

## ACTIVIDAD RESPIRATORIA EN EL HORIZONTE ORGANICO DE SUELOS DE ECOSISTEMAS FORESTALES DEL CENTRO Y SUR DE CHILE

### *RESPIRATORY ACTIVITY OF SOIL ORGANIC HORIZON OF FOREST ECOSYSTEMS FROM CENTRE AND SOUTH OF CHILE*

Martín R. Carmona<sup>1</sup>, María Aguilera<sup>2</sup>, Cecilia A. Pérez<sup>3</sup> & Italo Serey<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Fundación Senda Darwin, Casilla 114-D, Código Postal 65136771 e Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Casilla 653, Santiago, Chile

<sup>2</sup>Departamento de Química Inorgánica y Analítica, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacéuticas, Universidad de Chile, Olivos 1007, Casilla 233 Santiago, Chile

<sup>3</sup>Center for Advanced Studies in Ecology and Biodiversity, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

<sup>4</sup>Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. mcarmona@sendarwin.cl

#### RESUMEN

El mantillo del suelo (horizontes O<sub>i</sub> y O<sub>e</sub>) de ecosistemas boscosos es utilizado como hábitat, fuente de nutrientes y energía para una gran diversidad de organismos. Ocurre, en consecuencia, un flujo de carbono (C) desde el detritus debido a la producción de CO<sub>2</sub> por respiración de la biota. En este trabajo se midió y comparó la actividad respiratoria en condiciones de laboratorio de muestras de mantillo, colectadas en tres tipos de bosques del centro y sur de Chile: bosque Nordpatagónico (*Nothofagus*), bosque Siempreverde de Coníferas (*Fitzroya*) y bosque Esclerófilo (*Cryptocarya*). Las muestras de este último se separaron en tres fracciones de tamaño de partículas (>2,4; 2,4-1,2 y < 1,2 mm), con el fin de poner a prueba la hipótesis de la constancia de la tasa de respiración por unidad de masa seca durante la descomposición de sustratos homogéneos, derivada del modelo teórico de Ågren & Bosatta, tomando en cuenta el contenido hídrico de las muestras. Las incubaciones se realizaron a 20 °C, durante un máximo de 22 días, y el CO<sub>2</sub> producido fue colectado en solución alcalina y determinado por titulación. Se construyeron curvas de producción acumulada de C-CO<sub>2</sub>, estimando la tasa de respiración por unidad de masa seca por la pendiente de la porción lineal de dichas curvas. Se obtuvieron estimaciones insesgadas de las tasas mediante remuestreo sin reposición. Las tasas de respiración por unidad de masa seca fluctuaron entre 2,8 y 57,7 mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, siendo mayores en las muestras del bosque Nordpatagónico. En la hojarasca del bosque Esclerófilo no se observaron diferencias significativas entre las fracciones de tamaño de partículas. Sin embargo, la mayor tasa respiratoria observada en la fracción fina (11,8 mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) estuvo asociada a un mayor contenido hídrico de la misma. No se encontraron diferencias significativas entre la actividad respiratoria de la hojarasca de los bosques de Coníferas y Nordpatagónico, a pesar de las diferencias en su relación C/N. Se discuten los resultados en el contexto teórico del proceso de descomposición de la materia orgánica y la dinámica del carbono en suelos de ecosistemas forestales.

PALABRAS CLAVES: Descomposición, hojarasca, evolución C-CO<sub>2</sub>, bosques templados.

#### ABSTRACT

The soil litter layer (O<sub>i</sub> and O<sub>e</sub> horizons) of forest ecosystems is used as both habitat and nutrient and energy source for a great diversity of soil organisms. As a consequence, carbon (C) flows from plant detritus as CO<sub>2</sub> by respiration of litter biota. Here we measured and compared the respiratory activity under laboratory conditions of litter samples collected from three forest types of Central and Southern Chile: Nordpatagonian forest (*Nothofagus*), Evergreen Coniferous forest (*Fitzroya*) and Schlerophyllous forest (*Cryptocarya*). Samples of the later forest were separated in three particle size fractions (>2.4; 2.4-1.2 and < 1.2 mm) in order to tests the hypothesis of constancy of respiration rate per dry mass unit during decomposition of homogeneous substrates, derived from theoretical model of Ågren & Bosatta, accounting for the effect of water content of samples. Incubations were done at 20 °C, during up to 22 days,

and the CO<sub>2</sub> produced was collected in alkaline solution and measured by titration. Curves of cumulative C-CO<sub>2</sub> production were built, estimating respiration rates per dry mass unit as the slope of linear portion of curves. Unbiased estimates of rates were obtained by means of resampling without replacement (bootstrap). Respiration rates per dry mass varied between 2.8 and 57.7 mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>, being higher in the litter samples of Nordpatagonian forest. In Schlerophyllous forest litter, we did not find significant differences among particle size fractions. However, the higher respiration rate observed in the fine fraction (11.8 mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) was associated to its higher water content. We did not find significant differences between respiration activity of litter of Coniferous and Nordpatagonian rain forests, despite the huge difference of its C/N ratio. The results are discussed within the theoretical framework of decomposition of organic matter and the carbon dynamics within soils of forest ecosystems.

KEYWORDS: Decomposition, leaf litter, C-CO<sub>2</sub> evolution, temperate forests.

## INTRODUCCION

La descomposición de la materia orgánica es un importante proceso ecosistémico mediado por organismos heterótrofos que utilizan al material orgánico muerto -o detritus- como hábitat y fuente de carbono y energía. Dicha utilización tiene como consecuencia la liberación de nutrientes tanto en formas orgánicas como inorgánicas (mineralización), los que pasan a estar disponibles para productores primarios y microorganismos del suelo (Olson 1963, Aber & Melillo 1991, Laskowski *et al.* 1995, Chapin *et al.* 2002). En particular, la respiración metabólica de la comunidad de organismos asociados al detritus orgánico es el proceso que libera el carbono hacia la atmósfera, en la forma de CO<sub>2</sub> (Paul & Clark 1989, Wagner & Wolf 1998). De esta manera, la respiración heterotrófica contribuye a la descomposición, junto a otros procesos como la humificación y la fragmentación del detritus. A menudo se utiliza la tasa de respiración como un estimador de la tasa de descomposición en ecosistemas terrestres (e.g. Aerts & de Caluwe 1997, Mctiernan *et al.* 1997, Wagener & Schimel 1998), sin embargo ambos procesos no son equivalentes, pues el primero corresponde a un aspecto particular del segundo. Asimismo, se ha propuesto que la respiración heterotrófica de los descomponedores es un importante estimador de la productividad secundaria de los ecosistemas (Waring & Schlesinger 1985).

La dinámica de la descomposición y respiración en el detritus orgánico han sido descritas teóricamente por muchos autores (e.g. Olson 1963, Hunt 1977). En particular, Ågren & Bosatta (1996) propusieron un modelo

matemático en el cual se supone que un sustrato orgánico homogéneo es colonizado inicialmente por la comunidad microbiana que lo degrada (Fig. 1). La consecuente disminución del contenido de carbono (C) del detritus está descrita por un decaimiento exponencial, según la siguiente ecuación de primer orden:

$$\frac{dC}{dt} = -k \cdot C$$

donde k es la constante de descomposición, característica del detritus ( $k > 0$ ). Este parámetro ha sido ampliamente definido y discutido en la literatura ecológica (e.g. Olson 1963, Paustian *et al.* 1992), sin embargo, Ågren & Bosatta (1996) establecieron una relación matemática explícita entre k y ciertas propiedades microbianas, a saber, la eficiencia de asimilación del sustrato, la tasa de producción de biomasa (productividad microbiana), y los contenidos de C y N de la biomasa microbiana (Ecuación 3.13 en Ågren & Bosatta 1996). En el modelo de descomposición de sustratos homogéneos de Ågren & Bosatta (1996) el único mecanismo de pérdida de C es por medio de la respiración microbiana (R), por lo tanto  $R = kC$ , de lo cual se deduce que  $k = R/C$ , es decir, la razón entre la tasa respiratoria y el contenido total de carbono del detritus es constante durante la descomposición.  $R/C$  es la tasa respiratoria por unidad de carbono del detritus. Suponiendo que C es proporcional a la biomasa total de detritus, entonces la tasa respiratoria por unidad de masa seca de detritus también es constante en el tiempo según este modelo. El carbono respirado (C liberado como C-CO<sub>2</sub>), por su parte, sigue una dinámica de incremento exponencial complementaria a la disminución del carbono del detritus.

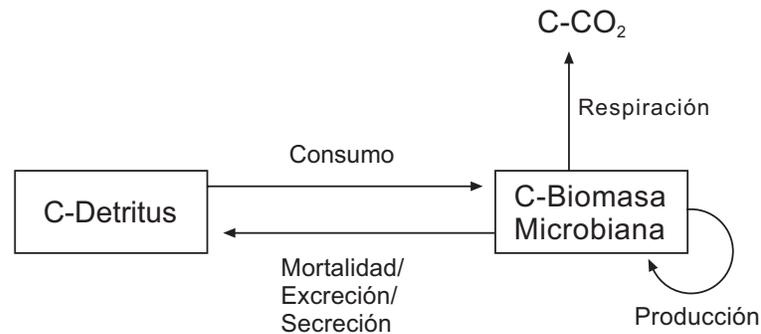


FIGURA 1. Diagrama conceptual del flujo de carbono (C) durante la descomposición del detritus o mantillo basado en el modelo de Ågren & Bosatta (1996). El detritus es consumido por la biomasa microbiana que habita en el sustrato. Parte del C consumido es invertido en reproducción y crecimiento (producción), mientras que otra parte retorna al detritus debido a mortalidad, excreción o secreción microbiana; la fracción remanente es liberada a la atmósfera como CO<sub>2</sub> por respiración.

FIGURE 1. Conceptual scheme of carbon (C) flux during litter (detritus) decomposition, based on the model of Ågren & Bosatta (1996). Detritus is consumed by microbial biomass that inhabit the substrate. A fraction of consumed C is invested on reproduction and growth (production), while other fraction returns to detritus due to microbial mortality, excretion or secretion; the remaining fraction is liberated to atmosphere as CO<sub>2</sub> by respiration

El material vegetal muerto depositado sobre el suelo de los ecosistemas forestales, llamado mantillo, hojarasca, u horizontes “O<sub>1</sub> y O<sub>c</sub>” (Coleman *et al.* 2004), constituye el escenario más evidente de los procesos de respiración, descomposición y reciclaje de nutrientes. Paradójicamente, este material es a menudo descartado de los análisis de suelos convencionales, a pesar de ser uno de los horizontes con mayor actividad biológica (Bardgett 2005). Algunos autores prefieren referirse a este componente ecosistémico como *detritósfera* (Beare *et al.* 1995), debido a que constituye un hábitat complejo colonizado por microorganismos, meso y macrofauna que contribuyen al flujo respiratorio y otros procesos biogeoquímicos (Brussaard 1997). Ciertamente, este sustrato no es del todo homogéneo, y su naturaleza química cambia a medida que transcurre el proceso de descomposición, afectando la actividad respiratoria (Paul & Clark 1989, Wagner & Wolf 1998), sin embargo los modelos simples como el de Ågren & Bosatta pueden ayudar a comprender mejor el fenómeno de la descomposición de este material complejo, poniendo a prueba las predicciones que se derivan de ellos, como la constancia de la tasa respiratoria por unidad de masa seca.

La actividad microbiana de la hojarasca puede verse afectada por las características del detritus, como la disponibilidad de carbono orgánico lábil.

Esta puede ser mayor en los sustratos frescos, o recientemente depositados sobre el suelo, incrementando la actividad respiratoria (Wagner & Wolf 1998). Por otra parte, el grado de fragmentación del detritus, explicado en gran medida por la actividad de la meso y macrofauna del suelo (invertebrados) durante el transcurso de la descomposición (Waring & Schlesinger 1985, Lussenhop 1992, Saetre 1998, Chapin *et al.* 2002), se relaciona con una mayor superficie disponible para la colonización microbiana, estimulando potencialmente la actividad respiratoria. Sin embargo, la hojarasca fragmentada también puede visualizarse como un sustrato cuyo estado de descomposición es más avanzado que aquel de la hojarasca menos fragmentada. Por lo tanto la separación de la hojarasca en distintas fracciones de tamaño de partículas constituye una aproximación “estática” para estudiar la dinámica de la descomposición, en donde cada fracción de tamaño representa distintas etapas de la degradación del sustrato.

Otra característica relevante del detritus es su naturaleza química, que varía en los distintos tipos de ecosistemas forestales nativos, afectando la tasa de descomposición y respiración (Aerts 1997, Chapin *et al.* 2002). En particular, considerando la relación de masa de carbono: nitrógeno (C/N) como un estimador de la “calidad química” de un sustrato, la hojarasca con menor relación C/N se descompone

más rápido debido a su mayor disponibilidad de N para los descomponedores (Wagner & Wolf 1998). Por lo tanto se espera que la hojarasca de bosques dominados por especies arbóreas que producen hojarasca con mayor C/N (e.g. coníferas) tenga una menor actividad respiratoria que hojarasca de bosques dominados por especies con hojarasca de menor C/N (e.g. angiospermas). Entre los factores abióticos que afectan la respiración pueden mencionarse el contenido hídrico y la temperatura, que inciden directamente sobre las poblaciones microbianas y su actividad enzimática asociada (Orsborne & Macauley 1988, Aerts 1997, Lavelle *et al.* 1993, Chapin *et al.* 2002). El primero puede variar según el grado de fragmentación del sustrato.

Existen trabajos pioneros que han abordado el fenómeno de la descomposición de la materia orgánica y su biota asociada en ecosistemas forestales del sur de Sudamérica (e.g. Cisternas & Yates 1982, Frangi *et al.* 1997, Pérez *et al.* 1991, Valenzuela *et al.* 2001, Caldentey *et al.* 2001, Bustamante-Sánchez *et al.* 2004, Palacios-Bianchi 2003), sin embargo, existen escasos antecedentes específicos del proceso de respiración heterotrófica en la hojarasca.

Los objetivos de este trabajo son i) presentar estimaciones, bajo condiciones de laboratorio, de tasas de respiración por unidad de masa seca en mantillo u hojarasca de tres ecosistemas de bosques nativos presentes en Chile central y sur, ii) poner a prueba la predicción del modelo de Ågren & Bosatta (1996) referente a que la tasa de respiración por unidad de masa seca de detritus es constante durante el proceso de descomposición, utilizando como modelo de estudio la hojarasca de bosque Esclerófilo separada en tres fracciones de distinto tamaño de partículas, y considerando la heterogeneidad del contenido de humedad del sustrato, y iii) poner a prueba la hipótesis de que la hojarasca de un bosque dominado por coníferas tiene menor actividad respiratoria que la hojarasca de un bosque de angiospermas, debido a su mayor relación C/N.

## MATERIALES Y METODOS

### SITIOS DE COLECTA

Las muestras de hojarasca utilizadas en este estudio fueron colectadas en un bosque Esclerófilo dominado por *Cryptocarya alba* (Molina) Looser, ubicado en la

cuesta “La Dormida” (33°S-71°W), y dos bosques templados siempreverdes ubicados en la cordillera de la costa, dentro del Parque Nacional Chiloé (42°S-74°W): un bosque de Coníferas, dominado por *Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M. Johnst. y un bosque Nordpatagónico dominado por *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser. Pérez *et al.* (1998, 2003a y 2003b) presentan una descripción completa de estos dos últimos bosques. La colecta se realizó en cuadrantes de 10 x 10 cm, y las muestras se guardaron en bolsas plásticas para conservar su contenido hídrico original. En el bosque Esclerófilo se colectaron tres muestras de hojarasca, mientras que en los bosques de Coníferas y Nordpatagónico se colectaron seis muestras en cada uno. Las muestras fueron mantenidas en refrigeración a 4 °C hasta su procesamiento.

### EXPERIMENTOS DE LABORATORIO

Se realizaron dos experimentos independientes. *Experimento 1.* En las tres muestras del bosque Esclerófilo (*Cryptocarya*) se extrajo manualmente los meso y macroinvertebrados visibles a ojo desnudo (principalmente artrópodos) para minimizar la respiración no microbiana. Después el material fue separado en tres fracciones de tamaño de partículas de hojarasca, mediante tamices estándar para análisis de suelos. Las fracciones fueron: “gruesa” (>2,36 mm), “intermedia” (2,36-1,18 mm) y “fina” (<1,18 mm). Cada fracción se interpretó como un estado de descomposición distinto, de tal manera que la fracción gruesa corresponde a un estado temprano o reciente de descomposición (material fresco), y la fracción fina, al estado más avanzado. De cada fracción se tomó una submuestra para la determinación del contenido hídrico, secando en estufa a 110 °C por 24 h, y otras tres submuestras fueron sometidas al ensayo de medición de la actividad respiratoria (ver más abajo). La temperatura de secado fue 15 °C mayor que la sugerida por Schinner 1996, para acelerar el proceso de deshidratación. Se consideró que la probable pérdida de masa por volatilización de compuestos orgánicos durante 24 h era mínima comparada con la resolución de la balanza utilizada (0,1 g).

*Experimento 2.* Se determinó la actividad respiratoria de muestras de hojarasca de los bosques de Coníferas y Nordpatagónico, las cuales no se separaron en fracciones de tamaño, ni fueron sometidas a extracción de meso y macrofauna (esto

último debido a la menor abundancia y tamaño de los artrópodos presentes). En este experimento también se incluyó una muestra adicional de material leñoso en descomposición colectado en el bosque Nordpatagónico. Este sustrato es un tipo particular de detritus forestal muy abundante en este bosque (Carmona *et al.* 2002). Todas las incubaciones se realizaron con el contenido hídrico original de las muestras.

#### ENSAYOS DE RESPIRACIÓN

La actividad respiratoria fue determinada mediante el método de “absorción alcalina” (Anderson 1982). Las muestras de hojarasca se colocaron en matraces Erlenmeyer de 250 ml, y se instalaron en un respirómetro, como se indica en la Figura 2, de tal manera que las muestras recibieron aire libre de CO<sub>2</sub>, y el nuevo CO<sub>2</sub> producido por respiración fue colectado en tubos con 25 ml de KOH ~0,15 N con indicador (pH) tropaeolino, los cuales fueron reemplazados regularmente durante un período de 12 días para las muestras del bosque Esclerófilo y 20 días para las de los bosques de Coníferas y Nordpatagónico. En este último caso la incubación se prolongó con el objeto de obtener un registro más completo de la producción de C-CO<sub>2</sub>. En cada experimento se incluyó un matraz vacío como blanco (control negativo). Durante los ensayos, la temperatura fluctuó entre 20 y 22°C, y las muestras fueron incubadas con su humedad original. De cada tubo de KOH retirado (solución B en Figura 1) se tomó una alícuota (5ml) que fue titulada con HCl ~0,03 N, agregando 4 ml de solución saturada de (CH<sub>3</sub>COO)<sub>2</sub>Ba, tres gotas de indicador de fenolftaleína y ~75 ml de H<sub>2</sub>O. De esta manera se determinaron los moles de OH<sup>-</sup> remanentes en la solución. La cantidad de C-CO<sub>2</sub> producido por cada muestra de hojarasca se calculó a partir de los moles de OH<sup>-</sup> consumidos, que corresponden a la diferencia entre los moles de OH<sup>-</sup> de la muestra blanco (control negativo) y los moles de OH<sup>-</sup> de cada muestra. La masa seca de las muestras fue estimada a partir de su contenido hídrico y masa fresca. Se calculó la producción acumulada de C-CO<sub>2</sub> por 100 g de mantillo seco para cada tiempo de incubación. Las tasas de respiración por unidad de masa seca (mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) correspondientes a los seis sustratos estudiados (hojarasca fina, intermedia y gruesa de bosque Esclerófilo, hojarasca de bosque de Coníferas, hojarasca de bosque Nordpatagónico, y material leñoso de este último)

fueron estimadas mediante el cálculo de la pendiente (regresión lineal) de la porción lineal de las respectivas curvas de producción acumulada de C-CO<sub>2</sub> vs tiempo. Si bien la producción de C-CO<sub>2</sub> sigue una dinámica exponencial durante la descomposición (Ågren & Bosatta 1996), los ensayos de respiración representan un pequeño instante (12-20 días) en el proceso de degradación total de la hojarasca (1-2 años), por lo cual la pendiente lineal es un estimador adecuado de la tasa de respiración por unidad de masa seca. En el caso de los bosques de Coníferas y Nordpatagónico, se excluyó del último punto de la curva de producción acumulada de CO<sub>2</sub> para el cálculo de la pendiente lineal, debido a la desviación del comportamiento lineal.

#### ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se obtuvieron promedios de las tasas de respiración por unidad de masa seca para cada sustrato. Para obtener estimaciones insesgadas de estas tasas, y de sus respectivas desviaciones estándar e intervalos de confianza, se realizó un procedimiento de remuestreo estadístico sin reposición (Manly 1997). Este método se basa en la generación de un alto número de pseudomuestras a partir del remuestreo de la muestra original, que en este caso es el conjunto de pares ordenados de producción acumulada de C-CO<sub>2</sub> vs tiempo de incubación correspondientes a cada muestra de hojarasca y residuo leñoso. Esto equivale a obtener muestras de una población infinita compuesta por los datos de la muestra original, donde cada valor (o par ordenado) tiene una probabilidad de 1/n de ser incluido en la pseudomuestra de tamaño n. Para cada pseudomuestra se recalcula el parámetro de interés, en este caso, el promedio de la pendiente de la curva (porción lineal) de producción acumulada de C-CO<sub>2</sub> vs tiempo para cada sustrato. Se realizaron 1000 repeticiones de este procedimiento, obteniendo una distribución de pseudovalores de tasa de respiración por unidad de masa seca para cada sustrato. La media de esta distribución corresponde a un estimador insesgado del parámetro de interés, y la desviación estándar corresponde al respectivo error estándar. Los percentiles 2,5% y 97,5% de la distribución corresponden a los límites inferior y superior del intervalo de confianza, respectivamente. Este procedimiento fue realizado con el programa PopTools versión 2.6.6 (Hood 2005).

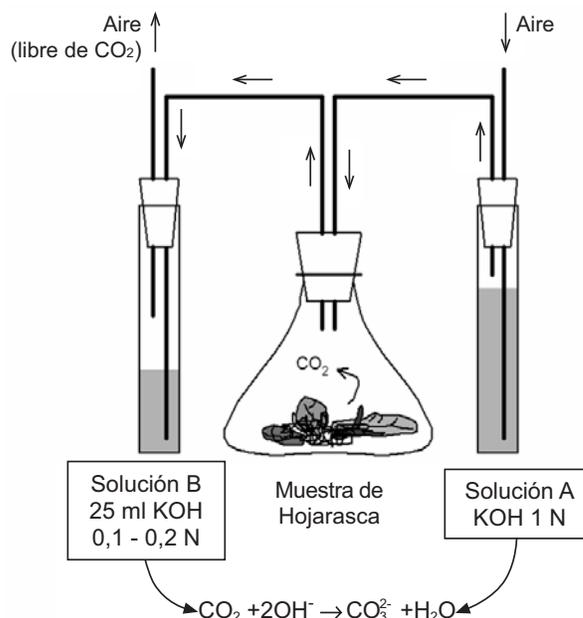


FIGURA 2. Respirómetro utilizado. La muestra de mantillo recibe aire libre de CO<sub>2</sub>, y el nuevo CO<sub>2</sub> producido por respiración es colectado en la solución B. La cantidad de CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> formado es estimada a partir de la cantidad de OH<sup>-</sup> remanente, determinada por titulación con HCl.

FIGURE 2. Respirometer utilized. The litter sample receives free-CO<sub>2</sub> air, and production of new CO<sub>2</sub> is collected within solution B. The amount of formed CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> is estimated from remaining OH<sup>-</sup>, determined by titration.

Para comparar la actividad respiratoria de las distintas fracciones de tamaño de partículas de hojarasca del bosque Esclerófilo (Experimento 1) se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía, considerando como variable dependiente la tasa de respiración por unidad de masa seca, estimada por la pendiente lineal de las respectivas curvas de producción de C-CO<sub>2</sub> vs tiempo de incubación, y a la fracción de tamaño de partículas como factor de comparación (tres niveles). Además se incorporaron al modelo el contenido hídrico (como covariable) y la interacción entre éste y la fracción de tamaño de partículas. Este análisis se realizó en el programa SYSTAT. Se determinó el coeficiente de correlación de Spearman entre la tasa de respiración por unidad de masa seca y el contenido hídrico de las muestras de hojarasca del bosque Esclerófilo, y su significancia estadística fue evaluada mediante una prueba de aleatorización (Manly 1997). Esta prueba consistió en la reasignación estocástica (remuestreo sin reposición) de los datos de respiración,

manteniendo inalterados los datos de contenido hídrico, y posterior recálculo del coeficiente de correlación de Spearman, repitiendo el procedimiento 1000 veces. De esta manera se obtuvo una distribución de pseudovalores esperados por azar. Se comparó el valor observado de correlación con esta distribución, obteniendo la probabilidad de significancia (dos colas) como el número de pseudovalores con valor absoluto mayor o igual al valor absoluto de la correlación observada dividido por el número total de aleatorizaciones. Este procedimiento fue realizado con el programa PopTools versión 2.6.6 (Hood 2005).

Para comparar las tasas respiratorias de hojarasca de los bosques de Coníferas y Nordpatagónico (Experimento 2) se realizó un ANDEVA de una vía, considerando al tipo de bosque como único factor (dos niveles) y el contenido hídrico como covariable. Adicionalmente se consideró la interacción del contenido hídrico y el tipo de bosque en el modelo. Este análisis se realizó en el programa SYSTAT.

## RESULTADOS

### ESTIMACIONES DE TASAS DE RESPIRACIÓN POR UNIDAD DE MASA SECA

Las Figura 3 muestra las curvas de producción acumulada de C-CO<sub>2</sub> vs tiempo de incubación en los distintos sustratos estudiados. Las correspondientes estimaciones insesgadas de las tasas de respiración por unidad de masa seca fluctuaron entre 2,8 y 11,8 mg

C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para el bosque Esclerófilo, siendo mayores en la fracción de partículas gruesas de hojarasca, y menores en la fracción fina (Tabla I). Para el caso de los bosques de Coníferas y Nordpatagónico, las tasas de respiración por unidad de masa seca fueron 55,7 y 65,6 mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, respectivamente. La muestra de material leñoso del bosque Nordpatagónico presentó un valor menor que aquellos de la hojarasca (Tabla I).

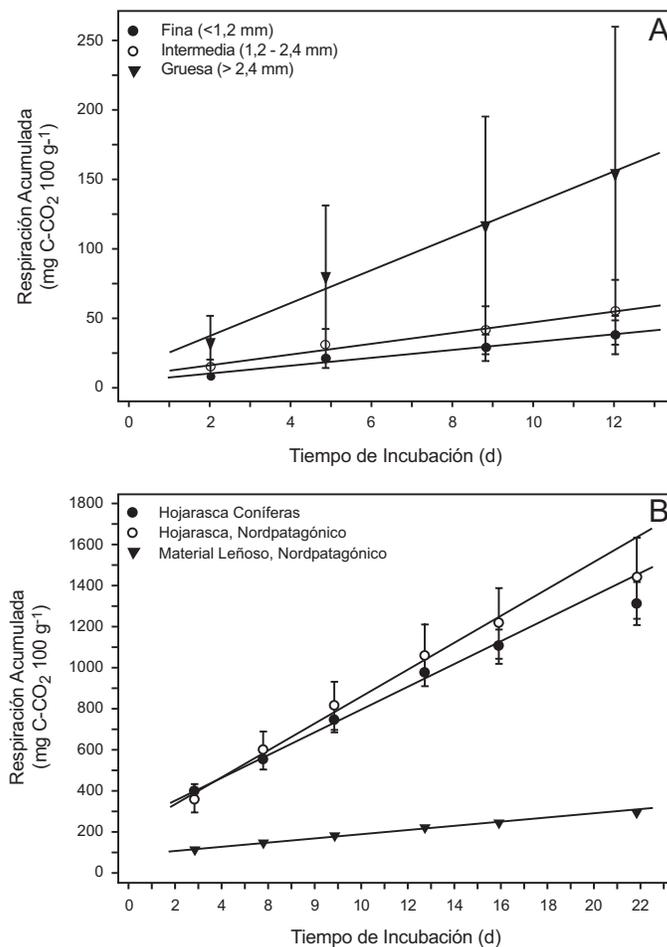


FIGURA 3. Curvas de producción acumulada de CO<sub>2</sub> (mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> vs días de incubación) en muestras de mantillo de: A) bosque Esclerófilo (*Cryptocarya*) de Chile central, separadas en tres fracciones de tamaño de partículas (ver Métodos), y B) bosque de Coníferas (*Fitzroya*) y Nordpatagónico (*Nothofagus*) del sur de Chile (Chiloé), incluyendo una muestra de material leñoso de este último. Barras de error corresponden a errores estándar. Se indican las curvas de regresión con modelo lineal (excluyendo el último punto en B).

FIGURE 3. Cumulative CO<sub>2</sub> production curves (mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> vs days of incubation) of litter samples of: A) Schlerophyllous forest (*Cryptocarya*) of central Chile, separated among three particle size fractions (see Methods), and B) Conifer (*Fitzroya*) and Nordpatagonian (*Nothofagus*) forests of southern Chile (Chiloé). Plot B also includes a sample of woody material from the last forest. Error bars are standards errors. Linear regression curves are also shown (the last point were excluded for regression in B).

Tabla I. Tasas de respiración a 20°C (mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) de todos los sustratos estudiados. Valores estimados a partir del remuestreo sin reemplazo (1000 iteraciones) de los datos de las curvas de producción acumulada de CO<sub>2</sub> vs tiempo de incubación.

TABLE I. Respiration rates at 20 °C (mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>) of all studied substrates. Values estimated from resampling without replacement (1000 iterations) of data from curves of cumulative production of CO<sub>2</sub> vs incubation time.

Bosque/Sustrato	Fracción de Tamaño	Promedio	DE	Percentil	
				2,5%	97,5%
Esclerófilo					
Hojarasca	Fracción fina	2,82	0,15	2,53	3,12
	Fracción intermedia	3,80	0,53	2,69	4,75
	Fracción gruesa	11,80	1,11	9,50	13,87
Coníferas					
Hojarasca	Total	55,69	3,40	50,28	60,14
Nordpatagónico					
Hojarasca	Total	65,63	5,00	56,64	75,82
Material leñoso	Total	10,36	2,63	8,80	11,60

DE = Desviación estándar de la distribución de pseudovalores.

EFFECTO DEL TAMAÑO DE PARTÍCULAS Y CONTENIDO HÍDRICO SOBRE LA TASA DE RESPIRACIÓN

En la Figura 3A se muestran las curvas de producción acumulada de CO<sub>2</sub> de muestras de hojarasca del bosque Esclerófilo correspondientes a cada fracción de tamaño de partículas. No se observaron diferencias significativas en la tasa de respiración por unidad de masa seca de las tres fracciones de tamaño de partículas (Tabla II). Sin embargo, se

verificó un efecto significativo del contenido hídrico de la hojarasca sobre la tasa respiratoria, pero la interacción entre éste y fracción de tamaño no tuvo un efecto significativo (Tabla II). El contenido hídrico promedio (± EE) de las fracciones de tamaño fue de 0,16 ± 0,06; 0,19 ± 0,08 y 0,29 ± 0,07 g H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> para la fracción fina, intermedia y gruesa, respectivamente. La tasa de respiración por unidad de masa seca se correlacionó positivamente con el contenido hídrico (r = 0,770; P = 0,001) (Figura 4).

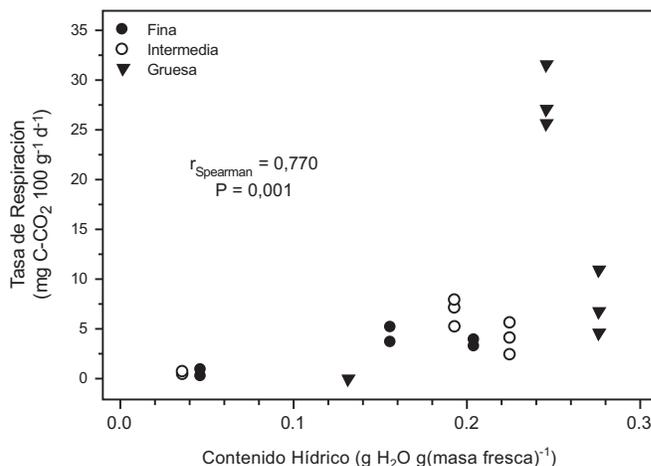


FIGURA 4. Relación entre la tasa de respiración a 20°C y el contenido hídrico de muestras de hojarasca de un bosque Esclerófilo separadas en tres fracciones de tamaño de partículas. Se indica el coeficiente de correlación de Spearman con su respectiva probabilidad obtenida por prueba de aleatorización (ver texto).

FIGURE 4. Relationship between respiration rate at 20 °C and the water content of litter samples of a Schlerophyllous forest, separated among three particle size fractions. The Spearman correlation coefficient is also shown, with its probability obtained from a randomization test (see text).

## RESPIRACIÓN EN HOJARASCA DE BOSQUES TEMPLADOS

Las curvas de producción de C-CO<sub>2</sub> vs tiempo de incubación y las respectivas estimaciones insesgadas de las tasas de respiración por unidad de masa seca de la hojarasca de los bosques de Coníferas y Nordpatagónico se muestran en la Figura 3B y Tabla I, respectivamente. La tasa respiratoria por unidad de masa seca no difirió

significativamente entre estos bosques (Tabla II). El contenido hídrico promedio ( $\pm$  EE) de la hojarasca fue de  $3,39 \pm 0,19$  y  $3,49 \pm 0,28$  g H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> para los bosques de Coníferas y Nordpatagónico, respectivamente, y no afectó significativamente la tasa respiratoria por unidad de masa seca. La interacción entre el contenido hídrico y el tipo de bosque no tuvo un efecto significativo (Tabla II).

TABLE II. ANDEVA de la tasa de respiración por unidad de masa seca a 20°C (mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), considerando el contenido hídrico (g H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> [masa fresca]) de la hojarasca, del bosque Esclerófilo (*Cryptocarya*), separada en tres fracciones de tamaño de partículas, y de los bosques de Coníferas (*Fitzroya*) y Nordpatagónico (*Nothofagus*).

TABLE II. ANOVA of respiration rate per dry mass unit at 20°C (mg C-CO<sub>2</sub> 100 g<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>), considering water content (g H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> [dry mass]) of litter of Schlerophyllous forest (*Cryptocarya*), separated among three particle size fractions, and of Conifer (*Fitzroya*) and Nordpatagonian (*Nothofagus*) forests.

Tipo de bosque / Fuente de variación	SC	g. l.	F	P
<b>Bosque Esclerófilo (Experimento 1)</b>				
Facción de tamaño	70,459	2	0,774	0,474
Contenido hídrico	325,217	1	7,144	0,014
Contenido hídrico × Fracción	172,287	2	1,892	0,176
Error	956,016	21		
<b>Bosque Coníferas y Nordpatagónico (Experimento 2)</b>				
Tipo de bosque	154,809	1	0,442	0,525
Contenido hídrico	581,073	1	1,660	0,234
Contenido hídrico × Tipo de bosque	172,538	1	0,493	0,503
Error	2801,005	8		

## DISCUSION

## GENERAL

La respiración heterotrófica del suelo es la contraparte de la productividad primaria terrestre que retorna el carbono fijado a la atmósfera como C-CO<sub>2</sub>. El conocimiento de este proceso es fundamental para comprender la dinámica del carbono en los ecosistemas terrestres. El presente trabajo entrega evidencia de la actividad respiratoria en hojarasca de bosques nativos del sur de Sudamérica. Específicamente se han escogido sitios de muestreo representativos de dos extremos climáticos: el semiárido bosque Esclerófilo y los hiperhúmedos bosques templados de Coníferas y Nordpatagónico. Dado que existen escasos estudios de este importante proceso del ciclo del carbono para este tipo de ecosistemas, los datos aquí presentados constituyen un valioso antecedente para futuros

estudios. El modelo de descomposición de sustratos homogéneos de Ågren & Bosatta (1996) entrega un marco conceptual básico y un punto de partida para abordar el fenómeno de la descomposición, sin embargo, y como estos mismos autores afirman, los sustratos orgánicos son complejos y heterogéneos, por lo que el estudio de su descomposición debe considerar dicha heterogeneidad. Particularmente, en este trabajo se consideró la heterogeneidad del contenido hídrico y de la relación C/N del detritus.

## EFECTO DEL TAMAÑO DE PARTÍCULAS SOBRE LA TASA DE RESPIRACIÓN

Interpretando al tamaño de partículas, o grado de fragmentación de la hojarasca, como estados de descomposición progresiva del sustrato, nuestros resultados apoyaron la predicción de constancia de la tasa de respiración por unidad de masa seca a medida que se descompone un sustrato orgánico,

según el modelo de Ågren & Bosatta (1996). A pesar de que la hojarasca del bosque Esclerófilo no constituye un sustrato orgánico homogéneo, el comportamiento de la actividad respiratoria se ajustó a la predicción del modelo simple para sustratos homogéneos, descontando el efecto del contenido hídrico del sustrato sobre la respiración microbiana. Sin embargo, este resultado debe interpretarse con cautela debido a la elevada varianza (heterogeneidad espacial) observada en las muestras. De hecho en la Figura 3A se aprecia que la fracción gruesa presenta una mayor tasa respiratoria por unidad de masa seca, pero dicha diferencia no es significativa cuando se considera el efecto del contenido hídrico. Otros trabajos han documentado diferencias en la actividad respiratoria de hojarasca con distinto grado de descomposición. Por ejemplo Wagener & Schimel (1998) observaron una mayor tasa de respiración por unidad de masa seca en la hojarasca más fresca (menos descompuesta) de *Betula* sp. (Alaska). Este patrón puede ser explicado por una mayor disponibilidad de C lábil en sustratos frescos (recientemente depositados sobre el suelo) (Wagner & Wolf 1998).

#### CONTENIDO HÍDRICO

La influencia más clara sobre la actividad respiratoria observada en condiciones de laboratorio en la hojarasca del bosque Esclerófilo fue el contenido hídrico (Tabla II y Figura 4). Esto es coherente con el hecho de que este tipo de ecosistemas se desarrollan en un clima mediterráneo caracterizado por una fuerte estacionalidad de las lluvias y en donde la disponibilidad de agua es la variable abiótica más restrictiva tanto para la productividad primaria como la descomposición de la materia orgánica y la actividad microbiana del suelo (Chapin *et al.* 2002). Los sustratos frescos también tendrían una mayor capacidad de retención de agua, como lo sugieren los datos presentados en este trabajo. Sin embargo, el efecto del contenido hídrico sobre la tasa respiratoria por unidad de masa seca no fue dependiente de la fracción de tamaño de partículas de la hojarasca del bosque Esclerófilo (interacción no significativa en Tabla II). En contraste con la hojarasca del bosque Esclerófilo, el elevado contenido hídrico de la hojarasca de los bosques de Coníferas y Nordpatagónico no limitó la actividad respiratoria de estos sustratos (Tabla II).

#### RESPIRACIÓN EN HOJARASCA DE BOSQUES TEMPLADOS

Pérez *et al.* (2003a) documentaron que la relación C/N de la hojarasca del bosque de Coníferas es mayor que la del bosque Nordpatagónico. El sustrato más pobre en nitrógeno producido por el bosque de Coníferas tiene, en consecuencia, mayor resistencia a la descomposición y, por lo tanto, se esperaba una menor tasa de respiración heterotrófica asociada. Sin embargo las diferencias observadas en la actividad respiratoria de ambos sustratos (Figura 3B) no fueron estadísticamente significativas. No obstante, se ha documentado que el bosque de Coníferas presenta menores tasas de mineralización neta del nitrógeno de la materia orgánica del suelo (Pérez *et al.* 1998, 2003a), lo cual es evidencia de una menor actividad microbiana en este tipo de bosque. Por su parte, Carmona (2004) estudió la actividad de bacterias fijadoras de N<sub>2</sub> asociadas al detritus orgánico del bosque Nordpatagónico y encontró que dicha actividad era mayor en detritus rico en N (con menor relación C/N). A pesar de estas evidencias, en este trabajo no se observaron diferencias en la tasa respiratoria por unidad de masa seca medida en condiciones de laboratorio en la hojarasca de bosques con fuertes diferencias en su relación C/N. Este resultado debe ser confirmado por estudios más detallados e intensos de la respiración heterotrófica de la detritósfera y el suelo de estos ecosistemas nativos, debido a la enorme heterogeneidad espacial y temporal de la actividad de los microorganismos, que puede observarse a diversas escalas (Ettema & Wardle 2002, Wagner & Wolf 1998). Por otra parte, con el uso de otros estimadores de la calidad química de los sustratos orgánicos, como el contenido de carbono lábil o lignina (carbono recalcitrante), se puede explicar con mayor poder predictivo la actividad microbiana y la descomposición del detritus (Hobbie 2000).

Cabe destacar que la actividad respiratoria en condiciones de laboratorio de la hojarasca de los bosques de Coníferas y Nordpatagónico fue muy superior a la del bosque Esclerófilo. Este hecho está probablemente asociado a las diferencias en el contenido hídrico “endógeno” de las muestras utilizadas.

El detritus leñoso (troncos caídos y árboles

muerdos en pie) de los bosques templados es un sustrato particularmente abundante en estos ecosistemas. En el bosque Nordpatagónico este material puede alcanzar los 60 mg ha<sup>-1</sup> (Carmona *et al.* 2002), por lo que el flujo respiratorio asociado a este componente puede ser significativo a nivel ecosistémico. En este trabajo se verificó la actividad respiratoria en detritus leñoso, aunque su magnitud fue menor que la de la hojarasca del mismo bosque.

### CONCLUSIONES

En este trabajo se concluye que la hojarasca de los ecosistemas de bosques Esclerófilo, Nordpatagónico y de Coníferas (*Fitzroya*) presentan actividad respiratoria significativa en condiciones de laboratorio (20 °C), bajo los niveles de hidratación originales al momento de la colecta. En el caso del bosque Esclerófilo, el contenido hídrico afectó la magnitud de la tasa respiratoria por unidad de masa seca de detritus, y no se observaron diferencias entre hojarascas con distinto grado de fragmentación. Tampoco se observaron diferencias entre las muestras de los bosques templados lluviosos de Coníferas y Nordpatagónico, las cuales diferían en su relación C/N.

La ausencia de diferencias entre las fracciones de tamaño de partículas de hojarasca del bosque Esclerófilo apoyó la predicción del Modelo de Ågren & Bosatta (1996) con respecto a la constancia de la tasa respiratoria por unidad de masa seca a lo largo de la descomposición de sustratos homogéneos, demostrando el valor de los modelos matemáticos simples en la comprensión del complejo fenómeno de la descomposición de la materia orgánica.

### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible con los aportes de: Programa de Becas de Postgrado CONICYT (MRC ex becario), Programa Bosques Nativos DID U. de Chile, Proyecto IAI-CRN-012 y A. W. Mellon Foundation. También agradecemos los aportes de Fondecyt 2000022, Fondecyt-Fondap Grant 1501-0001 y Núcleo Milenio ICM P02-051-F durante la etapa final de elaboración de este manuscrito.

### BIBLIOGRAFIA

- ABER, J.D. & J.M. MELILLO. 1991. Terrestrial ecosystems. Saunders College Publishing, New York. 429 pp.
- AERTS, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449.
- AERTS, R. & H. DE CALUWE. 1997. Initial litter respiration as indicator for long-term leaf litter decomposition of *Carex* species. *Oikos* 80: 353-361.
- ÅGREN, G.I. & E. BOSATTA. 1996. Theoretical ecosystem ecology. Understanding element cycles. Cambridge University Press. Cambridge. 234 pp.
- ANDERSON, J.P.E. 1982. Soil Respiration. En: Methods of Soil Analysis. Chemical and Microbiological Methods (Eds. A.I. PAGE, R.H. MILLER, D.R. KEENEY), pp. 831-871. American Society of Agronomy, Madison.
- BARDGETT, R.D. 2005. The biology of soil. A community and ecosystem approach. Oxford University Press, Oxford. xiv + 243 pp.
- BEARE, M.H., D.C. COLEMAN, D.A. CROSSLEY JR., P.F. HENDRIX & E.P. ODUM. 1995. A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. *Plant and Soil* 170: 5-22.
- BRUSSAARD, L. 1997. Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio* 26: 563-570.
- BUSTAMANTE-SÁNCHEZ, M.A., A.A. GREZ & J.A. SIMONETTI. 2004. Dung decomposition and associated beetles in a fragmented temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 107-120.
- CALDENTEY J., M. IBARRA & J. HERNÁNDEZ. 2001. Litter fluxes and decomposition in *Nothofagus pumilio* stands in the region of Magallanes, Chile. *Forest Ecology and Management* 148: 145-157.
- CARMONA M.R. 2004. Fijación no-simbiótica de nitrógeno en la detritósfera de un bosque templado en chiloe: regulación interna y su relación con el proceso de descomposición. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Chile.
- CARMONA, M.R., J.J. ARMESTO, J.C. ARAVENA & C.A. PÉREZ. 2002. Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forests in Chiloé Island, Chile. *Forest Ecology and Management* 164: 265-275.
- CHAPIN III, F.S., P.A. MATSON & H.A. MOONEY. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag, New York. 436 pp.
- CISTERNAS R.É. & L.R. YATES. 1982. Nitrogen litterfall and precipitation and its release during litter decomposition in the Chilean piedmont matorral. *Plant and Soil* 67: 359-365.
- COLEMAN D.C., CROSSLEY JR. D.A. & P.F. HENDRIX. 2004. Fundamentals of soil ecology. Second Edition. Elsevier Academic Press, San Diego. xviii + 386 pp.
- ETTEMA C.H. & WARDLE D.A. 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 177-183.
- FRANGI J.L., L.L. RICHTER, M.D. BARRERA & M. ALOGGIA. 1997. Decomposition of *Nothofagus*

- fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1095-1102.
- HOBBIE, S.E. 2000. Interactions between litter lignin and soil nitrogen availability during leaf litter decomposition in a Hawaiian montane forest. *Ecosystems* 3: 484-494.
- HOOD, G.M. 2005. PopTools version 2.6.6. Available on the internet. URL: <http://www.cse.csiro.au/poptools>.
- HUNT, H.W. 1977. A simulation model for decomposition in grassland. *Ecology* 58: 469-484.
- LASKOWSKI, R., M. NIKLINSKA & M. MARYANSKI. 1995. The dynamics of chemical elements in forest litter. *Ecology* 76: 1393-1406.
- LAVELLE, P., E. BLANCHART, A. MARTIN, S. MARTIN, A. SPAIN, F. TOUTAIN, I. BAROIS & R. SCHAEFER. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25: 130-150.
- LUSSENHOP, J. 1992. Mechanisms of microarthropod-microbial interactions in soil. *Advances in Ecological Research* 23: 1-33.
- MANLY, B.F.J. 1997. Randomization bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Chapman & Hall, London. 399 pp.
- MCTIERNAN, K.B., P. INESON & P.A. COWARD. 1997. Respiration and nutrient release from tree leaf litter mixtures. *Oikos* 78: 527-538.
- OLSON, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- ORSBORNE, J.L. & B.J. MACAULEY. 1988. Decomposition of Eucalyptus leaf litter: influence of seasonal variation in temperature and moisture conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 20: 369-375.
- PAUL, E.A. & F.E. CLARK. 1989. Soil microbiology and biochemistry. Academic Press, San Diego. 275 pp.
- PAUSTIAN, K., PARTON, W.J. & J. PERSSON. 1992. Modelling soil organic matter in organic-amended and nitrogen-fertilized long-term plots. *Soil Science Society of America Journal* 56: 476-488.
- PALACIOS-BIANCHI, P. 2003. Producción y descomposición de hojarasca en un bosque maulino fragmentado. Seminario de Título, Facultad de Ciencias, Universidad Chile, Chile.
- PÉREZ, C., J.J. ARMESTO & B. RUTHSATZ. 1991. Descomposición de hojas, biomasa de raíces y características de los suelos en bosques mixtos de coníferas y especies laurifolias en el Parque Nacional Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 479-490.
- PÉREZ, C.A., L.O. HEDIN & J.J. ARMESTO. 1998. Nitrogen mineralization in two unpolluted old-growth forests of contrasting biodiversity and dynamics. *Ecosystems* 1: 361-373.
- PÉREZ, C.A., J.J. ARMESTO, C. TORREALBA & M.R. CARMONA. 2003a. Litterfall dynamics and nitrogen use efficiency in two evergreen temperate rain forests of southern Chile. *Austral Ecology* 28: 591-600.
- PÉREZ, C.A., M.R. CARMONA & J.J. ARMESTO. 2003b. Non-symbiotic nitrogen fixation, net nitrogen mineralization and denitrification in evergreen forests of Chiloé island, Chile: a comparison with other temperate forests. *Gayana Botanica* 60: 25-33.
- SAETRE, P. 1998. Decomposition, microbial community structure, and earthworm effects along a birch-spruce soil gradient. *Ecology* 79: 834-846.
- SCHINNER, F. 1996. In situ studies of litter decomposition. En: *Methods in soil biology* (Eds. F. Schinner, R. Öhlinger, E. Kandeler & R. Margesin), pp. 114-116. Springer-Verlag, Berlin.
- VALENZUELA, E., S. LEIVA & R. GODOY. 2001. Variación estacional y potencial enzimático de microhongos asociados con la descomposición de hojarasca de *Nothofagus pumilio*. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 737-749.
- WAGENER, S.M. & J.P. SCHIMMEL. 1998. Stratification of soil processes: a study of the birch forest floor in the Alaskan taiga. *Oikos* 81: 63-74.
- WAGNER, G.H. & D.C. WOLF. 1998. Carbon transformations and soil organic matter formation. En: *Principles and applications of soil microbiology* (Eds. Sylvia D.M., J.J. Fuhrmann, P.G. Hartel & D.A. Zuberer), pp. 218-258. Prentice Hall, New Jersey.
- WARING, R.H. & W.H. SCHLESINGER. 1985. *Forest Ecosystems. Concepts and Management*. Academic Press, New York. 340 pp.

Recibido 08.06.05  
Aceptado 20.12.05