

**Actividad polifenol oxidasa en suelos del norte-árido de México tratados con enmiendas orgánicas****Polyphenol oxidase activity in soils of arid-north of Mexico treated with organic amendments**

Erika Nava-Reyna, Aldo Rafael Martínez-Sifuentes, Vicenta Constante-García, Julián Cerano -Paredes y Miguel Rivera-González

<sup>1</sup> Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Relación Agua, Suelo, Planta, Atmósfera (CENID RASPA), INIFAP. Km. 6.5 margen derecha Canal de Sacramento, Gómez Palacio, C.P. 35140, Gómez Palacio, Durango

\*Autor para correspondencia: nava.erika@inifap.gob.mx

**RESUMEN**

La mineralización de la materia orgánica implica procesos metabólicos catalizados por enzimas, por lo que su actividad es un indicador de cambios tempranos en la calidad del suelo, además de su facilidad de medición y rápida respuesta a las prácticas de manejo agrícola. Las enzimas oxidasas como polifenol oxidasa y peroxidasa, están involucradas en una gran variedad de procesos ecosistémicos como la ontogenia, mecanismos de defensa y la adquisición de carbono y nitrógeno. Por lo anterior, la presente investigación tuvo como objetivo evaluar el efecto de la aplicación de distintas enmiendas orgánicas sobre la actividad fenol oxidasa (polifenol oxidasa y peroxidasa) en cultivos de maíz del norte árido de México. Los resultados demostraron una influencia del tipo de fertilización sobre la actividad de las enzimas en el suelo, así como la influencia de la disponibilidad de oxígeno, ya que la actividad de ambas disminuyó a mayor profundidad del muestreo. Además, se demostró la influencia de fenómenos climáticos (granizo) sobre la actividad microbiana, ya que al dañar el cultivo también se modifican las condiciones medioambientales y la calidad de la materia orgánica que entra al suelo.

Palabras clave: composta, vermicomposta, estiércol bovino, Comarca Lagunera

**ABSTRACT**

Mineralization of organic matter involves metabolic processes catalyzed by enzymes; hence, its activity is an indicator of early changes in soil quality, in addition to its easy measurement and rapid response to agricultural management practices. Oxidases enzymes such as polyphenol oxidase and peroxidase, are involved in a wide variety of ecosystem processes such as ontogeny, defense mechanisms and the acquisition of carbon and nitrogen. Therefore, this research aimed to evaluate the effect of the application of different organic amendments on the phenol oxidase activity (polyphenol oxidase and peroxidase) in corn crops in the arid north of Mexico. The results demonstrated an influence of the type of fertilization on the activity of enzymes in the soil, as well as the influence of oxygen availability, since both enzymes activity decreased at greater sampling depth. In addition, the influence of climatic phenomena (hail) on microbial activity was demonstrated, since it damaged crops, environmental conditions and quality of organic matter entering to soil are also modified.

Key words: compost, vermicompost, bovine manure, Comarca Lagunera

## INTRODUCCIÓN

El incremento en la población mundial ha generado una mayor demanda alimentaria y energética, la cual a su vez ha causado una sobreexplotación de suelos agrícolas, con lo que se ha reducido la calidad del suelo a nivel mundial, generando un proceso de erosión y desertificación al perder la materia orgánica del suelo (MOS).

La MOS juega un papel primordial en los ecosistemas al retener o suplementar nutrientes a las plantas, mejorar la agregación del suelo, reducir la erosión del suelo e incrementar la capacidad de retención de agua. La efectividad del incremento de la MOS está determinada por el aumento del balance neto de entrada y salida, lo cual se logra principalmente a través de cuatro estrategias: la disminución del nivel de la perturbación del suelo (por ejemplo, la labranza); el incremento de la biomasa y calidad de la aportación de plantas y animales al suelo (enmiendas orgánicas); mejorar la diversidad y abundancia microbiana en el suelo (como la aplicación de biofertilizantes o mejoradores de suelo) y mantener continuamente una cubierta con plantas viables. Cabe destacar que todas estas prácticas inciden directamente en el metabolismo de la microbiota del suelo, quienes son los encargados de producir enzimas y metabolitos directamente relacionados con la degradación y estabilización de las moléculas de C en el suelo.

En este sentido, las enmiendas orgánicas pueden ser considerados como una estrategia potencial en el manejo integral de nutrientes para la restauración de la calidad de suelos degradados, especialmente en zonas áridas y semiáridas (Luna *et al.*, 2016). Su uso puede explotar, traslocar, mineralizar y movilizar las reservas de P, K, y Fe del suelo, incrementar la MOS o fijar N de la atmósfera (Figueiredo *et al.*, 2011; Ahemad y Kibret, 2014; Leifheit *et al.*, 2014).

Las enmiendas orgánicas derivadas principalmente de residuos agropecuarios destacan por su efecto sobre la productividad de los cultivos y la salud de las plantas, ya que se ha observado una supresión en contra de patógenos transmitidos por el suelo (Dundore-Arias *et al.*, 2019), aspecto que ha sido ligado con los microorganismos del suelo y su actividad enzimática. Más aún, la adición de distintos tipos de compostas al suelo ha mostrado relación con el incremento en la biomasa microbiana (Bonilla *et al.*, 2012; Basanta *et al.*, 2017; Mbarki *et al.*, 2017), cuyos grupos específicos de microorganismos dependen del tipo de materia orgánica que se añade como enmienda (Bonilla *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2016). Otro efecto de las enmiendas orgánicas se da sobre la diversidad bacteriana en el suelo, ya que diversas investigaciones han demostrado mayores índices de diversidad numéricos basados en métodos de fingerprinting independientes de cultivos con la adición de compostas, desechos de jardín y estiércoles (Bonilla *et al.*, 2012). Sin embargo, otros estudios con metodologías similares no han encontrado ningún efecto en la diversidad del suelo (Tiquia *et al.*, 2001; Crecchio *et al.*, 2001). Cabe destacar, que la diversidad microbiana por sí sola no necesariamente afecta el funcionamiento del ecosistema (Wertz *et al.*, 2006). La identidad de la especie y la composición de la comunidad, más que su riqueza, son los principales factores que determinan los procesos microbianos específicos (Wertz *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2017). La mineralización de la materia orgánica implica procesos metabólicos catalizados por enzimas (Rousk *et al.*, 2016; Awad *et al.*, 2018). Consecuentemente, la actividad enzimática es un indicador de cambios tempranos en la calidad del suelo, además de su facilidad de medición y rápida respuesta a las prácticas de manejo agrícola (Guangming *et al.*, 2017), por lo que enzimas como celulasas, fosfatasa y otras hidrolasas ha sido ampliamente estudiadas (Sinsabaugh *et al.*, 2008). No obstante, las actividades fenol oxidasa y peroxidasa no han sido tan exploradas, a pesar de estar

involucradas en una gran variedad de procesos como la ontogenia, mecanismos de defensa y la adquisición de carbono y nitrógeno. Por lo tanto, estas enzimas entran en el ecosistema donde su actividad en conjunto media funciones ecosistémicas clave de la degradación de la lignina, la humificación, la mineralización del C y la exportación de C orgánico disuelto (Sinsabaugh, 2010). Por lo anterior, la presente investigación tuvo como objetivo evaluar el efecto de la aplicación de distintas enmiendas orgánicas sobre la actividad polifenol oxidasa en cultivos de maíz del norte árido de México.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se localizaron parcelas en la Comarca Lagunera donde se hayan implementado la aplicación de enmiendas orgánicas para cultivo de maíz

forrajero (*Zea mays* L.), con una antigüedad mínima de 7 años para asegurar su efecto a largo plazo sobre el secuestro de carbono en el suelo, así como una con fertilización química tradicional (Tabla 1).

El clima de todos los sitios de muestreo es semiárido. Además, todos los sitios de colecta son caracterizados por la limitación de recursos hídricos, con una precipitación pluvial promedio de 200-250 mm, por lo cual se trata de cultivos irrigados. La temperatura media anual de los cultivos está entre 20-22°C, pero en verano puede rondar los 50°C (INEGI, 2016) y la altitud media es de 1000-1200 m.s.n.m. Cabe mencionar, que días previos al muestreo hubo una granizada de afecto en distinta proporción los cultivos, sobre todo en el predio con aplicación de composta.

Tabla 1. Predios analizados de acuerdo a su tipo de fertilización.

| Predio | Coordenadas                   | Fertilización                                                    |
|--------|-------------------------------|------------------------------------------------------------------|
| LOM    | N 25°38'47.8"; W 103°19'11.6" | Vermicomposta + NPK + MgO + N                                    |
| COM    | N 25°46'47.8" W 103°19'11.6"  | Composta + (NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> + MAP |
| QUI    | N 25°48'56.9" W 103°19'19.6"  | NPK + MgO + ME                                                   |

Muestreo. Se realizó un muestreo aleatorio al azar simple de 12 núcleos de la rizósfera del suelo de cada sitio de muestreo (3 profundidades, 0-20, 20-40 y 40-60 cm, en 4 áreas del predio), homogenizando manualmente las muestras pertenecientes a la misma profundidad. También se tomó suelo no cultivado cercano a cada sitio como testigo. Las muestras fueron tomadas al final del ciclo agrícola de maíz forrajero (*Zea mays*) en tres predios.

Determinación de la actividad fenol oxidasa. En cada muestra de suelo se midieron las actividades fenol oxidasa: polifenoloxidasa (PPO), peroxidasa (POX).

La actividad de las enzimas PPO y POX fue determinada mediante el protocolo de Saiy-Cork y Sinsabaugh (2002) (modificado). Se prepararon suspensiones de suelo en un contenedor con Buffer bicarbonato (10 mM pH

8), homogenizando durante aproximadamente 1 min. Los ensayos se realizaron en tubos de ensayo con L-3, 4-dihidroxifenilalanina (L-DOPA, 5 mM) como sustrato. Se utilizaron 4 réplicas para cada ensayo, 4 tubos adicionales se emplearon como control negativo del sustrato y otros 4 más sirvieron como control de muestras negativas. Los tubos de ensayo recibieron la suspensión de la muestra y el sustrato. Los controles de muestra negativos contenían la suspensión de la muestra y tampón bicarbonato. Los controles de sustrato negativos contenían buffer de bicarbonato y el sustrato. Para el ensayo peroxidasa y su control negativo se adicionó peróxido de hidrógeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) 0.3%. Las muestras se colocaron en baño maría a 37° C durante 3 h, para obtener las lecturas reales se restaron las lecturas de los controles negativos de cada ensayo. La actividad enzimática se midió a una absorbancia de 460 nm. La actividad

de la peroxidasa se determinó como el incremento en la tasa de oxidación de L-DOPA que resulta de la adición de peróxido de hidrógeno a la mezcla del ensayo. Tanto la actividad PPO como la POX se expresaron como  $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ .

## RESULTADOS

Los resultados de la actividad PPO y POX se encuentran en la Figura 1.

Con respecto a la actividad polifenoloxidasas, la aplicación de composta a largo plazo tuvo un efecto, así como la profundidad de las muestras ( $F = 69.967$ , g.l. 1,18  $P = 0.000$ ;  $F = 6.892$ , g.l. = 2,18,  $P = 0.010$ , respectivamente). Así mismo, hubo una interacción entre ambas variables ( $F = 65.536$ , g.l. = 2,18,  $P = 0.000$ ). En general, la actividad PPO fue mayor en el suelo cultivado, a

excepción de la muestra más superficial (0-20 cm), en donde se pudo deber al mayor contenido de SOM en el suelo testigo, previamente reportado (Nava-Reyna *et al.*, 2018) y, por ende, mayor concentración de polifenoles y microorganismos capaces de producir la enzima.

Por su parte, la aplicación de vermicomposta también tuvo un efecto en la actividad PPO, así como la interacción de esta variable y la profundidad ( $F = 9.093$  g.l. = 1,18  $P = 0.011$ ;  $F = 5.423$ , g.l. = 2,18  $P = 0.021$ , respectivamente), más no lo hubo por la profundidad del muestreo ( $F = 0.647$ ; g.l. = 2,18,  $P = 0.541$ ). La actividad PPO fue mayor en los suelos cultivados que en los no cultivados, a excepción de las muestras de 40-60 cm, y disminuye conforme aumenta la profundidad en dichas muestras, mientras que aumenta en los suelos no cultivados.

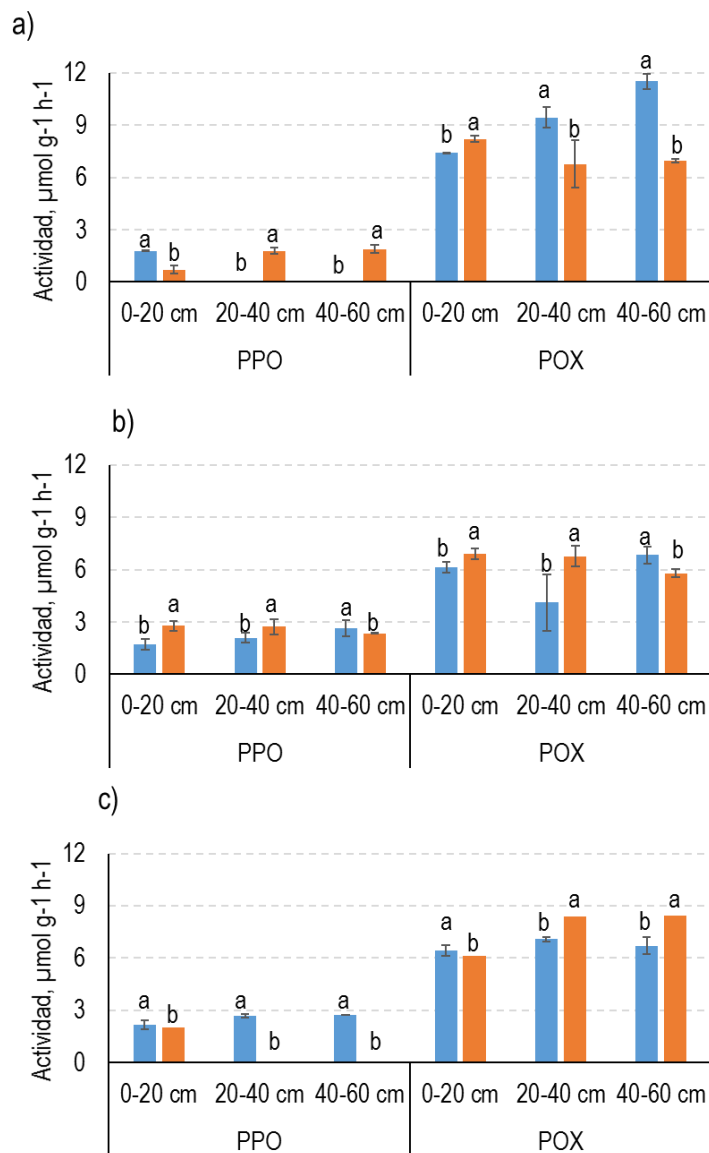


**Figura 9.** Efecto de diferentes prácticas de manejo en sobre la actividad de enzimas lignocelulolíticas del suelo a diferentes profundidades de muestreo: a) Composta; b) Vermicomposta; c) Agroquímicos; NC – Suelo no cultivado; CU – Suelo cultivado; PPO – Polifenoloxidas; POX – Peroxidasa. Los valores en las columnas que presentan diferentes letras difieren significativamente entre tratamientos ( $P \leq 0.05$ ) de acuerdo con la prueba de t-student al 95% de confianza.

En el predio con fertilización con agroquímicos se observó un efecto sobre la PPO causado por el manejo agronómico, así como por la profundidad de la muestra y la interacción entre ambas variables ( $F = 1164.090$  g.l. = 1,18  $P = 0.000$ ;  $F = 77.454$  g.l. = 2,18  $P = 0.000$ ;  $F = 233.731$ , g.l. 2,18  $P = 0.021$ , respectivamente). Los suelos no cultivados en todas las profundidades presentaron la mayor actividad

PPO, y al igual que en el predio con aplicación de vermicomposta, la actividad enzimática disminuyó con la profundidad en el suelo no cultivado y aumenta en el suelo cultivado.

Por otro lado, la aplicación de composta a largo plazo tuvo un efecto en la actividad peroxidasa, al igual que la profundidad ( $F = 51.010$ , g.l. 1,18  $P = 0.000$ ;  $F = 8.376$ , g.l. = 2,18,  $P = 0.005$ ,

respectivamente). También hubo una interacción entre ambas variables ( $F = 27.433$ , g.l. = 2,18,  $P = .000$ ). La actividad peroxidasa en suelos no cultivados aumentó conforme a la profundidad, mientras que en suelos cultivados hubo una mayor actividad de 0-20 cm.

En el predio con aplicación de vermicomposta se observó un efecto en la actividad POX por esta práctica ( $F = 6.558$  g.l. = 1,18  $P = 0.025$ ) pero no de la profundidad ( $F = 3.585$  g.l. = 2,18  $P = 0.60$ ). Sin embargo, si se presentó un efecto por la interacción de ambos factores ( $F = 8.645$  g.l. = 2,18  $P = 0.005$ ). En los suelos cultivados, la actividad enzimática disminuyó conforme a la profundidad y la mayor actividad se presentó en los suelos cultivados, a excepción de 40-60 cm.

Los agroquímicos también generan cambios en la actividad POX, así como la profundidad y la interacción de ambos factores ( $F = 85.131$  g.l. = 1,18  $P = 0.000$ ;  $F = 74.480$ , g.l. = 2,18  $P = 0.000$ ;  $F = 35.374$ , g.l. = 2,18,  $P = 0.000$ , respectivamente). Tanto en suelos cultivado como no cultivado se presentó mayor actividad POX de 20-40 cm de profundidad, y fue mayor en suelos cultivados de 20-60 cm.

## DISCUSIÓN

Las enzimas fenol oxidasas del suelo pueden oxidar compuestos fenólicos y degradar ligninas y sustancias húmicas, permitiendo la liberación de C y otros nutrientes (Piotrowska-Dlugosz, 2014). De acuerdo con Banerjee *et al.* (2016), a diferencia de las enzimas hidrolíticas, la actividad de las fenol oxidasas no correlaciona en ocasiones, lo que sugiere que estas enzimas están influidas por diferentes factores que las hidrolasas, además de que ciertos procesos del suelo son mediados principalmente por enzimas oxidativas. Así, por ejemplo, mientras que la actividad de las carbohidrolasas incrementa cuando se fertiliza con N, las fenol oxidasas tienden a disminuir (Moorhead and Sinsabaugh, 2006), lo que coincide con los resultados encontrados en la cuantificación de la actividad

PPO, donde los suelos cultivados del predio fertilizado exclusivamente con agroquímicos presentaron una menor actividad que los suelos no cultivados. Además, todos los suelos cultivados disminuyeron la actividad PPO y POX con la profundidad, resultados consistentes con lo reportado por Jackson *et al.* (2009). La disminución de las actividades oxidasas por la aplicación de N mineral ha sido correlacionada con la tasa de descomposición de la materia orgánica, posiblemente por la inhibición de las enzimas lignocelulíticas que permite la formación de compuestos húmicos más recalcitrantes (Mazzon *et al.*, 2018).

Las prácticas de fertilización impactan en gran medida en la fertilidad del suelo, no sólo a través de la entrada de nutrientes al suelo, sino por las tasas de descomposición de la MOS (Giacometti *et al.*, 2013). Según lo descrito por otros autores (Ondoño *et al.*, 2014; Moreno *et al.*, 2017), el incremento en la actividad polifenoloxidasas es en respuesta a la adicción de residuos composteados ricos en polifenoles, lo que coincide con los resultados encontrados en los predios con adición de composta y vermicomposta. Además, de acuerdo con Kang *et al.* (2009), no sólo factores como el pH y el contenido de polifenoles disueltos influyen sobre la actividad PPO, sino también la disponibilidad del oxígeno incrementa la actividad PPO, dado que este gas participa en la reacción, lo cual pudo ocasionar la disminución en la actividad PPO a profundidades mayores. Los suelos cultivados en los predios con fertilización química clásica y con aplicación de vermicomposta presentaron en general una mayor actividad POX, lo que coincide con lo reportado por Řezáčová *et al.* (2007) quienes encontraron que los tratamientos de fertilización orgánica y mineral aumentaron la actividad peroxidasa en los suelos agrícolas, con la disminución concomitante de la aromaticidad del ácido fúlvico y el tamaño molecular del ácido húmico. Las peroxidasas están involucradas en la defensa contra estrés abiótico (Ai *et al.*, 2015), ya que detoxifican el peróxido de hidrógeno en el

apoplasto de tejidos lignificantes (Minibayeva *et al.*, 2015). Por lo tanto, la diferencia en su actividad entre suelos no cultivados y cultivados refleja una gran diferencia en la resistencia a condiciones adversas como la sequía, o en el manejo agronómico de los diferentes predios. Además, el incremento de la actividad PPO derivado de la aplicación de enmiendas orgánicas como composta y vermicomposta con respecto a sus suelos testigos, indica que la microbiota nativa es capaz de mineralizar los residuos composteados ricos en polifenoles y, por lo tanto, aprovechar los nutrientes contenidos en los abonos orgánicos aplicados.

Es importante mencionar que la POX también es responsable de la lignificación de la pared celular y otros procesos de la pared que concluyen con la maduración de la pared celular (Lidija *et al.*, 2017), por lo que la baja actividad POX en el predio con aplicación de composta pudo relacionarse con el daño del cultivo por el siniestro de la granizada ocurrida previamente, que afectó gravemente la viabilidad y desarrollo del cultivo. Más aún, de acuerdo con Sinsabaugh (2010), estos fenómenos sugieren que la dinámica de fenol oxidasa y las enzimas peroxidasas están relacionadas con los factores edáficos y climáticos y pueden ser un mecanismo importante subyacente a los patrones de acumulación de materia orgánica en el suelo. Así, estos resultados reflejan la influencia de fenómenos climáticos (granizo) sobre la actividad microbiana, ya que al dañar el cultivo también se modifican las condiciones medioambientales y la calidad de la materia orgánica que entra al suelo.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento al Fondo Fiscal 2017 del INIFAP por el financiamiento del proyecto "Mecanismos de secuestro de carbono en suelos agrícolas bajo diferentes prácticas de manejo".

### LITERATURA CITADA

- Ahemad M. y Kibret, M. 2014. Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: current perspective. *Journal of King Saud University-Science*. 26(1):1-20.
- Ai C., Liang G.Q., Sun J.W., He P., Tang S.H., Yang S.H., Zhou W. y Wang X. 2015. The alleviation of acid soil stress in rice by inorganic and organic ameliorants is associated with changes in soil enzyme activity and microbial community composition. *Biology and Fertility of Soils*. 51:465–477.
- Awad Y.M., Lee S.S., Kim K.H., Ok Y.S. y Kuzyakov Y. 2018. Carbon and nitrogen mineralization and enzyme activities in soil aggregate-size classes: Effects of biochar, oyster shells, and polymers. *Chemosphere*. 198:40-48.
- Banerjee S., Bora S., Thrall P.H. y Richardson, A. E. 2016. Soil C and N as causal factors of spatial variation in extracellular enzyme activity across grassland-woodland ecotones. *Applied Soil Ecology*. 105:1-8.
- Basanta R., de Varennes A. y Diaz-Ravina, M. 2017. Microbial community structure and biomass of a mine soil with different organic and inorganic treatments and native plants. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 17(4):839-852.
- Bonilla N., Gutiérrez-Barranquero J.A., Vicente, A.D. y Cazorla, F.M. 2012. Enhancing soil quality and plant health through suppressive organic amendments. *Diversity*. 4(4):475-491.
- Crecchio C., Curci M., Mininni R., Ricciuti P. y Ruggiero P. 2001. Short-term effects of municipal solid waste compost

- amendments on soil carbon and nitrogen content, some enzyme activities and genetic diversity. *Biology and Fertility of Soils*. 34(5):311-318.
- Dundore-Arias J.P., Felice L., Dill-Macky R. y Kinkel, L. 2019. Carbon amendments induce shifts in nutrient use, inhibitory, and resistance phenotypes among soilborne *Streptomyces*. *Frontiers in Microbiology*. 10:498.
- Figueiredo M.V.B., Seldin L., de Araujo F.F. y Mariano R.L.R. 2011. Plant Growth Promoting Rhizobacteria: Fundamentals and Applications. In: Maheshwari D.K. (ed.). *Plant Growth and Health Promoting Bacteria*. Springer Berlin Heidelberg. Berlin, Heidelberg. 21-43 pp.
- Giacometti C., Cavani L., Baldoni G., Ciavatta C., Marzadori C. y Kandeler E. 2014. Microplate-scale fluorometric soil enzyme assays as tools to assess soil quality in a long-term agricultural field experiment. *Applied Soil Ecology*. 75:80–85.
- Guangming L., Xuechen Z., Xiuping W., Hongbo S., Jingsong Y. y Xiangping, W. 2017. Soil enzymes as indicators of saline soil fertility under various soil amendments. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 237:274-279.
- Jackson C.R., Liew K.C. y Yule C.M. 2009. Structural and functional changes with depth in microbial communities in a tropical Malaysian peat swamp forest. *Microbial Ecology*. 57:402–412.
- Kang H., Lee S. H., Lee S.M. y Jung, S. 2009. Positive relationships between phenol oxidase activity and extractable phenolics in estuarine soils. *Journal of Chemical Ecology*. 25(2):99-106.
- Leifheit E.F., Verbruggen E. y Rillig, M.C. 2015. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce decomposition of woody plant litter while increasing soil aggregation. *Soil Biology and Biochemistry*. 81:323-328.
- Lidija B., Lepeduš H., Lalić A., Štolfa I., Jurković Z., Kovačević, J. y Cesar V. 2017. Involvement of peroxidases in structural changes of barley stem. *Bragantia*. 76(3):352-359.
- Liu Y.R., Delgado-Baquerizo M., Trivedi P., He J.Z., Wang, J.T. y Singh, B. K. 2017. Identity of biocrust species and microbial communities drive the response of soil multifunctionality to simulated global change. *Soil Biology and Biochemistry*. 107:208-217.
- Luna L., Miralles I., Andrenelli M.C., Gispert M., Pellegrini S., Vignozzi N., y Solé-Benet A. 2016. Restoration techniques affect soil organic carbon, glomalin and aggregate stability in degraded soils of a semiarid Mediterranean region. *Catena*. 143:256-264.
- Mazzon M., Cavani L., Margon A., Sorrenti G., Ciavatta C. y Marzadori, C. 2018. Changes in soil phenol oxidase activities due to long-term application of compost and mineral N in a walnut orchard. *Geoderma*. 316:70-77.
- Mbarki S., Cerdà A., Brestic M., Mahendra R., Abdelly C. y Pascual, J.A. 2017. Vineyard compost supplemented with *Trichoderma harzianum* T78 improve saline soil quality. *Land Degradation & Development*. 28(3):1028-1037.
- Minibayeva F., Beckett R. P., y Kranner I. 2015. Roles of apoplastic peroxidases in plant response to wounding. *Phytochemistry*. 112:122-129.
- Moorhead D.L. y Sinsabaugh, R.L. 2006. Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: implications for climate change. *Ecological Monographs*. 76:151–174.
- Moreno J.L., Ondoño S., Torres, I. y Bastida F. 2017. Compost, leonardite, and zeolite impacts on soil microbial community under barley crops. *Journal of soil science and plant nutrition*. 17(1): 214-230.

- Nava-Reyna E., Constante-García V, Muñoz-Villalobos J.A., González-Barrios J.L., González-Cervantes G. 2018. Distribución del carbono en las fracciones minerales de suelos bajo diferentes prácticas de manejo. *Mitigación del Daño Ambiental Agroalimentario y Forestal de México*. 4(4):44-58.
- Řezáčová V., Baldrian P., Hřelová H., Larsen J. y Gryndler M. 2007. Influence of mineral and organic fertilization on soil fungi, enzyme activities and humic substances in a long-term field experiment. *Folia Microbiologica*. 52(4):415.
- Rousk K., Michelsen A. y Rousk, J. 2016. Microbial control of soil organic matter mineralization responses to labile carbon in subarctic climate change treatments. *Global Change Biology*. 22(12):4150-4161.
- Saiy-Cork K.R. y Sinsabaugh R.L.Z.D.R. 2002. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 34(9):1309–1315.
- 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., Gartner, T.B., Hobbie S.E., Holland K., Keeler B.L., Powers J.S., Stursova M., Takacs-Vesbach C., Waldrop M.P., Wallenstein M.D., Zak D.R., Zeglin L.H. 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology letters*. 11(11):252-1264.
- Sinsabaugh, R.L. 2010. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 42(3):391-404.
- Tiquia S.M., Wan, J.H. y Tam, N.F. 2001. Extracellular enzyme profiles during co-composting of poultry manure and yard trimmings. *Process Biochemistry*. 36(8-9):813-820.
- Wertz S., Degrange V., Prosser J. I., Poly F., Commeaux C., Freitag T., Guillaumaud N. y Le Roux, X. 2006. Maintenance of soil functioning following erosion of microbial diversity. *Environmental Microbiology*. 8(12):2162-2169.
- Xu N., Tan G., Wang H. y Gai X. 2016. Effect of biochar additions to soil on nitrogen leaching, microbial biomass and bacterial community structure. *European Journal of Soil Biology*. 74:1-8.