mostrando el valor máximo en el mes de septiembre (5,02±0,20 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}) y el mínimo en el mes de marzo (3,13±0,15 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}).

Aparte de analizar la variación a lo largo del año de la actividad ureasa en los dos suelos, una mejor forma de comprobar las modificaciones derivadas del cambio de uso en ambas capas es representando el porcentaje de variación de la actividad en el suelo forestado con respecto a la del suelo de cultivo mediante un diagrama de barras (Figura 6.9c). Así, se pone de manifiesto que en Laraño la forestación ocasionó un descenso relativo de la actividad ureasa en la capa de 10-30 cm durante todos los meses del año. En cambio, las modificaciones sufridas en la capa superior son variables, ya que se aprecian incrementos fuertes durante la época de otoño-invierno, en los meses de septiembre y noviembre de 2012, siendo el mayor aumento del 107 %, el cual se observa en este último mes. Durante el resto del año, excepto pequeños incrementos en julio de 2011 y en enero de 2012, la actividad ureasa del suelo no muestra ninguna modificación respecto a la del suelo de cultivo inicial.

En la parcela de Pontevea el suelo dedicado al cultivo de maíz exhibe valores de actividad ureasa prácticamente constantes a lo largo del tiempo, los cuales son, además, muy similares en las dos capas de suelo (Figura 6.9a). En la capa de 0-10 cm los valores de esta actividad oscilan entre 2,60±0,17 y 4,37±0,38 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, obtenidos en los meses de septiembre y marzo, respectivamente. Por otra parte, la capa de 10-30 cm del suelo de cultivo de Pontevea exhibe valores de actividad ureasa muy parecidos a los de la capa superficial, ya que estos fluctúan entre 3,09±0,18 y 4,63±0,06 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}, alcanzados en los meses de septiembre y noviembre, respectivamente.

La forestación en Pontevea provocó importantes variaciones en el comportamiento de la actividad ureasa a lo largo del año de estudio (Figura 6.9b). Lo primero que hay que destacar es la estratificación de los valores de esta actividad, los cuales son superiores en la capa de 0-10 cm que en la de 10-30 cm durante todos los meses del año. Esta capa (0-10 cm) muestra

amplias oscilaciones en los valores de actividad ureasa, exhibiendo dos claros picos. Uno de ellos corresponde al mes de noviembre, coincidiendo con la época de otoño, mientras que el otro coincide con la época de primavera en el mes de marzo, siendo éste el valor máximo anual en el suelo forestado (13,62±0,23 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}). Respecto al valor mínimo en la capa de 0-10 cm, éste se aprecia en el mes de septiembre y su valor es 7,45±0,26 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1} (Figura 6.9b). Por otra parte, la actividad ureasa en la capa de 10-30 permanece prácticamente constante a lo largo de los meses, exhibiendo el valor mínimo anual (3,49±0,80 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}) en el mes de mayo y el valor máximo en noviembre de 2011 (5,36±1,23 µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}).

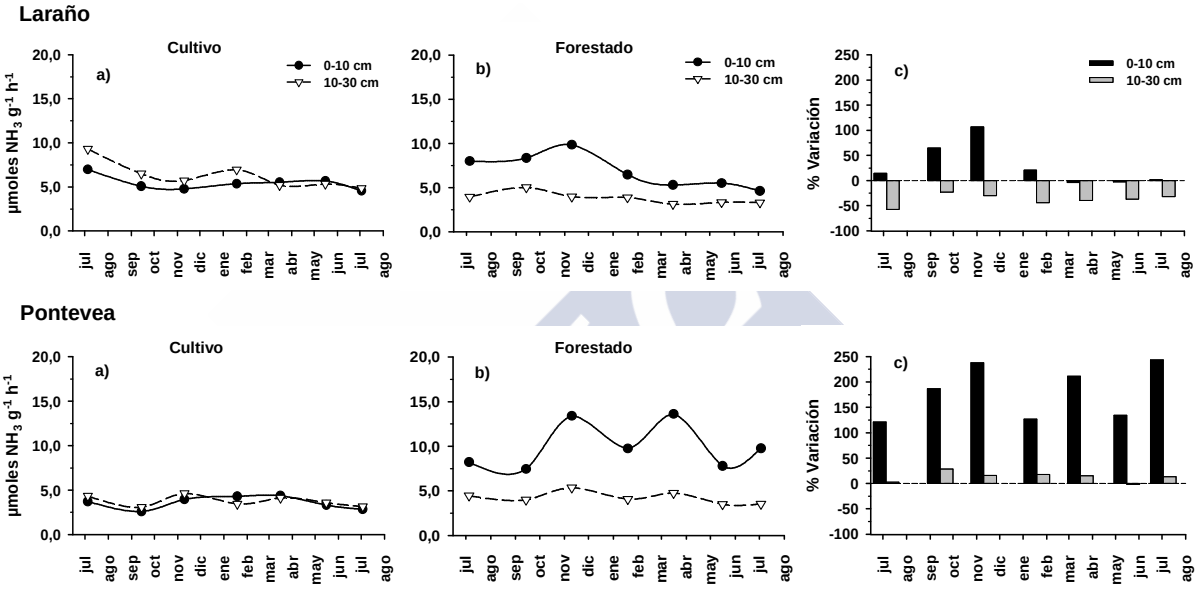


Figura 6.9. Evolución temporal de los valores de la actividad ureasa en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

La forestación en Pontevea tuvo una mayor influencia sobre la actividad ureasa en la capa de 0-10 cm que en la de 10-30 cm, lo cual puede apreciarse en la Figura 6.9c. En la capa superficial la actividad ureasa es superior a la de su suelo de cultivo de origen durante todo el periodo de estudio, mostrando incrementos que oscilan entre el 121 % en julio de 2011 y el 244 % en julio de 2012. En cambio, aunque en la capa de 10-30 cm del suelo forestado también se producen incrementos de la actividad ureasa, estos son mucho menores (entre el 14 % en julio de 2012 y el 29 en de septiembre). Además, en los meses de julio de 2011 y mayo de 2012 no existe ninguna modificación de la actividad ureasa, ya que la variación está comprendida entre el ±10 %. Asimismo, también llama la atención el efecto diferente que la forestación tuvo en Laraño y en Pontevea (Figura 6.9c). Mientras que en el primero la

forestación en la capa superior solamente causó un incremento relativo de la actividad ureasa durante la época de otoño-invierno y en la capa inferior causó un descenso durante todo el año, en Pontevea el cambio de uso del suelo indujo un aumento generalizado de la actividad ureasa durante todo el año, el cual es mayor en la capa superficial del suelo.

6.1.2.4 Actividad CM-celulasa

En la parcela de Laraño la actividad CM-celulasa tiene valores muy diferentes a lo largo del tiempo, tanto en el suelo de cultivo como en el forestado (Figura 6.10a y b). En el primero destaca que la capa de 0-10 cm tiene valores más elevados de actividad que la capa de 10-30 cm durante todo el año. A la profundidad de 0-10 cm los valores de actividad se mantienen aproximadamente constantes a lo largo de los meses, con la excepción del mes de marzo donde se aprecia un incremento y se registra el máximo anual de actividad con un valor de 0,16±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} (Figura 6.10a). Tras este pico, la actividad de esta enzima desciende notablemente, mostrando el valor mínimo en el mes de mayo (0,11±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}). Por otra parte, en la capa de 10-30 cm la actividad CM-celulasa exhibe tan sólo ligeras fluctuaciones, las cuales alternan incrementos y descensos a lo largo del tiempo. El valor máximo en esta capa es 0,11±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, en julio de 2011, mientras que el valor mínimo anual se aprecia en el mes de mayo (0,07±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}).

En el suelo forestado los valores de la actividad CM-celulasa en ambas capas son inferiores a los del suelo de cultivo de origen, siendo las diferencias significativas para $p \leq 0,05$ en algunos momentos del año (Figura 6.10b; Tabla 3.6 del Anexo). La capa de 0-10 cm exhibe los valores más bajos de actividad CM-celulasa en los meses de julio y septiembre de 2011, mostrando en este último mes el valor más bajo de todo el año para esta profundidad (0,06±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}). Después del mes de septiembre los valores de actividad CM-celulasa aumentan y se mantienen a lo largo del tiempo, exhibiendo el valor máximo (0,10±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}) en el mes de julio de 2012. Por su parte, la actividad CM-celulasa en la capa de 10-30 cm no presenta oscilaciones y es constante a lo largo del tiempo, siendo 0,03±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1} el valor mostrado durante todos los meses de estudio.

En la parcela de Laraño, la forestación provocó una clara reducción relativa de los valores de actividad CM-celulasa en las dos capas a lo largo del año. Esto queda de manifiesto al observar los porcentajes de variación de esta actividad en el suelo forestados con respecto a

la del suelo de cultivo de origen (Figura 6.10c), los cuales muestran importantes descensos en ambas capas de suelo, aunque son más pronunciados en la capa de 10-30 cm.

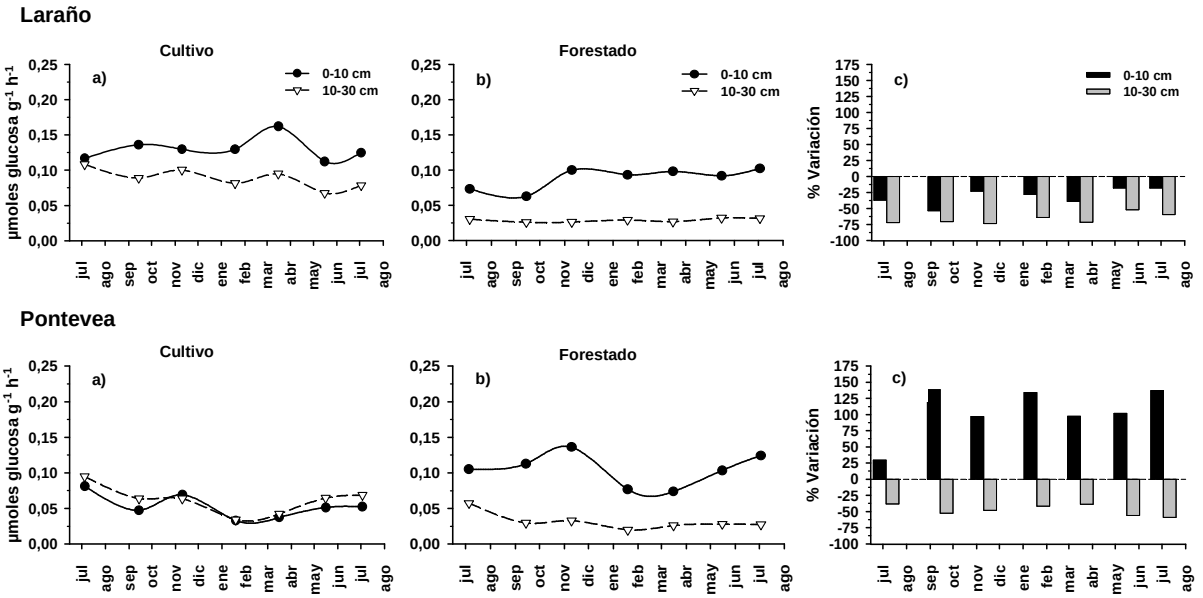


Figura 6.10. Evolución temporal de los valores de la actividad CM-celulasa en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

El suelo de cultivo de la parcela de Pontevea tiene valores de actividad CM-celulasa muy similares en las dos capas de suelo durante todo el año (Figura 6.10a). Asimismo, las fluctuaciones de actividad a lo largo del tiempo son similares para las dos capas. En la capa de 0-10 cm el rango de variación de la actividad es estrecho, siendo el valor mínimo 0,03±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, medido en el mes de enero, y el máximo 0,08±0,01 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, en el mes de julio de 2011. Por su parte, la capa de 10-30 cm también muestra valores de actividad CM-celulasa parecidos durante todo el año, ya que estos varían entre 0,03±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, medido en el mes de enero, y 0,09±0,02 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, que es el valor máximo anual y corresponde al mes de julio de 2011.

Por otra parte, el cambio de uso del suelo en la parcela de Pontevea propició una estratificación de la actividad CM-celulasa, que muestra valores más elevados en la capa de 0-10 cm que en la de 10-30 cm durante todo el año de estudio (Figura 6.10b). A esta profundidad (0-10 cm) existe un claro pico de actividad CM-celulasa en el mes de noviembre en el que se registra el valor máximo anual de actividad (0,14±0,01 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}). Tras este máximo, la actividad de esta enzima desciende, exhibiendo el valor más bajo de todo el año en esta capa en el mes de marzo (0,07±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}). Por otra parte, la capa inferior del suelo forestado de Pontevea muestra valores muy constantes a lo largo del

tiempo y apenas se aprecian oscilaciones, estando dichos valores comprendidos entre 0,02±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, obtenidos en el mes de enero, y 0,06±0,00 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}, alcanzados en el mes de julio de 2011.

Al analizar el cambio sufrido por la actividad CM-celulasa debido a la forestación en Pontevea, que se pone de manifiesto en el diagrama de barras de la Figura 6.10c, destaca el efecto tan diferente que se aprecia en las dos capas. Así, la capa de 0-10 cm exhibe aumentos durante todos los meses de estudio, los cuales oscilan entre el 29 % en julio de 2011 y el 138 % en septiembre. Por el contrario, en la capa de 10-30 cm del suelo forestado existe una disminución relativa de la actividad CM-celulasa frente a la del suelo de cultivo de partida, la cual sobrepasa el 35 % durante todo el periodo de estudio. Por otro lado, la variación experimentada por esta enzima tras la forestación del suelo de cultivo de Pontevea es completamente diferente a la variación que se aprecia en la forestación de Laraño (Figura 6.10c), en la cual, tal y como se describió anteriormente, esta actividad experimenta descensos en las dos capas durante todo el año.

6.1.2.5 Actividad β-glucosidasa

Al igual que sucede con otras actividades enzimáticas ya descritas, tales como la proteasa-caseína o la ureasa, los valores de actividad β-glucosidasa en el suelo de cultivo de Laraño están próximos en ambas capas de suelo (Figura 6.11a). Además, las dos profundidades muestran escasas fluctuaciones a lo largo del tiempo. No obstante, en la capa de 0-10 cm se aprecia un pico de actividad en el mes de mayo, cuyo valor es 0,38±0,03 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} y representa el máximo anual. En el extremo contrario, el valor más bajo de actividad en la capa superficial es 0,24±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, el cual se aprecia en el mes de julio de 2012. En la capa de 10-30 cm del suelo de cultivo de Laraño los valores de actividad β-glucosidasa son algo más variables que en la capa superficial. Así, estos exhiben un descenso paulatino desde el mes de julio de 2011, donde se registra el valor más elevado de esta capa (0,33±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}), hasta el mes de julio de 2012, donde se observa el valor más bajo (0,13±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}).

En Laraño, la forestación causa una clara separación entre los valores de actividad β-glucosidasa de las dos capas, siendo estos más elevados en la capa superior durante todos los meses de estudio (Figura 6.11b). La capa superior (0-10 cm) exhibe más oscilaciones a lo largo del año, experimentando incrementos y descensos. El aumento más acusado tiene lugar en el mes de mayo, donde se aprecia un valor de 0,81±0,03 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, que corresponde al

máximo en el suelo forestado. Por su parte, el valor mínimo en la capa superficial se observa en el mes de enero, cuyo valor de actividad es 0,54±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}. Por su parte, en la capa de 10-30 cm el valor más elevado se observa en el mes de julio de 2011 (µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}). Pasado este mes se aprecia un marcado descenso en los valores de actividad β-glucosidasa, permaneciendo estos prácticamente invariables en el tiempo. El valor mínimo anual de actividad β-glucosidasa en la capa de 10-30 cm del suelo forestado de Laraño es 0,10±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, el cual se observa en el mes de julio de 2012.

La forestación en Laraño ocasionó modificaciones en la actividad β-glucosidasa con respecto a la del suelo de cultivo de origen, las cuales son diferentes en las dos capas de suelo (Figura 6.11c). Así, el cambio en el uso del suelo indujo un aumento relativo de esta actividad en la capa superior, el cual varía según el momento del año, pero que siempre es superior al 70 %. Por el contrario, la capa de 10-30 cm experimentó un descenso relativo a lo largo de todo el año, que está en torno al 30 % en todos los meses, con la excepción del mes de julio de 2011, donde no se aprecia ninguna modificación.

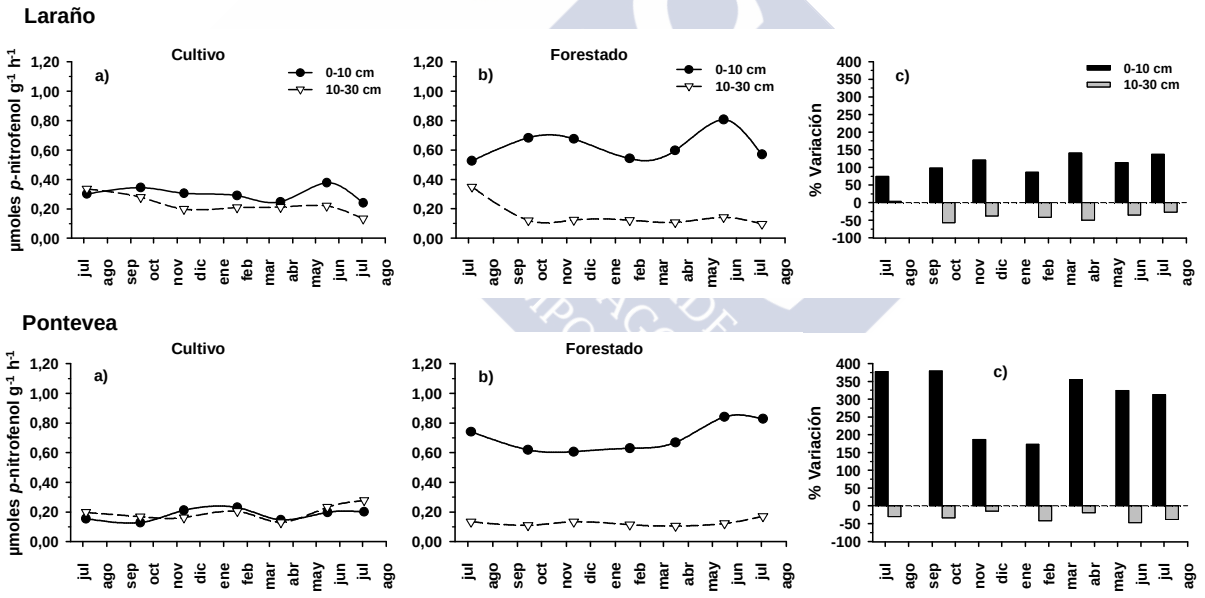


Figura 6.11. Evolución temporal de los valores de la actividad β-glucosidasa en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

En la parcela de Pontevea la actividad β-glucosidasa muestra escasas oscilaciones a lo largo del año en el suelo de cultivo (Figura 6.11a). Además, ambas capas tienen valores de actividad muy parecidos en todos los meses. Así, en la capa de 0-10 cm la actividad β-glucosidasa varía entre 0,13±0,02 y 0,23±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, obtenidos en los meses de septiembre y enero, respectivamente. Por otra parte, en la capa de 10-30 cm la actividad de esta enzima

fluctúa entre 0,13±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} y 0,28±0,02 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, medidos en los meses de marzo y julio de 2012, respectivamente.

Por su parte, en el suelo forestado destaca la gran diferencia que existe entre los valores de actividad β-glucosidasa de las dos capas, quedando así de manifiesto que la forestación provocó una estratificación en la actividad enzimática de las capas más superficiales del suelo (Figura 6.11b). En la capa de 0-10 cm la actividad β-glucosidasa disminuye en septiembre, permanece baja durante los meses de invierno, exhibiendo el valor mínimo en el mes de noviembre (0,61±0,07 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}), y repunta en el mes de mayo, donde se aprecia el valor máximo anual de actividad que es 0,84±0,06 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}. Por otra parte, la capa de 10-30 cm tiene una actividad casi constante a lo largo de todo el año. El valor mínimo anual de actividad β-glucosidasa en esta capa del suelo forestado de Pontevea (0,11±0,03 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}) se observa en el mes de marzo, mientras que el valor más alto se aprecia en el mes de julio de 2012 (0,17±0,03 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}).

El efecto que la forestación ejerce sobre la actividad β-glucosidasa del suelo de Pontevea queda de manifiesto también al observar la variación porcentual anual de la actividad con respecto a la del suelo de cultivo (Figura 6.11c). Los 10 cm superiores exhiben un marcado aumento relativo de actividad que es variable, pero que es superior al 150 % durante todos los meses. En cambio, en la capa de 10-30 cm la forestación tuvo el efecto contrario, ya que ésta sufrió descensos relativos durante todos los meses del año. Si se comparan entre sí las modificaciones propiciadas por la forestación en las dos parcelas investigadas (Figura 6.11c), llama la atención cómo para la actividad β-glucosidasa el cambio de uso del suelo tuvo un efecto similar, ya que tanto en Laraño como en Pontevea se aprecia un incremento relativo en la capa superior, si bien éste es mucho mayor en la forestación de Pontevea, y un descenso de la actividad en la capa de 10-30 cm en relación a sus respectivos suelos de cultivo de procedencia para todos los meses del año.

6.1.2.6 Actividad invertasa

En el suelo de cultivo de Laraño la actividad invertasa (Figura 6.12a) varía de una forma similar a como lo hace la actividad β-glucosidasa (Figura 6.11a), descrita previamente. A lo largo del año de estudio, los valores de actividad invertasa fluctúan en la capa de 0-10 cm, exhibiendo un pico en el mes de noviembre y otro en el mes de mayo. Así, a esta profundidad los valores de actividad invertasa varían entre 1,75±0,12 y 2,85±0,09 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, en los meses de julio de 2011 y mayo de 2012, respectivamente. Por otra parte, y a

diferencia de lo que ocurre en la capa superior, a la profundidad de 10-30 cm del suelo de cultivo de Laraño apenas se observan oscilaciones a lo largo del tiempo en los valores de actividad, estando estos comprendidos entre 1,28±0,08 y 1,68±0,09 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, valores extremos que se alcanzan en los meses de julio y marzo de 2012, respectivamente (Figura 6.12a).

Por su parte, en el suelo forestado de Laraño la actividad invertasa exhibe fluctuaciones en la capa superficial, mientras que en la capa de 10-30 cm permanece constante a lo largo del tiempo (Figura 6.12b). En la capa de 0-10 cm la actividad invertasa es máxima en el mes de julio de 2011, en el cual se registra el valor máximo anual de actividad invertasa (4,95±0,41 µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}). Posteriormente, la actividad desciende y se mantiene con valores más bajos durante el otoño y el invierno, mostrando el valor mínimo en el mes de enero (3,44±0,10 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}), y vuelve a repuntar nuevamente durante la primavera. Por su parte, la capa de 10-30 cm del suelo forestado de Laraño muestra un rango de valores muy estrecho, ya que los valores mínimo y máximo son 0,69±0,04 y 0,82±0,03 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, registrados en los meses de mayo y septiembre, respectivamente.

Si se observa el diagrama de barras de la Figura 6.12c, donde se muestra la variación relativa de la actividad invertasa en el suelo forestado con respecto a la variación en el cultivo, puede advertirse cómo la forestación tuvo un efecto muy diferente en ambas capas de suelo. Mientras que la capa superior exhibe aumentos variables durante todo el año, la capa de 10-30 cm presenta descensos en la actividad, los cuales están próximos al 50 % durante todo el periodo de estudio.

En la parcela de Pontevea, la actividad invertasa tiene en ambos suelos un comportamiento similar al que muestran las otras dos actividades enzimáticas relacionadas con el ciclo del carbono y descritas previamente.

En el suelo de cultivo la actividad invertasa apenas varía a lo largo del año (Figura 6.12a). Además, las dos capas tienen valores de actividad prácticamente idénticos en todos los meses en los que se tomaron muestras. Así, en el suelo de cultivo de Pontevea los valores de actividad invertasa en la capa de 0-10 cm varían entre 0,60±0,05 y 0,94±0,06 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, mientras que en la capa de 10-30 cm estos oscilan entre 0,74±0,04 y 1,03±0,18 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}.

Al contrario de lo que sucede en el suelo de cultivo, en el suelo forestado de Pontevea existe una gran diferencia entre los valores de actividad invertasa de las dos capas durante todo el

año, volviendo a quedar de manifiesto la separación que la forestación provocó entre la actividad enzimática de ambas capas (Figura 6.12b). La más superficial exhibe algunas oscilaciones, ya que muestra un paulatino incremento desde julio de 2011 hasta noviembre, disminuye intensamente en diciembre y muestra un pico en la época de primavera, registrándose el valor máximo de actividad (3,47±0,15 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}) en el mes de marzo. Tras alcanzar este valor máximo, la actividad invertasa en la capa de 0-10 cm del suelo forestado de Pontevea vuelve a descender, exhibiendo el valor mínimo de 2,82±0,23 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en el mes de julio de 2012. Por su parte, la actividad invertasa en la capa inferior varía muy poco a lo largo del tiempo. De esta manera, los valores extremos son 0,56±0,20 y 0,95±0,25 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, medidos en los meses de julio de 2012 y septiembre de 2011, respectivamente.

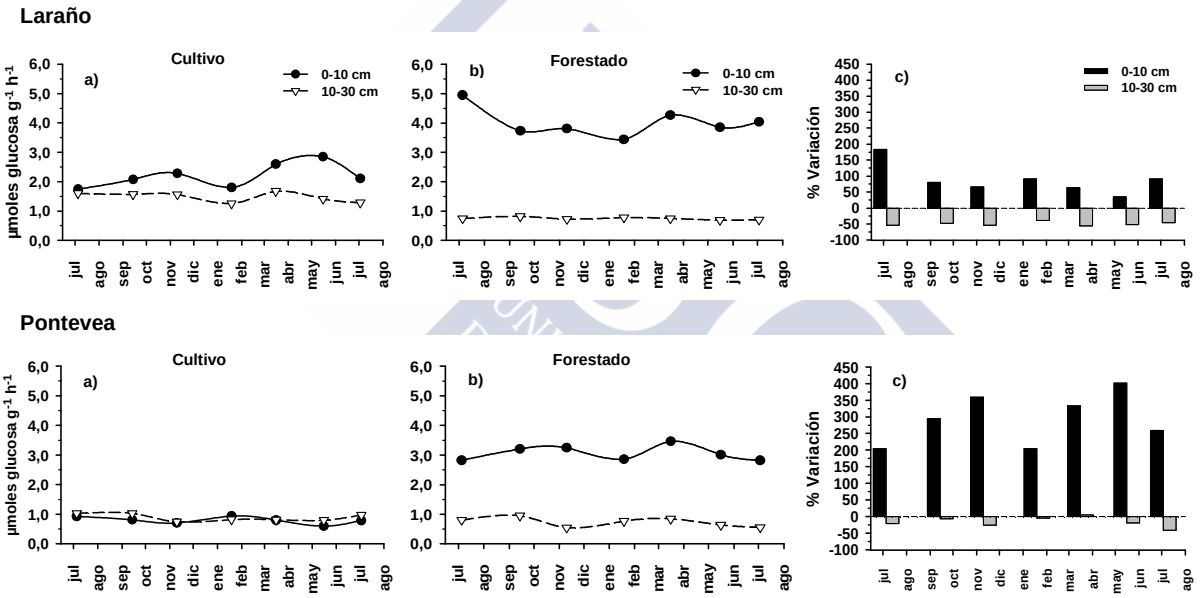


Figura 6.12. Evolución temporal de los valores de la actividad invertasa en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

De un modo similar a lo que sucede en la parcela de Laraño, en Pontevea la forestación causó una modificación muy diferente en la actividad invertasa a lo largo del tiempo en las dos capas de suelo (Figura 6.12c). En la capa superior se aprecian incrementos relativos muy fuertes durante todo el año, los cuales son siempre superiores al 200 %. No obstante estas variaciones no son constantes, exhibiendo máximos en las épocas de otoño (noviembre) y de primavera (mayo). En cambio, la capa de 10-30 cm se vio menos modificada por la forestación, ya que en los meses de septiembre, enero y marzo no existe ninguna modificación, mientras que en el resto de los meses la actividad enzimática experimenta una

disminución variable, que fluctúa entre el 20 % en el mes de mayo y el 41 % del mes de julio de 2012. Asimismo, también destaca cómo la forestación provoca modificaciones temporales diferentes de la actividad invertasa en función de cómo fuese el laboreo en su suelo agrícola de partida (Figura 6.12c). Así, mientras que en Laraño el cambio de uso del suelo originó incrementos variables en la capa superior, pero descensos en la inferior durante todo el año, en Pontevea causó fundamentalmente incrementos marcados, pero solamente en la capa superficial.

6.1.2.7 Actividad fosfodiesterasa

Entre las enzimas de tipo hidrolítico del ciclo del fósforo, la actividad fosfodiesterasa en el suelo de cultivo de la parcela de Laraño (Figura 6.13a) tiene un comportamiento variable a lo largo del año, siendo las oscilaciones paralelas en las dos capas de suelo durante la mayor parte del año. En la capa superficial se aprecia un descenso en el mes de noviembre, donde se registra el valor mínimo que es 0,12±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}. Pasado este mes, los valores de actividad fosfodiesterasa aumentan progresivamente hasta mostrar el máximo en el mes de mayo (0,22±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}). En la capa de 10-30 cm los valores de actividad fosfodiesterasa en el suelo de cultivo de Laraño son muy parecidos a los de la capa superior, exhibiendo un descenso en el mes de noviembre, seguido de un aumento en el mes de enero, donde el valor de actividad obtenido es el máximo (0,16±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}). Sin embargo, y a diferencia de la capa superior, en la capa de 10-30 cm la actividad fosfodiesterasa desciende progresivamente tras el máximo de enero, exhibiendo el valor mínimo anual de 0,08±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en julio de 2012.

Al contrario de lo que sucede en el suelo de cultivo de partida, en el suelo forestado se observa una clara estratificación de la actividad fosfodiesterasa en las dos capas de suelo (Figura 6.13b), tal y como ocurre para otras actividades enzimáticas ya descritas, tales como la proteasa-caseína, la β-glucosidasa o la invertasa. La actividad en la capa de 0-10 cm muestra oscilaciones a lo largo del tiempo, presentando un pico de actividad en enero, el cual es el valor máximo anual de actividad en el suelo forestado (0,33±0,02 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}), y otro pico más leve en mayo. El valor más bajo de actividad fosfodiesterasa en esta capa superficial del suelo forestado se observa en el mes de julio de 2011 (0,21±0,02 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}). Por su parte, la capa de 10-30 cm exhibe unos valores de actividad que apenas varían a lo largo del tiempo, siendo los valores extremos 0,06±0,00 y 0,11±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, medidos en los meses de mayo y enero, respectivamente (Figura 6.13b).

En términos generales, la forestación en Laraño tuvo un efecto variable sobre la actividad fosfodiesterasa a lo largo de los meses de estudio. Así, tal y como se aprecia en el diagrama de barras de la Figura 6.13c, la actividad en la capa de 0-10 cm es la que más variaciones experimentó con respecto a la del suelo de cultivo. De este modo, se aprecia un incremento relativo elevado durante la época de otoño-inverno (meses de septiembre, noviembre y enero). Por otra parte, para el resto de los meses en los que se analizaron los suelos ese aumento relativo es mucho más moderado (julio de 2011, y mayo y julio de 2012) o no se produjo ninguna modificación (marzo) en la actividad fosfodiesterasa del suelo, ya que el porcentaje de variación es menor del 10 %. En un sentido opuesto, la actividad invertasa en la capa de 10-30 cm sufrió un descenso relativo durante todo el año, a excepción del mes de julio de 2012, en el cual no se aprecia ninguna variación.

A lo largo del año la actividad fosfodiesterasa en el suelo de cultivo de la parcela de Pontevea, muestra valores de actividad parecidos en las dos capas de suelo (Figura 6.13a), con la excepción del mes de noviembre, en el cual la capa de 0-10 cm muestra un pico de actividad, que es el valor máximo anual (0,23±0,02 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}). El valor mínimo de actividad en la capa superficial es 0,01±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} y se aprecia en el mes de septiembre, justo antes del mencionado pico de actividad. Por otra parte, la capa de 10-30 cm del suelo de cultivo de Pontevea exhibe valores mucho más homogéneos a lo largo del tiempo, los cuales varían entre 0,11±0,01 y 0,16±0,04 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, obtenidos en los meses de mayo de 2012 y julio de 2011, respectivamente.

De un modo similar a lo que sucede en el suelo forestado de Laraño, en Pontevea la forestación también causó una separación entre los valores de actividad fosfodiesterasa de las dos capas de suelo (Figura 6.13b). En la capa de 0-10 cm existen ligeras oscilaciones de la actividad fosfodiesterasa, apreciándose un pico de actividad en el mes de noviembre, donde se registra el valor máximo de actividad del año que es 0,22±0,02 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}. En cambio, el valor mínimo de actividad fosfodiesterasa en la capa de 0-10 cm del suelo forestado de Pontevea es 0,15±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, el cual se observa en el mes de mayo. Por otra parte, la capa de 10-30 cm muestra valores de actividad muy constantes a lo largo del tiempo, estando estos comprendidos entre 0,05±0,01 y 0,08±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}.

Las modificaciones causadas por la forestación en la actividad fosfodiesterasa en Pontevea pueden apreciarse en el diagrama de barras de la Figura 6.13c. En la capa inferior, el cambio de uso del suelo causó descensos relativos similares en todos los meses. En cambio, la

forestación afectó de un modo variable a la actividad fosfodiesterasa de la capa de 0-10 cm a lo largo del tiempo. Así, ésta no se vio modificada en los meses de noviembre de 2011 y julio de 2012, mientras que el resto de los meses experimentó aumentos que oscilan entre el 27 % en enero de 2012 y el 89 % en septiembre de 2011. Asimismo hay que destacar que la forestación tuvo efectos parecidos en las dos parcelas investigadas (Figura 6.13c), ya que tanto en Laraño como en Pontevea se aprecian aumentos variables en el tiempo en la capa superior y descensos en la inferior.

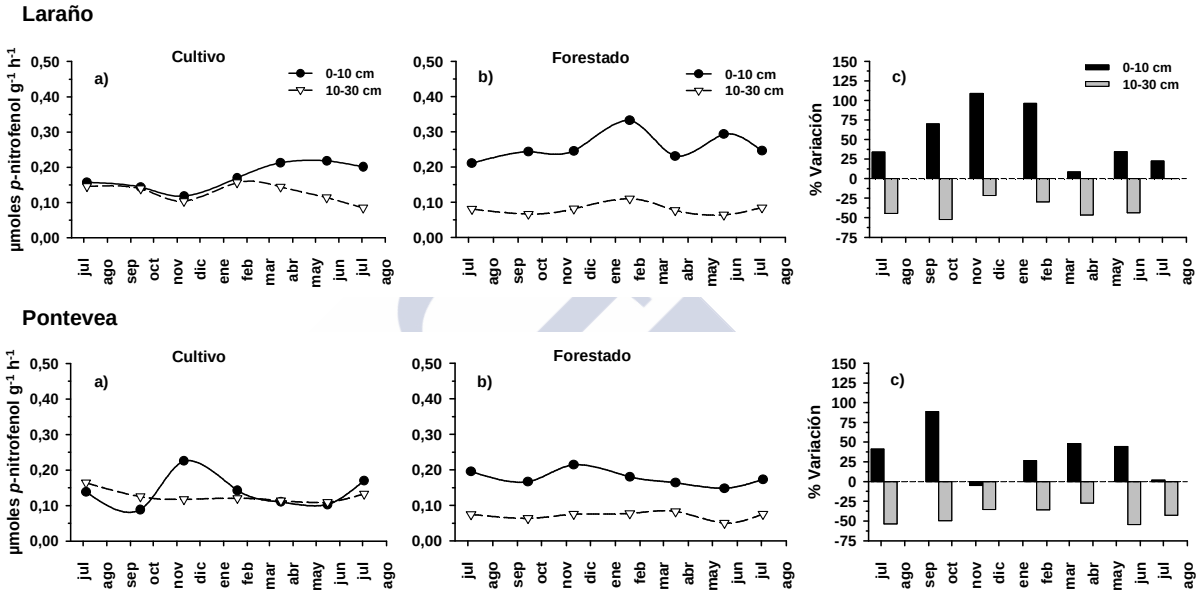


Figura 6.13. Evolución temporal de los valores de la actividad fosfodiesterasa en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

6.1.2.8 Actividad fosfomonoesterasa

Según puede comprobarse en la Figura 6.14a, la actividad fosfomonoesterasa muestra claras oscilaciones a lo largo del tiempo en el suelo de cultivo de la parcela de Laraño. Además, estas fluctuaciones son paralelas en las dos profundidades consideradas. En la capa superficial puede apreciarse un descenso de la actividad de esta enzima en el mes de noviembre, donde se registra el valor más bajo (1,24±0,06 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}), seguido de un fuerte ascenso en el mes de enero, donde el valor de actividad fosfomonoesterasa en la capa de 0-10 cm es máximo (2,15±0,04 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}). En la capa de 10-30 cm del suelo de cultivo de Laraño los valores de la actividad fosfomonoesterasa fluctúan de la misma forma que en la capa superior (Figura 6.14a), estando comprendidos entre 1,11±0,08 y 2,02±0,12 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, valores obtenidos en los meses de julio y enero de 2012, respectivamente.

En el suelo forestado de Laraño, durante todo el año la actividad fosfomonoesterasa tiene valores algo superiores en la capa de 0-10 cm que en la de 10-30 cm (Figura 6.14b). Además, estos oscilan en el tiempo, presentando un pico de actividad en el mes de marzo (1,74±0,16 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}), coincidiendo con el principio de la primavera, tras el cual se aprecia un descenso en el mes de mayo, donde se registra el valor mínimo de la capa superficial (1,04±0,69 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}). La capa de 10-30 cm también exhibe oscilaciones a lo largo del tiempo, siendo éstas aproximadamente paralelas a las que se producen en la capa superior (Figura 6.14b). El valor mínimo anual de actividad fosfomonoesterasa es 0,62±0,05 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} y se observa en el mes de septiembre, mientras que el máximo, 1,28±0,04 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, se registra en el mes de enero.

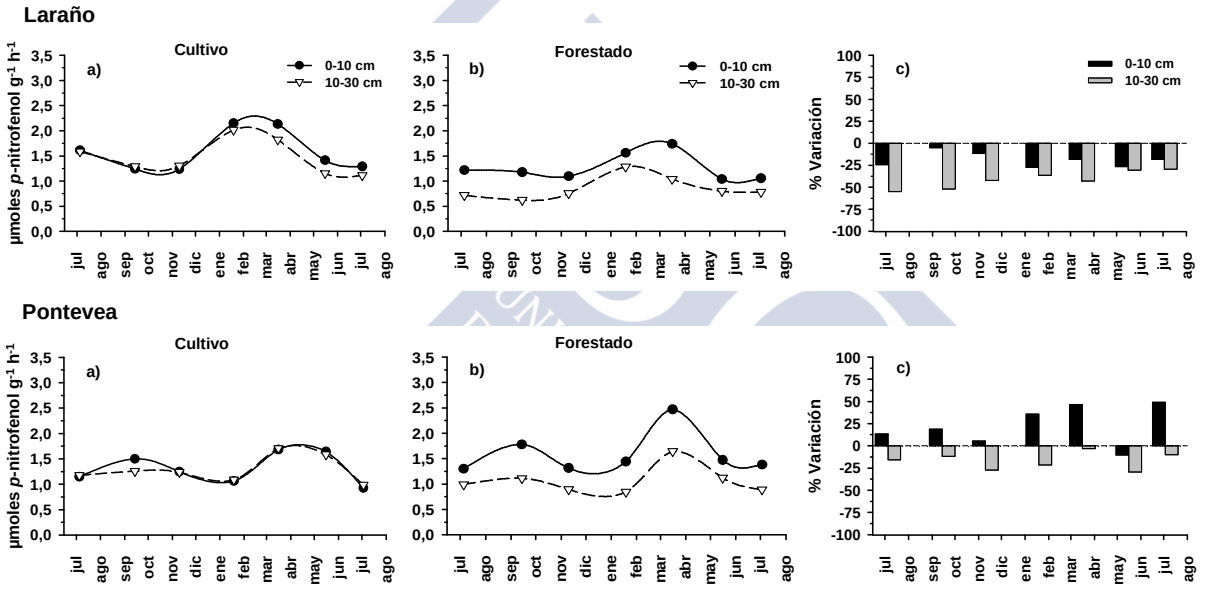


Figura 6.14. Evolución temporal de los valores de la actividad fosfomonoesterasa en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

En esta parcela de Laraño la forestación ocasionó un descenso relativo generalizado de la actividad fosfomonoesterasa durante todo el tiempo de estudio, tal y como puede apreciarse en el diagrama de barras de la Figura 6.14c. Estas reducciones son más acusadas en la capa inferior, las cuales sobrepasan el 30 % durante todos los meses. El cambio de uso del suelo también propició descensos relativos de actividad fosfomonoesterasa en la capa de 0-10 cm, si bien estos no son tan acusados y son, además, más variables en el tiempo.

El comportamiento anual de la actividad fosfomonoesterasa en la parcela de Pontevea también es parecido en los dos suelos (Figura 6.14a y b). En el suelo de cultivo apenas existen

diferencias entre los valores de actividad de las dos capas durante todo el año (Figura 6.14a). Estos valores oscilan a lo largo del tiempo, mostrando un pico de actividad durante la época de otoño (en el mes de septiembre) y otro durante la época de primavera (entre marzo y mayo). En el suelo forestado de Pontevea los valores extremos alcanzados en las dos capas de suelo coinciden en el tiempo. Así, el mes de enero registra el valor más bajo en la capa de 0-10 cm (1,06±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}) y en la de 10-30 cm (1,09±0,07 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}). Por otra parte, el valor más elevado se aprecia en el mes de marzo, siendo de 1,68±0,04 y de 1,71±0,09 en las capas de 0-10 y 10-30 cm, respectivamente.

En el suelo forestado de Pontevea los valores de actividad fosfomonoesterasa son más elevados en la capa superficial que en la capa inferior durante todo el año (Figura 6.14a). Al igual que sucede en su suelo de cultivo inicial, las oscilaciones a lo largo del año son paralelas en las dos capas de suelo, exhibiendo sendos picos de actividad en los meses de septiembre y marzo. De este modo, la capa superficial exhibe el valor mínimo de 1,30±0,04 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en el mes de julio de 2011, mientras que el máximo se aprecia en el citado pico del mes de marzo, en el que el valor de esta actividad es 2,47±0,24 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}. Por su parte, la capa de 10-30 cm del suelo forestado de Pontevea la actividad fosfomonoesterasa muestra oscilaciones similares a las de la capa superior, si bien éstas son mucho más suaves. Así, el valor mínimo es 0,85±0,14 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} y se observa en el mes de enero, mientras que el valor máximo es 1,64±0,31 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, el cual se registra en el mes de marzo.

La modificación que la forestación causó en la actividad fosfomonoesterasa del suelo de Pontevea es variable a lo largo del año en las dos capas de suelo (Figura 6.14c). La capa inferior (10-30 cm) experimenta descensos relativos de la actividad fosfomonoesterasa para todos los meses, a excepción del mes de marzo, en el cual no existe variación con respecto al suelo de cultivo. En cambio la capa de 0-10 cm muestra incrementos en esta actividad enzimática para casi todos los meses, a excepción de los meses de noviembre de 2011 y mayo de 2012, en los cuales no existe ninguna modificación respecto a los valores de actividad del suelo de cultivo de procedencia. Asimismo, observando los diagramas de barras de las dos forestaciones también se puede apreciar el diferente efecto que tuvo el cambiar el uso de los suelos de cultivo que tenían distintos manejos previos (rotación prado-maíz en el caso de Laraño y monocultivo de maíz en Pontevea; Figura 6.14c). De este modo, mientras que en Laraño la forestación provocó un descenso generalizado de la actividad fosfomonoesterasa en

ambas capas de suelo, en Pontevea únicamente la capa inferior sufrió descensos a lo largo del año, mientras que la superior experimentó incrementos variables.

6.1.2.9 Actividad arilsulfatasa

Según se muestra en la (Figura 6.15a y b), la actividad arilsulfatasa experimenta oscilaciones a lo largo del tiempo en los dos suelos de la parcela de Laraño. En el suelo de cultivo es destacable que los valores de actividad en la capa de 10-30 cm son superiores a los de la capa de 0-10 cm durante todos los meses del año, a excepción del mes de mayo, donde se invierte esta tendencia (Figura 6.15a). No obstante, la diferencia entre los valores de ambas capas es pequeña y, además, las oscilaciones a lo largo del tiempo son prácticamente paralelas en las dos profundidades. Así, en la capa de 10-30 cm el valor máximo se aprecia en el mes de septiembre, donde existe un pico de actividad arilsulfatasa el cual tiene un valor de 0,14±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}. Por otra parte, el valor mínimo de actividad en esta capa (10-30 cm) se aprecia en el mes de julio de 2012 (0,07±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}). Respecto a la capa superficial, los valores de actividad de esta enzima oscilan entre 0,11±0,00 y 0,05±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}, registrados en los meses de mayo y noviembre de 2012, respectivamente.

En Laraño tras la forestación los valores de actividad arilsulfatasa en la capa de 0-10 cm continúan siendo mayores que los de la capa de 10-30 cm a lo largo de todo el año (Figura 6.15b). Asimismo, se aprecian fluctuaciones en los valores de actividad, las cuales transcurren de forma paralela en las dos capas de suelo. De este modo, en la capa de 0-10 cm el valor de actividad arilsulfatasa es mínimo en el mes de julio de 2011, exhibiendo posteriormente tres picos de actividad; uno en el mes de septiembre, otro en el mes de enero, el cual es el valor máximo anual de actividad en la capa superior de suelo (0,21±0,02 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}), y un tercero más suave en el mes de mayo. Por otra parte, las oscilaciones en la capa de 10-30 cm en el suelo forestado de Laraño no son tan amplias como las de la capa superior (Figura 6.15b), mostrando valores que fluctúan entre 0,07±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en el mes de julio de 2012 y 0,13±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en el mes de marzo.

Si se comparan los valores anuales de actividad arilsulfatasa del suelo forestado de Laraño con los de su suelo de cultivo de partida (Figura 6.15c), queda de manifiesto cómo la forestación tuvo un efecto diferente en las dos capas de suelo. La capa superior exhibe aumentos variables en todos los meses, si bien estos son más elevados durante el otoño, en los meses de septiembre y noviembre, y más bajos durante los meses de marzo, mayo y julio de

2012. Por otra parte, en la capa de 10-30 cm se aprecia un descenso variable en todos los meses, los cuales fluctúan entre el 50 % en julio de 2011 y el 17 % en mayo de 2012.

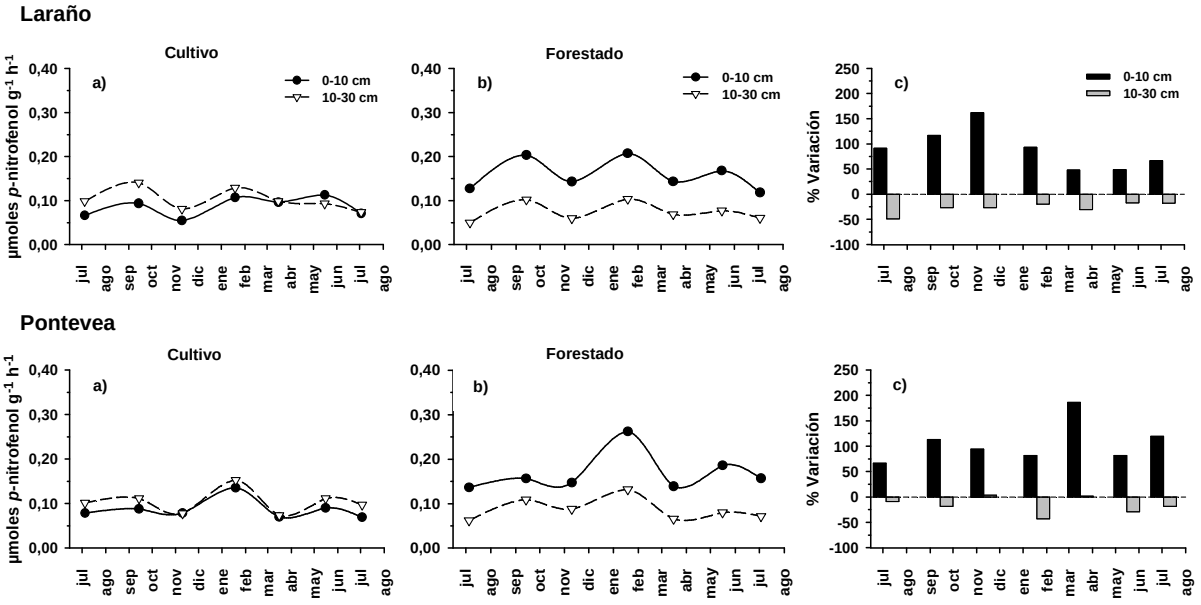


Figura 6.15. Evolución temporal de los valores de la actividad arilsulfatasa en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

En los dos suelos de Pontevea la actividad arilsulfatasa se comporta de un modo parecido a lo largo del año (Figura 6.15a y b). Tal y como sucede en el suelo de cultivo de Laraño, destaca que la capa de 10-30 cm tiene más actividad enzimática que la de 0-10 cm durante todo el año, si bien los valores de las dos capas son casi idénticos a lo largo de todo este tiempo. Además, la actividad arilsulfatasa fluctúa durante el año de manera similar en ambas capas, experimentando ligeros descensos en los meses de noviembre de 2011 y marzo de 2012, y un incremento en el mes de enero de 2012, el cual corresponde con el valor más elevado de actividad arilsulfatasa en las dos profundidades (0,15±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en la capa de 10-30 cm y 0,14±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1} en la capa de 0-10 cm). Por otra parte, el valor mínimo anual de actividad en la capa de 10-30 cm (0,07±0,01 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}) se observa en el mes de marzo, mientras que en la capa de 0-10 cm el valor más bajo de actividad arilsulfatasa (0,07±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}), se registra en julio de 2012.

La forestación en la parcela de Pontevea propició que la capa de 0-10 cm tenga valores de actividad arilsulfatasa más elevados que los de la capa de 10-30 cm, al contrario de lo que sucede en el suelo de cultivo inicial (Figura 6.15b). Además, tal y como sucede para otras actividades enzimáticas descritas anteriormente, el cambio de uso causó una separación de los

valores de esta actividad en las dos profundidades. Las dos capas tienen unos valores de actividad variable a lo largo del año, si bien las fluctuaciones transcurren de una forma paralela en las dos profundidades durante todo el periodo del estudio. Asimismo, estas oscilaciones son parecidas a las que registra el suelo de cultivo de origen, con un fuerte incremento en el mes de enero de 2012 y continuos incrementos y reducciones el resto del tiempo (Figura 6.15b). De este modo, la capa de 0-10 cm exhibe el valor mínimo en julio de 2011 (0,14±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}) y el máximo en el mes de enero (0,26±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}), que corresponde al pico previamente mencionado. Por otra parte, y debido a que las oscilaciones en la capa de 10-30 cm son paralelas a las de la capa superficial, la actividad en la capa inferior (10-30 cm) también exhibe el valor más bajo en el mes de julio de 2011 (0,06±0,00 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}) y el valor más elevado en el mes de enero (0,13±0,04 µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}).

Tal y como sucede en Laraño, en la parcela de Pontevea la forestación propició cambios variables en la actividad arilsulfatasa a lo largo del tiempo respecto a la de su suelo de cultivo de procedencia (Figura 6.15c). Estas modificaciones son menos pronunciadas en la capa de 10-30 cm, ya que en ella solamente se aprecian descensos relativos en los meses de septiembre de 2011 y en enero, mayo y julio de 2012, mientras que en el resto de los meses no se aprecia ninguna variación relativa. Por el contrario, en la capa de 0-10 cm del suelo forestado se incrementa esta actividad enzimática durante todos los meses del año. No obstante estos incrementos varían a lo largo del año, oscilando entre el 67 % en julio de 2011 y el 187 %, que representa el máximo incremento, en el mes de marzo de 2012. Asimismo, hay que destacar que la forestación originó un efecto parecido en los dos suelos investigados (Figura 6.15c). Así, tanto en Laraño como en Pontevea se aprecian incrementos variables en la capa superficial, y descensos en la capa de 10-30 cm, los cuales son más generalizados en el suelo forestado de Laraño.

6.1.2.10 Actividad deshidrogenasa

La evolución de la actividad deshidrogenasa a lo largo del tiempo en el suelo de cultivo de Laraño es diferente en ambas capas de suelo (Figura 6.16a). La capa superior exhibe valores más elevados de actividad que los de la capa de 10-30 cm durante todo el año y, además, fluctúan según el mes. Así, la actividad es mínima en julio de 2011 (0,12±0,01 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}) y exhibe dos incrementos a lo largo del tiempo; uno, coincidiendo aproximadamente con la época de otoño (en septiembre), y otro en mayo coincidiendo con la primavera, que corresponde al valor máximo anual (0,22±0,02 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}). Por otra parte, en la

capa de 10-30 cm los valores de actividad deshidrogenasa se mantienen más constantes durante todo el año (Figura 6.16a). La época en la que se registran el valor mínimo y máximo coincide con lo observado para la capa superficial. Así, el valor mínimo anual de actividad deshidrogenasa se observa en julio de 2011 (0,12±0,01 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}), mientras que el valor más elevado se aprecia en el mes de mayo (0,17±0,01 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}).

En el suelo forestado de Laraño, la actividad de esta enzima también varía a lo largo del año (Figura 6.16b), aunque las oscilaciones son más claras en la capa superior. En esta profundidad los valores de actividad deshidrogenasa permanece aproximadamente constantes hasta el mes de marzo, donde se aprecia un descenso y se registra el valor más bajo de actividad (0,12±0,00 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}). Pasado este mes se observa un repunte en el mes de mayo en el cual, tal y como sucede en el suelo de cultivo, se aprecia el valor máximo anual, que es 0,22±0,00 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}. Por otra parte, en la capa de 10-30 cm de este suelo la actividad deshidrogenasa exhibe un rango de valores más estrecho, ya que varía entre los 0,06±0,00 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}, medidos en julio de 2011 y los 0,11±0,00 en el mes de mayo.

La forestación en Laraño provocó modificaciones variables en la actividad deshidrogenasa a lo largo del estudio con respecto al suelo de cultivo (Figura 6.16c). Así, en la capa de 0-10 cm se aprecian incrementos relativos leves (en torno al 20 %) en noviembre de 2011 y en julio de 2012, descensos en septiembre de 2011 y en marzo de 2012, y no se aprecian modificaciones en julio de 2011 ni en enero y mayo de 2012. Por otra parte, las modificaciones causadas por la forestación en la capa de 10-30 cm son similares durante todo el año, ya que se aprecian descensos relativos de actividad de aproximadamente el 50 % durante casi todos los meses en los que se analizaron los suelos.

En el suelo de cultivo de Pontevea el comportamiento de la actividad deshidrogenasa a lo largo del tiempo (Figura 6.16a) es similar al exhibido por otras actividades enzimáticas descritas previamente. Los valores de actividad son parecidos en ambas capas de suelo durante todo el año, y además, las fluctuaciones en el tiempo son aproximadamente paralelas. En este suelo los valores de actividad deshidrogenasa en la capa de 0-10 cm oscilan entre 0,07±0,00 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}, que es el valor mínimo registrado en el mes de enero y 0,15±0,01 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}, que es el máximo obtenido en el mes de noviembre. Por otra parte, en la capa de 10-30 cm los valores de actividad deshidrogenasa varían entre 0,10±0,00 y 0,14±0,01 µmoles INTF g^{-1} h^{-1} en los meses de marzo y mayo, respectivamente.

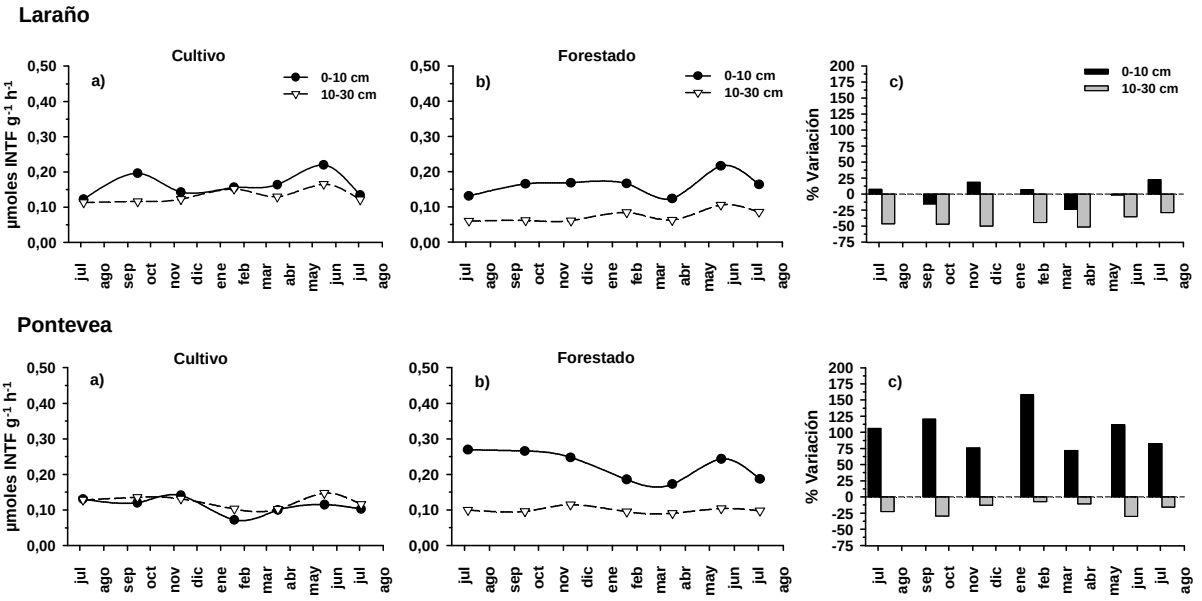


Figura 6.16. Evolución temporal de los valores de la actividad deshidrogenasa en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

En el suelo forestado de Pontevea y coincidiendo con lo indicado para otras actividades enzimáticas ya descritas, vuelve a quedar de manifiesto la estratificación que existe en los valores de esta actividad enzimática, los cuales son superiores en la capa de 0-10 cm que en la de 10-30 cm durante todo el año (Figura 6.16b). Hasta la profundidad de 10 cm los valores varían mucho a lo largo del año, mostrando el valor anual más elevado en julio de 2011 (0,27±0,04 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}). Tras este mes los valores descienden hasta el mes de marzo, en el cual se muestra el valor mínimo (0,17±0,00 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}) y vuelven a mostrar otro pico de actividad en mayo, coincidiendo con la primavera. Por otra parte, la capa de 10-30 cm apenas exhibe variaciones en los valores de la actividad deshidrogenasa a lo largo del tiempo, ya que estos oscilan entre 0,09±0,01 y 0,12±0,02 µmoles INTF g^{-1} h^{-1}, obtenidos en los meses de marzo y noviembre, respectivamente.

Según puede apreciarse en el diagrama de barras de la Figura 6.16c, la forestación en Pontevea provocó un incremento relativo en la actividad deshidrogenasa de la capa superior durante todos los meses del año. No obstante, estos incrementos son variables, ya que fluctúan entre el 72 % en el mes de marzo y el 158 % en el mes de enero. Por el contrario, la forestación provocó descensos relativos próximos al 20% en la capa de 10-30 cm durante todo el año, a excepción del mes de enero, en el cual no se aprecia ninguna modificación de esta actividad. Otro aspecto que llama la atención es cómo la forestación modificó la actividad deshidrogenasa en las dos parcelas (Figura 6.16c). A pesar de tener la misma edad y de

haberse empleado el mismo tipo de árbol en los dos casos, en Laraño el cambio de uso del suelo afectó poco a la capa superior durante el año, mientras que provocó reducciones de magnitudes similares a lo largo del tiempo en la capa de 10-30 cm. Sin embargo, en Pontevea, la forestación también causó disminuciones relativas en la capa de 10-30 cm, pero al contrario que en la parcela de Laraño, causó grandes aumentos en todos los meses en la capa superior.

6.1.2.11 Actividad catalasa

A lo largo del tiempo de seguimiento el suelo de cultivo de Laraño exhibe claras oscilaciones en los valores de actividad catalasa (Figura 6.17a). Hay que destacar que los valores de actividad son muy similares en las dos capas de suelo durante los dos primeros muestreos, es decir, en los meses de julio y septiembre de 2011, que es cuando el suelo portaba plantas de maíz. En los muestreos posteriores, se aprecia una separación entre los valores de actividad catalasa de las dos capas de suelo, que es cuando se había rotado el uso del cultivo a prado (Figura 2.2). Durante este periodo de tiempo los valores de actividad de la capa de 0-10 cm son más elevados que los de la capa de 10-30 cm, con la excepción del mes de marzo en el cual sucede lo contrario. En la capa superior del suelo la actividad catalasa muestra un pico en el mes de noviembre, tras el cual se observa un claro descenso en el mes de enero, en el que se registra el valor mínimo (0,58±0,02 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}). Posteriormente, la actividad catalasa aumenta progresivamente a lo largo del tiempo, exhibiendo su valor más elevado en el mes de julio de 2012 (0,97±0,05 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}). Por su parte, en la capa de 10-30 cm del suelo de cultivo de Laraño también se aprecia un descenso en el valor de actividad catalasa en el mes de enero, el cual representa el valor mínimo anual (0,45±0,03 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}). Pasado este momento se observa un fuerte incremento en el mes de marzo, en el cual se aprecia el valor más elevado del periodo de estudio (0,90±0,04 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}), seguido de un nuevo descenso en el mes de mayo.

En el suelo forestado de Laraño la actividad catalasa muestra marcadas fluctuaciones a lo largo del tiempo (Figura 6.17b). Además, tal y como ocurre para otras actividades enzimáticas ya descritas, las oscilaciones son paralelas en las dos capas, si bien son más acusadas y con valores de actividad más elevados en la capa de 0-10 cm que en la capa subsuperficial. En la capa superficial se aprecia un incremento en los valores de actividad en el mes de noviembre, donde se registra el valor máximo anual de actividad catalasa, que es 0,95±0,01 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}, seguido de un fuerte descenso en el mes de enero, donde se aprecia el valor mínimo de actividad de la capa superficial (0,45±0,04 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}) y seguido de otro pico de actividad en el mes de marzo, coincidiendo con la época de primavera.

En la capa de 10-30 cm las oscilaciones en la actividad catalasa son similares a las de la capa superior, mostrando el valor más bajo en el mes de enero (0,26±0,05 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}) y el más elevado en el mes de marzo (0,60±0,05 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}).

El cambio de uso del suelo en Laraño causó oscilaciones relativas de actividad catalasa a lo largo del tiempo las cuales son, además, distintas en las dos profundidades del suelo (Figura 6.17c). En la capa de 10-30 cm se registran disminuciones en los valores de actividad respecto a las del suelo de cultivo durante todos los meses, las cuales son aproximadamente similares (en torno al 40 %) a lo largo del año. Por el contrario, en la capa superior los efectos de la forestación son mucho más variables, ya que en dos de los meses en los que se recogieron muestras de suelo no se aprecia modificación (julio de 2011 y enero de 2012), en tres se aprecia un incremento (septiembre, noviembre y marzo) y en los otros dos existe una disminución (mayo y julio de 2012).

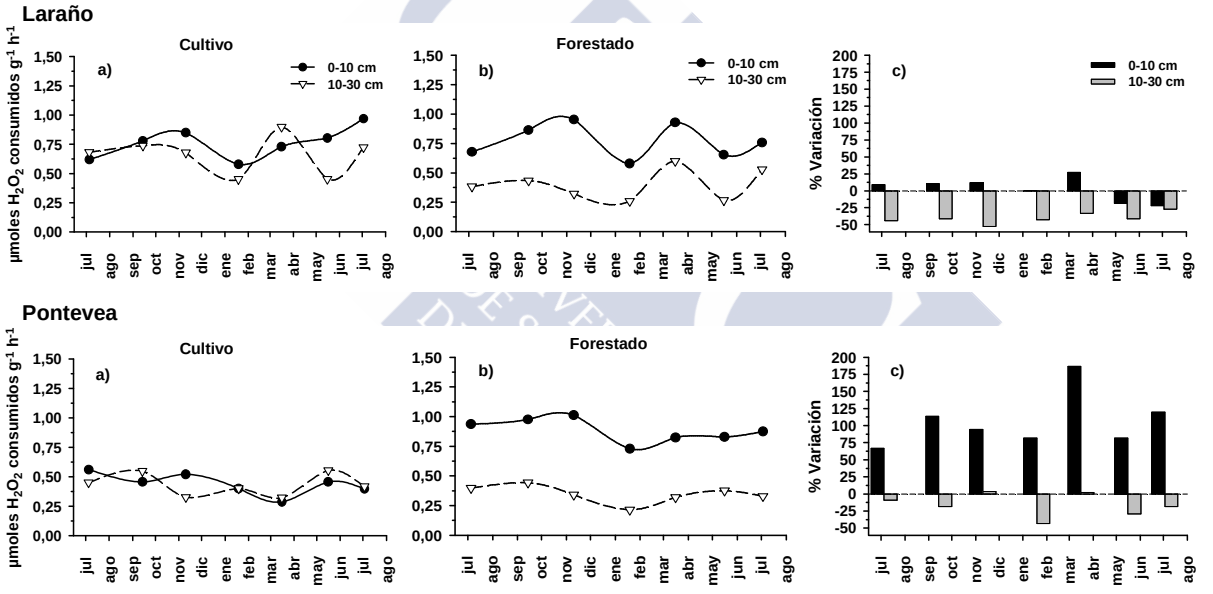


Figura 6.17. Evolución temporal de los valores de la actividad catalasa en los suelos de cultivo (a) y en los forestados (b) de Laraño y Pontevea, y variaciones relativas de los valores en los suelos forestados en relación a los de cultivo (c).

En el suelo de cultivo de Pontevea también se observan algunas variaciones anuales de la actividad catalasa (Figura 6.17a), si bien estas oscilaciones son menores que las registradas en el suelo de cultivo de Laraño. Así, en el suelo de cultivo de Pontevea, la actividad del suelo de cultivo es similar en las dos capas, existiendo ligeros aumentos en la época de otoño (durante los meses de septiembre y noviembre), y en el mes de mayo. En este suelo, los valores de actividad catalasa fluctúan a lo largo del año en la capa superior entre 0,29±0,06 y 0,56±0,02 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}, medidos en los meses de marzo de 2012 y julio de 2011, respectivamente

(Figura 6.17a). En la capa de 10-30 cm del suelo de cultivo de Pontevea el rango de variación de los valores es parecido al de la capa superior, variando estos entre 0,32±0,04 y 0,55±0,17 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}, medidos en los meses de marzo y mayo, respectivamente.

Por su parte, en el suelo forestado de Pontevea destaca la gran diferencia entre los valores de actividad catalasa de ambas capas de suelo, mayores en la capa superior durante todo el año (Figura 6.17b). En esta última capa la actividad fluctúa de una forma variable exhibiendo un valor máximo de actividad en el mes de noviembre (1,01±0,04 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}), seguido de un descenso en el mes de enero, donde se aprecia el valor mínimo de actividad catalasa (0,73±0,07 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}). Posteriormente, los valores de actividad catalasa vuelven a aumentar durante los meses de primavera. Por otra parte, en la capa de 10-30 cm las oscilaciones de la actividad catalasa son paralelas a las de la capa superior a lo largo del tiempo, si bien no son tan marcadas (Figura 6.17b). Así, también se aprecian dos picos de la actividad catalasa, uno en el mes de septiembre, donde el valor de actividad catalasa es el máximo medido en esta capa (0,21±0,01 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}) y otro en el mes de mayo. Además, también se produce un descenso en el mes de enero, donde se observa el valor mínimo anual de actividad, que es 0,21±0,00 µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}.

En Pontevea la forestación ocasionó modificaciones en la actividad catalasa diferentes a lo largo del tiempo en las dos capas de suelo (Figura 6.17c). En la capa de 10-30 cm no se aprecian variaciones relativas en los meses de julio y noviembre de 2011 y marzo de 2012, mientras que para los demás meses del año la actividad catalasa exhibe descensos relativos que son variables según el mes. Por otra parte, llama la atención que en la capa superior la forestación propició un aumento generalizado en la actividad catalasa en el suelo forestado en relación a la del suelo de cultivo durante todo el tiempo de estudio, oscilando dicho incremento entre el 67 % en julio de 2011 y el 187 % en marzo de 2012. También es destacable cómo el efecto de la forestación sobre la variación estacional de la actividad catalasa es diferente en las dos parcelas investigadas (Figura 6.17c). Así, coincidiendo con lo descrito con anterioridad para otras actividades, en Laraño la forestación causó mayoritariamente un descenso relativo frente a su correspondiente suelo de cultivo de origen a lo largo del tiempo, mientras que en Pontevea propició un incremento en la capa superior, el cual es variable en el tiempo, y descensos en algunos meses del año en la capa de 10-30 cm.

6.2 DISCUSIÓN

En el suelo existen factores abióticos que fluctúan de forma natural a lo largo del tiempo, tales como la temperatura y la humedad (derivada de la precipitación y del nivel freático del suelo, principalmente), y que pueden afectar a las propiedades químicas y bioquímicas de los suelos. Por ejemplo, ciclos anuales de humedad/sequía, derivados de la estacionalidad de las precipitaciones, o ciclos de congelación/descongelación de los suelos, derivados de variaciones temporales de la temperatura, pueden desencadenar la liberación de sustancias disueltas y partículas orgánicas móviles (Majdalani et al., 2008), originando también variaciones en la cantidad de materia orgánica de los suelos y afectando, por tanto, a la actividad microbiana y enzimática de los suelos.

En los suelos que no son sometidos a ningún tipo de intervención humana, como por ejemplo los suelos de bosque o los prados naturales, la actividad microbiológica y enzimática fluctúa a lo largo del año en función de las condiciones ambientales de temperatura y humedad, crecimiento radicular y el retorno estacional de materia orgánica al suelo por medio de la *litter* y la rizodeposición (Bandick y Dick, 1999; Debosz et al., 1999; Krämer y Green, 2000; Criquet et al., 2002). De este modo, el metabolismo edáfico desciende cuando las temperaturas son bajas y aumenta conforme éstas se incrementan (Wardle, 1992; Debosz et al., 1999; Sinsabaugh et al., 2008). Asimismo, los microorganismos aumentan su actividad si los suelos, además de temperaturas óptimas adecuadas, tienen un contenido suficiente de humedad. Igualmente, las variaciones durante el año en la actividad de las enzimas pueden ser consecuencia de la modificación del *pool* de diversas enzimas extracelulares en el suelo (Bandick y Dick, 1999; Criquet et al., 2002; Wittmann et al., 2004), ya que éstas tienen diferentes sensibilidades a la temperatura (Wallenstein y Weintraub, 2008) y al grado de humedad del suelo (Pulford y Tabatabai, 1988). Por otra parte, las condiciones ambientales también tienen un efecto indirecto sobre la actividad enzimática de los suelos ya que, si la temperatura es elevada pero la humedad no es suficiente, la producción vegetal se puede ralentizar (Rastin *et al.*, 1990b; Wardle, 1992), pudiendo derivar en una menor cantidad de sustratos metabolizables para la actividad microbiana del suelo (Insam, 1990; Wardle, 1992) y, por tanto, en una menor actividad enzimática.

Sin embargo, al contrario de los suelos sin intervención humana, en los suelos agrícolas las propiedades químicas y las actividades enzimáticas no suelen seguir dicho ciclo de oscilaciones naturales ya que, además de por las variables climáticas, el contenido en materia

orgánica y la actividad microbiana y enzimática se ven alterados por los manejos que se realizan a lo largo del año (Dick, 1992; Doran *et al.*, 1998; Bandick y Dick, 1999). Así, la recolección de la cosecha, la labor de arado, la adición de fertilizantes orgánicos o la adición de productos encalantes, pueden modificar los niveles de carbono, nitrógeno, fósforo y otros nutrientes en el suelo y provocar variaciones en su acidez (Carballas y Díaz-Fierros, 1990; Davidson y Ackerman, 1993; Paustian *et al.*, 1997), lo cual afectaría a la actividad enzimática del suelo. De este modo, la actividad metabólica puede ser más elevada después de la cosecha, cuando los residuos vegetales se descomponen en el suelo (Granatstein *et al.*, 1987), pero también puede aumentar en la época de la plantación de una nueva cosecha, cuando la labor de arado favorece la disponibilidad de oxígeno y la exposición de nuevas superficies del suelo y cuando los encalados y las adiciones de fertilizantes estimulan la actividad microbiana de los suelos (Kandeler y Eder, 1993; Bandick y Dick, 1999; Acosta-Martinez y Tabatabai, 2000; Bol *et al.*, 2003). Así, en los suelos agrícolas, las variaciones de actividad de las diferentes enzimas a lo largo del año se alejan de la tendencia natural previamente mencionada, pudiendo presentar evoluciones complejas de interpretar debido a la multitud de variables interrelacionadas que actúan de manera simultánea, las cuales pueden tener tanto efectos sinérgicos como antagónicos (Debosz *et al.*, 1999; Sinsabaugh, 2010).

6.2.1 Propiedades generales

6.2.1.1 Carbono y nitrógeno totales

De acuerdo con los resultados mostrados previamente (epígrafe 6.1.1), en los dos terrenos agrícolas tanto el carbono como el nitrógeno total muestran valores muy similares en las dos capas de suelo (0-10 y 10-30 cm) durante todo el tiempo de estudio, lo cual estaría relacionado con la mezcla del terreno derivada del arado que se realiza en cada suelo de forma periódica (Aon y Colaneri, 2001; Franzluebbers, 2002). Asimismo, en los dos suelos de cultivo tanto el carbono como el nitrógeno total muestran valores prácticamente constantes a lo largo de todo el año. Este comportamiento puede resultar llamativo, si se tiene en cuenta que en los dos terrenos agrícolas se realizaron labores de arado y fertilización a lo largo del año de estudio (ver calendario de labores agrícolas en el apartado de material; Figura 2.2). Así, el suelo de Laraño fue arado y fertilizado con purín en el mes de septiembre de 2011, mientras que unas labores similares fueron realizadas en el suelo de cultivo de Pontevea en los meses de marzo y mayo de 2012. Se sabe que la labor de arado rompe los agregados del suelo por la acción mecánica y exponen la materia orgánica previamente protegida en el

interior de los mismos a los organismos descomponedores, lo cual puede originar pérdidas en el contenido de materia orgánica edáfica (Davidson y Ackerman, 1993; Paustian *et al.*, 1997). De hecho, la labor de arado puede reducir los *stocks* de carbono orgánico entre un 20 y un 50 % (Davidson y Ackerman, 1993; Murty *et al.*, 2002). Sin embargo estas reducciones sólo son detectables a largo plazo y raramente pueden ser medidas en un periodo de un año (Conant *et al.*, 2007), que es justamente la duración del presente estudio, lo cual explicaría el comportamiento estacional homogéneo de los valores de carbono y nitrógeno totales en ambos suelos de cultivo. Algo similar ocurre con la fertilización orgánica, la cual puede originar aumentos en la cantidad de materia orgánica edáfica, si bien estos únicamente son apreciables a largo plazo (Carballas y Díaz-Fierros, 1990; Cookson *et al.*, 1998).

Por su parte, a lo largo del año los suelos forestados apenas muestran oscilaciones en sus contenidos en carbono y en nitrógeno totales (Figuras 6.3 y 6.4). Por otro lado, éstas únicamente son apreciables en la capa superior, ya que es ésta la que está influenciada de un modo más directo por las variaciones térmicas y por los aportes externos de materia orgánica (Wittmann *et al.*, 2004), mientras que en la capa subsuperficial dichos valores son constantes durante todo el periodo de estudio. En los ecosistemas forestales la descomposición de la materia orgánica está fuertemente influenciada por variaciones estacionales de las condiciones ambientales (Zech *et al.*, 1996; Berg y Laskowski, 2006).

Sin embargo, las variaciones durante el año en el contenido en materia orgánica en este tipo de suelos suelen ser apreciables únicamente en el horizonte orgánico (Dilly y Munch, 1996; Šnajdr *et al.*, 2011), pero apenas se detectan en el horizonte mineral superficial debido a la lenta tasa de transferencia de materia orgánica entre los dos horizontes (Paul *et al.*, 2002; Baldrian *et al.*, 2013). Así, es posible que las leves oscilaciones que se aprecian para los contenidos en carbono y en nitrógeno totales en la capa superficial de ambos suelos forestados no se deban a fluctuaciones estacionales de la descomposición de la *litter*, sino que estén relacionadas con la heterogeneidad espacial de la materia orgánica edáfica en la capa superficial del horizonte mineral del suelo (Cambardella *et al.*, 1994; Wentzel *et al.*, 1994).

6.2.1.2 pH en agua y en KCl

A diferencia del contenido en materia orgánica, en el suelo de cultivo de Laraño el pH sí exhibe fluctuaciones a lo largo del año (Figuras 6.5 y 6.6), las cuales son más pronunciadas en la capa de 0-10 cm. La oscilación más llamativa tiene lugar en el mes de noviembre de 2011, donde el valor de pH (tanto medido en agua como en KCl) aumenta significativamente,

pasando de 4,61 a 5,44 para el pH medido en agua, y de 4,12 a 4,52 para el medido en KCl (Tabla 3.5 del Anexo). Así, antes de la siembra de la hierba el valor de pH del suelo medido en agua era más ácido que el valor medio que muestran los suelos de cultivo de Galicia (4,61 en Laraño, frente a 5,83±0,69) (Trasar-Cepeda *et al.*, 2008b), de modo que parece que tras la transformación del cultivo de maíz a prado se recupera el pH del suelo, manteniéndose este valor aproximadamente constante a partir del cambio de la vegetación y durante el periodo en el que el suelo está como prado (Figura 6.5). Dicho aumento en el pH del suelo puede estar en relación con el aporte de purín al suelo (46 m^3 ha^{-1}) que se realizó en esta época del año (Figura 2.2), ya que este tipo de fertilizante orgánico eleva el pH de los suelos (Carballas y Díaz-Fierros, 1990). Asimismo, el aumento del pH puede estar relacionado con la vegetación del prado, ya que según Paz-Ferreiro *et al.* (2009), el valor medio del pH en agua de los suelos de prado no naturales de Galicia (aquellos que reciben fertilizantes orgánicos) es de 5,2.

Por su parte, el suelo agrícola de Pontevea mantiene unos valores de pH (tanto medido en agua como en KCl) prácticamente constantes en las dos capas de suelo a lo largo de todo el año (Figuras 6.5 y 6.6). Este comportamiento puede resultar llamativo, si se tiene en cuenta que entre los meses de marzo y mayo se realizaron labores agrícolas como la adición de cal (350 kg ha^{-1}) y de purín (35 m^3 ha^{-1}) por lo que, a pesar de que la cantidad de purín que se añadió al suelo de cultivo de Pontevea es algo inferior a la que se añadió en Laraño (46 m^3 ha^{-1}), podría esperarse un incremento en el pH del suelo de Pontevea en esta época del año. No se ha encontrado una explicación para la ausencia de variaciones del pH en el suelo agrícola de Pontevea a lo largo del año, si bien la heterogeneidad espacial que muestran las propiedades químicas en los suelos (Cambardella *et al.*, 1994; Wentzel *et al.*, 1994) pueden tener relación con este hecho.

Por su parte, y de un modo general, en los dos suelos forestados el pH exhibe muy pocas oscilaciones en la capa superficial durante el periodo de estudio, mientras que en la de 10-30 cm estos valores permanecen prácticamente invariables (Figuras 6.5 y 6.6). En la forestación de Laraño tan solo se aprecia un ligero aumento en el pH de la capa superficial del suelo (más apreciable para el pH medido en KCl) en el mes de noviembre de 2011. Asimismo, los valores de pH (tanto medidos en agua como en KCl) en el suelo forestado de Pontevea también muestran pocas fluctuaciones en ambas capas durante el periodo de estudio, comportamiento que coincide con el mostrado por su suelo de cultivo de partida (Figuras 6.5 y 6.6). El comportamiento anual del pH en las dos forestaciones, especialmente en la capa

superficial, contrasta con lo señalado por otros autores (Jobbágy y Jackson, 2003; Berthrong *et al.*, 2009), los cuales afirman que la forestación de terrenos agrícolas origina un descenso en el pH de los suelos debido a la producción de ácidos orgánicos derivados de la descomposición de la *litter* presente en la superficie del suelo, al menos durante la época de caída de la hoja (entre los meses de septiembre y noviembre). De acuerdo con lo señalado en el estudio de los efectos de la forestación en el perfil de los suelos (epígrafe 5.2.1.4), el comportamiento aproximadamente uniforme de los valores de pH a lo largo del tiempo puede deberse al escaso tiempo transcurrido desde forestación (11 años en el momento de la toma de muestras para el estudio de la variación estacional), que hace que los cambios en el pH de los suelos tras el cambio de uso no sean detectables (Binkley *et al.*, 1989).

6.2.2 Actividades enzimáticas

Tal y como se indicó en el apartado de resultados (epígrafe 6.1.2), en los dos suelos de cultivo de partida las actividades enzimáticas se muestran variables a lo largo del año, coincidiendo de este modo con otros estudios de una duración similar llevados a cabo en suelos agrícolas de la región gallega (Díaz-Molina, 2003; Paz-Ferreiro, 2006). No obstante, dichas fluctuaciones, además de depender de la enzima considerada, son muy diferentes en el suelo de cultivo de Laraño que en el de Pontevea, lo cual puede atribuirse al distinto uso de cada uno de ellos, ya que el suelo de cultivo de Laraño es una rotación prado-maíz, mientras que el de Pontevea se dedica exclusivamente al cultivo de maíz. Además, las mencionadas fluctuaciones pueden deberse a las diferentes labores agrícolas realizadas en cada suelo a lo largo del año de estudio (ver calendarios de labores agrícolas en la sección de material analíticos; Figuras 2.2 y 2.3). Algo similar fue reportado por Bardgett *et al.* (1999), quienes indican que las labores agrícolas y la diferente intensidad de los manejos realizados en suelos de prado del Reino Unido tienen mucha influencia sobre la actividad estacional de los microorganismos edáficos.

Tal y como se indicó con anterioridad, el contenido en carbono total permanece prácticamente constante durante el año en las dos capas tanto de los suelos de cultivo como de los forestados, motivo por el cual el comportamiento estacional de la actividad de las enzimas es parecido, bien se consideren los valores de actividad en relación al peso de suelo, o bien se expresen estos en relación al contenido en carbono total. Así, las oscilaciones anuales que se observan en las actividades enzimáticas de cada suelo son variaciones de las propias enzimas y no derivan de la diferente cantidad de carbono total a lo largo del año ya que, tal y como se

acaba de señalar, la cantidad de este elemento apenas varía en el tiempo en todos los suelos investigados. Por este motivo, para la discusión de los resultados se emplearán fundamentalmente los valores de actividad en relación al peso de suelo. No obstante, los valores específicos de actividad de las distintas enzimas investigadas se muestran en las Tablas 3.4, 3.7, 3.10 y 3.13 del Anexo.

Tal y como se indicó con anterioridad, son varios los autores que afirman que las labores agrícolas pueden influir en gran medida en la actividad microbiana y enzimática de los suelos (Dick, 1992; Doran *et al.*, 1998; Bandick y Dick, 1999), de modo que no es de extrañar que en los dos suelos de cultivo la variación temporal de la actividad enzimática sea similar en las dos capas (0 a 10 y 10 a 30 cm), lo cual sería consecuencia de los arados periódicos que mezclan el terreno (Aon y Colaneri, 2001; Franzluebbers, 2002).

En los dos suelos de cultivo investigados las primeras labores tuvieron lugar en el mes de septiembre, cuando se realizó la cosecha del maíz en ambos suelos (Figuras 2.2 y 2.3) y, posteriormente, la siguiente toma de muestras se realizó en el mes de noviembre de 2011. En este momento del año en el suelo de cultivo de Laraño varias actividades enzimáticas como la proteasa-BAA, la ureasa, la fosfodiesterasa, la arilsulfatasa y la deshidrogenasa muestran un descenso (ver gráficos correspondientes, desde la Figura 6.7 hasta la Figura 6.17). Este comportamiento puede resultar llamativo si se tiene en cuenta que para llevar a cabo el cambio de la vegetación en el suelo y pasar del cultivo de maíz al prado, éste se aró y fertilizó con purín. Varios autores indican que el arado y la fertilización orgánica pueden causar un aumento súbito o un pulso en la actividad microbiana (Gupta y Germida, 1988; Fierer *et al.*, 2003), debido a la adición de sustratos fácilmente metabolizables y su mezcla en el terreno el cual, a su vez, puede originar un incremento en la actividad de algunas enzimas hidrolíticas involucradas en el ciclo de varios nutrientes como el nitrógeno y el fósforo, o de la actividad de las oxidorreductasas (Kandeler y Eder, 1993; Kandeler *et al.*, 1994; Bol *et al.*, 2003) durante un breve periodo de tiempo (Kuzyakov, 2010), tras el cual las actividades descienden de nuevo debido a la ausencia de vegetación o a su escaso desarrollo y a la mineralización de dichos sustratos fácilmente metabolizables que fueron aportados por medio de la fertilización orgánica (Davidson y Ackerman, 1993; Kladivko, 2001). Igualmente, estudios realizados en la región gallega, confirman que muchos de los efectos de la adición de purín desaparecen al cabo de 7 días desde su adición al suelo (Carballas y Díaz-Fierros, 1990), por lo que en el caso del suelo de cultivo de Laraño, el descenso en la actividad de las citadas enzimas puede justificarse por el tiempo transcurrido entre el momento en que se realizó el cambio de la

vegetación (finales de septiembre) y el de la toma de muestras correspondiente al mes de noviembre, el cual fue de unas seis semanas (epígrafe 2.2.3).

Por otra parte, y al contrario de lo que sucede en el suelo de cultivo de Laraño, el suelo agrícola de Pontevea permanece en barbecho tras la cosecha del maíz a finales de septiembre, por lo que en el momento del muestreo llevaba seis semanas en barbecho y, por tanto, con muy escasa vegetación y no homogéneamente distribuida lo cual, según algunos investigadores, puede afectar de manera negativa a la actividad microbiana y enzimática del suelo, debido a la falta de aporte de sustratos orgánicos provenientes de las raíces de los exudados radiculares de las plantas (Davidson y Ackerman, 1993; Krämer *et al.*, 2013). Sin embargo, esto no coincide con lo que sucede en el suelo de cultivo de Pontevea, donde la mayoría de las enzimas investigadas no muestra ningún tipo de oscilaciones en este momento del año (desde Figura 6.7 hasta la Figura 6.17) e, incluso, las enzimas hidrolíticas relacionadas con el ciclo del nitrógeno exhiben leves incrementos en sus valores de actividad. Este comportamiento es similar bien se expresen las actividades en relación al peso de suelo o en relación al contenido en carbono total (Tablas 3.10 y 3.13 del Anexo), lo cual sugiere que existe un aumento en la actividad de dichas enzimas, que puede estar relacionado con la descomposición de las raíces de las plantas que quedan en el suelo tras su recolección (Granatstein *et al.*, 1987; Dick, 1994), ya que después de la cosecha no se realizó ningún tipo de laboreo en el suelo de cultivo de Pontevea (Figura 2.3).

Posteriormente, en el mes de enero de 2012, a pesar de que la actividad de las diferentes enzimas debería descender en ambos suelos de cultivo por el efecto de las bajas temperaturas (Wardle, 1992; Debosz *et al.*, 1999; Sinsabaugh *et al.*, 2008), tanto en Laraño como en Pontevea este comportamiento se pone de manifiesto únicamente para algunas de las enzimas analizadas, Así, entre las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico, en el suelo de cultivo de Laraño solamente la actividad invertasa exhibe una disminución durante la época de frío invernal (Figura 6.12), mientras que en el suelo de cultivo de Pontevea esta reducción se aprecia para las actividades CM-celulasa y fosfomonoesterasa (Figuras 6.10 y 6.14). Por el contrario, es destacable que en las dos capas de suelo de ambos suelos de cultivo, la mayoría de las enzimas muestran valores de actividad que, o bien permanecen aproximadamente constantes o bien aumentan durante esta época del año. En el caso del suelo agrícola de Pontevea, el hecho de que no exista una disminución en la actividad de la mayoría de las enzimas hidrolíticas investigadas durante la época de bajas temperaturas puede ser consecuencia de la descomposición progresiva de las raíces de las plantas del maíz que

quedaron en el suelo (Granatstein *et al.*, 1987; Dick, 1994). Por su parte, en el caso del suelo de cultivo de Laraño, la falta de un descenso generalizado de la actividad enzimática en la época de invierno, cuando se produce el descenso de las temperaturas edáficas, puede estar en relación con la vegetación de prado que crece durante esa época del año. Así, el crecimiento y desarrollo de la vegetación pratense implica la existencia de abundante suelo rizosférico, lo que proporciona gran cantidad de materia orgánica lábil al suelo mediante los exudados radiculares, estimulando de este modo la actividad de las diferentes enzimas, (Lynch y Panting, 1982; McGill *et al.*, 1986; Kaiser y Heinemeyer, 1993; Jin *et al.*, 2009). Así, el potencial hidrolítico de algunas enzimas puede no fluctuar en función de las condiciones ambientales si en el suelo existe un *pool* constante y suficiente de sustratos (Aon y Colaneri, 2001; Krämer *et al.*, 2013) el cual, en el caso del Pontevea, podría proceder de los restos vegetales en descomposición tras la cosecha del maíz, mientras que en el caso del suelo de cultivo de Laraño estaría relacionado con el crecimiento de la vegetación pratense.

En resumen, el hecho de que en los dos suelos de cultivo la mayoría de las actividades enzimáticas de tipo hidrolítico no se ajusten al ciclo natural marcado por las condiciones climáticas, es decir, no muestren un descenso en esta época del año, puede deberse a la distinta naturaleza de las mismas, ya que hay enzimas que están más relacionadas con la entrada de materia orgánica fresca, como es el caso de las enzimas relacionadas con el ciclo del carbono, mientras que otras enzimas están más influenciadas por el crecimiento vegetal y la descomposición de los restos vegetales y de la materia orgánica en el subsuelo (Bolton *et al.*, 1985; Martens *et al.*, 1992; Dick, 1994). Además, hay que tener en cuenta las labores agrícolas que tienen lugar en ambos suelos de cultivo, ya que éstas distorsionan el mencionado ciclo natural a largo plazo (Conant *et al.*, 2007).

Por otra parte, un comportamiento diferente lo exhiben las dos actividades enzimáticas oxidorreductasas investigadas ya que, a pesar de que durante esta época del año existen sustratos en los dos suelos agrícolas, la actividad de estas enzimas disminuye (Figuras 6.16 y 6.17) durante la época de bajas temperaturas en el mes de enero (Figura 2.1). Este comportamiento sugiere que, a diferencia de las enzimas de tipo hidrolítico, las cuales se encuentran fuertemente condicionadas por los laboreos agrícolas, las actividades oxidorreductasa, relacionadas con la actividad de los microorganismos del suelo, se encuentran más condicionadas por las condiciones ambientales (Díaz-Molina, 2003; Paz-Ferreiro, 2006). De este modo, las bajas temperaturas derivarían en una menor actividad microbiana que provocaría, a su vez, un descenso de las actividades enzimáticas

oxidorreductasa. Esto se apoya, además, en el hecho de que dicho descenso de actividad es más apreciable en los dos suelos de cultivo en la capa de 0-10 cm, que es la que se encuentra influenciada más directamente por las oscilaciones climáticas de la temperatura.

La siguiente labor agrícola que se llevó a cabo tras el mes de enero tuvo lugar únicamente en el suelo de Laraño, en el cual se cortó la hierba y, posteriormente, se añadió NPK durante el mes de febrero (Figura 2.2). Según se indicó en el apartado de resultados (epígrafes 6.1.2.7 y 6.1.2.8), en esta misma época del año se aprecia un incremento en la actividad de las fosfatasas, el cual es más intenso en la capa de 0-10 cm. Este aumento puede derivar de la estimulación del crecimiento radicular y de las plantas como consecuencia de la aplicación del fertilizante (Lynch y Panting, 1980; López Pérez *et al.*, 1990) lo cual puede dar lugar, a su vez, a un enriquecimiento en compuestos orgánicos debido a la transferencia y a la rizodeposición de carbono orgánico proveniente de las raíces de las plantas (McNair Bostick *et al.*, 2007; Zhong y Cai, 2007).

Posteriormente, durante los meses de marzo y mayo de 2012 la actividad de algunas enzimas vuelve a aumentar en los dos suelos agrícolas, si bien las enzimas cuya actividad se incrementa no son las mismas en ambos suelos. Esta época coincide con el aumento de la temperatura edáfica en Laraño y en Pontevea (Figura 2.1), pero mientras en el suelo de Pontevea coincide con las fechas en las que se llevaron a cabo las labores agrícolas, en Laraño el suelo se encontraba como prado (Figura 2.2) por lo que, aparte de la temperatura más favorable, común en ambos casos, posiblemente haya que atribuir dichos incrementos a diferentes factores en cada uno de los suelos. En el suelo de Laraño se aprecia un incremento en la actividad de ambas oxidorreductasas (Figuras 6.16 y 6.17), el cual puede ser consecuencia del incremento de la temperatura edáfica (Wardle, 1992; Debosz *et al.*, 1999; Sinsabaugh *et al.*, 2008), tal y como sugiere el hecho de dicho aumento es más marcado en la capa superficial del suelo que en la de 10-30 cm. Además, también se aprecia un incremento para las actividades enzimáticas relacionadas con el ciclo del carbono en el mes de mayo (Figura 6.10 hasta la Figura 6.12), el cual puede estar en relación, a su vez, con el aumento de la actividad microbiana, así como con la descomposición de las raíces de la vegetación del prado tras el corte de hierba que se llevó a cabo algunos días antes de la toma de muestras de suelo y con los restos de hierba que pudieran haber quedado en superficie del suelo después de dicha corte.

Por su parte, tal y como se puso de manifiesto cuando se describieron los resultados durante este mismo periodo en el suelo agrícola de Pontevea, la mayoría de enzimas, como las

relacionadas con el ciclo del nitrógeno, la CM-celulasa, la β-glucosidasa, la fosfomonoesterasa y ambas oxidorreductasas, exhiben un aumento en sus valores de actividad, los cuales son, además, similares en las dos capas de suelo (Figuras 6.16 y 6.17). Dicho comportamiento sugiere que, además del aumento de la temperatura edáfica en esta época del año, la actividad de las diferentes enzimas investigadas estaría fuertemente influenciada por las labores agrícolas (Dick, 1992; Bandick y Dick, 1999; Aon y Colaneri, 2001). Así, el arado y la fertilización orgánica pueden ocasionar un aumento de la actividad microbiana y enzimática en un corto periodo de tiempo (Gupta y Germida, 1988; Kandeler *et al.*, 1999a; Fierer *et al.*, 2003; Kuzyakov, 2010), lo cual concuerda con lo observado en este estudio, ya que las tomas de muestras de suelo de los meses de marzo y mayo se realizaron poco tiempo después de que tuviesen lugar dichas labores agrícolas (Figura 2.3). Asimismo, la fertilización orgánica con purín aporta una gran cantidad de sustratos nitrogenados al suelo (Carballas y Díaz-Fierros, 1990), por lo que el incremento de las actividades enzimáticas relacionadas con el ciclo biogeoquímico de este elemento resulta lógico. De este modo, lo observado en el suelo agrícola de Pontevea concuerda con lo señalado por autores como Bol *et al.* (2003) o Kandeler y Eder (1993), quienes afirman que la actividad de algunas enzimas, como aquéllas involucradas en el ciclo del nitrógeno, aumentan tras la adición de fertilizantes orgánicos. Además, también coincide con lo indicado por Jin *et al.* (2009), quienes aprecian un incremento en las actividades enzimáticas ureasa y catalasa tras el arado, como consecuencia de una mayor actividad microbiana en respuesta a un aumento en la disponibilidad de oxígeno en el suelo.

De acuerdo con lo indicado hasta el momento y con la excepción de las actividades enzimáticas oxidorreductasas, parece que de un modo general la variación anual de las distintas actividades enzimáticas en los dos suelos de cultivo no sigue las fluctuaciones naturales de las condiciones ambientales. Esto estaría relacionado con la multitud de efectos sinérgicos que pueden tener lugar en los suelos agrícolas debido al impacto de las variables climáticas con las labores agrícolas realizadas a lo largo del tiempo (Debosz et al., 1999; Sinsabaugh, 2010)

En cuanto a la variación anual de las actividades enzimáticas en los suelos forestados hay que tener en cuenta que cuando los suelos agrícolas son forestados las labores que se hacían previamente dejan de realizarse, por lo que tanto la nueva vegetación arbórea como la microbiota edáfica deben adaptarse a unos nuevos requerimientos nutricionales particulares (Parfitt *et al.*, 2003). Así, con el paso del tiempo los suelos forestados tienden hacia un estado

de equilibrio ecológico y metabólico diferente del de partida, el cual tiende a coincidir con aquél que muestran los suelos naturales de cada región y que no han sido perturbados (Nsabimana *et al.*, 2004; Wallenius *et al.*, 2011). De este modo, cabría esperar que las fluctuaciones anuales de las actividades enzimáticas en estos suelos se produjesen, además de en relación a las condiciones ambientales de humedad y temperatura, en función de los aportes de materia orgánica procedentes de la *litter*, de la rizodeposición y del crecimiento radicular de la vegetación, tanto arbórea como del sotobosque (Bandick y Dick, 1999; Debosz *et al.*, 1999; Krämer y Green, 2000; Criquet *et al.*, 2002), mostrando así incrementos en las épocas de otoño y primavera, respectivamente, y valores más bajos durante el invierno (Quilchano y Marañón, 2002; Sinsabaugh et al., 2008; Baldrian et al., 2013). Aunque no se han encontrado en la literatura estudios acerca de la variación anual de la actividad metabólica en suelos forestados, la tendencia general mostrada por las dos forestaciones investigadas coincide con lo señalado por otros autores para suelos forestales (Trasar-Cepeda *et al.*, 1998; Prietzel, 2001; Criquet *et al.*, 2002; Criquet *et al.*, 2004; Sardans y Peñuelas, 2005), quienes afirman que la actividad de las enzimas fluctúa a lo largo del año en función de las variaciones en las condiciones ambientales y en la actividad microbiana, que se producen en respuesta a los cambios en la disponibilidad de sustratos orgánicos (Sinsabaugh *et al.*, 1993; Holmes y Zak, 1994). Sin embargo, en el caso de los suelos investigados en este estudio dicha adaptación a las nuevas condiciones ambientales tras la forestación es diferente en Laraño y en Pontevea, ya que este cambio no afecta en las dos forestaciones a las mismas enzimas, ni con la misma intensidad. Así, según ya se indicó en el apartado de resultados (epígrafe 6.1.2), y a diferencia de lo que ocurre con los suelos de cultivo de procedencia, en los suelos forestados investigados la mayoría de las enzimas analizadas muestran, de un modo general, una tendencia más clara a fluctuar en función de las condiciones ambientales y de los aportes de materia orgánica, es decir, a mostrar valores más elevados en las épocas de otoño y primavera y más bajos durante el invierno. Asimismo, hay que destacar que durante todo el año, tanto en Laraño como en Pontevea las oscilaciones son mucho más marcadas en la capa superficial que en la de 10-30 cm, confirmando así que los suelos forestados tienden a recuperar la dinámica natural en las variaciones de la actividad metabólica, ya que es la capa más superficial la que se encuentra más directamente influenciada tanto por las oscilaciones térmicas, como por los aportes de biomasa y *litter* procedentes de la vegetación (Wittmann *et al.*, 2004).

Durante los meses de septiembre y noviembre, el suelo forestado de Laraño exhibe un aumento de actividad para las enzimas ureasa, CM-celulasa, β-glucosidasa, arilsulfatasa y ambas oxidorreductasas, mientras que en el suelo de Pontevea este incremento se aprecia, además de para ambas oxidorreductasas, para la actividad ureasa, la CM-celulasa, la invertasa y para ambas fosfatasas (ver figuras correspondientes, desde la Figura 6.7 hasta la Figura 6.17). El comportamiento en la actividad de estas enzimas en esta época del año es diferente al exhibido por sus respectivos suelos agrícolas de procedencia los cuales, tal y como se indicó con anterioridad, no muestran dichos aumentos. Así, el incremento de las actividades enzimáticas en las forestaciones de Laraño y Pontevea estaría relacionado principalmente con la acumulación de hojas procedentes de los árboles (Venkatesan y Senthurpandian, 2006; Müller y Kögel-Knabner, 2009) que cayeron sobre la superficie de las dos parcelas entre los meses de septiembre y noviembre confirmando, de este modo, que tras el cambio de uso del suelo algunas actividades enzimáticas tienden a comportarse como lo harían en los suelos naturales que nunca fueron afectados por el laboreo agrícola, es decir, que pasarían de estar reguladas fundamentalmente por dichas labores, a hacerlo por las condiciones ambientales y por la entrada de materia orgánica fresca al suelo (Sinsabaugh *et al.*, 1993; Holmes y Zak, 1994). Del mismo modo, la mayor entrada de restos orgánicos a los suelos forestados en estos meses estaría contribuyendo a una actividad microbiana más elevada (Quilchano y Marañón, 2002), tal y como señalan los ya mencionados incrementos en las actividades enzimáticas oxidorreductasa en Laraño y en Pontevea durante esta época del año (Figuras 6.16 y 6.17). Dicho comportamiento coincide, además, con el hallado por Sinsabaugh *et al.* (2005), quienes aprecian un marcado incremento en la actividad de varias enzimas oxidorreductasa durante el otoño en suelos de bosques caducifolios del norte de Estados Unidos derivado de la entrada de residuos orgánicos, comportamiento que estos autores atribuyen a la descomposición de los restos vegetales.

No obstante, puede resultar llamativo que las enzimas que exhiben aumentos de actividad durante esta época del año no sean las mismas en los dos suelos forestados. Además, estos aumentos tampoco se producen en el mismo momento, ya que en algunos casos se producen en septiembre y en otros en noviembre, ni con la misma intensidad en las dos parcelas, puesto que el suelo forestado de Pontevea tiene valores de actividad más elevados que el de Laraño para la mayoría de enzimas durante esos meses; (epígrafe 6.1.2; Tablas 3.6 y 3.12 del Anexo). Existen varias posibles explicaciones para este distinto comportamiento. Por un lado, éste puede estar relacionado con la diferente velocidad de descomposición de la materia orgánica

que llega a los dos suelos forestados, lo cual estará directamente relacionado con su composición (Theuerl y Buscot, 2010). A pesar de que los dos suelos forestados portan la misma especie de árbol, la composición de sus respectivos sotobosques es diferente (principalmente herbáceo en Laraño y más leñoso en Pontevea). De este modo, y coincidiendo con lo que se indicó en el capítulo anterior (estudio de la influencia de la forestación en el perfil del suelo; epígrafe 5.2.2), la diferente composición vegetal del sotobosque en los dos suelos forestados puede provocar diferencias en la composición de la materia orgánica que llega al suelo y originar, de este modo, que el comportamiento de las actividades enzimáticas durante el otoño no sea igual en las dos forestaciones.

Por otra parte, hay que tener en cuenta la biomasa caída en las dos parcelas en esta época del año, la cual contribuye a que la cantidad total de biomasa vegetal sea diferente en las dos parcelas (4,292 Tm ha^{-1} en Laraño y 12,888 Tm ha^{-1} en Pontevea; Tabla 5.2) y que puede provocar también que las oscilaciones de las diferentes enzimas difieran en los dos suelos forestados. En último lugar, hay que tener en consideración la corta edad de las forestaciones (11 años en el momento de la toma de muestras), la cual hace que la producción primaria neta de los árboles sea aún baja (Davis, 1995; Manies *et al.*, 2005), originando que las fluctuaciones en la actividad de las enzimas en respuesta a la entrada de biomasa vegetal en esta época del año no sea clara y no se aprecie de la misma forma para todas las enzimas analizadas.

Tras la época de otoño, durante el invierno, se podría esperar que la actividad de las distintas enzimas en los dos suelos forestados descendiese como consecuencia de una menor actividad metabólica de los suelos, derivada de la acción de las bajas temperaturas (Figura 2.1) sobre la actividad de la microbiota edáfica (Wardle, 1992; Debosz *et al.*, 1999; Sinsabaugh *et al.*, 2008). Por ello, sería de esperar que las muestras tomadas en enero de 2012 en las dos parcelas forestadas mostrasen un descenso generalizado de la actividad de los diferentes enzimas. Sin embargo, y al contrario de lo que cabría esperar, en el suelo forestado de Laraño este comportamiento no se manifiesta de una forma clara, ya que a pesar de que según lo esperable el descenso se aprecia en la capa superficial (que es la más influenciada por las condiciones ambientales), éste solo se observa para la actividad ureasa, la β-glucosidasa y la catalasa (ver gráficos correspondientes, desde la Figura 6.7 hasta la Figura 6.17). Por otra parte, en el suelo forestado de Pontevea este descenso en la capa de 0-10 cm es más generalizado, ya que se observa para las actividades proteasa-BAA, CM-celulasa, invertasa, fosfomonoesterasa y ambas oxidorreductasas (ver gráficos correspondientes, desde la Figura

6.7 hasta la Figura 6.17). De acuerdo con las variaciones de las actividades enzimáticas observadas en los suelos forestados en esta época del año, parece que en Laraño el cambio de uso del suelo no propició que las distintas enzimas fluctúen en base a las condiciones ambientales, ya que éstas se comportan de un modo similar a como lo hacen en su suelo de cultivo de procedencia. Por su parte en Pontevea, y al contrario de lo que ocurre en la parcela de Laraño parece que la variación de la actividad de la mayoría de las enzimas en el suelo forestado en esta época del año, sí se aproxima más al que cabría esperar en los suelos naturales, aunque esto no sucede para todas las enzimas analizadas. La explicación a este distinto efecto de la forestación no puede estar en relación únicamente con la temperatura edáfica, ya en el mes de enero es parecida en las dos forestaciones (9,0 ºC en Laraño y 9,8 ºC en Pontevea; Figura 2.1). Por el contrario, estas diferencias pueden estar relacionadas con el uso previo del suelo el cual, tal y como se indicó con anterioridad, es muy diferente en las dos parcelas. Así, varios autores afirman que, por lo general, los suelos dedicados a prado y las rotaciones agrícolas (como es el caso de Laraño) tienen más cantidad de materia orgánica, más actividad microbiana y valores de actividades enzimáticas más elevados que aquellos dedicados a monocultivo y que quedan en barbecho el resto del año (como es el caso de Pontevea) (Dick, 1984; McGill *et al.*, 1986; Doran *et al.*, 1998; Bandick y Dick, 1999; Franzluebbers *et al.*, 2012), lo cual coincide con los resultados de este estudio (Tabas 3.5, 3,6, 3.11 y 3.12 del Anexo). Asimismo, es posible que las condiciones microclimáticas y microtopográficas de cada parcela forestada hayan influido en la diferente adaptación a las condiciones ambientales que muestran las actividades enzimáticas en los suelos de Laraño y Pontevea. De hecho, por su situación geográfica, el suelo de Laraño se encuentra en una zona de vega muy próxima al río, por lo que tiene disponibilidad permanente de agua y elevada humedad edáfica a lo largo del tiempo y está, además, protegida de los vientos al estar rodeada de colinas, por lo que las variaciones climáticas a lo largo de los años pueden estar amortiguadas. Por su parte, el suelo forestado de Pontevea se encuentra en una zona de vega más alejada del cauce fluvial, por lo que su disponibilidad hídrica a lo largo del tiempo puede ser menor que en Laraño. Además, esta parcela se localiza en una zona cuya orografía es suave, de modo que está menos protegida del viento, pudiendo ser las variaciones climáticas a lo largo de los años más acusadas que en el suelo de Laraño.

Durante la primavera, esto es, en las muestras tomadas en los meses de marzo y mayo de 2012, la actividad de varias de las enzimas investigadas aumentan en ambos suelos forestados lo cual, tal y como se indicó previamente, se aprecia de un modo más claro en la capa de 0-10

cm de cada suelo por estar ésta directamente influenciada por las condiciones ambientales y por la disponibilidad de nutrientes (Wittmann *et al.*, 2004). No obstante, las enzimas que exhiben aumentos de actividad no son las mismas en los dos suelos forestados, ni tampoco exhiben dichos picos en el mismo momento ya que, según se indicó en el apartado de resultados (epígrafe 6.2.2), en cada una de las forestaciones algunas enzimas muestran dicho aumento en el mes de marzo, mientras que otras lo exhiben en el mes de mayo. Dichas diferencias pueden estar en relación con la distinta topografía de cada parcela y con las diferentes condiciones microclimáticas en los suelos de los suelos de Laraño y de Pontevea. Asimismo, esta falta de concordancia puede derivar de diferencias en el origen, estado y/o persistencia de las diferentes enzimas (Deng y Tabatabai, 1997), que pueden ser diferentes en los dos suelos forestados, así como con la diferente cantidad y composición de la materia orgánica y *litter* en ambos suelos, la cual puede condicionar en gran medida su actividad enzimática (Burns, 1978; Nannipieri *et al.*, 1983; Sinsabaugh *et al.*, 2008; Baldrian *et al.*, 2013), ocasionando diferencias en las dos forestaciones. Durante esta época del año en la capa superficial del suelo forestado de Laraño se aprecia un aumento para la actividad proteasa-BAA, la β-glucosidasa, la invertasa, ambas fosfatasas y ambas enzimas oxidorreductasas, mientras que en el suelo forestado de Pontevea, dicho incremento se observa para las actividades enzimáticas del ciclo del carbono, la proteasa-BAA, la ureasa, la fosfomonoesterasa y para ambas actividades oxidorreductasa (ver gráficos correspondientes, desde la Figura 6.7 hasta la Figura 6.17). Dichos aumentos pueden justificarse por varias razones. Por una parte, pueden ser consecuencia de una actividad microbiológica más elevada en esta época del año, tal y como sugiere el aumento en la actividad de ambas enzimas oxidorreductasa en Laraño y en Pontevea. A su vez, la mayor actividad microbiana puede estar relacionada con el incremento en la temperatura edáfica, unido a la elevada humedad de los suelos (Wardle, 1992; Debosz *et al.*, 1999; Sinsabaugh *et al.*, 2008) que se observa en las dos forestaciones en esa época del año (Figura 2.1). Por otra parte, el incremento en la actividad de las citadas enzimas en las capas superficiales de ambos suelos forestados puede derivar de la descomposición de la *litter* y la biomasa acumuladas en los meses anteriores, lo cual aumenta la entrada al suelo de compuestos orgánicos solubles (Kotroczó *et al.*, 2014). En último lugar, otra razón que justificaría el aumento de las actividades enzimáticas en ambos suelos forestados durante estos meses puede estar relacionada con el crecimiento radicular de los árboles y de la vegetación del sotobosque en cada suelo forestado, lo cual aporta materia orgánica lábil y sustratos a los microorganismos y enzimas edáficos por medio de los exudados radiculares (Högberg *et al.*, 2010; Kaiser *et al.*, 2010; Kotroczó *et al.*, 2014). De

hecho, se sabe que la actividad microbiana está muy ligada al crecimiento radicular y a su actividad ectomicorrítica, la cual es una gran productora de varias enzimas como las glucosidasas o las fosfatasas (Conn y Dighton, 2000).

Sin embargo, las oscilaciones de las diferentes actividades enzimáticas en los meses de marzo y mayo sugieren un comportamiento diferente si se comparan ambas forestaciones entre sí. Así, y de un modo general, en el suelo forestado de Laraño la mayoría de enzimas fluctúa de un modo similar a como lo hacen en su suelo agrícola de procedencia ya que, según lo indicado previamente, son prácticamente las mismas enzimas las que muestran un aumento en sus valores de actividad durante estos meses en los dos suelos de la parcela de Laraño. Dicho de otro modo, parece que en el suelo forestado de Laraño las diferentes actividades enzimáticas no oscilan en función de las condiciones ambientales y de los cambios en la disponibilidad de los sustratos orgánicos. La explicación a este comportamiento puede guardar relación con el uso previo del suelo, ya que durante estos meses no se realizaron labores agrícolas en el suelo de cultivo de Laraño (a excepción de la corta de la hierba; Figura 2.2) y, además, el incremento de la temperatura edáfica es parecido para los dos suelos de esta parcela (Figura 2.1). De esta manera, el alto contenido en materia orgánica y los elevados valores de actividad enzimática que, por lo general, muestra el suelo agrícola de Laraño durante todo el periodo de estudio (epígrafe 6.2.2), unido a la corta edad de los árboles que, como ya se dijo previamente era de 11 años en el momento de la toma de muestras, y a las condiciones microclimáticas suaves de la zona donde se encuentra la parcela de Laraño, pueden impedir que tras el cambio de uso, la actividad enzimática en este suelo se comporte como lo haría en un suelo natural que nunca fue sometido a ningún tipo de laboreo. Por su parte, y según se señaló anteriormente, el suelo forestado de Pontevea también muestra variaciones parecidas a las de su suelo agrícola de origen durante estos meses, ya que muchas de las enzimas investigadas exhiben aumentos de actividad en los dos suelos de la parcela de Pontevea. Asimismo, el aumento de la temperatura edáfica es parecido en ambos suelos en esta época del año (Figura 2.1), por lo que se podría pensar que, al igual que en Laraño, el suelo forestado de Pontevea no oscila de acuerdo con las variaciones naturales. Sin embargo, y a diferencia de Laraño, en el suelo agrícola de Pontevea dichos incrementos estarían relacionados con las labores llevadas a cabo en el suelo durante esa época del año (Figura 2.3), mientras que en el suelo forestado, estos estarían en relación con las condiciones ambientales y con las condiciones microclimáticas derivadas de la topografía del lugar, así como del aumento de la disponibilidad de nutrientes en los meses de marzo y mayo,

sugiriendo, de ese modo, que el suelo forestado de Pontevea muestra una cierta tendencia a comportarse tal y como lo harían los suelos forestales.

Dado que en las dos parcelas la edad de las forestaciones es similar (11 años en el momento que se tomaron las muestras), no parece que el tiempo transcurrido desde la plantación de los árboles sea un factor determinante que justifique las diferentes oscilaciones anuales mostradas por las actividades enzimáticas en Laraño y en Pontevea. Sin embargo, considerando el diferente punto de partida metabólico de los suelos agrícolas iniciales, queda de manifiesto que forestar un suelo de cultivo que tiene valores elevados de actividad microbiana y enzimática (Laraño), condiciona enormemente dichas actividades tras el cambio de uso, dificultando que éstas sigan la tendencia a oscilar en función de las condiciones ambientales. En cambio, forestar un terreno de cultivo cuyos valores de actividad enzimática son por lo general más bajos (Pontevea) origina una adaptación más rápida de la actividad microbiana y de las actividades enzimáticas tras el cambio de uso, de modo que, por lo general, éstas tienden a fluctuar de una manera más acorde a las condiciones ambientales de humedad y temperatura y a la disponibilidad de sustratos orgánicos del suelo.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

6.3 SÍNTESIS

En los suelos de cultivo las propiedades químicas y las actividades enzimáticas no suelen seguir la tendencia natural a oscilar en función de las condiciones ambientales de temperatura y humedad edáficas, ya que están fuertemente influenciadas por las labores agrícolas que se realizan a lo largo del año. En cambio, y a diferencia de los suelos de cultivo de partida, se espera que en los suelos forestados se recupere la evolución natural, es decir, que las diferentes propiedades químicas y las actividades enzimáticas muestren una tendencia a oscilar a lo largo del año en función de las condiciones ambientales y de los cambios en la disponibilidad de los sustratos orgánicos del suelo. Sin embargo, los resultados del presente estudio ponen de manifiesto que dicha tendencia no es clara y tampoco es igual en las dos forestaciones.

En el suelo forestado de Laraño, las enzimas cuya variación estacional pareció estar más condicionada por los factores ambientales y por la disponibilidad de nutrientes fueron las oxidorreductasas y aquéllas relacionadas con el ciclo del carbono, Sin embargo, la mayoría de actividades enzimáticas (las relacionadas con los ciclos del nitrógeno, del fósforo y del azufre) oscilaron a lo largo del año de un modo similar a como lo hicieron en su suelo de cultivo de procedencia. Este comportamiento estaría sugiriendo que en el suelo forestado de Laraño, la actividad de las enzimas se encuentra muy condicionada por su suelo agrícola de procedencia, lo cual podría derivar, a su vez, de la gran cantidad de materia orgánica y de nutrientes del suelo de cultivo de origen.

Por su parte, en el suelo forestado de Pontevea, y a diferencia de lo que sucede en el suelo de Laraño, tan sólo las actividades enzimáticas relacionadas con los ciclos biogeoquímicos del fósforo y del azufre siguieron tendencias anuales parecidas a las de su suelo agrícola de procedencia, lo cual sería consecuencia de la fertilización recibida en el pasado. En cambio, la mayoría de enzimas, es decir, aquéllas implicadas en los ciclos del carbono y del nitrógeno, y las enzimas oxidorreductasas, parece que fluctuaron a lo largo del año en función de las condiciones ambientales de temperatura y humedad y de la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

De un modo general, puede afirmarse que las actividades enzimáticas en los dos suelos forestados no fluctuaron claramente a lo largo del año tal y como lo harían en los suelos naturales, es decir, en aquellos en los que nunca se realizó ningún tipo de laboreo. Este comportamiento podría considerarse una consecuencia del legado del manejo agrícola pasado

en cada una las dos parcelas, pero también podría estar relacionada con la corta edad de las forestaciones (11 años en el momento de la toma de muestras). No obstante, a pesar de que dicho comportamiento no fue del todo evidente, parece que la forestación del terreno agrícola dedicado al monocultivo de maíz alternado con barbecho (Pontevea) provocó una más clara y más rápida adaptación de las enzimas a fluctuar en función de las condiciones ambientales y de la disponibilidad de nutrientes edáficos, que la que provocó la forestación del terreno de cultivo dedicado a la rotación maíz-prado (Laraño).

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

SÍNTESIS GLOBAL

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

7. SÍNTESIS GLOBAL

A principio de la década de los 90, la Unión Europea promulgó un Reglamento (CE 2080/92) que confirió un marco legal para que las Administraciones Públicas de los distintos países comenzaran a subvencionar la transformación de terrenos agrícolas marginales, es decir, terrenos de baja productividad agraria (Cerdá, 2003), en terrenos forestales (forestación). Sin embargo, en el caso de Galicia muchas de las forestaciones se realizaron fundamentalmente sobre terrenos de calidad y no sobre suelos agrícolas marginales, de modo que se produjo una importante pérdida de tierras de alto valor agrológico (García y Pérez, 2001).

Hasta la fecha, la mayoría de estudios llevados a cabo en suelos forestados de diferentes partes del mundo se centraron principalmente en evaluar los efectos de la forestación sobre las modificaciones de los distintos *stocks* de carbono en suelos agrícolas marginales. No obstante, y pese al grave impacto que desde un punto de vista de la agricultura supuso la forestación de suelos de cultivo de elevada productividad, tal y como las que se produjeron en Galicia, las investigaciones sobre la modificación de los *stocks* de carbono llevadas a cabo en suelos gallegos forestados son muy escasas. Además, a pesar de las posibles variaciones en los *stocks* de carbono edáficos derivadas de la forestación, el cambio de uso de agrícola a forestal debería llevar asociado también una serie de transformaciones en los ciclos biogeoquímicos de nutrientes esenciales como consecuencia, fundamentalmente, del cese de las fertilizaciones tanto orgánicas como inorgánicas y de la incorporación de los residuos de las cosechas al suelo, así como de la restitución de una cubierta vegetal permanente de porte arbóreo. Dichas transformaciones favorecerían que nutrientes como el fósforo, el nitrógeno y el azufre contenidos en la materia orgánica, pasasen a ser asimilables por las plantas y por los microorganismos edáficos a través de una serie de procesos mediados por la microbiota y por las enzimas del suelo (Chen *et al.*, 2003). De este modo, dado que la transformación de tierras de cultivo en terrenos forestales deberían implicar un cambio en la dinámica de los bioelementos y de la materia orgánica, es lógico pensar que dicho cambio de uso conllevará una serie de modificaciones en el suelo tanto a nivel de las propiedades físicas, químicas, biológicas y bioquímicas, como a nivel de la composición y estructura de las poblaciones microbianas. Este trabajo se ha dedicado a estudiar las modificaciones bioquímicas que causa la forestación en los suelos, de manera que para estudiar las variaciones derivadas de la conversión de terrenos de cultivo en terrenos forestales se analizaron algunas propiedades generales de los suelos y varias actividades enzimáticas (que son algunas de las propiedades bioquímicas que determinan el metabolismo edáfico), por ser éstas últimas altamente

sensibles a las transformaciones derivadas del manejo y del cambio de uso del suelo, a los cambios ambientales y a cualquier tipo de estrés externo (Frankenberger Jr y Johanson, 1983; Dick, 1994; Bandick y Dick, 1999; Wang *et al.*, 2012).

Las actividades enzimáticas del suelo presentan una elevada variabilidad tanto en el espacio como en el tiempo (Burns *et al.*, 2013). Esto se debe a que están condicionadas, en gran medida por la actividad de los microorganismos y por la disponibilidad de nutrientes y de materia orgánica en el suelo, y a que tanto esta última como los nutrientes y los microorganismos están distribuidos de un modo heterogéneo en los centímetros superficiales del horizonte mineral del suelo y en su perfil y, además, todos ellos son variables en función de la época del año (Cambardella *et al.*, 1994; Wentzel *et al.*, 1994; Debosz *et al.*, 1999; Nannipieri *et al.*, 2002; Lorenz y Lal, 2005; Rumpel y Kögel-Knabner, 2011). Además, el tipo de vegetación del suelo (arbórea, arbustiva, herbácea, etc.) también puede causar efectos variables sobre las actividades enzimáticas mediante los exudados radiculares (Burns, 1978) o mediante asociaciones con micorrizas (Guo y Han, 2008). Por estos motivos, para determinar de la manera más completa posible los cambios acontecidos en el metabolismo de los suelos tras la forestación, en el presente trabajo de investigación se realizaron diferentes tipos de seguimiento de las actividades enzimáticas del suelo: un estudio general en el que se analizaron los primeros 10 cm del horizonte mineral, otro en el perfil del suelo (hasta la profundidad de 100 cm) y un último estudio a lo largo del año (variación estacional).

En el estudio general se analizaron las principales propiedades físicas y químicas y las actividades enzimáticas en 35 suelos forestados y los valores obtenidos se compararon con los de suelos adyacentes, que mantenían el uso previo de cultivo (maíz alternado con barbecho o maíz alternado con prado) y que fueron utilizados como referencia.

En relación al contenido en materia orgánica de los suelos forestados los estudios recogidos en la literatura reportan resultados muy variables, de modo que algunos autores no apreciaron ningún tipo de modificaciones (Bashkin y Binkley, 1998; Chen *et al.*, 2000; Smal y Olszewska, 2008), otros observaron aumentos (Guo y Gifford, 2002; Laganière *et al.*, 2010; Nave *et al.*, 2013) y otros apreciaron descensos (Parfitt *et al.*, 1997; Perrott *et al.*, 1999; Ross *et al.*, 1999; Farley *et al.*, 2004). En el caso de los suelos forestados investigados en este trabajo, los resultados del estudio general mostraron que la forestación de terrenos agrícolas provocó un ligero incremento del contenido en materia orgánica (carbono y nitrógeno totales) para la mayoría de los suelos forestados en relación al de sus suelos de cultivo de procedencia, aunque en general no fue estadísticamente significativo. Dicho incremento

concuerda con lo señalado por algunos autores citados previamente (Guo y Gifford, 2002; Laganière *et al.*, 2010; Nave *et al.*, 2013) y se atribuyó al cese de las labores agrícolas y a la restitución de una cubierta vegetal de tipo permanente. Normalmente, el cultivo de los suelos origina una pérdida de materia orgánica como consecuencia principalmente de la roturación causada por el arado, que conlleva la ruptura de la estructura física del suelo y de los agregados y provoca su exposición frente a los organismos descomponedores (Davidson y Ackerman, 1993; Paustian *et al.*, 1997). Sin embargo, la forestación de los suelos de cultivo supuso el cese de las labores agrícolas, por lo que la materia orgánica, que probablemente se había perdido debido al manejo previo del suelo, inició una tendencia a la recuperación posiblemente debida de manera fundamental, al establecimiento de una cubierta vegetal permanente que favoreció la acumulación de restos vegetales sobre la superficie del suelo. No obstante, es importante destacar que los resultados obtenidos sugieren que el ritmo de esta recuperación es lento, al menos durante los primeros años tras el cambio de uso, lo que también concuerda con lo señalado por diversos autores (Davidson y Ackerman, 1993; Johnson y Curtis, 2001). Hay que destacar que, independientemente de la tendencia generalizada al incremento, en algunas de las parcelas investigadas no se observó ningún tipo de modificación en el contenido en materia orgánica tras el cambio de uso e, incluso, en otras se observó una pequeña reducción tanto del contenido en carbono como en nitrógeno total de los suelos. Estas pérdidas se relacionaron con la rápida mineralización de la materia orgánica existente en el suelo, así como con la reducción de la entrada de material orgánico en superficie derivado del cese de las fertilizaciones orgánicas

A su vez, la forestación causó una disminución de la densidad aparente de los suelos debido al aumento de la porosidad del suelo producido por el crecimiento de las raíces de los árboles y de las plantas del sotobosque (Messing *et al.*, 1997; Tang y Li, 2013) y a la incorporación en superficie de materia orgánica procedente de los restos vegetales, cuya densidad es mucho menor que la de la fracción mineral del suelo) procedente de los restos vegetales (Peichl *et al.*, 2012).

Por su parte, las actividades enzimáticas mostraron comportamientos muy variables en todos los suelos investigados. No obstante, y de un modo muy general, al comparar los valores medios de las diferentes actividades enzimáticas en los suelos forestados en relación a las de los suelos de cultivo de procedencia se observó que la forestación originaba una ligera tendencia al aumento de la actividad de la mayoría de las hidrolasas y de las oxidorreductasas estudiadas, lo cual se atribuyó a la interrupción de las labores agrícolas. Así, el cese de las

labores de arado en los suelos forestados hace que se interrumpa la mezcla periódica de las capas superficiales del suelo que suponían dichas labores, de modo que tras la sustitución de los cultivos anuales por una vegetación permanente de porte arbóreo se favorece la acumulación de *litter* y de restos vegetales sobre la superficie de los suelos, proveyendo de sustratos a los microorganismos y a las diferentes enzimas y causando, por tanto, un incremento en su actividad.

En un sentido contrario, actividades enzimáticas como la CM-celulasa y la fosfodiesterasa mostraron una tendencia generalizada al descenso en los suelos forestados. La reducción de la actividad CM-celulasa pudo ser consecuencia de la menor cantidad de restos vegetales ricos en celulosa que recibieron los suelos forestados en comparación con sus suelos de cultivo originarios. Así, los primeros recibieron *litter* y biomasa en descomposición procedente de la vegetación que tienen, por lo general, unas cantidades bajas de celulosa (10-20 %) (Berg y Laskowski, 2006). En cambio, la materia orgánica que se incorpora a los suelos de cultivo proviene de los aportes de purines, que poseen abundantes cantidades de celulosa (Leirós *et al.*, 1983), y de los restos de las cosechas que se entierran periódicamente mediante el arado, las cuales tienen una proporción de celulosa más elevada (entre el 30 y el 40 %) (Machinet *et al.*, 2011) que aquélla que recibieron los suelos forestados.

Por su parte, la reducción generalizada en la actividad de la fosfodiesterasa se atribuyó a dos factores diferentes, aunque interdependientes entre sí. Uno de ellos fue el menor requerimiento de fósforo inorgánico que suelen tener los árboles (Chapin III, 1983; Ribet y Drevon, 1996), en comparación con las mayores necesidades de este elemento que precisan los cultivos de maíz (Palm, 1995). Por otra parte, dicho descenso también puede ser consecuencia de la elevadísima cantidad media de fósforo inorgánico extraíble que tenían los suelos forestados (derivada de las aplicaciones de fertilizantes realizadas antes del cambio de uso) lo cual, unido a la menor necesidad de fósforo de los árboles previamente indicada, originó que no se precisara una actividad tan elevada de la fosfodiesterasa y que, por consiguiente, ésta descendiera frente a la de sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia.

Por otra parte, y a pesar del mencionado comportamiento global, la variabilidad que mostraron las diferentes actividades enzimáticas investigadas fue muy grande y su comportamiento en los suelos forestados fue poco claro. Por este motivo, se quiso comprobar la influencia de la forestación sobre la actividad de las distintas enzimas en función de unos determinados factores relacionados tanto con las características de las propias forestaciones,

como con las propiedades físicas y químicas de los suelos de cultivo de los que partieron, con el objetivo de identificar alguna tendencia algo más concreta en el comportamiento de las actividades enzimáticas de los suelos forestados.

Uno de los factores fue la edad de las forestaciones, la cual oscilaba entre los 4 y los 15 los años cuando se recogieron las muestras de suelo. Este factor no tuvo un efecto claro sobre la cantidad de materia orgánica, ni sobre la actividad de las distintas enzimas en los suelos forestados. La mayoría de trabajos recogidos en la literatura señalan que la cantidad de materia orgánica en los suelos forestados no empieza a incrementarse hasta pasados un mínimo de 10 ó 15 años, y que no lo hace de forma significativa hasta que pasan más de 20 ó 30 años (Paul *et al.*, 2002; Laganière *et al.*, 2010; Pérez-Cruzado *et al.*, 2012; Nave *et al.*, 2013) por lo que, en el caso de los suelos analizados, la ausencia generalizada de modificaciones en el contenido en materia orgánica en relación al tiempo transcurrido era esperable en cierta medida. Por su parte, la ausencia de influencia de la edad de las plantaciones sobre el grado de modificación que sufrieron las actividades enzimáticas de los suelos forestados podría ser consecuencia, precisamente, del corto periodo de tiempo transcurrido desde el cambio de uso, por lo que la dinámica de los nutrientes y de la materia orgánica en estos suelos aún no habría alcanzado el nuevo equilibrio (Berthrong *et al.*, 2009) y, por tanto, los cambios inducidos por la forestación a nivel metabólico aún no se habrían manifestado de un modo diferente para todas las forestaciones.

Otra de las características que diferenciaban a los suelos forestados investigados fue la localización donde fueron realizadas las forestaciones (referida ésta a la posición fisiográfica de ladera o de fondo de valle). Este factor tampoco pareció tener una especial relevancia en el comportamiento de la actividad de las diferentes enzimas, a pesar de que los suelos de vega tienen, generalmente, más cantidad de materia orgánica y más disponibilidad hídrica que los de ladera, lo cual podría afectar de un modo diferente a la actividad de los microorganismos tras la forestación y, por consiguiente, a la actividad de las enzimas (Aguilar y Heil, 1988; Pulford y Tabatabai, 1988; Kawaguchi *et al.*, 1995). En comparación con sus suelos agrícolas de procedencia, las diferentes enzimas investigadas mostraron un comportamiento aproximadamente similar, tanto en las forestaciones realizadas en suelos de vega como en aquéllas llevadas a cabo en suelos de ladera, sugiriendo así que el diferente régimen hídrico de los suelos no afectó a las actividades enzimáticas, quizás como consecuencia de las características climáticas de Galicia las cuales, debido a su elevada pluviosidad, pueden hacer que no existan periodos de sequía que puedan afectar de manera negativa a la actividad de los

microorganismos y de las enzimas del suelo y que sean lo suficientemente largos como para que sus efectos negativos sobre la actividad metabólica del suelo sean apreciables. Otra posible explicación sería que la dinámica de los nutrientes y de la materia orgánica, responsables en gran medida de la actividad enzimática de los suelos (Burns, 1978), no se hubiese modificado por el cambio de uso independientemente de la posición fisiográfica donde se hubieran realizado las forestaciones. Esto último podría ser consecuencia, a su vez, de la corta edad de las plantaciones (máximo de 15 años en el momento en el que se tomaron las muestras), la cual no habría permitido apreciar diferencias entre la actividad de las enzimas de los suelos que se forestaron en vega y los que se forestaron en ladera.

Entre los suelos forestados investigados algunos portaban especies de árboles caducifolios, mientras que otros portaban árboles perennifolios. El tipo de árbol plantado no pareció ser un factor determinante, al menos en el comportamiento de la materia orgánica de los suelos forestados. Esto resultó sorprendente, ya que según autores como Guo y Gifford (2002), Laganière *et al.* (2010) o Paul *et al.* (2002), la especie empleada en la forestación influye de una manera importante sobre los *stocks* de carbono edáfico. No obstante, dichas modificaciones suelen apreciarse en primera instancia únicamente en el horizonte orgánico de los suelos, el cual no se había formado aún de manera clara en los suelos forestados investigados. Por otro lado, se requieren varias décadas para que dichas modificaciones sean detectables en el horizonte mineral superficial de los suelos (Vesterdal *et al.*, 2002), lo cual también contribuiría a justificar el comportamiento observado en los suelos forestados analizados. En cambio, y de un modo general, parece que la especie de árbol empleada en la forestación sí influyó sobre la variación de la actividad enzimática de los suelos. De este modo, aquellas forestaciones realizadas con especies perennifolias exhibieron pocas modificaciones en la actividad de las distintas enzimas frente a la de sus correspondientes suelos de cultivo de origen, mientras que en aquéllas en las que se emplearon chopos, u otras especies caducifolias distintas del chopo, la actividad de la mayoría de las enzimas investigadas mostró una tendencia al incremento. Dicho comportamiento estaría en relación con la diferente composición en nutrientes de la *litter* y de los restos vegetales que retornan a los suelos forestados, lo cual está directamente relacionado con la especie de árbol (Thomas y Prescott, 2000; Priha *et al.*, 2001; Grayston y Prescott, 2005), así como con las distintas comunidades fúngicas que crecen en los mencionados restos orgánicos en descomposición (Voříšková *et al.*, 2011; Šnajdr *et al.*, 2013). Además, el hecho de que la especie forestal empleada en la forestación no ocasionara variaciones en el contenido en materia orgánica,

pero sí causara modificaciones en la actividad metabólica del suelo confirmó que las actividades enzimáticas son buenos indicadores de los cambios que tienen lugar en el ciclo de los diferentes nutrientes del suelo, tal y como señalan autores como Bandick y Dick (1999) o Wang *et al.* (2012).

Un factor que influyó en gran medida sobre la actividad enzimática de los suelos forestados fue el manejo que recibieron, referido éste a la limpieza o no del sotobosque y de los restos vegetales procedentes de los árboles que quedaban dispuestos sobre la superficie de los suelos. Así, en los suelos analizados en este estudio, aquellas forestaciones cuyo sotobosque era cortado y la biomasa era retirada de la finca (suelos limpios) tenían significativamente menos actividad enzimática que sus correspondientes suelos de cultivo de origen. De un modo contrario, los suelos forestados que no recibían manejo y, por tanto, presentaban biomasa vegetal viva y restos de plantas en su superficie (suelos no limpios) mostraban, generalmente, valores más elevados de actividad enzimática que sus suelos de cultivo de procedencia. Dicho comportamiento se atribuyó al papel determinante que tienen los restos vegetales procedentes de la biomasa vegetal en la dinámica de los bioelementos y de la materia orgánica en los suelos forestales (Berg y Laskowski, 2006) y, por tanto, en el metabolismo del suelo (Burns, 1978). Además, estos resultados dejaron entrever el éxito que tendría la forestación sobre el secuestro de carbono atmosférico si se pudiera favorecer el rápido desarrollo de un horizonte orgánico y de una cubierta vegetal en el sotobosque en los suelos forestados.

En último lugar, el factor que más influyó tanto en la acumulación de materia orgánica, como en el comportamiento enzimático de los suelos cuando estos cambiaron de uso fue el contenido en materia orgánica que tenían los suelos agrícolas de partida. De este modo cuando las forestaciones se realizaron en suelos de cultivo cuyo contenido en materia orgánica era bajo, la actividad enzimática de los suelos forestados experimentó un aumento generalizado en relación a la de sus suelos agrícolas de procedencia. En cambio, cuando las forestaciones tuvieron lugar en terrenos de cultivo cuyo contenido en materia orgánica era más elevado, la actividad enzimática experimentó escasas modificaciones o, incluso, descendió de manera general respecto a la de sus suelos de cultivo de partida. Estos resultados revelaron un hecho importante y es que, tras la forestación, la nueva vegetación arbórea y la microbiota edáfica han de adaptarse a unos nuevos requerimientos nutricionales particulares (Parfitt *et al.*, 2003) que son diferentes a los que tienen sus suelos de cultivo originarios, siendo el *pool* o cantidad de materia orgánica existente en dichos suelos agrícolas el factor que condiciona en mayor medida el comportamiento de las enzimas de los suelos forestados.

Así, el aumento de la actividad enzimática en suelos forestados cuyos suelos de cultivo de proveniencia tenían poca materia orgánica estaría sugiriendo la existencia de una necesidad mayor por parte de los árboles y de los microorganismos de adaptarse a estas nuevas condiciones eco-fisiológicas y nutricionales del suelo, lo cual se traduciría en un metabolismo más intenso. Sin embargo, cuando la forestación se realizó sobre suelos de cultivo que ya tenían una cantidad de materia orgánica relativamente elevada, tanto los árboles como los microorganismos no requerirían de un metabolismo tan elevado para adaptarse a estas nuevas condiciones del suelo provocando, de este modo, las citadas escasas variaciones o los descensos en las actividades enzimáticas frente a las de sus suelos agrícolas de procedencia.

Por ello, para comprobar hasta qué punto el mencionado comportamiento de las actividades enzimáticas de los suelos forestados en relación al contenido de materia orgánica inicial podía depender realmente de la intensidad del metabolismo microbiano, se calculó la actividad de las diferentes enzimas hidrolíticas en relación a la actividad deshidrogenasa (actividad de la enzima hidrolítica/DES) en los suelos forestados, ya que dicho cociente ofrece una idea del estado o intensidad metabólica de la comunidad microbiológica del suelo (Allison *et al.*, 2007; Lagomarsino *et al.*, 2011). La tendencia mostrada por las diferentes relaciones actividad hidrolítica/DES fue similar a la obtenida previamente, confirmando lo que se sugirió entonces; esto es, que los suelos que fueron forestados sobre terrenos de cultivo que tenían bajos contenidos en materia orgánica tendrían unas comunidades microbianas con un metabolismo más activo o en situación de estrés fisiológico (Lagomarsino *et al.*, 2011), la cual respondió con una mayor producción de enzimas, posiblemente, para mantener el potencial hidrolítico de los suelos (Doran, 1980; Trasar-Cepeda *et al.*, 2008a). En el extremo opuesto, la menor intensidad metabólica (descensos o escasas modificaciones en la actividad hidrolítica/DES) que mostraron aquellos suelos que fueron forestados sobre terrenos de cultivo que tenían más cantidad de materia orgánica sugirió que tanto los árboles como la microbiota edáfica no requirieron de una actividad tan intensa ni de una producción de enzimas tan elevada para adaptarse a las nuevas condiciones ecológicas y nutricionales del suelo tras la forestación.

Tal y como se indicó con anterioridad, tras investigar los efectos de la forestación sobre la actividad metabólica del suelo de manera global se realizó un estudio más detallado analizando varios perfiles de suelos. Se seleccionaron dos suelos forestados que presentaban características comunes ya que portaban árboles de la misma especie [*Populus x euroamericana* (Dode) Guinier] y que fueron plantados el mismo año (2000), estaban

localizados en la vega de ríos y no estaban limpios (poseían vegetación en el sotobosque y restos vegetales en descomposición en la superficie del suelo). Por su parte, sus correspondientes suelos de cultivo de origen eran diferentes, ya que en uno de ellos se alternaba el cultivo de maíz con el uso como prado (rotación maíz-prado), mientras que el otro se dedicaba únicamente al cultivo de maíz, quedando el resto del año en barbecho (monocultivo de maíz).

Los resultados mostraron que la distribución en profundidad de la materia orgánica y de la actividad enzimática de los suelos (tanto de los forestados como de los de cultivo de procedencia), se concentró en los primeros 30 ó 40 cm del perfil, siendo prácticamente nula en el resto de capas del suelo investigadas, lo cual coincide con otros estudios realizados en perfiles de suelos de diferente naturaleza (Jobbágy y Jackson, 2000; Wall y Heiskanen, 2003; Venkatesan y Senthurpandian, 2006). Sin embargo, la forestación ocasionó un efecto importante, ya que mientras que en los dos suelos agrícolas la actividad de las enzimas era aproximadamente constante en los primeros 30 ó 40 cm del perfil, en los suelos forestados se produjo una estratificación en el contenido en materia orgánica y en la actividad de las enzimas del suelo, las cuales fueron máximas en la capa más superficial de cada suelo forestado, descendiendo significativamente por debajo de los 10 cm. Dicho efecto se atribuyó al cese de las labores de arado tras el cambio de uso del suelo, lo cual propició que no existiese una mezcla de las capas superficiales del mismo y, por consiguiente, se favoreciera la acumulación de *litter* y de restos vegetales procedentes de los árboles y de las plantas del sotobosque sobre la superficie de los suelos, aportando de este modo sustratos a los microorganismos y a las diferentes enzimas, y causando un incremento de la microbiota edáfica y de su actividad, así como de la actividad de las enzimas del suelo.

No obstante, dichos aumentos no fueron de igual magnitud en las dos forestaciones investigadas. Así, al comparar los dos suelos forestados entre sí se observó que la mayoría de enzimas mostraron menores incrementos de actividad en los 10 primeros cm de la forestación derivada del terreno agrícola en rotación maíz-prado, que en la forestación procedente del suelo dedicado al monocultivo de maíz, lo cual se atribuyó a la menor entrada de restos vegetales en el primero de los suelos forestados. Además, estos resultados confirmaron dos aspectos importantes. Por una parte, reafirmaron lo señalado por autores citados previamente como Bashkin y Binkley (1998), Paul *et al.* (2002) o Tolbert *et al.* (2002), entre otros, los cuales indicaban que los centímetros superficiales de los suelos son los que representan su estado ecológico y metabólico. Por otro lado, confirmaron la idoneidad del estudio general

que se realizó con anterioridad (en el que se analizaron los 10 cm superficiales de numerosos suelos forestados) para determinar los cambios inducidos por la forestación sobre la actividad de las enzimas de los suelos.

Por su parte, entre los 10 y los 40 cm y de un modo general, a pesar de que las dos forestaciones analizadas derivaron de suelos agrícolas sometidos a distinto manejo, la forestación causó en ambos casos el mismo tipo de modificación, esto es, un descenso en la actividad específica (actividad enzimática en relación al contenido en carbono total) de la mayoría de enzimas en ambas forestaciones. Este comportamiento se relacionó con la menor entrada de materia orgánica a las capas subsuperficiales de ambos suelos forestados en comparación con las de sus respectivos suelos de cultivo de procedencia lo cual habría sucedido, a su vez, por dos motivos diferentes. Uno de ellos sería el cese de la aplicación de fertilizantes orgánicos a estos suelos (Burns, 1982; Tabatabai, 1994; Deng y Tabatabai, 1997; Bandick y Dick, 1999), mientras que el otro sería la menor cantidad de restos vegetales en descomposición que existen en las capas subsuperficiales de los suelos forestados, ya que tras el cambio de uso los restos vegetales de las cosechas dejan de ser enterrados en el suelo de manera periódica.

Asimismo, esta menor actividad específica de las diferentes enzimas en las capas subsuperficiales de los suelos forestados estaría sugiriendo un cambio en la composición de la materia orgánica en el perfil de los suelos forestados, la cual derivaría de la diferente composición de los materiales orgánicos que llegan a los suelos forestados (principalmente *litter* y biomasa de los árboles y de las plantas del sotobosque) en comparación con los que llegan a los suelos agrícolas (restos vegetales de cosechas y fertilizantes orgánicos) (Berg y Laskowski, 2006; Müller y Kögel-Knabner, 2009). Dicho cambio en la composición de la materia orgánica podría haber tenido, a su vez, una consecuencia importante, ya que podría haber originado que la microbiota edáfica de los suelos forestados se encontrase limitada en energía (Flanagan y Cleve, 1983). De este modo, como la disponibilidad de sustratos orgánicos para la actividad microbiana y enzimática depende de la calidad y composición de la materia orgánica del suelo (Pancholy y Rice, 1973; Burns, 1978; Elliott y Coleman, 1988), un cambio en la composición de la misma podría haber limitado la disponibilidad de dichos sustratos para la actividad de los microorganismos en el perfil de los suelos forestados (Schimel y Weintraub, 2003; Wallenius *et al.*, 2011), originando así la citada reducción en la actividad específica de las enzimas en los suelos forestados por debajo de los 10 cm de profundidad. Además, el cambio en la composición de la materia orgánica podría haber

causado, a su vez, una modificación en la composición de las comunidades microbianas en ambos perfiles de los suelos forestados en comparación con las de sus correspondientes suelos de cultivo de procedencia, lo cual sería otra posible explicación para justificar los citados descensos en la actividad específica de las diferentes enzimas investigadas por debajo de los 10 cm. Esto estaría de acuerdo con lo señalado por autores como Yannikos *et al.* (2014), quienes observaron que el forestar terrenos de cultivo con chopos afectaba a la estructura de las comunidades microbianas, derivando también en un aumento significativo de la relación hongos:bacterias, el cual era apreciable transcurridos tan solo 7 años desde la plantación de los árboles y que pudo, por tanto, haber tenido lugar en el perfil de los suelos forestados investigados.

El último de los estudios realizados fue un seguimiento anual de la variación de la actividad enzimática, el cual se realizó en los mismos suelos que se habían investigado hasta la profundidad de 100 cm. En los dos suelos de cultivo de partida (tanto el dedicado al monocultivo de maíz como el dedicado a la rotación prado-maíz) las diferentes enzimas analizadas mostraron valores similares de actividad en las tres capas de suelo analizadas (0-10, 10-20 y 20-30 cm) durante todo el periodo de estudio, lo cual sería consecuencia de la mezcla del terreno causada por la labor de arado (Aon y Colaneri, 2001; Franzluebbers, 2002) que se realizaba de forma periódica. Asimismo, aunque el comportamiento fue variable en función de la enzima investigada, las actividades enzimáticas en los suelos de cultivo mostraron, por lo general, oscilaciones que parecían estar condicionadas por el tipo de labores agrícolas llevadas a cabo en cada suelo de cultivo a lo largo del año, en lugar de por las oscilaciones de las condiciones ambientales de temperatura y humedad edáfica, lo cual coincide con lo señalado por otros autores (McGill *et al.*, 1986; Bandick y Dick, 1999; Debosz *et al.*, 1999).

Respecto a los suelos forestados, no se encontraron en la literatura referencias respecto a la evolución de las actividades enzimáticas en este tipo de suelos a lo largo del año. No obstante, cuando los suelos de cultivo son forestados y las labores agrícolas dejan de realizarse, estos deberían de tender a comportarse de un modo similar a aquellos que nunca fueron sometidos a labores agrícolas, es decir, los suelos de bosque. Así, cabría esperar que las fluctuaciones anuales de las actividades enzimáticas en los suelos forestados se produjesen, además de en relación a las condiciones ambientales de humedad y temperatura, en función de los aportes estacionales de materia orgánica procedentes de la *litter*, de la rizodeposición y del crecimiento radicular de la vegetación (Bandick y Dick, 1999; Debosz et al., 1999; Krämer y

Green, 2000; Criquet et al., 2002), así como en función de la actividad de los microorganismos, la cual fluctúa, a su vez, en respuesta a los cambios en la disponibilidad de sustratos orgánicos (Sinsabaugh *et al.*, 1993; Holmes y Zak, 1994).

De un modo general y a pesar de que dependió de la enzima considerada, en los dos suelos forestados investigados las actividades enzimáticas mostraron una cierta tendencia a comportarse tal y como lo harían en los suelos de bosque, ya que exhibieron ligeros incrementos en las épocas de otoño (coincidiendo con la caída de las hojas) y de primavera (coincidiendo con el aumento de la temperatura edáfica y del crecimiento de la vegetación) y valores más bajos durante el invierno (coincidiendo con el periodo de bajas temperaturas). Además, otro hecho que reveló que las actividades enzimáticas en los suelos forestados mostraron una cierta tendencia a comportarse tal y como lo harían en los suelos de bosque fue que, a lo largo del año, éstas oscilaron de forma mucho más clara en la capa más superficial, que es la que se encuentra influenciada de un modo más directo por las fluctuaciones de temperatura y humedad del suelo y por las entradas estacionales de materia orgánica (Wittmann *et al.*, 2004), que en las capas subsuperficiales, en las cuales apenas se observaron variaciones a lo largo del año.

No obstante, las oscilaciones de las actividades enzimáticas en la capa superficial no fueron iguales en magnitud en las dos forestaciones y dependieron, además, no sólo de la enzima considerada, sino también del ciclo biogeoquímico en el que dichas enzimas estaban implicadas. Así, en los dos suelos forestados las actividades enzimáticas oxidorreductasas (relacionadas con el metabolismo microbiano) y las relacionadas con el ciclo del carbono fueron las que oscilaron de manera más evidente en función de las condiciones ambientales y de los aportes de materia orgánica. Por otra parte, en el suelo forestado que derivó del suelo agrícola dedicado al monocultivo de maíz, además de las enzimas oxidorreductasas y de las del ciclo del carbono, también aquéllas relacionadas con el ciclo del nitrógeno exhibieron cierta tendencia a fluctuar a lo largo del año tal y como lo harían en suelos naturales que no fueron sometidos nunca a laboreo. De este modo, entre los dos suelos forestados investigados, fue el proveniente del suelo dedicado al monocultivo de maíz el que mostró una variación anual en la actividad de sus enzimas más próxima a lo que podría considerarse normal. Este último fue un resultado llamativo ya que, considerando que las dos forestaciones tenían la misma especie arbórea y de la misma edad, las diferencias entre el comportamiento temporal de las enzimas en los dos suelos forestados investigados no podía atribuirse a características de las propias forestaciones. En cambio, dichas diferencias se atribuyeron al legado del uso y

del manejo agrícola pasados. Varios autores afirman que, por lo general, los suelos dedicados a prado y a las rotaciones de cultivos tienen más cantidad de materia orgánica, más actividad y mayor biomasa microbiana y valores de actividades enzimáticas más elevados que aquellos dedicados al monocultivo y que quedan en barbecho el resto del año (Dick, 1984; McGill *et al.*, 1986; Doran *et al.*, 1998; Bandick y Dick, 1999; Franzluebbers *et al.*, 2012), lo cual coincide con los resultados de este estudio. De acuerdo con esto, la diferencia existente entre los dos suelos de cultivo de origen dio lugar a que, tras la forestación, fuese el suelo derivado del monocultivo de maíz el que tendiese a comportarse de una manera más evidente en función de las variaciones de las condiciones ambientales de temperatura y humedad, así como de la disponibilidad de nutrientes y de sustratos orgánicos fácilmente mineralizables. Por todo ello, puede afirmarse que el uso agrícola previo del suelo ejerció un papel determinante en el comportamiento estacional de las actividades enzimáticas tras la forestación de los suelos de cultivo.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

CONCLUSIONES

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

8. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos permiten llegar a las siguientes conclusiones:

1. La forestación de terrenos agrícolas originó una tendencia a incrementar el contenido en materia orgánica del horizonte superficial del suelo. Sin embargo, este aumento no fue significativo en el conjunto de suelos estudiados.

2. La actividad de las diferentes enzimas estudiadas mostró un comportamiento variable en los suelos forestados. De manera general la mayoría de enzimas incrementaron su actividad como consecuencia de la forestación, mientras que las actividades CM-celulasa y fosfodiesterasa disminuyeron en los suelos forestados en relación a los suelos de cultivo de procedencia.

3. La elevada variabilidad que mostró la actividad enzimática en los suelos forestados podría ser consecuencia de la corta edad de las plantaciones (entre 4 y 15 años en el momento de la toma de muestras). El escaso tiempo transcurrido desde la forestación impediría que los efectos de la misma sobre el metabolismo edáfico fuesen claros e indicaría, además, que los suelos forestados se encuentran todavía muy lejos del equilibrio ecológico característico de los suelos forestales naturales (suelos clímax).

4. El manejo de los suelos forestados condicionó en gran medida la actividad enzimática. En los suelos en los que se retira periódicamente la vegetación del sotobosque, la eliminación de la biomasa vegetal superficial redujo la actividad microbiana y enzimática en relación a la de sus suelos de cultivo de procedencia. En cambio, en los suelos forestados en los que se mantiene el sotobosque, el desarrollo incipiente de una capa de *litter* favoreció el incremento de la actividad enzimática.

5. La especie forestal empleada en la forestación indujo un comportamiento diferenciado en la actividad de las diferentes enzimas. Así, los suelos forestados con especies perennifolias mostraron escasas modificaciones de las actividades enzimáticas en relación a sus suelos de cultivo de procedencia, mientras que aquellos forestados con chopos, u otras especies caducifolias, exhibieron un aumento.

6. El contenido en materia orgánica de los suelos de cultivo de origen influyó de manera determinante sobre el comportamiento de las actividades enzimáticas en los suelos forestados. La forestación de terrenos de cultivo cuyo contenido en materia orgánica era bajo originó un incremento en la actividad enzimática de los suelos forestados en relación a la de sus suelos de cultivo de origen. En cambio, la forestación de terrenos agrícolas cuyo contenido en materia orgánica era elevado provocó escasas modificaciones en la actividad de las distintas enzimas o, incluso, disminuciones con respecto a la de sus suelos de cultivo de partida.

7. La conclusión anterior indica que uno de los principales factores que modula las modificaciones ocasionadas por el cambio de uso del suelo es su contenido en materia orgánica. Dado que los suelos de Galicia en equilibrio con el medio presentan contenidos elevados en materia orgánica, lo anterior sugiere que cuanto menor sea el contenido en materia orgánica de un suelo de cultivo y, por tanto, más lejos se encuentre del equilibrio bioquímico, más intensos serán los efectos de la forestación.

8. La forestación favoreció la formación de una estratificación en la actividad de las diferentes enzimas, que estaba ausente en los suelos de cultivo iniciales. La mayoría de enzimas mostró el valor máximo de actividad en la capa de 0-10 cm, disminuyendo significativamente en las capas siguientes.

9. La forestación no afectó a los niveles de actividad enzimática del suelo a partir de los 30 ó 40 cm de profundidad, sugiriendo que los sistemas radiculares de los árboles todavía no lograron modificar el estado bioquímico del suelo de cultivo original a partir de esas profundidades.

10. La forestación causó una disminución de las actividades enzimáticas por unidad de carbono (actividades específicas) por debajo de los 10 cm de profundidad del suelo, los cuales se atribuyeron al cese de los aportes de materia orgánica en las capas subsuperficiales derivados de la ausencia de fertilizaciones orgánicas.

12. En los suelos de cultivo la variación anual de las actividades enzimáticas estuvo muy condicionada por las labores agrícolas, sin apenas manifestar la influencia climática. No obstante, en los suelos forestados las actividades enzimáticas mostraron variaciones anuales influidas por las condiciones climáticas y la caída de la hojarasca, tendiendo a comportarse tal y como lo harían los suelos forestales clímax.

13. En general, en los suelos forestados las actividades enzimáticas exhibieron valores más elevados en la capa superficial del suelo durante las épocas de primavera y de otoño y valores más bajos durante el invierno. Las actividades enzimáticas oxidorreductasa y las hidrolasas del ciclo del carbono fueron las que mostraron una tendencia más clara a comportarse tal y como lo harían en los suelos forestales clímax, mientras que las implicadas con los ciclos del fósforo y del azufre mostraron una tendencia menos clara.

14. Además del contenido en materia orgánica del suelo de cultivo de procedencia, el uso y el manejo del mismo también determinan la intensidad de las modificaciones de las actividades enzimáticas causadas por la forestación. Cuando el suelo de cultivo tiene un periodo de barbecho anual los cambios son mayores que cuando en su rotación no hay momentos de descanso y además se incluyen ciclos con implantación de pratenses.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

BIBLIOGRAFÍA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

9. BIBLIOGRAFÍA

Acosta-Martinez, V. y Tabatabai, M., 2000. Enzyme activities in a limed agricultural soil. *Biology and Fertility of Soils* 31, 85-91.

Acosta-Martinez, V., Zobeck, T., Gill, T., Kennedy, A., 2003. Enzyme activities and microbial community structure in semiarid agricultural soils. *Biology and Fertility of Soils* 38, 216-227.

Acosta-Martinez, V., Mikha, M.M., Vigil, M.F., 2007. Microbial communities and enzyme activities in soils under alternative crop rotations compared to wheat–fallow for the Central Great Plains. *Applied Soil Ecology* 37, 41-52.

Adams, R.M., Adams, D.M., Callaway, J.M., Chang, C.C., McCarl, B.A., 1993. Sequestering carbon on agricultural land: Social cost and impacts on timber markets. *Contemporary Policy Issues* 11, 76-87.

Adams, T. y Adams, S., 1983. The effects of liming and soil pH on carbon and nitrogen contained in the soil biomass. *Journal of Agricultural Science* 101, 553-558.

Aguilar, R. y Heil, R.D., 1988. Soil organic carbon, nitrogen, and phosphorus quantities in northern Great Plains rangeland. *Soil Science Society of America Journal* 52, 1076-1081.

Aguilera, L.M., Griffiths, R.P., Caldwell, B.A., 1993. Nitrogen in ectomycorrhizal mat and non-mat soils of different-age Douglas-fir forests. *Soil Biology and Biochemistry* 25, 1015-1019.

Alameda, D., Villar, R., Iriondo, J.M., 2012. Spatial pattern of soil compaction: Trees' footprint on soil physical properties. *Forest Ecology and Management* 283, 128-137.

Alarcón-Gutiérrez, E., Floch, C., Augur, C., Petit, J.L., Ziarelli, F., Criquet, S., 2009. Spatial variations of chemical composition, microbial functional diversity, and enzyme activities in a Mediterranean litter (*Quercus ilex* L.) profile. *Pedobiología* 52, 387-399.

Alcamo, J., Kok, K., Busch, G., Priess, J., Eickhout, B., Rounsevell, M.D.A., Rothman, D., Heistermann, M., 2006. Searching for the future of land: Scenarios from the local to global scale. En: Land-use and land cover change: Local processes, global Impacts. Lambin, E.F. y Geist, H.J. (Eds.), Springer-Verlag, Berlin, p. 137-156.

Allison, S.D. y Vitousek, P.M., 2005. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 937-944.

Allison, S.D., McGuire, K.L., Treseder, K.K., 2010. Resistance of microbial and soil properties to warming treatment seven years after boreal fire. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 1872-1878.

Allison, V., Condron, L., Peltzer, D., Richardson, S., Turner, B., 2007. Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 1770-1781.

Aon, M. y Colaneri, A., 2001. II. Temporal and spatial evolution of enzymatic activities and physico-chemical properties in an agricultural soil. *Applied Soil Ecology* 18, 255-270.

Archard, F., Eva, H.D., Stibig, H.J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T., Malingreau, J.P., 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297, 999-1002.

Asner, G.P., Knapp, D.E., Broadbent, E.N., Oliveira, P.C.J., Keller, M., Silva, J.N., 2005. Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310, 480-482.

Attiwill, P.M. y Adams, M.A., 1993. Tansley review No. 50. Nutrient cycling in forests. *New Phytologist*, 561-582.

Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., Rapp, M., 2000. Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient amount. *Annals of Forest Science* 57, 313-324.

Augusto, L., Dupouey, J.-L., Ranger, J., 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* 60, 823-831.

Badiane, N.N.Y., Chotte, J.-L., Pate, E., Masse, D., Rouland, C., 2001. Use of soil enzyme activities to monitor soil quality in natural and improved fallows in semi-arid tropical regions. *Applied Soil Ecology* 18, 229-238.

Baker, J.M., Ochsner, T.E., Venterea, R.T., Griffis, T.J., 2007. Tillage and soil carbon sequestration—What do we really know? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118, 1-5.

Baldock, J.A., 2007. Composition and cycling of organic carbon in soil. En: Nutrient cycling in terrestrial ecosystems. Marschner, P. y Rengel, Z. (Eds.), Springer, Berlin-Heidelberg, p. 1-35.

Baldrian, P., Šnajdr, J., Merhautová, V., Dobiášová, P., Cajthaml, T., Valášková, V., 2013. Responses of the extracellular enzyme activities in hardwood forest to soil temperature and seasonality and the potential effects of climate change. *Soil Biology and Biochemistry* 56, 60-68.

Balesdent, J., Chenu, C., Balabane, M., 2000. Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil and Tillage Research* 53, 215-230.

Bandick, A.K. y Dick, R.P., 1999. Field management effects on soil enzyme activities. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1471-1479.

Bardgett, R.D., Lovell, R.D., Hobbs, P.J., Jarvis, S.C., 1999. Seasonal changes in soil microbial communities along a fertility gradient of temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1021-1030.

Barreiro, A., Martín, A., Carballas, T., Díaz-Raviña, M., 2010. Response of soil microbial communities to fire and fire-fighting chemicals. *Science of the Total Environment* 408, 6172-6178.

Barriuso, E., Pérez-Mateos, M., González-Carcedo, S., 1988. Actividad ureásica específica del suelo. *Agrochimica* 32, 284-294.

Bashkin, M.A. y Binkley, D., 1998. Changes in soil carbon following afforestation in Hawaii. *Ecology* 79, 828–833.

Bastida, F., Moreno, J.L., Hernandez, T., García, C., 2006. Microbiological degradation index of soils in a semiarid climate. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 3463-3473.

Batjes, N.H., 1996. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science* 47, 151-163.

Bello, D., 2012. Modificación de las propiedades bioquímicas del suelo por la presencia de 2,4-diclorofenol y 2,4,5-triclorofenol. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.

Bending, G.D., Turner, M.K., Jones, J.E., 2002. Interactions between crop residue and soil organic matter quality and the functional diversity of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 1073-1082.

Bending, G.D., Turner, M.K., Rayns, F., Marx, M.-C., Wood, M., 2004. Microbial and biochemical soil quality indicators and their potential for differentiating areas under contrasting agricultural management regimes. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1785-1792.

Berg, B., 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133, 13-22.

Berg, B. y Laskowski, R., 2006. Litter decomposition: A guide to carbon and nutrient turnover. Advances in Ecological Research. Vol. 38. Elsevier Academic Press, San Diego, CA., 428 p.

Berg, B. y Laskowski, R., 2006. Litterfall. En: Litter Decomposition: A Guide to Carbon and Nutrient Turnover. Berg, B. y Laskowski, R. (Eds.), Academic Press, California, USA., p. 20-70.

Bergstrom, D., Monreal, C., King, D., 1998. Sensitivity of soil enzyme activities to conservation practices. *Soil Science Society of America Journal* 62, 1286-1295.

Berthrong, S.T., Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2009. A global meta-analysis of soil exchangeable cations, pH, carbon, and nitrogen with afforestation. *Ecological Applications* 19, 2228-2241.

Beyer, L., Wachendorf, C., Balzer, F., Balzer-Graf, U., 1992. The effect of soil texture and soil management on microbial biomass and soil enzyme activities in arable soils of Northwest Germany. *Agribiological Research* 45.

Binkley, D., Valentine, D., Wells, C., Valentine, U., 1989. An empirical analysis of the factors contributing to 20-year decrease in soil pH in an old-field plantation of loblolly pine. *Biogeochemistry* 8, 39-54.

Binkley, D. y Fisher, R., 2012. Ecology and management of forest soils. Wiley-Blackwell, Nueva York, NY., 368 p.

Blank, R.R., 2004. Enzyme activity in temperate desert soils: Influence of microsite, depth, and grazing. En: Seed and soil dynamics in shrubland ecosystems. Hild, A.L. y Ahaw, N.L. (Eds.), USDA, Laramie, WY., p. 51-53.

Bloom, D.E., 2006. Subidas, caídas y ecos: la explosión demográfica más grande de la hsitoria afecta al desarrollo mundial. *Finanzas y Desarrollo* 43, 8-13.

Boerner, R., Brinkman, J., Smith, A., 2005. Seasonal variations in enzyme activity and organic carbon in soil of a burned and unburned hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1419-1426.

Bol, R., Kandeler, E., Amelung, W., Glaser, B., Marx, M., Preedy, N., Lorenz, K., 2003. Short-term effects of dairy slurry amendment on carbon sequestration and enzyme activities in a temperate grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 1411-1421.

Bolton, H., Elliott, L., Papendick, R., Bezdicek, D., 1985. Soil microbial biomass and selected soil enzyme activities: effect of fertilization and cropping practices. *Soil Biology and Biochemistry* 17, 297-302.

Boothroyd-Roberts, K., Gagnon, D., Truax, B., 2013. Can hybrid poplar plantations accelerate the restoration of forest understory attributes on abandoned fields? *Forest ecology and management* 287, 77-89.

Bowman, M.G. y Tabatabai, M.A., 1978. Phosphodiesterase activity of soils. *Soil Science Society of America Journal* 42, 284-290.

Boyd, S.A. y Mortland, M.M., 1990. Enzyme interactions with clays and clay-organic matter complexes. En: Soil biochemistry. Vol 6. Bollag, J.M. y Stotzky, G. (Eds.), Marcel Dekker, Nueva York, NY., p. 1-28.

Briedis, C., Sá, J.M., Caires, E.F., Navarro, J., Inagaki, T.M., Boer, A., Neto, C.Q., Ferreira, A., Canalli, L.B., dos Santos, J.B., 2012. Soil organic matter pools and carbon-protection mechanisms in aggregate classes influenced by surface liming in a no-till system. *Geoderma* 170, 80-88.

Brockett, B.F., Prescott, C.E., Grayston, S.J., 2012. Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. *Soil Biology and Biochemistry* 44, 9-20.

Bronick, C.J. y Lal, R., 2005. Soil structure and management: A review. *Geoderma* 124, 3-22.

Browman, M. y Tabatabai, M., 1978. Phosphodiesterase activity of soils. *Soil Science Society of America Journal* 42, 284-290.

Brown, S., Sathaye, J., Cannell, M., Kauppi, P.E., 1996. Management of forests for mitigation of greenhouse gas emissions. En: Climate change 1995: Impacts, adaptations and mitigation of climate change, scientific analyses. Contribution of Working Group II to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Watson, R.T., Zinyowera, M.C. y Moss, R.H. (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge, p. 773-798.

Burns, R.G., 1978. Enzyme activity in soil: Some theoretical and practical considerations. En: Soil enzymes. Burns, R.G. (Ed.), Academic Press, Londres, p. 295-340.

Burns, R.G., 1982. Enzyme activity in soil: location and possible role in microbial ecology. *Soil Biology and Biochemistry* 14, 423-427.

Burns, R.G., 1983. Extracellular enzyme–substrate interactions in soil. En: Microbes in their natural environment. Slater, J.H., Wittenbury, R. y Wimpenny, J.W.T. (Eds.), Cambridge University Press, Londres, p. 249-298.

Burns, R.G., DeForest, J.L., Marxsen, J., Sinsabaugh, R.L., Stromberger, M.E., Wallenstein, M.D., Weintraub, M.N., Zoppini, A., 2013. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry* 58, 216-234.

Calvo de Anta, R., 1979. Efectos de la vegetación (*Q. Robur y P. Radiata*) sobre las propiedades del suelo, ciclos de agua y elementos. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.

Cambardella, C., Moorman, T., Parkin, T., Karlen, D., Novak, J., Turco, R., Konopka, A., 1994. Field-scale variability of soil properties in central Iowa soils. *Soil Science Society of America Journal* 58, 1501-1511.

Camiña, F., Trasar-Cepeda, C., Gil-Sotres, F., Leirós, M.C., 1998. Measurement of dehydrogenase in acid soils rich in organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 1005-1011.

Caravaca, F., Masciandaro, G., Ceccanti, B., 2002. Land use in relation to soil chemical and biochemical properties in a semiarid Mediterranean environment. *Soil and Tillage Research* 68, 23-30.

Carballas, T. y Díaz-Fierros, F., 1990. El purín de vacuno en Galicia. Caracterización, poder fertilizante y problemas ambientales. Xunta de Galicia, Santiago de Compostela, 162 p.

Carballeira, A., Devesa, C., Retuerto, R., Santillán, E., Ucieda, F., 1983. Bioclimatología de Galicia. Fundación Pedro Barrié de la Maza Conde de Fenosa, A Coruña, 391 p.

Carson, J.K., Gleeson, D.B., Clipson, N., Murphy, D.V., 2010. Afforestation alters community structure of soil fungi. *Fungal Biology* 114, 580-584.

Casida, L., 1977. Microbial metabolic activity in soil as measured by dehydrogenase determinations. *Applied and Environmental Microbiology* 34, 630-636.

Cerdá, A., 2003. Tierras marginales, abandono del campo y erosión. *Mètode: Anuario* 2002-2003, 176-179.

Collantes-Gutiérrez, F. y Pinilla-Navarro, V., 2011. Peaceful surrender: The depopulation of rural Spain in the twentieth century. Cambridge Scholars Publishers, Newcastle-upon-Tyne, 202 p.

Compton, J.E., Boone, R.D., Motzkin, G., Foster, D.R., 1998. Soil carbon and nitrogen in a pine-oak sand plain in central Massachusetts: role of vegetation and land-use history. *Oecologia* 116, 536-542.

Compton, J.E. y Boone, R.D., 2000. Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology* 81, 2314-2330.

Conant, R.T., Easter, M., Paustian, K., Swan, A., Williams, S., 2007. Impacts of periodic tillage on soil C stocks: A synthesis. *Soil and Tillage Research* 95, 1-10.

Condron, L.M. y Tiessen, H., 2005. Interactions of organic phosphorus in terrestrial ecosystems. En: Organic phosphorus in the environment. Turner, B.L., Frossard, E. y Baldwin, D. (Eds.), CAB International, Wallingford, p. 295-307.

Conn, C. y Dighton, J., 2000. Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 489-496.

Cookson, W., Beare, M., Wilson, P., 1998. Effects of prior crop residue management on microbial properties and crop residue decomposition. *Applied Soil Ecology* 7, 179-188.

Corbelle-Rico, E. y Crecente-Maseda, R., 2008. El abandono de tierras: concepto teórico y consecuencias. *Revista Galega de Economía* 17, 1-15.

Corbelle-Rico, E., Crecente-Maseda, R., Santé-Riveira, I., 2012. Multi-scale assessment and spatial modelling of agricultural land abandonment in a European peripheral region: Galicia (Spain), 1956–2004. *Land Use Policy* 29, 493-501.

Courchesne, F. y Turmel, M.-C., 2005. Mass balance of organic carbon in the soils of forested watersheds from northeastern North America. En: Greenhouse gas emissions—fluxes and processes. Tremblay, A., Varfalvy, L., Roehm, C. y Garneau, M. (Eds.), Springer, Berlin-Heidelberg, p. 383-420.

Crecente, R. y Miranda, D., 2002. Ordenación del espacio rural como instrumento de la multifuncionalidad. Ponencia presentada en las Jornadas Autonómicas de Galicia sobre el Libro blanco de la agricultura y el desarrollo rural. Santiago de Compostela.

Criquet, S., Tagger, S., Vogt, G., Le Petit, J., 2002. Endoglucanase and β-glycosidase activities in an evergreen oak litter: annual variation and regulating factors. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 1111-1120.

Criquet, S., Ferre, E., Farnet, A., 2004. Annual dynamics of phosphatase activities in an evergreen oak litter: Influence of biotic and abiotic factors. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1111-1118.

Criquet, S., Braud, A., Nèble, S., 2007. Short-term effects of sewage sludge application on phosphatase activities and available P fractions in Mediterranean soils. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 921-929.

Curtin, D., Campbell, C., Jalil, A., 1998. Effects of acidity on mineralization: pH-dependence of organic matter mineralization in weakly acidic soils. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 57-64.

Chaer, G.M., Myrold, D.D., Bottomley, P.J., 2009. A soil quality index based on the equilibrium between soil organic matter and biochemical properties of undisturbed coniferous forest soils of the Pacific Northwest. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 822-830.

Chapin III, F., 1983. Adaptation of selected trees and grasses to low availability of phosphorus. *Plant and Soil* 72, 283-287.

Chen, C., Condron, L., Davis, M., Sherlock, R., 2003. Seasonal changes in soil phosphorus and associated microbial properties under adjacent grassland and forest in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 177, 539-557.

Chen, C.R., Condron, L.M., Davis, M.R., Sherlock, R.R., 2000. Effects of afforestation on phosphorus dynamics and biological properties in a New Zealand grassland soil. *Plant and Soil* 220, 151–163.

Chen, C.R., 2008. Impacts of grassland afforestation with coniferous trees on soil phosphorous dynamics and associated microbial processes: A review. *Forest Ecology and Management* 255, 396-409.

Chen, H., Billen, N., Stahr, K., Kuzyakov, Y., 2007. Effects of nitrogen and intensive mixing on decomposition of ^{14}C-labelled maize (*Zea mays* L.) residue in soils of different land use types. *Soil and Tillage Research* 96, 114-123.

Chen, J.S. y Chiu, C.Y., 2000. Effect of topography on the composition of soil organic substances in a perhumid sub-tropical montane forest ecosystem in Taiwan. *Geoderma* 96, 19-30.

Chen, L., Gong, J., Fu, B., Huang, Z., Huang, Y., Gui, L., 2007. Effect of land use conversion on soil organic carbon sequestration in the loess hilly area, loess plateau of China. *Ecological Research* 22, 641-648.

Christensen, B.T., 1992. Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. En: Advances in soil science. Stewart, B.A. (Ed.), Springer, Nueva York, NY., p. 1-90.

Christensen, B.T., 2001. Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *European Journal of Soil Science* 52, 345-353.

Christie, P. y Beattie, J., 1989. Grassland soil microbial biomass and accumulation of potentially toxic metals from long-term slurry application. *Journal of Applied Ecology*, 597-612.

Dalal, R., 1977. Soil organic phosphorus. *Advances in Agronomy* 29, 83-117.

Davidson, E.A. y Ackerman, I.L., 1993. Changes in soil carbon inventories following cultivation of previously untilled soils. *Biogeochemistry* 20, 161-193.

Davis, M., 1995. Influence of radiata pine seedlings on chemical properties of some New Zealand montane grassland soils. *Plant and Soil* 176, 255-262.

Davis, M., 2001. Soil properties under pine forest and pasture at two hill country sites in Canterbury. *New Zealand Journal of Forestry Science* 31, 3–17.

Davis, M. y Condron, L., 2002. Impact of grassland afforestation on soil carbon in New Zealand: A review of paired-site studies. *Soil Research* 40, 675-690.

Davis, M., Nordmeyer, A., Henley, D., Watt, M., 2007. Ecosystem carbon accretion 10 years after afforestation of depleted subhumid grassland planted with three densities of Pinus nigra. *Global Change Biology* 13, 1414–1422.

Debosz, K., Rasmussen, P.H., Pedersen, A.R., 1999. Temporal variations in microbial biomass C and cellulolytic enzyme activity in arable soils: Effects of organic matter input. *Applied Soil Ecology* 13, 209-218.

Degryze, S., Six, J., Paustian, K., Morris, S.J., Paul, E.A., Merckx, R., 2004. Soil organic carbon pool changes following land-use conversions. *Global Change Biology* 10, 1120-1132.

Del Galdo, I., Six, J., Peressotti, A., Cotrufo, M.F., 2003. Assessing the impact of land-use change on soil C sequestration in agricultural soils by means of organic matter fractionation and stable C isotopes. *Global Change Biology* 9, 1204–1213.

Deng, S. y Tabatabai, M., 1994. Cellulase activity of soils. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 1347-1354.

Deng, S. y Tabatabai, M., 1997. Effect of tillage and residue management on enzyme activities in soils: III. Phosphatases and arylsulfatase. *Biology and Fertility of Soils* 24, 141-146.

Díaz-Fierros, F., Villar, M.C., Gil, F., Carballas, M., Leirós, M.C., Carballas, T., Cabaneiro, A., 1988. Effect of cattle slurry fractions on nitrogen mineralization in soil. *The Journal of Agricultural Science* 110, 491-497.

Díaz-Molina, 2003. Influencia de las labores agrícolas sobre las propiedades bioquímicas del suelo. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.

Dick, R., Myrold, D., Kerle, E., 1988. Microbial biomass and soil enzyme activities in compacted and rehabilitated skid trail soils. *Soil Science Society of America Journal* 52, 512-516.

Dick, R.P. y Tabatabai, M., 1987. Polyphosphates as sources of phosphorus for plants. *Fertilizer Research* 12, 107-118.

Dick, R.P., 1992. A review: Long-term effects of agricultural systems on soil biochemical and microbial parameters. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 40, 25-36.

Dick, R.P., 1994. Soil enzyme activities as indicators of soil quality. En: Defining soil quality for sustainable environment. Doran, J.W., Coleman, D.C., Bezdicek, D.F. y Stewart, B.A. (Eds.), Soil Science Society of America Special Publication 33., Madison, WI., p. 107-124.

Dick, R.P., Breakwell, D.P., Turco, R.F., Doran, J., Jones, A., 1996. Soil enzyme activities and biodiversity measurements as integrative microbiological indicators. En: Methods for assessing soil quality. Doran, J.W. y Jones, A.J. (Eds.), Soil Science Society of America Inc., Madison, WI., p. 247-271.

Dick, R.P., 1997. Soil enzyme activities as integrative indicators of soil health. En: Biological indicators of soil health. Pankhurst, C.E., Doube, B.M. y Gupta, V.V.S.R. (Eds.), CAB International, Wallingford, p. 121-156.

Dick, W., 1984. Influence of long-term tillage and crop rotation combinations on soil enzyme activities. *Soil Science Society of America Journal* 48, 569-574.

Dick, W., Cheng, L., Wang, P., 2000. Soil acid and alkaline phosphatase activity as pH adjustment indicators. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1915-1919.

Dilly, O. y Munch, J.-C., 1996. Microbial biomass content, basal respiration and enzyme activities during the course of decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* L. Gaertn.) forest. *Soil Biology and Biochemistry* 28, 1073-1081.

Domżł, H., Hodara, J., Słowińska-Jurkiewicz, A., Turski, R., 1993. The effects of agricultural use on the structure and physical properties of three soil types. *Soil and Tillage Research* 27, 365-382.

Don, A., Schumacher, J., Freibauer, A., 2011. Impact of tropical land use change on soil organic carbon stocks a meta-analysis. *Global Change Biology* 17, 1658-1670.

Doran, J., Elliott, E., Paustian, K., 1998. Soil microbial activity, nitrogen cycling, and long-term changes in organic carbon pools as related to fallow tillage management. *Soil and Tillage Research* 49, 3-18.

Doran, J.W., 1980. Soil microbial and biochemical changes associated with reduced tillage. *Soil Science Society of America Journal* 44, 765-771.

Edmeades, D., Judd, M., Sarathchandra, S., 1981. The effect of lime on nitrogen mineralization as measured by grass growth. *Plant and Soil* 60, 177-186.

Ehrhardt-Martinez, K., Crenshaw, E.M., Jenkins, J.C., 2002. Deforestation and the Environmental Kuznets Curve: A Cross-National Investigation of Intervening Mechanisms. *Social Science Quarterly* 83, 226-243.

Eivazi, F. y Tabatabai, M.A., 1977. Phosphatases in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 9, 169-172.

Eivazi, F. y Tabatabai, M.A., 1988. Glucosidases and galactosidases in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 20, 601-606.

Eivazi, F. y Tabatabai, M., 1990. Factors affecting glucosidase and galactosidase activities in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 22, 891-897.

Ellert, B. y Bettany, J., 1995. Calculation of organic matter and nutrients stored in soils under contrasting management regimes. *Canadian Journal of Soil Science* 75, 529-538.

Ellert, B. y Gregorich, E., 1996. Storage of carbon, nitrogen and phosphorus in cultivated and adjacent forested soils of Ontario. *Soil Science* 161, 587-603.

Elliott, E.T. y Coleman, D.C., 1988. Let the soil work for us. *Ecological Bulletins* 39, 23-32.

Emeis, S. y Knoche, H.R., 2009. Applications in meteorology. En: Geomorphometry: Concepts, software, applications. Hengl, T. y Reuter, H.I. (Eds.), Elsevier, Amsterdam, p. 603-622.

Evers, F.-H., 1991. Forest fertilization—present state and history with special reference to South German conditions. *Fertilizer Research* 27, 71-86.

Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34, 487-515.

FAO, 1990. Forest resources assessment 1990. Tropical countries. FAO Forestry paper 112. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Roma, 151 p. <http://www.fao.org/docrep/007/t0830e/T0830E00.htm#TOC>

FAO, 2000. Global forest resources assessment 2000. Main report. FAO Forestry paper 140. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Roma, 479 p. <http://www.fao.org/docrep/004/y1997e/y1997e00.htm>

FAO, 2005. Global forest resources assessment 2005. Progress towards sustainable forest management. FAO Forestry paper 147. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Roma, 115-158 p. <http://www.fao.org/docrep/008/a0400e/a0400e00.HTM>

FAO, 2009. State of the world´s forest 2009. Food and Agriculture organization of the United Nations (FAO), Roma, 320 p. <http://www.fao.org/docrep/011/i0350e/i0350e00.HTM>

FAO, 2010. Global forest resources assessment 2010. Main report. FAO Forestry paper 163. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Roma, 281 p. <http://www.fao.org/docrep/017/i3110e/i3110e.pdf>

Farley, K.A., Kelly, E.F., Hofstede, R.G.M., 2004. Soil organic carbon and water retention following conversion of grasslands to pine plantations in the Ecuadoran Andes. *Ecosystems* 7, 729–739.

Fierer, N., Schimel, J.P., Holden, P.A., 2003. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 167-176.

Flanagan, P. y Cleve, K.V., 1983. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic-matter quality in taiga ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research* 13, 795-817.

Fontaine, S., Bardoux, G., Benest, D., Verdier, B., Mariotti, A., Abbadie, L., 2004. Mechanisms of the priming effect in a savannah soil amended with cellulose. *Soil Science Society of America Journal* 68, 125-131.

Fontaine, S., Barot, S., Barre, P., Bdioui, N., Mary, B., Rumpel, C., 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* 450, 277-280.

Fontúrbel, M., Barreiro, A., Vega, J., Martín, A., Jiménez, E., Carballas, T., Fernández, C., Díaz-Raviña, M., 2012. Effects of an experimental fire and post-fire stabilization treatments on soil microbial communities. *Geoderma* 191, 51-60.

Foster, D.R., Motzkin, G., Slater, B., 1998. Land-use history as long-term broad-scale disturbance: regional forest dynamics in central New England. *Ecosystems* 1, 96-119.

Frankenberger Jr, W. y Johanson, J., 1983. Factors affecting invertase activity in soils. *Plant and Soil* 74, 313-323.

Frankenberger Jr, W.T. y Dick, W.A., 1983. Relationships between enzyme activities and microbial growth and activity indices in soil. *Soil Science Society of America Journal* 47, 945-951.

Franzluebbers, A., 2002. Soil organic matter stratification ratio as an indicator of soil quality. *Soil and Tillage Research* 66, 95-106.

Franzluebbers, A., Owens, L., Sigua, G., Cambardella, C., Haney, R., 2012. Soil organic carbon under pasture management. En: Managing agricultural greenhouse gases: Coordinated agricultural research through GRACEnet to address our changing climate. Liebig, M., Franzluebbers, A.J. y Follett, R. (Eds.), Elsevier, Amsterdam, p. 93-110.

Freney, J.R., Melville, G.E., Williams, C.H., 1975. Soil organic matter fractions as sources of plant avaliable sulphur. *Soil Biology and Biochemistry* 7, 217-221.

Frouz, J., Pižl, V., Cienciala, E., Kalčík, J., 2009. Carbon storage in post-mining forest soil, the role of tree biomass and soil bioturbation. *Biogeochemistry* 94, 111-121.

García-Ruiz, J.M., Lasanta, T., Ortigosa, L., Ruiz-Flaño, P., Mart, C., González, C., 1995. Sediment yield under different land uses in the Spanish Pyrinees. *Mountain Research and Development* 15, 229-240.

García, A.I. y Pérez, M., 2001. Análise e evolución da aplicación en Galicia do programa de axudas a forestación de terras agrarias (Reg. CEE 2080/92). *Revista Galega de Economía* 10, 151-176.

García, C. y Hernández, T., 1997. Biological and biochemical indicators in derelict soils subject to erosion. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 171-177.

Gardiner, A., 1968. The reputation of birch for soil improvement: A literature review. Monography nº 67. Research and Development Paper, Forestry Commission, Londres, 9 p.

Garg, S. y Bahl, G., 2008. Phosphorus availability to maize as influenced by organic manures and fertilizer P associated phosphatase activity in soils. *Bioresource technology* 99, 5773-5777.

Gianfreda, L. y Ruggiero, P., 2006. Enzyme activities in soil. En: Nucleic acids and proteins in soil. Nannipieri, P. y Smalla, K. (Eds.), Springer, Berlin-Heidelberg, p. 257-311.

Giardina, C.P., Ryan, M.G., Hubbard, R.M., Binkley, D., 2001. Tree species and soil textural controls on carbon and nitrogen mineralization rates. *Soil Science Society of America Journal* 65, 1272-1279.

Gifford, R.M. y Roderick, M.L., 2003. Soil carbon stocks and bulk density: spatial or cumulative mass coordinates as a basis of expression? *Global Change Biology* 9, 1507-1514.

Gil-Sotres, F., Trasar-Cepeda, C., Leirós, M.C., Seoane, S., 2005. Different aproaches to evaluating soil quality using biochemical properties. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 877-887.

González-Prieto, S. y Carballas, T., 1991. Composition of organic N in temperate humid region soils (NW Spain). *Soil Biology and Biochemistry* 23, 887-895.

Goodale, C.L. y Aber, J.D., 2001. The long-term effects of land-use history on nitrogen cycling in northern hardwood forests. *Ecological Applications* 11, 253-267.

Granatstein, D.M., Bezdicek, D., Cochran, V., Elliott, L., Hammel, J., 1987. Long-term tillage and rotation effects on soil microbial biomass, carbon and nitrogen. *Biology and Fertility of Soils* 5, 265-270.

Grayston, S.J. y Prescott, C.E., 2005. Microbial communities in forest floors under four tree species in coastal British Columbia. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1157-1167.

Greacen, E.L. y Sands, R., 1980. Compaction of forest soils. A review. *Australian Journal of Soil Research* 18, 163-189.

Grünzweig, J.M., Gelfand, I., Fried, Y., Yakir, D., 2007. Biogeochemical factors contributing to enhanced carbon storage following afforestation of a semi-arid shrubland. *Biogeosciences* 4, 891–904.

Guitián, F. y Muñoz Taboadela, M., 1960. Efectos del encalado en los suelos ácidos. *Anales de Edafología y Agrobiología* 19, 261-270.

Guitián, F. y Carballas, T., 1976. Técnicas de análisis de suelos. Editorial Pico Sacro, Santiago de Compostela, 288 p.

Guo, L.B. y Gifford, R.M., 2002. Soil carbon stocks and land use change: A meta analysis. *Global Change Biology* 8, 345-360.

Guo, Y.-J. y Han, J.-G., 2008. Soil biochemical properties and arbuscular mycorrhyzal fungi as affected by afforestation of rangelands in northern China. *Journal of Arid Environments* 72, 1690-1697.

Gupta, N., Kukal, S., Bawa, S., Dhaliwal, G., 2009. Soil organic carbon and aggregation under poplar based agroforestry system in relation to tree age and soil type. *Agroforestry Systems* 76, 27-35.

Gupta, R.K. y Rao, D.L.N., 1994. Potential of wastelands for sequestring carbon by reforestation. *Current Science* 66, 378-380.

Gupta, V. y Germida, J., 1988. Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. *Soil Biology and Biochemistry* 20, 777-786.

Hagen-Thorn, A., Callesen, I., Armolaitis, K., Nihlgård, B., 2004. The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. *Forest Ecology and Management* 195, 373-384.

Hansen, J., Sato, M., Kharecha, P., Beerling, D., Berner, R., Masson-Delmotte, V., Pagani, M., Raymo, M., Royer, D., Zachos, J.C., 2008. Target atmospheric CO_2: Where should humanity aim? *Open Atmospheric Science Journal* 2, 217-262.

Harmon, M.E., Whigham, D.F., Sexton, J., Olmsted, I., 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 27, 305-316.

Hayano, K., 1996. Characterization and origin of protease activity in cultivated soils. *Japan Agricultural Research Quarterly* 30, 79-84.

Heal, O.W., Anderson, J.M., Swift, M.J., 1997. Plant litter quality and decomposition: An historical view. En: Driven by nature: Plant litter quality and decomposition. Cadisch, G. y Giller, K.E. (Eds.), CAB International, Wallingford, p. 409.

Hedley, M.J. y Stewart, J.W.B., 1982. A method to measure microbial phosphorous in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 14, 377-385.

Heil, G.W., Hansen, K., Muys, B., Van Orshoven, J., 2007. Demand for afforestation management in North-Western Europe. En: Environmental effects of efforestation in north-western Europe. From field observations to decision support. Heil, G.W., Muys, B. y Hansen, K. (Eds.), Springer, Dordrecht, p. 1-18.

Heil, G.W., Muys, B., Hansen, K., 2007. Environmental effects of afforestation in North-Western Europe: from field observations to decision support. Vol. 1. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 320 p.

Högberg, M.N., Briones, M.J., Keel, S.G., Metcalfe, D.B., Campbell, C., Midwood, A.J., Thornton, B., Hurry, V., Linder, S., Näsholm, T., 2010. Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *New Phytologist* 187, 485-493.

Holmes, W.E. y Zak, D.R., 1994. Soil microbial biomass dynamics and net nitrogen mineralization in northern hardwood ecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 58, 238-243.

Hooker, T.D. y Compton, J.E., 2003. Forest ecosystem carbon and nitrogen accumulation during the first century after agricultural abandonment. *Ecological Applications* 13, 299-313.

Houghton, J., Meira Filho, L., Lim, B., Treanton, K., Mamaty, I., Bonduki, Y., Griggs, D., Callander, B., 1997. Revised 1996 guidelines for national greenhouse gas inventories. Intergovernmental Panel on Climate Change IPCC/OECD/IEA, París.

Houghton, R.A., 1994. The worldwide extent of land-use change: in the last few centuries, and particularly in the last several decades, effects of land-use change have become global. *Bioscience* 44, 305-313.

Houghton, R.A., 1999. The annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land-use 1850–1990. *Tellus 51B*, 298-313.

Hoyt, P. y Turner, R., 1975. Effects of organic materials added to very acid soils on pH, aluminum, exchangeable NH_4, and crop yields. *Soil Science* 119, 227-237.

Huang, M., Ji, J.J., Li, K.R., Liu, Y.F., Yang, F.T., Tao, B., 2007. The ecosystem carbon accumulation after conversion of grasslands to pine plantations in subtropical red soil of south China. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology*, 59, 439–448.

Insam, H., 1990. Are the soil microbial biomass and basal respiration governed by the climatic regime? *Soil Biology and Biochemistry* 22, 525-532.

IPCC, 1995. Second assessment. A report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Cambridge, 73 p.

IPCC, 2001. Cambio Climático 2001. Informe de síntesis. Tercer Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Ginebra, 184 p.

IPCC, 2006. Agriculture, forestry and other land use. Eggleston, H.S., Buendia, L., Miwa, K., Ngara, T. y Tanabe, K., (Eds.), IGES, Tokyo, 481 p. <http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/2006gl/vol4.html>

IPCC, 2007. Cambio climático 2007. Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. IPCC, Ginebra, 104 p.

ISSS Working Group R.B., 1998. World reference base for soil resources: An introduction. First edition. ISSS-ISRIC-FAO, Acco, Leuven, 165 p.

Jandl, R., Lindner, M., Vesterdal, L., 2007. How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma* 137, 253-268.

Jensen, L., Bruun, S., Pedersen, A., Henriksen, T., Korsaeth, A., Breland, T., Palmason, F., Gudmundsson, J., Salo, T., 2006. Characterisation of plant residue quality for prediction of decomposition and nitrogen release in agricultural soils. En: Proceedings of the International symposium towards ecologically sound fertilisation strategies for field vegetable production. Tei, F., Benincasa, P. y Guiducc, M. (Eds.), Perugia, p. 288.

Jiménez-Morales, M.N., 2009. Técnicas de forestación de tierras agrarias desde la perspectiva de las relaciones suelo-planta. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.

Jin, K., Sleutel, S., Buchan, D., De Neve, S., Cai, D., Gabriëls, D., Jin, J., 2009. Changes of soil enzyme activities under different tillage practices in the Chinese Loess Plateau. *Soil and Tillage Research* 104, 115-120.

Jobbágy, E.G. y Jackson, R.G., 2000. the vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Aplications* 10, 423-436.

Jobbágy, E.G. y Jackson, R.B., 2003. Patterns and mechanisms of soil acidification in the conversion of grasslands to forests. *Biogeochemistry* 64, 205-229.

Johnson, D., Booth, R., Whiteley, A., Bailey, M., Read, D., Grime, J., Leake, J., 2003. Plant community composition affects the biomass, activity and diversity of microorganisms in limestone grassland soil. *European Journal of Soil Science* 54, 671-678.

Johnson, D.W., 1992. Effects of forest management on soil carbon storage. En: Natural sinks of CO_2. Wisniewski, J. y Lugo, A.E. (Eds.), Springer, Puerto Rico, p. 83-120.

Johnson, D.W. y Curtis, P.S., 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology and Management* 140, 227-238.

Johnston, A., 1986. Soil organic matter, effects on soils and crops. *Soil Use and Management* 2, 97-105.

Johnston, A.E., Poulton, P.R., Coleman, K., 2009. Soil organic matter: Its importance in sustainable agriculture and carbon dioxide fluxes. *Advances in Agronomy* 101, 1-57.

Joner, E. y Jakobsen, I., 1995. Growth and extracellular phosphatase activity of arbuscular mycorrhizal hyphae as influenced by soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 1153-1159.

Jones, D., Nguyen, C., Finlay, R., 2009. Carbon flow in the rhizosphere: Carbon trading at the soil–root interface. *Plant and Soil* 321, 5-33.

Jones, D.L., Healey, J.R., Willett, V.B., Farrar, J.F., Hodge, A., 2005. Dissolved organic nitrogen uptake by plants—an important N uptake pathway? *Soil Biology and Biochemistry* 37, 413-423.

Jordan, D., Ponder, F., Hubbard, V., 2003. Effects of soil compaction, forest leaf litter and nitrogen fertilizer on two oak species and microbial activity. *Applied Soil Ecology* 23, 33-41.

Jug, A., Makeschin, F., Rehfuess, K., Hofmann-Schielle, C., 1999. Short-rotation plantations of balsam poplars, aspen and willows on former arable land in the Federal Republic of Germany. III. Soil ecological effects. *Forest Ecology and Management* 121, 85-99.

Kaiser, C., Koranda, M., Kitzler, B., Fuchslueger, L., Schnecker, J., Schweiger, P., Rasche, F., Zechmeister-Boltenstern, S., Sessitsch, A., Richter, A., 2010. Belowground carbon allocation by trees drives seasonal patterns of extracellular enzyme activities by altering microbial community composition in a beech forest soil. *New Phytologist* 187, 843-858.

Kaiser, E.-A. y Heinemeyer, O., 1993. Seasonal variations of soil microbial biomass carbon within the plough layer. *Soil Biology and Biochemistry* 25, 1649-1655.

Kandeler, E. y Eder, G., 1993. Effect of cattle slurry in grassland on microbial biomass and on activities of various enzymes. *Biology and Fertility of Soils* 16, 249-254.

Kandeler, E., Eder, G., Sobotik, M., 1994. Microbial biomass, N mineralization, and the activities of various enzymes in relation to nitrate leaching and root distribution in a slurry-amended grassland. *Biology and Fertility of Soils* 18, 7-12.

Kandeler, E., Palli, S., Stemmer, M., Gerzabek, M.H., 1999a. Tillage changes microbial biomass and enzyme activities in particle-size fractions of a Haplic Chernozem. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1253-1264.

Kandeler, E., Stemmer, M., Klimanek, E.-M., 1999b. Response of soil microbial biomass, urease and xylanase within particle size fractions to long-term soil management. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 261-273.

Karl, T.R. y Trenberth, K.E., 2003. Modern global climate change. *Science* 302, 1719-1723.

Kätterer, T., Bolinder, M.A., Andrén, O., Kirchmann, H., Menichetti, L., 2011. Roots contribute more to refractory soil organic matter than above-ground crop residues, as revealed by a long-term field experiment. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 141, 184-192.

Kawaguchi, S., Peyara, S.M., Yamada, Y., 1995. Soil properties and enzyme activity along narrow topographic environments of Salva series soils in Bangladesh. *Institut of Tropical Agriculture* 18, 71-79.

Keller, T. y Håkansson, I., 2010. Estimation of reference bulk density from soil particle size distribution and soil organic matter content. *Geoderma* 154, 398-406.

Kirchmann, H., Haberhauer, G., Kandeler, E., Sessitsch, A., Gerzabek, M.H., 2004. Effects of level and quality of organic matter input on carbon storage and biological activity in soil: Synthesis of a long-term experiment. *Global Biogeochemical Cycles* 18.

Kirschbaum, M.U.F., Schlamadinger, B., Cannell, M.G.R., Hamburg, S.P., Karjalainen, T., Kurz, W.A., Prisley, S., Schulze, E.D., Singh, T.P., 2001. A generalised approach of accounting for biospheric carbon stock changes under the Kyoto Protocol. *Environmental Science & Policy* 4, 73-85.

Kirschbaum, M.U.F., Guo, L., Gifford, R.M., 2008. Why does rainfall affect the trend in soil carbon after converting pastures to forests? A possible explanation based on nytrogen dynamics. *Forest Ecology and Management* 255, 2990-3000.

Kladivko, E.J., 2001. Tillage systems and soil ecology. *Soil and Tillage Research* 61, 61-76.

Knauff, U., Schulz, M., Scherer, H.W., 2003. Arylsufatase activity in the rhizosphere and roots of different crop species. *European Journal of Agronomy* 19, 215-223.

Kögel-Knabner, I., 1993. Biodegradation and humification processes in forest soils. *Soil Biochemistry* 8, 101-135.

Kögel-Knabner, I., 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 139-162.

Kotroczó, Z., Veres, Z., Fekete, I., Krakomperger, Z., Tóth, J.A., Lajtha, K., Tóthmérész, B., 2014. Soil enzyme activity in response to long-term organic matter manipulation. *Soil Biology and Biochemistry* 70, 237-243.

Krämer, S. y Green, D.M., 2000. Acid and alkaline phosphatase dynamics and their relationship to soil microclimate in a semiarid woodland. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 179-188.

Krämer, S., Marhan, S., Haslwimmer, H., Ruess, L., Kandeler, E., 2013. Temporal variation in surface and subsoil abundance and function of the soil microbial community in an arable soil. *Soil Biology and Biochemistry* 61, 76-85.

Krausmann, F., Haberl, H., Schulz, N.B., Erb, K.H., Darge, E., Gaube, V., 2003. Land-use change and socio-economic metabolism in Austria—Part I: driving forces of land-use change: 1950–1995. *Land Use Policy* 20, 1-20.

Krausmann, F., Schandl, H., Sieferle, R.P., 2008. Socio-ecological regime transitions in Austria and the United Kingdom. *Ecological Economics* 65, 187-201.

Kuzyakov, Y. y Domanski, G., 2000. Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 163, 421-431.

Kuzyakov, Y., Biryukova, O.V., Kuznetova, T.V., Mölter, K., Kandeler, E., Stahr, K., 2002. Carbon partitioning in plant and soil, carbon dioxide fluxes and enzyme activities as affected by cutting raygrass. *Biology and Fertility of Soils* 35, 348-358.

Kuzyakov, Y., 2010. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 1363-1371.

Ladd, J.N. y Butler, J.H.A., 1972. Short-term assays of soil proteolytic enzyme activities using protein and dipeptide derivates as substrates. *Soil Biology and Biochemistry* 4, 19-30.

Ladd, J.N., 1978. Origin and range of enzymes in soil. En: Soil enzymes. Burns, R.G. (Ed.), Academic Press, Londres, p. 51-96.

Laganière, J., Angers, D.A., Pare, D., 2010. Carbon accumulation in agricultural soils after afforestation: A meta-analysis. *Global Change Biology* 16, 439-453.

Laganière, J., 2011. Influence de la composition forestière sur la séquestration du carbone dans les sols du bouclier boréal. Tesis Doctoral. Université du Québec Á Montréal.

Lagomarsino, A., Benedetti, A., Marinari, S., Pompili, L., Moscatelli, M.C., Roggero, P.P., Lai, R., Ledda, L., Grego, S., 2011. Soil organic C variability and microbial functions in a Mediterranean agro-forest ecosystem. *Biology and Fertility of Soils* 47, 283-291.

Laik, R., Kumar, K., Das, D., Chaturvedi, O., 2009. Labile soil organic matter pools in a calciorthent after 18 years of afforestation by different plantations. *Applied Soil Ecology* 42, 71-78.

Lal, R., 2004. Agricultural activities and the global carbon cycle. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 70, 103-116.

Lal, R., 2005. Soil erosion and carbon dynamics. *Soil and Tillage Research* 81, 137-142.

Lal, R., 2009. Challenges and opportunities in soil organic matter research. *European Journal of Soil Science* 60, 158-169.

Lalande, R., Gagnon, B., Simard, R., Cote, D., 2000. Soil microbial biomass and enzyme activity following liquid hog manure application in a long-term field trial. *Canadian Journal of Soil Science* 80, 263-269.

Lamb, E.G., Kennedy, N., Siciliano, S.D., 2011. Effects of plant species richness and evenness on soil microbial community diversity and function. *Plant and Soil* 338, 483-495.

Lambin, E.F., Geist, H.J., Lepers, E., 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 28, 205-241.

Lasanta-Martineza, T., Vecente-Serrano, S.M., Cuadrat-Prats, J.M., 2005. Mountain Mediterranean landscape evolution caused by the abandonment of traditional primary activities: A study of the Spanish central Pyrinees. *Applied Geography* 25, 47-65.

Laungani, R. y Knops, J.M., 2009. The impact of co-occurring tree and grassland species on carbon sequestration and potential biofuel production. *GCB Bioenergy* 1, 392-403.

Lee, W.J., Wood, C., Reeves, D., Entry, J., Raper, R., 1996. Interactive effects of wheel-traffic and tillage system on soil carbon and nitrogen. *Communications in Soil Science & Plant Analysis* 27, 3027-3043.

Leirós, M.C., 1972. La vegetación como factor de formación del suelo. Composición mineral de las hojas. Tesina de Licenciatura. Universidad de Santiago de Compostela.

Leirós, M.C., Villar-Celorio, M.C., Cabaneiro, A., Carballas, T., Díaz-Fierros, F., Gil-Sotres, F., Gómez-Ibarlucena, C., 1983. Caracterización y valor fertilizante de los purines de vacuno en Galicia. *Anales de Edafología y Agrobiología* 42, 753-768.

Leirós, M.C., Trasar-Cepeda, C., Seoane, S., Gil-Sotres, F., 1999a. Dependence of mineralization of soil organic matter on temperature and moisture. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 327-335.

Leirós, M.C., Trasar-Cepeda, C., García Fernández, F., Gil-Sotres, F., 1999b. Defining the validity of a biochemical index of soil quality. *Biology and Fertility of Soils* 30, 140-146.

Leirós, M.C., Trasar-Cepeda, C., Seoane, S., Gil-Sotres, F., 2000. Biochemical properties of acid soils under climax vegetation (Atlantic oakwood) in an area of the European temperate-humid zone (Galicia, NW Spain): general parameters. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 733-745.

Lemma, B., Kleja, D.B., Nilsson, I., Olsson, M., 2006. Soil carbon sequestration under different exotic tree species in the southwestern highlands of Ethiopia. *Geoderma* 136, 886–898.

Li, C., Ma, B., Zhang, T., 2002. Soil bulk density effects on soil microbial populations and enzyme activities during the growth of maize (*Zea mays* L.) planted in large pots under field exposure. *Canadian Journal of Soil Science* 82, 147-154.

Liang, Q., Chen, H., Gong, Y., Yang, H., Fan, M., Kuzyakov, Y., 2014. Effects of 15 years of manure and mineral fertilizers on enzyme activities in particle-size fractions in a North China Plain soil. *European Journal of Soil Biology* 60, 112-119.

López Pérez, A., Casanova, E., Chacon, L.A., Paz, P., Guerrero, J.R., 1990. Residual effect of three phosphate rocks from Tachina (Venezuela) in a greenhouse experiment with maize (*Zea mays* L.) as indicator plant. *Revista Cientifica UNET* 4, 29-48.

Lorenz, K. y Kandeler, E., 2005. Biochemical characterization of urban soil profiles from Stuttgart, Germany. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1373-1385.

Lorenz, K. y Lal, R., 2005. The depth distribution of soil organic carbon in relation to land use and management and the potential of carbon sequestration in subsoil horizons. *Advances in Agronomy* 88, 35-66.

Lorenz, K. y Lal, R., 2010. Carbon sequestration in forest ecosystems. Springer, Heidelberg, 277 p.

Lovelock, J.E., 2009. The vanishing face of Gaia: The final warning. Public Affairs, Nueva York, NY., 278 p.

Lovell, R., Jarvis, S., Bardgett, R., 1995. Soil microbial biomass and activity in long-term grassland: effects of management changes. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 969-975.

Lynch, J. y Panting, L.M., 1980. Cultivation and the soil biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 12, 29-33.

Lynch, J.M. y Panting, L.M., 1982. Effects of season, cultivation and nitrogen fertiliser on the size of the soil microbial biomass. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 33, 249-252.

Llorens, P., Queralt, I., Plana, F., Gallart, F., 1997. Studying solute and particulate sediment transfer in a small Mediterranian mountainous catchment subject to land abandonment. *Earth Surface Processes and Landforms* 22, 1027-1035.

Macdonald, C.A., Thomas, N., Robinson, L., Tate, K.R., Ross, D.J., Dando, J., Singh, B.K., 2009. Physiological, biochemical and molecular responses of the soil microbial community after afforestation of pastures with *Pinus radiata*. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1642-1651.

Machinet, G.E., Bertrand, I., Barrière, Y., Chabbert, B., Recous, S., 2011. Impact of plant cell wall network on biodegradation in soil: role of lignin composition and phenolic acids in roots from 16 maize genotypes. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1544-1552.

Majdalani, S., Michel, E., Di-Pietro, L., Angulo-Jaramillo, R., 2008. Effects of wetting and drying cycles on in situ soil particle mobilization. *European Journal of Soil Science* 59, 147-155.

Manies, K., Harden, J., Bond-Lamberty, B., O'neill, K., 2005. Woody debris along an upland chronosequence in boreal Manitoba and its impact on long-term carbon storage. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 472-482.

Mao, D.M., Min, Y.W., Yu, L.L., Martens, R., Insam, H., 1992. Effect of afforestation on microbial biomass and activity in soils of tropical China. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 865-872.

MAPA, 2006. Forestación de tierras agrícolas. Análisis de su evolución y contribución a la fijación del carbono y al uso racional de la Tierra. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid, 374 p.

MAPA, 2009. Anuario de estadística forestal 2009. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid, 92 p.

Margesin, R., Zimmerbauer, A., Schinner, F., 2000. Monitoring of bioremediation by soil biological activities. *Chemosphere* 40, 339-346.

Marschner, P., Kandeler, E., Marschner, B., 2003. Structure and function of the soil microbial community in a long-term fertilizer experiment. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 453-461.

Martens, D., Johanson, J., Frankenberger Jr, W., 1992. Production and persistence of soil enzymes with repeated addition of organic residues. *Soil Science* 153, 53-61.

Martens, D.A., 2000. Plant residue biochemistry regulates soil carbon cycling and carbon sequestration. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 361-369.

Masciandaro, G. y Ceccanti, B., 1999. Assessing soil quality in different agro-ecosystems through biochemical and chemico-structural properties of humic substances. *Soil and Tillage Research* 51, 129-137.

Mather, A., 2000. Afforestation: Progress, trends and policies. En: NEWFOR - New forests for Europe: Afforestation at the turn of the century. Weber, N. (Ed.), European Forest Institute Proceedings, Friburgo, p. 11-19.

Matinizadeh, M., Korori, S., Teimouri, M., Praznik, W., 2008. Enzyme activities in undisturbed and disturbed forest soils under oak (*Quercus brantii* var. persica) as affected by soil depth and seasonal variation. *Asian Journal of Plant Sciences* 7, 368-374.

McClaugherty, C.A., Pastor, J., Aber, J.D., Melillo, J.M., 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* 66, 266-275.

McGill, W., Cannon, K., Robertson, J., Cook, F., 1986. Dynamics of soil microbial biomass and water-soluble organic C in Breton L after 50 years of cropping to two rotations. *Canadian Journal of Soil Science* 66, 1-19.

McKeague, J.A. y Day, J.H., 1966. Dithionite and oxalate extractable Fe and Al as an aid in differentiating various classes of soils. *Canadian Journal of Science* 46, 13-22.

McLauchlan, K., 2006. The nature and longevity of agricultural impacts on soil carbon and nutrients: A review. *Ecosystems* 9, 1364–1382.

McLean, M. y Huhta, V., 2002. Microfungal community structure in anthropogenic birch stands in central Finland. *Biology and Fertility of Soils* 35, 1-12.

McNair Bostick, W., Bado, V.B., Bationo, A., Soler, C.T., Hoogenboom, G., Jones, J.W., 2007. Soil carbon dynamics and crop residue yields of cropping systems in the Northern Guinea Savanna of Burkina Faso. *Soil and Tillage Research* 93, 138-151.

McNeill, A. y Unkovich, M., 2007. The nitrogen cycle in terrestrial ecosystems. En: Nutrient cycling in terrestrial ecosystems. Marschner, P. y Rengel, Z. (Eds.), Springer, Berlin-Heidelberg, p. 37-64.

Messing, I., Alriksson, A., Johansson, W., 1997. Soil physical properties of afforested and arable land. *Soil Use and Management* 13, 209-217.

Meyer, W.B. y Turner, B.L., 1992. Human population growth and global land-use/cover change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23, 39-61.

Miguéns, T., 2005. Introducción al estudio de las propiedades bioquímicas de los suelos gallegos de repoblación. Tesina de Licenciatura. Universidad de Santiago de Compostela.

Mijangos, I. y Garbisu, C., 2010. Consequences of soil sampling depth during the assessment of the effects of tillage and fertilization on soil quality: A common oversight. *Soil and Tillage Research* 109, 169-173.

Mikola, P., 1985. The effect of tree species on the biological properties of forest soil. National Swedish Environmental Protection Board. Report 3027, 29 p.

Miles, J. y Young, W., 1980. The effects on heathland and moorland soils in Scotland and northern England following colonization by birch (*Betula* spp.). *Bulletin d'Ecologie* 11, 233-242.

Miller, M. y Dick, R.P., 1995. Thermal stability and activities of soil enzymes as influenced by crop rotations. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 1161-1166.

Miralles, I., Domingo, F., Cantón, Y., Trasar-Cepeda, C., Leirós, M.C., Gil-Sotres, F., 2012. Hydrolase enzyme activities in a successional gradient of biological soil crusts in arid and semi-arid zones. *Soil Biology and Biochemistry* 53, 124-132.

Moehring, D.M. y Rawls, I.W., 1970. Detrimental effects of wet weather logging. *Journal of Forestry* 68, 166-167.

Molinillo, M., Lasanta, T., García-Ruíz, J.M., 1997. Managing mountainous degraded landscapes after farmland abandonment in the central spanish Pyrinees. *Environmental Management* 21, 587-598.

Montero, G., Ruiz-Peinado, R., Muñoz, M., 2005. Producción de biomasa y fijación de CO_2 por los bosques españoles. INIA, Madrid, 270 p.

Mora, J.L., Armas, C.M., Guerra, J.A., Rodríguez, A., Arbelo, C.D., 2012. Enzyme diversity in andosols of the canary islands (Spain). En: Soil enzymology in the recycling of organic wastes and environmental restoration. Trasar-Cepeda, C., Hernández, T., García, C., Rad, C. y González-Carcedo, S. (Eds.), Springer, Berlin-Heidelberg, p. 63-76.

Moreira, F., Rego, F.C., Ferreira, P.G., 2001. Temporal (1958–1995) pattern of change in a cultural landscape of northwestern Portugal: Implications for fire occurrence. *Landscape Ecology* 16, 557-567.

Motavalli, P., Palm, C., Parton, W., Elliott, E., Frey, S., 1995. Soil pH and organic C dynamics in tropical forest soils: Evidence from laboratory and simulation studies. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 1589-1599.

Müller, C.W. y Kögel-Knabner, I., 2009. Soil organic carbon stocks, distribution, and composition affected by historic land use changes on adjacent sites. *Biology and Fertility of Soils* 45, 347-359.

Murphy, D., Macdonald, A., Stockdale, E., Goulding, K., Fortune, S., Gaunt, J., Poulton, P., Wakefield, J., Webster, C., Wilmer, W., 2000. Soluble organic nitrogen in agricultural soils. *Biology and Fertility of Soils* 30, 374-387.

Murphy, J. y Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27, 31-36.

Murty, D., Kirschbaum, M.U.F., McMurtrie, R.E., McGilvray, A., 2002. Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? A review of the literature. *Global Change Biology* 8, 105-123.

Nannipieri, P., Pedrazzini, F., Arcara, P.G., Piovanelli, C., 1979. Changes in amino acids, enzyme activities, and biomasses during soil microbial growth. *Soil Science* 127, 26-34.

Nannipieri, P., Ceccanti, B., Cervelli, S., Matarese, E., 1980. Extraction of phosphatase, urease, protease, organic carbon, and nitrogen from soil. *Soil Science Society of America Journal* 44, 1011-1016.

Nannipieri, P., Muccini, L., Ciardi, C., 1983. Microbial biomass and enzyme activities: production and persistence. *Soil Biology and Biochemistry* 15, 679-685.

Nannipieri, P., Ceccanti, B., Grego, S., 1990. Ecological significance of biological activity in soil. En: Soil biochemistry. Vol. 6. Bollag, J.M. y Stotzky, G. (Eds.), Marcel Dekker, Nueva York, NY., p. 293-335.

Nannipieri, P., Kandeler, E., Ruggiero, P., 2002. Enzyme activities and microbiological and biochemical processes in soil. En: Enzymes in the environment: Activity, ecology and applications. Burns, R.G. y Dick, R.P. (Eds.), Marcel Dekker, Nueva York, NY., p. 1-33.

Nannipieri, P., Giagnoni, L., Landi, L., Renella, G., 2011. Role of phosphatase enzymes in soil. En: Phosphorus in action. Biological processes in soil phosphorus cycling.

Bünemann, E., Oberson, A. y Frossard, E. (Eds.), Springer, Berlin-Heidelberg, p. 215-243.

Nave, L.E., Swanston, C.W., Mishra, U., Nadelhoffer, K.J., 2013. Afforestation Effects on Soil Carbon Storage in the United States: A Synthesis. *Soil Science Society of America Journal* 77, 1035-1047.

Newman, E., 1997. Phosphorus balance of contrasting farming systems, past and present. Can food production be sustainable? *Journal of Applied Ecology* 34, 1334-1347.

Nilsson, M.-C. y Wardle, D.A., 2005. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3, 421-428.

Noble, A. y Randall, P., 1999. Alkalinity effects of different tree litters incubated in an acid soil of NSW, Australia. *Agroforestry Systems* 46, 147-160.

Nsabimana, D., Haynes, R., Wallis, F., 2004. Size, activity and catabolic diversity of the soil microbial biomass as affected by land use. *Applied Soil Ecology* 26, 81-92.

Ogle, S.M., Breidt, F.J., Paustian, K., 2005. Agricultural management impacts on soil organic carbon storage under moist and dry climatic conditions of temperate and tropical regions. *Biogeochemistry* 72, 87–121.

Olander, L.P. y Vitousek, P.M., 2000. Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry* 49, 175-191.

Pagliai, M. y De Nobili, M., 1993. Relationships between soil porosity, root development and soil enzyme activity in cultivated soils. *Geoderma* 56, 243-256.

Palm, C.A., 1995. Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. *Agroforestry Systems* 30, 105-124.

Palma, M.R. y Conti, M.E., 1990. Urease activity in Argentine Soils: Field Studies and influence of sample treatment. *Soil Biology and Biochemistry* 22, 105-108.

Pancholy, S.K. y Rice, E.L., 1973. Soil enzymes in relation to old field succession: Amylase, cellulase, invertase, dehydrogenase, and urease. *Soil Science Society of America Journal* 37, 47-50.

Pang, X., Ning, W., Qing, L., Bao, W., 2009. The relation among soil microorganism, enzyme activity and soil nutrients under subalpine coniferous forest in Western Sichuan. *Acta Ecologica Sinica* 29, 286-292.

Parfitt, R., Scott, N., Ross, D., Salt, G., Tate, K., 2003. Land-use change effects on soil C and N transformations in soils of high N status: comparisons under indigenous forest, pasture and pine plantation. *Biogeochemistry* 66, 203-221.

Parfitt, R.L., Percival, H.J., Dahlgren, R.A., Hill, L.F., 1997. Soil and solution chemistry under pasture and radiata pine in New Zealand. *Plant and Soil* 191, 279-290.

Parham, J., Deng, S., Raun, W., Johnson, G., 2002. Long-term cattle manure application in soil. *Biology and Fertility of Soils* 35, 328-337.

Parr, J. y Papendick, R., 1978. Factors affecting the decomposition of crop residues by microorganisms. En: Crop residue management systems. Oschwald, W.R. (Ed.), ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI., p. 101-129.

Paul, E., Morris, S., Six, J., Paustian, K., Gregorich, E., 2003. Interpretation of soil carbon and nitrogen dynamics in agricultural and afforested soils. *Soil Science Society of America Journal* 67, 1620-1628.

Paul, K., Polglase, P., Richards, G., 2003. Predicted change in soil carbon following afforestation or reforestation, and analysis of controlling factors by linking a C accounting model (CAMFor) to models of forest growth (3PG), litter decomposition (GENDEC) and soil C turnover (RothC). *Forest Ecology and Management* 177, 485-501.

Paul, K.I., Polglase, P.J., Nyakuengama, J.G., Khanna, P.K., 2002. Change in soil carbon following afforestation. *Forest Ecology and Management* 168, 241–257.

Paustian, K., Andrén, O., Janzen, H.H., Lal, R., Smith, P., Tian, G., Tiessen, H., Noordwijk, M.V., Woomer, P.L., 1997. Agricultural soils as a sink to mitigate CO_2 emissions. *Soil Use and Management* 13, 230-244.

Paz-Ferreiro, J., 2006. Propiedades bioquímicas de suelos de prado de Galicia. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.

Paz-Ferreiro, J., Trasar-Cepeda, C., Leirós, M.C., Seoane, S., Gil-Sotres, F., 2009. Biochemical properties in managed grassland soils in a temperate humid zone:

Modifications of soil quality as a consequence of intensive grassland use. *Biology and Fertility of Soils* 45, 711-722.

Peichl, M., Leava, N.A., Kiely, G., 2012. Above-and belowground ecosystem biomass, carbon and nitrogen allocation in recently afforested grassland and adjacent intensively managed grassland. *Plant and Soil* 350, 281-296.

Pérez-Cruzado, C., Mansilla-Salinero, P., Rodríguez-Soalleiro, R., Merino, A., 2012. Influence of tree species on carbon sequestration in afforested pastures in a humid temperate region. *Plant and Soil* 353, 333-353.

Pérez-Cruzado, C., Sande, B., Omil, B., Rovira, P., Martin-Pastor, M., Barros, N., Salgado, J., Merino, A., 2014. Organic matter properties in soils afforested with *Pinus radiata*. *Plant and Soil* 374, 381-398.

Perrott, K.W., Ghani, A., O'Connor, M.B., 1999. Tree stocking effects on soil chemical and microbial properties at the Tikitere Agroforestry Research Area. *New Zealand Journal of Forestry Science* 29, 116-130.

Pfister, C., 1995. Das «1950er Syndrom». Die Epochenschwelle der Mensch-Umwelt-Beziehung zwischen Industriegesellschaft und Konsumgesellschaft. *GAIA-Ecological Perspectives for Science and Society* 3, 71-90.

Piñeiro, J. y González, A., 2002. Grassland in Galicia. En: Lowland grasslands of Europe: Utilization and development. Fischer, G. y Frankow-Lindberg, B. (Eds.), FAO, Roma, p. 7-18.

Plieninger, T. y Wilbrand, C., 2001. Land use biodiversity conservation and rural development in the dehesas of Cuatro Lugares, Spain. *Agroforestry Systems* 51, 23-34.

Poeplau, C., Don, A., Vesterdal, L., Leifeld, J., Van Wesemael, B., Schumacher, J., Gensior, A., 2011. Temporal dynamics of soil organic carbon after land-use change in the temperate zone–carbon response functions as a model approach. *Global Change Biology* 17, 2415-2427.

Poeplau, C. y Don, A., 2013. Sensitivity of soil organic carbon stocks and fractions to different land-use changes across Europe. *Geoderma* 192, 189-201.

Poll, C., Thiede, A., Wermbter, N., Sessitsch, A., Kandeler, E., 2003. Micro-scale distribution of microorganisms and microbial enzyme activities in a soil with long-term organic amendment. *European Journal of Soil Science* 54, 715-724.

Post, W.M. y Kwon, K.C., 2000. Soil carbon sequestration and land-use change: Processes and potential. *Global Change Biology* 6, 317-328.

Pourreza, M., Hosseini, S.M., Safari Sinegani, A.A., Matinizadeh, M., Dick, W.A., 2014. Soil microbial activity in response to fire severity in Zagros oak (*Quercus brantii* Lindl.) forests, Iran, after one year. *Geoderma* 213, 95-102.

Powlson, D., 2005. Will soil amplify climate change? *Nature* 433, 204-205.

Prietzel, J., 2001. Arylsulfatase activities in soils of the Black Forest/Germany—seasonal variation and effect of $(NH_4)_2SO_4$ fertilization. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 1317-1328.

Priha, O. y Smolander, A., 1997. Microbial biomass and activity in soil and litter under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at originally similar field afforestation sites. *Biology and Fertility of Soils* 24, 45-51.

Priha, O., Grayston, S.J., Hiukka, R., Pennanen, T., Smolander, A., 2001. Microbial community structure and characteristics of the organic matter in soils under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at two forest sites. *Biology and Fertility of Soils* 33, 17-24.

Puglisi, E., Del Re, A.A.M., Rao, M.A., Gianfreda, L., 2006. Development and validation of numerical indexes integrating enzyme activities of soils. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 1673-1681.

Pulford, I.D. y Tabatabai, M.A., 1988. Effect of waterlogging on enzyme activities in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 20, 215-219.

Qin, S., Hu, C., He, X., Dong, W., Cui, J., Wang, Y., 2010. Soil organic carbon, nutrients and relevant enzyme activities in particle-size fractions under conservational versus traditional agricultural management. *Applied Soil Ecology* 45, 152-159.

Quideau, S., Chadwick, O., Benesi, A., Graham, R., Anderson, M., 2001. A direct link between forest vegetation type and soil organic matter composition. *Geoderma* 104, 41-60.

Quilchano, C. y Marañón, T., 2002. Dehydrogenase activity in Mediterranean forest soils. *Biology and Fertility of Soils* 35, 102-107.

Raiesi, F. y Beheshti, A., 2014. Soil specific enzyme activity shows more clearly soil responses to paddy rice cultivation than absolute enzyme activity in primary forests of northwest Iran. *Applied Soil Ecology* 75, 63-70.

Rastin, N., Rosenplänter, K., Hüttermann, A., 1988. Seasonal variation of enzyme activity and their dependence on certain soil factors in a beech forest soil. *Soil Biology and Biochemistry* 20, 637-642.

Rastin, N., Schlechte, G., Hüttermann, A., 1990a. Soil macrofungi and some soil biological, biochemical and chemical investigations on the upper and lower slope of a spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry* 22, 1039-1047.

Rastin, N., Schlechte, G., Hüttermann, A., Rosenplänter, K., 1990b. Seasonal fluctuation of some biological and biochemical soil factors and their dependence on certain soil factors on the upper and lower slope of a spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry* 22, 1049-1061.

Rey-Benayas, J.M., Martins, A., Nicolau, J.M., Schulz, J.J., 2007. Abandonment of agricultural land: an overview of drivers and consequences. *Perspectivees in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 2, 1-14.

Ribet, J. y Drevon, J.-J., 1996. The phosphorus requirement of N_2-fixing and urea-fed *Acacia mangium*. *New Phytologist* 132, 383-390.

Riffaldi, R., Saviozzi, A., Levi-Minzi, R., Cardelli, R., 2002. Biochemical properties of a mediterranean soil as affected by long-term crop management systems. *Soil and Tillage Research* 67, 109-114.

Ritter, E., 2007. Carbon, nitrogen and phosphorus in volcanic soils following afforestation with native birch (*Betula pubescens*) and introduced larch (*Larix sibirica*) in Iceland. *Plant and Soil* 295, 239–251.

Robinson, M., Cognard-Plancq, A.L., Cosandey, C., David, J., Durand, P., Führer, H.W., Hall, R., Hendriques, M.O., Marc, V., McCarthy, R., McDonnell, M., Martin, C., Nisbet, T., O`Dea, P., Rodgers, M., Zollner, A., 2003. Sudies of the impact of forests on peak flows and baseflows: A European perspective. *Forest Ecology and Management* 186, 85-97.

Robson, A.D., 1989. Soil acidity and plant growth. Academic Press, Sidney, 306 p.

Rodriguez-Loinaz, G., Onaindia, M., Amezaga, I., Mijangos, I., Garbisu, C., 2008. Relationship between vegetation diversity and soil functional diversity in native mixed-oak forests. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 49-60.

Romanya, J., Cortina, J., Falloon, P., Coleman, K., Smith, P., 2000. Modelling changes in soil organic matter after planting fastgrowing *Pinus radiata* on Mediterranean agricultural soils. *European Journal of Soil Science* 51, 627–641.

Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q., Casassa, G., Menzel, A., Root, T.L., Estrella, N., Seguin, B., Tryjanowski, P., Liu, C., Rawlins, S., Imeson, A., 2008. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature* 453, 353-357.

Ross, D., 1975. Studies on a climosequence of soils in tussock grasslands. Invertase and amylase activities of topsoils and their relationships with other properties. *New Zealand Journal of Science* 18, 511-518.

Ross, D.J., Tate, K.R., Scott, N.A., Feltham, C.W., 1999. Land-use change: effects on soil carbon, nitrogen and phosphorus pools and fluxes in three adjacent ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 803-813.

Rousk, J., Brookes, P.C., Bååth, E., 2009. Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggest functional redundancy in carbon mineralization. *Applied and Environmental Microbiology* 75, 1589-1596.

Rumpel, C. y Kögel-Knabner, I., 2011. Deep soil organic matter—a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil* 338, 143-158.

Saá, A., Trasar-Cepeda, C., Gil-Sotres, F., Carballas, T., 1993. Changes in soil phosphorous and acid phosphatase activity immediately following forest fires. *Soil Biology and Biochemistry* 25, 1223-1230.

Sakadevan, K., Hedley, M., Mackay, A., 1993. Mineralisation and fate of soil sulphur and nitrogen in hill pastures. *New Zealand journal of agricultural research* 36, 271-281.

Sanderman, J. y Amundson, R., 2003. Biogeochemistry of decomposition and detrital processing. En: Treatise on geochemistry. Heinrich, D.H. y Karl, K.T. (Eds.), Elsevier, Oxford, p. 249-316.

Saratchandra, S.U., Perrott, K.W., Upsdell, M.P., 1984. Microbiological and biochemical characteristics of a range of New Zealand soils under established pasture. *Soil Biology and Biochemistry* 16, 177-183.

Sardans, J. y Peñuelas, J., 2005. Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 455-461.

Sauerlandt, W. y Berwecke, H., 1952. Untersuchung über Nährstoff und Kohlnestoffgehalt des Stalldüngers. *Zeitschrift für Pflanzenernährung düngung. Bodenkunde* 56, 204-226.

Saviozzi, A., Levi-Minzi, R., Cardelli, R., Riffaldi, R., 2001. A comparison of soil quality in adjacent cultivated, forest and native grassland soils. *Plant and Soil* 233, 251-259.

Schimel, J.P. y Weintraub, 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.

Schinner, F. y von Mersi, W., 1990. Xylanase, CM-Cellulase and Invertase activity in soil: An improved method. *Soil Biology and Biochemistry* 22, 511-515.

Schlesinger, W.H., 1990. Evidence from chronosequence studies for a low carbon- storage potential of soils. *Nature* 348, 232-234.

Schmidt, G. y Laskowski Sr, M., 1961. Phosphate ester cleavage (Survey). En: The enzymes. Academic Press, Nueva York, NY., p. 3-35.

Schmidt, M.W.I., Torn, M.S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I.A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D., 2011. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature* 478, 49-56.

Schnitzer, M., 2005. Organic matter: Principles and processes. En: Encyclopedia of soils in the environment. Hatfield, J.L., Powlson, D., Rosenzweig, C., Scow, K.M., Singer, M.J. y Sparks, D. (Eds.), Academic Press, New York, NY., p. 85-93.

Schnitzer, M. y Monreal, C.M., 2011. Quo vadis Soil Organic Matter Research?: A Biological Link to the Chemistry of Humification. *Advances in Agronomy* 113, 139-218.

Schofield, R.K. y Taylor, A.W., 1955. The measurement of soil pH. *Soil Science Society of America Journal* 19, 164-167.

Schulten, H.-R. y Leinweber, P., 2000. New insights into organic-mineral particles: Composition, properties and models of molecular structure. *Biology and Fertility of soils* 30, 399-432.

Sedjo, R. y Solomon, A., 1989. Climate and forests. En: Greenhouse warming: Abatement and adaptation. Crosson, P., Darmstadter, J., Easterling, W. y Rosenburg, N. (Eds.), Springer, Washington D.C., p. 110-119.

Seneviratne, G., 2000. Litter quality and nitrogen release in tropical agriculture: A synthesis. *Biology and Fertility of Soils* 31, 60-64.

Shaver, G.R., Canadell, F., Chapin III, F.S., Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G., Ineson, P., Jonasson, S., Melillo, J., Pitelka, L., Rustad, L., 2000. Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis. *Bioscience* 50, 871-882.

Shi, W., 2011. Agricultural and ecological significance of soil enzymes: Soil carbon sequestration and nutrient cycling. En: Soil enzymology. Shukla, G. y Varma, A. (Eds.), Springer, Berlin-Heidelberg, p. 43-60.

Sicardi, M., García Préchac, F., Frioni, L., 2004. Soil microbial indicators sensitive to land use conversion from pastures to commercial *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) plantations in Uruguay. *Applied Soil Ecology* 27, 125-133.

Sierra, M., Martínez, F., Verde, R., Martín, F., Macías, F., 2013. Soil-carbon sequestration and soil-carbon fractions, comparison between poplar plantations and corn crops in south-eastern Spain. *Soil and Tillage Research* 130, 1-6.

Sinsabaugh, R., Antibus, R., Linkins, A., McClaugherty, C., Rayburn, L., Repert, D., Weiland, T., 1992. Wood decomposition over a first-order watershed: mass loss as a function of lignocellulase activity. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 743-749.

Sinsabaugh, R., Antibus, R., Linkins, A., McClaugherty, C., Rayburn, L., Repert, D., Weiland, T., 1993. Wood decomposition: nitrogen and phosphorus dynamics in relation to extracellular enzyme activity. *Ecology*, 1586-1593.

Sinsabaugh, R. y Moorhead, D., 1994. Resource allocation to extracellular enzyme production: A model for nitrogen and phosphorus control of litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 1305-1311.

Sinsabaugh, R.L., Antibus, R.K., Linkins, A.E., 1991. An enzymic approach to the analysis of microbial activity during plant litter decomposition. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 34, 43-54.

Sinsabaugh, R.L., Gallo, M.E., Lauber, C., Waldrop, M.P., Zak, D.R., 2005. Extracellular enzyme activities and soil organic matter dynamics for northern hardwood forests receiving simulated nitrogen deposition. *Biogeochemistry* 75, 201-215.

Sinsabaugh, R.L., Lauber, C.L., Weintraub, M.N., Ahmed, B., Allison, S.D., Crenshaw, C., Contosta, A.R., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M.E., 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters* 11, 1252-1264.

Sinsabaugh, R.L., 2010. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 391-404.

Sistla, S.A. y Schimel, J.P., 2013. Seasonal patterns of microbial extracellular enzyme activities in an arctic tundra soil: Identifying direct and indirect effects of long-term summer warming. *Soil Biology and Biochemistry* 66, 119-129.

Six, J., Elliott, E., Paustian, K., 1999. Aggregate and soil organic matter dynamics under conventional and no-tillage systems. *Soil Science Society of America Journal* 63, 1350-1358.

Six, J., Elliott, E.T., Paustian, K., 2000. Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 2099-2103.

Six, J., Conant, R.T., Paul, E.A., Paustian, K., 2002. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil* 241, 155-176.

Six, J., Frey, S., Thiet, R., Batten, K., 2006. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 70, 555-569.

Skujinš, J., 1973. Dehydrogenase: An indicator of biological activities in arid soils. *Bulletins of the Ecological Research Committee* 17, 235-241.

Smal, H. y Olszewska, M., 2008. The effect of afforestation with Scots pine (*Pinus silvestris* L.) of sandy post-arable soils on their selected properties. II. Reaction, carbon, nitrogen and phosphorus. *Plant and Soil* 305, 171–187.

Smith, C., Johnston, M., Lorentz, S., 1997. Assessing the compaction susceptibility of South African forestry soils. II. Soil properties affecting compactibility and compressibility. *Soil and Tillage Research* 43, 335-354.

Šnajdr, J., Valášková, V., Merhautová, V.r., Herinková, J., Cajthaml, T., Baldrian, P., 2008. Spatial variability of enzyme activities and microbial biomass in the upper layers of *Quercus petraea* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2068-2075.

Šnajdr, J., Cajthaml, T., Valášková, V., Merhautová, V., Petránková, M., Spetz, P., Leppänen, K., Baldrian, P., 2011. Transformation of *Quercus petraea* litter: successive changes in litter chemistry are reflected in differential enzyme activity and changes in the microbial community composition. *FEMS Microbiology Ecology* 75, 291-303.

Šnajdr, J., Dobiášová, P., Urbanová, M., Petránková, M., Cajthaml, T., Frouz, J., Baldrian, P., 2013. Dominant trees affect microbial community composition and activity in post-mining afforested soils. *Soil Biology and Biochemistry* 56, 105-115.

Soane, B., 1990. The role of organic matter in soil compactibility: A review of some practical aspects. *Soil and Tillage Research* 16, 179-201.

Soane, B.D., Blackwell, P.S., Dickson, J.W., Painter, D.J., 1981. Compaction by agricultural vehicles: A review II. Compaction under tyres and other running gear. *Soil and Tillage Research* 1, 373-400.

Sollins, P., Homann, P., Caldwell, B.A., 1996. Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma* 74, 65.

Spehn, E.M., Joshi, J., Schmid, B., Alphei, J., Körner, C., 2000. Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems. *Plant and Soil* 224, 217-230.

Speir, T.W., 1976. Studies on a climasequence of soils in tussock grasslands. *New Zealand Journal of Science* 19, 383-397.

Speir, T.W. y Ross, D.J., 1978. Soil phosphatase and sulphatase. En: Soil enzymes. Burns, R.G. (Ed.), Academic Press, Londres, p. 198-250.

Stemmer, M., Gerzabek, M.H., Kandeler, E., 1998. Organic matter and enzyme activity in particle-size fractions of soils obtained after low-energy sonication. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 9-17.

Stevenson, F.J., 1994. Humus chemistry: Genesis, composition, reactions. Wiley, Toronto, 512 p.

Stone, M., DeForest, J., Plante, A., 2014. Changes in extracellular enzyme activity and microbial community structure with soil depth at the Luquillo Critical Zone Observatory. *Soil Biology and Biochemistry* 75, 237-247.

Stotzky, G. y Burns, R.G., 1982. The soil environment: Clay-humus-microbe interactions. En: Experimental microbial ecology. Burns, R.G. y Slater, J.H. (Eds.), Blackwell, Oxford, p. 105-133.

Strijker, D., 2005. Marginal lands in Europe—causes of decline. *Basic and Applied Ecology* 6, 99-106.

Tabatabai, M.A. y Bremmer, J.M., 1969. Use of *p*-nitrophenilphosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry* 1, 301-307.

Tabatabai, M.A. y Bremmer, J.M., 1970. Arylsulphatase activity of soils. *Soil Science Society of America Proceedings* 34, 225-229.

Tabatabai, M.A., 1994. Soil enzymes. En: Methods in soil analysis. Part 2. Microbiological and biochemical properties. Weaver, R.W., Angle, J.S. y Bottomley, P.S. (Eds.), ASA-SSSA, Madison, WI., p. 775-833.

Tabatabai, M.A., 1997. Effects of trace elements on urease activity in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 9, 9-13.

Tan, X., Chang, S.X., Kabzems, R., 2008. Soil compaction and forest floor removal reduced microbial biomass and enzyme activities in a boreal aspen forest soil. *Biology and Fertility of soils* 44, 471-479.

Tang, G. y Li, K., 2013. Tree species controls on soil carbon sequestration and carbon stability following 20 years of afforestation in a valley-type savanna. *Forest Ecology and Management* 291, 13-19.

Tarafdar, J. y Marschner, H., 1994. Phosphatase activity in the rhizosphere and hyphosphere of VA mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 387-395.

Theuerl, S. y Buscot, F., 2010. Laccases: toward disentangling their diversity and functions in relation to soil organic matter cycling. *Biology and Fertility of Soils* 46, 215-225.

Thomas, K. y Prescott, C., 2000. Nitrogen availability in forest floors of three tree species on the same site: the role of litter quality. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 1698-1706.

Thompson, I.D., Baker, J.A., Ter-Mikaelian, M., 2003. A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate wildlife, and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 177, 441-469.

Tian, X. y Takeda, H., 1998. Decomposition process of leaf litter in a coniferous forest. En: Environmental forest science. Sasa, K. (Ed.), Kluver Academic Publishers, Londres, p. 223-230.

Tiessen, H. y Stewart, J., 1983. Particle-size fractions and their use in studies of soil organic matter: II. Cultivation effects on organic matter composition in size fractions. *Soil Science Society of America Journal* 47, 509-514.

Tinker, P.B., Ingram, J.S.I., Struwe, S., 1996. Effects of slash-and-burn agriculture and deforestation on climate change. *Ecosystems & Environment* 58, 13-22.

Tolbert, V., Todd Jr, D., Mann, L., Jawdy, C., Mays, D., Malik, R., Bandaranayake, W., Houston, A., Tyler, D., Pettry, D., 2002. Changes in soil quality and below-ground carbon storage with conversion of traditional agricultural crop lands to bioenergy crop production. *Environmental Pollution* 116, S97-S106.

Trasar-Cepeda, C., Gil-Sotres, F., Guitián, F., 1985. Determinación de la actividad fosfatasa en suelos gallegos. Precisiones al método de Satathchandra y Perrot. *Anales de Edafología y Agrobiología* 44, 987-992.

Trasar-Cepeda, C., Leirós, M.C., Gil-Sotres, F., Seoane, S., 1998. Towards a biochemical quality index for soils: an expression relating several biological and biochemical properties. *Biology and Fertility of Soils* 26, 100-106.

Trasar-Cepeda, C., Camiña, F., Leirós, M.C., Gil-Sotres, F., 1999. An improved method to measure catalase activity in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 483-485.

Trasar-Cepeda, C., Leirós, M.C., Gil-Sotres, F., 2000a. Biochemical properties of acid soils under climax vegetation (Atlantic oakwood) in an area of the European temperate-humid zone (Galicia, NW Spain): specific parameters. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 747-755.

Trasar-Cepeda, C., Leirós, M.C., Seoane, S., Gil-Sotres, F., 2000b. Limitations of soil enzymes as indicators of soil pollution. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1867-1875.

Trasar-Cepeda, C., Leirós, M.C., Gil-Sotres, F., 2003. Consideraciones generales sobre la determinación de las actividades enzimáticas del suelo. En: Técnicas de análisis de parámetros bioquímicos en suelos: medida de actividades enzimáticas y biomasa microbiana. García, C., Gil, F., Hernández, T. y Trasar, C. (Eds.), Mundi-Prensa, Madrid, p. 24-50.

Trasar-Cepeda, C., Gil-Sotres, F., Leirós, M.C., 2007. Thermodynamic parameters of enzymes in grassland soils from Galicia, NW Spain. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 311-319.

Trasar-Cepeda, C., Leirós, M.C., Gil-Sotres, F., 2008a. Hydrolytic enzyme activities in agricultural and forest soils. Some implications for their use as indicators of soil quality. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2146-2155.

Trasar-Cepeda, C., Leirós, M.C., Seoane, S., Gil-Sotres, F., 2008b. Biochemical properties of soils under crop rotation. *Applied Soil Ecology* 39, 133-143.

Trevors, J.T., 1984. Rapid gas chromatographic method to measure H_2O_2 oxidoreductase (catalase) activity in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 16, 525-526.

Tu, C.M., 1981. Effects of some pesticides on enzyme activities in an organic soil. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 27, 109-114.

Tuckett, R.P., 2009. The role of atmospheric gases in global warming. En: Climate change: Observed impacts on planet earth. Letcher, T.M. (Ed.), Elsevier, Amsterdam, p. 444.

Turner, B.L., Skole, D., Sanderson, S., Fischer, G., Fresco, L., Leemans, R., 1995. Land-use and land-cover change. International geosphere-biosphere programme and the human dimensions of global environmental change programme (Report Nº 35). Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Estocolmo, 135 p.

Turner, B.L. y Haygarth, P.M., 2005. Phosphatase activity in temperate pasture soils: Potential regulation of labile organic phosphorus turnover by phosphodiesterase activity. *Science of the Total Environment* 344, 27-36.

Turner, J., Lambert, M.J., Johnson, D.W., 2005. Experience with patterns of change in soil carbon resulting from forest plantation establishment in eastern Australia. *Forest Ecology and Management* 220, 259–269.

UE, 1992. Reglamento 2080/1992, del Consejo de 30 de junio de 1992, por el que se establece un régimen comunitario de ayudas a las medidas forestales en agricultura (D.O.C.E. L 215 de 30/07/1992, 96 – 99).

UE, 2005. Reglamento 1698/2005, del Consejo de 20 de septiembre de 2005 relativo a la ayuda al desarrollo rural a través del Fondo Europeo Agrícola de Desarrollo Rural (FEADER) (D.O.C.E. L 277 de 21/10/2005, 1 – 61).

UNCBD, 2001. *United Nations Convention on Biological Diversity*. Bonn.

UNFCCC, 1992. *United Nations Framework Convention on Cimate Change*. Nueva York.

UNFCCC, 1997. *Convención Marco de las Naciones Unidas para el Cambio Climático: Protocolo de Kyoto*. Kyoto.

USDA, 2004. Soil survey laboratory methods manual. Burt, R. (Ed.), USDA, Lincoln, NE., 735 p.

Ushio, M., Kitayama, K., Balser, T.C., 2010. Tree species effects on soil enzyme activities through effects on soil physicochemical and microbial properties in a tropical montane forest on Mt. Kinabalu, Borneo. *Pedobiología* 53, 227-233.

Van Kooten, G., Arthur, L., Wilson, W., 1992. Potential to sequester carbon in Canadian forests: Some economic considerations. *Canadian Public Policy* 28, 127-138.

Vasconcellos, R., Bonfim, J., Andreote, F., Mendes, L., Baretta, D., Cardoso, E., 2013. Microbiological indicators of soil quality in a riparian forest recovery gradient. *Ecological Engineering* 53, 313-320.

Veldkamp, E., Davidson, E., Erickson, H., Keller, M., Weitz, A., 1999. Soil nitrogen cycling and nitrogen oxide emissions along a pasture chronosequence in the humid tropics of Costa Rica. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 387-394.

Venkatesan, S. y Senthurpandian, V.K., 2006. Comparison of enzyme activity with depth under tea plantations and forested sites in south India. *Geoderma* 137, 212-216.

Vesterdal, L., Ritter, E., Gundersen, P., 2002. Change in soil organic carbon following afforestation of former arable land. *Forest Ecology and Management* 196, 137-147.

Vesterdal, L., Schmidt, I.K., Callesen, I., Nilsson, L.O., Gundersen, P., 2008. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management* 255, 35-48.

Visser, S. y Parkinson, D., 1992. Soil biological criteria as indicator of soil quality: Soil microorganism. *American Journal of Alternative Agriculture* 7, 33-37.

Vittori Antisari, L., Marinari, S., Dell'Abate, M.T., Baffi, C., Vianello, G., 2011. Plant cover and epipedon SOM stability as factors affecting brown soil profile development and microbial activity. *Geoderma* 161, 212-224.

von Lützow, M., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., Flessa, H., 2006. Stabilization oforganicmatter in temperate soils: Mechanisms and their relevance under different soil conditions - a review. *European Journal of Soil Science* 57, 426-445.

von Mersi, W. y Schinner, F., 1991. An improved and accurate method for determining the dehydrogenase activity of soils with idonitrotetrazolium chloride. *Biology and Fertility of Soils* 11, 216-220.

Voříšková, J., Dobiášová, P., Šnajdr, J., Vaněk, D., Cajthaml, T., Šantrůčková, H., Baldrian, P., 2011. Chemical composition of litter affects the growth and enzyme production by the saprotrophic basidiomycete *Hypholoma fasciculare*. *Fungal Ecology* 4, 417-426.

Wall, A. y Heiskanen, J., 2003. Water-retention characteristics and related physical properties of soil on afforested agricultural land in Finland. *Forest Ecology and Management* 186, 21-32.

Wallenius, K., Rita, H., Mikkonen, A., Lappi, K., Lindström, K., Hartikainen, H., Raateland, A., Niemi, R., 2011. Effects of land use on the level, variation and spatial structure of soil enzyme activities and bacterial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1464-1473.

Wallenstein, M.D. y Weintraub, M.N., 2008. Emerging tools for measuring and modeling the *in situ* activity of soil extracellular enzymes. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2098-2106.

Wang, A.S., Angle, J.S., Chaney, R.L., Delorme, T.A., McIntosh, M., 2006. Changes in soil biological activities under reduced soil pH during *Thlaspi caerulescens* phytoextraction. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 1451-1461.

Wang, B., Liu, G.B., Xue, S., Zhu, B., 2011. Changes in soil physico-chemical and microbiological properties during natural succession on abandoned farmland in the Loess Plateau. *Environmental Earth Sciences* 62, 915-925.

Wang, B., Xue, S., Liu, G.B., Zhang, G.H., Li, G., Ren, Z.P., 2012. Changes in soil nutrient and enzyme activities under different vegetations in the Loess Plateau area, Northwest China. *Catena* 92, 186-195.

Wang, C.M., Ouyang, H., Shao, B., Tian, Y.-Q., Zhao, J.-G., Xu, H.-Y., 2006. Soil carbon changes following afforestation with olga bay larch (*Larix olgensis* Henry) in Northeastern China. *Journal of Integrative Plant Biology* 48, 503–512.

Wang, X.-C. y Lu, Q., 2006. Effect of waterlogged and aerobic incubation on enzyme activities in paddy soil. *Pedosphere* 16, 532-539.

Wardle, D., 1992. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Reviews* 67, 321-358.

Watson, R.T., Noble, I., Bolin, B., Ravindranath, N., Verardo, D., Dokken, D., 2000. Land use, land-use change and forestry. Cambridge University Press for the Intergovernmental Panel on Climate Change.

Watson, R.T., Noble, I.R., Bolin, B., Ravindranath, N.H., Verardo, D.J., Dokken, D.J., 2000. Land use, land-use change, and forestry: a special report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, 375 p.

Welbaum, G.E., Sturz, A.V., Dong, Z., Nowak, J., 2004. Managing soil microorganisms to improve productivity of agro-ecosystems. *Critical Reviews in Plant Sciences* 23, 175-193.

Wellock, M.L., LaPerle, C.M., Kiely, G., 2011. What is the impact of afforestation on the carbon stocks of Irish mineral soils? *Forest Ecology and Management* 262, 1589-1596.

Wentzel, W.W., Age, G., Brandstetter, A., Blum, W.E.H., 1994. Seasonal changes of pH, organic carbon, total nitrogen, cadmium and aluminium in a forest topsoil. *Ecologie* 25, 2011-2015.

West, T.O. y Post, W.M., 2002. Soil organic carbon sequestration rates by tillage and crop rotation. *Soil Science Society of America Journal* 66, 1930-1946.

Wittmann, C., Kähkönen, M.A., Ilvesniemi, H., Kurola, J., Salkinoja-Salonen, M.S., 2004. Areal activities and stratification of hydrolytic enzymes involved in the biochemical cycles of carbon, nitrogen, sulphur and phosphorus in podsolized boreal forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 425-433.

Wuest, S.B., 2009. Correction of bulk density and sampling method biases using soil mass per unit area. *Soil Science Society of America Journal* 73, 312-316.

Yadav, R. y Tarafdar, J., 2001. Influence of organic and inorganic phosphorus supply on the maximum secretion of acid phosphatase by plants. *Biology and Fertility of Soils* 34, 140-143.

Yannikos, N., Leinweber, P., Helgason, B.L., Baum, C., Walley, F.L., Van Rees, K.C., 2014. Impact of *Populus* trees on the composition of organic matter and the soil microbial community in Orthic Gray Luvisols in Saskatchewan (Canada). *Soil Biology and Biochemistry* 70, 5-11.

Zech, W., Guggenberger, G., Haumaier, L., Pöhhacker, R., Schäfer, D., Amelung, W., Miltner, A., Kaiser, K., Ziegler, F., 1996. Organic matter dynamics in forest soils of temperate and tropical ecosystems. En: Humic substances in terrestrial ecosystems. Piccolo, A. (Ed.), Elsevier, Amsterdam, p. 101-170.

Zeng, X., Zhang, W., Cao, J., Liu, X., Shen, H., Zhao, X., 2014. Changes in soil organic carbon, nitrogen, phosphorus, and bulk density after afforestation of the "Beijing–Tianjin Sandstorm Source Control" program in China. *Catena* 118, 186-194.

Zhong, W. y Cai, Z., 2007. Long-term effects of inorganic fertilizers on microbial biomass and community functional diversity in a paddy soil derived from quaternary red clay. *Applied Soil Ecology* 36, 84-91.

Zornoza, R., Mataix-Solera, J., Guerrero, C., Arcenegui, V., Mayoral, A.M., Morales, J., Mataix-Beneyto, J., 2007. Soil properties under natural forest in the Alicante Province of Spain. *Geoderma* 142, 334-341.

Zornoza, R., Mataix-Solera, J., Guerrero, C., Arcenegui, V., Mataix-Beneyto, J., Gómez, I., 2008. Validating the effectiveness and sensitivity of two soil quality indices based on natural forest soils under Mediterranean conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2079-2087.

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Departamento de Edafología y Química Agrícola

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES AGROBIOLÓGICAS DE GALICIA

Consejo Superior de Investigaciones Científicas

Forestación de tierras agrícolas: modificación de las actividades enzimáticas del suelo

Félix Zorita Hernández

2014

ANEXO

1. ESTUDIO GENERAL DE LOS SUELOS FORESTADOS

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

Tabla 1.1. Localización de todas las parcelas empleadas en el estudio general de los suelos forestados.

Nombre muestra	Vegetación	Código vegetación	Coordenadas	Localización
Pontevea	Maíz		8º 32' 50" W / 42º 45' 15" N	María de Couso, Teo
Pontevea	Chopo		9º 32' 51" W / 42º 45' 15" N	María de Couso, Teo
Río Vea	Maíz		8º 32' 09" W / 42º 44' 15" N	María de Couso, Teo
Rio vea	Chopo		8º 32' 50" W / 42º 40' 16" N	María de Couso, Teo
Río Vea	Chopo y roble americano	Chopo + Roble a.	8º 32' 04" W / 42º 44' 18" N	María de Couso, Teo
Río Vea	Roble americano	Roble a.	8º 32' 00" W / 42º 40' 18" N	María de Couso, Teo
Laraño1	Maíz		8º 30' 50" W / 42º 48' 50" N	San Xián de sales, Vedra
Laraño1	Chopo		8º 30' 50" W / 42º 48' 49" N	San Xián de sales, Vedra
Laraño2	Maíz		8º 30' 49" W / 42º 48' 48" N	San Xián de sales, Vedra
Laraño2	Chopo		8º 30' 45" W / 42º 48' 45" N	San Xián de sales, Vedra
Casal	Maíz		8º 39' 45" W / 42º 47' 35" N	A Meana, Rois
Casal	Chopo	Chopo 1	8º 39' 50" W / 42º 46' 40" N	A Meana, Rois
Casal	Chopo	Chopo 2	8º 39' 50" W / 42º 46' 38" N	A Meana, Rois
Casal	Chopo	Chopo 3	8º 39' 48" W / 42º 46' 37" N	A Meana, Rois
Tourís	Maíz		8º 39' 38" W / 42º 47' 25" N	Tourís, Rois
Tourís	Chopo		8º 39' 40" W / 42º 47' 25" N	Tourís, Rois
Bertamiráns	Maíz		8º 38' 45" W / 42º 51' 12" N	Bertamiráns, Ames
Bertamiráns	Roble americano	Roble a.	8º 38' 44" W / 42º 51' 13" N	Bertamiráns, Ames
Lamego 1	Maíz		8º 39' 28" W / 42º 46' 21" N	Lamego, Padrón
Lamego 1	Arce		8º 39' 30" W / 42º 46' 20" N	Lamego, Padrón
Lamego 2	Maíz		8º 39' 28" W / 42º 46' 30" N	Lamego, Padrón
Lamego 2	Arce		8º 39' 25" W / 42º 46' 24" N	Lamego, Padrón
Baloira	Maíz		8° 32' 15" W / 42° 42' 52" N	San Xulián de Vea, A Estrada
Baloira	Roble americano	Roble a.	8° 32' 15" W / 42° 42' 50" N	San Xulián de Vea, A Estrada
A Estrada	Barbecho		8° 29' 26" W / 42° 41' 58" N	Figueiroa de arriba, A Estrada
A Estrada	Arce		8° 29' 20" W / 42° 42' 0" N	Figueiroa de arriba, A Estrada
A Estrada	Pino radiata	Pino rad.	8° 29' 25" W / 42° 42' 0" N	Figueiroa de arriba, A Estrada
A Estrada	Fresno		8° 29' 30" W / 42° 41' 57" N	Figueiroa de arriba, A Estrada
Anllada 1	Maíz		8° 32' 30" W / 42° 40' 43" N	Anllada, Cuntis
Anllada 1	Pícea		8° 32' 30" W / 42° 40' 45" N	Anllada, Cuntis
Anllada 2	Maíz		8° 32 12" W / 42° 40' 40" N	Anllada, Cuntis
Anllada 2	Pino radiata	Pino rad.	8° 32' 08" W / 42° 40' 40" N	Anllada, Cuntis
Anllada 2	Ciprés		8° 32' 10" W / 42° 40' 40" N	Anllada, Cuntis
Anllada 2	Roble ameriacno	Roble a.	8° 32' 14" W / 42° 40' 40" N	Anllada, Cuntis
Sta. Cristina de Vea	Maíz		8º 31' 35" W / 42º 44' 12" N	Sta Cristina de Vea
Sta. Cristina de Vea	Chopo		8º 31' 40" W / 42º 44' 10" N	Sta Cristina de Vea
Souto de Vea	Maíz		8º 32' 28' 'W / 42º 44' 42" N	Souto de Vea, A Coutada
Souto de Vea	Arce		8º 32' 28" W / 42º 44' 40" N	Souto de Vea, A Coutada
Rodiño	Cultivo		8º 26' 33" W / 42º 50' 08" N	Rodiño Grande, Boqueixón
Rodiño	Chopo	Chopo 1	8º 26' 45" W / 42º 50' 10" N	Rodiño Grande, Boqueixón
Rodiño	Chopo	Chopo 2	8º 26' 30" W / 42º 50' 10" N	Rodiño Grande, Boqueixón

Tabla 1.1. (Continuación).

Nombre muestra	Vegetación	Código vegetación	Coordenadas	Localización
Noenlle	Maíz		8º 26' 35" W / 42º 49' 52" N	Noenlle , Boqueixón
Noenlle	Pino radiata	Pino rad.	8º 26' 33" W / 42º 49' 52" N	Noenlle , Boqueixón
Loureriro	Maíz		8º 23' 20'' W / 42º 48' 38'' N	Loureiro, Oza
Loureiro	Pino radiata	Pino rad.	8º 23' 21" W / 42º 48' 38'' N	Loureiro, Oza
Codeso	Maíz		8º 24' 18" W / 42º 48' 05'' N	Codeso, Boqueixón
Codeso	Chopo		8º 24' 20'' W / 42º 48' 05'' N	Codeso, Boqueixón
Ribeira	Maíz		8º 25' 34"W / 42º 45' 04'' N	Ribeira, A Estrada
Ribeira	Roble americano	Roble a.	8º 25' 32'' W 42º 45' 06'' N	Ribeira, A Estrada
Matalobos 1	Barbecho		8º 31' 26'' W / 42º 41' 20'' N	Matalobos, A Estrada
Matalobos 1	Roble americano	Roble a.	8º 31' 30'' W / 42º 41' 20'' N	Matalobos, A Estrada
Matalobos 2	Maíz		8º 31' 15'' W / 42º 41' 41'' N	Matalobos, A Estrada
Matalobos 2	Roble americano y castaño	Roble a.+ Castaño	8º 31' 20'' W / 42º 41' 40'' N	Matalobos, A Estrada
Os Outeiros	Cultivo		8º 43' 15'' W / 42º 54' 33'' N	Os Outeiros, Negreira
Os Outeiros	Chopo		8º 43' 13'' W / 42º 54' 31''N	Os Outeiros, Negreira
A Barquiña	Maíz		8º 42' 35'' W / 42º 54' 14'' N	A Barquiña, Negreira
A Barquiña	Chopo		8º 43' 00'' W / 42º 54' 20'' N	A Barquiña, Negreira
A Barquiña	Pino radiata	Pino rad.	8º 42' 55'' W / 42º 54' 15'' N	A Barquiña, Negreira
A Barquiña	Castaño		8º 42' 40'' W / 42º 54' 15'' N	A Barquiña, Negreira

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 1.2. Granulometrías y texturas de todos los suelos empleados en el estudio general de los suelos forestados.

Suelos de cultivo								Suelos forestados						
Nombre muestra	**Vegetación**	**Arena gruesa (%)**	**Arena fina (%)**	**Limo grueso (%)**	**Limo fino (%)**	**Arcilla (%)**	**Textura**	**Código vegetación**	**Arena gruesa (%)**	**Arena fina (%)**	**Limo grueso (%)**	**Limo fino (%)**	**Arcilla (%)**	**Textura**
Pontevea	Maíz	39	33	7	13	8	F-A	**Chopo**	27	40	10	14	9	F-A
								Chopo	53	15	7	14	11	F-A
Río Vea	Maíz	55	14	6	15	10	F-A	**Chopo + Roble a.**	48	20	7	16	9	F-A
								Roble a.	53	13	5	18	11	F-A
Laraño1	Maíz	40	26	7	16	11	F-A	**Chopo**	36	29	7	16	12	F-A
Laraño2	Maíz	50	14	6	17	13	F-A	**Chopo**	49	18	5	18	10	F-A
								Chopo 1	24	28	12	23	13	F-A
Casal	Maíz	32	27	10	19	12	F-A	**Chopo 2**	27	27	12	19	15	F-A
								Chopo 3	29	25	11	22	13	F-A
Tourís	Maíz	37	32	7	15	9	F-A	**Chopo**	42	25	8	15	10	F-A
Bertamiráns	Maíz	8	32	16	30	14	F	**Roble a.**	3	49	14	23	11	F
Lamego 1	Maíz	28	30	8	20	14	F-A	**Arce**	37	25	7	19	12	F-A
Lamego 2	Maíz	24	28	12	23	13	F	**Arce**	26	22	10	26	16	F
Baloira	Maíz	42	21	12	14	11	F-A	**Roble a.**	39	26	6	17	12	F-A
								Arce	49	16	3	21	11	F-A
A Estrada	Barbecho	44	14	7	22	13	F-A	**Pino rad.**	55	17	5	15	8	F-A
								Fresno	38	19	6	24	13	F-A

Tabla 1.2. (Continuación).

Suelo de cultivo								Suelo forestado						
Nombre muestra	**Vegetación**	**Arena gruesa (%)**	**Arena fina (%)**	**Limo grueso (%)**	**Limo fino (%)**	**Arcilla (%)**	**Textura**	**Código vegetación**	**Arena gruesa (%)**	**Arena fina (%)**	**Limo grueso (%)**	**Limo fino (%)**	**Arcilla (%)**	**Textura**
Anllada 1	Maíz	53	17	5	17	8	F-A	**Pícea**	52	19	4	16	9	F-A
								Pino rad.	42	21	9	18	10	F-A
Anllada 2	Maíz	60	14	3	15	8	F-A	**Ciprés**	64	9	5	15	7	F-A
								Roble a.	43	28	0	20	9	F-A
Sta. Cristina de Vea	Maíz	63	15	8	6	8	F-A	**Chopo**	51	18	1	19	11	F-A
Souto de Vea	Maíz	55	17	4	15	9	F-A	**Arce**	56	18	2	15	9	F-A
Rodiño	Cultivo	21	19	12	20	18	F	**Chopo 1**	8	20	13	40	19	F-L
								Chopo 2	18	19	12	35	16	F
Noenlle	Maíz	18	23	13	27	19	F	**Pino rad.**	22	19	10	28	21	F
Loureriro	Maíz	26	20	11	27	16	F	**Pino rad.**	25	19	11	27	18	F
Codeso	Maíz	20	27	11	25	17	F	**Chopo**	22	30	13	23	12	F
Ribeira	Maíz	47	17	6	18	12	F-A	**Roble a.**	60	15	0	16	9	F-A
Matalobos 1	Barbecho	63	13	4	14	6	F-A	**Roble a.**	57	12	7	16	8	F-A
Matalobos 2	Maíz	21	13	8	39	19	F	**Roble a. + Castaño**	55	16	5	16	8	F-A
Os Outeiros	Cultivo	49	18	5	17	11	F-A	**Chopo**	49	21	1	18	11	F-A
A Barquiña	Maíz	50	24	6	13	7	F-A	**Chopos**	51	20	3	17	9	F-A
								Pino rad.	36	20	9	22	13	F-A
								Castaño	41	24	6	19	10	F-A

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

Texturas: F-A= franco arenosa; F-L = franco limosa; F= franca.

Tabla 1.3. Valores de las propiedades generales de todos los suelos investigados en el estudio general de los suelos forestados. Letras diferentes indican diferencias significativas entre el suelo de cultivo y el/los suelos forestados de una misma parcela para $p \leq 0,05$.

Nombre muestra	Código vegetación	Ct (%)	Nt (%)	pH H_2O	pH KCl	Densidad (g cm^3)	Fe_2O_3 (%)	Al_2O_3 (%)	P inorg (mg kg^{-1})
Pontevea	**Maíz**	1,99±0,10a	0,17±0,00a	5,45±0,01a	4,49±0,04a	1,30	0,45±0,02a	0,44±0,03a	143±1a
Pontevea	**Chopo**	2,82±0,10b	0,22±0,00b	5,41±0,05a	4,46±0,02a	0,94	0,57±0,00b	0,55±0,00b	129±3b
Rio vea	**Maíz**	2,95±0,08ac	0,22±0,01ac	5,76±0,08a	4,31±0,01a	1,17	0,43±0,00a	0,69±0,01a	60±1a
Río Vea	**Chopo**	4,54±0,11b	0,36±0,01b	5,68±0,14a	4,36±0,13ab	1,13	0,58±0,03b	0,47±0,01b	156±0b
Río Vea	**Chopo + Roble a.**	2,97±0,41cd	0,23±0,00ac	5,49±0,01b	4,60±0,01b	0,91	0,51±0,01b	0,47±0,01b	76±3a
Río Vea	**Roble a.**	3,57±0,06d	0,26±0,01c	5,31±0,04a	4,31±0,04a	0,94	0,55±0,01b	0,45±0,01b	124±2c
Laraño1	**Maíz**	2,47±0,09a	0,23±0,00a	5,39±0,02a	4,36±0,01a	0,97	0,92±0,00a	0,43±0,00a	70±0a
Laraño1	**Chopo**	2,21±0,26a	0,22±0,00b	5,70±0,01b	4,63±0,02b	0,92	0,75±0,00b	0,41±0,00b	55±2b
Laraño2	**Maíz**	2,70±0,06a	0,27±0,00a	5,56±0,01a	4,39±0,02a	1,14	0,55±0,02a	0,46±0,02a	57±2a
Laraño2	**Chopo**	1,80±0,10b	0,19±0,00b	5,40±0,01b	4,26±0,01b	1,01	0,60±0,02a	0,36±0,02b	38±1b
Casal	**Maíz**	4,02±0,20a	0,38±0,00a	5,35±0,04a	4,32±0,02a	0,85	0,69±0,02a	1,21±0,03a	70±1a
Casal	**Chopo 1**	3,98±0,18a	0,42±0,00b	4,68±0,04bc	4,06±0,00b	0,82	0,82±0,00ab	1,30±0,03b	21±1b
Casal	**Chopo 2**	4,16±0,10ab	0,40±0,00ab	4,75±0,06b	4,06±0,01b	0,76	0,93±0,03b	1,46±0,01c	26±1b
Casal	**Chopo 3**	4,40±0,21b	0,44±0,00b	4,52±0,00c	4,01±0,01b	0,83	0,89±0,12b	1,47±0,01c	25±1b
Tourís	**Maíz**	2,62±0,07a	0,29±0,03a	4,83±0,04a	4,00±0,01a	1,08	0,48±0,02a	0,65±0,00a	59±1a
Tourís	**Chopo**	2,98±0,14b	0,23±0,02a	5,05±0,02b	4,09±0,01b	1,03	0,49±0,00a	0,66±0,01a	30±1b
Bertamiráns	**Maíz**	5,28±0,14a	0,43±0,00a	4,53±0,06a	3,93±0,05a	0,72	1,11±0,03a	1,17±0,01a	158±1a
Bertamiráns	**Roble a.**	5,19±0,03a	0,39±0,00b	4,33±0,09a	3,82±0,03a	0,66	0,89±0,01b	1,00±0,01b	193±3b
Lamego 1	**Maíz**	5,92±0,27a	0,49±0,01a	5,03±0,06a	4,15±0,00a	0,69	0,85±0,04a	1,39±0,03a	45±1a
Lamego 1	**Arce**	4,53±0,38b	0,37±0,01b	4,85±0,12a	4,01±0,04b	0,95	0,82±0,01a	1,38±0,03a	20±1b
Lamego 2	**Maíz**	5,26±0,31a	0,39±0,01a	5,16±0,01a	4,18±0,04a	0,72	0,98±0,06a	1,42±0,00a	20±2a
Lamego 2	**Arce**	4,67±0,32b	0,41±0,01a	4,97±0,03b	4,09±0,04	0,64	1,08±0,02a	1,55±0,27a	19±1a
Baloira	**Maíz**	2,10±0,15a	0,20±0,00a	4,93±0,02a	3,88±0,04a	1,12	0,54±0,02a	0,44±0,04a	37±1a
Baloira	**Roble a.**	3,25±0,12b	0,30±0,01b	5,12±0,02b	4,15±0,02b	0,65	0,56±0,02a	0,43±0,02a	34±0a

Tabla 1.3. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	Ct (%)	Nt (%)	pH H_2O	pH KCl	Densidad (g cm^3)	Fe_2O_3 (%)	Al_2O_3 (%)	P inorg (mg kg^{-1})
A Estrada	**Barbecho**	3,52±0,15a	0,30±0,02a	5,21±0,03a	4,13±0,01a	0,87	0,60±0,02ab	0,57±0,05a	29±1a
A Estrada	**Arce**	3,45±0,04a	0,29±0,01a	5,25±0,02a	4,20±0,00b	0,77	0,56±0,02a	0,66±0,02a	52±2b
A Estrada	**Pino rad.**	5,13±0,49b	0,34±0,01a	4,66±0,03b	3,88±0,00c	1,02	0,51±0,03a	0,74±0,11a	51±1b
A Estrada	**Fresno**	5,41±0,14b	0,43±0,00b	5,07±0,01c	4,13±0,01a	0,80	0,71±0,05b	0,58±0,07a	23±0c
Anllada 1	**Maíz**	3,07±0,13a	0,24±0,00a	4,89±0,01a	4,10±0,01a	0,98	0,51±0,01a	0,38±0,06a	42±2a
Anllada 1	**Pícea**	2,64±0,03b	0,22±0,00b	4,61±0,01b	3,97±0,02a	0,93	0,45±0,01a	0,34±0,01a	18±1b
Anllada 2	**Maíz**	3,34±0,14a	0,27±0,01a	5,16±0,01a	4,22±0,04a	1,12	0,40±0,01ab	0,35±0,03a	248±16a
Anllada 2	**Pino rad.**	2,96±0,21a	0,24±0,00b	4,85±0,01b	4,20±0,00ab	0,87	0,33±0,01a	0,47±0,00a	115±8b
Anllada 2	**Ciprés**	3,11±0,19a	0,25±0,01ab	5,20±0,01a	4,28±0,01a	1,04	0,45±0,03bc	0,39±0,07a	157±8c
Anllada 2	**Roble a.**	5,27±0,14b	0,42±0,00c	4,90±0,01b	4,12±0,01b	1,47	0,49±0,00c	0,40±0,05a	73±1b
Sta. Cristina de Vea	**Maíz**	2,20±0,29a	0,19±0,01a	5,29±0,01a	4,25±0,00a	1,33	0,36±0,02a	0,31±0,05a	35±1a
Sta. Cristina de Vea	**Chopo**	2,92±0,11b	0,30±0,01b	5,67±0,04b	4,44±0,01b	1,01	0,67±0,01b	0,55±0,03b	95±2b
Souto de Vea	**Maíz**	2,31±0,11a	0,16±0,00a	5,40±0,01a	4,16±0,03a	1,16	0,36±0,00a	0,44±0,07a	94±5a
Souto de Vea	**Arce**	2,34±0,05a	0,14±0,00b	5,71±0,01b	4,55±0,00b	1,29	0,46±0,01b	0,45±0,06a	224±2b
Rodiño	**Cultivo**	3,10±0,08a	0,28±0,00a	5,19±0,00a	4,01±0,02a	1,01	0,47±0,03a	1,20±0,06a	36±0a
Rodiño	**Chopo 1**	5,40±0,19b	0,50±0,01b	4,71±0,03b	3,66±0,04b	0,54	1,23±0,00b	0,76±0,05b	38±0b
Rodiño	**Chopo 2**	3,95±0,05c	0,34±0,00c	5,29±0,02c	4,01±0,02a	0,72	0,53±0,02a	0,44±0,02c	14±0c
Noenlle	**Maíz**	2,99±0,08a	0,26±0,00a	5,30±0,01a	4,12±0,01a	1,30	0,58±0,06a	0,71±0,05a	59±0a
Noenlle	**Pino rad.**	2,98±0,09a	0,26±0,01a	5,64±0,00b	4,40±0,01b	0,98	0,63±0,05a	0,63±0,01a	58±0a
Loureriro	**Maíz**	3,66±0,05a	0,29±0,00a	6,37±0,01a	5,24±0,04a	1,00	0,47±0,02a	2,28±0,09a	47±2a
Loureiro	**Pino rad.**	4,25±0,06b	0,33±0,00b	5,71±0,01b	4,42±0,01b	0,89	0,46±0,01a	2,20±0,04a	38±2a
Codeso	**Maíz**	3,92±0,05a	0,35±0,01a	5,82±0,02a	4,59±0,01a	0,91	0,71±0,01a	1,22±0,03a	60±2a
Codeso	**Chopo**	4,35±0,08b	0,36±0,01a	5,32±0,02b	4,19±0,04b	0,60	0,56±0,01b	0,98±0,01b	19±0b

Tabla 1.3. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	Ct (%)	Nt (%)	pH H_2O	pH KCl	Densidad (g cm^3)	Fe_2O_3 (%)	Al_2O_3 (%)	P inorg (mg kg^{-1})
Ribeira	**Maíz**	2,45±0,02a	0,17±0,01a	5,85±0,01a	4,10±0,01a	1,05	0,37±0,00a	0,50±0,00a	78±4a
Ribeira	**Roble a.**	2,46±0,10a	0,17±0,00a	5,26±0,03b	3,73±0,02b	1,03	0,20±0,01b	0,32±0,03b	15±1b
Matalobos 1	**Barbecho**	6,99±0,06a	0,46±0,00a	4,53±0,02a	3,34±0,02a	0,63	0,36±0,03	0,74±0,10a	6±0a
Matalobos 1	**Roble a.**	7,15±0,02b	0,47±0,00a	4,23±0,04b	3,48±0,01b	0,67	0,32±0,01	0,86±0,08a	5±0a
Matalobos 2	**Maíz**	5,65±0,21a	0,49±0,01a	5,04±0,05a	4,00±0,01a	0,91	0,50±0,02	1,40±0,01a	9±0a
Matalobos 2	**Roble a.+ castaño**	3,40±0,03b	0,25±0,00b	4,58±0,04b	3,53±0,01b	0,56	0,19±0,01	0,52±0,02b	20±0b
Os Outeiros	**Cultivo**	2,52±0,10a	0,20±0,00a	5,56±0,04a	4,09±0,02a	0,92	0,43±0,01a	0,68±0,04a	88±0a
Os Outeiros	**Chopo**	4,45±0,10b	0,32±0,00b	5,09±0,05b	3,98±0,01b	0,87	0,43±0,01a	0,50±0,02b	32±1b
A Barquiña	**Maíz**	2,60±0,07a	0,19±0,00a	6,42±0,03a	5,09±0,01a	1,05	0,19±0,00a	1,05±0,08a	144±3a
A Barquiña	**Chopo**	3,29±0,08b	0,23±0,00b	5,28±0,01b	4,05±0,01b	1,09	0,18±0,00a	0,49±0,06b	50±0b
A Barquiña	**Pino rad.**	3,81±0,12c	0,27±0,00c	4,74±0,01c	3,63±0,02c	0,99	0,32±0,00b	0,87±0,04a	72±0c
A Barquiña	**Castaño**	3,56±0,05d	0,25±0,00c	5,11±0,02d	3,84±0,01d	0,92	0,26±0,00c	0,90±0,01a	54±0b

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total; P inorg= fósforo inorgánico extraíble.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 1.4. Actividades enzimáticas de todos los suelos investigados en el estudio general de los suelos forestados; valores expresados en relación al peso de suelo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre el suelo de cultivo y el/los suelos forestados de una misma parcela para $p \leq 0,05$.

Nombre muestra	Código vegetación	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
Pontevea	**Maíz**	0,62±0,03a	8,53±0,66a	4,07±0,21a	0,07±0,00a	0,64±0,05a	1,65±0,05a	0,31±0,02a	2,47±0,10a	0,18±0,02a	0,29±0,00a	0,43±0,01a
Pontevea	**Chopo**	0,67±0,06a	13,30±0,49b	6,65±0,41b	0,11±0,00b	1,07±0,07b	3,43±0,15b	0,38±0,02b	2,95±0,06b	0,29±0,03b	0,37±0,02a	0,72±0,04b
Rio vea	**Maíz**	0,69±0,04a	13,23±0,37a	6,13±0,34a	0,13±0,00a	0,59±0,05a	1,94±0,05a	0,27±0,03a	1,82±0,05a	0,12±0,00a	0,29±0,03a	0,61±0,05a
Río Vea	**Chopo**	0,89±0,05b	11,97±0,72a	5,28±0,41a	0,14±0,00a	1,18±0,02b	3,99±0,20b	0,35±0,02b	1,94±0,14a	0,18±0,01b	0,32±0,01a	0,72±0,05a
Río Vea	**Chopo + Roble a.**	0,82±0,05b	19,87±0,67b	10,99±0,68b	0,09±0,01b	1,05±0,07bc	3,63±0,15b	0,39±0,02b	2,42±0,14b	0,35±0,02	0,34±0,03b	0,82±0,10b
Río Vea	**Roble a.**	0,80±0,13b	16,97±0,62c	12,83±0,36c	0,13±0,01c	0,96±0,09c	4,73±0,48c	0,38±0,02b	2,73±0,08c	0,20±0,00	0,29±0,02b	0,82±0,05b
Laraño1	**Maíz**	0,57±0,01a	25,45±0,90a	8,63±0,12a	0,18±0,01a	0,57±0,01a	0,43±0,02a	0,30±0,01a	1,90±0,10a	0,12±0,00a	0,37±0,00a	0,68±0,01a
Laraño1	**Chopo**	0,86±0,05b	7,79±0,55b	14,92±0,60b	0,16±0,01a	0,76±0,03b	0,88±0,03b	0,36±0,02b	1,83±0,10a	0,17±0,00b	0,32±0,01a	0,59±0,01b
Laraño2	**Maíz**	0,32±0,01a	19,34±1,18a	11,50±0,27a	0,27±0,01a	0,69±0,02a	0,91±0,06a	0,28±0,02a	1,95±0,12a	0,11±0,00a	0,48±0,03a	0,67±0,04a
Laraño2	**Chopo**	0,75±0,04b	15,34±0,62b	5,83±0,08b	0,13±0,01b	0,44±0,04b	0,38±0,01b	0,27±0,01a	1,42±0,13b	0,15±0,01b	0,25±0,00b	0,44±0,03b
Casal	**Maíz**	0,71±0,02a	20,70±0,49a	9,79±0,36a	0,11±0,01a	0,49±0,04a	4,14±0,06a	0,46±0,03a	2,53±0,06a	0,29±0,01a	0,14±0,01a	0,87±0,01a
Casal	**Chopo 1**	0,80±0,03b	28,58±1,01b	13,10±0,18b	0,11±0,00a	0,31±0,02b	2,98±0,12b	0,24±0,01b	1,89±0,15b	0,21±0,00b	0,13±0,00a	0,65±0,03b
Casal	**Chopo 2**	0,73±0,06a	29,16±0,79b	15,23±0,36c	0,12±0,00b	0,43±0,01bc	3,80±0,07c	0,22±0,01b	0,57±0,00c	0,21±0,00b	0,15±0,01a	0,81±0,08a
Casal	**Chopo 3**	0,61±0,01c	28,96±0,77b	13,09±0,66b	0,06±0,00c	0,38±0,01c	2,21±0,14d	0,16±0,02c	1,35±0,04d	0,17±0,01c	0,14±0,00a	0,62±0,06b
Tourís	**Maíz**	0,59±0,03a	27,40±1,28a	12,79±0,17a	0,12±0,01a	0,48±0,01a	2,65±0,15a	0,17±0,00a	1,53±0,05a	0,12±0,01a	0,13±0,01a	0,62±0,02a
Tourís	**Chopo**	0,89±0,04b	36,66±0,49b	26,32±1,31b	0,17±0,01b	0,84±0,02b	5,02±0,02b	0,22±0,00b	1,65±0,02b	0,17±0,01b	0,16±0,01b	0,93±0,04b
Bertamiráns	**Maíz**	0,73±0,04a	16,09±0,23a	8,63±0,00a	0,25±0,01a	0,82±0,07a	3,48±0,08a	0,62±0,03a	2,98±0,14a	0,13±0,01a	0,23±0,01a	0,90±0,03a
Bertamiráns	**Roble a.**	1,02±0,05b	14,20±0,34b	7,48±0,49a	0,16±0,01b	0,60±0,03b	2,80±0,06b	0,34±0,02b	1,60±0,10b	0,21±0,00b	0,11±0,00b	0,49±0,02b
Lamego 1	**Maíz**	1,47±0,12a	21,51±0,59a	19,89±1,27a	0,25±0,01a	1,16±0,12a	7,43±0,15a	0,67±0,05a	2,51±0,03a	0,47±0,01a	0,28±0,00a	1,42±0,03a
Lamego 1	**Arce**	0,70±0,00b	20,24±0,28a	10,51±0,38b	0,14±0,01b	0,52±0,05b	4,22±0,23b	0,30±0,03b	1,33±0,06b	0,22±0,02b	0,14±0,00b	0,77±0,02b
Lamego 2	**Maíz**	0,91±0,07a	27,98±0,38a	17,59±0,64a	0,16±0,01a	0,58±0,04a	5,02±0,16a	0,57±0,04a	2,46±0,10a	0,31±0,02a	0,18±0,00a	1,08±0,05a
Lamego 2	**Arce**	1,00±0,09a	14,40±0,29b	8,88±0,29b	0,12±0,00b	0,21±0,02b	2,31±0,12b	0,32±0,01a	1,55±0,09b	0,20±0,02b	0,13±0,00b	0,73±0,02b
Baloira	**Maíz**	0,54±0,04a	12,91±0,31a	5,38±0,24a	0,14±0,00a	0,49±0,01a	2,07±0,14a	0,22±0,02a	2,15±0,20a	0,19±0,01a	0,17±0,00a	0,55±0,05a
Baloira	**Roble a.**	1,10±0,10b	22,33±0,30b	17,48±0,86b	0,18±0,01b	1,20±0,05b	6,65±0,44b	0,45±0,04b	3,46±0,03b	0,48±0,02b	0,41±0,03b	1,33±0,04b

Tabla 1.4. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	CAS ε	BAA φ	URE φ	CEL σ	GLU ω	INV σ	DIES ω	MONO ω	ARIL ω	DES π	CAT λ
A Estrada	**Barbecho**	0,64±0,01a	19,53±0,52a	14,76±0,98a	0,20±0,01ab	0,63±0,03ab	5,16±0,14a	0,29±0,01a	2,00±0,18a	0,29±0,03a	0,26±0,01a	0,80±0,04a
A Estrada	**Arce**	0,85±0,04b	23,49±0,84ab	17,33±0,95a	0,17±0,01b	0,73±0,03ab	5,10±0,51ab	0,29±0,02a	1,91±0,06a	0,41±0,01b	0,27±0,02a	0,88±0,06a
A Estrada	**Pino rad.**	0,42±0,02c	23,81±0,56b	14,19±0,34a	0,21±0,02ab	0,61±0,04b	3,63±0,26b	0,23±0,02a	1,64±0,09a	0,22±0,01c	0,22±0,01b	1,00±0,01b
A Estrada	**Fresno**	1,24±0,02d	23,76±1,16ab	33,30±1,19b	0,25±0,02a	1,47±0,02c	7,84±0,11c	0,48±0,02b	3,31±0,12b	0,74±0,07d	0,48±0,02c	1,62±0,08c
Anllada 1	**Maíz**	1,37±0,08a	7,67±0,29a	6,88±0,20a	0,31±0,01a	0,63±0,01a	2,59±0,02a	0,32±0,02a	2,44±0,20a	0,14±0,01a	0,26±0,02a	0,92±0,08a
Anllada 1	**Pícea**	1,30±0,02a	20,61±1,97b	11,77±0,73b	0,26±0,01b	0,66±0,06a	3,40±0,23b	0,30±0,01a	1,91±0,01b	0,17±0,02a	0,26±0,01a	1,06±0,01a
Anllada 2	**Maíz**	1,05±0,02a	18,60±1,10ab	12,16±0,44a	0,22±0,00a	0,79±0,03a	4,67±0,16a	0,50±0,02a	2,02±0,10a	0,15±0,01a	0,25±0,01a	0,96±0,06a
Anllada 2	**Pino rad.**	1,03±0,08a	20,20±0,00a	13,22±0,63a	0,22±0,00a	0,84±0,07a	4,13±0,18b	0,24±0,01bc	2,08±0,11a	0,17±0,02a	0,22±0,01ab	1,03±0,07a
Anllada 2	**Ciprés**	1,09±0,03a	17,71±1,11b	7,58±0,31	0,13±0,01b	0,60±0,04b	3,99±0,24c	0,18±0,00c	1,55±0,10b	0,15±0,02a	0,19±0,00b	0,71±0,02b
Anllada 2	**Roble a.**	1,96±0,05b	20,06±0,00a	26,77±0,00	0,28±0,02c	1,85±0,10c	7,70±0,02d	0,62±0,02d	5,27±0,24c	0,45±0,03c	0,61±0,04c	2,05±0,03c
Sta. Cristina de Vea	**Maíz**	0,70±0,03a	10,26±0,61a	3,74±0,10a	0,11±0,00a	0,26±0,02a	2,00±0,05a	0,22±0,01a	1,63±0,12a	0,12±0,01a	0,13±0,00a	0,42±0,04a
Sta. Cristina de Vea	**Chopo**	0,91±0,09a	14,25±0,70b	7,37±0,40b	0,14±0,01a	0,38±0,04b	4,04±0,08b	0,28±0,03a	1,73±0,04b	0,17±0,01b	0,13±0,01a	0,56±0,02b
Souto de Vea	**Maíz**	0,82±0,05a	8,05±0,38a	4,15±0,17a	0,09±0,01a	0,37±0,02a	2,69±0,13a	0,20±0,00a	1,14±0,01a	0,10±0,01a	0,13±0,01a	0,48±0,02a
Souto de Vea	**Arce**	0,71±0,07a	8,35±0,30a	4,16±0,11a	0,05±0,01b	0,46±0,02b	2,22±0,18b	0,18±0,01b	6,19±0,19b	0,11±0,00a	0,15±0,01a	0,43±0,03a
Rodiño	**Cultivo**	0,67±0,01a	16,15±1,06a	8,05±0,12a	0,15±0,01a	0,47±0,03a	5,00±0,53a	0,30±0,02a	2,91±0,18a	0,19±0,02a	0,27±0,01a	1,54±0,29ab
Rodiño	**Chopo 1**	1,16+0,11b	18,69±1,15b	15,84±1,06b	0,23±0,00b	0,70±0,03b	4,45±0,13a	0,48±0,04b	5,10±0,45a	0,66±0,04b	0,36±0,02b	1,51±0,05a
Rodiño	**Chopo 2**	1,28±0,07c	20,92±1,30bc	18,09±1,90c	0,23±0,01b	1,04±0,02c	9,94±0,32c	0,65±0,01c	5,79±0,31c	0,65±0,02b	0,50±0,02c	1,64±0,07b
Noenlle	**Maíz**	0,69±0,04a	23,25±0,95a	10,20±2,08a	0,13±0,00a	0,54±0,02a	5,33±0,37a	0,26±0,01a	2,07±0,07a	0,12±0,00a	0,13±0,01a	0,65±0,00a
Noenlle	**Pino rad.**	0,96±0,06b	21,62±0,51a	6,97±0,20a	0,13±0,01a	0,73±0,03b	9,65±0,45b	0,27±0,03a	2,40±0,21a	0,16±0,01b	0,27±0,03a	0,62±0,02a
Loureriro	**Maíz**	0,78±0,03a	14,59±0,00a	7,93±0,29a	0,13±0,00a	0,42±0,03a	4,43±0,17a	0,38±0,01a	1,70±0,02a	0,26±0,03a	0,20±0,01a	0,69±0,02a
Loureiro	**Pino rad.**	1,05±0,05b	20,24±0,83b	11,76±0,28b	0,21±0,01b	0,43±0,04a	6,17±0,20a	0,20±0,01b	1,77±0,16a	0,18±0,01b	0,15±0,01b	0,69±0,00a
Codeso	**Maíz**	0,91±0,08a	17,46±0,24a	6,80±0,33a	0,15±0,01a	0,53±0,03a	5,35±0,03a	0,24±0,00a	2,15±0,03a	0,17±0,01a	0,20±0,02a	0,67±0,02a
Codeso	**Chopo**	1,16±0,03b	23,19±1,64b	22,98±0,82b	0,11±0,01b	0,86±0,02b	4,50±0,08b	0,33±0,00b	3,03±0,08b	0,43±0,02b	0,23±0,00a	0,60±0,01b

Tabla 1.4. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
Ribeira	**Maíz**	0,54±0,04a	8,33±0,11a	4,42±0,15a	0,09±0,00a	0,35±0,04a	3,23±0,30a	0,21±0,01a	1,71±0,14a	0,12±0,01a	0,19±0,01a	1,01±0,27a
Ribeira	**Roble a.**	0,87±0,01b	12,46±0,45b	6,43±0,24a	0,10±0,00a	0,35±0,02a	3,41±0,13a	0,18±0,02a	1,85±0,18a	0,13±0,01a	0,19±0,01a	0,34±0,01a
Matalobos 1	**Barbecho**	1,84±0,16a	18,63±1,00a	19,67±0,46a	0,30±0,01a	1,09±0,08a	8,70±0,35a	0,71±0,06a	4,65±0,48a	0,19±0,01a	0,34±0,01a	0,94±0,03a
Matalobos 1	**Roble a.**	1,50±0,01b	23,30±0,32b	17,00±0,71b	0,28±0,01b	0,48±0,06b	12,81±0,08b	0,93±0,10b	5,96±0,38b	0,26±0,02b	0,30±0,00b	2,28±0,01b
Matalobos 2	**Maíz**	1,28±0,14a	24,04±0,36a	38,25±2,54a	0,18±0,01a	0,72±0,04a	7,61±0,03a	0,64±0,04a	3,66±0,13a	0,48±0,03a	0,48±0,01a	1,47±0,07a
Matalobos 2	**Roble a.+ Castaño**	1,23±0,11a	23,13±0,31b	19,49±0,70b	0,11±0,00b	0,25±0,01b	4,95±0,33b	0,26±0,00b	2,26±0,14b	0,26±0,00b	0,30±0,01b	0,69±0,00b
Os Outeiros	**Cultivo**	0,68±0,06a	7,66±0,28a	4,27±0,10a	0,10±0,01a	0,40±0,01a	2,80±0,19a	0,24±0,01a	1,65±0,16a	0,13±0,00a	0,18±0,00a	0,60±0,05a
Os Outeiros	**Chopo**	1,47±0,13b	18,56±0,92b	12,57±0,17b	0,12±0,01a	1,01±0,07a	4,57±0,10b	0,25±0,01a	2,38±0,16b	0,35±0,03b	0,34±0,01b	1,06±0,06b
A Barquiña	**Maíz**	0,73±0,06a	5,42±0,34a	3,19±0,26a	0,15±0,01a	0,37±0,03a	2,63±0,08a	0,16±0,01a	1,07±0,07a	0,08±0,01a	0,18±0,02a	0,51±0,04a
A Barquiña	**Chopo**	1,65±0,11b	12,23±0,17b	8,24±0,41b	0,15±0,01a	0,72±0,04b	4,61±0,08b	0,18±0,01a	1,75±0,15b	0,23±0,01b	0,27±0,03b	0,76±0,02bc
A Barquiña	**Pino rad.**	1,07±0,02c	21,15±1,12c	10,79±0,44c	0,17±0,01ab	0,38±0,03a	3,83±0,10c	0,14±0,01a	1,67±0,17b	0,20±0,02c	0,23±0,03ab	0,66±0,00c
A Barquiña	**Castaño**	1,12±0,10c	21,09±0,57c	11,36±0,31c	0,19±0,01b	0,39±0,01a	4,12±0,12d	0,15±0,01a	1,21±0,07a	0,21±0,00bc	0,19±0,01ab	0,82±0,06b

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}.

Tabla 1.5. Actividades enzimáticas de todos los suelos investigados en el estudio general de los suelos forestados; valores expresados en relación al volumen de suelo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre el suelo de cultivo y el/los suelos forestados de una misma parcela para $p \leq 0,05$.

Nombre muestra	Código vegetación	CAS [ε]	BAA [φ]	URE [φ]	CEL [σ]	GLU [ω]	INV [σ]	DIES [ω]	MONO [ω]	ARIL [ω]	DES [π]	CAT [λ]
Pontevea	**Maíz**	0,81±0,04a	11,07±0,86a	5,27±0,27a	0,10±0,01a	0,82±0,07a	2,15±0,06a	0,40±0,03a	3,20±0,13a	0,23±0,02a	0,37±0,00a	0,56±0,01a
Pontevea	**Chopo**	0,63±0,05b	12,54±0,46a	6,27±0,39a	0,11±0,00a	1,01±0,06b	3,23±0,15b	0,36±0,02a	2,78±0,05b	0,28±0,03a	0,35±0,02a	0,68±0,04b
Rio vea	**Maíz**	0,81±0,04a	15,46±0,43a	7,16±0,40a	0,15±0,00a	0,69±0,06a	2,26±0,06a	0,31±0,03a	2,13±0,06a	0,14±0,00a	0,34±0,03a	0,71±0,05a
Río Vea	**Chopo**	1,01±0,06a	13,58±0,82b	5,99±0,46b	0,15±0,01a	1,34±0,03a	4,52±0,23ab	0,39±0,02b	2,20±0,16a	0,20±0,02b	0,36±0,01a	0,82±0,05a
Río Vea	**Chopo + Roble a.**	0,75±0,05a	18,13±0,61c	10,03±0,62c	0,08±0,00b	0,96±0,06b	3,31±0,14c	0,35±0,02ab	2,20±0,13a	0,32±0,01c	0,31±0,03a	0,75±0,09a
Río Vea	**Roble a.**	0,75±0,12a	15,99±0,59a	12,08±0,34d	0,12±0,01c	0,90±0,08b	4,46±0,45b	0,36±0,02a	2,58±0,07b	0,19±0,00b	0,28±0,02a	0,77±0,05a
Laraño1	**Maíz**	0,56±0,01a	24,59±0,87a	8,34±0,11a	0,18±0,01a	0,55±0,01a	0,42±0,02a	0,29±0,01a	1,84±0,09a	0,11±0,00a	0,36±0,00a	0,66±0,01a
Laraño1	**Chopo**	0,79±0,05b	7,16±0,51b	13,72±0,55b	0,15±0,01a	0,70±0,02b	0,81±0,03b	0,33±0,02a	1,68±0,09a	0,16±0,00b	0,30±0,01b	0,54±0,01b
Laraño2	**Maíz**	0,37±0,02a	22,03±1,35a	13,10±0,31a	0,30±0,01a	0,79±0,03a	1,04±0,07a	0,32±0,02a	2,22±0,14a	0,12±0,00a	0,54±0,04a	0,77±0,05a
Laraño2	**Chopo**	0,76±0,04b	15,45±0,62b	5,87±0,08b	0,13±0,01b	0,45±0,04b	0,38±0,01b	0,27±0,01b	1,43±0,13b	0,15±0,01a	0,25±0,00b	0,44±0,04b
Casal	**Maíz**	0,60±0,01a	17,61±0,41a	8,33±0,31a	0,10±0,01a	0,41±0,03a	3,52±0,05a	0,39±0,03a	2,16±0,05a	0,24±0,01a	0,12±0,00a	0,74±0,01a
Casal	**Chopo 1**	0,65±0,03b	23,36±0,83b	10,70±0,15b	0,09±0,00b	0,26±0,02b	2,43±0,10b	0,19±0,01b	1,54±0,13b	0,17±0,00b	0,11±0,00b	0,53±0,02b
Casal	**Chopo 2**	0,55±0,05ac	22,11±0,60b	11,55±0,27b	0,09±0,00b	0,32±0,01b	2,88±0,05c	0,16±0,01bc	0,43±0,00c	0,16±0,00b	0,11±0,01ab	0,62±0,06b
Casal	**Chopo 3**	0,50±0,01c	23,97±0,64b	10,83±0,54b	0,05±0,00c	0,31±0,01b	1,83±0,11d	0,13±0,01c	1,11±0,03d	0,14±0,01b	0,11±0,00b	0,51±0,05b
Tourís	**Maíz**	0,64±0,04a	29,55±1,38a	13,80±0,19a	0,13±0,01a	0,51±0,01a	2,86±0,16a	0,19±0,00a	1,65±0,06a	0,13±0,01a	0,14±0,01a	0,67±0,03a
Tourís	**Chopo**	0,92±0,04b	37,74±0,51b	27,09±1,35b	0,17±0,01b	0,86±0,02b	5,17±0,02b	0,23±0,00b	1,70±0,02a	0,18±0,01b	0,16±0,01b	0,95±0,04b
Bertamiráns	**Maíz**	0,53±0,03a	11,65±0,16a	6,25±0,00a	0,18±0,01a	0,59±0,05a	2,52±0,06a	0,45±0,02a	2,16±0,10a	0,09±0,00a	0,16±0,00a	0,65±0,03a
Bertamiráns	**Roble a.**	0,67±0,03b	9,40±0,23b	4,96±0,33b	0,10±0,00b	0,40±0,02b	1,86±0,04b	0,22±0,02b	1,06±0,07b	0,14±0,00b	0,07±0,00b	0,33±0,01b
Lamego 1	**Maíz**	1,02±0,08a	14,93±0,41a	13,80±0,88a	0,18±0,01a	0,81±0,09a	5,16±0,10a	0,46±0,03a	1,74±0,02a	0,33±0,01a	0,19±0,00a	0,99±0,02a
Lamego 1	**Arce**	0,67±0,00b	19,32±0,26b	10,04±0,36b	0,14±0,01b	0,49±0,05b	4,03±0,22b	0,28±0,03b	1,27±0,06b	0,21±0,02b	0,14±0,00b	0,74±0,02b
Lamego 2	**Maíz**	0,66±0,05a	20,15±0,27a	12,67±0,46a	0,12±0,01a	0,42±0,03a	3,61±0,11a	0,41±0,03a	1,77±0,07a	0,22±0,02a	0,13±0,00a	0,78±0,04a
Lamego 2	**Arce**	0,64±0,06a	9,15±0,18b	5,64±0,18b	0,08±0,00b	0,13±0,01b	1,47±0,07b	0,21±0,01b	0,98±0,06b	0,13±0,01b	0,09±0,00b	0,47±0,01b
Baloira	**Maíz**	0,60±0,04a	14,47±0,35a	6,03±0,27a	0,16±0,01a	0,55±0,02a	2,32±0,16a	0,25±0,02a	2,41±0,22a	0,22±0,01a	0,19±0,00a	0,62±0,05a
Baloira	**Roble a.**	0,71±0,07b	14,45±0,20a	11,32±0,56b	0,11±0,01b	0,78±0,03b	4,30±0,28b	0,29±0,03a	2,24±0,02a	0,31±0,01b	0,26±0,02b	0,86±0,03b

Tabla 1.5. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	CAS ε	BAA φ	URE φ	CEL σ	GLU ω	INV σ	DIES ω	MONO ω	ARIL ω	DES π	CAT λ
A Estrada	Barbecho	0,56±0,01a	17,08±0,46a	12,91±0,86a	0,18±0,01a	0,55±0,02a	4,51±0,12a	0,26±0,01a	1,75±0,16a	0,26±0,02a	0,22±0,01a	0,70±0,03a
A Estrada	Arce	0,65±0,03b	18,01±0,65a	13,29±0,73a	0,13±0,00b	0,56±0,03a	3,91±0,39ab	0,22±0,02b	1,46±0,04b	0,32±0,01b	0,21±0,02a	0,67±0,04a
A Estrada	Pino rad.	0,43±0,02c	24,38±0,57b	14,53±0,34a	0,21±0,02c	0,62±0,04a	3,72±0,27b	0,23±0,02b	1,67±0,10a	0,22±0,01a	0,22±0,02a	1,02±0,01b
A Estrada	Fresno	0,99±0,02d	18,99±0,93a	26,61±0,95b	0,20±0,01ac	1,17±0,01b	6,26±0,09c	0,39±0,02c	2,65±0,09c	0,59±0,06c	0,38±0,02b	1,30±0,06c
Anllada 1	Maíz	1,35±0,08a	7,53±0,29a	6,75±0,20a	0,30±0,01a	0,62±0,01a	2,54±0,02a	0,31±0,02a	2,39±0,20a	0,13±0,01a	0,26±0,02a	0,90±0,08a
Anllada 1	Pícea	1,20±0,02b	19,12±1,83b	10,92±0,68b	0,24±0,01b	0,61±0,06a	3,16±0,21b	0,28±0,01a	1,77±0,01b	0,16±0,02a	0,24±0,01a	0,99±0,01a
Anllada 2	Maíz	1,17±0,02a	20,79±1,23a	13,59±0,49a	0,25±0,00a	0,89±0,04a	5,22±0,18a	0,56±0,02a	2,25±0,11a	0,16±0,01a	0,28±0,01a	1,08±0,07a
Anllada 2	Pino rad.	0,89±0,07b	17,55±0,00b	11,49±0,54b	0,19±0,00b	0,73±0,06b	3,59±0,15b	0,21±0,00b	1,81±0,10b	0,15±0,01a	0,19±0,01b	0,90±0,06b
Anllada 2	Ciprés	1,14±0,03a	18,45±1,16b	7,90±0,32c	0,13±0,01c	0,62±0,04b	4,15±0,25c	0,19±0,00b	1,61±0,10b	0,16±0,02a	0,19±0,00b	0,73±0,03c
Anllada 2	Roble a.	2,88±0,08c	29,52±0,00c	39,39±0,00d	0,41±0,03d	2,73±0,15c	11,33±0,03d	0,92±0,04c	7,76±0,36c	0,66±0,05b	0,90±0,06c	3,02±0,04d
Sta. Cristina de Vea	Maíz	0,94±0,04a	13,65±0,81a	4,97±0,14a	0,15±0,00a	0,34±0,02a	2,66±0,07a	0,29±0,01a	2,17±0,16a	0,16±0,01a	0,18±0,00a	0,56±0,05a
Sta. Cristina de Vea	Chopo	0,92±0,09a	14,36±0,71a	7,43±0,40b	0,14±0,01a	0,38±0,04a	4,08±0,08b	0,28±0,03a	1,74±0,04b	0,17±0,01a	0,13±0,01b	0,56±0,02a
Souto de Vea	Maíz	0,95±0,05a	9,34±0,44a	4,81±0,20a	0,10±0,01a	0,43±0,02a	3,13±0,15a	0,23±0,01a	1,32±0,02a	0,12±0,01a	0,16±0,01a	0,55±0,03a
Souto de Vea	Arce	0,92±0,09a	10,76±0,38b	5,36±0,15b	0,07±0,02b	0,59±0,02b	2,86±0,23a	0,23±0,01a	7,98±0,25b	0,15±0,00b	0,19±0,02a	0,55±0,04a
Rodiño	Cultivo	0,67±0,01a	16,26±1,07a	8,11±0,12a	0,15±0,01a	0,47±0,03a	5,03±0,53a	0,30±0,02a	2,93±0,18a	0,19±0,02a	0,28±0,01a	1,55±0,29a
Rodiño	Chopo 1	0,62±0,06a	10,06±0,62b	8,53±0,57a	0,13±0,00b	0,38±0,02b	2,39±0,07b	0,26±0,02b	2,75±0,24a	0,35±0,02b	0,19±0,01b	0,81±0,03b
Rodiño	Chopo 2	0,92±0,05b	15,03±0,93a	12,99±1,36b	0,17±0,00b	0,75±0,02c	7,14±0,23c	0,47±0,01c	4,16±0,23b	0,46±0,02c	0,36±0,01c	1,18±0,05c
Noenlle	Maíz	0,90±0,05a	30,23±1,24a	13,26±2,70a	0,17±0,00a	0,70±0,03a	6,93±0,48a	0,34±0,01a	2,69±0,09a	0,15±0,01a	0,17±0,01a	0,85±0,00a
Noenlle	Pino rad.	0,94±0,06a	21,19±0,50b	6,83±0,19b	0,12±0,01b	0,72±0,03a	9,45±0,44b	0,26±0,03b	2,35±0,20a	0,16±0,01a	0,27±0,03b	0,60±0,02b
Loureriro	Maíz	0,78±0,03a	14,59±0,00a	7,93±0,29a	0,13±0,00a	0,42±0,03a	4,43±0,17a	0,38±0,01a	1,70±0,02a	0,26±0,03a	0,20±0,01a	0,69±0,02a
Loureiro	Pino rad.	0,93±0,04b	18,02±0,74b	10,47±0,25b	0,19±0,01b	0,38±0,04a	5,49±0,18b	0,18±0,01b	1,58±0,14a	0,16±0,01b	0,14±0,01b	0,61±0,00b
Codeso	Maíz	0,83±0,07a	15,89±0,21a	6,19±0,30a	0,14±0,01a	0,48±0,02a	4,87±0,03a	0,22±0,00a	1,95±0,02a	0,15±0,01a	0,18±0,02a	0,61±0,01a
Codeso	Chopo	0,70±0,02b	13,91±0,98b	13,79±0,49b	0,07±0,00b	0,51±0,01a	2,70±0,05b	0,20±0,00b	1,82±0,05b	0,26±0,01b	0,14±0,00b	0,36±0,00b

Tabla 1.5. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
Ribeira	**Maíz**	0,56±0,04a	8,74±0,12a	4,64±0,16a	0,09±0,00a	0,36±0,04a	3,39±0,31a	0,22±0,01a	1,80±0,15a	0,12±0,01a	0,20±0,01a	1,06±0,29a
Ribeira	**Roble a.**	0,89±0,01b	12,85±0,47b	6,63±0,25b	0,10±0,01a	0,37±0,02a	3,52±0,13a	0,19±0,02a	1,90±0,18a	0,14±0,01a	0,20±0,01a	0,36±0,01b
Matalobos 1	**Barbecho**	1,16±0,10a	11,72±0,63a	12,38±0,29a	0,19±0,00a	0,69±0,05a	5,47±0,22a	0,45±0,04a	2,93±0,30a	0,12±0,01a	0,21±0,01a	0,59±0,02a
Matalobos 1	**Roble a.**	1,00±0,01b	15,52±0,21b	11,32±0,47b	0,19±0,00a	0,32±0,04b	8,53±0,05b	0,62±0,07b	3,97±0,25b	0,18±0,01b	0,20±0,00a	1,52±0,01b
Matalobos 2	**Maíz**	1,17±0,13a	21,93±0,33a	34,89±2,32a	0,16±0,01a	0,66±0,04a	6,94±0,03a	0,58±0,04a	3,34±0,12a	0,43±0,03a	0,44±0,01a	1,34±0,06a
Matalobos 2	**Roble a.+ Castaño**	0,70±0,06b	13,07±0,18b	11,01±0,40b	0,06±0,00b	0,14±0,00b	2,80±0,19b	0,15±0,00b	1,28±0,08b	0,14±0,00b	0,17±0,00b	0,39±0,00b
Os Outeiros	**Cultivo**	0,63±0,06a	7,02±0,26a	3,92±0,10a	0,09±0,01a	0,37±0,01a	2,57±0,18a	0,22±0,01a	1,51±0,14a	0,12±0,00a	0,16±0,00a	0,55±0,04a
Os Outeiros	**Chopo**	1,27±0,12b	16,06±0,80b	10,88±0,15b	0,10±0,01a	0,87±0,06b	3,96±0,09b	0,21±0,01a	2,06±0,14b	0,30±0,02b	0,29±0,01b	0,92±0,05b
A Barquiña	**Maíz**	0,77±0,06a	5,68±0,36a	3,34±0,27a	0,16±0,01a	0,39±0,03a	2,76±0,09a	0,17±0,01ab	1,13±0,08a	0,09±0,01a	0,19±0,02a	0,54±0,05a
A Barquiña	**Chopo**	1,79±0,12b	13,27±0,18b	8,95±0,45b	0,16±0,01a	0,78±0,04b	5,01±0,09b	0,19±0,01a	1,90±0,17b	0,25±0,01b	0,29±0,03b	0,82±0,02b
A Barquiña	**Pino rad.**	1,06±0,02c	20,94±1,11c	10,68±0,43c	0,17±0,01a	0,37±0,03a	3,79±0,10c	0,14±0,01b	1,66±0,17b	0,19±0,02c	0,22±0,02a	0,65±0,00c
A Barquiña	**Castaño**	1,03±0,10c	19,46±0,53c	10,48±0,28c	0,17±0,01a	0,36±0,01a	3,80±0,11c	0,14±0,00b	1,12±0,07<	0,19±0,00c	0,18±0,01a	0,76±0,05b

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina cm^{-3} h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 cm^{-3} h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa cm^{-3} h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol cm^{-3} h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF cm^{-3} h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos cm^{-3} h^{-1}.

Tabla 1.6. Actividades enzimáticas de todos los suelos investigados en el estudio general de los suelos forestados; valores expresados en relación al carbono total (actividades específicas). Letras diferentes indican diferencias significativas entre el suelo de cultivo y el/los suelos forestados de una misma parcela para $p \leq 0,05$.

Nombre muestra	Código vegetación	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
Pontevea	**Maíz**	31,44±1,60a	429±33a	205±11a	3,74±0,22a	32,00±2,73a	83,24±2,46a	15,52±1,02a	124,29±5,11a	9,07±0,90a	14,54±0,18a	21,56±0,47a
Pontevea	**Chopo**	23,91±2,00b	472±17a	236±15a	4,00±0,16a	38,04±2,43b	121,82±5,48b	13,53±0,65b	104,80±2,00b	10,44±0,97a	13,32±0,86a	25,47±1,52b
Rio vea	**Maíz**	23,45±1,30a	449±12a	208±12a	4,39±0,00a	20,06±1,71a	65,74±1,87a	9,14±0,88a	61,90±1,65a	3,94±0,05a	9,76±0,91a	20,57±1,56a
Río Vea	**Chopo**	19,62±1,16a	263±16b	116±9b	2,99±0,11b	25,91±0,49b	87,78±4,40b	7,62±0,47a	42,71±3,11b	3,92±0,31a	7,07±0,13b	15,89±1,04b
Río Vea	**Chopo + Roble a.**	27,52±1,75a	668±22c	369±23c	2,86±0,18b	35,22±2,31c	122,02±5,15c	12,99±0,84b	81,18±4,76c	11,73±0,51b	11,32±1,01c	27,59±3,37a
Río Vea	**Roble a.**	22,40±3,53a	475±17a	359±10c	3,70±0,19c	26,87±2,42b	132,38±13,41c	10,72±0,55a	76,50±2,18c	5,73±0,10c	8,17±0,67a	22,88±1,40a
Laraño1	**Maíz**	23,29±0,32a	1031±36a	350±5a	7,49±0,54a	23,24±0,45a	17,45±1,00a	12,04±0,27a	76,99±3,86a	4,81±0,04a	15,11±0,14a	27,63±0,33a
Laraño1	**Chopo**	38,91±2,47b	353±25b	676±27b	7,27±0,38a	34,36±1,23b	39,91±1,36b	16,24±1,11b	82,78±4,51a	7,77±0,23b	14,68±0,65a	26,59±0,52a
Laraño2	**Maíz**	11,97±0,50a	717±44a	426±10a	9,89±0,44a	25,75±0,86a	33,73±2,14a	10,53±0,61a	72,17±4,63a	4,02±0,03a	17,72±1,25a	24,93±1,67a
Laraño2	**Chopo**	41,81±2,39b	850±34b	323±5b	7,38±0,52b	24,53±2,05a	20,91±0,47b	14,91±0,69b	78,92±7,18a	8,22±0,74b	13,88±0,11b	24,24±1,93a
Casal	**Maíz**	17,58±0,43a	515±12a	244±9a	2,81±0,16a	12,10±1,00a	103,07±1,52a	11,35±0,80a	63,11±1,52a	7,10±0,32a	3,53±0,14a	21,76±0,32a
Casal	**Chopo 1**	20,14±0,83b	718±25b	329±4b	2,81±0,07a	7,89±0,57b	74,84±3,03b	5,92±0,37b	47,42±3,86b	5,38±0,06b	3,25±0,07a	16,33±0,73b
Casal	**Chopo 2**	17,56±1,50a	701±19bc	366±9c	2,99±0,04a	10,24±0,18c	91,35±1,67c	5,21±0,20b	13,76±0,12c	5,04±0,03b	3,53±0,22a	19,50±2,02ab
Casal	**Chopo 3**	13,77±0,19c	657±18c	297±15d	1,34±0,06b	8,52±0,27b	50,09±3,11d	3,68±0,38c	30,57±0,85d	3,88±0,33c	3,13±0,05a	14,04±1,36b
Tourís	**Maíz**	22,52±1,33a	1044±49a	487±7a	4,60±0,42a	18,15±0,50a	101,05±5,54a	6,60±0,10a	58,23±2,02a	4,73±0,40a	5,03±0,19a	23,54±0,90a
Tourís	**Chopo**	30,01±1,20b	1230±17b	883±44b	5,69±0,20b	28,14±0,76b	168,63±0,81b	7,43±0,07b	55,36±0,67a	5,80±0,35b	5,25±0,19a	31,10±1,46b
Bertamiráns	**Maíz**	13,77±0,67a	305±4a	164±0a	4,83±0,24a	15,45±1,31a	66,02±1,54a	11,72±0,65a	56,51±2,68a	2,45±0,11a	4,27±0,10a	17,05±0,66a
Bertamiráns	**Roble a.**	19,63±0,90b	274±7b	144±9a	3,05±0,11b	11,63±0,50b	54,03±1,12b	6,46±0,47b	30,83±1,95b	4,00±0,07b	2,11±0,06b	9,50±0,39b
Lamego 1	**Maíz**	24,89±1,96a	363±10a	336±22a	4,30±0,17a	19,63±2,10a	125,48±2,46a	11,24±0,83a	42,44±0,46a	7,99±0,16a	4,67±0,08a	24,02±0,58a
Lamego 1	**Arce**	15,40±0,02b	446±6b	232±8b	3,17±0,17b	11,41±1,19b	93,19±5,16b	6,58±0,63b	29,32±1,32b	4,80±0,41b	3,16±0,08b	17,02±0,49b
Lamego 2	**Maíz**	17,33±1,26a	532±7a	334±12a	3,11±0,13a	11,06±0,67a	95,41±3,01a	10,83±0,80a	46,86±1,95a	5,82±0,40a	3,48±0,06a	20,61±1,03a
Lamego 2	**Arce**	21,49±1,98a	308±6b	190±6b	2,56±0,02b	4,49±0,43b	49,45±2,48b	6,94±0,20b	33,13±1,96b	4,22±0,35b	2,87±0,07b	15,72±0,41b
Baloira	**Maíz**	25,52±1,82a	615±15a	257±11a	6,60±0,23a	23,21±0,70a	98,63±6,65a	10,69±0,77a	102,46±9,32a	9,21±0,35a	7,93±0,14a	26,33±2,30a
Baloira	**Roble a.**	33,75±3,17b	687±9b	538±26b	5,46±0,27b	36,96±1,56b	204,59±13,54b	13,92±1,24b	106,34±1,03a	14,83±0,58b	12,52±1,05b	40,95±1,29b

Tabla 1.6. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	CAS ε	BAA φ	URE φ	CEL σ	GLU ω	INV σ	DIES ω	MONO ω	ARIL ω	DES π	CAT λ
A Estrada	**Barbecho**	18,23±0,42a	555±15a	420±28a	5,71±0,18a	17,91±0,81a	146,73±3,86a	8,38±0,31a	56,74±5,05a	8,31±0,80a	7,28±0,18a	22,65±1,14ab
A Estrada	**Arce**	24,54±1,04b	681±24b	503±28b	4,91±0,16b	21,05±0,99b	147,90±14,92b	8,51±0,69a	55,29±1,64a	11,92±0,32b	7,91±0,68ab	25,46±1,67a
A Estrada	**Pino rad.**	8,21±0,46c	465±11c	277±7c	4,06±0,30c	11,89±0,81c	70,90±5,05	4,40±0,43b	31,91±1,82b	4,25±0,18c	4,20±0,29c	19,44±0,23b
A Estrada	**Fresno**	22,86±0,44b	440±21c	616±22d	4,64±0,28bc	27,12±0,29d	145,05±2,11	8,94±0,41a	61,32±2,13c	13,69±1,36b	8,91±0,36b	29,99±1,42c
Anllada 1	**Maíz**	44,74±2,61a	250±9a	224±6a	9,97±0,36a	20,56±0,34a	84,32±0,56a	10,45±0,51a	79,40±6,52a	4,47±0,18a	8,63±0,73a	29,90±2,69a
Anllada 1	**Pícea**	49,09±0,94a	780±75b	446±28b	9,89±0,34a	24,90±2,42b	128,72±8,55b	11,46±0,33a	72,12±0,35a	6,44±0,65b	9,73±0,43a	40,28±0,52b
Anllada 2	**Maíz**	31,39±0,64a	557±33a	364±13a	6,72±0,11a	23,72±1,00a	139,82±4,93ab	14,93±0,55a	60,36±2,86a	4,40±0,22a	7,48±0,39a	28,78±1,83a
Anllada 2	**Pino rad.**	34,73±2,56a	683±0b	447±21b	7,30±0,16b	28,41±2,34b	139,57±6,00ab	8,05±0,19b	70,31±3,80b	5,76±0,53b	7,46±0,37a	34,85±2,41b
Anllada 2	**Ciprés**	35,24±0,97a	570±36a	244±10c	4,12±0,28c	19,32±1,30c	128,37±7,58b	5,82±0,10c	49,76±3,23c	4,91±0,49a	5,99±0,14a	22,70±0,79c
Anllada 2	**Roble a.**	37,12±1,04b	380±0c	508±0d	5,27±0,42d	35,17±1,90d	146,01±0,41a	11,84±0,45d	100,02±4,61d	8,46±0,60c	11,65±0,82b	38,97±0,58b
Sta. Cristina de Vea	**Maíz**	31,94±1,25a	466±28a	170±5a	4,99±0,08a	11,59±0,72a	90,87±2,38a	9,84±0,36a	74,18±5,34a	5,39±0,43a	6,05±0,14a	19,15±1,62a
Sta. Cristina de Vea	**Chopo**	31,22±2,98a	488±24a	252±14b	4,83±0,24a	12,89±1,20a	138,33±2,57b	9,60±1,07a	59,08±1,34b	5,80±0,45a	4,54±0,18b	19,06±0,59a
Souto de Vea	**Maíz**	35,42±1,96a	348±16a	179±8a	3,85±0,41a	15,98±0,85a	116,39±5,51a	8,69±0,21a	49,20±0,56a	4,43±0,32a	5,82±0,34a	20,59±1,00a
Souto de Vea	**Arce**	30,35±2,84a	357±13a	178±5a	2,21±0,55b	19,60±0,79b	94,71±7,75b	7,76±0,22b	264,73±8,27b	4,90±0,14a	6,28±0,52a	18,23±1,46a
Rodiño	**Cultivo**	21,60±0,34a	521±34a	260±4a	4,88±0,19a	15,14±1,09a	161,36±17,08a	9,64±0,71a	93,76±5,78a	6,22±0,55a	8,82±0,26a	49,79±9,38a
Rodiño	**Chopo 1**	21,40±2,09a	346±21b	293±20b	4,31±0,01b	13,03±0,52a	82,31±2,34b	8,80±0,78b	94,49±8,41a	12,16±0,72b	6,58±0,36b	28,01±0,90b
Rodiño	**Chopo 2**	32,38±1,68a	529±33a	458±48c	5,87±0,14c	26,44±0,61b	251,49±8,12c	16,57±0,31c	146,55±7,96b	16,33±0,56c	12,69±0,41c	41,45±1,80c
Noenlle	**Maíz**	23,00±1,35a	777±32a	341±69a	4,39±0,11a	17,97±0,67a	177,95±12,23a	8,80±0,35a	69,19±2,43a	3,93±0,13a	4,42±0,29a	21,77±0,08a
Noenlle	**Pino rad.**	32,06±1,90b	726±17a	234±7a	4,23±0,20a	24,62±0,97b	323,73±15,04	9,05±0,89a	80,52±6,92a	5,41±0,24b	9,08±0,95b	20,66±0,60a
Loureriro	**Maíz**	21,38±0,87a	399±0a	217±8a	3,67±0,11a	11,56±0,82a	121,06±4,59a	10,38±0,22a	46,58±0,52a	7,03±0,78a	5,58±0,20a	18,81±0,52a
Loureiro	**Pino rad.**	24,58±1,17b	476±20b	276±7b	4,96±0,19b	10,02±0,98a	144,98±4,65b	4,73±0,26b	41,67±3,80a	4,13±0,16b	3,57±0,24b	16,17±0,09b
Codeso	**Maíz**	23,17±1,96a	445±6a	173±8a	3,94±0,16a	13,48±0,69a	136,47±0,79a	6,10±0,10a	54,78±0,67a	4,23±0,17a	5,08±0,57a	17,05±0,40a
Codeso	**Chopo**	26,74±0,63b	533±38b	528±19b	2,50±0,17b	19,68±0,45b	103,30±1,79b	7,56±0,09b	69,57±1,78b	9,81±0,52b	5,34±0,11a	13,86±0,12b

Tabla 1.6. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	CAS [ε]	BAA [φ]	URE [φ]	CEL [σ]	GLU [ω]	INV [σ]	DIES [ω]	MONO [ω]	ARIL [ω]	DES [π]	CAT [λ]
Ribeira	**Maíz**	21,99±1,60a	340±5a	180±6a	3,63±0,10a	14,11±1,44a	131,95±12,06a	8,53±0,42a	69,90±5,83a	4,82±0,24a	7,64±0,25a	41,41±11,10a
Ribeira	**Roble a.**	35,19±0,33b	506±18b	261±10b	3,97±0,20a	14,39±0,70a	138,61±5,21a	7,43±0,71a	74,98±7,26a	5,39±0,33a	7,68±0,44a	13,99±0,43b
Matalobos 1	**Barbecho**	26,39±2,24a	267±14a	281±7a	4,33±0,10a	15,63±1,14a	124,48±5,01a	10,12±0,86a	66,51±6,83a	2,75±0,18a	4,88±0,20a	13,40±0,47a
Matalobos 1	**Roble a.**	20,92±0,11b	326±4b	238±10b	3,97±0,10b	6,76±0,90b	179,18±1,06b	12,95±1,42b	83,33±5,28a	3,69±0,31b	4,19±0,03b	31,83±0,20b
Matalobos 2	**Maíz**	22,62±2,57a	426±6a	677±45a	3,16±0,18a	12,82±0,75a	134,75±0,49a	11,25±0,77a	64,82±2,27a	8,44±0,51a	8,45±0,21a	26,04±1,22a
Matalobos 2	**Roble a.+ Castaño**	36,33±3,30b	681±9b	574±21b	3,16±0,13a	7,38±0,26b	145,75±9,73a	7,79±0,13b	66,52±4,27a	7,53±0,11b	8,91±0,24a	20,36±0,03b
Os Outeiros	**Cultivo**	27,12±2,53a	304±11a	170±4a	3,97±0,28a	16,04±0,41a	111,27±7,63a	9,62±0,41a	65,50±6,22a	5,26±0,08a	7,04±0,18a	23,68±1,87a
Os Outeiros	**Chopo**	33,07±3,01a	417±21b	282±4b	2,72±0,26b	22,70±1,68b	102,65±2,35a	5,56±0,28b	53,49±3,69b	7,75±0,65b	7,56±0,23a	23,81±1,32a
A Barquiña	**Maíz**	28,15±2,20a	209±13a	123±10a	5,92±0,24a	14,27±1,07a	101,28±3,14a	6,30±0,30a	41,37±2,81a	3,21±0,23a	6,89±0,58ac	19,64±1,72ab
A Barquiña	**Chopo**	50,15±3,31b	371±5b	250±13b	4,54±0,25b	21,87±1,11b	140,04±2,53b	5,33±0,41b	53,23±4,64b	6,94±0,23b	8,23±0,80b	23,06±0,66b
A Barquiña	**Pino rad.**	28,11±0,45a	556±29c	284±11b	4,42±0,16b	9,91±0,91c	100,71±2,62a	3,65±0,17c	43,93±4,43ab	5,15±0,45c	5,96±0,66c	17,22±0,11a
A Barquiña	**Castaño**	31,43±2,90a	592±16c	319±9c	5,22±0,21c	10,87±0,28c	115,47±3,38c	4,24±0,15d	34,08±2,01a	5,86±0,05c	5,42±0,30c	23,06±1,61ab

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

[ε]: µmoles tirosina g^{-1} C h^{-1}; [φ]: µmoles NH_3 g^{-1} C h^{-1}; [σ]: µmoles glucosa g^{-1} C h^{-1}; [ω]: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} C h^{-1}; [π]: µmoles INTF g^{-1} C h^{-1}; [λ]: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} C h^{-1}.

Tabla 1.7. Actividades enzimáticas de todos los suelos investigados en el estudio general de los suelos forestados; valores expresados en relación a la actividad deshidrogenasa (actividad enzimática/DES). Letras diferentes indican diferencias significativas entre el suelo de cultivo y el/los suelos forestados de una misma parcela para $p \leq 0,05$.

Nombre muestra	Código vegetación	CAS/DES	BAA/DES	URE/DES	CEL/DES	GLU/DES	INV/DES	DIES/DES	MONO/DES	ARIL/DES
Pontevea	**Maíz**	2,16±0,11a	29,53±2,30a	14,07±0,73a	0,26±0,01a	2,20±0,19a	5,73±0,17a	1,07±0,07a	8,55±0,35a	0,62±0,06a
Pontevea	**Chopo**	1,80±0,15b	35,47±1,30b	17,73±1,09a	0,30±0,01a	2,86±0,18b	9,15±0,41b	1,02±0,05a	7,87±0,15b	0,78±0,07b
Rio vea	**Maíz**	2,40±0,13a	46,01±1,27a	21,30±1,19a	0,45±0,00a	2,06±0,18a	6,74±0,19a	0,94±0,09a	6,34±0,17a	0,40±0,00a
Río Vea	**Chopo**	2,78±0,16b	37,27±2,25b	16,46±1,26b	0,42±0,01a	3,67±0,07b	12,42±0,62b	1,08±0,07b	6,04±0,44a	0,55±0,04b
Río Vea	**Chopo + Roble a.**	2,43±0,15a	59,00±1,98c	32,64±2,01c	0,25±0,02b	3,11±0,20c	10,78±0,45b	1,15±0,07b	7,17±0,42b	1,04±0,05c
Río Vea	**Roble a.**	2,74±0,43b	58,11±2,13c	43,91±1,23d	0,45±0,02a	3,29±0,30bc	16,20±1,64c	1,31±0,07c	9,36±0,27c	0,70±0,01d
Laraño1	**Maíz**	1,54±0,02a	68,25±2,41a	23,14±0,32a	0,50±0,04a	1,54±0,03a	0,93±0,07a	0,80±0,02a	5,10±0,26a	0,32±0,00a
Laraño1	**Chopo**	2,65±0,17b	24,06±1,70b	46,08±1,86b	0,30±0,03b	2,34±0,08b	2,52±0,09b	1,11±0,08b	5,64±0,31a	0,53±0,02b
Laraño2	**Maíz**	0,68±0,03a	40,46±2,47a	24,05±0,57a	0,39±0,02a	1,45±0,05a	1,87±0,12a	0,59±0,03a	4,07±0,26a	0,23±0,00a
Laraño2	**Chopo**	3,01±0,17b	61,23±2,46b	23,27±0,33a	0,35±0,04a	1,77±0,15b	1,88±0,03a	1,07±0,05b	5,68±0,52b	0,59±0,05b
Casal	**Maíz**	4,98±0,12a	145,93±3,42a	69,00±2,54a	0,79±0,05a	3,43±0,28a	29,18±0,43a	3,21±0,23a	17,87±0,43a	2,01±0,09a
Casal	**Chopo 1**	6,20±0,26b	221,02±7,81b	101,27±1,38b	0,86±0,02b	2,43±0,17b	23,03±0,93b	1,82±0,11b	14,59±1,19a	1,66±0,02b
Casal	**Chopo 2**	4,98±0,42a	198,66±5,40c	103,76±2,45b	0,85±0,01b	2,90±0,05c	25,89±0,47b	1,48±0,06c	3,90±0,03b	1,43±0,01cd
Casal	**Chopo 3**	4,40±0,06c	210,33±5,62b	95,07±4,78b	0,43±0,02c	2,73±0,09c	16,02±0,99c	1,18±0,12d	9,78±0,27c	1,24±0,11d
Tourís	**Maíz**	4,48±0,26a	207,72±9,71a	96,98±1,33a	0,91±0,08a	3,61±0,10a	20,10±1,10a	1,31±0,02a	11,58±0,40a	0,94±0,08a
Tourís	**Chopo**	5,72±0,23b	234,58±3,15b	168,40±8,39b	1,08±0,04b	5,36±0,14	32,15±0,16b	1,42±0,01a	10,55±0,13a	1,11±0,07a
Bertamiráns	**Maíz**	3,22±0,16a	71,37±1,00a	38,29±0,00a	1,13±0,06a	3,62±0,31a	15,45±0,36a	2,74±0,15a	13,23±0,63a	0,57±0,02a
Bertamiráns	**Roble a.**	9,30±0,43b	129,72±3,14b	68,36±4,50b	1,45±0,05b	5,51±0,24b	25,60±0,53b	3,06±0,22b	14,61±0,92a	1,89±0,03b
Lamego 1	**Maíz**	5,33±0,42a	77,81±2,12a	71,94±4,61a	0,92±0,04a	4,21±0,45a	26,89±0,53a	2,41±0,18a	9,09±0,10a	1,71±0,03a
Lamego 1	**Arce**	4,88±0,01b	141,46±1,93b	73,49±2,67a	1,00±0,05a	3,62±0,38b	29,53±1,64a	2,08±0,20b	9,29±0,42a	1,52±0,13a
Lamego 2	**Maíz**	4,97±0,36a	152,66±2,08a	95,96±3,47a	0,89±0,04a	3,17±0,19a	27,38±0,86a	3,11±0,23a	13,45±0,56a	1,67±0,11a
Lamego 2	**Arce**	7,48±0,69b	107,32±2,13b	66,19±2,16b	0,89±0,01a	1,56±0,15b	17,22±0,86b	2,42±0,07b	11,54±0,68a	1,47±0,12a
Baloira	**Maíz**	3,22±0,23a	77,57±1,88a	32,34±1,44a	0,83±0,03a	2,93±0,09a	12,43±0,84a	1,35±0,10a	12,92±1,17a	1,16±0,04a
Baloira	**Roble a.**	2,70±0,25b	54,89±0,75b	42,98±2,11b	0,44±0,02b	2,95±0,12a	16,34±1,08b	1,11±0,10b	8,49±0,08b	1,18±0,05a

Tabla 1.7. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	CAS/DES	BAA/DES	URE/DES	CEL/DES	GLU/DES	INV/DES	DIES/DES	MONO/DES	ARIL/DES
A Estrada	**Barbecho**	2,51±0,06a	76,31±2,04a	57,67±3,83a	0,78±0,02a	2,46±0,11a	20,17±0,53a	1,15±0,04a	7,80±0,69a	1,14±0,11a
A Estrada	**Arce**	3,10±0,13b	86,11±3,09b	63,53±3,50a	0,62±0,02b	2,66±0,13a	18,69±1,89a	1,08±0,09a	6,99±0,21b	1,51±0,04b
A Estrada	**Pino rad.**	1,96±0,11c	110,64±2,59c	65,94±1,56ab	0,97±0,07c	2,83±0,19ab	16,89±1,20ab	1,05±0,10a	7,60±0,43a	1,01±0,04a
A Estrada	**Fresno**	2,57±0,05a	49,34±2,40d	69,13±2,46v	0,52±0,03d	3,04±0,03c	16,28±0,24b	1,00±0,05a	6,88±0,24b	1,54±0,15b
Anllada 1	**Maíz**	5,19±0,30a	28,98±1,10a	25,98±0,75a	1,16±0,04a	2,38±0,04a	9,77±0,07a	1,21±0,06a	9,20±0,76a	0,52±0,02a
Anllada 1	**Pícea**	5,04±0,10a	80,12±7,67b	45,77±2,83b	1,02±0,03b	2,56±0,25a	13,22±0,88b	1,18±0,03a	7,41±0,04b	0,66±0,07b
Anllada 2	**Maíz**	4,19±0,09a	74,39±4,42a	48,63±1,77a	0,90±0,02a	3,17±0,13a	18,68±0,66a	2,00±0,07a	8,07±0,38a	0,59±0,03a
Anllada 2	**Pino rad.**	4,65±0,34b	91,50±0,00b	59,89±2,84b	0,98±0,02b	3,81±0,31b	18,70±0,80a	1,08±0,03b	9,42±0,51b	0,77±0,07b
Anllada 2	**Ciprés**	5,88±0,16c	95,17±5,97b	40,73±1,66c	0,69±0,05c	3,22±0,22a	21,42±1,27a	0,97±0,02b	8,30±0,54a	0,82±0,08b
Anllada 2	**Roble a.**	3,19±0,09d	32,66±0,00c	43,58±0,00c	0,45±0,04d	3,02±0,16a	12,53±0,04b	1,02±0,04b	8,58±0,40a	0,73±0,05ab
Sta. Cristina de Vea	**Maíz**	5,28±0,21a	76,95±4,55a	28,04±0,78a	0,83±0,01a	1,91±0,12a	15,02±0,39a	1,63±0,06a	12,26±0,88a	0,89±0,07a
Sta. Cristina de Vea	**Chopo**	6,87±0,66a	107,31±5,28b	55,50±3,00b	1,06±0,05a	2,84±0,26b	30,45±0,57b	2,11±0,24b	13,01±0,29a	1,28±0,10b
Souto de Vea	**Maíz**	6,09±0,34a	59,77±2,81a	30,80±1,29a	0,66±0,07a	2,74±0,15a	19,99±0,95a	1,49±0,04a	8,45±0,10a	0,76±0,06a
Souto de Vea	**Arce**	4,83±0,45b	56,84±2,03a	28,34±0,78a	0,35±0,09b	3,12±0,13b	15,08±1,24b	1,24±0,03b	8,43±0,26a	0,78±0,02a
Rodiño	**Cultivo**	2,45±0,04a	59,12±3,88a	29,48±0,44a	0,55±0,02a	1,72±0,12a	18,30±1,94a	1,09±0,08a	10,64±0,66a	0,71±0,06a
Rodiño	**Chopo 1**	3,25±0,32b	52,60±3,24a	44,59±2,98b	0,66±0,00b	1,98±0,08ab	12,51±0,36b	1,34±0,12b	14,37±1,28b	1,85±0,11b
Rodiño	**Chopo 2**	2,55±0,13a	41,73±2,59c	36,08±3,79ab	0,46±0,01c	2,08±0,05b	19,83±0,64a	1,31±0,02b	11,55±0,63a	1,29±0,04c
Noenlle	**Maíz**	5,21±0,31a	175,83±7,22a	77,12±15,71a	0,99±0,03a	4,07±0,15a	40,29±2,77a	1,99±0,08a	15,66±0,55a	0,89±0,03a
Noenlle	**Pino rad.**	3,53±0,21b	79,95±1,88b	25,76±0,74b	0,47±0,02b	2,71±0,11b	35,67±1,66b	1,00±0,10b	8,87±0,76b	0,60±0,03b
Loureriro	**Maíz**	3,83±0,16a	71,39±0,00a	38,81±1,43a	0,66±0,02a	2,07±0,15a	21,68±0,82a	1,86±0,04a	8,34±0,09a	1,26±0,14a
Loureiro	**Pino rad.**	6,89±0,33b	133,31±5,47b	77,47±1,84b	1,39±0,05b	2,81±0,28b	40,62±1,30b	1,33±0,07b	11,67±1,07b	1,16±0,04b
Codeso	**Maíz**	4,56±0,38a	87,60±1,18a	34,12±1,65a	0,78±0,03a	2,65±0,14a	26,84±0,15a	1,20±0,02a	10,77±0,13a	0,83±0,03a
Codeso	**Chopo**	5,01±0,12b	99,85±7,04b	98,95±3,54b	0,47±0,03b	3,69±0,08b	19,36±0,34b	1,42±0,02b	13,04±0,33b	1,84±0,10b

Tabla 1.7. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	CAS/DES	BAA/DES	URE/DES	CEL/DES	GLU/DES	INV/DES	DIES/DES	MONO/DES	ARIL/DES
Ribeira	**Maíz**	2,88±0,21a	44,49±0,60a	23,61±0,80a	0,48±0,01a	1,85±0,19a	17,26±1,58a	1,12±0,05a	9,15±0,76a	0,63±0,03a
Ribeira	**Roble a.**	4,58±0,04b	65,84±2,38b	33,98±1,29b	0,52±0,03a	1,87±0,09a	18,04±0,68a	0,97±0,09a	9,76±0,94a	0,70±0,04b
Matalobos 1	**Barbecho**	5,41±0,46a	54,60±2,93a	57,65±1,36a	0,89±0,02a	3,20±0,23a	25,50±1,03a	2,07±0,18a	13,62±1,40a	0,56±0,04a
Matalobos 1	**Roble a.**	4,99±0,03b	77,66±1,06b	56,68±2,36a	0,95±0,02b	1,61±0,21b	42,72±0,25b	3,09±0,34b	19,87±1,26b	0,88±0,07b
Matalobos 2	**Maíz**	2,68±0,30a	50,39±0,75a	80,16±5,33a	0,37±0,02a	1,52±0,09a	15,95±0,06a	1,33±0,09a	7,67±0,27a	1,00±0,06a
Matalobos 2	**Roble a.+ Castaño**	4,08±0,37b	76,40±1,03b	64,37±2,32b	0,36±0,01a	0,83±0,03b	16,36±1,09a	0,87±0,01b	7,47±0,48a	0,85±0,01b
Os Outeiros	**Cultivo**	3,85±0,36a	43,23±1,58a	24,11±0,59a	0,56±0,04a	2,28±0,06a	15,80±1,08a	1,37±0,06a	9,30±0,88a	0,75±0,01a
Os Outeiros	**Chopo**	4,38±0,40b	55,15±2,75b	37,34±0,52b	0,36±0,03b	3,00±0,22b	13,58±0,31b	0,74±0,04b	7,08±0,49b	1,03±0,09b
A Barquiña	**Maíz**	4,09±0,32a	30,29±1,91a	17,82±1,45a	0,86±0,03a	2,07±0,16a	14,71±0,46a	0,91±0,04a	6,01±0,41a	0,47±0,03a
A Barquiña	**Chopo**	6,09±0,40b	45,10±0,62b	30,42±1,52b	0,55±0,03b	2,66±0,13b	17,01±0,31b	0,65±0,05b	6,47±0,56a	0,84±0,03b
A Barquiña	**Pino rad.**	4,72±0,08a	93,25±4,95c	47,57±1,92c	0,74±0,03c	1,66±0,15c	16,90±0,44b	0,61±0,03b	7,37±0,74b	0,86±0,08b
A Barquiña	**Castaño**	5,80±0,53b	109,23±2,97d	58,82±1,60d	0,96±0,04d	2,01±0,05a	21,31±0,62c	0,78±0,03c	6,29±0,37a	1,08±0,01c

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Unidades: µmoles del producto correspondiente a cada enzima liberado/formado por µmoles de INTF formado.

Tabla 1.8. Porcentajes de variación de las propiedades generales de los suelos forestados, expresadas en relación al peso de suelo, con referencia a las de sus correspondientes suelos de cultivo de partida.

Nombre muestra	Código vegetación	Carbono total	Nitrógeno total	pH H_2O	pH KCl	Densidad aparente	Fe_2O_3	Al_2O_3	P inorg	Arena	Limo	Arcilla
Pontevea	**Chopo**	42±0	31±0	-1±1	-1±0	-27	25±4	25±7	-10±1	-7	23	9
Rio vea	**Chopo**	54±1	63±2	-1±1	1±3	-3	36±7	-32±0	161±1	-2	0	12
Río Vea	**Chopo+ Roble. a.**	1±11	4±3	-5±1	7±0	-22	20±3	-32±0	27±3	-1	7	-10
Río Vea	**Roble a.**	21±1	18±0	-8±1	0±0	-19	29±1	-35±0	108±1	-3	8	5
Laraño1	**Chopo**	-11±7	-6±0	6±0	6±0	-5	-18±0	-5±0	-21±2	-2	23	6
Laraño2	**Chopo**	-33±1	-30±0	-3±0	-3±0	-12	9±1	-22±0	-35±2	5	22	-23
Casal	**Chopo 1**	-1±1	12±0	-13±0	-6±0	-4	19±2	7±0	-70±1	-10	34	12
Casal	**Chopo 2**	4±3	6±0	-11±0	-6±0	-11	35±2	21±2	-62±0	-7	31	23
Casal	**Chopo 3**	10±0	18±5	-16±1	-7±0	-3	30±14	21±2	-64±0	-9	33	11
Tourís	**Chopo**	14±3	-21±6	5±0	2±0	-5	2±5	2±2	-49±1	-2	23	5
Bertamiráns	**Roble a.**	-2±2	-10±0	-4±1	-3±1	-9	-20±2	-15±0	22±2	31	37	-26
Lamego 1	**Arce**	-23±2	-24±1	-4±1	-3±1	38	-3±4	-1±0	-56±1	5	27	-11
Lamego 2	**Arce**	-11±0	6±0	-4±0	-2±0	-12	11±4	9±19	-3±9	-7	36	17
Baloira	**Roble a.**	55±1	51±5	4±0	7±0	-42	4±1	-2±5	-7±2	3	23	8
A Estrada	**Arce**	-2±3	-4±1	1±0	2±0	-12	-6±0	16±5	82±1	12	24	-11
A Estrada	**Pino rad.**	46±9	11±2	-11±0	-6±0	17	-15±1	30±7	78±2	24	20	-38
A Estrada	**Fresno**	54±0	41±6	-3±0	0±0	-9	18±4	2±4	-20±5	-2	30	6
Anllada 1	**Pícea**	-14±3	-11±0	-6±0	-3±0	-5	-12±1	-11±13	-56±1	1	20	9
Anllada 2	**Pino rad.**	-11±2	-8±3	-6±0	0±1	-22	-17±1	34±9	-54±3	-15	27	27
Anllada 2	**Ciprés**	-7±2	-5±0	1±0	1±1	-7	12±6	9±6	-37±3	-2	20	-1
Anllada 2	**Roble a.**	58±0	58±3	-5±0	-2±1	10	24±1	14±0	-71±6	-3	19	22
Sta. Cristina de Vea	**Chopo**	33±8	59±0	7±1	4±0	-24	88±4	74±7	169±1	-10	20	33
Souto de Vea	**Arce**	1±3	-13±0	6±0	9±1	11	29±0	2±7	138±3	3	17	-2

Tabla 1.8. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	Carbono total	Nitrógeno total	pH H_2O	pH KCl	Densidad aparente	Fe_2O_3	Al_2O_3	P inorg	Arena	Limo	Arcilla
Rodiño	**Chopo 1**	74±3	81±1	-9±1	-9±1	-47	162±6	-37±1	7±1	-30	52	8
Rodiño	**Chopo 2**	28±1	22±0	2±0	0±0	-29	12±3	-63±3	-61±0	-7	46	-11
Noenlle	**Pino rad.**	0±1	3±1	7±0	7±0	-25	8±3	-11±6	-3±0	-3	38	13
Loureiro	**Pino rad.**	16±0	13±1	-10±0	-16±0	-11	-2±2	-3±2	-18±1	-6	38	16
Codeso	**Chopo**	11±1	2±0	-9±0	-9±0	-34	-22±0	-20±2	-69±3	12	36	-29
Ribeira	**Roble a.**	1±3	0±4	-10±0	-9±0	-2	-46±0	-36±7	-81±5	18	16	-26
Matalobos 1	**Roble a.**	2±1	3±0	-7±0	4±0	6	-12±6	16±3	-24±0	-8	23	16
Matalobos 2	**Roble a. + Castaño**	-40±3	-50±0	-9±0	-12±0	-38	-62±3	-63±1	106±3	110	22	-61
Os Outeiros	**Chopo**	77±0	55±0	-9±0	-3±0	-6	-1±2	-25±2	-64±1	4	20	2
A Barquiña	**Chopo**	27±1	24±0	-18±0	-20±0	3	-4±0	-54±2	-65±2	-5	21	28
A Barquiña	**Pino rad**	47±2	44±2	-26±0	-29±0	-6	66±2	-18±4	-50±2	-24	31	85
A Barquiña	**Castaño**	37±1	37±0	-20±0	-25±0	-12	36±2	-15±6	-63±2	-13	25	44

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

P inorg= fósforo inorgánico extraíble

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 1.9. Porcentajes de variación de las propiedades generales de los suelos forestados, expresadas en relación al volumen, con referencia a las de sus correspondientes suelos de cultivo de partida.

Nombre muestra	Código vegetación	Carbono total	Nitrógeno total	Densidad	Fe_2O_3	Al_2O_3	P inorg	Limo Fino + Arcilla
Pontevea	**Chopo**	3±2	-5±0	-27	-9±4	-9±7	-35±0	-22
Rio vea	**Chopo**	50±1	58±2	-3	32±7	-34±0	153±1	-2
Río Vea	**Chopo+ Roble. a.**	-21±8	-19±3	-22	-6±2	-47±0	-1±2	-21
Río Vea	**Roble a.**	-2±1	-5±0	-19	4±1	-47±0	68±1	-8
Laraño1	**Chopo**	-15±6	-10±0	-5	-22±0	-9±0	-24±2	-2
Laraño2	**Chopo**	-41±1	-38±0	-12	-3±0	-31±1	-42±2	-19
Casal	**Chopo 1**	-5±1	7±0	-4	15±2	3±0	-71±1	12
Casal	**Chopo 2**	-8±3	-6±0	-11	20±2	8±2	-66±1	-2
Casal	**Chopo 3**	7±0	14±5	-3	26±14	18±2	-65±0	12
Tourís	**Chopo**	8±3	-25±6	-5	-3±5	-3±1	-51±1	-1
Bertamiráns	**Roble a.**	-10±2	-17±0	-9	-27±2	-22±0	12±2	-30
Lamego 1	**Arce**	5±4	4±2	38	33±3	37±1	-39±2	28
Lamego 2	**Arce**	-22±0	-7±0	-12	-2±4	-4±17	-14±9	1
Baloira	**Roble a.**	-11±4	-13±2	-42	-40±1	-44±6	-46±2	-33
A Estrada	**Arce**	-14±3	-16±2	-12	-18±1	2±6	59±0	-18
A Estrada	**Pino rad.**	71±12	30±1	17	0±1	52±7	108±2	-21
A Estrada	**Fresno**	40±1	29±6	-9	8±4	-7±2	-27±5	-3
Anllada 1	**Pícea**	-19±3	-16±0	-5	-16±1	-15±13	-59±2	-5
Anllada 2	**Pino rad.**	-31±1	-28±3	-22	-36±0	4±9	-64±4	-5
Anllada 2	**Ciprés**	-13±1	-12±0	-7	5±5	1±5	-41±4	-6
Anllada 2	**Roble a.**	74±0	74±3	10	37±1	26±1	-68±6	66
Sta. Cristina de Vea	**Chopo**	0±9	21±1	-24	43±4	32±10	104±0	55
Souto de Vea	**Arce**	12±3	-3±0	11	43±0	14±8	164±3	13
Rodiño	**Chopo 1**	-7±1	-3±0	-47	40±6	-66±3	-43±0	-35
Rodiño	**Chopo 2**	-9±2	-13±0	-29	-20±4	-74±3	-72±0	-25
Noenlle	**Pino rad.**	-25±0	-22±1	-25	-19±5	-33±6	-27±0	-20
Loureiro	**Pino rad.**	3±0	1±1	-11	-13±2	-14±2	-27±1	-5
Codeso	**Chopo**	-27±0	-33±1	-34	-48±1	-47±2	-79±3	-45
Ribeira	**Roble a.**	-1±3	-2±4	-2	-47±0	-37±6	-82±5	-18
Matalobos 1	**Roble a.**	8±1	9±0	6	-7±6	23±2	-20±1	22
Matalobos 2	**Roble a. + Castaño**	-63±3	-69±1	-38	-77±3	-77±0	28±1	-75
Os Outeiros	**Chopo**	67±0	47±0	-6	-7±2	-29±3	-66±1	-2
A Barquiña	**Chopo**	31±1	28±0	3	-1±0	-52±2	-64±2	31
A Barquiña	**Pino rad**	38±2	36±2	-6	57±1	-22±4	-53±2	61
A Barquiña	**Castaño**	21±1	20±0	-12	20±1	-25±7	-67±2	26

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

P inorg= fósforo inorgánico extraíble.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 1.10. Porcentajes de variación de las actividades enzimáticas en los suelos forestados, expresadas en relación al peso, con referencia a las de sus correspondientes suelos de cultivo de partida.

Nombre muestra	Código vegetación	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
Pontevea	**Chopo**	8±4	56±2	63±5	52±0	68±2	107±6	24±1	19±2	63±5	30±7	67±8
Rio vea	**Chopo**	29±2	-10±3	-14±1	5±4	99±5	106±7	28±2	6±5	53±11	12±7	19±0
Río Vea	**Chopo+ Roble. a.**	18±2	50±2	79±5	-34±4	77±3	87±5	43±0	32±5	200±12	17±1	35±9
Río Vea	**Roble a.**	16±13	28±2	109±0	2±5	62±6	144±22	42±2	50±2	76±2	2±1	35±1
Laraño1	**Chopo**	49±8	-69±1	73±6	-48±3	32±3	134±2	21±6	-4±0	44±3	-13±3	-14±0
Laraño2	**Chopo**	134±9	-21±3	-49±2	-53±1	-36±2	-47±5	-5±1	-27±0	37±11	-48±7	-35±2
Casal	**Chopo 1**	14±2	38±3	34±2	-1±3	-35±4	-28±1	-48±4	-26±4	-25±4	-9±2	-26±2
Casal	**Chopo 2**	3±6	41±1	56±0	10±4	-12±7	-8±0	-52±5	-77±2	-27±4	3±2	-7±8
Casal	**Chopo 3**	-14±1	40±1	34±3	-48±4	-23±6	-47±2	-64±3	-47±1	-40±1	-3±3	-29±5
Tourís	**Chopo**	51±0	34±3	106±9	40±4	76±2	89±5	28±0	8±2	39±0	18±0	50±3
Bertamiráns	**Roble a.**	40±2	-12±1	-13±6	-38±3	-26±5	-20±1	-46±2	-46±1	60±1	-51±1	-45±2
Lamego 1	**Arce**	-53±8	-6±1	-47±4	-44±1	-56±6	-43±1	-55±3	-47±1	-54±2	-48±0	-46±1
Lamego 2	**Arce**	10±3	-49±0	-50±2	-27±4	-64±3	-54±1	-43±6	-37±0	-36±2	-27±0	-32±3
Baloira	**Roble a.**	105±12	73±0	225±11	28±3	147±7	221±15	102±11	61±8	149±6	144±19	141±1
A Estrada	**Arce**	32±3	20±2	17±0	-16±0	15±1	-1±7	0±4	-4±6	41±6	7±7	10±2
A Estrada	**Pino rad.**	-34±1	22±0	-4±4	4±5	-3±2	-30±2	-23±4	-18±4	-25±6	-16±3	25±4
A Estrada	**Fresno**	93±1	22±3	126±1	25±5	133±2	52±0	64±4	66±3	153±16	88±5	104±5
Anllada 1	**Pícea**	-6±4	169±22	71±8	-15±1	4±8	31±8	-6±2	-22±8	24±8	-3±4	16±7
Anllada 2	**Pino rad.**	-2±5	9±6	9±2	-4±0	6±5	-12±0	-52±3	3±1	16±6	-12±1	7±1
Anllada 2	**Ciprés**	4±1	-5±0	-38±1	-43±2	-24±1	-15±2	-64±3	-23±0	4±5	-26±4	-27±4
Anllada 2	**Roble a.**	87±3	8±6	120±4	24±8	134±8	65±3	25±1	161±7	203±17	146±12	114±3
Sta. Cristina de Vea	**Chopo**	30±8	39±1	97±8	28±5	48±8	102±1	29±11	6±5	43±3	0±2	32±4
Souto de Vea	**Arce**	-13±3	4±1	0±1	-42±4	24±0	-18±2	-10±0	9±2	12±4	9±3	-10±2

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 1.10. (Continuación).

Nombre muestra	Código vegetación	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
Rodiño	**Chopo 1**	73±15	16±1	97±12	54±4	50±1	-11±8	59±7	76±9	241±12	30±4	-2±16
Rodiño	**Chopo 2**	91±8	30±1	125±22	53±0	123±2	99±4	119±3	99±5	235±3	84±3	6±14
Noenlle	**Pino rad.**	39±2	-7±2	-32±18	-4±2	36±2	81±2	2±6	16±6	37±3	105±15	-6±2
Loureiro	**Pino rad.**	34±2	39±6	48±0	57±3	1±3	39±1	-47±1	4±8	-32±8	-26±1	0±2
Codeso	**Chopo**	28±5	33±8	238±7	-30±1	62±1	-16±1	37±0	41±2	158±9	17±9	-10±2
Ribeira	**Roble a.**	61±6	50±4	45±2	10±3	3±5	6±5	-12±3	8±2	12±2	1±2	-66±26
Matalobos 1	**Roble a.**	-19±8	25±4	-14±1	-6±0	-56±1	47±3	31±6	28±2	37±5	-12±3	143±2
Matalobos 2	**Roble a. + Castaño**	-3±3	-4±0	-49±5	-40±3	-65±5	-35±4	-58±6	-38±0	-46±5	-37±1	-53±5
Os Outeiros	**Chopo**	116±10	142±8	194±2	22±4	151±16	63±3	2±1	45±0	161±20	90±3	78±2

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Tabla 1.11. Porcentajes de variación de las actividades enzimáticas en los suelos forestados, expresadas en relación al volumen, con referencia a las de sus correspondientes suelos de cultivo de partida.

Nombre muestra	Código vegetación	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
Pontevea	**Chopo**	-22±-1	13±4	19±2	10±1	22±1	51±4	-10±2	-13±2	19±1	-6±5	22±5
Rio vea	**Chopo**	25±2	-12±3	-16±1	2±4	93±5	100±7	25±2	3±5	49±11	8±7	16±0
Río Vea	**Chopo+ Roble. a.**	-7±0	17±1	40±3	-49±3	38±1	46±3	12±2	3±3	135±9	-9±1	6±5
Río Vea	**Roble a.**	-7±-9	3±1	69±1	-18±4	31±3	97±17	15±4	21±1	42±1	-18±3	9±1
Laraño1	**Chopo**	42±8	-71±1	65±5	-50±3	26±3	122±1	15±6	-9±0	37±3	-17±3	-18±0
Laraño2	**Chopo**	107±8	-30±3	-55±2	-58±2	-44±1	-53±6	-16±2	-35±1	21±10	-54±7	-42±2
Casal	**Chopo 1**	9±2	33±2	29±2	-5±3	-38±4	-31±1	-50±4	-28±3	-28±4	-12±2	-29±2
Casal	**Chopo 2**	-8±-5	26±1	39±0	-2±4	-22±7	-18±0	-58±5	-80±2	-34±4	-8±2	-17±7
Casal	**Chopo 3**	-16±1	36±1	30±3	-49±4	-25±6	-48±2	-65±3	-48±1	-42±0	-6±3	-31±5
Tourís	**Chopo**	44±0	28±3	96±8	34±4	68±2	81±5	22±0	3±2	33±0	13±0	43±3
Bertamiráns	**Roble a.**	28±1	-19±1	-21±5	-43±3	-32±6	-26±1	-50±2	-51±2	47±2	-56±1	-50±2
Lamego 1	**Arce**	-35±8	29±1	-27±4	-22±0	-39±4	-22±2	-38±2	-27±2	-37±3	-29±0	-25±0
Lamego 2	**Arce**	-3±2	-55±0	-55±2	-36±4	-68±3	-59±1	-50±6	-45±1	-43±2	-35±0	-40±3
Baloira	**Roble a.**	18±4	0±1	88±5	-26±0	42±3	85±6	16±3	-7±8	44±2	41±10	39±4
A Estrada	**Arce**	16±3	5±1	3±1	-26±1	1±0	-13±6	-13±3	-16±6	23±6	-7±5	-3±1
A Estrada	**Pino rad.**	-23±2	43±1	13±4	21±6	13±3	-18±3	-10±5	-4±3	-13±6	-2±4	46±3
A Estrada	**Fresno**	76±1	11±3	106±1	14±4	113±2	39±1	50±3	52±4	131±13	72±4	86±4
Anllada 1	**Pícea**	-11±4	154±21	62±7	-19±1	-1±8	24±8	-11±2	-26±8	17±8	-8±4	10±8
Anllada 2	**Pino rad.**	-24±4	-16±6	-15±0	-25±0	-18±3	-31±1	-63±3	-20±0	-10±3	-31±2	-17±1
Anllada 2	**Ciprés**	-3±1	-11±0	-42±1	-47±2	-29±1	-20±1	-66±3	-29±0	-3±5	-31±4	-32±4
Anllada 2	**Roble a.**	146±5	42±6	190±4	63±11	208±12	117±3	65±3	244±11	299±23	223±18	181±2
Sta. Cristina de Vea	**Chopo**	-2±5	5±1	49±5	-3±3	12±4	53±0	-2±7	-20±5	8±1	-25±1	0±5
Souto de Vea	**Arce**	-4±3	15±1	11±1	-36±6	38±0	-9±3	0±0	21±3	24±4	21±4	-1±3

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 1.11. (Continuación)

Nombre muestra	Código vegetación	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
Rodiño	**Chopo 1**	-8±7	-38±3	5±6	-18±4	-20±4	-52±9	-15±0	-6±2	82±2	-30±1	-48±17
Rodiño	**Chopo 2**	36±6	-8±1	60±15	9±1	59±4	42±6	56±4	42±2	139±1	31±1	-24±16
Noenlle	**Pino rad.**	5±0	-30±2	-48±19	-28±1	3±0	36±1	-23±4	-13±4	3±1	54±10	-29±2
Loureiro	**Pino rad.**	19±2	24±5	32±1	40±2	-10±2	24±0	-53±0	-7±7	-39±9	-34±1	-11±2
Codeso	**Chopo**	-16±6	-12±5	123±3	-54±1	7±3	-45±0	-9±1	-7±1	70±5	-23±9	-41±2
Ribeira	**Roble a.**	58±6	47±4	43±2	8±3	1±5	4±5	-14±3	6±2	11±2	-1±2	-67±26
Matalobos 1	**Roble a.**	-14±8	32±4	-9±1	-1±0	-53±1	56±3	39±7	36±2	45±6	-7±3	157±2
Matalobos 2	**Roble a. + Castaño**	-40±6	-40±1	-68±6	-63±4	-79±5	-60±2	-74±6	-62±1	-67±6	-61±1	-71±5
Os Outeiros	**Chopo**	104±9	129±8	178±1	15±4	137±15	54±3	-3±1	36±0	146±19	79±3	68±1
A Barquiña	**Chopo**	134±8	133±3	168±5	0±1	101±3	81±0	11±4	69±8	183±2	57±7	54±4
A Barquiña	**Pino rad**	38±6	268±13	219±5	3±0	-4±1	37±0	-20±1	47±8	122±12	20±5	21±8
A Barquiña	**Castaño**	35±5	242±3	213±0	6±0	-8±5	38±1	-19±2	-1±1	120±5	-5±3	42±1

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Tabla 1.12. Porcentajes de variación de las actividades enzimáticas en los suelos forestados, expresadas en relación al carbono total (actividades específicas), con referencia a las de sus correspondientes suelos de cultivo de partida.

Nombre muestra	Código vegetación	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
Pontevea	**Chopo**	-24±-1	10±4	15±2	7±2	19±1	46±4	-13±2	-16±3	15±1	-8±5	18±5
Rio vea	**Chopo**	-16±-1	-41±1	-44±1	-32±2	29±6	34±4	-17±4	-31±2	0±7	-28±8	-23±3
Río Vea	**Chopo+ Roble. a.**	17±2	49±2	78±5	-35±4	76±3	86±5	42±0	31±5	198±12	16±1	34±9
Río Vea	**Roble a.**	-4±-9	6±1	73±1	-16±4	34±4	101±18	17±4	24±1	45±1	-16±3	11±1
Laraño1	**Chopo**	67±9	-66±1	93±6	-41±2	48±3	161±3	35±7	8±1	61±4	-3±3	-4±1
Laraño2	**Chopo**	249±16	19±1	-24±1	-29±1	-5±5	-21±5	42±1	9±4	104±18	-22±6	-3±1
Casal	**Chopo 1**	15±2	39±3	35±2	0±3	-35±4	-27±1	-48±4	-25±4	-24±4	-8±2	-25±2
Casal	**Chopo 2**	0±-6	36±1	50±0	7±4	-15±7	-11±0	-54±5	-78±2	-29±4	0±2	-10±8
Casal	**Chopo 3**	-22±1	28±1	22±2	-52±4	-30±6	-51±2	-68±4	-52±1	-45±0	-11±3	-35±5
Tourís	**Chopo**	33±1	18±3	81±8	24±5	55±1	67±5	13±0	-5±2	23±1	4±0	32±2
Bertamiráns	**Roble a.**	43±2	-10±1	-12±6	-37±3	-25±5	-18±1	-45±2	-45±1	63±1	-51±1	-44±2
Lamego 1	**Arce**	-38±8	23±1	-31±4	-26±0	-42±5	-26±2	-41±2	-31±2	-40±3	-32±0	-29±0
Lamego 2	**Arce**	24±4	-42±0	-43±2	-18±4	-59±2	-48±1	-36±5	-29±0	-28±1	-18±0	-24±3
Baloira	**Roble a.**	32±5	12±1	110±6	-17±1	59±4	107±7	30±4	4±8	61±2	58±11	56±4
A Estrada	**Arce**	35±3	23±2	20±0	-14±0	17±1	1±8	2±5	-3±6	43±6	9±7	12±2
A Estrada	**Pino rad.**	-55±0	-16±1	-34±5	-29±2	-34±0	-52±1	-48±2	-44±6	-49±7	-42±1	-14±4
A Estrada	**Fresno**	25±0	-21±1	47±1	-19±2	51±3	-1±1	7±1	8±5	65±7	22±2	32±1
Anllada 1	**Pícea**	10±4	212±26	99±9	-1±0	21±10	53±9	10±2	-9±8	44±10	13±3	35±7
Anllada 2	**Pino rad.**	11±6	23±6	23±2	9±1	20±6	0±1	-46±2	16±2	31±7	0±0	21±2
Anllada 2	**Ciprés**	12±1	2±0	-33±1	-39±3	-19±1	-8±2	-61±3	-18±1	11±6	-20±3	-21±4
Anllada 2	**Roble a.**	18±1	-32±6	40±4	-21±5	48±4	4±3	-21±1	66±3	92±9	56±6	35±4
Sta. Cristina de Vea	**Chopo**	-2±5	5±1	49±5	-3±3	11±4	52±0	-2±7	-20±5	8±1	-25±1	0±5
Souto de Vea	**Arce**	-14±3	3±1	-1±1	-43±4	23±0	-19±2	-11±0	8±2	11±4	8±3	-11±2

Tabla 1.12. (Continuación)

Nombre muestra	Código vegetación	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
Rodiño	**Chopo 1**	-1±8	-34±2	13±6	-12±4	-14±4	-49±9	-9±1	1±3	95±3	-25±1	-44±17
Rodiño	**Chopo 2**	50±6	2±0	76±17	20±1	75±3	56±6	72±4	56±2	162±0	44±2	-17±15
Noenlle	**Pino rad.**	39±2	-7±2	-31±18	-4±2	37±2	82±2	3±6	16±6	38±3	105±15	-5±2
Loureiro	**Pino rad.**	15±1	19±5	28±1	35±2	-13±1	20±0	-54±0	-11±7	-41±9	-36±1	-14±2
Codeso	**Chopo**	15±6	20±7	204±6	-37±0	46±2	-24±1	24±0	27±2	132±8	5±9	-19±2
Ribeira	**Roble a.**	60±6	49±4	45±2	9±3	2±5	5±5	-13±3	7±2	12±2	1±2	-66±26
Matalobos 1	**Roble a.**	-21±8	22±4	-16±1	-8±0	-57±2	44±3	28±5	25±2	34±5	-14±3	138±2
Matalobos 2	**Roble a. + Castaño**	61±3	60±1	-15±4	0±2	-42±4	8±7	-31±6	3±3	-11±5	5±0	-22±5
Os Outeiros	**Chopo**	22±2	37±3	66±0	-31±1	42±8	-8±5	-42±1	-18±4	47±11	7±1	1±2
A Barquiña	**Chopo**	78±4	78±4	104±2	-23±0	53±0	38±1	-15±2	29±4	116±0	20±3	17±5
A Barquiña	**Pino rad**	0±6	166±8	131±1	-25±1	-31±1	-1±1	-42±2	6±4	60±7	-13±1	-12±8
A Barquiña	**Castaño**	12±2	184±1	160±1	-12±1	-24±6	14±0	-33±2	-18±2	82±6	-21±4	17±1

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 1.13. Porcentajes de variación de las actividades enzimáticas en los suelos forestados, expresadas por unidad de actividad deshidrogenasa (actividad enzimática /DES), con referencia a las de sus correspondientes suelos de cultivo de partida.

Nombre muestra	Código vegetación	CAS/ DES	BAA/ DES	URE/ DES	CEL/ DES	GLU/ DES	INV/ DES	DIES/ DES	MONO/ DES	ARIL/ DES
Pontevea	**Chopo**	-17±-2	20±3	26±3	17±1	30±0	60±4	-5±2	-8±2	26±2
Rio vea	**Chopo**	16±1	-19±2	-23±0	-6±3	78±5	84±6	15±3	-5±4	37±10
Río Vea	**Chopo+ Roble. a.**	1±1	28±2	53±4	-44±4	51±1	60±4	22±2	13±4	156±10
Río Vea	**Roble a.**	14±12	26±2	106±0	1±5	60±6	140±22	40±2	48±2	74±2
Laraño1	**Chopo**	72±10	-65±1	99±7	-40±2	52±3	169±3	39±7	11±1	66±4
Laraño2	**Chopo**	346±21	51±0	-3±1	-10±3	22±7	1±5	81±3	40±6	161±23
Casal	**Chopo 1**	25±3	51±3	47±2	9±3	-29±3	-21±2	-43±4	-18±4	-18±4
Casal	**Chopo 2**	0±6	36±1	50±0	7±4	-15±7	-11±0	-54±5	-78±2	-29±4
Casal	**Chopo 3**	-12±1	44±2	38±3	-46±4	-20±6	-45±2	-63±3	-45±1	-38±1
Tourís	**Chopo**	28±1	13±3	74±7	19±5	49±1	60±5	8±0	-9±2	17±1
Bertamiráns	**Roble a.**	75±8	11±3	9±12	-22±0	-7±2	1±1	-32±3	-33±2	101±1
Lamego 1	**Arce**	-8±8	82±0	2±3	9±2	-14±2	10±4	-13±1	2±4	-11±6
Lamego 2	**Arce**	50±7	-30±0	-31±1	0±4	-51±1	-37±0	-22±5	-14±1	-12±0
Baloira	**Roble a.**	-16±1	-29±1	33±2	-48±1	1±1	31±2	-18±0	-34±8	2±0
A Estrada	**Arce**	24±3	13±1	10±1	-21±1	8±1	-7±7	-7±4	-10±6	32±6
A Estrada	**Pino rad.**	-22±2	45±1	14±4	23±6	15±3	-16±3	-9±5	-3±3	-11±6
A Estrada	**Fresno**	2±0	-35±0	20±2	-34±1	24±3	-19±1	-13±0	-12±6	35±4
Anllada 1	**Pícea**	-3±4	176±23	76±8	-12±1	7±9	35±8	-3±2	-20±8	28±9
Anllada 2	**Pino rad.**	11±6	23±6	23±2	9±1	20±6	0±1	-46±2	17±2	31±7
Anllada 2	**Ciprés**	40±2	28±2	-16±0	-23±4	2±3	15±3	-51±3	3±2	39±9
Anllada 2	**Roble a.**	-24±0	-56±6	-10±4	-50±2	-5±1	-33±3	-49±2	6±0	23±4
Sta. Cristina de Vea	**Chopo**	30±9	39±1	98±8	29±5	48±8	103±1	30±11	6±5	43±3
Souto de Vea	**Arce**	-21±2	-5±1	-8±2	-47±3	14±1	-25±1	-17±0	0±2	3±4
Rodiño	**Chopo 1**	33±11	-11±1	51±9	18±4	15±3	-32±9	22±3	35±6	162±7
Rodiño	**Chopo 2**	4±4	-29±2	22±11	-16±2	21±4	8±7	19±5	9±0	82±2
Noenlle	**Pino rad.**	-32±2	-55±3	-67±19	-53±0	-33±1	-11±3	-50±1	-43±1	-33±0
Loureiro	**Pino rad.**	80±5	87±8	100±1	111±5	36±6	87±2	-29±2	40±12	-8±8
Codeso	**Chopo**	10±6	14±7	190±6	-40±0	39±2	-28±1	18±0	21±2	121±8
Ribeira	**Roble a.**	59±6	48±4	44±2	9±3	1±5	5±5	-13±3	7±2	11±2
Matalobos 1	**Roble a.**	-8±8	42±3	-2±2	7±0	-50±1	68±3	49±8	46±1	56±7
Matalobos 2	**Roble a. + Castaño**	52±2	52±1	-20±4	-5±2	-45±4	3±6	-34±6	-3±3	-15±5
Os Outeiros	**Chopo**	14±1	28±3	55±0	-36±1	32±7	-14±5	-46±2	-24±4	37±10
A Barquiña	**Chopo**	49±2	49±4	71±0	-36±1	28±1	16±1	-29±1	8±3	81±1
A Barquiña	**Pino rad**	15±6	208±10	167±3	-14±1	-20±0	15±0	-33±2	23±6	85±9
A Barquiña	**Castaño**	42±5	261±4	230±1	12±0	-3±5	45±1	-14±2	5±1	132±5

Código vegetación: Roble a.= roble americano; Pino rad.= pino radiata.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Unidades: µmoles del producto correspondiente a cada enzima liberado/formado por µmoles de INTF formado.

Tabla 1.14. Correlaciones de Pearson entre las propiedades generales y las actividades enzimáticas de los suelos forestados investigados en el estudio general; valores expresados en relación al volumen de suelo **La correlación es significativa para $p \leq 0,01$. *La correlación es significante para $p \leq 0,05$.

	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT	pH H_2O	pH KCl	Densidad	Ct	Nt	Fe_2O_3	Al_2O_3	P inorg	Arena	Limo	Arcilla
CAS	1,00																					
BAA	0,26	1,00																				
URE	0,57**	0,64**	1,00																			
CEL	0,74**	0,43**	0,69**	1,00																		
GLU	0,74**	0,32	0,69**	0,68**	1,00																	
INV	0,64**	0,416*	0,55**	0,64**	0,60**	1,00																
DIES	0,61**	0,14	0,58**	0,67**	0,77**	0,67**	1,00															
MONO	0,72**	0,20	0,63**	0,69**	0,79**	0,76**	0,92**	1,00														
ARIL	0,51**	0,19	0,70**	0,53**	0,72**	0,54**	0,66**	0,75**	1,00													
DES	0,78**	0,21	0,65**	0,701**	0,93**	0,62**	0,82**	0,87**	0,77**	1,00												
CAT	0,77**	0,44**	0,79**	0,85**	0,81**	0,75**	0,86**	0,89**	0,74**	0,83**	1,00											
pH H_2O	0,07	-0,23	-0,15	-0,11	0,21	0,04	0,00	-0,01	0,02	0,18	-0,19	1,00										
pH KCl	0,00	-0,08	-0,05	-0,08	0,31	-0,06	0,08	-0,03	0,01	0,17	-0,10	0,81**	1,00									
Densidad	0,61**	0,36*	0,28	0,50**	0,60**	0,33	0,33	0,34*	0,12	0,54**	0,41*	0,40*	0,40*	1,00								
Ct	0,60**	0,42*	0,56**	0,66**	0,63**	0,62**	0,62**	0,61**	0,48**	0,58**	0,76**	-0,22	-0,15	0,48**	1,00							
Nt	0,53**	0,46**	0,56**	0,60**	0,60**	0,53**	0,60**	0,57**	0,49**	0,54**	0,70**	-0,21	-0,05	0,40*	0,91**	1,00						
Fe_2O_3	-0,39*	-0,12	-0,09	-0,25	-0,14	-0,31	-0,04	-0,15	0,04	-0,22	-0,16	-0,14	0,13	-0,35*	-0,02	0,24	1,00					
Al_2O_3	-0,31	0,13	-0,12	-0,20	-0,42*	-0,14	-0,31	-0,35*	-0,27	-0,48**	-0,24	-0,23	0,39*	-0,32	0,13	0,23	0,42*	1,00				
P inorg	0,07	-0,25	-0,26	-0,06	0,22	-0,09	0,02	-0,03	-0,15	0,07	-0,09	0,29	0,42*	0,42*	0,08	-0,02	-0,04	-0,27	1,00			
Arena	0,28	0,10	0,11	0,17	0,26	-0,02	0,14	0,04	-0,11	0,23	0,16	0,08	0,10	0,53**	0,12	-0,06	-0,61**	-0,52**	0,25	1,00		
limo	-0,30	-0,11	-0,11	-0,18	-0,28	-0,02	-0,14	-0,03	0,12	-0,25	-0,16	-0,18	-0,17	-0,57**	-0,12	0,04	0,59**	0,50**	-0,23	-0,99**	1,00	
Arcilla	-0,21	-0,05	-0,11	-0,14	-0,17	0,11	-0,14	-0,05	0,09	-0,15	-0,16	0,17	0,10	-0,33	-0,10	0,09	0,58**	0,48**	-0,27	-0,91**	0,82**	1,00

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa; Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total; P inorg= fósforo inorgánico extraíble.

Tabla 1.15. Correlaciones de Pearson entre las propiedades generales y las actividades enzimáticas de los suelos de cultivo investigados en el estudio general; valores expresados en relación al volumen de suelo. **La correlación es significativa para $p \leq 0{,}01$. *La correlación es significativa para $p \leq 0{,}05$.

	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT	pH H_2O	pH KCl	Densidad	Ct	Nt	Fe_2O_3	Al_2O_3	P inorg	Arena	Limo	Arcilla
CAS	1,00																					
BAA	-0,14	1,00																				
URE	0,31	0,56**	1,00																			
CEL	0,46*	0,12	0,23	1,00																		
GLU	0,34	0,31	0,41*	0,56**	1,00																	
INV	0,50*	0,24	0,57**	0,06	0,18	1,00																
DIES	0,44*	0,22	0,63**	0,32	0,61**	0,46*	1,00															
MONO	0,32	0,21	0,46*	0,24	0,52**	0,35	0,57**	1,00														
ARIL	0,23	0,20	0,68**	-0,08	0,21	0,51**	0,55**	0,38	1,00													
DES	0,01	0,20	0,41*	0,34	0,57**	-0,19	0,29	0,46*	0,18	1,00												
CAT	0,22	0,24	0,53**	0,23	0,22	0,51**	0,41*	0,45*	0,44*	0,31	1,00											
pH H_2O	-0,22	-0,23	-0,35	-0,38	-0,37	-0,14	-0,42*	-0,48*	-0,11	0,06	-0,17	1,00										
pH KCl	-0,16	-0,11	-0,28	-0,19	-0,24	-0,19	-0,24	-0,46*	-0,01	0,05	-0,22	0,87**	1,00									
Densidad	-0,01	0,14	-0,23	-0,10	0,04	-0,22	-0,33	0,07	-0,22	0,25	-0,10	0,36	0,31	1,00								
Ct	0,44*	0,21	0,53**	0,11	0,24	0,68**	0,56**	0,17	0,37	0,00	0,31	-0,04	0,09	-0,56*	1,00							
Nt	0,15	0,48*	0,62**	0,07	0,17	0,55**	0,48*	0,21	0,43*	0,12	0,35	-0,13	-0,01	-0,59*	0,79**	1,00						
Fe_2O_3	-0,31	0,31	0,12	0,09	0,11	-0,09	0,30	-0,01	0,15	-0,11	0,01	-0,39	-0,15	-0,54**	0,12	0,16	1,00					
Al_2O_3	-0,02	0,03	0,23	-0,25	-0,22	0,41*	0,28	-0,10	0,46*	-0,21	0,20	0,29	0,42*	-0,47*	0,57**	0,49*	0,28	1,00				
P inorg	0,01	-0,14	-0,29	0,03	0,16	-0,14	0,07	-0,28	-0,35	-0,03	-0,12	0,24	0,36	0,26	0,20	0,02	-0,12	-0,11	1,00			
Arena	0,14	-0,32	-0,41(*	0,11	0,06	-0,50*	-0,27	-0,22	-0,43*	0,00	-0,48*	0,01	-0,09	0,27	-0,56**	-0,57**	-0,46*	-0,68**	0,11	1,00		
limo	-0,12	0,29	0,41*	-0,08	-0,07	0,49*	0,32	0,22	0,41*	-0,04	0,47*	-0,07	0,06	-0,33	0,57**	0,57**	0,49*	0,69**	-0,08	-0,99**	1,00	
Arcilla	-0,20	0,39	0,39	-0,17	-0,07	0,48*	0,14	0,17	0,44*	0,07	0,48*	0,12	0,13	-0,12	0,44*	0,53**	0,37	0,58**	-0,19	-0,95**	0,89**	1,00

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa; Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total; P inorg= fósforo inorgánico extraíble.

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

2. ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DE LA FORESTACIÓN EN EL PERFIL DEL SUELO

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

Tabla 2.1. Valores de las propiedades generales de todas las capas analizadas en el perfil del suelo de cultivo y del forestado de la parcela de Laraño. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo perfil ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

	Suelo de cultivo								Suelo forestado							
Profundidad (cm)	**Ct (%)**	**Ct (Volumen)**	**Nt (%)**	**Nt (Volumen)**	**pH H_2O**	**pH KCl**	**Densidad (g cm^{-3})**	**C/N**	**Ct (%)**	**Ct (Volumen)**	**Nt (%)**	**Nt (Volumen)**	**pH H_2O**	**pH KCl**	**Densidad (g cm^{-3})**	**CN**
0-10	A2,50±0,11a	A2,58±0,11a	A0,19±0,00a	A0,20±0,00a	A5,55±0,03a	A4,19±0,01a	A1,03±0,02a	13	A2,48±0,01a	A2,38±0,01a	A0,18±0,00a	A0,17±0,00a	A5,78±0,04b	A4,53±0,04b	A0,96±0,05b	14
10-20	A2,46±0,06a	A2,53±0,06a	A0,19±0,00a	A0,19±0,00a	A5,62±0,03a	A4,32±0,01a	A1,03±0,04a	13	B1,86±0,06b	B2,05±0,07b	B0,15±0,00b	A0,16±0,00b	B5,42±0,02b	B4,10±0,01b	BC1,10±0,04a	13
20-30	A2,31±0,08a	A2,49±0,09a	B0,16±0,00a	B0,17±0,00a	A5,59±0,02a	A4,26±0,08a	AB1,08±0,03a	15	BC1,53±0,06b	B1,65±0,06bb	B0,13±0,00b	B0,14±0,00b	B5,32±0,03b	B4,04±0,00a	B1,09±0,02a	12
30-40	B1,92±0,01a	B2,15±0,12a	C0,12±0,00a	C0,14±0,00a	A5,37±0,02a	B4,22±0,06a	B1,12±0,03a	16	C1,25±0,14b	C1,36±0,15	C0,10±0,00b	C0,11±0,00b	C5,42±0,01a	B4,12±0,01a	B1,08±0,05a	13
40-50	B1,91±0,10a	B2,18±0,11a	C0,14±0,00a	C0,15±0,00a	A5,48±0,01a	B4,19±0,03a	B1,14±0,03a	14	C1,12±0,06b	C1,27±0,07b	C0,11±0,00b	B0,13±0,00b	B5,35±0,01b	C4,28±0,03a	C1,13±0,03a	10
50-60	B1,96±0,12a	A2,47±0,15a	C0,14±0,00a	B0,17±0,00a	A5,54±0,01a	B4,35±0,01a	C1,26±0,04a	14	C1,40±0,06b	B1,67±0,07b	C0,11±0,00b	B0,13±0,00b	B5,31±0,01b	C4,22±0,04b	CD1,19±0,04a	13
60-70	B1,84±0,35a	A2,32±0,44a	C0,13±0,00a	B0,16±0,00a	A5,62±0,09a	C4,40±0,02a	C1,26±0,03a	15	BC1,59±0,15a	B1,83±0,17b	C0,10±0,00b	B0,12±0,00b	B5,39±0,01b	C4,28±0,04b	C1,15±0,03b	15
70-80	C1,44±0,03a	C1,77±0,04a	C0,12±0,00a	C0,15±0,00a	B5,83±0,00a	C4,43±0,00a	C1,23±0,01a	12	BC1,50±0,03a	B1,71±0,03a	C0,09±0,00b	C0,11±0,00b	C5,47±0,00b	C4,24±0,01b	C1,14±0,05b	16
80-90	B1,41±0,24a	C1,73±0,30a	E0,10±0,00a	C0,13±0,00a	B5,88±0,01a	C4,50±0,04a	C1,23±0,05a	14	C1,36±0,01a	B1,71±0,01a	C0,08±0,00b	C0,11±0,00a	C5,51±0,06b	C4,27±0,01b	D1,26±0,06a	16

Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total.

Tabla 2.2. Porcentajes de las distintas fracciones granulométricas y texturas, en el perfil del suelo de cultivo y del forestado de la parcela de Laraño.

	Suelo de cultivo				Suelo forestado			
Profundidad (cm)	**Arena (%)**	**Limo (%)**	**Arcilla (%)**	**Textura**	**Arena (%)**	**Limo (%)**	**Arcilla (%)**	**Textura**
0-10	67	23	10	Franco-arenosa	67	23	10	Franco-arenosa
10-20	68	22	10	Franco-arenosa	70	21	9	Franco-arenosa
20-30	68	22	10	Franco-arenosa	69	21	10	Franco-arenosa
30-40	64	24	12	Franco-arenosa	70	20	10	Franco-arenosa
40-50	60	26	14	Franco-arenosa	63	24	13	Franco-arenosa
50-60	54	30	16	Franco-arenosa	56	28	16	Franco-arenosa
60-70	63	25	12	Franco-arenosa	59	26	15	Franco-arenosa
70-80	57	28	15	Franco-arenosa	61	25	14	Franco-arenosa
80-90	59	27	14	Franco-arenosa	63	26	11	Franco-arenosa

Tabla 2.3. Actividades enzimáticas expresadas en relación al peso de suelo de todas las capas analizadas el perfil del suelo de cultivo y del forestado de la parcela de Laraño. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo perfil ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

	Profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
Suelo de cultivo	0-10	A0,58±0,02a	A13,94±0,68a	A9,29±0,52a	A0,18±0,01a	A0,51±0,02a	A2,90±0,14a	A0,27±0,04a	A3,05±0,16a	A0,17±0,01a	A0,16±0,01a	A0,82±0,04a
	10-20	B0,75±0,07a	B16,18±0,22a	B8,49±0,31a	B0,13±0,01a	B0,42±0,03a	B2,21±0,18a	A0,32±0,02a	B2,54±0,11a	B0,21±0,01a	B0,18±0,01a	A0,67±0,07a
	20-30	C0,44±0,02a	A13,46±0,32a	C5,95±0,23a	C0,06±0,00a	C0,19±0,02a	C1,07±0,10a	A0,25±0,01a	B2,37±0,06a	C0,11±0,00a	C0,10±0,00a	A0,67±0,07a
	30-40	D0,26±0,07a	C8,71±0,12a	D2,62±0,07a	D0,04±0,00a	D0,05±0,00a	C0,23±0,03a	B0,13±0,01a	C1,49±0,02a	D0,05±0,00a	D0,05±0,00a	B0,34±0,03a
	40-50	D0,26±0,01a	D6,79±0,09a	E1,42±0,09a	E0,02±0,00a	D0,02±0,00a	C0,18±0,01a	B0,12±0,01a	D0,71±0,01a	D0,05±0,01a	D0,05±0,00a	B0,31±0,22a
	50-60	D0,21±0,01a	E4,95±0,24a	E1,09±0,08a	E0,02±0,00a	D0,02±0,00a	C0,00±0,00a	C0,06±0,00a	E0,63±0,03a	D0,06±0,01a	D0,04±0,00a	B0,27±0,12a
	60-70	D0,20±0,03a	E4,60±0,00a	E1,15±0,05a	E0,01±0,00a	D0,01±0,01a	C0,06±0,02a	C0,06±0,01a	E0,59±0,02a	D0,04±0,00a	D0,04±0,00a	C0,15±0,05a
	70-80	E0,08±0,00a	F3,31±0,14a	E0,72±0,03a	E0,01±0,00a	D0,01±0,00a	C0,13±0,01a	C0,07±0,00a	E0,72±0,04a	D0,05±0,00a	D0,03±0,00a	C0,13±0,07a
	80-90	E0,00±0,00a	G2,17±0,13a	E0,36±0,02a	E0,02±0,00a	D0,00±0,00a	C0,13±0,00a	C0,05±0,00a	E0,57±0,01a	D0,03±0,00a	D0,02±0,00a	C0,10±0,14a
Suelo forestado	0-10	A0,86±0,08b	A13,55±0,49a	A6,78±0,48b	A0,09±0,00b	A0,68±0,05a	A3,75±0,10b	A0,34±0,01a	A2,25±0,16b	A0,15±0,01a	A0,15±0,01a	A0,87±0,08a
	10-20	B0,31±0,01b	B12,19±0,50b	B4,24±0,28b	B0,04±0,00b	A0,21±0,01b	B1,00±0,09b	B0,18±0,01b	A2,03±0,09b	B0,09±0,00b	B0,07±0,00b	B0,49±0,03a
	20-30	B0,35±0,02b	C10,83±0,39b	C3,07±0,12b	C0,01±0,00b	A0,13±0,01b	C0,46±0,04b	B0,17±0,00b	B1,79±0,08b	B0,07±0,00b	C0,06±0,00b	B0,43±0,02b
	30-40	C0,16±0,00b	D7,47±0,36b	D1,66±0,03b	C0,02±0,00b	B0,09±0,01b	C0,40±0,00b	C0,12±0,00a	C1,10±0,09b	B0,07±0,00b	C0,05±0,00a	B0,32±0,03a
	40-50	B0,32±0,02b	E6,19±0,21a	D1,66±0,06b	D0,01±0,00a	B0,05±0,00b	C0,28±0,03b	C0,09±0,01b	D0,85±0,02b	B0,07±0,01b	C0,05±0,00a	B0,21±0,06b
	50-60	B0,20±0,02a	D7,14±0,24b	D1,07±0,10a	D0,01±0,00a	B0,05±0,00b	C0,22±0,02b	C0,09±0,00a	D0,79±0,05b	C0,05±0,01a	C0,04±0,00a	B0,37±0,02b
	60-70	B0,26±0,02a	E5,41±0,07b	D0,70±0,00b	D0,00±0,00a	B0,04±0,00b	D0,10±0,00b	C0,06±0,00a	D0,63±0,05a	C0,04±0,00a	C0,04±0,00a	B0,34±0,20a
	70-80	C0,02±0,01b	F3,14±0,23a	E0,37±0,03b	D0,00±0,00a	B0,03±0,00b	D0,10±0,01a	C0,05±0,00b	E0,49±0,05b	C0,05±0,00a	D0,03±0,00a	C0,14±0,07a
	80-90	C0,02±0,01a	F2,74±0,07b	E0,25±0,03b	D0,00±0,00b	B0,01±0,00a	C0,17±0,02a	C0,05±0,01a	E0,35±0,02b	C0,05±0,00a	D0,03±0,00a	C0,06±0,00a

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}

Tabla 2.4. Actividades enzimáticas expresadas en relación al volumen de suelo de todas las capas analizadas del perfil del suelo de cultivo y del forestado de la parcela de Laraño. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo perfil ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

	Profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
Suelo de cultivo	0-10	A0,59±0,02a	A14,36±0,70a	A9,57±0,54a	A0,18±0,01a	A0,52±0,02a	A2,99±0,15a	A0,28±0,04a	A3,14±0,17a	A0,17±0,01a	A0,17±0,01a	A0,85±0,04a
	10-20	B0,77±0,07a	A16,67±0,23a	A8,75±0,32a	A0,14±0,01a	A0,43±0,03a	A2,28±0,19a	B0,33±0,02a	A2,61±0,11a	A0,22±0,01a	A0,19±0,01a	B0,69±0,07a
	20-30	A0,48±0,02a	A14,54±0,35a	A6,42±0,25a	B0,07±0,00a	B0,21±0,02a	B1,15±0,11a	B0,27±0,01a	A2,56±0,06a	A0,12±0,00a	AB0,11±0,00a	B0,72±0,07a
	30-40	C0,29±0,08a	B9,75±0,14a	B2,94±0,08a	B0,05±0,00a	C0,05±0,00a	C0,26±0,03a	C0,15±0,02a	B1,67±0,03a	B0,06±0,00a	B0,06±0,00a	C0,38±0,03a
	40-50	C0,29±0,01a	BC7,74±0,11a	C1,62±0,10a	C0,02±0,01a	C0,03±0,00a	C0,20±0,01a	C0,13±0,01a	C0,81±0,01a	B0,05±0,01a	B0,06±0,00a	C0,36±0,25a
	50-60	C0,27±0,01a	C6,24±0,30a	C1,37±0,10a	C0,02±0,00a	C0,02±0,00a	D0,00±0,00a	D0,07±0,00a	C0,80±0,04a	B0,08±0,01a	B0,05±0,00a	C0,34±0,15a
	60-70	C0,25±0,03a	C5,65±0,00a	C1,41±0,06a	C0,01±0,00a	C0,01±0,01a	C0,08±0,03a	D0,07±0,01a	C0,75±0,02a	B0,05±0,00a	B0,05±0,00a	D0,19±0,06a
	70-80	D0,10±0,00a	C4,07±0,17a	D0,88±0,04a	C0,01±0,01a	C0,01±0,00a	C0,16±0,02a	D0,09±0,00a	C0,90±0,06a	B0,06±0,01a	BC0,04±0,00a	D0,16±0,09a
	80-90	E0,00±0,00a	C2,67±0,15a	D0,44±0,03a	C0,02±0,00a	C0,01±0,01a	C0,16±0,00a	D0,06±0,00a	C0,71±0,01a	C0,03±0,00a	C0,03±0,00a	D0,12±0,17a
Suelo forestado	0-10	A0,82±0,08b	A13,01±0,48a	A6,50±0,46b	A0,08±0,00b	A0,65±0,05b	A3,60±0,09b	A0,32±0,01a	A2,16±0,15b	A0,14±0,01b	A0,15±0,01a	A0,83±0,07a
	10-20	B0,34±0,01b	A13,41±0,55b	B4,67±0,31b	B0,04±0,00b	B0,23±0,01b	B1,10±0,10b	B0,20±0,01b	A2,23±0,09b	AB0,10±0,00b	B0,08±0,01b	B0,54±0,03b
	20-30	B0,38±0,02b	A11,70±0,42b	B3,31±0,13b	C0,01±0,00b	C0,14±0,01b	C0,49±0,05b	B0,18±0,00b	A1,93±0,08b	B0,08±0,00b	B0,06±0,00b	B0,46±0,02b
	30-40	C0,17±0,00b	B8,14±0,39b	C1,81±0,03b	C0,02±0,00b	C0,10±0,01b	C0,43±0,00b	C0,13±0,00a	B1,20±0,09b	B0,07±0,00b	B0,06±0,00a	C0,34±0,03a
	40-50	B0,36±0,02b	B6,99±0,23b	C1,87±0,07b	C0,01±0,00a	D0,06±0,00b	CD0,31±0,04b	C0,10±0,01b	B0,96±0,03b	B0,08±0,01b	B0,06±0,00a	D0,23±0,06b
	50-60	BC0,24±0,02b	B8,49±0,28b	C1,27±0,12a	C0,01±0,00b	D0,06±0,00b	D0,26±0,02b	C0,11±0,00b	B0,95±0,06b	B0,06±0,01b	C0,05±0,00a	B0,44±0,02a
	60-70	B0,30±0,02a	B6,22±0,09b	D0,80±0,00b	C0,00±0,00b	DE0,04±0,00b	E0,11±0,00b	D0,06±0,00a	C0,72±0,05a	B0,05±0,00a	C0,05±0,00a	C0,39±0,23b
	70-80	D0,02±0,02b	C3,58±0,26b	E0,42±0,03b	C0,00±0,00b	E0,03±0,00b	E0,12±0,01b	D0,06±0,00b	C0,56±0,05b	B0,05±0,00b	C0,04±0,00a	D0,16±0,08a
	80-90	D0,02±0,01b	C3,46±0,09b	E0,32±0,03b	C0,00±0,00b	E0,02±0,01b	E0,21±0,03b	D0,07±0,01b	C0,44±0,02b	B0,06±0,00b	C0,04±0,00b	E0,07±0,00b

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina cm^{-3} h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 cm^{-3} h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa cm^{-3} h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol cm^{-3} h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF cm^{-3} h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos cm^{-3} h^{-1}.

Tabla 2.5. Actividades enzimáticas expresadas en relación al carbono total (actividades específicas) de todas las capas analizadas en el perfil del suelo de cultivo y del forestado de la parcela de Laraño. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo perfil ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

	Profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
Suelo de cultivo	0-10	A23,00±0,83a	A558±27a	A372±21a	A7,07±0,35a	A20,27±0,90a	A116,01±5,75a	A10,94±1,44a	A122,04±6,41a	A6,79±0,43a	A6,57±0,49a	A32,98±1,66a
	10-20	B30,34±2,79a	B658±9a	A345±13a	A5,46±0,29a	A16,95±1,03a	B90,00±7,38a	A12,86±0,84a	B103,08±4,42a	A8,50±0,52a	A7,42±0,43a	A27,43±2,95a
	20-30	A19,19±0,83a	A583±14a	B257±10a	B2,63±0,11a	B8,42±0,81a	C46,23±4,29a	A10,96±0,29a	B102,60±2,47a	A4,68±0,02a	A4,38±0,12a	A28,86±2,90a
	30-40	C13,50±3,70a	C454±6a	C137±4a	B2,13±0,16a	C2,35±0,06a	D12,03±1,55a	B6,76±0,71a	C77,59±1,23a	B2,84±0,10a	B2,84±0,19a	B17,67±1,35a
	40-50	C13,39±0,68a	D356±5a	D74±5a	C1,06±0,25a	D1,27±0,15a	D9,27±0,67a	B6,10±0,59a	D37,03±0,66a	B2,52±0,29a	B2,60±0,12a	B16,46±11,33a
	50-60	C10,75±0,59a	E253±12a	D55±4a	C0,86±0,00a	DE0,92±0,02a	E0,00±0,00a	C2,86±0,02a	D32,39±1,74a	B3,14±0,29a	B2,02±0,04a	B13,78±6,02a
	60-70	C10,98±1,36a	E250±0a	D62±3a	D0,58±0,03a	F0,45±0,36a	F3,42±1,15a	C3,05±0,37a	D32,21±0,90a	B2,33±0,18a	B2,33±0,13a	C8,17±2,79a
	70-80	D5,42±0,22a	E230±10a	D50±2a	C0,82±0,31a	E0,70±0,03a	D8,96±0,88a	C4,74±0,13a	D49,72±3,09a	B3,37±0,32a	BC1,97±0,18a	C8,90±4,74a
	80-90	E0,00±0,00a	F154±9a	E25±1a	C1,11±0,13a	F0,35±0,31a	D9,36±0,00a	C3,58±0,23a	D40,70±0,86a	C1,80±0,01a	C1,77±0,09a	C7,13±9,60a
Suelo forestado	0-10	A34,54±3,35b	A546±20a	A273±19b	A3,54±0,20b	A27,45±2,16b	A151,05±3,86b	A13,52±0,46a	A90,64±6,36b	A5,98±0,44b	A6,20±0,23a	A34,90±3,03a
	10-20	BC16,69±0,46b	B655±27a	B228±15b	B2,00±0,21b	B11,11±0,67b	B53,87±5,07b	A9,87±0,66b	B109,22±4,59a	A4,81±0,15b	B3,96±0,25b	B26,18±1,53a
	20-30	B22,84±1,22a	C708±26b	B200±8b	C1,00±0,03b	BC8,50±0,43a	C29,80±2,77b	A10,83±0,12a	B116,91±5,08b	AB4,85±0,03a	B3,61±0,22b	AB28,01±1,42a
	30-40	C12,49±0,15a	C597±29b	C133±2a	B1,80±0,08b	C7,12±0,47b	C31,68±0,00b	A9,73±0,34b	AC88,12±6,89a	A5,46±0,35b	B4,16±0,03b	B25,27±2,41b
	40-50	B28,49±1,86b	A553±19b	C148±5b	C0,86±0,04b	D4,40±0,36b	C24,64±3,03b	A8,20±0,79b	C75,78±2,11b	A6,59±1,00b	B4,42±0,08b	C18,56±5,11a
	50-60	C14,16±1,18b	A510±17b	D76±7b	D0,51±0,19b	DE3,53±0,23b	D15,43±1,21b	B6,47±0,14b	D56,73±3,41b	B3,78±0,36a	C2,77±0,25b	B26,32±1,50b
	60-70	C16,25±1,24b	D340±5b	E44±0b	E0,00±0,00b	E2,21±0,05b	E6,04±0,22b	C3,54±0,05b	E39,63±2,92b	C2,58±0,19a	C2,74±0,25a	BC21,55±12,75b
	70-80	D1,23±0,95b	E210±15a	F25±2b	E0,00±0,00b	E1,82±0,09b	E6,80±0,57b	C3,24±0,26b	E32,86±3,12b	BC3,08±0,22a	C2,16±0,15a	D9,28±4,81a
	80-90	D1,11±0,79b	E202±5b	F19±2b	E0,00±0,00b	F1,09±0,35b	D12,13±1,56b	C3,81±0,66a	E25,86±1,10b	B3,49±0,18b	C2,13±0,25b	E4,15±0,25b

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} C h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} C h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} C h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} C h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} C h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} C h^{-1}.

Tabla 2.6. Porcentajes de variación de las propiedades generales en el suelo forestado de Laraño con referencia a las de su suelo de cultivo de origen. Las variaciones del carbono y del nitrógeno total están calculadas tanto para los valores expresados en relación al peso como en relación al volumen de suelo.

Profundidad (cm)	Ct (peso)	Ct (volumen)	Nt (peso)	Nt (volumen)	pH H_2O	pH KCl	Densidad	C/N	Arena	Limo	Arcilla
0-10	-1±4	-8±4	-7±0	-13±0	4±0	8±1	-7±3	7	0	1	-1
10-20	-24±0	-19±0	-22±0	-17±0	-4±0	-5±0	7±0	-3	3	-5	-8
20-30	-34±1	-34±1	-20±2	-20±2	-5±0	-5±2	0±0	-17	2	-3	-8
30-40	-35±2	-37±1	-20±3	-22±3	1±0	-2±1	-3±2	-18	9	-18	-14
40-50	-41±2	-42±2	-18±3	-18±3	-2±0	2±0	-1±0	-29	5	-7	-8
50-60	-29±3	-33±3	-21±0	-25±0	-4±0	-3±0	-6±0	-10	3	-7	5
60-70	-14±11	-21±12	-16±0	-24±0	-4±2	-3±0	-9±0	3	-6	6	19
70-80	4±0	-3±0	-21±3	-26±3	-6±0	-4±0	-7±3	31	7	-13	-3
80-90	-4±16	-1±16	-20±0	-18±0	-6±1	-5±1	2±1	20	7	-1	-26

Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total.

Tabla 2.7. Porcentajes de variación de las actividades enzimáticas en el suelo forestado de Laraño, expresadas por unidad peso de suelo, con referencia a las de su suelo de cultivo de origen.

Profundidad (cm)	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
0-10	49±11	-3±1	-27±0	-50±2	34±6	29±2	23±9	-26±0	-13±0	-6±4	5±4
10-20	-58±8	-25±2	-50±0	-72±2	-50±3	-55±4	-42±3	-20±1	-57±5	-60±3	-28±7
20-30	-21±0	-20±1	-48±2	-79±3	-33±6	-57±5	-35±2	-25±1	-31±0	-45±1	-36±7
30-40	-40±27	-14±3	-37±2	-54±5	97±11	71±13	-6±7	-26±4	25±4	-5±6	-7±1
40-50	25±3	-9±2	17±2	-52±22	104±5	56±12	-21±2	20±2	89±15	0±3	-34±51
50-60	-6±2	44±0	-2±2	-65±13	175±16	123±10	62±3	25±2	-14±1	-2±7	36±36
60-70	28±3	18±2	-39±4	-100±6	322±70	52±28	0±11	6±5	-4±1	2±4	128±10
70-80	76±14	-5±3	-49±0	-100±37	172±9	-21±3	-29±3	-31±0	-5±3	15±1	9±3
80-90	23±4	26±3	-29±2	-100±11	202±8	25±16	3±11	-39±1	87±9	16±9	-44±131

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Tabla 2.8. Porcentajes de variación de las actividades enzimáticas en el suelo forestado de Laraño, expresadas en relación al volumen de suelo, con referencia a las de su suelo de cultivo de origen.

Profundidad (cm)	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
0-10	39±10	-9±2	-32±1	-54±2	25±5	20±2	14±9	-31±0	-19±0	-13±4	-2±3
10-20	-56±8	-20±2	-47±0	-70±2	-47±3	-52±4	-38±2	-14±1	-54±5	-57±3	-23±6
20-30	-21±0	-20±1	-48±2	-79±3	-33±6	-57±5	-35±2	-25±1	-31±0	-45±1	-36±7
30-40	-41±27	-17±3	-39±2	-55±5	92±10	67±13	-9±7	-28±4	22±4	-7±6	-9±1
40-50	24±3	-10±2	16±2	-53±22	102±5	55±12	-22±2	19±2	52±12	-1±3	-34±51
50-60	-11±2	36±0	-7±2	-67±12	160±15	130±10	53±3	18±2	-19±1	-7±6	29±6
60-70	17±4	10±2	-43±4	-100±6	285±71	39±29	-8±11	-3±4	-13±1	-7±3	108±29
70-80	79±13	-12±2	-52±1	-100±37	146±8	-28±4	-36±2	-38±0	-14±3	4±2	-2±2
80-90	20±3	29±2	-27±2	-100±11	209±10	28±16	5±12	-37±1	91±9	19±9	-43±13

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Tabla 2.9. Porcentajes de variación de las actividades enzimáticas en el suelo forestado de Laraño, expresadas en relación al carbono total (actividades específicas), con referencia a las de su suelo de cultivo de origen.

Profundidad (cm)	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
0-10	50±11	-2±1	-26±0	-50±2	35±6	30±2	24±9	-26±0	-12±0	-6±4	6±4
10-20	-45±8	0±3	-34±1	-63±1	-34±2	-40±3	-23±1	6±0	-43±4	-47±2	-5±5
20-30	19±2	22±2	-22±1	-68±3	1±4	-36±3	-1±2	14±3	4±0	-18±2	-3±5
30-40	-8±26	32±5	-3±1	-30±4	203±18	163±13	44±5	14±7	92±9	47±6	43±6
40-50	113±9	55±4	99±1	-19±20	248±17	166±26	34±3	105±4	161±28	70±2	13±38
50-60	32±6	102±2	38±6	-51±18	285±23	167±13	126±4	75±5	20±2	37±10	91±33
60-70	48±1	36±2	-30±4	-100±6	388±69	76±27	16±11	23±6	11±1	18±5	164±12
70-80	-77±14	-9±3	-51±1	-100±37	161±9	-24±4	-32±3	-34±0	-9±3	10±1	4±1
80-90	10±7	31±2	-26±2	-100±11	213±11	30±17	7±12	-36±1	94±9	20±9	-42±13

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Tabla 2.10. Propiedades generales de todas las capas analizadas en el perfil del suelo de cultivo y del forestado de la parcela de Pontevea. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo perfil ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

	Suelo de cultivo								Suelo forestado							
Profundidad (cm)	**Ct (%)**	**Ct (Volumen)**	**Nt (%)**	**Nt (Volumen)**	**pH H_2O**	**pH KCl**	**Densidad (g cm^{-3})**	**C/N**	**Ct (%)**	**Ct (Volumen)**	**Nt (%)**	**Nt (Volumen)**	**pH H_2O**	**pH KCl**	**Densidad (g cm^{-3})**	**CN**
0-10	A1,85±0,11a	A1,92±0,11a	A0,18±0,01a	A0,19±0,01a	A5,45±0,03a	A4,21±0,01a	A1,04±0,02a	10	A3,72±0,24b	A3,53±0,23b	A0,27±0,00b	A0,26±0,00b	A5,53±0,06a	A4,44±0,05a	A0,95±0,07b	14
10-20	A1,94±0,08a	B2,21±0,09a	A0,17±0,00a	A0,20±0,00a	A5,59±0,02a	A4,25±0,01a	BC1,14±0,04a	11	B1,94±0,15a	B2,06±0,16a	B0,15±0,00b	B0,16±0,00b	B5,15±0,00b	B3,98±0,01b	B1,06±0,04b	13
20-30	B1,75±0,03a	A1,93±0,03a	A0,16±0,00a	A0,18±0,00a	AB5,62±0,04a	A4,35±0,01a	B1,10±0,02a	11	B1,92±0,23b	B2,09±0,25a	B0,14±0,00b	B0,15±0,00b	C5,31±0,05b	B4,04±0,01b	BC1,09±0,04a	14
30-40	A1,84±0,01a	AB2,06±0,01a	A0,17±0,00a	A0,19±0,00a	A5,54±0,05a	A4,32±0,01a	B1,12±0,02a	11	B1,75±0,26b	B2,01±0,30a	B0,13±0,00b	B0,15±0,00b	C5,28±0,03b	B4,13±0,01b	C1,15±0,03a	13
40-50	C1,01±0,06a	C1,19±0,07a	B0,10±0,00a	B0,12±0,00a	A5,51±0,05a	B4,67±0,01a	C1,18±0,03a	10	C0,85±0,03b	C1,03±0,04b	C0,07±0,00b	C0,04±0,00b	A5,43±0,04b	A4,44±0,06b	C1,21±0,06a	27
50-60	D0,47±0,03a	D0,58±0,04a	C0,05±0,00a	C0,07±0,00a	B5,69±0,00a	C4,85±0,01a	CD1,23±0,06a	9	C0,75±0,09b	C0,93±0,11b	D0,05±0,00a	D0,06±0,00a	A5,46±0,02b	C4,59±0,01b	C1,24±0,06a	15
60-70	D0,43±0,02a	D0,55±0,03a	C0,05±0,00a	C0,06±0,00a	B5,78±0,02a	C4,87±0,01a	D1,27±0,01a	9	D0,48±0,04a	D0,56±0,05a	E0,03±0,00b	C0,04±0,00b	A5,51±0,00b	C4,52±0,04b	C1,17±0,05b	14
70-80	E0,35±0,03a	E0,46±0,04a	D0,03±0,00a	D0,04±0,00a	C5,90±0,07a	D4,93±0,01a	D1,31±0,02a	10	D0,56±0,13a	D0,62±0,14b	E0,03±0,00a	C0,03±0,00a	A5,56±0,01b	A4,46±0,01b	B1,10±0,04b	20
80-90	E0,34±0,01a	E0,44±0,01a	D0,03±0,00a	D0,04±0,00a	C6,03±0,03a	D5,00±0,01a	D1,28±0,02a	11	D0,47±0,04a	D0,53±0,05b	E0,02±0,00a	C0,02±0,00b	A5,44±0,03b	A4,45±0,02b	C1,13±0,05b	22
90 a 100	F0,24±0,01a	F0,31±0,01a	D0,03±0,00a	D0,05±0,00a	C6,14±0,02a	D4,93±0,01a	D1,30±0,03a	7	D0,49±0,06a	D0,56±0,07b	E0,03±0,00a	C0,04+0,00a	A5,46±0,09b	A4,42±0,00b	BC1,15±0,04b	14

Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total.

Tabla 2.11. Porcentajes de las distintas fracciones granulométricas y texturas, en el perfil del suelo de cultivo y del forestado de la parcela de Pontevea.

	Suelo de cultivo				Suelo forestado			
Profundidad (cm)	**Arena (%)**	**Limo (%)**	**Arcilla (%)**	**Textura**	**Arena (%)**	**Limo (%)**	**Arcilla (%)**	**Textura**
0-10	70	22	8	Franco-arenosa	71	21	8	Franco-arenosa
10-20	71	21	8	Franco-arenosa	72	20	8	Franco-arenosa
20-30	72	20	8	Franco-arenosa	74	18	8	Franco-arenosa
30-40	71	21	8	Franco-arenosa	73	19	8	Franco-arenosa
40-50	72	20	8	Franco-arenosa	76	18	6	Franco-arenosa
50-60	76	18	6	Franco-arenosa	77	17	6	Franco-arenosa
60-70	77	17	6	Franco-arenosa	78	17	5	Franco-arenosa
70-80	77	18	5	Franco-arenosa	79	16	5	Franco-arenosa
80-90	77	18	5	Franco-arenosa	81	15	4	Franco-arenosa
90-100	78	16	6	Franco-arenosa	79	17	4	Franco-arenosa

Tabla 2.12. Actividades enzimáticas de todas las capas analizadas en el perfil del suelo de cultivo y del forestado de la parcela de Pontevea; valores expresados en relación al peso de suelo. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo perfil ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

	Profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
Suelo de cultivo	0-10	A0,74±0,06a	A13,89±0,49a	A6,36±0,09a	A0,07±0,00a	A0,14±0,01a	A1,36±0,04a	A0,20±0,01a	A0,57±0,05a	A0,17±0,01a	A0,15±0,01a	A0,51±0,03a
	10-20	B0,65±0,07a	B15,76±0,00a	A6,86±0,25a	A0,06±0,01a	B0,11±0,01a	B0,99±0,00a	B0,13±0,01a	A0,67±0,08a	A0,17±0,01a	A0,15±0,02a	A0,46±0,03a
	20-30	B0,63±0,03a	B12,10±0,16a	A6,10±0,08a	B0,04±0,00a	B0,09±0,00a	C0,80±0,03a	B0,13±0,01a	A0,57±0,01a	A0,15±0,01a	A0,13±0,01a	B0,32±0,04a
	30-40	B0,68±0,04a	B12,67±0,30a	A6,65±0,32a	A0,07±0,00a	A0,14±0,02a	A1,52±0,07a	B0,13±0,01a	A0,54±0,01a	A0,19±0,02a	A0,14±0,01a	A0,49±0,02a
	40-50	C0,25±0,01a	C4,93±0,29a	B1,05±0,04a	B0,03±0,01a	B0,08±0,00a	D0,38±0,02a	B0,10±0,01a	A0,57±0,02a	B0,09±0,01a	B0,09±0,01a	B0,35±0,03a
	50-60	D0,09±0,00a	D1,32±0,03a	C0,36±0,02a	C0,00±0,00a	C0,02±0,00a	E0,07±0,04a	C0,02±0,00a	B0,11±0,01a	C0,02±0,00a	C0,04±0,00a	C0,07±0,01a
	60-70	E0,03±0,00a	E1,06±0,07a	C0,30±0,01a	C0,00±0,00a	C0,02±0,00a	F0,18±0,02a	C0,02±0,00a	B0,13±0,01a	C0,01±0,00a	C0,03±0,00a	D0,14±0,02a
	70-80	E0,00±0,01a	E0,91±0,04a	C0,38±0,01a	C0,00±0,00a	C0,02±0,00a	F0,13±0,02a	C0,02±0,00a	C0,30±0,01a	C0,01±0,00a	C0,04±0,00a	C0,06±0,02a
	80-90	E0,03±0,01a	E0,87±0,05a	C0,41±0,04a	C0,00±0,00a	C0,05±0,01a	E0,11±0,01a	C0,03±0,00a	C0,33±0,02a	C0,03±0,00a	C0,02±0,00a	D0,12±0,02a
	90-100	E0,02±0,01a	F0,44±0,01a	D0,15±0,02a	C0,00±0,00a	C0,00±0,00a	E0,07±0,05a	C0,01±0,00a	C0,21±0,01a	C0,01±0,00a	C0,00±0,00a	D0,12±0,01a
Suelo forestado	0-10	A1,33±0,05b	A17,80±0,25b	A15,82±1,57b	A0,12±0,01b	A0,56±0,05b	A4,46±0,17b	A0,33±0,02b	A1,30±0,01b	A0,31±0,01b	A0,17±0,03a	A0,97±0,02b
	10-20	B0,50±0,01b	A13,67±0,55b	B7,05±0,00a	B0,02±0,00b	B0,04±0,00b	B0,71±0,07b	B0,10±0,01b	B0,56±0,06b	B0,17±0,01a	A0,13±0,01a	B0,25±0,01b
	20-30	B0,56±0,01b	A12,00±0,32a	B5,81±0,08b	B0,04±0,00a	B0,05±0,00b	B0,80±0,05a	B0,11±0,01a	B0,43±0,04b	B0,14±0,01a	B0,09±0,01b	C0,11±0,06b
	30-40	B0,49±0,03b	B9,10±0,22b	C3,99±0,00b	B0,03±0,00b	B0,04±0,01b	B0,67±0,01b	B0,08±0,01b	C0,38±0,04b	B0,10±0,01b	B0,09±0,00b	C0,05±0,03b
	40-50	C0,26±0,03a	C4,80±0,19a	D1,02±0,04a	C0,00±0,00b	C0,02±0,00b	C0,17±0,04b	B0,06±0,01b	C0,32±0,02b	C0,05±0,00b	C0,05±0,00b	C0,07±0,06b
	50-60	D0,11±0,01a	D2,54±0,10b	D0,63±0,01b	C0,00±0,00a	C0,01±0,00b	C0,17±0,02b	C0,04±0,00b	D0,25±0,00b	C0,03±0,00b	C0,03±0,00a	C0,10±0,02a
	60-70	D0,08±0,01b	E1,33±0,02b	D0,83±0,01b	C0,00±0,00a	B0,05±0,00b	C0,21±0,02a	C0,02±0,00a	C0,37±0,01b	C0,03±0,00b	C0,04±0,00b	C0,12±0,04a
	70-80	D0,06±0,01b	E0,89±0,05a	E0,43±0,00b	C0,00±0,01a	C0,02±0,00a	D0,09±0,02	C0,02±0,00a	D0,29±0,01a	D0,00±0,00a	C0,04±0,01a	E0,00±0,00b
	80-90	D0,06±0,02a	F0,55±0,03b	E0,40±0,03a	B0,02±0,00b	C0,01±0,00b	D0,07±0,02a	C0,01±0,00b	D0,22±0,02b	D0,01±0,00b	D0,02±0,00a	C0,10±0,02a
	90-100	D0,06±0,01b	F0,37±0,03b	F0,20±0,01b	C0,00±0,00a	C0,00±0,00a	C0,16±0,08b	C0,01±0,00a	E0,19±0,01a	D0,00±0,00a	D0,02±0,00b	C0,10±0,04a

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}.

Tabla 2.13. Actividades enzimáticas de todas las capas analizadas en el perfil del suelo de cultivo y del forestado de la parcela de Pontevea; valores expresados en relación al volumen de suelo. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo perfil ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

	Profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
Suelo de cultivo	0-10	A0,77±0,06a	A14,45±0,51a	A6,61±0,09a	A0,07±0,01a	A0,14±0,01a	A1,42±0,04a	A0,21±0,01a	A0,59±0,05a	A0,18±0,01a	A0,16±0,01a	A0,53±0,03a
	10-20	A0,74±0,09a	A17,96±0,00a	A7,82±0,28a	A0,07±0,01a	A0,12±0,01a	B1,13±0,00a	A0,15±0,01a	B0,76±0,10a	A0,20±0,01a	A0,17±0,02a	A0,52±0,04a
	20-30	A0,70±0,04a	A13,31±0,18a	A6,71±0,09a	A0,05±0,00a	AB0,10±0,00a	B0,88±0,03a	A0,14±0,01a	A0,63±0,01a	A0,17±0,02a	A0,14±0,01a	B0,35±0,04a
	30-40	A0,76±0,05a	A14,19±0,34a	A7,45±0,36a	A0,08±0,00a	A0,16±0,02a	A1,70±0,07a	A0,14±0,01a	A0,60±0,01a	A0,21±0,02a	A0,16±0,01a	A0,55±0,02a
	40-50	B0,29±0,01a	B5,82±0,34a	B1,24±0,05a	B0,03±0,01a	AB0,10±0,00a	C0,45±0,03a	A0,12±0,01a	AB0,67±0,02a	A0,11±0,01a	B0,10±0,01a	A0,42±0,04a
	50-60	C0,11±0,01a	C1,62±0,04a	CD0,45±0,03a	C0,00±0,00a	C0,03±0,00a	D0,13±0,02a	B0,03±0,00a	C0,13±0,01a	B0,03±0,00a	C0,05±0,00a	B0,08±0,02a
	60-70	D0,04±0,00a	C1,35±0,09a	D0,38±0,01a	C0,00±0,00a	C0,02±0,00a	D0,23±0,02a	B0,02±0,00a	C0,16±0,01a	B0,02±0,00a	C0,04±0,00a	B0,13±0,03a
	70-80	E0,00±0,00a	C1,19±0,05a	C0,50±0,01a	C0,00±0,00a	C0,03±0,00a	D0,17±0,02a	B0,02±0,00a	D0,40±0,02a	B0,02±0,00a	C0,05±0,00a	B0,07±0,02a
	80-90	D0,04±0,01a	C1,12±0,06a	C0,52±0,05a	C0,00±0,00a	B0,06±0,01a	D0,14±0,02a	B0,03±0,00a	D0,42±0,03a	B0,03±0,01a	C0,03±0,00a	B0,16±0,02a
	90-100	D0,02±0,01a	D0,57±0,02a	E0,19±0,02a	C0,00±0,00a	D0,00±0,00a	D0,09±0,06a	B0,02±0,00a	CD0,28±0,02a	B0,02±0,00a	D0,00±0,00a	B0,16±0,01a
Suelo forestado	0-10	A1,27±0,05b	A16,91±0,23	A15,03±1,49b	A0,11±0,01b	A0,53±0,05b	A4,24±0,16b	A0,32±0,02b	A1,24±0,01	A0,29±0,01	A0,16±0,03	A0,92±0,01
	10-20	B0,54±0,01b	A14,56±0,58a	B7,50±0,00a	B0,02±0,00b	B0,04±0,00b	B0,76±0,07b	B0,11±0,01b	B0,60±0,06a	B0,18±0,01a	A0,14±0,01a	B0,27±0,01b
	20-30	B0,61±0,01b	AB13,08±0,35a	B6,33±0,09a	B0,04±0,00a	B0,06±0,00b	B0,87±0,05a	B0,12±0,01a	C0,47±0,04b	B0,15±0,01a	B0,10±0,01b	C0,12±0,06b
	30-40	B0,57±0,04b	B10,47±0,25b	B4,59±0,00b	B0,03±0,00b	B0,05±0,01b	B0,77±0,01b	BC0,09±0,01b	C0,44±0,04b	B0,12±0,01b	B0,10±0,01b	D0,06±0,04b
	40-50	C0,31±0,03a	C5,80±0,24a	C1,23±0,05a	C0,00±0,00b	B0,03±0,00b	C0,21±0,05b	C0,07±0,01b	CD0,38±0,02b	C0,07±0,00b	C0,06±0,01b	C0,09±0,07b
	50-60	D0,13±0,01a	C2,90±0,11b	D0,72±0,02b	C0,00±0,00a	C0,01±0,00b	C0,20±0,02b	CD0,05±0,00b	D0,29±0,00b	C0,04±0,00b	C0,04±0,00b	C0,12±0,02a
	60-70	DE0,10±0,02b	CD1,55±0,02b	D0,98±0,02b	C0,00±0,00a	B0,05±0,00b	C0,24±0,03a	D0,03±0,00b	C0,43±0,01b	C0,03±0,00b	C0,05±0,00b	C0,14±0,05a
	70-80	E0,06±0,01b	D0,98±0,05b	E0,48±0,00a	C0,00±0,01a	C0,02±0,00a	D0,10±0,02b	D0,02±0,00a	D0,32±0,01b	D0,00±0,00b	C0,04±0,01a	E0,00±0,00b
	80-90	E0,07±0,02b	D0,62±0,03b	E0,45±0,04b	B0,03±0,00b	C0,01±0,00b	D0,08±0,02b	D0,01±0,00b	D0,25±0,02b	D0,01±0,00b	D0,02±0,00b	C0,11±0,02b
	90-100	E0,06±0,01b	D0,43±0,03b	F0,23±0,01a	C0,00±0,00a	D0,00±0,00a	C0,19±0,09b	D0,01±0,00b	D0,22±0,01b	D0,00±0,00b	D0,02±0,00b	C0,11±0,04b

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina cm^{-3} h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 cm^{-3} h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa cm^{-3} h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol cm^{-3} h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF cm^{-3} h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos cm^{-3} h^{-1}.

Tabla 2.14. Actividades enzimáticas de todas las capas analizadas en el perfil del suelo de cultivo y del forestado de la parcela de Pontevea; valores expresados en relación al carbono total (actividades específicas). Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo perfil ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

	Profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
Suelo de cultivo	0-10	A40,21±3,11a	A751±27a	A344±5a	A3,51±0,27a	A7,37±0,33a	A73,62±2,13a	A10,72±0,37a	A30,90±2,78a	A9,38±0,38a	A8,32±0,76a	A27,73±1,67a
	10-20	A33,56±3,86a	B812±0a	A353±13a	A3,17±0,32a	B5,53±0,51a	B51,24±0,18a	B6,61±0,53a	A34,57±4,36a	A8,88±0,36a	A7,60±0,87a	AB23,70±1,70a
	20-30	A36,12±1,97a	A692±9a	A349±5a	B2,45±0,16a	B5,28±0,13a	BC45,83±1,76a	B7,20±0,62a	A32,70±0,55a	A8,83±0,84a	A7,21±0,56a	B18,26±2,05a
	30-40	A37,05±2,26a	A688±16a	A361±17a	A3,76±0,19a	A7,86±0,83a	A82,72±3,58a	B6,89±0,28a	A29,18±0,61a	A10,21±0,90a	A7,61±0,54a	A26,84±1,12a
	40-50	B24,74±0,83a	C488±29a	B104±4a	B2,63±1,01a	A8,06±0,13a	C37,72±2,10a	A9,92±0,90a	B56,05±1,81a	A9,38±0,51a	A8,44±0,68a	A34,85±3,44a
	50-60	B18,85±0,96a	D280±7a	C77±5a	C0,00±0,00a	B5,22±0,27a	D22,34±2,71a	C4,94±0,51a	A23,32±1,99a	B5,26±0,49a	A7,94±0,85a	B14,49±2,80a
	60-70	C6,58±0,27a	D247±16a	C70±1a	C0,00±0,00a	C3,63±0,25a	C41,86±3,95a	C4,43±0,66a	A29,15±2,59a	C2,88±0,85a	A7,15±0,82a	AB23,86±5,53a
	70-80	D0,00±0,00a	D260±11a	B109±2a	C0,00±0,00a	B5,84±0,94a	C37,71±4,85a	C5,02±0,02a	C86,96±3,77a	C3,33±0,20a	B11,01±1,01a	B16,11±4,36a
	80-90	C9,27±1,88a	D257±13a	B120±12a	C0,00±0,00a	D13,87±1,79a	D32,65±3,74a	B7,43±0,46a	C96,05±7,24a	B6,71±1,97a	A7,08±0,50a	A35,65±4,99a
	90-100	C6,49±3,42a	E183±6a	C61±7a	C0,00±0,00a	E1,02±0,32a	D28,75±19,45a	C5,36±0,77a	C89,10±6,18a	C4,83±0,51a	C1,24±0,22a	C50,00±3,89a
Suelo forestado	0-10	A35,85±1,39a	A478±7b	A425±42a	A3,13±0,24a	A15,09±1,38b	A119,84±4,65b	A8,94±0,48b	A35,03±0,19b	A8,26±0,31b	A4,63±0,75b	A26,02±0,40a
	10-20	B26,02±0,68b	B705±28b	AB363±0b	B1,10±0,05b	BC1,91±0,18b	B36,80±3,49b	B5,11±0,33a	AB29,08±3,12a	A8,56±0,34a	B6,77±0,58a	B13,00±0,45b
	20-30	B29,24±0,69b	B625±17b	B302±4b	C1,84±0,12b	B2,77±0,02b	B41,77±2,60a	B5,82±0,34b	B22,54±1,95b	A7,13±0,31b	A4,72±0,42b	C5,97±3,01b
	30-40	B28,24±1,85b	A520±12b	C228±0b	C1,66±0,03b	B2,53±0,33b	B38,06±0,48b	B4,66±0,43b	B21,89±2,01b	BC5,81±0,33b	A5,01±0,27b	C3,07±1,82b
	40-50	B30,25±3,40b	AB564±23b	D120±5b	D0,00±0,00b	B2,51±0,11b	CD20,12±4,49b	B6,59±0,75b	A37,12±2,39b	B6,33±0,38b	B6,17±0,57b	BC8,79±6,94b
	50-60	C14,82±1,62a	C339±13b	D84±2a	D0,00±0,00a	C1,47±0,19b	C23,15±2,40a	B5,42±0,14a	A33,69±0,13b	C4,20±0,16b	A4,29±0,06b	B13,93±2,22a
	60-70	C17,50±2,71b	C276±4b	C174±3b	D0,00±0,00a	D9,46±0,33b	B42,92±4,73a	B5,05±0,75a	C76,41±2,56b	C5,93±0,66b	C8,99±0,79b	A25,44±8,40a
	70-80	D10,12±1,61b	D159±9b	D77±0b	D0,78±1,10b	B3,95±0,40b	D16,61±3,79b	C3,14±0,38b	D51,27±2,01b	D0,26±0,10b	B7,09±1,67b	D0,00±0,00b
	80-90	D13,38±3,29b	E116±6b	D84±7b	A5,10±0,28b	B2,13±0,14b	D14,68±4,51b	D1,96±0,15b	E46,41±4,41b	E2,34±0,38b	A4,67±0,49b	A21,13±3,34b
	90-100	D11,47±1,30b	F76±5b	E40±3b	D0,00±0,00a	E0,87±0,73a	B33,06±15,59a	D1,24±0,34b	A38,30±1,86b	F0,00±0,00b	A4,25±0,03b	A20,14±7,88b

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} C h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} C h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} C h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} C h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} C h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} C h^{-1}.

Tabla 2.15. Porcentajes de variación de las propiedades generales en el suelo forestado de Pontevea con referencia a las de su suelo de cultivo de origen. Las variaciones del carbono y del nitrógeno total están calculadas tanto para los valores expresados en relación al peso como al volumen de suelo.

Profundidad (cm)	Ct (peso)	Ct (volumen)	Nt (peso)	Nt (volumen)	pH H_2O	pH KCl	Densidad	C/N	Arena	Limo	Arcilla
0-10	101±7	84±6	50±3	37±3	1±1	5±1	-9±5	34	1	-5	5
10-20	0±0	-7±3	-13±0	-20±0	-8±0	-6±0	-7±0	16	1	-3	-4
20-30	10±11	9±11	-15±1	-16±1	-6±0	-7±0	-1±2	29	3	-10	4
30-40	-5±14	-2±14	-22±2	-20±2	-5±0	-4±0	3±1	22	3	-9	1
40-50	-16±3	-14±3	-70±3	-69±3	-1±0	-5±1	3±3	182	6	-14	-21
50-60	60±13	61±13	-11±0	-11±0	-4±0	-5±0	1±0	80	0	-4	10
60-70	12±5	3±4	-27±0	-32±0	-5±0	-7±0	-8±3	52	1	-2	-9
70-80	60±29	34±23	-18±0	-31±0	-6±1	-10±0	-16±2	94	3	-8	-12
80-90	38±9	22±7	-31±11	-39±11	-10±0	-11±0	-12±2	101	5	-14	-26
90-100	104±21	81±18	-1±0	-12±0	-11±1	-10±0	-12±1	106	2	2	-33

Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total.

Tabla 2.16. Porcentajes de variación de las actividades enzimáticas en el suelo forestado de Pontevea, expresadas en relación al peso de suelo, con referencia a las de su suelo de cultivo de origen.

Profundidad (cm)	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
0-10	79±1	28±2	149±23	79±6	312±33	227±10	68±6	128±8	77±3	12±9	89±3
10-20	-22±9	-13±3	3±4	-65±9	-66±6	-28±6	-23±3	-16±4	-4±0	-11±4	-45±5
20-30	-11±3	-1±1	-5±0	-17±1	-42±2	0±0	-11±3	-24±5	-11±6	-28±1	-64±7
30-40	-28±1	-28±1	-40±5	-58±4	-69±7	-56±4	-36±2	-29±4	-46±6	-37±4	-89±2
40-50	3±8	-3±2	-3±0	-100±38	-74±0	-55±4	-44±3	-44±0	-43±2	-39±2	-79±7
50-60	26±9	93±5	74±2	0±0	-55±1	152±29	75±6	131±8	28±5	-14±9	53±5
60-70	197±42	25±4	178±3	0±0	191±3	14±3	27±4	193±1	265±4	40±1	-10±12
70-80	236±20	-2±1	14±2	0±0	8±5	-30±3	0±12	-6±1	-87±1	3±15	-100±27
80-90	100±29	-38±2	-3±2	32±2	-79±12	-38±8	-64±3	-33±1	-64±7	-9±2	-18±1
90-100	261±12	-15±3	34±3	0±0	75±115	135±43	-53±1	-12±3	-89±30	67±1	-18±24

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Tabla 2.17. Porcentajes de variación de las actividades enzimáticas en el suelo forestado de Pontevea, expresadas en relación al volumen de suelo, con referencia a las de su suelo de cultivo de origen.

Profundidad (cm)	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
0-10	64±1	17±2	127±21	63±5	276±30	199±9	53±5	108±8	62±2	2±8	72±3
10-20	-28±10	-19±3	-4±4	-68±9	-68±6	-33±6	-28±3	-21±4	-10±0	-17±4	-49±5
20-30	-12±3	-2±1	-6±0	-18±1	-43±2	-1±2	-12±4	-25±5	-12±6	-29±1	-64±7
30-40	-26±1	-26±1	-38±5	-57±4	-69±6	-55±4	-34±2	-27±5	-44±6	-36±4	-89±2
40-50	5±9	0±2	0±0	-100±38	-73±0	-54±5	-43±2	-43±0	-42±2	-37±2	-78±7
50-60	16±8	79±4	61±3	0±0	-58±0	53±4	62±6	114±8	18±5	-20±10	42±3
60-70	174±38	15±5	157±2	0±0	168±2	5±2	17±2	170±0	111±6	29±0	10±13
70-80	174±28	-18±1	-5±2	8±11	-9±7	-41±1	-16±10	-21±1	-89±2	-14±11	-100±27
80-90	76±23	-45±3	-14±3	47±3	-81±12	-45±5	-68±4	-41±2	-57±23	-19±1	-28±3
90-100	219±16	-25±2	19±4	0±0	55±98	108±30	-58±3	-22±3	-100±10	53±1	-27±21

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Tabla 2.18. Porcentajes de variación de las actividades enzimáticas en el suelo forestado de Pontevea, expresadas en relación al carbono total (actividades específicas), con referencia a las de su suelo de cultivo de origen.

Profundidad (cm)	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
0-10	-11±4	-36±3	24±11	-11±1	105±14	63±3	-17±1	13±8	-12±1	-44±0	-6±5
10-20	-22±9	-13±3	3±4	-65±9	-66±6	-28±6	-23±3	-16±4	-4±0	-11±4	-45±5
20-30	-19±4	-10±1	-13±0	-25±2	-47±2	-9±2	-19±4	-31±4	-19±6	-35±2	-67±5
30-40	-24±1	-24±1	-37±5	-56±4	-68±6	-54±4	-32±2	-25±5	-43±6	-34±3	-89±3
40-50	22±10	16±1	16±1	-100±38	-69±0	-47±6	-34±1	-34±1	-32±1	-27±1	-75±10
50-60	-21±3	21±2	9±4	0±0	-72±1	4±1	10±8	44±8	-20±6	-46±10	-4±4
60-70	166±37	12±5	149±2	0±0	161±2	3±2	14±2	162±0	106±7	26±1	7±12
70-80	108±17	-39±1	-29±2	23±33	-32±9	-56±3	-37±7	-41±2	-92±3	-36±6	-100±27
80-90	44±15	-55±3	-30±4	148±8	-85±12	-55±2	-74±4	-52±3	-65±24	-34±0	-41±5
90-100	77±33	-58±0	-34±7	0±0	-14±40	15±13	-77±8	-57±5	-100±10	24±1	-60±8

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Tabla 2.19. Correlaciones de Pearson entre las propiedades generales y las actividades enzimáticas en los primeros 40 cm del suelo forestado de Laraño. **La correlación es significativa para $p \leq 0{,}01$. *La correlación es significativa para $p \leq 0{,}05$.

	Ct	Nt	pH H_2O	pH KCl	Dens	C/N	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
Ct	1																
Nt	0,98**	1															
pH H_2O	0,86**	0,79**	1														
pH KCl	0,75**	0,73**	0,94**	1													
Dens	-0,86**	-0,80**	-0,94**	-0,87**	1												
C/N	0,71**	0,56**	0,71**	0,44	-0,73**	1											
CAS	0,89**	0,90**	0,88**	0,89**	-0,92**	0,50	1										
BAA	0,91**	0,91**	0,59**	0,43	-0,66**	0,64**	0,71**	1									
URE	0,99**	0,98**	0,84**	0,75**	-0,85**	0,66**	0,91**	0,91**	1								
CEL	0,94**	0,90**	0,97**	0,89**	-0,91**	0,73**	0,90**	0,73**	0,93**	1							
GLU	0,945**	0,91**	0,96**	0,90**	-0,96**	0,70**	0,95**	0,76**	0,94**	0,98**	1						
INV	0,94**	0,90**	0,97**	0,92**	-0,96**	0,69**	0,95**	0,73**	0,93**	0,98**	0,99**	1					
DIES	0,97**	0,93**	0,88**	0,79**	-0,94**	0,72**	0,93**	0,85**	0,95**	0,93**	0,97**	0,96**	1				
MONO	0,89**	0,89**	0,55	0,39	-0,63**	0,62**	0,68**	0,98**	0,87**	0,70**	0,72**	0,69**	0,84**	1			
ARIL	0,96**	0,93**	0,95**	0,89**	-0,94**	0,68**	0,96**	0,77**	0,96**	0,98**	0,99**	0,99**	0,96**	0,72**	1		
DES	0,93**	0,88**	0,97**	0,91**	-0,95**	0,70**	0,92**	0,71**	0,91**	0,98**	0,99**	0,99**	0,95**	0,69**	0,97**	1	
CAT	0,97**	0,94**	0,90**	0,81**	-0,93**	0,71**	0,92**	0,85**	0,95**	0,94**	0,98**	0,97**	0,99**	0,83**	0,96**	0,96**	1

Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total; Dens= densidad aparente; CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

Tabla 2.20. Correlaciones de Pearson entre las propiedades generales y las actividades enzimáticas en los primeros 40 cm del suelo forestado de Pontevea. **La correlación es significativa para $p \leq 0{,}01$. *La correlación es significativa para $p \leq 0{,}05$.

	Ct	Nt	pH H_2O	pH KCl	Dens	C/N	CAS	BAA	URE	CEL	GLU	INV	DIES	MONO	ARIL	DES	CAT
Ct	1,00																
Nt	0,99*	1,00															
pH H_2O	0,878**	0,85**	1,00														
pH KCl	0,92**	0,91**	0,95**	1,00													
Dens	-0,94**	-0,94**	-0,69**	-0,73**	1,00												
C/N	0,59*	0,55	0,83**	0,62*	-0,48	1,00											
CAS	0,99**	0,98**	0,91**	0,94**	-0,91**	0,64*	1,00										
BAA	0,89**	0,90**	0,61*	0,65**	-0,99**	0,41	0,86**	1,00									
URE	0,98**	0,98**	0,79**	0,84**	-0,97**	0,52	0,96**	0,94**	1,00								
CEL	0,98**	0,97**	0,94**	0,96**	-0,87**	0,68*	0,98**	0,81**	0,93**	1,00							
GLU	0,99**	0,98**	0,91**	0,95**	-0,89**	0,61*	0,98**	0,84**	0,94**	0,98**	1,00						
INV	0,99**	0,99**	0,90**	0,95**	-0,91**	0,61*	0,99**	0,86**	0,96**	0,98**	0,99**	1,00					
DIES	0,99**	0,98**	0,89**	0,92**	-0,93**	0,64*	0,99**	0,88**	0,96**	0,98**	0,99**	0,99**	1,00				
MONO	0,99**	0,99**	0,81**	0,89**	-0,95**	0,50	0,97**	0,92**	0,98**	0,95**	0,97**	0,98**	0,97**	1,00			
ARIL	0,97**	0,98**	0,76**	0,82**	-0,98**	0,49	0,95**	0,96**	0,97**	0,92**	0,95**	0,95**	0,96**	0,98**	1,00		
DES	0,86**	0,88**	0,55	0,68*	-0,91**	0,20	0,81**	0,89**	0,87**	0,76**	0,84**	0,84**	0,84**	0,91**	0,92**	1,00	
CAT	0,99**	0,99**	0,80**	0,88**	-0,96**	0,49	0,97**	0,93**	0,98**	0,95**	0,97**	0,97**	0,97**	0,99**	0,98**	0,90**	1,00

Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total; Dens= densidad aparente; CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

3. ESTUDIO DE LA VARIACIÓN ESTACIONAL DE LAS PROPIEDADES DE LOS SUELOS

Tabla 3.1. Cantidades de fertilizantes y fechas de adición a los suelos de cultivo de Laraño y Pontevea durante el año de estudio.

Año	**2011**							**2012**						
Mes	**junio**	**julio**	**agosto**	**septiembre**	**octubre**	**noviembre**	**diciembre**	**enero**	**febrero**	**marzo**	**abril**	**mayo**	**junio**	**julio**
Día				**27**					**25**	**2**		**19**		**3**
Laraño				Purín: 40 m^3					NPK: 150 kg					Purín: 20 m^3
Pontevea										Cal: 80 Kg. Purín 8 m^3		NPK: 60 kg		

Tabla 3.2. Propiedades generales del suelo de cultivo y del forestado de Laraño. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	Ct (%)	Nt (%)	pH H_20	pH KCl
05/07/2011	CT 0 a 10	A2,34±0,14a	A0,20±0,00a	A4,87±0,03a	A4,22±0,01a
	CT 10 a 20	A2,23±0,06a	A0,19±0,01a	B5,32±0,02a	B4,34±0,00a
	CT 20 a 30	B2,06±0,06a	A0,20±0,01a	B5,39±0,04a	B4,30±0,00a
	AF 0 a 10	A2,28±0,05a	A0,19±0,00a	A5,98±0,03b	A4,92±0,02b
	AF 10 a 20	B1,77±0,03b	AB0,15±0,01a	B5,54±0,02b	B4,33±0,02a
	AF 20 a 30	B1,85±0,05b	B0,13±0,00b	B5,45±0,04a	B4,25±0,01a
14/09/2011	CT 0 a 10	A2,55±0,10a	A0,23±0,00a	A4,61±0,01a	A4,12±0,02a
	CT 10 a 20	B2,18±0,17a	AB0,20±0,00a	B4,93±0,01a	A4,16±0,01a
	CT 20 a 30	C1,88±0,08a	A0,18±0,00a	C5,15±0,04a	B4,24±0,01a
	AF 0 a 10	A2,78±0,07a	A0,23±0,01a	A5,81±0,00b	A4,76±0,02b
	AF 10 a 20	B2,03±0,11a	B0,17±0,00b	B5,49±0,01b	B4,25±0,01b
	AF 20 a 30	C1,60±0,07a	B0,15±0,00a	C5,38±0,04b	C4,18±0,01a
10/11/2011	CT 0 a 10	AB2,45±0,09a	A0,22±0,00a	A5,44±0,08a	A4,52±0,21a
	CT 10 a 20	A2,48±0,19a	A0,23±0,00a	A5,26±0,01a	A4,19±0,01a
	CT 20 a 30	B2,11±0,17a	A0,20±0,00a	B5,00±0,04a	A4,17±0,00a
	AF 0 a 10	A2,44±0,15a	A0,20±0,00b	A5,97±0,07b	A5,06±0,01b
	AF 10 a 20	B1,42±0,10b	B0,13±0,00b	B5,60±0,01b	B4,35±0,01a
	AF 20 a 30	B1,30±0,08b	B0,13±0,01b	B5,53±0,06b	B4,31±0,01a
19/01/2012	CT 0 a 10	A2,59±0,08a	A0,22±0,00a	A5,51±0,12a	A4,18±0,02a
	CT 10 a 20	B2,27±0,13a	A0,23±0,00a	A5,41±0,06a	AB4,22±0,01a
	CT 20 a 30	B2,14±0,02a	A0,21±0,00a	A5,44±0,00a	B4,25±0,00a
	AF 0 a 10	A3,09±0,06b	A0,22±0,01a	A6,05±0,07b	A4,94±0,01b
	AF 10 a 20	B1,63±0,07b	B0,15±0,00b	B5,51±0,03a	B4,27±0,01b
	AF 20 a 30	B1,83±0,05b	B0,15±0,00b	B5,44±0,02a	C4,20±0,00b
16/03/2012	CT 0 a 10	A2,71±0,11a	A0,22±0,00a	A5,25±0,02a	AB4,15±0,01a
	CT 10 a 20	A2,59±0,05a	A0,21±0,00a	A5,22±0,06a	B4,11±0,01a
	CT 20 a 30	B2,19±0,05a	A0,20±0,00a	A5,28±0,03a	A4,16±0,01a
	AF 0 a 10	A2,47±0,06b	A0,19±0,01b	A5,91±0,02b	A4,81±0,01b
	AF 10 a 20	B1,77±0,06b	B0,15±0,00b	B5,53±0,04b	B4,20±0,00b
	AF 20 a 30	B1,84±0,08b	B0,14±0,00b	C5,36±0,01a	B4,17±0,00a
16/05/2012	CT 0 a 10	A2,50±0,03a	A0,22±0,00a	A5,35±0,01a	A4,19±0,01a
	CT 10 a 20	B2,15±0,07a	AB0,20±0,01a	A5,31±0,01a	A4,17±0,01a
	CT 20 a 30	C1,93±0,06a	B0,17±0,00a	A5,40±0,01a	A4,24±0,04a
	AF 0 a 10	A2,35±0,03b	A0,20±0,00a	A5,86±0,03b	A4,81±0,03b
	AF 10 a 20	B1,54±0,04b	A0,15±0,01b	B5,44±0,05b	B4,21±0,03a
	AF 20 a 30	C1,76±0,05b	B0,14±0,00b	B5,35±0,00a	B4,17±0,01a

Tabla 3.2. (Continuación).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	Ct (%)	Nt (%)	pH H_20	pH KCl
03/07/2012	**CT 0 a 10**	AB2,62±0,25a	A0,21±0,01a	A5,48±0,04a	A4,27±0,04a
	CT 10 a 20	A2,78±0,19a	A0,22±0,00a	B5,32±0,05a	A4,20±0,01a
	CT 20 a 30	B2,33±0,10a	A0,19±0,00a	AB5,44±0,01a	A4,10±0,05a
	AF 0 a 10	A2,60±0,05a	A0,20±0,01a	A6,07±0,04b	A4,90±0,02b
	AF 10 a 20	B1,92±0,15b	B0,15±0,00b	B5,66±0,00b	B4,20±0,04a
	AF 20 a 30	B1,90±0,07b	B0,13±0,01b	C5,49±0,03a	B4,05±0,06a

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado;

Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 3.3. Actividades enzimáticas en el suelo de cultivo y en el forestado de Laraño; valores expresados en relación al peso de suelo. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS [ε]	BAA [φ]	URE [φ]	CEL [σ]	GLU [ω]	INV [σ]	DIES [ω]	MONO [ω]	ARIL [ω]	DES [π]	CAT [λ]
05/07/2011	CT 0 a 10	A0,51±0,02a	A17,49±0,83a	A6,97±0,60a	A0,12±0,01a	A0,30±0,02a	A1,75±0,12a	A0,16±0,01a	A1,61±0,08a	A0,07±0,00a	A0,12±0,01a	A0,62±0,06a
	CT 10 a 20	A0,60±0,08a	B23,65±1,85a	B10,23±0,96a	B0,13±0,00a	B0,44±0,00a	A2,20±0,20a	A0,18±0,00a	A1,73±0,08a	B0,11±0,01a	A0,14±0,01a	B0,85±0,04a
	CT 20 a 30	A0,45±0,03a	AB20,28±1,32a	A8,36±0,52a	C0,08±0,00a	C0,23±0,01a	B1,01±0,05a	B0,11±0,00a	B1,44±0,07a	C0,09±0,00a	B0,09±0,01a	A0,52±0,02a
	AF 0 a 10	A0,75±0,04b	A14,86±0,59a	A8,01±0,11a	A0,07±0,00b	A0,53±0,02b	A4,95±0,41b	A0,21±0,02b	A1,22±0,03b	A0,13±0,00b	A0,13±0,01a	A0,68±0,03a
	AF 10 a 20	B0,28±0,02b	A14,52±0,34b	B4,77±0,11b	B0,03±0,00b	B0,40±0,00a	B0,85±0,04b	B0,09±0,01b	B0,74±0,04b	B0,05±0,00b	B0,06±0,00b	B0,51±0,01b
	AF 20 a 30	B0,24±0,01b	A12,09±0,73b	B3,14±0,07b	B0,03±0,00b	C0,23±0,02a	B0,63±0,01a	B0,08±0,01a	B0,69±0,01b	B0,04±0,00b	B0,06±0,00b	C0,26±0,04b
14/09/2011	CT 0 a 10	A0,59±0,01a	A8,86±0,58a	A5,07±0,21a	A0,14±0,01a	A0,34±0,03a	A2,07±0,15a	AB0,14±0,01a	A1,24±0,08a	A0,09±0,01a	A0,20±0,01a	A0,78±0,08a
	CT 10 a 20	A0,57±0,04a	B13,37±0,31a	B6,91±0,33a	B0,11±0,01a	A0,35±0,00a	A1,85±0,06a	A0,15±0,00a	A1,40±0,07a	B0,14±0,01a	B0,13±0,00a	A0,78±0,02a
	CT 20 a 30	B0,47±0,01a	B13,12±0,00a	B6,10±0,37a	C0,07±0,00a	B0,21±0,01a	B1,28±0,09a	B0,13±0,00a	A1,19±0,07a	B0,14±0,01a	B0,10±0,00a	A0,70±0,05a
	AF 0 a 10	A0,84±0,05b	A12,31±0,34a	A8,36±0,31b	A0,06±0,00b	A0,68±0,04b	A3,73±0,22b	A0,24±0,01b	A1,18±0,06a	A0,20±0,01b	A0,17±0,01b	A0,86±0,05a
	AF 10 a 20	B0,35±0,02b	B9,91±0,23b	B4,69±0,13b	B0,03±0,00b	B0,15±0,01b	B0,87±0,02b	B0,08±0,00b	B0,69±0,04b	B0,12±0,01b	B0,07±0,01b	B0,40±0,01b
	AF 20 a 30	B0,26±0,02b	B8,77±0,31b	B5,35±0,27a	B0,02±0,01b	B0,09±0,01b	B0,76±0,04b	B0,05±0,00b	B0,55±0,05b	B0,09±0,00b	B0,06±0,00b	B0,46±0,01b
10/11/2011	CT 0 a 10	A0,60±0,03a	A6,84±0,48a	A4,77±0,29a	A0,13±0,01a	A0,31±0,02a	A2,29±0,05a	A0,12±0,01[a]	AB1,24±0,06a	A0,05±0,00a	A0,14±0,01a	A0,85±0,07a
	CT 10 a 20	A0,59±0,06a	B13,73±0,19a	B6,21±0,15a	A0,13±0,00a	B0,25±0,01a	A2,03±0,13a	A0,11±0,01[a]	B1,42±0,09a	B0,10±0,00a	A0,15±0,02a	A0,70±0,01a
	CT 20 a 30	B0,37±0,01a	B14,83±0,20a	AB5,21±0,12a	B0,07±0,01a	C0,14±0,01a	B1,10±0,02a	B0,09±0,00a	A1,19±0,08a	A0,06±0,00a	B0,09±0,01a	A0,66±0,03a
	AF 0 a 10	A0,80±0,01b	A12,91±0,00b	A9,85±1,16b	A0,10±0,01b	A0,68±0,02b	A3,81±0,19b	A0,25±0,00b	A1,10±0,09a	A0,14±0,01b	A0,17±0,02a	A0,95±0,10a
	AF 10 a 20	B0,30±0,02b	B9,93±0,36b	B4,09±0,15b	B0,03±0,00b	B0,15±0,01b	B0,88±0,02b	B0,08±0,00b	B0,77±0,04b	B0,07±0,00b	B0,07±0,00b	B0,43±0,06a
	AF 20 a 30	B0,37±0,03a	B9,53±0,34b	B3,87±0,22b	B0,02±0,00b	C0,09±0,01b	C0,57±0,01b	B0,09±0,00a	B0,74±0,01b	B0,05±0,00a	B0,05±0,01b	B0,22±0,01b
19/01/2012	CT 0 a 10	A0,47±0,02a	A8,71±0,12a	A5,36±0,19a	A0,13±0,00a	A0,29±0,03a	A1,80±0,18a	A0,17±0,00a	A2,15±0,04a	A0,11±0,01a	A0,16±0,01a	A0,58±0,02a
	CT 10 a 20	A0,59±0,01a	B12,82±0,30a	B7,20±0,56a	B0,11±0,01a	A0,26±0,02a	A1,66±0,12a	A0,16±0,01a	A2,19±0,16a	A0,14±0,00a	A0,16±0,01a	A0,54±0,04a
	CT 20 a 30	B0,32±0,03a	C15,76±0,77a	B6,71±0,31a	C0,06±0,00a	B0,16±0,01a	B0,85±0,02a	A0,15±0,01a	B1,84±0,07a	A0,12±0,01a	A0,15±0,03a	B0,36±0,03a
	AF 0 a 10	A0,76±0,05b	A13,12±1,10b	A6,47±0,31b	A0,09±0,00b	A0,54±0,01b	A3,44±0,10b	A0,33±0,02b	A1,56±0,10b	A0,21±0,02b	A0,17±0,01a	A0,58±0,03a
	AF 10 a 20	B0,34±0,01b	B10,17±0,42b	B4,35±0,10b	B0,04±0,00b	B0,13±0,00b	B0,93±0,06b	B0,11±0,00b	A1,43±0,05b	B0,11±0,01a	B0,09±0,01b	B0,30+0,02b
	AF 20 a 30	B0,37±0,01a	B9,39±0,13b	B3,41±0,29b	C0,02±0,00b	B0,11±0,01a	C0,62±0,05a	B0,11±0,00b	B1,14±0,02b	B0,09±0,01a	B0,08±0,01b	B0,22±0,02b

Tabla 3.3. (Continuación).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS [ε]	BAA [φ]	URE [φ]	CEL [σ]	GLU [ω]	INV [σ]	DIES [ω]	MONO [ω]	ARIL [ω]	DES [π]	CAT [λ]
16/03/2012	CT 0 a 10	A0,55±0,09a	A9,52±0,34a	A5,53±0,08a	A0,16±0,00a	A0,25±0,00a	A2,59±0,24a	A0,21±0,02a	AB2,13±0,07a	A0,10±0,01a	A0,16±0,01a	A0,73±0,04a
	CT 10 a 20	A0,53±0,02a	B11,34±1,03a	A6,05±0,37a	B0,12±0,01a	A0,25±0,00a	A2,12±0,11a	B0,16±0,00a	B1,97±0,18a	A0,11±0,01a	A0,15±0,01a	B0,88±0,03a
	CT 20 a 30	A0,44±0,02a	B12,07±0,43a	B4,35±0,00a	C0,08±0,01a	B0,17±0,01a	B1,24±0,07a	B0,13±0,01a	A1,67±0,15a	A0,08±0,01a	B0,11±0,00a	B0,91±0,05a
	AF 0 a 10	A0,77±0,02b	A9,49±0,47a	A5,31±0,15a	A0,10±0,02b	A0,60±0,00b	A4,27±0,31b	A0,23±0,00a	A1,74±0,16a	A0,14±0,01b	A0,12±0,01b	A0,93±0,03b
	AF 10 a 20	B0,40±0,02b	A8,61±0,20b	B3,32±0,08b	B0,03±0,00b	B0,11±0,00b	B0,86±0,08b	B0,08±0,01b	B1,03±0,07b	B0,08±0,01b	B0,06±0,00b	B0,61±0,04b
	AF 20 a 30	C0,24±0,00b	A8,13±0,11b	B2,95±0,22b	B0,02±0,00b	B0,10±0,00b	B0,63±0,03b	B0,07±0,01b	B1,05±0,09b	B0,06±0,00a	B0,06±0,01b	B0,59±0,05b
16/05/2012	CT 0 a 10	A0,38±0,02a	A14,45±1,35a	A5,67±0,15a	A0,11±0,00a	A0,38±0,03a	A2,85±0,09a	A0,22±0,01a	A1,41±0,04a	A0,11±0,01a	A0,22±0,02a	A0,80±0,02a
	CT 10 a 20	A0,38±0,01a	B19,86±0,26a	A6,21±0,33a	A0,10±0,00a	A0,31±0,03a	B2,00±0,20aa	B0,15±0,01a	A1,38±0,06a	B0,10±0,00a	A0,20±0,01a	B0,57±0,04a
	CT 20 a 30	B0,20±0,01a	AB17,20±1,01a	B4,45±0,06a	B0,04±0,00a	B0,13±0,01a	C0,82±0,07	C0,08±0,01a	B0,93±0,03a	AB0,09±0,00a	B0,13±0,01a	C0,34±0,01a
	AF 0 a 10	A0,70±0,05b	A14,55±0,72a	A5,52±0,40a	A0,09±0,00b	A0,81±0,03b	A3,85±0,40b	A0,29±0,01b	A1,04±0,07b	A0,17±0,01b	A0,22±0,00a	A0,65±0,01b
	AF 10 a 20	B0,24±0,01b	A11,50±0,80b	B3,56±0,08b	B0,04±0,00b	B0,16±0,01b	B0,75±0,04b	B0,07±0,00b	B0,79±0,04b	B0,09±0,00a	B0,11±0,01b	B0,30±0,02b
	AF 20 a 30	B0,29±0,02a	A12,24±0,43b	B3,13±0,08b	B0,03±0,00b	B0,13±0,00a	B0,63±0,03a	B0,06±0,01a	B0,82±0,06a	B0,07±0,00a	B0,10±0,00a	B0,23±0,01b
03/07/2012	CT 0 a 10	A0,45±0,03a	A8,86±0,41a	AB4,56±0,38a	A0,13±0,00a	A0,24±0,01a	A2,11±0,11a	A0,20±0,01a	A1,29±0,09a	A0,07±0,01a	A0,13±0,00a	A0,97±0,05a
	CT 10 a 20	A0,39±0,02a	B12,28±0,44a	B5,44±0,35a	B0,09±0,01a	B0,17±0,01a	A1,66±0,09a	B0,09±0,01a	A1,26±0,11a	A0,08±0,00a	A0,14±0,01a	A0,88±0,05a
	CT 20 a 30	B0,28±0,03a	B12,58±0,29a	A4,25±0,21a	C0,07±0,00a	C0,09±0,01a	B0,91±0,06a	B0,08±0,01a	B0,97±0,04a	A0,06±0,00a	A0,10±0,00a	B0,56±0,06a
	AF 0 a 10	A0,60±0,01b	A8,61±0,12a	A4,63±0,28a	A0,10±0,00b	A0,57±0,02b	A4,04±0,28b	A0,25±0,00b	A1,06±0,05a	A0,12±0,00b	A0,16±0,02a	A0,76±0,04b
	AF 10 a 20	B0,29±0,02b	A8,17±0,29b	B3,37±0,23b	B0,04±0,00b	B0,11±0,01b	B0,79±0,05b	B0,09±0,00a	B0,69±0,05b	B0,06±0,00b	B0,09±0,00a	B0,48±0,03b
	AF 20 a 30	B0,26±0,01a	A8,36±0,30b	B3,26±0,14b	B0,03±0,00b	B0,08±0,01a	B0,61±0,06a	B0,08±0,00a	AB0,87±0,01a	B0,06±0,01a	B0,08±0,00a	B0,58±0,02a

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

[ε]: µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}; [φ]: µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}; [σ]: µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}; [ω]: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}; [π]: µmoles INTF g^{-1} h^{-1}; [λ]: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}.

Tabla 3.4. Actividades enzimáticas en el suelo de cultivo y en el forestado de Laraño; valores expresados en relación al carbono total (actividades específicas). Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y el forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS [ε]	BAA [φ]	URE [φ]	CEL [σ]	GLU [ω]	INV [σ]	DIES [ω]	MONO [ω]	ARIL [ω]	DES [π]	CAT [λ]
05/07/2011	CT 0 a 10	A21,98±0,90a	A748±35a	A298±26a	A5,00±0,32a	A12,91±0,89a	A74,71±5,13b	AB6,72±0,50a	A68,85±3,58a	A2,85±0,19a	AB5,23±0,30a	A26,49±2,61a
	CT 10 a 20	A26,89±3,53a	B1061±83a	B459±43a	B6,04±0,22a	B19,69±0,22a	AB98,61±8,97b	B8,12±0,11a	B77,77±3,62a	B4,86±0,31a	B6,13±0,23a	B37,94±1,77a
	CT 20 a 30	A21,97±1,70a	B987±64a	B407±25a	C3,99±0,21a	C11,38±0,73a	B48,95±2,36b	A5,36±0,22a	AB70,13±3,54a	B4,33±0,20a	A4,36±0,38a	A25,21±0,96a
	AF 0 a 10	A32,91±1,97b	A653±26a	A352±5a	A3,23±0,10b	A23,13±0,96b	A217,41±18,09b	A9,26±0,75b	A53,54±1,23b	A5,59±0,22b	A5,77±0,35a	A29,75±1,35a
	AF 10 a 20	B15,83±1,27b	B820±19b	B269±6b	B1,85±0,17b	A26,33±0,19b	B48,22±2,45b	B4,85±0,31b	B41,70±2,20b	B3,09±0,08b	B3,67±0,04b	A28,58±0,36b
	AF 20 a 30	B12,85±0,37b	A652±39b	C169±4b	B1,50±0,17b	B12,5±1,21a	B34,20±0,67a	B4,05±0,38a	B37,46±0,72b	B2,41±0,21b	B3,00±0,16b	B13,93±1,95b
14/09/2011	CT 0 a 10	A23,10±0,26a	A347±23a	A199±8a	A5,34±0,32a	AB13,49±1,11a	AB81,22±5,96a	A5,62±0,32a	A48,60±3,18a	A3,67±0,32a	A7,66±0,20a	A30,51±2,98a
	CT 10 a 20	A26,08±1,76a	B612±14a	B316±15a	A5,13±0,33a	B15,86±0,07a	A84,77±2,78a	B6,94±0,05a	B63,88±3,28a	B6,53±0,32a	B6,03±0,11a	A35,62±0,82a
	CT 20 a 30	A24,89±0,78a	C700±0a	B325±19a	B3,51±0,08a	A11,30±0,32a	B68,48±4,54a	B6,77±0,25a	B63,45±3,53a	B7,40±0,28a	B5,34±0,24a	A37,14+2,65a
	AF 0 a 10	A30,22±1,93b	A442±12b	A300±11b	A2,26±0,17b	A24,54±1,58b	A134,14±8,04b	A8,77±0,35b	A42,27±1,99a	A7,31±0,38b	A5,95±0,22b	A31,01±1,79a
	AF 10 a 20	B17,22±0,82b	A489±11b	B232±6b	A1,51±0,11b	B7,20±0,52b	B43,04±1,20b	B4,08±0,21b	B34,15±1,88b	B5,78±0,39a	B3,37±0,27b	B19,92±0,27b
	AF 20 a 30	B16,25±1,02b	B547±19b	A334±17a	A1,34±0,34b	B5,91±0,53b	B47,41±2,41b	B3,17±0,26b	B34,32±3,26b	B5,45±0,22b	B3,43±0,18b	A28,82±0,58a
10/11/2011	CT 0 a 10	A24,27±1,21a	A279±20a	A194±12a	A5,30±0,44a	A12,46±0,70a	A93,26±1,91a	A4,80±0,30a	A50,50±2,52a	A2,23±0,12a	AB5,80±0,36a	A34,61±3,01a
	CT 10 a 20	A23,89±2,30a	B554±8a	B251±6a	A5,31±0,17a	B10,26±0,46a	A81,85±5,10a	A4,62±0,38a	A57,44±3,68a	B4,03±0,09a	A6,13±0,65a	A28,16+0,45a
	CT 20 a 30	B17,53±0,69a	C704±10a	B247±6a	A3,30±0,31a	B6,71±0,39a	B52,25±1,15a	A4,41±0,15a	A56,43±3,71a	C2,97±0,09a	B4,40±0,37a	A31,35±1,41a
	AF 0 a 10	A32,92±0,57b	A530±0b	A404±48b	A4,11±0,37b	A27,71±0,89b	A156,29±7,61b	A10,09±0,11b	A44,97±3,68a	A5,88±0,41b	A6,93±0,74a	A39,10±3,98a
	AF 10 a 20	B21,18±1,25a	B699±25b	B288±11a	B2,10±0,17b	B10,90±0,88a	B62,00±1,71b	B5,42±0,14a	AB54,39±2,94a	B4,99±0,21b	B4,78±0,26a	A30,12±3,92a
	AF 20 a 30	A28,22±2,52b	B734±26a	B298±17a	B1,76±0,10b	C7,07±0,67a	C43,88±0,92a	B6,61±0,37b	B57,07±0,81a	C3,70±0,28a	B4,18±0,46a	B16,63±0,59b
19/01/2012	CT 0 a 10	A18,04±0,78a	A336+5a	A207±7a	A5,00±0,16a	A11,25±1,16a	A69,48±6,88a	A6,55±0,15[a]	A83,04±1,36a	A4,14±0,32a	A6,03±0,43a	A22,30±0,80a
	CT 10 a 20	B25,92±0,58a	B565±13a	B318±25a	A4,64±0,22a	A11,39±0,94a	A73,10±5,17a	A7,09±0,41[a]	B96,72±7,01a	B6,18±0,13a	A6,87±0,28a	A23,66±1,72a
	CT 20 a 30	A14,89±1,38a	C738±36a	B314±15a	B2,69±0,20a	B7,49±0,65a	B39,89±0,74a	A7,13±0,47a	AB86,07±3,50a	B5,54±0,41a	A6,91±1,23a	B17,05±1,41a
	AF 0 a 10	A24,67±1,56b	A424±35b	A209±10a	A3,02±0,05b	A17,52±0,41b	A111,09±3,36b	A10,76±0,68b	A50,46±3,31b	A6,70±0,64b	A5,40±0,26a	A18,70±0,86a
	AF 10 a 20	A20,57±0,59b	B624±26a	B267±6b	B2,16+0,06b	B8,01±0,23b	B57,31±3,94b	B6,99±0,16b	B87,90±2,93a	A7,02±0,46a	A5,54±0,45a	A18,12±0,95b
	AF 20 a 30	A20,01±0,71b	C512±7b	A186±16b	C1,26±0,12b	B6,18±0,59a	C33,57±2,62a	B5,78±0,14b	A61,91±1,24b	B5,08±0,37a	A4,30±0,28b	B12,07±1,26b

Tabla 3.4. (Continuación).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
16/03/2012	CT 0 a 10	A20,19±3,36a	A352±13a	A204±3a	A6,00±0,12a	A9,13±0,11a	A95,82±8,90a	A7,85±0,71a	A78,76±2,71a	3,57±0,28	A6,04±0,54a	A26,94±1,35a
	CT 10 a 20	A20,60±0,70a	B438±40a	B233±14a	B4,44±0,27a	A9,79±0,07a	A81,88±4,12a	B6,13±0,16a	A76,11±7,06a	4,43±0,36	A5,80±0,43a	B34,15±1,27a
	CT 20 a 30	A19,93±1,02a	C551±20a	A198±0a	C3,42±0,25a	B7,81±0,28a	B56,43±3,33a	B5,94±0,47a	A76,42±6,94a	3,77±0,26	A4,97±0,22a	C41,68±2,16a
	AF 0 a 10	A31,19±0,88a	A384±19a	A215±6a	A3,98±0,66b	A24,15±0,04b	A172,77±12,63b	A9,35±0,07a	A70,48±6,66a	5,81±0,30	A5,02±0,25b	A37,56±1,08b
	AF 10 a 20	B22,50±1,09a	B487±11a	B188±5b	B1,83±0,15b	B6,43±0,24b	B48,72±4,29b	B4,74±0,31a	B58,07±4,02a	4,26±0,39	B3,60±0,26a	A34,43±2,34a
	AF 20 a 30	C13,02±0,24b	AB441±6b	C160±12b	B1,16±0,11b	B5,47±0,12b	B34,19±1,63a	B3,81±0,36b	B57,15±5,04b	3,34±0,09	B3,34±0,31a	A32,04±2,92b
16/05/2012	CT 0 a 10	AB15,39±1,00a	A579±54a	A227±6a	A4,50±0,11a	A15,16±1,16	A114,15±3,56a	A8,74±0,34a	AB56,65±1,64a	A4,53±0,39a	A8,81±0,89a	A32,19±0,69a
	CT 10 a 20	B17,49±0,33a	B924±12a	B289±15a	A4,49±0,23a	A14,27±1,35	A93,22±9,07a	A7,04±0,53a	B64,37±2,62a	A4,68±0,23a	A9,35±0,51a	B26,31±1,72a
	CT 20 a 30	A10,39±0,40a	B890±52a	A231±3a	B2,01±0,17a	B6,92±0,66	B42,56±3,82a	B3,95±0,29a	A47,95±1,48a	A4,44±0,11a	B6,70±0,60a	C17,57±0,59a
	AF 0 a 10	A29,69±2,01b	A620±31a	A235±17a	A3,91±0,07b	A34,37±1,18	A164,01±16,90b	A12,50±0,51b	A44,26±2,94b	A7,15±0,32b	A9,23±0,18a	A27,87±0,29b
	AF 10 a 20	B15,69±0,62a	A744±52b	A230±5b	B2,35±0,19b	B10,20±0,76	B48,43±2,86b	B4,71±0,16b	A51,07±2,64b	B5,55±0,15b	AB7,20±0,67b	B19,40±1,47b
	AF 20 a 30	B16,62±1,34b	A697±25b	B178±5b	C1,60±0,11a	B7,16±0,02	B36,09±1,58a	B3,16±0,29a	A46,43±3,48a	B3,88±0,12a	B5,76±0,19a	C13,23±0,68b
03/07/2012	CT 0 a 10	A17,01±1,07a	A338±16a	A174±14a	A4,77±0,15a	A9,15±0,51a	A80,31±4,27a	A7,67±0,38a	A49,17±3,45a	A2,71±0,28a	A5,10±0,04a	A36,94±2,04a
	CT 10 a 20	B13,93±0,65a	B442±16a	A196±13a	B3,28±0,20a	B6,22±0,37a	B59,75±3,21a	B3,07±0,22a	A45,24±4,04a	A3,02±0,15a	A4,98±0,40a	A31,86±1,70a
	CT 20 a 30	B12,19±1,13a	C540±13a	A182±9a	B2,83±0,06a	C3,99±0,22a	B39,0±2,73a	B3,61±0,27a	A41,67±1,73a	A2,70±0,14a	A4,49±0,03a	B24,18±2,50a
	AF 0 a 10	A23,22±0,39b	A331±5a	A178±11a	A3,93±0,11b	A21,91±0,95b	A155,29±10,94b	A9,46±0,00b	AB40,55±1,76a	A4,55±0,17b	A6,30±0,90a	A29,11±1,72b
	AF 10 a 20	B15,16±0,90a	B425±15a	A175±12a	B1,89±0,09b	B5,65±0,30a	B41,19±2,50a	B4,80±0,23b	B36,07±2,70b	B3,01±0,17a	AB4,77±0,01a	A24,77±1,77b
	AF 20 a 30	B13,70±0,40a	B440±16b	A171±7a	B1,41±0,14b	B4,42±0,45a	B32,02±2,90a	B4,05±0,18a	A45,90±0,54a	B3,29±0,31a	B4,21±0,14a	A30,51±1,29a

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} C h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} C h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} C h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} C h^{-1};$^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} C h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} C h^{-1}.

Tabla 3.5. Propiedades generales del suelo de cultivo y del forestado de Laraño, mostrando el valor medio de las capas 10 a 20 y 20 a 30 cm (10 a 30 cm). Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	Ct (%)	Nt (%)	pH H_2O	pH KCl
05/07/2011	CT 0 a 10	A2,34±0,14a	A0,20±0,00a	A4,87±0,03a	A4,22±0,01a
	CT 10 a 30	A2,14±0,06a	A0,19±0,01a	B5,35±0,03a	A4,32±0,00a
	AF 0 a 10	A2,28±0,05a	A0,19±0,00a	A5,98±0,03b	A4,92±0,02b
	AF 10 a 30	B1,81±0,04b	B0,14±0,01b	B5,49±0,03b	B4,29±0,01a
14/09/2011	CT 0 a 10	A2,55±0,10a	A0,23±0,00a	A4,61±0,01a	A4,12±0,02a
	CT 10 a 30	B2,03±0,13a	B0,19±0,00a	B5,04±0,03a	B4,20±0,01a
	AF 0 a 10	A2,78±0,07a	A0,23±0,01a	A5,81±0,00b	A4,76±0,02b
	AF 10 a 30	B1,81±0,09b	B0,16±0,00b	B5,43±0,03b	B4,21±0,01a
10/11/2011	CT 0 a 10	A2,45±0,09a	A0,22±0,00a	A5,44±0,09a	A4,52±0,21a
	CT 10 a 30	A2,29±0,18a	A0,21±0,00a	A5,13±0,02a	B4,18±0,00a
	AF 0 a 10	A2,44±0,15a	A0,20±0,00b	A5,97±0,07b	A5,06±0,01b
	AF 10 a 30	B1,36±0,09b	B0,13±0,01b	B5,56±0,04b	B4,33±0,01b
19/01/2012	CT 0 a 10	A2,59±0,08a	A0,22±0,00a	A5,51±0,12a	A4,18±0,02a
	CT 10 a 30	B2,20±0,07a	A0,22±0,00a	A5,43±0,03a	A4,23±0,00a
	AF 0 a 10	A3,10±0,06b	A0,22±0,01a	A6,05±0,07b	A4,94±0,01b
	AF 10 a 30	B1,73±0,06b	B0,15±0,00b	B5,47±0,03a	B4,23±0,00a
16/03/2012	CT 0 a 10	A2,71±0,11a	A0,22±0,00a	A5,25±0,02a	A4,15±0,01a
	CT 10 a 30	B2,39±0,05a	A0,20±0,00a	A5,25±0,04a	A4,13±0,01a
	AF 0 a 10	A2,47±0,06b	A0,19±0,01b	A5,91±0,02b	A4,81±0,01b
	AF 10 a 30	B1,81±0,07b	B0,15±0,00b	B5,44±0,02b	B4,19±0,00a
16/05/2012	CT 0 a 10	A2,50±0,03a	A0,22±0,00a	A5,35±0,01a	A4,19±0,01a
	CT 10 a 30	B2,04±0,06a	B0,19±0,01a	A5,35±0,01a	A4,20±0,03a
	AF 0 a 10	A2,35±0,03b	A0,20±0,00a	A5,86±0,03b	A4,81±0,03b
	AF 10 a 30	B1,65±0,05b	B0,14±0,00b	B5,39±0,03a	B4,19±0,02a
03/07/2012	CT 0 a 10	A2,62±0,25a	A0,22±0,01a	A5,48±0,04a	A4,27±0,04a
	CT 10 a 30	A2,55±0,14a	A0,20±0,00a	A5,38±0,03a	A4,15±0,03a
	AF 0 a 10	A2,60±0,05a	A0,20±0,01a	A6,07±0,04b	A4,90±0,02b
	AF 10 a 30	B1,91±0,11b	B0,14±0,01b	B5,58±0,01b	B4,12±0,05a

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

Tabla 3.6. Actividades enzimáticas del suelo de cultivo y del forestado de Laraño, mostrando el valor medio de las capas 10 a 20 y 20 a 30 cm (10 a 30 cm); valores expresados en relación al peso de suelo. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
05/07/2011	CT 0 a 10	A0,51±0,02a	A17,49±0,83a	A6,97±0,60a	A0,12±0,01a	A0,30±0,02a	A1,75±0,12a	A0,16±0,01a	A1,61±0,08a	A0,07±0,00a	A0,12±0,01a	A0,62±0,06a
	CT 10 a 30	A0,53±0,06a	A21,96±1,58a	A9,29±0,74a	A0,11±0,00a	B0,34±0,01a	B1,60±0,12a	A0,15±0,00a	A1,59±0,08a	B0,10±0,01a	A0,11±0,01a	A0,68±0,03a
	AF 0 a 10	A0,75±0,04b	A14,86±0,59a	A8,01±0,11a	A0,07±0,00b	A0,53±0,02b	A4,95±0,41b	A0,21±0,02b	A1,22±0,03b	A0,13±0,00b	A0,13±0,01a	A0,68±0,03a
	AF 10 a 30	B0,26±0,01b	A13,31±0,53b	B3,95±0,09b	B0,03±0,00b	B0,35±0,01a	B0,74±0,03b	B0,08±0,01b	B0,72±0,03b	B0,05±0,00b	B0,06±0,00b	B0,38±0,02b
14/09/2011	CT 0 a 10	A0,59±0,01a	A8,86±0,58a	A5,07±0,21a	A0,14±0,01a	A0,34±0,03a	A2,07±0,15a	A0,14±0,01a	A1,24±0,08a	A0,09±0,01a	A0,20±0,01a	A0,78±0,08a
	CT 10 a 30	A0,52±0,03a	B13,25±0,16a	B6,50±0,35a	B0,09±0,00a	A0,28±0,00a	B1,57±0,07a	A0,14±0,00a	A1,29±0,07a	B0,14±0,01a	B0,12±0,00a	A0,74±0,03a
	AF 0 a 10	A0,84±0,05b	A12,31±0,34b	A8,36±0,31b	A0,06±0,00b	A0,68±0,04b	A3,73±0,22b	A0,24±0,01b	A1,18±0,06a	A0,20±0,01b	A0,17±0,01a	A0,86±0,05a
	AF 10 a 30	B0,30±0,02b	B9,34±0,27b	B5,02±0,20b	B0,03±0,00b	B0,12±0,01b	B0,82±0,03b	B0,07±0,00b	B0,62±0,05b	B0,10±0,01b	B0,06±0,00b	B0,43±0,01b
10/11/2011	CT 0 a 10	A0,60±0,03a	A6,84±0,48a	A4,77±0,29a	A0,13±0,01a	A0,31±0,02a	A2,29±0,05a	A0,12±0,01a	A1,24±0,06a	A0,05±0,00a	A0,14±0,01a	A0,85±0,07a
	CT 10 a 30	B0,48±0,04a	B14,28±0,19a	A5,71±0,14a	A0,10±0,01a	B0,20±0,01a	B1,56±0,08a	A0,10±0,01a	A1,31±0,08a	A0,08±0,00a	A0,12±0,01a	B0,68±0,02a
	AF 0 a 10	A0,80±0,01b	A12,91±0,00b	A9,85±1,16b	A0,10±0,01a	A0,68±0,02b	A3,81±0,19b	A0,25±0,00b	A1,10±0,09b	A0,14±0,01b	A0,17±0,02a	A0,95±0,10b
	AF 10 a 30	B0,33±0,03b	B9,73±0,35b	B3,98±0,19b	B0,03±0,00b	B0,12±0,01b	B0,73±0,02b	B0,08±0,00a	B0,76±0,03b	B0,06±0,00a	B0,06±0,00b	B0,32±0,03b
19/01/2012	CT 0 a 10	A0,47±0,02a	A8,71±0,12a	A5,36±0,19a	A0,13±0,00a	A0,29±0,03a	A1,80±0,18a	A0,17±0,00a	A2,15±0,04a	A0,11±0,01a	A0,16±0,01a	A0,58±0,02a
	CT 10 a 30	A0,45±0,02a	B14,29±0,53a	A6,96±0,44a	B0,08±0,00a	A0,21±0,02a	B1,26±0,07a	A0,16±0,01a	A2,02±0,12a	A0,13±0,01a	A0,15±0,02a	B0,45±0,03a
	AF 0 a 10	A0,76±0,05b	A13,12±1,10b	A6,47±0,31b	A0,09±0,00b	A0,54±0,01b	A3,44±0,10b	A0,33±0,02b	A1,56±0,10b	A0,21±0,02b	A0,17±0,01a	A0,58±0,03a
	AF 10 a 30	B0,35±0,01b	B9,78±0,27b	B3,88±0,20b	B0,03±0,00b	B0,12±0,01b	B0,78±0,06b	B0,11±0,00b	B1,28±0,04b	B0,10±0,01a	B0,08±0,01b	B0,26±0,02b
16/03/2012	CT 0 a 10	A0,55±0,09a	A9,52±0,34a	A5,53±0,08a	A0,16±0,00a	A0,25±0,00a	A2,59±0,24a	A0,21±0,02a	A2,13±0,07a	A0,10±0,01a	A0,16±0,01a	A0,73±0,04a
	CT 10 a 30	B0,48±0,02a	A11,71±0,73a	A5,20±0,19a	B0,10±0,01a	A0,21±0,00a	B1,68±0,09a	B0,14±0,01a	B1,82±0,17a	A0,10±0,01a	A0,13±0,01a	B0,90±0,04a
	AF 0 a 10	A0,77±0,02b	A9,49±0,47a	A5,31±0,15a	A0,10±0,02b	A0,60±0,00b	A4,27±0,31b	A0,23±0,00a	A1,74±0,16b	A0,14±0,01b	A0,12±0,01b	A0,93±0,03b
	AF 10 a 30	B0,32±0,01b	A8,37±0,16b	B3,13±0,15b	B0,03±0,00b	B0,11±0,00b	B0,75±0,05b	B0,08±0,01b	B1,04±0,08b	B0,07±0,00a	B0,06±0,01b	B0,60±0,05b

Tabla 3.6. (Continuación)

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
16/05/2012	CT 0 a 10	A0,38±0,02a	A14,45±1,35a	A5,67±0,15a	A0,11±0,00a	A0,38±0,03a	A2,85±0,09a	A0,22±0,01a	A1,41±0,04a	A0,11±0,01a	A0,22±0,02a	A0,80±0,02a
	CT 10 a 30	A0,29±0,01a	B18,53±0,64a	A5,33±0,20a	B0,07±0,00a	B0,22±0,02a	B1,41±0,13a	B0,11±0,01a	B1,15±0,04a	A0,09±0,00a	A0,17±0,01a	B0,45±0,02a
	AF 0 a 10	A0,70±0,05b	A14,55±0,72a	A5,52±0,40a	A0,09±0,00b	A0,81±0,03b	A3,85±0,40b	A0,29±0,01a	A1,04±0,07b	A0,17±0,01a	A0,22±0,00a	A0,65±0,01b
	AF 10 a 30	B0,27±0,02a	B11,87±0,62b	B3,34±0,08b	B0,03±0,00b	B0,14±0,01b	B0,69±0,04b	B0,06±0,00a	B0,80±0,05a	B0,08±0,00a	B0,11±0,01a	B0,27±0,02b
03/07/2012	CT 0 a 10	A0,45±0,03a	A8,86±0,41a	A4,56±0,38a	A0,13±0,00a	A0,24±0,01a	A2,11±0,11a	A0,20±0,01a	A1,29±0,09a	A0,07±0,01a	A0,13±0,00a	A0,97±0,05a
	CT 10 a 30	A0,34±0,02a	B12,43±0,37a	A4,85±0,28a	A0,08±0,00a	B0,13±0,01a	B1,28±0,08a	B0,08±0,01a	A1,11±0,08a	A0,07±0,00a	A0,12±0,01a	A0,72±0,05a
	AF 0 a 10	A0,60±0,01b	A8,61±0,12a	A4,63±0,28a	A0,10±0,00a	A0,57±0,02b	A4,04±0,28b	A0,25±0,00a	A1,06±0,05b	A0,12±0,00b	A0,16±0,02a	A0,76±0,04b
	AF 10 a 30	B0,28±0,01a	A8,27±0,29b	B3,31±0,18b	B0,03±0,00b	B0,10±0,01a	B0,70±0,05b	B0,08±0,00a	B0,78±0,03b	B0,06±0,00a	B0,09±0,00b	B0,53±0,03b

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 3.7. Actividades enzimáticas del suelo de cultivo y del forestado de Laraño, mostrando el valor medio de las capas 10 a 20 y 20 a 30 cm (10 a 30 cm); valores expresados en relación al carbono total (actividades específicas). Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS [ε]	BAA [φ]	URE [φ]	CEL [σ]	GLU [ω]	INV [σ]	DIES [ω]	MONO [ω]	ARIL [ω]	DES [π]	CAT [λ]
05/07/2011	CT 0 a 10	A21,98±0,90a	A748±35a	A298±26a	A5,00±0,32a	A12,91±0,89a	A74,71±5,13a	A6,72±0,50a	A68,85±3,58a	A2,85±0,19a	A5,23±0,30a	A26,49±2,61a
	CT 10 a 30	A24,43±2,61a	B1024±74a	B433±34a	A5,02±0,21a	A15,53±0,47a	A73,78±5,66a	A6,74±0,17a	A73,95±3,58a	B4,60±0,25a	A5,25±0,31a	A31,57±1,37a
	AF 0 a 10	A32,91±1,97b	A653±26b	A352±5a	A3,23±0,10b	A23,13±0,99b	A217,41±18,09b	A9,26±0,75b	A53,54±1,23b	A5,59±0,22b	A5,77±0,35a	A29,75±1,35a
	AF 10 a 30	B14,34±0,82b	A736±29b	B219±5b	B1,67±0,17b	B19,42±0,70b	B41,21±1,56b	B4,45±0,35b	B39,58±1,46b	B2,75±0,15b	B3,33±0,10b	B21,26±1,15b
14/09/2011	CT 0 a 10	A23,10±0,26a	A347±23a	A199±8a	A5,34±0,32a	A13,49±1,11a	A81,22±5,96a	A5,62±0,32a	A48,60±3,18a	A3,67±0,32a	A7,66±0,20a	A30,51±2,98a
	CT 10 a 30	A25,49±1,27a	B656±7a	B321±17a	A4,32±0,21a	A13,58±0,20a	A76,62±3,66a	A6,86±0,15a	B63,67±3,41a	B6,97±0,30a	B5,69±0,17a	A36,38±1,73a
	AF 0 a 10	A30,22±1,93a	A442±12a	A300±11a	A2,26±0,17b	A24,54±1,58b	A134,14±8,04b	A8,77±0,35b	A42,27±1,99b	A7,31±0,38b	A5,95±0,22b	A31,01±1,79a
	AF 10 a 30	B16,74±0,92b	B518±15b	A283±11a	B1,42±0,23b	B6,55±0,52b	B45,23±1,80b	B3,63±0,24b	B34,24±2,57b	A5,62±0,31b	B3,40±0,23b	B24,37±0,43b
10/11/2011	CT 0 a 10	A24,27±1,21a	A279±20a	A194±12a	A5,30±0,44a	A12,46±0,70a	A93,26±1,91a	A4,80±0,30a	A50,50±2,52a	A2,23±0,12a	A5,80±0,36a	A34,61±3,01a
	CT 10 a 30	A20,71±1,50a	B629±9a	B249±6a	A4,30±0,24a	B8,49±0,43a	B67,05±3,13a	A4,52±0,27a	A56,93±3,69a	B3,50±0,09a	A5,27±0,51a	A29,76±0,93a
	AF 0 a 10	A32,92±0,57a	A530±0b	A404±48b	A4,11±0,37a	A27,71±0,89b	A156,29±7,61b	A10,09±0,11b	A44,97±3,68a	A5,88±0,41b	A6,93±0,74a	A39,10±3,98a
	AF 10 a 30	B24,70±1,89a	B717±26a	B293±14b	B1,93±0,13b	B8,99±0,77a	B52,94±1,32a	B6,01±0,25b	B55,73±1,87a	A4,35±0,24a	B4,48±0,36a	B23,37±2,25a
19/01/2012	CT 0 a 10	A18,04±0,78a	A336±5a	A207±7a	A5,00±0,16a	A11,25±1,16a	A69,48±6,88a	A6,55±0,15a	A83,04±1,36a	A4,14±0,32a	A6,03±0,43a	A22,30±0,80a
	CT 10 a 30	A20,40±0,98a	B652±25	B316±20a	A3,67±0,21a	A9,44±0,79a	B56,50±2,96a	A7,11±0,44a	A91,40±5,26a	A5,86±0,27a	A6,89±0,76a	A20,36±1,56a
	AF 0 a 10	A24,67±1,56b	A424±35b	A209±10a	A3,02±0,05b	A17,52±0,41b	A111,09±3,36b	A10,76±0,68b	A50,46±3,31b	A6,70±0,64b	A5,40±0,26a	A18,70±0,86a
	AF 10 a 30	A20,29±0,65a	B568±16b	A226±11b	B1,71±0,09b	B7,09±0,41b	B45,44±3,28a	A6,39±0,15a	B74,90±2,09b	A6,05±0,42a	A4,92±0,36b	A15,10±1,11b
16/03/2012	CT 0 a 10	A20,19±3,36a	A352±13a	A204±3a	A6,00±0,12a	A9,13±0,11a	A95,82±8,90a	A7,85±0,71a	A78,76±2,71a	A3,57±0,28a	A6,04±0,54a	A26,94±1,35a
	CT 10 a 30	A20,26±0,86a	B495±30a	A216±7a	B3,93±0,26a	A8,80±0,17a	B69,16±3,73a	A6,04±0,31a	A76,27±7,00a	A4,10±0,31a	A5,38±0,33a	B37,91±1,72a
	AF 0 a 10	A31,19±0,88b	A384±19a	A215±6a	A3,98±0,66b	A24,15±0,04b	A172,77±12,63b	A9,35±0,07a	A70,48±6,66a	A5,81±0,30a	A5,02±0,25a	A37,56±1,08b
	AF 10 a 30	B17,76±0,67a	B464±9a	B174±8b	B1,49±0,13b	B5,95±0,18b	B41,45±2,96b	B4,27±0,33b	B57,61±4,53b	A3,80±0,24a	B3,47±0,28b	A33,24±2,63a

Tabla 3.7. (Continuación).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
16/05/2012	CT 0 a 10	A15,39±1,00a	A579±54a	A227±6a	A4,50±0,11a	A15,16±1,16a	A114,15±3,56a	A8,74±0,34a	A56,65±1,64a	A4,53±0,39a	A8,81±0,89a	A32,19±0,69a
	CT 10 a 30	A13,94±0,36a	B907±32a	B260±9a	B3,25±0,20a	A10,59±1,01a	B67,89±6,45a	B5,49±0,41a	A56,16±2,05a	A4,56±0,17a	A8,03±0,55a	B21,94±1,16a
	AF 0 a 10	A29,69±2,01b	A620±31a	A235±17a	A3,91±0,07b	A34,37±1,18b	A164,01±16,90b	A12,50±0,51b	A44,26±2,94b	A7,15±0,32b	A9,23±0,18a	A27,87±0,29a
	AF 10 a 30	B16,15±0,98a	B721±38a	B204±5b	B1,97±0,15b	B8,68±0,39a	B42,26±2,22b	B3,94±0,22b	A48,75±3,06b	B4,71±0,14a	B6,48±0,43a	B16,31±1,07b
03/07/2012	CT 0 a 10	A17,01±1,07a	A338±16a	A174±14a	A4,77±0,15a	A9,15±0,51a	A80,31±4,27a	A7,67±0,38a	A49,17±3,45a	A2,71±0,28a	A5,10±0,04a	A36,94±2,04a
	CT 10 a 30	A13,06±0,89a	B491±14a	A189±11a	B3,06±0,13a	B5,11±0,30a	B49,40±2,97a	B3,34±0,24a	A43,46±2,89a	A2,86±0,15a	A4,74±0,22a	B28,02±2,10a
	AF 0 a 10	A23,22±0,39b	A331±5a	A178±11a	A3,93±0,11b	A21,91±0,95b	A155,29±10,94b	A9,46±0,00b	A40,55±1,76b	A4,55±0,17b	A6,30±0,90b	A29,11±1,72b
	AF 10 a 30	B14,43±0,65a	B432±15a	A173±10a	B1,65±0,12b	B5,03±0,38a	B36,61±2,70b	B4,43±0,20b	A40,99±1,62a	B3,15±0,24a	A4,49±0,07a	A27,64±1,53a

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} C h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} C h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} C h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} C h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} C h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} C h^{-1}.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 3.8. Propiedades generales del suelo de cultivo y del forestado de Pontevea. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	Ct (%)	Nt (%)	pH H_2O	pH KCl
05/07/2011	CT 0 a 10	A1,79±0,08a	A0,16±0,01a	A5,27±0,02a	A4,46±0,01a
	CT 10 a 20	AB1,74±0,06a	A0,16±0,00a	B5,55±0,00a	B4,50±0,00a
	CT 20 a 30	B1,54±0,07a	A0,15±0,00a	B5,55±0,01a	B4,49±0,00a
	AF 0 a 10	A2,61±0,05b	A0,21±0,00b	A5,46±0,04b	A4,40±0,00b
	AF 10 a 20	B1,89±0,10a	B0,14±0,00a	A5,45±0,04a	B4,26±0,01b
	AF 20 a 30	B1,86±0,14b	B0,13±0,00a	A5,53±0,01a	C4,29±0,01b
14/09/2011	CT 0 a 10	A1,62±0,08a	A0,15±0,00a	A5,08±0,01a	A4,38±0,01a
	CT 10 a 20	A1,69±0,12a	A0,14±0,00a	B5,40±0,04a	B4,50±0,00a
	CT 20 a 30	A1,61±0,06a	A0,14±0,00a	B5,50±0,00a	B4,50±0,01a
	AF 0 a 10	A2,50±0,10b	A0,21±0,00b	A5,26±0,01b	A4,32±0,00b
	AF 10 a 20	B1,78±0,04b	B0,16±0,00a	B5,12±0,02b	B4,17±0,00b
	AF 20 a 30	C1,49±0,05b	B0,14±0,00a	B5,13±0,07b	C4,24±0,01b
10/11/2011	CT 0 a 10	A1,76±0,08a	A0,16±0,00a	A5,32±0,05a	A4,38±0,01a
	CT 10 a 20	A1,59±0,10a	A0,15±0,00a	A5,41±0,02a	B4,50±0,00a
	CT 20 a 30	A1,65±0,15a	A0,15±0,00a	A5,42±0,01a	B4,50±0,01a
	AF 0 a 10	A3,03±0,07b	A0,24±0,00b	A5,45±0,06a	A4,27±0,00b
	AF 10 a 20	B1,70±0,13a	B0,16±0,00b	A5,53±0,01a	B4,58±0,01b
	AF 20 a 30	B1,79±0,02a	B0,15±0,00a	B5,36±0,01a	A4,29±0,01b
19/01/2012	CT 0 a 10	A1,68±0,16a	A0,16±0,01a	A5,43±0,04a	A4,37±0,01a
	CT 10 a 20	A1,59±0,08a	A0,15±0,00a	A5,51±0,01a	B4,45±0,01a
	CT 20 a 30	A1,78±0,10a	A0,15±0,00a	A5,51±0,01a	B4,46±0,01a
	AF 0 a 10	A2,86±0,08b	A0,23±0,00b	AB5,38±0,00a	A4,31±0,01b
	AF 10 a 20	B1,48±0,06a	B0,15±0,00a	A5,32±0,03b	B4,18±0,01b
	AF 20 a 30	B1,76±0,16a	B0,14±0,01a	B5,45±0,03a	A4,27±0,01b
16/03/2012	CT 0 a 10	A1,44±0,10a	A0,16±0,00a	A5,17±0,04a	A4,33±0,01a
	CT 10 a 20	B1,20±0,04a	A0,16±0,00a	B5,37±0,06a	A4,29±0,04a
	CT 20 a 30	A1,60±0,04a	A0,16±0,00a	B5,31±0,00a	A4,25±0,01a
	AF 0 a 10	A2,65±0,05b	A0,22±0,00b	A5,44±0,14b	A4,45±0,02b
	AF 10 a 20	B1,67±0,06b	B0,15±0,00a	B5,19±0,00b	B4,14±0,01b
	AF 20 a 30	B1,71±0,11a	B0,14±0,00a	B5,23±0,03a	B4,20±0,04a
16/05/2012	CT 0 a 10	A1,55±0,05a	A0,15±0,00a	A5,39±0,00a	A4,32±0,01a
	CT 10 a 20	A1,53±0,07a	A0,16±0,01a	A5,49±0,01a	B4,39±0,01a
	CT 20 a 30	A1,50±0,04a	A0,15±0,00a	A5,51±0,01a	B4,40±0,00a
	AF 0 a 10	A2,40±0,04b	A0,21±0,01b	A5,38±0,01a	A4,29±0,01a
	AF 10 a 20	B1,53±0,06a	B0,16±0,00a	A5,29±0,05b	B4,18±0,01b
	AF 20 a 30	B1,55±0,13a	B0,14±0,00a	A5,39±0,03a	B4,20±0,00b

Tabla 3.8. (Continuación).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	Ct (%)	Nt (%)	pH H_2O	pH KCl
03/07/2012	**CT 0 a 10**	A1,99±0,14a	A0,14±0,01a	A5,62±0,03a	A4,40±0,05a
	CT 10 a 20	A1,85±0,06a	A0,13±0,00a	A5,63±0,05a	A4,41±0,01a
	CT 20 a 30	A2,03±0,05a	A0,15±0,00a	A5,61±0,01a	A4,42±0,00a
	AF 0 a 10	A3,26±0,05b	A0,22±0,00b	A5,45±0,02b	A4,27±0,03a
	AF 10 a 20	B2,06±0,07a	B0,15±0,00a	B5,28±0,01b	B4,11±0,04b
	AF 20 a 30	B1,95±0,14a	B0,13±0,01a	A5,48±0,02b	A4,28±0,01b

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

Ct= carbono total; Nt= nitrógeno total.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 3.9. Actividades enzimáticas en el suelo de cultivo y en el forestado de Pontevea; valores expresados en relación al peso de suelo. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
05/07/2011	CT 0 a 10	A0,35±0,03a	A8,68±0,31a	A3,72±0,38a	A0,08±0,01a	A0,16±0,00a	A0,93±0,02a	A0,14±0,01a	A1,15±0,06a	A0,08±0,01a	A0,13±0,00	A0,56±0,02a
	CT 10 a 20	B0,48±0,02a	B10,58±0,43a	A4,28±0,18a	B0,11±0,01a	B0,23±0,02a	A1,16±0,05a	B0,19±0,01a	A1,22±0,04a	B0,11±0,01a	A0,14±0,01	B0,38±0,04a
	CT 20 a 30	A0,25±0,01a	A8,93±0,8a	A4,38±0,15a	AB0,08±0,00a	A0,16±0,02a	A0,91±0,03a	A0,14±0,00a	A1,13±0,07a	AB0,09±0,01a	A0,12±0,01	AB0,52±0,03a
	AF 0 a 10	A0,79±0,06b	A16,76±0,39b	A8,22±0,28b	A0,11±0,01a	A0,74±0,04b	A2,82±0,20b	A0,20±0,01b	A1,30±0,04a	A0,14±0,01b	A0,27±0,04	A0,94±0,09b
	AF 10 a 20	B0,44±0,01a	B13,14±0,47b	B4,63±0,13a	B0,06±0,00b	B0,13±0,01b	B0,86±0,01b	B0,08±0,01b	B1,04±0,03b	B0,06±0,00b	B0,11±0,01	B0,42±0,05a
	AF 20 a 30	C0,31±0,01a	C11,45±0,16b	B4,25±0,22a	B0,06±0,00a	B0,13±0,00a	B0,75±0,08a	B0,07±0,01b	B0,95±0,05b	B0,06±0,00b	B0,09±0,01	B0,38±0,00a
14/09/2011	CT 0 a 10	A0,41±0,02a	A6,28±0,17a	A2,60±0,17a	A0,05±0,00a	A0,13±0,02a	A0,81±0,01a	A0,09±0,00a	A1,50±0,12a	A0,09±0,01a	A0,12±0,01a	A0,46±0,08a
	CT 10 a 20	AB0,46±0,04a	A6,49±0,09a	B3,21±0,11a	AB0,06±0,00a	A0,16±0,01a	B0,99±0,04a	B0,13±0,00a	B1,28±0,04a	AB0,11±0,01a	A0,14±0,01a	A0,51±0,10a
	CT 20 a 30	B0,48±0,01a	A7,47±0,54a	AB2,96±0,04a	B0,07±0,01a	A0,18±0,01a	B1,07±0,08a	B0,12±0,01a	B1,23±0,05a	B0,11±0,00a	A0,13±0,01a	A0,58±0,06a
	AF 0 a 10	A0,76±0,02b	A15,37±0,42b	A7,45±0,26b	A0,11±0,01b	A0,62±0,03b	A3,20±0,02b	A0,17±0,01b	A1,78±0,04b	A0,16±0,01b	A0,27±0,02b	A0,98±0,08b
	AF 10 a 20	B0,36±0,03a	B13,35±0,36b	B4,82±0,07b	B0,03±0,00b	B0,14±0,01a	B1,13±0,03a	B0,08±0,00b	B1,18±0,02a	B0,11±0,00a	B0,10±0,01a	B0,47±0,04a
	AF 20 a 30	B0,37±0,05a	C10,27±0,56b	C3,18±0,16a	B0,02±0,00b	C0,08±0,00b	C0,78±0,08b	B0,05±0,00b	B1,04±0,06a	B0,11±0,00a	B0,09±0,01b	B0,42±0,03a
10/11/2011	CT 0 a 10	AB0,50±0,03a	A8,58±0,12a	A3,96±0,11a	A0,07±0,01a	A0,21±0,01a	A0,71±0,02a	A0,23±0,02a	A1,25±0,03a	A0,08±0,00a	A0,14±0,01a	A0,52±0,03
	CT 10 a 20	A0,58±0,02a	A8,89±0,12a	A4,59±0,11a	A0,06±0,00a	A0,15±0,01a	A0,72±0,06a	B0,11±0,01a	A1,22±0,07a	A0,08±0,00a	A0,13±0,01a	B0,32±0,03
	CT 20 a 30	B0,46±0,02a	A9,55±0,13a	A4,67±0,06a	A0,07±0,00a	A0,18±0,00a	A0,77±0,05a	B0,12±0,01a	A1,25±0,05a	A0,07±0,00a	A0,13±0,00a	B0,33±0,03
	AF 0 a 10	A0,79±0,04b	A14,92±0,75b	A13,40±0,86b	A0,14±0,01b	A0,61±0,07b	A3,25±0,32b	A0,21±0,02a	A1,32±0,13a	A0,15±0,01b	A0,25±0,01b	A1,01±0,04
	AF 10 a 20	B0,36±0,00b	B11,72±0,42b	B6,23±0,09b	B0,03±0,00b	B0,16±0,01a	B0,61±0,06a	B0,09±0,01a	B0,95±0,03b	B0,11±0,00b	B0,13±0,01a	B0,31±0,04
	AF 20 a 30	B0,38±0,03a	C10,42±0,14a	B4,49±0,11a	B0,03±0,00b	B0,11±0,01a	B0,48±0,00a	B0,06±0,01b	B0,84±0,06b	C0,07±0,00a	C0,10±0,00b	C0,37±0,03
19/01/2012	CT 0 a 10	A0,54±0,02a	A8,77±0,12	A4,29±0,38a	A0,03±0,00a	AB0,23±0,00a	A0,94±0,06a	A0,14±0,01	A1,06±0,01a	A0,14±0,01a	A0,07±0,01a	A0,40±0,11a
	CT 10 a 20	AB0,48±0,03a	A8,89±0,48	A3,47±0,27a	A0,03±0,00a	A0,17±0,01a	A0,75±0,04a	B0,12±0,00	A1,04±0,10a	A0,14±0,01a	B0,10±0,01a	A0,31±0,02a
	CT 20 a 30	B0,40±0,01a	A8,54±0,53	A3,42±0,05a	A0,03±0,00a	B0,24±0,02a	A0,89±0,03a	B0,12±0,01	A1,14±0,01a	A0,17±0,01a	B0,11±0,00a	A0,49±0,02a
	AF 0 a 10	A1,01±0,04b	A13,77±0,19	A9,74±0,51b	A0,08±0,00b	A0,63±0,04b	A2,86±0,20b	A0,18±0,00	A1,44±0,10b	A0,26±0,01b	A0,19±0,00b	A0,73±0,07b
	AF 10 a 20	B0,39±0,07a	A12,79±0,71	B4,92±0,09b	B0,02±0,00a	B0,13±0,01a	B0,83±0,05a	B0,08±0,00	B0,94±0,05a	B0,16±0,00a	B0,11±0,01a	B0,22±0,01a
	AF 20 a 30	B0,40±0,04a	B9,62±0,26	C3,21±0,09a	B0,02±0,00b	B0,09±0,01b	B0,71±0,05a	B0,07±0,00	B0,75±0,02b	C0,10±0,00b	C0,08±0,01b	B0,21±0,01b

Tabla 3.9. (Continuación).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS [ε]	BAA [φ]	URE [φ]	CEL [σ]	GLU [ω]	INV [σ]	DIES [ω]	MONO [ω]	ARIL [ω]	DES [π]	CAT [λ]
16/03/2012	CT 0 a 10	A0,40±0,03a	A9,50±0,44a	A4,37±0,38a	A0,04±0,00a	A0,15±0,00a	A0,80±0,01a	A0,11±0,00a	A1,68±0,04a	A0,07±0,00a	A0,10±0,00a	A0,29±0,06a
	CT 10 a 20	A0,45±0,02a	A8,98±0,12a	A4,09±0,15a	A0,04±0,00a	A0,13±0,00a	A0,80±0,06a	A0,12±0,01a	A1,64±0,04a	A0,08±0,01a	A0,10±0,00a	A0,29±0,02a
	CT 20 a 30	A0,36±0,01a	A9,57±0,26a	A4,17±0,35a	A0,04±0,00a	A0,13±0,00a	A0,83±0,03a	A0,11±0,01a	A1,77±0,14a	A0,07±0,00a	A0,11±0,00a	A0,35±0,00a
	AF 0 a 10	A0,65±0,05b	A18,18±0,65b	A13,62±0,23b	A0,07±0,00b	A0,67±0,07b	A3,47±0,15b	A0,16±0,01b	A2,47±0,24b	A0,14±0,00b	A0,17±0,00b	A0,82±0,04b
	AF 10 a 20	B0,30±0,02b	B14,42±0,52b	B5,57±0,15b	B0,02±0,00b	B0,13±0,01a	B1,00±0,06a	B0,09±0,00a	B1,86±0,13a	B0,08±0,01a	B0,10±0,00a	B0,40±0,01a
	AF 20 a 30	B0,30±0,02a	C10,18±0,24a	C3,94±0,38a	B0,03±0,00b	B0,08±0,01a	C0,70±0,05a	B0,07±0,00b	C1,43±0,03a	C0,05±0,00a	B0,08±0,01b	C0,24±0,00a
16/05/2012	CT 0 a 10	A0,44±0,04a	A7,91±0,78a	A3,32±0,12a	A0,05±0,00a	A0,20±0,00a	A0,60±0,05a	A0,10±0,01a	A1,64±0,02a	A0,09±0,01a	A0,12±0,00a	A0,46±0,01a
	CT 10 a 20	A0,48±0,04a	A8,06±0,39a	A3,42±0,24a	A0,07±0,00a	A0,23±0,01a	A0,79±0,06a	A0,11±0,01a	A1,62±0,03a	A0,12±0,01a	B0,16±0,01a	A0,44±0,04a
	CT 20 a 30	A0,51±0,02a	A8,33±0,77a	A3,76±0,23a	AB0,06±0,00a	A0,24±0,02a	A0,81±0,07a	A0,11±0,00a	A1,55±0,06a	AB0,11±0,00a	AB0,14±0,01a	B0,67±0,03a
	AF 0 a 10	A0,78±0,02b	A18,34±1,08b	A7,79±0,57b	A0,10±0,01b	A0,84±0,06b	A3,01±0,10b	A0,15±0,00b	A1,47±0,12a	A0,19±0,01b	0,24±0,00b	A0,83±0,04b
	AF 10 a 20	B0,33±0,03b	B14,85±0,69b	B4,06±0,15a	B0,03±0,00b	B0,14±0,01a	B0,76±0,08a	B0,06±0,00b	B1,17±0,06b	B0,09±0,00b	0,12±0,00b	B0,38±0,03a
	AF 20 a 30	B0,27±0,02b	C10,49±0,24a	C2,92±0,17a	B0,03±0,00b	B0,10±0,01b	C0,52±0,04b	B0,04±0,00b	B1,07±0,05b	B0,07±0,01b	0,09±0,01b	B0,37±0,04b
03/07/2012	CT 0 a 10	A0,32±0,01a	A7,44±0,57a	A2,84±0,17a	A0,05±0,00a	A0,20±0,00a	A0,79±0,01a	A0,17±0,01a	A0,93±0,10a	A0,07±0,00a	A0,10±0,01a	AB0,40±0,00a
	CT 10 a 20	A0,39±0,00a	A6,64±0,09a	A3,00±0,26a	B0,07±0,01a	A0,26±0,01a	A0,89±0,05a	B0,11±0,01a	A1,02±0,05a	B0,10±0,01a	A0,11±0,01a	A0,34±0,04a
	CT 20 a 30	B0,50±0,04a	A6,91±0,09a	A3,30±0,16a	B0,07±0,00a	A0,29±0,01a	A1,06±0,08a	A0,15±0,01a	A0,96±0,02a	B0,09±0,00a	A0,12±0,00a	B0,50±0,01a
	AF 0 a 10	A0,80±0,03b	A13,79±0,67b	A9,77±0,68b	A0,12±0,01b	A0,83±0,06b	A2,82±0,23b	A0,17±0,00a	A1,38±0,03b	A0,16±0,00b	A0,19±0,02b	A0,87±0,05b
	AF 10 a 20	B0,28±0,01b	B9,86±0,52b	B4,21±0,15b	B0,04±0,00b	B0,19±0,02a	B0,70±0,03a	B0,07±0,00b	B0,96±0,05a	B0,07±0,00b	B0,10±0,01a	B0,32±0,02a
	AF 20 a 30	B0,29±0,02b	C7,03±0,28a	C2,86±0,18b	C0,02±0,00a	B0,15±0,01b	B0,42±0,04b	B0,08±0,00b	B0,83±0,03a	B0,07±0,00b	B0,09±0,01a	B0,33±0,02b

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

[ε]: µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}; [φ]: µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}; [σ]: µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}; [ω]: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}; [π]: µmoles INTF g^{-1} h^{-1}; [λ]: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}.

Tabla 3.10. Actividades enzimáticas en el suelo de cultivo y en el forestado de Pontevea; valores expresados en relación al carbono total (actividades específicas). Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS [ε]	BAA [φ]	URE [φ]	CEL [σ]	GLU [ω]	INV [σ]	DIES [ω]	MONO [ω]	ARIL [ω]	DES [π]	CAT [λ]
05/07/2011	CT 0 a 10	A19,57±1,47	A484±17a	A207±21a	A4,53±0,36a	A8,66±0,22a	A51,77±1,08a	A7,72±0,62a	A64,02±3,09a	A4,37±0,37a	A7,29±0,12a	A31,33±1,04a
	CT 10 a 20	B27,58±1,03	B607±24a	AB245±10a	B6,26±0,62a	B13,33±0,87a	B66,57±3,09a	B10,85±0,42a	A70,12±2,07a	B6,39±0,56a	A7,87±0,77a	B21,88±2,49a
	CT 20 a 30	A16,45±0,50	B581±54a	B285±10a	AB5,23±0,09a	AB10,62±1,00a	B59,11±1,97a	A9,05±0,27a	A73,55±4,88a	B5,96±0,44a	A7,78±0,66a	A33,97±1,87a
	AF 0 a 10	A30,27±2,19b	A643±15b	A315±11b	A4,03±0,41a	A28,43±1,59b	A108,30±7,84b	A7,50±0,45a	A49,88±1,56b	A5,23±0,23a	A10,33+1,37b	A35,91±3,40a
	AF 10 a 20	B23,28±0,43a	A696±25a	B245±7a	A3,06±0,02b	B7,09±0,43b	B45,56±0,49b	B4,04±0,32b	A54,93±1,65b	B3,43±0,12b	B5,96±0,68a	B22,08±2,49a
	AF 20 a 30	C16,56±0,72a	A614±8a	B228±12b	A3,05±0,09b	B7,17±0,23a	B40,36±4,10b	B3,93±0,38b	A50,73±2,56b	B3,17±0,26b	B4,65±0,35b	B20,30±0,11b
14/09/2011	CT 0 a 10	A25,08±1,29a	AB387±11a	A160±11a	A2,91±0,22a	A7,96±0,98a	A50,05±0,77a	A5,45±0,19a	A92,33±7,33a	A5,42±0,50a	A7,42±0,36a	A28,16±4,63a
	CT 10 a 20	A26,92±2,65a	B383±5a	B190±6a	A3,41±0,28a	AB9,49±0,82a	AB58,31±2,41a	B7,78±0,12a	B75,76±2,31a	AB6,42±0,50a	A8,25±0,43a	A30,28±5,96a
	CT 20 a 30	A29,86±0,72a	A463±34a	B184±3a	B4,34±0,37a	B10,99±0,59a	B66,37±4,71a	B7,36±0,45a	B76,39±3,02a	B7,05±0,24a	A8,16±0,66a	A36,14±3,53a
	AF 0 a 10	A30,51±0,77a	A614±17b	A298±10b	A4,50±0,29b	A24,74±1,04b	A128,00±0,83b	A6,66±0,57a	A71,04±1,61b	A6,25±0,55a	A10,61±0,67b	A38,98±3,02a
	AF 10 a 20	B20,54±1,42a	B752±20b	A271±4b	B1,95±0,07b	B8,09±0,48a	B63,38±1,52a	B4,36±0,09b	A66,64±0,85a	A6,13±0,22a	B5,80±0,56b	A26,41±2,15a
	AF 20 a 30	B24,72±3,26a	B691±38b	B214±11b	B1,64±0,11b	B5,08±0,33b	C52,25±5,42b	B3,35±0,08b	A70,00±3,70a	A7,32±0,26a	B5,96±0,38b	A27,94±1,74a
10/11/2011	CT 0 a 10	A28,59±1,46a	A487±7a	A225±6a	A3,93±0,44a	A11,98±0,39a	A40,03±1,42a	A12,80±1,11	A70,76±1,54a	A4,45±0,27a	A7,99±0,76a	A29,53±1,44a
	CT 10 a 20	B36,27±1,11a	B560±8a	B289±7a	A3,92±0,24a	A9,13±0,65a	A45,22±3,79a	B7,10±0,59	B76,86±4,67a	B5,31±0,26a	A8,35±0,55a	B20,24±1,71a
	CT 20 a 30	A27,82±1,00a	B80±8a	B283±4a	A3,96±0,23a	A10,91±0,30a	A46,63±2,85a	B7,46±0,43	B76,05±2,75a	A4,32±0,17a	A7,92±0,25a	B20,20±1,71a
	AF 0 a 10	A26,10±1,30a	A493±25a	A443±28b	A4,51±0,25a	A20,03±2,23b	A107,28±10,72b	A7,09±0,54	A43,54±4,25b	A4,86±0,24a	A8,19±0,27a	A33,46±1,22a
	AF 10 a 20	B21,18±0,14b	B688±25b	B366±5b	B2,03±0,21b	B9,17±0,59a	B35,69±3,27a	AB5,28±0,32	B55,75±1,72b	B6,44±0,16b	A7,49±0,33a	B15,92±1,10a
	AF 20 a 30	B21,24±1,79b	C581±8a	C251±6a	B1,74±0,05b	B6,21±0,54b	B26,88±0,19a	B3,36±0,28	B47,05±3,11b	C3,64±0,28a	B5,68±0,17b	B20,55±1,94a
19/01/2012	CT 0 a 10	A32,37±1,43a	A523±7a	A256±23a	A1,96±0,18a	A13,76±0,28a	A56,10±3,68a	A8,51±0,35a	A63,45±0,51a	A8,09±0,67a	A4,30±0,39a	AB23,89±6,69a
	CT 10 a 20	A29,98±2,16a	A557±30a	AB218±17a	B2,13±0,22a	B10,92±0,86a	A46,91±2,51a	B7,34±0,11a	A65,18±6,01a	A8,77±0,82a	B6,23±0,55a	B19,41±1,17a
	CT 20 a 30	B22,74±0,33a	A480±30a	B192±3a	A1,93±0,04a	AB13,28±0,86a	A50,18±1,70a	B6,99±0,33a	A63,85±0,75a	A9,32±0,37a	B5,99±0,12a	B27,74±0,95a
	AF 0 a 10	A35,45±1,38a	A482±7a	A341±18b	A2,69±0,15b	A22,05±1,27b	A100,09±7,04b	A6,31±0,16b	A50,50±3,51b	A9,18±0,21a	A6,50±0,14b	A25,49±2,31a
	AF 10 a 20	B26,54±4,80a	B867±48b	A333±6b	B1,46±0,03a	B9,10±0,78a	B56,11±3,73a	A5,56±0,22b	B63,96±3,41a	B10,73±0,07b	A7,22±0,47a	AB14,86±0,49a
	AF 20 a 30	B22,65±2,14a	A547±15a	B183±5a	B1,03±0,05b	C5,27±0,41b	C40,14±2,90a	B4,10±0,03b	A42,50±1,14b	A5,97±0,12b	B4,70±0,43b	A11,92±0,85b

Tabla 3.10. (Continuación).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS [ε]	BAA [φ]	URE [φ]	CEL [σ]	GLU [ω]	INV [σ]	DIES [ω]	MONO [ω]	ARIL [ω]	DES [π]	CAT [λ]
16/03/2012	CT 0 a 10	A27,80±2,22a	A659±31a	AB303±26a	A2,60±0,06a	A10,19±0,22a	AB55,59±0,88a	A7,68±0,26a	AB116,87±3,05a	AB4,85±0,31a	AB6,95±0,22a	A19,95±4,06a
	CT 10 a 20	B37,66±1,79a	B747±10a	A340±12a	B3,48±0,37a	A10,94±0,28a	A66,20±4,64a	B9,75±0,78a	A136,72±3,47a	A6,55±1,02a	B8,16±0,19a	A24,25±1,34a
	CT 20 a 30	A22,78±0,76a	A598±16a	B261±22a	A2,69±0,12a	A8,06±0,20a	B51,86±2,13a	A6,93±0,59a	B110,77±8,76a	B4,24±0,30a	A6,67±0,19a	A22,08±0,17a
	AF 0 a 10	A24,54±1,86a	A687±25a	A514±9b	A2,79±0,10a	A25,27±2,55b	A131,01±5,68b	A6,20±0,19a	AB93,35±8,92b	A5,25±0,17a	A6,51±0,11a	A31,12±1,54b
	AF 10 a 20	B18,21±1,03b	B863±31b	B333±9a	B1,28±0,09b	B7,65±0,69a	B59,58±3,46a	A5,49±0,22b	B111,27±7,81b	A4,78±0,40a	A5,99±0,12b	A23,69±0,56a
	AF 20 a 30	B17,26±1,05a	C594±14a	C230±22a	B1,79±0,05b	B4,81±0,39a	C40,94±2,99a	A4,32±0,08b	A83,18±1,52b	B2,95±0,16a	B4,73±0,47a	B14,07±0,05b
16/05/2012	CT 0 a 10	A28,27±2,83a	A511±51a	A214±8a	A3,31±0,23a	A12,81±0,31a	A38,77±3,03a	A6,64±0,52a	A106,10±1,20a	A5,83±0,45a	A7,43±0,27a	A29,49±0,74a
	CT 10 a 20	A31,59±2,83a	A528±26a	A224±16a	B4,66±0,27a	A14,88±0,87a	AB51,52±3,89a	A7,49±0,73a	A106,29±1,70a	B7,70±0,66a	B10,21±0,92a	A28,63±2,57a
	CT 20 a 30	A33,62±1,16a	A554±52a	A250±15a	A3,87±0,12a	A15,88±1,49a	B54,00±4,48a	A7,01±0,03a	A103,07±4,21a	AB6,99±0,30a	B9,24±0,52a	B44,73±2,26a
	AF 0 a 10	A32,65±0,84a	A766±45b	A325±24b	A4,32±0,24b	A35,15±2,39b	A125,73±4,37b	A6,19±0,12a	A61,52±4,88b	A7,77±0,54b	A10,17±0,15b	A34,59±1,60a
	AF 10 a 20	B21,53±2,27b	B969±45b	B265±10a	B1,93±0,10b	B9,23±0,39b	B49,34±5,18b	B3,72±0,32b	B76,63±4,23b	B6,00±0,13b	B7,77±0,06b	B24,80±1,84a
	AF 20 a 30	B17,06±1,48b	B675±16a	C188±11b	B1,71±0,09b	B6,56±0,42b	C33,72±2,51b	B2,80±0,15a	AB68,75±3,02b	C4,35±0,33b	C5,70±0,39b	B23,78±2,31b
03/07/2012	CT 0 a 10	A16,03±0,36a	A374±29a	A143±9a	A2,64±0,21a	A10,11±0,23a	A39,55±0,52a	A8,56±0,49a	A46,65±4,94a	A3,49±0,10a	A5,17±0,33a	AB20,02±0,21a
	CT 10 a 20	A21,28±0,02a	B358±5a	A162±14a	B3,53±0,31a	B14,26±0,29a	AB47,78±2,83a	B6,14±0,35a	A54,99±2,65a	B5,37±0,31a	A6,04±0,34a	A18,09±1,98a
	CT 20 a 30	B24,67±2,20a	B340±5a	A162±8a	B3,55±0,19a	B14,30±0,67a	B52,35±4,03a	C7,48±0,25a	A47,20±1,11a	C4,67±0,13a	A5,89±0,24a	B24,58±0,44a
	AF 0 a 10	A24,51±0,95a	A423±20b	A300±21b	A3,81±0,30b	A25,42±1,74b	A86,47±7,11b	A5,31±0,15b	A42,35±0,86a	A4,81±0,09b	A5,74±0,53a	A26,81±1,42b
	AF 10 a 20	B13,70±0,66a	B478±25b	B204±7b	B1,84±0,18b	B9,44±0,94b	B33,82±1,65b	B3,47±0,16b	A46,31±2,60b	B3,57±0,10b	A5,02±0,34a	B15,71±1,09a
	AF 20 a 30	B14,71±1,12b	B360±14b	C147±9a	C0,88±0,07b	B7,50±0,61b	C21,34±2,05b	B4,05±0,16b	A42,45±1,63a	B3,52±0,09b	A4,68±0,49a	B17,00±1,07b

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

[ε]: µmoles tirosina g^{-1} C h^{-1}; [φ]: µmoles NH_3 g^{-1} C h^{-1}; [σ]: µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}; [ω]: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} C h^{-1}; [π]: µmoles INTF g^{-1} C h^{-1}; [λ]: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} C h^{-1}.

Tabla 3.11. Propiedades generales del suelo de cultivo y del forestado de Pontevea, mostrando el valor medio de las capas 10 a 20 y 20 a 30 cm (10 a 30 cm). Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	Ct (%)	Nt (%)	pH H_2O	pH KCl
05/07/2011	CT 0 a 10	A1,79±0,08a	A0,16±0,01a	A5,27±0,02a	A4,46±0,01a
	CT 10 a 30	A1,64±0,15a	A0,16±0,01a	B5,55±0,00a	A4,50±0,01a
	AF 0 a 10	A2,61±0,05b	A0,21±0,00b	A5,46±0,04b	A4,40±0,00b
	AF 10 a 30	B1,88±0,02b	B0,14±0,01b	A5,49±0,06a	B4,27±0,02b
14/09/2011	CT 0 a 10	A1,62±0,08a	A0,15±0,00a	A5,08±0,01a	A4,38±0,01a
	CT 10 a 30	A1,65±0,06a	A0,14±0,00a	B5,45±0,07a	B4,50±0,00a
	AF 0 a 10	A2,50±0,10b	A0,21±0,00b	A5,26±0,01b	A4,32±0,00b
	AF 10 a 30	B1,63±0,21a	B0,15±0,01a	B5,12±0,01b	B4,20±0,05b
10/11/2011	CT 0 a 10	A1,76±0,08a	A0,16±0,00a	A5,08±0,01a	A4,38±0,01a
	CT 10 a 30	B1,62±0,04a	A0,15±0,00a	B5,45±0,07a	B4,50±0,00a
	AF 0 a 10	A3,03±0,07b	A0,24±0,00b	A5,45±0,06b	A4,27±0,00b
	AF 10 a 30	B1,75±0,06a	B0,16±0,01a	A5,44±0,12a	B4,43±0,21b
19/01/2012	CT 0 a 10	A1,68±0,16a	A0,17±0,01a	A5,43±0,04a	A4,37±0,01a
	CT 10 a 30	A1,69±0,13a	A0,15±0,01a	B5,51±0,00a	B4,45±0,00a
	AF 0 a 10	A2,86±0,08b	A0,23±0,00b	A5,38±0,00b	A4,31±0,01a
	AF 10 a 30	B1,62±0,20a	B0,15±0,01a	A5,39±0,09b	B4,22±0,06b
16/03/2012	CT 0 a 10	A1,44±0,10a	A0,16±0,00a	A5,17±0,04a	A4,33±0,01a
	CT 10 a 30	A1,40±0,28a	A0,16±0,00a	A5,34±0,04a	A4,27±0,03a
	AF 0 a 10	A2,65±0,05b	A0,22±0,00b	A5,44±0,14b	A4,45±0,02b
	AF 10 a 30	B1,69±0,03b	B0,15±0,01a	B5,21±0,03b	B4,17±0,04b
16/05/2012	CT 0 a 10	A1,55±0,05a	A0,15±0,00a	A5,39±0,00a	A4,32±0,01a
	CT 10 a 30	A1,52±0,02a	A0,15±0,01a	A5,50±0,01a	A4,40±0,01a
	AF 0 a 10	A2,40±0,04b	A0,21±0,01b	A5,38±0,01a	A4,29±0,01a
	AF 10 a 30	B1,54±0,02a	B0,15±0,02a	A5,34±0,07b	B4,19±0,01b
03/07/2012	CT 0 a 10	A1,99±0,14a	A0,15±0,01a	A5,62±0,03a	A4,40±0,05a
	CT 10 a 30	A1,94±0,13a	A0,14±0,01a	A5,62±0,01a	A4,42±0,01a
	AF 0 a 10	A3,26±0,06b	A0,22±0,00b	A5,45±0,02b	A4,27±0,03b
	AF 10 a 30	B2,01±0,08a	B0,14±0,01a	B5,38±0,14b	B4,19±0,12b

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

Tabla 3.12. Actividades enzimáticas del suelo de cultivo y del forestado de Pontevea, mostrando el valor medio de las capas 10 a 20 y 20 a 30 cm (10 a 30 cm); valores expresados en relación al peso de suelo. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS [ε]	BAA [φ]	URE [φ]	CEL [σ]	GLU [ω]	INV [σ]	DIES [ω]	MONO [ω]	ARIL [ω]	DES [π]	CAT [λ]
05/07/2011	CT 0 a 10	A0,35±0,03a	A8,68±0,31a	A3,72±0,38a	A0,08±0,01a	A0,16±0,00a	A0,93±0,02a	A0,14±0,01a	A1,15±0,06a	A0,08±0,01a	A0,13±0,00a	A0,56±0,02a
	CT 10 a 30	A0,37±0,16a	A9,76±1,17a	B4,33±0,08a	A0,09±0,02a	A0,20±0,05a	A1,03±0,18a	A0,16±0,04a	A1,18±0,07a	A0,10±0,01a	A0,13±0,01a	B0,45±0,10a
	AF 0 a 10	A0,79±0,06b	A16,76±0,39b	A8,22±0,28b	A0,11±0,01a	A0,74±0,04b	A2,82±0,20b	A0,20±0,01b	A1,30±0,04a	A0,14±0,01b	A0,27±0,04b	A0,94±0,09b
	AF 10 a 30	B0,37±0,09a	B12,29±1,19b	B4,44±0,27a	B0,06±0,00b	B0,13±0,00b	B0,81±0,08b	B0,07±0,00b	B0,99±0,06b	B0,06±0,00b	B0,10±0,02a	B0,40±0,03a
14/09/2011	CT 0 a 10	A0,41±0,02a	A6,28±0,17a	A2,60±0,17a	A0,05±0,00a	A0,13±0,02a	A0,81±0,01a	A0,09±0,00a	A1,50±0,12a	A0,09±0,01a	A0,12±0,01a	A0,46±0,08a
	CT 10 a 30	A0,47±0,02a	A6,98±0,70a	A3,09±0,18a	A0,06±0,01a	A0,17±0,01a	B1,03±0,06a	A0,13±0,01a	B1,26±0,04a	A0,11±0,00a	A0,14±0,01a	B0,55±0,05a
	AF 0 a 10	B0,76±0,02b	B15,37±0,42b	B7,45±0,26b	B0,11±0,01b	B0,62±0,03b	A3,20±0,02b	B0,17±0,01b	A1,78±0,04b	B0,16±0,01b	B0,27±0,02b	A0,98±0,08b
	AF 10 a 30	B0,37±0,00b	B11,81±2,18b	B4,00±1,16a	B0,03±0,01a	B0,11±0,05a	B0,95±0,25a	B0,06±0,02b	B1,11±0,10b	B0,11±0,00a	B0,10±0,01a	B0,44±0,04b
10/11/2011	CT 0 a 10	A0,50±0,03a	A8,58±0,12a	A3,96±0,11a	A0,07±0,01a	A0,21±0,01a	A0,71±0,02a	A0,23±0,02a	A1,25±0,03a	A0,08±0,00a	A0,14±0,01a	A0,52±0,03a
	CT 10 a 30	A0,52±0,08a	A9,22±0,47a	A4,63±0,06a	A0,06±0,00a	B0,16±0,02a	A0,74±0,04a	B0,12±0,01a	A1,24±0,02a	A0,08±0,01a	A0,13±0,00a	B0,33±0,01a
	AF 0 a 10	B0,79±0,04b	A14,92±0,75b	A13,40±0,86b	A0,14±0,01b	A0,61±0,07b	A3,25±0,32b	A0,21±0,02a	A1,32±0,13a	A0,15±0,01b	A0,25±0,01b	A1,01±0,04b
	AF 10 a 30	B0,37±0,01b	B11,07±0,92a	B5,36±1,23a	B0,03±0,00b	B0,13±0,03a	B0,55±0,09b	B0,08±0,02a	B0,90±0,07b	B0,09±0,03a	B0,11±0,02a	B0,34±0,04a
19/01/2012	CT 0 a 10	A0,54±0,02a	A8,77±0,12a	A4,29±0,38a	A0,03±0,00a	A0,23±0,00a	A0,94±0,06a	A0,14±0,01a	A1,06±0,01a	A0,14±0,01a	A0,07±0,01a	A0,40±0,11a
	CT 10 a 30	A0,44±0,05a	A8,71±0,25a	B3,45±0,04a	A0,03±0,00a	A0,21±0,04a	A0,82±0,10a	A0,12±0,01a	A1,09±0,07a	A0,15±0,02a	A0,10±0,01a	A0,40±0,13a
	AF 0 a 10	A1,01±0,04b	A13,77±0,19b	A9,74±0,51b	A0,08±0,00b	A0,63±0,04b	A2,86±0,20a	A0,18±0,00a	A1,44±0,10b	A0,26±0,01b	A0,19±0,00b	A0,73±0,07b
	AF 10 a 30	B0,40±0,00a	A11,21±2,24a	B4,06±1,21a	B0,02±0,00a	B0,11±0,03b	B0,77±0,09a	B0,08±0,01a	B0,85±0,14b	B0,13±0,04a	B0,09±0,02a	B0,21±0,01b
16/03/2012	CT 0 a 10	A0,40±0,03a	A9,50±0,44a	A4,37±0,38a	A0,04±0,00a	A0,15±0,00a	A0,80±0,01a	A0,11±0,00a	A1,68±0,04a	A0,07±0,00a	A0,10±0,00a	A0,29±0,06a
	CT 10 a 30	A0,41±0,06a	A9,27±0,42a	A4,13±0,06a	A0,04±0,00a	A0,13±0,00a	A0,81±0,02a	A0,11±0,00a	A1,71±0,09a	A0,07±0,01a	A0,10±0,01a	A0,32±0,04a
	AF 0 a 10	A0,65±0,05b	A18,18±0,65b	A13,62±0,23b	A0,07±0,00b	A0,67±0,07b	A3,47±0,15b	A0,16±0,01a	A2,47±0,24b	A0,14±0,00b	A0,17±0,00b	A0,82±0,04b
	AF 10 a 30	B0,30±0,01b	B12,30±3,00b	B4,76±1,15a	B0,03±0,01a	B0,11±0,03a	B0,85±0,21a	B0,08±0,01a	B1,64±0,31a	B0,07±0,02a	B0,09±0,01a	B0,32±0,11a

Tabla 3.12. (Continuación).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
16/05/2012	CT 0 a 10	A0,44±0,04a	A7,91±0,78a	A3,32±0,12a	A0,05±0,00a	A0,20±0,00a	A0,60±0,05a	A0,10±0,01a	A1,64±0,02a	A0,09±0,01a	A0,12±0,00a	A0,46±0,01a
	CT 10 a 30	A0,49±0,02a	A8,19±0,19a	A3,59±0,24a	A0,06±0,01a	A0,23±0,01a	A0,80±0,02a	A0,11±0,01a	A1,59±0,05a	A0,11±0,01a	A0,15±0,01a	A0,55±0,17a
	AF 0 a 10	A0,78±0,02b	A18,34±1,08b	A7,79±0,57b	A0,10±0,01b	A0,84±0,06b	A3,01±0,10b	A0,15±0,00b	A1,47±0,12b	A0,19±0,01b	A0,24±0,00b	A0,83±0,04b
	AF 10 a 30	B0,30±0,05b	B12,67±3,09a	B3,49±0,80a	B0,03±0,00a	B0,12±0,03b	B0,64±0,16b	B0,05±0,01b	B1,12±0,07b	B0,08±0,02a	B0,10±0,02a	B0,37±0,01b
03/07/2012	CT 0 a 10	A0,32±0,01	A7,44±0,57a	A2,84±0,17a	A0,05±0,00a	A0,20±0,00a	A0,79±0,01a	A0,17±0,01a	A0,93±0,10a	A0,07±0,00a	A0,10±0,01a	A0,40±0,00a
	CT 10 a 30	B0,45±0,08	A6,78±0,19a	A3,15±0,22a	A0,07±0,00a	B0,28±0,02a	A0,98±0,13a	A0,13±0,03a	A0,99±0,04a	A0,10±0,00a	A0,12±0,01a	A0,42±0,12a
	AF 0 a 10	A0,80±0,03	A13,79±0,67b	A9,77±0,68b	A0,12±0,01b	A0,83±0,06b	A2,82±0,23b	A0,17±0,00a	A1,38±0,03b	A0,16±0,00b	A0,19±0,02b	A0,87±0,05b
	AF 10 a 30	B0,28±0,00	B8,44±2,00b	B3,53±0,95a	B0,03±0,01b	B0,17±0,03b	B0,56±0,20b	B0,08±0,01b	B0,89±0,09a	B0,07±0,00a	B0,10±0,01a	B0,33±0,01b

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} h^{-1}.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Tabla 3.13. Actividades enzimáticas del suelo de cultivo y del forestado de Pontevea, mostrando el valor medio de las capas 10-20 y 20-30 cm (10-30 cm); valores expresadas en relación al carbono total (actividades específicas). Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre las diferentes capas de un mismo suelo ($p \leq 0,05$). Letras minúsculas indican diferencias significativas entre capas similares del suelo de cultivo y del forestado ($p \leq 0,05$).

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
05/07/2011	CT 0 a 10	A19,57±1,47a	A484±17a	A207±21a	A4,53±0,36a	A8,66±0,22a	A51,77±1,08a	A7,72±0,62a	A64,02±3,09a	A4,37±0,37a	A7,29±0,12a	A31,33±1,04a
	CT 10 a 30	A22,02±0,76a	B594±39a	B265±10a	B5,75±0,35a	A11,98±0,93a	B62,84±2,53a	A9,95±0,35a	A71,83±3,48a	B6,18±0,50a	A7,83±0,72a	A27,92±2,18a
	AF 0 a 10	A30,27±2,19b	A643±15b	A315±11b	A4,03±0,41a	A28,43±1,59b	A108,30±7,84b	A7,50±0,45a	A49,88±1,56b	A5,23±0,23a	A10,33±1,37b	A35,91±3,40a
	AF 10 a 30	B19,92±0,57a	A655±17b	B237±9b	B3,06±0,06b	B7,13±0,33b	B42,96±2,29b	B3,98±0,35b	A52,83±2,10b	B3,30±0,19b	B5,31±0,51b	B21,19±1,30a
14/09/2011	CT 0 a 10	A25,08±1,29a	A387±11a	A160±11a	A2,91±0,22a	A7,96±0,98a	A50,05±0,77a	A5,45±0,19a	A92,33±7,33a	A5,42±0,50a	A7,42±0,36a	A28,16±4,63a
	CT 10 a 30	A28,39±1,69a	B423±19a	A187±4a	A3,87±0,33a	A10,24±0,70a	B62,34±3,56a	A7,57±0,29a	B76,07±2,66a	A6,73±0,37a	A8,20±0,54a	A33,21±4,74a
	AF 0 a 10	A30,51±0,77b	A614±17b	A298±10b	A4,50±0,29b	A24,74±1,04b	A128,00±0,83b	A6,66±0,57b	A71,04±1,61b	A6,25±0,55a	A10,61±0,67b	A38,98±3,02b
	AF 10 a 30	B22,63±2,34b	B721±29b	B242±7b	B1,80±0,09b	B6,58±0,40b	B57,82±3,47a	B3,85±0,09b	B68,32±2,27b	A6,73±0,24a	B5,88±0,47b	B27,18±1,94b
10/11/2011	CT 0 a 10	A28,59±1,46a	A487±7a	A225±6a	A3,93±0,44a	A11,98±0,39a	A40,03±1,42a	A12,80±1,11a	A70,76±1,54a	A4,45±0,27a	A7,99±0,76a	A29,53±1,44a
	CT 10 a 30	A32,05±1,06a	B570±8a	B286±5a	A3,94±0,24a	A10,02±0,47a	A45,93±3,32a	B7,28±0,51a	A76,46±3,71a	A4,81±0,21a	A8,14±0,40a	B20,22±1,71a
	AF 0 a 10	A26,10±1,30a	A493±25a	A443±28b	A4,51±0,25b	A20,03±2,23b	A107,28±10,72b	A7,09±0,54b	A43,54±4,25b	A4,86±0,24a	A8,19±0,27a	A33,46±1,22a
	AF 10 a 30	B21,21±0,96b	B634±16b	B308±6a	B1,89±0,13b	B7,69±0,56b	B31,29±1,73b	B4,32±0,30b	B51,40±2,42b	B5,04±0,22a	B6,59±0,25b	B18,23±1,52a
19/01/2012	CT 0 a 10	A32,37±1,43a	A523±7a	A256±23a	A1,96±0,18a	A13,76±0,28a	A56,10±3,68a	A8,51±0,35a	A63,45±0,51a	A8,09±0,67a	A4,30±0,39a	A23,89±6,69a
	CT 10 a 30	B26,36±1,24a	A519±30a	B205±10a	A2,03±0,13a	A12,10±0,86a	A48,54±2,10a	A7,17±0,22a	A64,51±3,38a	A9,05±0,59a	B6,11±0,33a	A23,58±1,06a
	AF 0 a 10	A35,45±1,38b	A482±7a	A341±18b	A2,69±0,15b	A22,05±1,27b	A100,09±7,04b	A6,31±0,16a	A50,50±3,51b	A9,18±0,21a	A6,50±0,14b	A25,49±2,31a
	AF 10 a 30	B24,59±3,47b	B707±31b	B258±6b	B1,25±0,04b	B7,19±0,59a	B48,12±3,31a	B4,83±0,12b	A53,23±2,28b	A8,35±0,10a	A5,96±0,45a	B13,39±0,67b
16/03/2012	CT 0 a 10	A27,80±2,22a	A659±31a	A303±26a	A2,60±0,06a	A10,19±0,22a	A55,59±0,88a	A7,68±0,26a	A116,87±3,05a	A4,85±0,31a	A6,95±0,22a	A19,95±4,06a
	CT 10 a 30	A30,22±1,27a	A672±13a	A300±17a	B3,09±0,24a	A9,50±0,24a	A59,03±3,38a	A8,34±0,68a	A123,75±6,12a	A5,40±0,66a	A7,41±0,19a	A23,17±0,76a
	AF 0 a 10	A24,54±1,86a	A687±25a	A514±9b	A2,79±0,10a	A25,27±2,55b	A131,01±5,68b	A6,20±0,19b	A93,35±8,92a	A5,25±0,17b	A6,51±0,11a	A31,12±1,54b
	AF 10 a 30	B17,73±1,04b	B728±22b	B282±16a	B1,53±0,07b	B6,23±0,54b	B50,26±3,23a	B4,91±0,15b	A97,23±4,66b	B3,87±0,28a	B5,36±0,30b	B18,88±0,30b

Tabla 3.13. (Continuación)

Fecha muestreo	Suelo y profundidad (cm)	CAS $^{\varepsilon}$	BAA $^{\varphi}$	URE $^{\varphi}$	CEL $^{\sigma}$	GLU $^{\omega}$	INV $^{\sigma}$	DIES $^{\omega}$	MONO $^{\omega}$	ARIL $^{\omega}$	DES $^{\pi}$	CAT $^{\lambda}$
16/05/2012	CT 0 a 10	A28,27±2,83a	A511±51a	A214±8a	A3,31±0,23a	A12,81±0,31a	A38,77±3,03a	A6,64±0,52a	A106,10±1,20a	A5,83±0,45a	A7,43±0,27a	A29,49±0,74a
	CT 10 a 30	A32,60±1,99a	A541±39a	A237±16a	A4,26±0,20a	B15,38±1,18a	B52,76±4,19a	A7,25±0,38a	A104,68±2,96a	A7,35±0,48a	A9,72±0,72a	A36,68±2,41a
	AF 0 a 10	A32,65±0,84a	A766±45b	A325±24b	A4,32±0,24b	A35,15±2,39a	A125,73±4,37b	A6,19±0,12a	A61,52±4,88b	A7,77±0,54b	A10,17±0,15b	A34,59±1,60a
	AF 10 a 30	B19,30±1,88b	B822±30b	B227±10a	B1,82±0,09b	B7,89±0,40b	B41,53±3,85a	B3,26±0,24b	B72,69±3,62b	A5,18±0,23b	B6,74±0,22b	B24,29±2,08b
03/07/2012	CT 0 a 10	A16,03±0,36a	A374±29a	A143±9a	A2,64±0,21a	A10,11±0,23a	A39,55±0,52a	A8,56±0,49a	A46,65±4,94a	A3,49±0,10a	A5,17±0,33a	A20,02±0,21a
	CT 10 a 30	B22,98±1,11a	A349±5a	B162±11a	B3,54±0,25a	A14,28±0,48a	B50,07±3,43a	A6,81±0,30a	A51,10±1,88a	A5,02±0,22a	A5,97±0,29a	A21,33±1,21a
	AF 0 a 10	A24,51±0,95b	A423±20b	A300±21b	A3,81±0,30b	A25,42±1,74b	A86,47±7,11b	A5,31±0,15b	A42,35±0,86b	A4,81±0,09b	A5,74±0,53a	A26,81±1,42a
	AF 10 a 30	B14,21±0,89b	A419±20b	B175±8a	B1,36±0,13b	B8,47±0,78b	B27,58±1,85b	B3,76±0,16b	A44,38±2,12b	A3,55±0,10b	A4,85±0,42b	B16,36±1,08a

CT= suelo de cultivo; AF= suelo forestado.

CAS= proteasa-caseína; BAA= proteasa-BAA; CEL= CM-celulasa; GLU= β-glucosidasa; INV= invertasa; DIES= fosfodiesterasa; MONO= fosfomonoesterasa; ARIL= arilsulfatasa; DES= deshidrogenasa; CAT= catalasa.

$^{\varepsilon}$: µmoles tirosina g^{-1} C h^{-1}; $^{\varphi}$: µmoles NH_3 g^{-1} C h^{-1}; $^{\sigma}$: µmoles glucosa g^{-1} C h^{-1}; $^{\omega}$: µmoles *p*-nitrofenol g^{-1} C h^{-1}; $^{\pi}$: µmoles INTF g^{-1} h^{-1}; $^{\lambda}$: µmoles H_2O_2 consumidos g^{-1} C h^{-1}.

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA