

RESPIRACIÓN MICROBIAL Y DE RAÍCES EN SUELOS DE BOSQUES TROPICALES PRIMARIOS Y SECUNDARIOS (PORCE, COLOMBIA)

MICROBIAL AND ROOT RESPIRATION IN SOILS OF TROPICAL PRIMARY AND SECONDARY FORESTS (PORCE, COLOMBIA)

Álvaro Andrés Ramírez Palacio¹ y Flavio Humberto Moreno Hurtado²

Resumen Los suelos son el mayor reservorio de carbono en los ecosistemas terrestres y a su vez la mayor fuente de CO₂ atmosférico, el cual es producido mediante un proceso denominado respiración del suelo. El objetivo de este trabajo fue estimar las tasas de respiración del suelo y sus componentes (respiración de raíces y de microorganismos), y evaluar el control que sobre las tasas de emisión de CO₂ ejercen factores como la humedad y la temperatura del suelo, en bosques primarios (BP) y secundarios (BS) de la región de Porce, Colombia. Para este fin se midió la emisión de CO₂ del suelo durante un año, en 10 parcelas con una cámara de respiración de suelo conectada a un analizador de gases infrarrojo. La tasa promedio anual de respiración fue 15,91 (0,71 e.e.) y 14,03 (0,75 e.e.) C t · ha⁻¹ · año⁻¹ en BP y BS, respectivamente. La respiración de las raíces representó casi la mitad de la respiración total en ambos tipos de bosque. La variación estacional de la respiración total estuvo asociada principalmente a las diferencias de humedad del suelo. Los resultados sugieren que desde el suelo de los bosques tropicales se emiten cantidades considerables de carbono hacia la atmósfera, y que factores ambientales como la humedad y la temperatura del suelo, ejercen un control importante sobre las tasas de emisión. De este modo, un incremento en la emisión de CO₂ desde los suelos de estos ecosistemas, en respuesta a los cambios ambientales, puede tener grandes implicaciones en el balance global del carbono.

Palabras claves: Bosques andinos, carbono orgánico del suelo, flujo de carbono del suelo, humedad del suelo, respiración del suelo, temperatura del suelo.

Abstract. Soils are the largest carbon pool of terrestrial ecosystems as well as the largest source of atmospheric CO₂ through a process called soil respiration. The purpose of this study was to estimate the soil respiration rates and its components (root and microbial respiration), and to evaluate the control of environmental factors such as soil humidity and temperature on emission rates of CO₂ in primary (PF) and secondary forests (SF) of the Porce region (Colombia). CO₂ emissions from soils were measured on a monthly basis for one year, in 10 plots using a soil respiration chamber connected to an infrared gas analyzer. Average annual rates of respiration were 15,91 (0,71 s.e.) and 14,03 (0,75 s.e.) C t · ha⁻¹ · año⁻¹ in PF and SF, respectively. Root respiration accounted for almost half of total soil respiration in both forest types. Seasonal variation of total respiration was mainly associated to differences in soil water content. Results suggest that soils of tropical forest, emit significant amounts of carbon to the atmosphere and environmental factors such as soil humidity and temperature, might have an important influence on emission rates. In this way, an increase of CO₂ emissions from soils of these ecosystems, in response to climate change potentially, has important implications in global carbon balance.

Key words: Andean forests, soil organic carbon, soil carbon efflux, soil respiration, soil temperature, soil water content

Los suelos son la mayor fuente y, a su vez, reservorio de carbono en los ecosistemas terrestres (Schlesinger, 1977; Raich, Potter y Bhagawati, 2002), y son la vía principal por la cual el dióxido de carbono (CO₂), fijado por las plantas es retornado a la atmósfera (Schlesinger y Andrews, 2000). El CO₂ de los suelos es

producido principalmente por la respiración de las raíces vivas y los organismos heterótrofos; la gran mayoría de éste CO₂ es emitido a la atmósfera en el proceso conocido como respiración del suelo, flujo de CO₂ o evolución del CO₂ en el suelo (Raich y Schlesinger, 1992).

¹ Ingeniero Forestal. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A.1779, Medellín, Colombia. <aaramire@unalmed.edu.>

² Profesor Asociado. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779, Medellín, Colombia. <fhmoreno@unalmed.edu.co>

Recibido: Mayo 8 de 2007; aceptado: marzo 10 de 2008

Las tasas de respiración del suelo han sido medidas en gran variedad de ecosistemas con el fin de evaluar la actividad microbial, el reciclaje de nutrientes, los flujos de carbono y energía, la dinámica de las raíces, y otros procesos que tienen lugar allí (Singh y Gupta, 1977; Burbano, 1989). La respiración del suelo representa uno de los flujos más grandes dentro del ciclo global, del carbono: 55 Petagramos C año⁻¹ (1 Pg = 10¹⁵g), lo cual equivale a 9-10 veces la cantidad que se emite por la quema de combustibles fósiles. Lo anterior sugiere que pequeños cambios en la magnitud de la respiración del suelo a nivel global, podrían tener un enorme efecto sobre la concentración de CO₂ en la atmósfera (Schlesinger y Andrews, 2000, Adachi *et al.*, 2005).

Los bosques tropicales juegan un rol importante en el almacenamiento del carbono global, pues contienen grandes cantidades de éste en la vegetación y el suelo, equivalentes al 37% de los compartimentos terrestres globales de C. Igualmente, se ha estimado que estos bosques representan un sumidero de carbono de 1-3 Pg C año⁻¹, pero a la vez, dichos ecosistemas son una fuente de 3 Pg C año⁻¹ a causa de la deforestación y la degradación de los bosques (Malhi y Grace, 2000).

Así mismo, en los bosques y sabanas tropicales se han encontrado las más altas tasas de respiración del suelo (Singh y Gupta, 1977; Raich y Schlesinger, 1992; Raich, Potter y Bhagawati, 2002). Es por ello que un incremento en la emisión de CO₂ desde los suelos de estos ecosistemas, en respuesta a fuertes cambios ambientales, también tiene el potencial para incrementar considerablemente los niveles de CO₂ atmosférico y producir una retroalimentación positiva del calentamiento global (Raich y Tufekcioglu, 2000; Fang y Moncrieff, 2001; Raich, Potter y Bhagawati, 2002). En consecuencia, un paso necesario para entender los impactos potenciales de los cambios ambientales sobre los ecosistemas es identificar los factores que controlan las emisiones de CO₂ desde el suelo y sus efectos en las tasas de emisión. A pesar de que los procesos del suelo cumplen un papel fundamental en los flujos de carbono en los ecosistemas, aun existe mucha incertidumbre acerca de la dinámica de la respiración del suelo en los bosques tropicales.

Esta investigación busca estimar las tasas de respiración del suelo en bosques primarios y secundarios, analizar su variación espacial y temporal, y comparar la respiración heterotrófica y de raíces. Igualmente, se pretende evaluar el control que sobre las tasas de emisión de CO₂, ejercen factores ambientales como la humedad y la temperatura del suelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La investigación se llevó a cabo en 10 parcelas permanentes (5 en bosques primarios –BP– y 5 en bosques secundarios –BS–) seleccionadas al azar entre 133 parcelas establecidas en el área de influencia de la Central Hidroeléctrica Porce II, ubicada al nordeste del departamento de Antioquia en la cordillera Central de los Andes Colombianos (coordenadas planas: X_{mín} = 1'225000, Y_{mín} = 875000 y X_{máx} = 1'250000, Y_{máx} = 895000), a una altitud que oscila entre 1.000 y 1.300 m.

La precipitación promedio anual entre 1990 y 2006 fue 1920 mm (d.e. = 240 mm), con estación seca (precipitación mensual menor que 100 mm) de Diciembre a Febrero. La estación húmeda va desde Marzo a Noviembre, con una disminución poco pronunciada de la precipitación de Junio a Agosto. La temperatura promedio anual desde 2004 hasta 2006 fue 23,4°C (estación meteorológica a 975 msnm), con un valor mínimo promedio diario de 20,6°C y un máximo de 26,5°C. El área se localiza en la zona de vida bosque muy húmedo premontano (bmh-PM), según la clasificación ecológica de Holdridge (1978). Sus suelos, poco evolucionados, se derivan principalmente de cuarzo-diorita, una roca ígnea intrusiva perteneciente al Batolito Antioqueño. Son suelos con buen drenaje, baja fertilidad natural (saturación de bases <50%), alta acidez y bajo contenido de materia orgánica, y se clasifican como Ustoxic Dystropept (Jaramillo, 1989).

Diseño experimental. Se establecieron dos subparcelas de 9 m² (3x3 m) adyacentes a cada una de las parcelas grandes mencionadas arriba, una para medir la respiración total y la otra para la respiración microbial (heterotrófica). En las parcelas grandes (500 m² en BS y 1000 m² en BP)

se desarrollan otros estudios sobre acumulación de biomasa y productividad primaria neta, los cuales combinados con los resultados de las subparcelas reportados acá, serán de utilidad para vincular la productividad aérea y subterránea. Para estudiar la respiración microbiana se usó la técnica de "surcado" (Boone *et al.*, 1998; Kelting, Burger y Edwards, 1998), que consiste en aislar una porción significativa de suelo, de modo que no tenga contacto con las raíces superficiales y subsuperficiales, y eliminar toda la vegetación por encima del suelo; de este modo se busca cuantificar la emisión de CO₂ producido sólo por descomposición de la materia orgánica. Para ello se cavó una zanja o surco de 80 cm de profundidad y 30 cm de ancho en 10 subparcelas, aproximadamente 20 días antes de dar inicio a la toma de datos. Cerca de cada subparcela surcada (5-10 m de distancia) se estableció otra sin ningún tratamiento, para monitorear la respiración total del suelo.

En cada subparcela se establecieron 4 anillos de PVC de 4,5 cm de altura y 10,5 cm de diámetro de manera sistemática. Con el fin de disminuir la perturbación del suelo, los anillos se insertaron 1 cm en éste y se dejaron instalados allí permanentemente (Boone *et al.*, 1998). Además de la remoción inicial de la vegetación sobre las subparcelas surcadas, se sustrajeron con cuidado las plantas nuevas que se iban estableciendo entre una y otra fecha de medición. Igualmente, se removió periódicamente la vegetación al interior de cada anillo en todas las subparcelas, pero no se impidió el libre ingreso de hojarasca y otros detritos.

Definición de variables y factores de variación.

Durante 12 meses y medio, cada cuatro a cinco semanas, se midieron simultáneamente las siguientes variables:

Tasa de respiración del suelo: velocidad a la cual se emite CO₂ desde el suelo hacia la atmósfera, medida en CO₂ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en cada uno de los anillos insertados en el suelo.

Temperatura del suelo (TS): temperatura (°C) integrada entre 0 y 20 cm de profundidad del suelo, tomada a poca distancia (5-10 cm) del anillo.

Humedad del suelo (HS): contenido volumétrico de agua (% volumen) integrado entre 0 y 20 cm de profundidad del suelo, tomada a poca distancia (5-10 cm) del anillo.

Los factores de variación analizados fueron:

Tipo de bosque: Bosque Primario (BP) o Bosque Secundario (BS).

Parcelas o réplicas: 5 parcelas escogidas al azar en cada tipo de bosque (BP y BS).

Tratamiento de raíces: "corte de raíces" (en las subparcelas surcadas) o "testigo".

Fecha de medición: corresponde al mes en que se realizó cada medición.

Monitoreo de la respiración y variables ambientales.

Por cada anillo en cada visita a campo, se tomaron tres observaciones de la respiración, una de la temperatura y una del contenido de humedad. Esas mediciones se realizaron durante el día, entre las 07:00 y las 18:00 horas. Además, el muestreo fue diseñado de modo tal que cada parcela fuera monitoreada a una hora distinta con respecto a las mediciones en fechas anteriores. Esto con el fin de incorporar la variabilidad natural de las condiciones ambientales a través del día y por ende la heterogeneidad diurna de los procesos edáficos.

Los flujos de CO₂ del suelo se monitorearon mediante el sistema de la cámara cerrada (Janssens *et al.*, 2000), con un sistema portátil de medición de fotosíntesis (LI-6200 Li-Cor. Inc.), equipado con un analizador de gases infrarrojo (IRGA, por sus siglas en inglés) y una cámara de medición de la respiración del suelo (LI-6000-09, Li-Cor. Inc.). Cada medición partió de emplazar la cámara en el anillo insertado en el suelo, pero antes de ello, se midió la concentración de CO₂ del ambiente a unos 15 cm de altura, la cual se usó como valor de referencia de la concentración de CO₂ bajo condiciones naturales.

El uso de la cámara cerrada altera el gradiente natural de difusión de CO₂ desde del suelo, pues éste se acumula dentro de la cámara durante la medición y por tanto su concentración aumenta,

con lo cual se pueden producir subestimaciones de la respiración de hasta el 15% (Davidson *et al.*, 2002). Para prevenir esta fuente de error, antes de iniciar cada medición se bajó la concentración de CO₂ en el interior de la cámara hasta aproximadamente 40 ppm por debajo del nivel de referencia (CO₂ del ambiente), mediante filtrado del aire encerrado en el sistema con soda lime³. La medición se inició una vez la concentración de CO₂ empezó a aumentar de manera constante. Este procedimiento garantizó que las mediciones de respiración del suelo, se hicieran a concentraciones de CO₂ en el interior de la cámara cercanas al valor de referencia. Inmediatamente después de cada medición se revisó el valor de tasa de respiración obtenido. Si las tres observaciones diferían en más de 1 CO₂ μmol · m⁻² · s⁻¹, la medición se repitió.

Paralelamente a cada medición de respiración, se monitoreó la temperatura y la humedad en la capa superficial de suelo (primeros 20 cm). La temperatura se midió con una termocupla y el contenido de humedad del suelo con un reflectómetro CS-615 (Campbell Scientific, Inc.) conectado a un multímetro portátil que operaba como lector (O'Brien y Oberbauer, 2001). El reflectómetro arroja valores de periodo (τ) en milisegundos que deben ser convertidos a contenido volumétrico de agua usando funciones de calibración, que varían según las condiciones de conductividad eléctrica del suelo (Campbell Scientific Inc., 1996). La ecuación recomendada para suelos con conductancias similares a los de la zona de estudio es:

$$\theta_v(\tau) = -0,187 + 0,037 * \tau + 0,335 * \tau^2 \quad (1)$$

Donde,

θ_v = contenido volumétrico de agua

τ = periodo en milisegundos

Análisis de los datos. La respiración de raíces y de su rizósfera asociada (respiración autotrófica o RA) se estimó como la diferencia entre respiración total del suelo y la respiración heterotrófica (RH, medida en las subparcelas surcadas). Se realizó un análisis de varianza (ANAVA) para las variables TS, HS y RS

mediante el software SYSTAT para Windows versión 11, para lo cual se consideró el diseño experimental con estructura de parcelas divididas y componentes anidadas (Quinn y Keough, 2002), teniendo en cuenta tres factores con efectos fijos (tipo de bosque, tratamiento de raíces y fecha de medición) y un factor de efecto aleatorio (la parcela). La normalidad de las variables se evaluó mediante los tests de Shapiro-Wilk y Kolmogorov-Smirnov. Luego de efectuar estas pruebas se evaluaron diferentes transformaciones a las variables respiración y temperatura del suelo. Los análisis estadísticos se hicieron con las variables transformadas cuya distribución de frecuencias resultó normal (ln(RS) y TS²).

Se efectuaron análisis de regresión lineal con funciones parabólicas para describir la relación entre la HS y la RS, y funciones lineales simples para evaluar el efecto de la TS sobre la respiración. Por otra parte, se realizaron análisis de comparación de medias con la prueba *t* para evaluar la significancia de las diferencias entre las tasas promedias anuales de RS, RH y RA de los dos tipos de bosque (BP y BS). Tanto los análisis de regresión como los de comparación de medias se llevaron a cabo mediante el software Statgraphics Plus Versión 5.1. La eliminación de la vegetación y el surcado de las subparcelas sometidas al tratamiento de corte de raíces alteran las condiciones naturales del suelo debido a que disminuyen las pérdidas de agua por evapotranspiración. En consecuencia, este tratamiento favorece un aumento considerable del contenido volumétrico de agua en el suelo (Tabla 2), lo cual a su vez afecta las tasas de respiración heterotróficas como quedó demostrado en el presente trabajo. Por ello, se vio la necesidad de corregir los valores de RH medidos en campo por los valores esperados bajo las condiciones de humedad del suelo no disturbado (equivalente a la humedad promedio de la subparcela testigo en cada parcela y fecha de medición). Para esta corrección se usaron las ecuaciones desarrolladas en la presente investigación y que se presentan en los resultados.

RESULTADOS

Respiración total del suelo, heterotrófica y de raíces. El flujo promedio de CO₂ (respiración promedio del suelo) durante un poco más de un año varió de

³ La soda lime es una mezcla de químicos compuesta principalmente por hidróxido de calcio, con bajas proporciones de hidróxido de sodio y potasio, que viene en presentación granular y se usa para remover el CO₂ del aire.

11,56 a 24,32 de $\text{CO}_2 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ en BP y de 9,09 a 23,26 de $\text{CO}_2 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ en BS. La tasa máxima promedio de respiración para ambos tipos de cobertura se dio en el mes de Diciembre, mientras que la mínima tuvo lugar, también para ambos tipos de bosque, en Febrero (Figura 1). La variación temporal de la respiración del suelo resultó ser muy significativa ($F=38,16$; $P<0,0001$); asimismo, RS fue significativamente mayor que RH ($F=127,7$; $P<0,0001$).

La tasa promedio anual de respiración del suelo, estimada con base en el promedio de 10 mediciones por parcela, fue siempre menor en las subparcelas con corte de raíces (Tabla 1). La RH contribuyó en un 46,9% a la respiración total en BP y 48,1% en BS. No hubo diferencia estadística significativa ($P>0,05$) entre las tasas promedio anuales de RS y RH de ambos tipos de bosque. La RS presentó mayor variación temporal que la RH.

Tabla 1. Tasas de respiración total y heterotrófica en bosques primarios (BP) y bosques secundarios (BS), establecidos en Porce, Colombia. Error estándar entre paréntesis.

Tipo de Bosque	Tratamiento	Emisión de CO_2 ($\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)	Emisión de C ($\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)
Bosque Primario (BP)	Respiración total	58,35 (2,59)	15,91 (0,71)
	Respiración heterotrófica	27,36 (1,96)	7,46 (0,54)
	Respiración autotrófica	30,99 (2,03)	8,45 (0,55)
Bosque Secundario (BS)	Respiración total	51,45 (2,74)	14,03 (0,75)
	Respiración heterotrófica	24,77 (2,39)	6,76 (0,65)
	Respiración autotrófica	26,68 (2,39)	7,28 (0,80)

Esta última tuvo un incremento considerable en el mes de Diciembre, pero a partir de allí decreció y se mantuvo más o menos estable. La interacción entre tipo de bosque y fecha de medición no fue significativa en ninguno de los tratamientos, lo que indica que la distribución de la tasa promedio de RS y RH a través del tiempo no difiere significativamente

entre los dos tipos de bosque (Figura 1). La respiración autotrófica (RA) promedió $8,45 \text{ C t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ ($30,99 \text{ CO}_2 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) en BP y $7,28 \text{ C t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ ($26,68 \text{ CO}_2 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) en BS. La diferencia entre ambas medias no fue significativa ($P>0,05$). De este modo, la RA representó el 53,1% de la respiración total del suelo en BP y el 51,9% en BS.

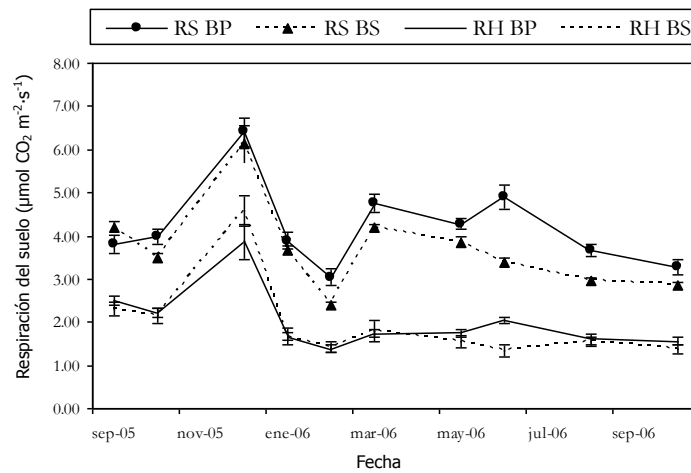


Figura 1. Variación temporal de la respiración total (RS) y heterotrófica (RH) del suelo en bosques primarios (BP) y secundarios (BS) establecidos en Porce, Colombia. Las barras verticales representan ± 1 error estándar⁴.

⁴ En Noviembre de 2005 y Julio de 2006 no fue posible medir la respiración debido a fallas en el equipo. Igualmente, en los meses de Mayo y unio de 2006 se averió el equipo de medición de la humedad por lo que no fue posible monitorear esa variable.

VARIABLES AMBIENTALES

Contenido de humedad del suelo (HS). Si bien el contenido de humedad promedio del suelo fue mayor en BS que en BP, tanto para el tratamiento testigo como para el de corte de raíces (Tabla 2), dicha diferencia

no fue significativa. Por otro lado, la diferencia en HS entre fechas de medición resultó significativa ($F=132,25$; $P<0,0001$), pero no la interacción tipo de bosque x fecha de medición, lo que indica que el patrón de variación temporal de la HS no fue substancialmente diferente entre BP y BS (Figura 2).

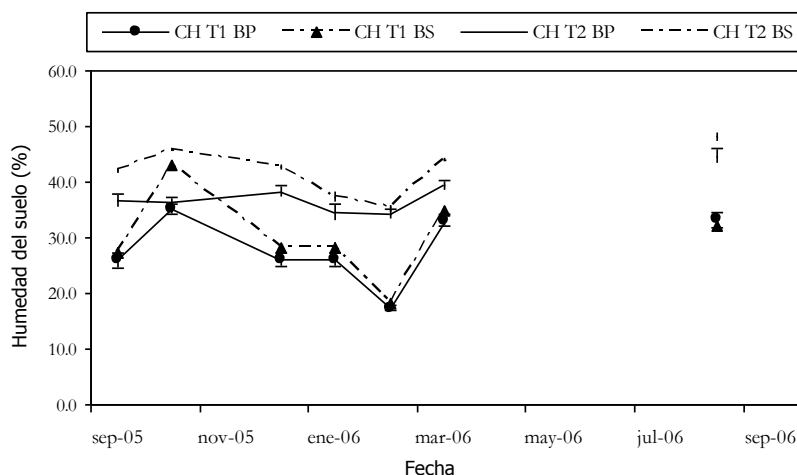


Figura 2. Variación temporal de la humedad del suelo (HS) en bosques primarios (BP) y secundarios (BS), establecidos en Porcè, Colombia. Las barras verticales representan ± 1 error estándar. T1 = tratamiento testigo, T2 = tratamiento corte de raíces. No se midió el contenido de humedad del suelo en mayo y junio debido a fallas en los instrumentos⁵.

Tabla 2. Valores promedios de HS (contenido de humedad del suelo) y TS (temperatura del suelo) por tratamiento en cada tipo de bosque. Porcè, Colombia. Error estándar entre paréntesis.

Tratamiento	Tipo de bosque	HS (%)	TS (°C)
Testigo	BP	28,55 (2,34)	23,25 (0,37)
	BS	30,27 (1,36)	24,31 (0,46)
Corte de raíces	BP	37,87 (2,90)	23,27 (0,52)

En general, las subparcelas surcadas se mantuvieron significativamente más húmedas que aquellas sin surco ($F=183,02$; $P<0,0001$). La variación de HS a través del tiempo fue marcadamente superior en el tratamiento testigo que en el de corte de raíces en los dos tipos de bosque (Figura 2). El valor máximo de HS para las subparcelas del tratamiento testigo tuvo lugar en Octubre de 2005 (35,15 y 43,13% para BP y BS,

respectivamente), mientras que las subparcelas con corte de raíces alcanzaron su máximo de HS en Agosto de 2006 (44,68 y 48,24% para BP y BS, respectivamente). El contenido de humedad mínimo para ambos tratamientos en los dos tipos de bosque, ocurrió en el mes de Febrero, pero dicho valor fue mucho menor en las subparcelas testigo (17,32 y 18,18% para BP y BS, respectivamente).

En el tratamiento testigo el menor valor promedio de respiración en BP y BS (11,56 y 9,09 $\text{CO}_2 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-2}$, respectivamente) coincidió con el valor más bajo de HS. Para el tratamiento de corte de raíces tal coincidencia se dio solo en BP, mas no en BS,

⁵ En Noviembre de 2005 y Julio de 2006 no fue posible medir la respiración debido a fallas en el equipo. Igualmente, en los meses de Mayo y Junio de 2006 se averió el equipo de medición de la humedad por lo que no fue posible monitorear esa variable.

donde el flujo de CO₂ mínimo promedio (5,10 CO₂ g·m⁻²·día⁻²) se dio en el mes de junio.

Temperatura del suelo (TS). En las subparcelas testigo la diferencia promedio de TS entre BS y BP fue apenas de 1,05°C; en las subparcelas con corte de raíces dicha diferencia fue de 1,1°C (Tabla 2). En ambos casos resultó ser significativamente mayor la temperatura promedio en el suelo de BS que en el de BP (F=198,687; P<0,0001). Asimismo, fue significativa la diferencia entre subparcelas (F=27,259; P<0,0001),

entre fechas de medición (F=160,646; P<0,0001) y la interacción fecha de medición x tipo de bosque (F=13,828; p<0,0001), lo que significa que el patrón de variación temporal de TS fue diferente entre tipos de bosque (Figura 3). El valor máximo promedio de TS (25,78 y 27,42°C para el testigo en BP y BS, 26,64 y 26,65°C para el tratamiento de corte de raíces en BP y BS, respectivamente) se presentó en el mes de Febrero en los cuatro casos, y coincidió con la mínima HS y las menores tasas promedio de RS.

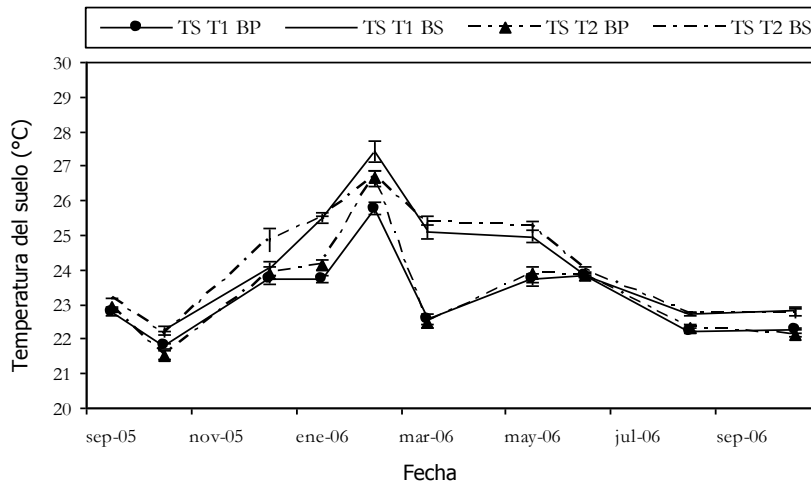


Figura 3. Variación temporal de la temperatura del suelo (TS) en bosques primarios (BP) y secundarios (BS) establecidos en Porce, Colombia. T1 = tratamiento testigo, T2 = tratamiento corte de raíces. Las barras verticales representan ± 1 error estándar.

Efecto de las variables ambientales sobre la respiración del suelo. La relación entre flujo de CO₂ en el suelo y el contenido de humedad, descrita mediante una función parabólica, para los cuatro escenarios de este experimento (tratamientos testigo en BP y BS, y tratamientos sin raíces en BP y BS) fue significativa. Sin embargo, la forma de las curvas y la humedad volumétrica del suelo a la cual se maximiza la tasa de emisión de CO₂ fue distinta para los cuatro escenarios (Figuras 4 y 5). En las subparcelas testigo la tasa máxima de respiración ocurrió alrededor de una HS de 33 y 31% en BP y BS, respectivamente. En las subparcelas con corte de raíces, la respiración se maximizó a humedades del 34,2 y 44,7% en BP y BS, respectivamente.

Dado que en muchas investigaciones se ha reconocido la covariación de TS y HS y su efecto combinado sobre

las tasas de respiración (Davidson *et al.*, 1998; Yang *et al.*, 2002; Schwendenmann *et al.*, 2003), en este estudio se evaluó la relación entre respiración y TS para diferentes condiciones de humedad del suelo. Se definieron entonces dos conjuntos de datos dentro de cada uno de los escenarios antes descritos. El primero, conformado por los datos de respiración obtenidos desde el valor de HS al cual se maximiza la emisión de CO₂ hasta los medidos en el mínimo valor de HS, conjunto que se denominó respiración en "suelo seco". El segundo conjunto estuvo compuesto por las mediciones de respiración obtenidas desde ese mismo nivel de HS al cual se maximizan los flujos de CO₂ hasta el valor obtenido con el máximo de HS, y se denominó respiración en "suelo húmedo". Para cada uno de estos conjuntos de datos se ajustó una ecuación lineal para describir el efecto de TS sobre la respiración (Figuras 6 y 7).

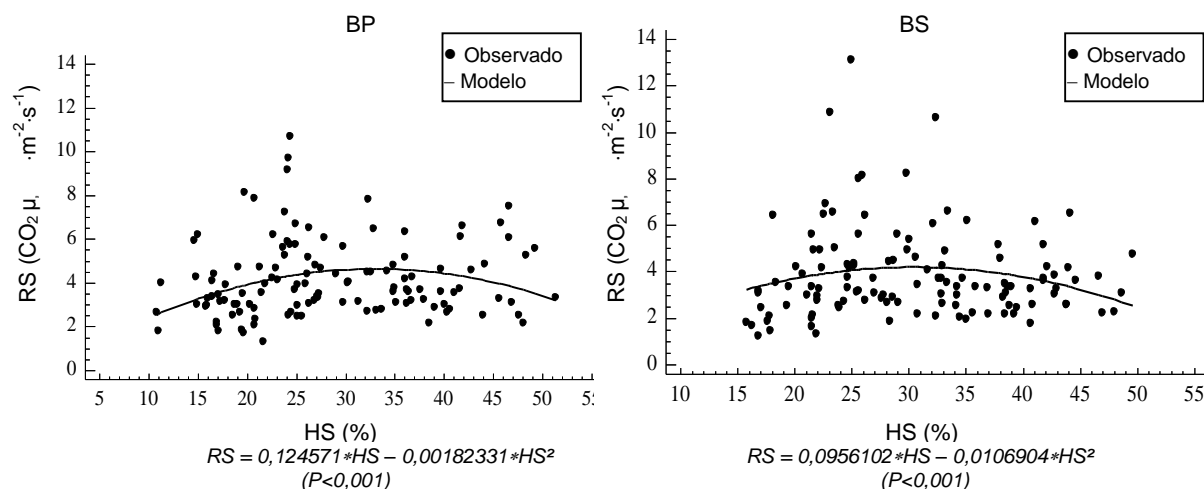


Figura 4. Respiración del suelo (RS) en función del contenido de humedad (HS) en bosques primarios (BP) y secundarios (BS), establecidos en Porce, Colombia.

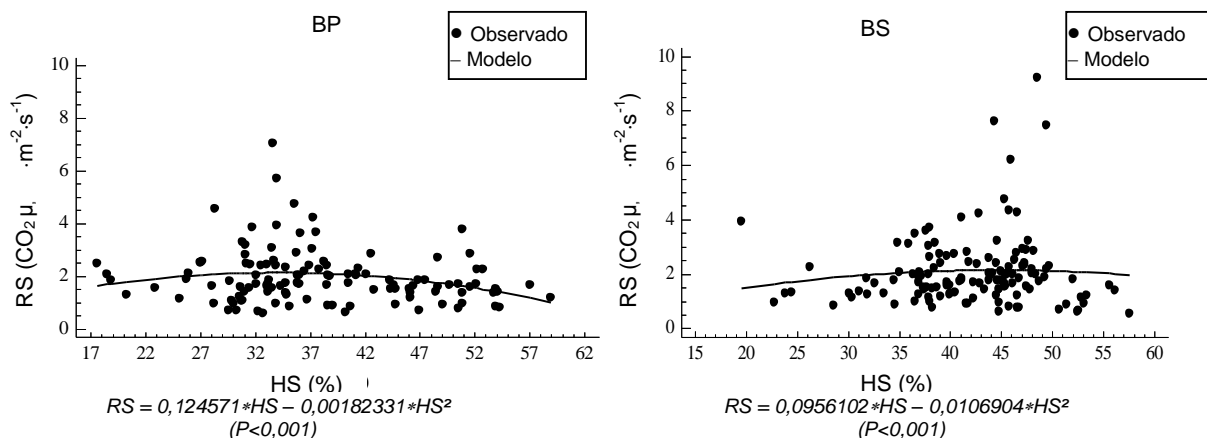


Figura 5. Respiración heterotrófica (RH) en función del contenido de humedad (HS) en bosques primarios y secundarios (BS), establecidos en Porce, Colombia.

Para ambos tratamientos en BS el modelo ajustado para describir el efecto de TS fue significativo, mientras que en BP solo fue significativo el modelo para la respiración en "suelo seco" en el tratamiento testigo. No obstante, la tendencia de la respiración en ambos tratamientos fue a disminuir con el incremento de TS en "suelo seco", en tanto que en "suelo húmedo" la respiración aumentó con el incremento de TS (Figuras 6 y 7).

DISCUSIÓN

Magnitud y variación espacial de la respiración del suelo. Un gran número de mediciones publicadas de las tasas de respiración del suelo en

bosques tropicales y subtropicales están en el rango de 8,9–15 C t·ha⁻¹·año⁻¹ (Raich y Schlesinger, 1992). Los valores de RS aquí encontrados para bosques primarios (15,91 C t·ha⁻¹·año⁻¹) y secundarios (14,03 C t·ha⁻¹·año⁻¹) están alrededor del límite superior de dicho rango. Varios estudios en bosques tropicales mencionan valores muy disímiles de respiración del suelo, lo cual puede deberse, en gran medida, a la diversidad de técnicas con las que se ha monitoreado este proceso. Mediante el uso de un analizador de gases de infrarrojo (IRGA), Meir *et al.* (1996) encontraron una tasa promedio de RS de 20,81 C t·ha⁻¹·año⁻¹ en un bosque lluvioso en el centro de Brasil, un valor bastante alto con respecto a los establecidos en otros estudios en la Amazonía. Yan

et al. (2006) reportaron un valor de $11,48 \text{ C t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ en un bosque subtropical de latifoliadas con clima monzónico en el sur de China (técnica de cromatografía de gases). Mediante el uso de *soda lime*, Raich (1998) halló valores aún más bajos, desde 6,5 hasta $8,9 \text{ C t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$

en bosques tropicales lluviosos en Hawaii. Knoepp y Vose (2002) confirman la tendencia que se entrevé de los datos anteriores: tanto la técnica de absorción de *soda lime* como la de cromatografía de gases subestiman las tasas de respiración.

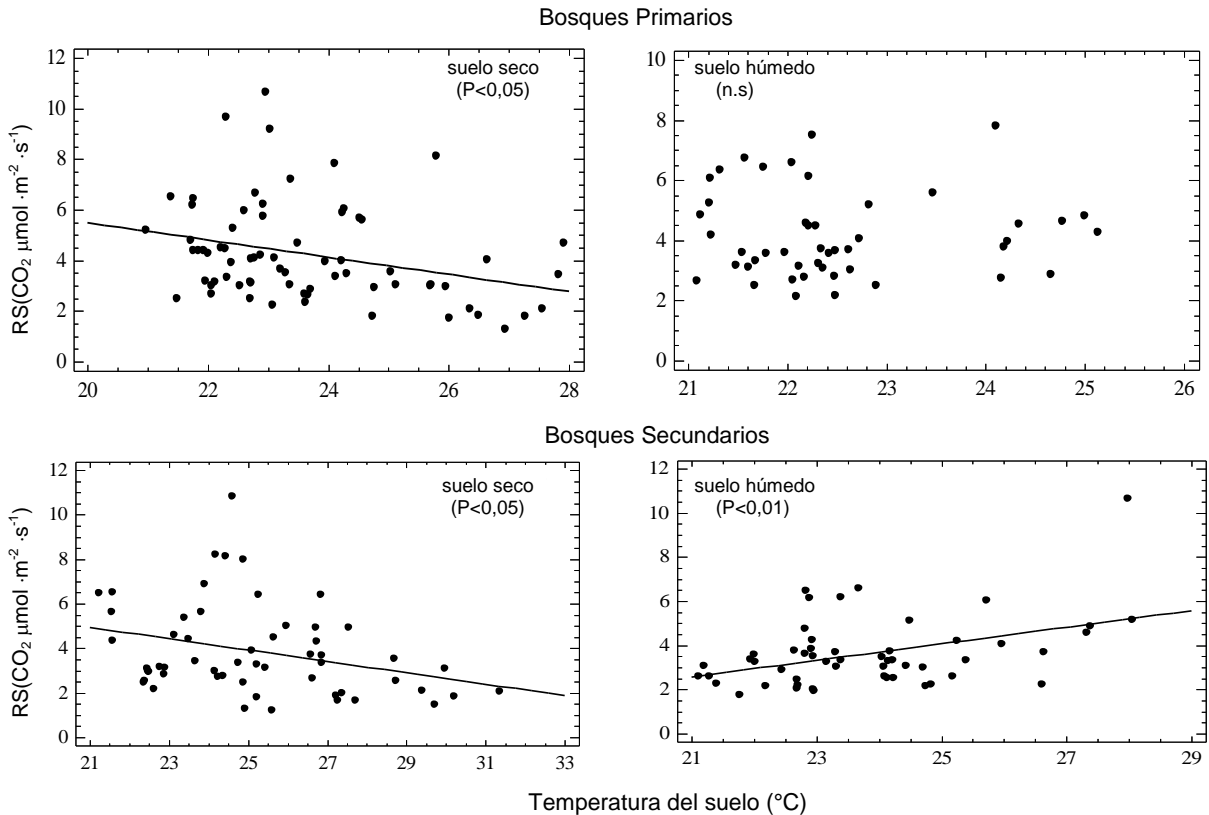


Figura 6. Respiración del suelo (RS) en función de la temperatura en bosques primarios (BP) y secundarios (BS), establecidos en Porce, Colombia, según las condiciones de humedad del suelo. El valor p indica la significancia del modelo ajustado; ns = modelo no significativo.

Por su parte, en un estudio similar en los bosques de Porce, Moreno (2004) encontró valores de RS que superan en un 15,5% ($18,83 \text{ C t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$) y 3,6% ($14,56 \text{ C t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$) los obtenidos en este estudio para BP y BS, mediante la misma técnica de monitoreo (IRGA). Probablemente sus mayores valores de RS se deban a que buena parte de su periodo de medición correspondió a un año Niño, el cual en este medio se caracteriza por un ambiente más cálido. Nótese además que la diferencia fue superior en BP. Yan *et al.* (2006) encontraron que los bosques en estados sucesionales más avanzados tienen mayor respuesta a los incrementos de temperatura que aquellos en estados tempranos o medios de la sucesión, debido a que en los primeros las entradas de carbono (de

hojarasca y detritos) son más altas. Clark *et al.* (2003) dedujeron una emisión considerable de CO_2 a la atmósfera en los trópicos durante el periodo de El Niño que tuvo lugar entre 1997 y 1998.

Varios estudios han mostrado que la RS varía considerablemente entre distintos tipos de vegetación y ha sido positivamente correlacionada con la productividad primaria neta (PPN) y la producción de hojarasca en los bosques (Raich y Schlesinger, 1992; Raich, 1998; Raich y Tufekcioglu, 2000; Adachi *et al.*, 2006). En este estudio la diferencia de la tasa promedio anual de RS entre BP y BS no fue significativa. Similarmente, Salimon *et al.* (2004) no encontraron diferencias significativas entre la

respiración anual del suelo de BP y BS en el Sur-Este de la Amazonía, con valores estimados cercanos a

los encontrados en la presente investigación, de 17 y 16 t C ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente.

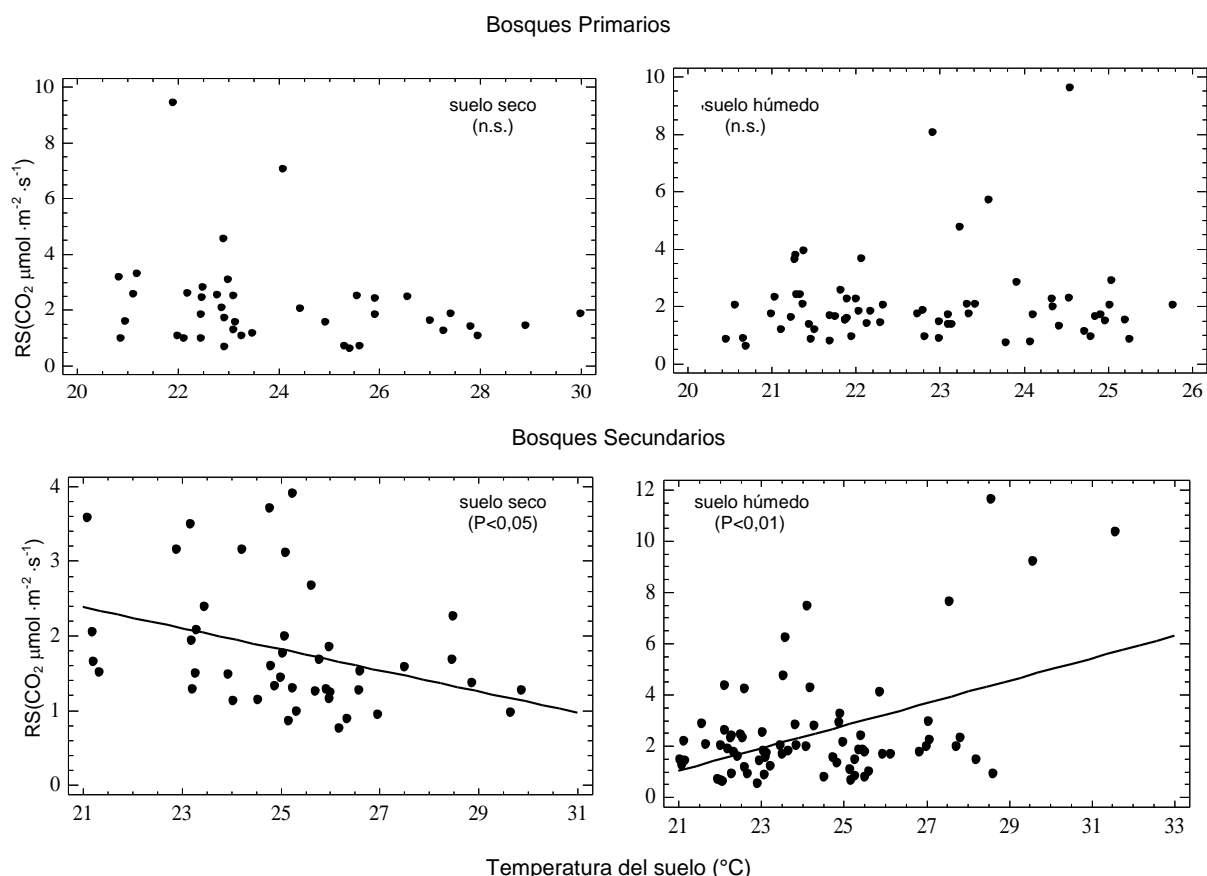


Figura 7. Respiración heterotrófica (RH) en función de la temperatura en bosques primarios (BP) y secundarios (BS), establecidos en Porce, Colombia, según las condiciones de humedad del suelo. El valor p indica la significancia del modelo ajustado; ns = modelo no significativo.

Variación temporal de la respiración del suelo y efecto de la humedad y la temperatura. La RS tuvo una variación estacional bastante alta y siguió el mismo patrón en ambos tipos de bosque (Figura 1). Esta estacionalidad parece estar más controlada por la variación de la HS que por la TS. Tanto en BP como en BS la tasa de emisión de CO₂ se maximizó en Diciembre, al comienzo de la estación seca, cuando el suelo todavía tiene un contenido de humedad apreciable. Por otra parte, la tasa mínima de RS se alcanzó en Febrero, cuando tuvo lugar el mínimo contenido de agua en el suelo. Igualmente, se obtuvieron valores bajos de RS en Octubre, al final de la estación húmeda.

Algunos autores han empleado funciones parabólicas para describir la relación entre la RS y la HS (Schwendenmann *et al.*, 2003; Sotta *et al.*, 2004;

Sotta *et al.*, 2006), lo cual refleja la observación general, corroborada en este estudio, que la emisión de CO₂ desde el suelo disminuye tanto en condiciones de saturación de agua como de extrema sequía. Schwendenmann *et al.* (2003), demuestran que la disminución de la difusión de CO₂ durante la estación húmeda no explica por sí sola la declinación en la emisión de CO₂. Esta disminución puede ocurrir también debido a que la producción de CO₂ por descomposición de la materia orgánica es inhibida por la falta de oxígeno. En otros casos se ha observado que la RS aumenta con el re-humedecimiento del suelo luego de un periodo de sequía, bien sea por su efecto estimulante sobre la actividad microbiana y el metabolismo de las raíces, o debido al desplazamiento del CO₂ en el suelo por el agua (Singh y Gupta, 1977; Burbano, 1989).

La TS en las parcelas estudiadas fue relativamente homogénea. Además, la influencia de la TS sobre la variación temporal de la RS fue enmascarada, probablemente, por el efecto de la humedad, la cual mostró un rango de variación mucho mayor. En BP solo ajustó un modelo para la respiración en "suelo seco" en el tratamiento testigo, mientras que en BS todos los modelos fueron significativos. El menor ajuste de esta relación en BP probablemente se debe a que en este tipo de bosque la variación estacional de la temperatura fue mucho menor que en BS (Figura 3).

La relación entre temperatura y contenido de humedad con la respiración del suelo, envuelve interacciones complejas que dependen de la limitación relativa de estas dos variables sobre la actividad microbial y de raíces, así como sobre la difusión de gases (Davidson, Belk y Boone, 1998; Schwendenmann *et al.*, 2003). Sin embargo, la importancia de cada factor varía entre diferentes ambientes y ecosistemas. Se ha encontrado que la TS explica una proporción sustancial de la variación de la RS en las regiones templadas y boreales (Boone *et al.*, 1998; Fang y Moncrieff, 2001). Pero HS controla en mayor medida las tasas de emisión de CO₂ en periodos de extrema humedad/sequía o en las regiones tropicales donde las temperaturas son altas y relativamente invariables (Davidson *et al.*, 2000).

Respiración autotrófica (RA) y heterotrófica (RH). La RA incluye la respiración de raíces y micorrizas y la descomposición de materia orgánica lábil derivada de las raíces (detritos y exudados) por parte de la microbiota de la rizósfera. El aporte de la RA a la RS puede variar entre 10 y 90%, según el tipo de vegetación y la estación del año (Boone *et al.*, 1998). En este estudio se encontró que RA constituyó el 53,1% y 51,9% de RS en BP y BS (8,45 y 7,28 C t·ha⁻¹·año⁻¹), respectivamente (Tabla 1). Similarmente, Li, Xu y Zou (2006) encontraron que RA contribuyó en un 69% a la RS en un bosque secundario en Puerto Rico, con un promedio anual de 6,75 C t·ha⁻¹·año⁻¹. La respiración autotrófica del suelo en BP fue un 16% superior a la de BS, un valor que corresponde muy de cerca con las diferencias de biomasa de raíces finas entre estas coberturas reportadas por Moreno (2004), cuyos valores fueron 2,47 y 2,18 t·ha⁻¹ de materia seca en BP y BS, respectivamente; es decir, un 13% superior en BP. En ambos casos, las diferencias entre BP y BS fueron no significativas.

La variación temporal de RH fue baja y mucho menor que la variación de RS (Figura 1). Similarmente, HS se mantuvo muy alta y mostró poca variación en las parcelas de surco (Figura 2), lo cual se explica por las menores demandas de agua para evapotranspiración en estas parcelas debido a la ausencia de vegetación. Además, puesto que existe una clara asociación de RH con TS y HS, la baja variación temporal de RH se explica por el pequeño rango de variación, tanto de TS como de HS bajo las condiciones del presente estudio. Esta observación es importante, pues sugiere que bajo condiciones no disturbadas, es decir, con mayor fluctuación de la humedad del suelo, RH debe mostrar mayor variación temporal.

Los valores de RH en BP y BS fueron casi idénticos (Tabla 1). Además, se espera que tales valores correspondan con las entradas de materia orgánica, ya que la tasa metabólica de los microorganismos del suelo depende más de factores como el aporte de detritos y materia orgánica para descomponer (Burbano, 1989). De acuerdo con ello, se esperaría que las entradas de carbono al suelo sean similares en los dos tipos de bosques. No obstante, Moreno (2004) encontró que las entradas de carbono son significativamente más altas en los suelos de bosques primarios que en los secundarios de esta región. Puesto que el balance de carbono del suelo, es el resultado de ingresos menos salidas, estos resultados sugieren que los suelos de BP tienen mayor probabilidad de constituirse en sumideros de carbono que los de BS.

CONCLUSIONES

Las tasas anuales de respiración total, de raíces y heterotrófica del suelo no presentaron diferencias significativas entre tipos de bosque. La RS presentó una marcada variación estacional, asociada principalmente a la variación de la HS. La influencia de la TS sobre la variación temporal de la RS fue enmascarada por su pequeño rango de variación y por el efecto de la HS. Luego del tercer mes de mediciones la RH se mantuvo relativamente constante, lo que indica que la RA es responsable de la mayoría de la variación temporal de la RS.

Los resultados sugieren, principalmente, que desde el suelo de los bosques tropicales se pueden emitir cantidades considerables de carbono hacia la

atmósfera, y que factores ambientales como la humedad y la temperatura del suelo, ejercen un control significativo sobre las tasas de emisión. De este modo, un incremento en la emisión de CO₂ desde los suelos de estos ecosistemas, en respuesta a los cambios ambientales, puede tener grandes implicaciones en el balance global de carbono.

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín (DIME) por la financiación. Al proyecto "Productividad Primaria Neta de las Coberturas Vegetales del cañón del río Porce, Colombia" (Código N° 030803760 de la DIME) del cual hace parte esta investigación. A Empresas Públicas de Medellín (EPM) por permitir efectuar la investigación en predios de su propiedad. Al laboratorio de Ecología César Pérez Figueroa.

BIBLIOGRAFÍA

- Adachi, M., Y.S. Bekku, A. Konuma, W. Rashidah, T. Okuda and H. Koizumi 2005. Required sample size for estimating soil respiration rates in large areas of two tropical forests and of two types of plantation in Malaysia. *Forest Ecol Manag.* 210(1-3):455-459.
- Adachi, M., Y.S. Bekku, W. Rashidah, T. Okuda and H. Koizumi. 2006. Differences in soil respiration between different tropical ecosystems. *Appl. Soil Ecol.* 34(2-3):258-265.
- Boone, R., K. Nadelhoffer, J. Canary and J. Kaye. 1998. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature.* 396(6711):570-572.
- Burbano, Hernán. 1989. El suelo: una visión sobre sus componentes bioorgánicos. Serie de Investigaciones N° 1, Universidad de Nariño, Pasto, Colombia. 447 p.
- Campbell Scientific Inc. 1996. CS615 Water content reflectometer instruction manual. Campbell Scientific Inc. Logan, Utah, USA. 12 p.
- Clark, D., S. Piper, C. Keeling and D. Clark. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100(10):5852-5857.
- Davidson, E., E. Belk and R. Boone. 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. En: *Glob. Change Biol.* 4(2):217-227.
- Davidson, E., L. Verchot, H. Cattanio, I. Ackerman and J. Carvalho. 2000. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry* 48(1):53-69.
- Davidson, E., K. Savage, L. Verchot and R. Navarro. 2002. Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. *Agricult. Forest Meterol.* 113(1-4):21-37.
- Fang, C. and J.B. Moncrieff. 2001. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biol. Biochem.* 33(2):155-165.
- Holdridge, L.R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. IICA, San José, Costa Rica. 216 p.
- Jaramillo, D. 1989. Estudio general de suelos, erosión y uso potencial agropecuario para los proyectos hidroeléctricos Porce II y Porce III. Empresas Públicas de Medellín, Colombia. 99 p.
- Janssens, I., A. Kowalski, B. Longdoz and R. Ceulemans. 2000. Assessing forest soil CO₂ efflux: an *in situ* comparison of four techniques. *Tree Physiol.* 20:23-32.
- Kelting, D., J. Burger and G. Edwards. 1998. Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root-free soil respiration in forest soil. *Soil Biol. Biochem.* 30(7):961-968.
- Knoepp, J. and J. Vose. 2002. Quantitative comparison of *in situ* soil CO₂ flux measurement methods. Research Paper SRS-28. USDA Forest Service. Asheville, North Carolina, USA. 11 p.
- Li, Y., M. Xu and X. Zou. 2006. Heterotrophic soil respiration in relation to environmental factors and microbial biomass in two wet tropical forests. *Plant Soil.* 281(1-2):193-201.
- Malhi, Y. and J. Grace. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Tree.* 15(8):332-337.
- Meir, P., J. Grace, A. Miranda, and J. Loyd. 1996. Soil respiration in a rainforest in Amazonia and in cerrado in central Brazil. p.319-330. En: Gash, J.H.C., C.A. Nobre, J.M. Roberts, and R.L. Victoria (eds.). Amazonian deforestation and climate. John Wiley and Sons, Chichester, UK.
- Moreno, F.H. 2004. Soil carbon dynamics in primary and secondary tropical forests in Colombia. Florida International University. Miami, Florida, USA. 193 p.

- O'Brien, J. and S. Oberbauer. 2001. An inexpensive, portable meter for measuring soil moisture. *Soil. Sci. Am. J.* 65(4):1081-1083.
- Quinn, G.P. y M.J. Keough. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, New York, USA. 537 p.
- Raich, J. 1998. Aboveground productivity and soil respiration in three Hawaiian rainforests. *Forest Ecol. Manag.* 107(1):309-318.
- Raich, J. and W. Schlesinger. 1992. The global carbon-dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus, Series B – Chem. Phys. Meteorol.* 44(2):81-99.
- Raich, J., C. Potter and D. Bhagawati. 2002. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94. *Global Change Biol.* 8(8):802-812.
- Raich, J. and A. Tufekcioglu. 2000. Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochem.* 48(1):71-90.
- Salimon, C., E. Davidson, R. Victoria and W. Melo. 2004. CO₂ flux from soil in pastures and forests in southwestern Amazonia. *Global Change Biol.* 10(5): 833-843.
- Schlesinger, W. 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:51-81.
- Schlesinger, W. and J. Andrews 2000. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochem.* 48(1):7-20.
- Schwendenmann, L., E. Veldkamp, T. Brenes, J. O'Brien and J. Mackensen. 2003. Spatial and temporal variation in soil CO₂ efflux in an old-growth neotropical rain forest. La Selva, Costa Rica. *Biogeochem.* 64(1):111-128.
- Singh, J. and Gupta S. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.* 43(4):449-528.
- Sotta, E., P. Meir, Y. Malhi, A. Nobre, M. Hodnetts and J. Grace. 2004. Soil CO₂ efflux in a tropical forest in the central Amazon. *Global Change Biol.* 10(5): 601-617.
- Sotta, E., E. Veldkamp, B. Guimaraes, R. Paixao, M. Ruivo and S. Almeida. 2006. Landscape and climatic controls on spatial and temporal variation in soil CO₂ efflux in an eastern amazonian rainforest. Caxiuana, Brazil. *Forest Ecol. Manag.* Vol. 237(1-3):57-64.
- Yan, J., Y. Wang, G. Zhou and D. Zhang. 2006. Estimates soil respiration and net primary production of three forests at different succession stages in South China. *Global Change Biol.* 12(5):1-12.
- Yang, X., M. Wang, Y. Huang and Y. Wang. 2002. A one-compartment model to study soil carbon decomposition rate at equilibrium situation. *Ecol. Model.* 151(1):63-73.