



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-189

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Contribución de la respiración autótrofa a las emisiones totales de CO₂ del suelo en un bosque ecotonal Mediterráneo

FERNÁNDEZ ALONSO, M.J.¹, ORTIZ, C.¹ y RUBIO, A.¹

¹ Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, Universidad Politécnica de Madrid (UPM), 28040 Madrid, España.

Resumen

Cambios en la vegetación arbórea dominante producidos como consecuencia del cambio global pueden alterar la respiración de los suelos forestales y su respuesta a los principales factores abióticos, temperatura y humedad del suelo. En un contexto de cambio, existe un interés creciente en entender cómo afectan en cada tipo de bosque las diferentes respuestas metabólicas de la rizosfera y actividades de los microorganismos decomponedores de la materia orgánica a la respiración del suelo. El objetivo de este estudio es cuantificar la variabilidad estacional de las componentes heterótrofa (Rh) y radical (Rr) de los suelos en un área transicional entre el bosque de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y el bosque de rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd.) a 1300 m.s.n.m. en el Sistema Central. Utilizamos el método de exclusión radical para monitorizar a lo largo de 32 meses la emisión de CO₂ heterótrofa en las parcelas aisladas, y la emisión total de CO₂ (Rs) de los suelos en parcelas control. Los resultados mostraron que la Rs en esta zona ecotonal está determinada por el tipo de bosque debido a la diferente sensibilidad estacional que presentan ambas componentes entre especies. La fracción heterótrofa fue la más importante en el ecotono, y fue superior en pinar. La contribución estacional de Rh a Rs estuvo supeditada a la Rr, que además fue más importante en rebollo. La componente radical de la respiración en los suelos de rebollar responde al periodo vegetativo de la especie y por ello se maximizó durante el verano, mientras que en el caso del pino está sujeta a la presencia de agua en el suelo y por ello su importancia relativa fue mínima en esa misma estación. Como se ha comprobado, el suelo como sistema tiene un funcionamiento distinto entre estos bosques por lo que un cambio de vegetación en este área transicional consecuencia de los problemas de regeneración por competencia con el rebollo puede tener implicaciones directas en el balance de C del ecosistema.

Palabras clave

Respiración radical, respiración heterótrofa, bosque Mediterráneo, ciclo del C, cambio global.

1. Introducción

Los suelos representan el mayor sumidero de carbono (C) en los ecosistemas terrestres (Eswaran et al. 1993, Ortiz et al. 2016) y la respiración de los mismos representa entre el 60 - 90% del flujo total de emisión de CO₂ en la mayoría de los ecosistemas (Goulden et al. 1996). El cambio global y las crecientes concentraciones de gases de efecto invernadero en la atmósfera han puesto de manifiesto la relevancia de la respiración del suelo como un componente clave en el balance de C atmosférico. La vegetación contribuye en gran medida al flujo total de CO₂ del suelo a través de la respiración de las raíces y de la microbiota de su rizosfera (root-derived CO₂ en la literatura inglesa, a partir de ahora “respiración radical”). Esta componente de la respiración depende del suministro de fotosintatos recién generados y de la descomposición de exudados radicales (Högberg y Read 2006) por lo que apenas afecta al almacenamiento de C en el suelo a largo plazo (Kuzakov 2006). Sin embargo, el flujo de C producido durante la descomposición de la materia orgánica del suelo (SOM-derived CO₂ en la literatura inglesa, a partir de ahora “respiración heterótrofa”) por los agentes heterotróficos como los microorganismos (principalmente bacterias, hongos y actinomicetos) y la macrofauna, supone una fuente de emisión del C almacenado en el suelo cuando la descomposición supera la humificación (Eswaran et al. 1993, Kuzakov 2006). Dado que la respiración radical puede

suponer desde un 10 a un 90% del flujo total de CO₂ del suelo, en función del tipo de vegetación y de la estación del año (Hanson et al. 2000), se hace necesario conocer *in situ* cómo son las contribuciones de ambas componentes respiratorias a la respiración total del suelo en los ambientes mediterráneos, a fin de evaluar con mayor precisión el reservorio de C del suelo y el balance neto de C de los ecosistemas forestales de dichos ambientes.

Entre las características de las masas forestales que afectan a la tasa respiratoria del suelo son ampliamente estudiadas la producción primaria neta (Raich y Schlesinger 1992), la tasa de crecimiento (Tedeschi et al. 2006), las características del sistema radical (biomasa y distribución de raíces) (Díaz-Pinés et al. 2008), la calidad y cantidad de hojarasca (Berger et al. 2010), la estructura y diversidad de la comunidad microbiana edáfica (Curiel Yuste et al. 2012) y el balance hídrico (Ross et al. 2001). Por otro lado, el flujo total de CO₂ de los suelos puede verse también afectado por factores de tipo abiótico como la temperatura y la humedad del suelo (Barba et al. 2015, Kuzyakov 2006) tanto por la repercusión sobre la productividad de la planta (incidiendo pues sobre la respiración radical), como sobre la actividad metabólica de los microorganismos (incidiendo en la respiración heterótrofa). Estos factores climatológicos tienen especial relevancia en el ambiente Mediterráneo dado su inherente fluctuación estacional (Tedeschi et al. 2006). En zonas ecotonales donde pueden coincidir diferentes tipos de bosque en una franja espacial determinada, pequeños cambios en las variables ambientales provocan cambios en las interrelaciones planta-suelo-microorganismo, que pueden modificar la contribución de cada componente a la respiración total del suelo de manera significativa.

A nivel global el cambio climático está produciendo decaimiento y mortalidad del arbolado a la par que cambios en la composición florística de muchas comunidades vegetales (Camarero y Gutiérrez 2004, Sanz-Elorza et al. 2003, Knapp et al. 2011, Peñuelas et al. 2007), debido a estrés térmico combinado con incremento de la frecuencia, duración y severidad de las sequías (Allen et al. 2010, Gil Pelegrín et al. 2009, Hereş et al. 2012, Martínez-Vilalta y Piñol 2002). En la Península Ibérica, un cambio en la vegetación originado por cambios en el uso y aprovechamiento del suelo y favorecido por el mencionado estrés hídrico-térmico que ya ha sido observado es el del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y diversas especies de roble (*Quercus* sp.) (Galiano et al. 2010, Carnicer et al. 2014, Díaz-Pinés et al. 2014). Algunos estudios ya han puesto de manifiesto cambios sustanciales en la estructura y funcionamiento de los microorganismos (Curiel Yuste et al. 2012), en los flujos respiratorios del suelo (Barba y Yuste Curiel 2013, Díaz-Pinés et al. 2014) y en el secuestro de carbono de los suelos (Álvarez et al. 2014) como consecuencia de la expansión del roble a expensas de las masas de pino. Dado que es probable que el número de masas de pino silvestre afectadas por el cambio global se vea incrementado en las próximas décadas (Carnicer et al. 2014, Vilà-Cabrera et al. 2013) se hacen necesarios estudios a escala local sobre el impacto en el balance del C, que ayuden a los gestores forestales en la toma de decisiones que tendrán que llevar a cabo con la silvicultura adaptativa.

En este trabajo se ha recurrido al método de exclusión radical para separar *in situ* la componente heterótrofa de la respiración total del suelo (Ewel et al. 1987) en un área transicional entre el bosque de pino silvestre y el bosque de rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd), donde el pino tiene importantes problemas de regeneración por competencia con el rebollo (Dones et al. 1994). Esta técnica tiene la ventaja de que permite considerar el efecto de la variabilidad estacional del emplazamiento, es barata y reproducible, por lo que permite la comparación entre diferentes ecosistemas pero es relativamente severa y afecta al sistema suelo-planta (Díaz-Pinés et al. 2008, Hanson et al. 2000). Entender cómo las componentes de la respiración del suelo responden a las variables ambientales en la zona ecotonal entre el pino silvestre y el rebollo es necesario para realizar estimaciones fiables del secuestro de C en estos ecosistemas de cara a la gestión forestal en un contexto de cambio global.

2. Objetivos

El principal objetivo de este estudio es determinar el efecto del tipo de bosque y la repercusión de la variabilidad estacional de la temperatura y la humedad del suelo sobre las dos componentes

principales de la respiración del suelo (respiración radical y heterótrofa) en un área ecotonal mediterránea entre el bosque de pino silvestre y de rebollo. Ambas componentes del flujo de CO₂ del suelo han sido monitorizadas durante 32 meses utilizando el método de exclusión radical. La primera hipótesis de trabajo es que la respiración del suelo está determinada por el tipo de bosque; por un lado, la tasa anual de la respiración radical es mayor en rebollar puesto que *Q. pyrenaica* tiene un carácter ecológicamente intermedio entre las quercíneas xerófitas (encinas y coscojas) y los verdaderos robles por lo que están mejor adaptadas a la sequía estival mediterránea (Banqué et al. 2013) y, por otro lado, comúnmente se cree que la descomposición de la materia orgánica es más rápida en frondosas que en coníferas (Prescott et al. 2005), por lo que será mayor la respiración heterótrofa en los rebollares. La segunda hipótesis se centra en que las variables ambientales tienen grandes fluctuaciones en las zonas mediterráneas, por lo que esperamos diferente sensibilidad estacional de las componentes de la respiración del suelo.

3. Metodología

3.1. Lugar de estudio

La zona experimental utilizada en este trabajo es un área ecotonal entre el rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd.) y el pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) localizada en el Monte Matas (MUP N°1) de Valsaín, en la vertiente segoviana del Sistema Central a unos 1350 m sobre el nivel medio del mar (40° 51' N, 4° 3' W, zona 30, ETRS89). En este monte el clima es Mediterráneo continental con temperaturas cálidas en verano y hasta tres meses de sequía estival, mientras que las temperaturas frías que se producen en invierno pueden dar lugar a que los suelos estén cubiertos por nieve durante varias semanas (la temperatura máxima y mínima media anual para el periodo 2006-2009 fueron 14.0 y 7.8 °C, respectivamente). La precipitación media anual ronda los 538 mm. En esta localización se establecieron dos parcelas circulares de 40 m de radio en una masa pura de rebollo y en una pura de pino separadas 1400 metros a lo largo de un transecto ecotonal norte-sur. Las características medias de la masa en la parcela de rebollar son: clase de edad de 60 años, 17.2 m² ha⁻¹ de área basimétrica (AB), 932 árboles ha⁻¹ y 9.7 m de altura media; por otro lado en la parcela de pinar, los árboles rondan los 80 años, el AB es 64.3 m² ha⁻¹, la densidad 718 árboles ha⁻¹ y 19 m la altura media (Díaz-Pinés et al. 2011). Los suelos son mayoritariamente Cambisoles (Soil Survey Staff 2014) formados sobre material parental de granitos. El pH medio del suelo es 4.7, siendo ligeramente más ácido bajo pinar. La textura del suelo varía de franco-arcillo limoso en el rebollar a franco-arenoso en el pinar. El contenido de C orgánico del suelo en los primeros 50 cm es de 40 Mg C ha⁻¹ con una relación C/N de 13.4 en rebollo, y de más del doble en pinar (85 Mg C ha⁻¹ y C/N de 22.9). Para una descripción más detallada de las parcelas experimentales ver Díaz-Pinés, Rubio y Montes (2011) y Díaz-Pinés et al. (2014).

3.2. Medición de CO₂

Se utilizó el método de exclusión de raíces para determinar la respiración total, la heterótrofa y la radical de los suelos en un bosque monoespecífico de pino silvestre y en otro de rebollo. Esta metodología consiste en aislar físicamente el suelo mediante la excavación de una zanja de 40 cm de profundidad alrededor de una superficie determinada y la posterior instalación vertical de mallas geotextiles antiraíces. En abril de 2014 se establecieron las parcelas de estudio y en cada una de ellas se dispusieron aleatoriamente 4 subparcelas cuadradas de 1 m² para el tratamiento 'Control', donde fue monitorizada la respiración total, y otras 4 subparcelas para el tratamiento de 'Exclusión radical', donde se registró la respiración heterótrofa. Posteriormente se instalaron 2 anillos respiratorios de PVC (3.2 dm²) en cada subparcela, mediante su inserción en el suelo hasta una profundidad de 2 cm. La monitorización manual de la respiración del suelo se realizó con cámaras respiratorias (4.04 L volumen) conectadas a un medidor de gases por infrarrojos WMA-4 (PP Systems, Hertfordshire, United Kingdom) según un sistema de flujo continuo no estacionario (Savage y Davidson 2003). Esta técnica crea un intercambio de gas cerrado con aire circulando a una tasa de

0.5 l min⁻¹ entre la cámara y el analizador. La tasa respiratoria horaria fue calculada como el incremento lineal que experimenta el CO₂ durante los 5 minutos que la cámara permanece cerrada. La conversión de los flujos respiratorios en unidad de volumen a unidad de masa se hizo utilizando la ecuación de los gases ideales:

$$\text{Flujo} \left(\frac{\text{mg CO}_2\text{-C}}{\text{m}^2\cdot\text{h}} \right) = \frac{\Delta C}{\Delta t} \times \frac{V \times P \times 273.14}{22.4 \times 1013.25 \times (T + 273.14)} \times \frac{M}{A} \quad \text{Ecuación 1}$$

Donde $\Delta C/\Delta t$ es la tasa de cambio de la concentración de CO₂ a lo largo del tiempo (ppmv h⁻¹), V es el volumen de la cámara respiratoria (m³), P es la presión atmosférica (hPa), M es 12.01 g (el peso molecular del C), T es la temperatura del aire (°C) y A es la superficie de la cámara respiratoria. El flujo de CO₂ en los 32 anillos respiratorios fue monitorizado mensualmente hasta la finalización del periodo de estudio en diciembre de 2016, constituyendo un total de 32 campañas de muestreo.

Simultáneamente al registro de la respiración del suelo en cada subparcela se tomaron medidas de la temperatura del aire, así como de la humedad volumétrica a 10 cm de profundidad. La humedad volumétrica fue registrada con un reflectómetro de dominio temporal (Field Scout TDR 100, Spectrum Technologies Inc., USA), mientras que las temperaturas se tomaron con sondas Termistor Vertix 5989M (Herter Instruments, Barcelona). Además se instalaron aleatoriamente 3 registradores de temperatura (DS1921G-F5 Thermochron, iButtonLink, USA) en ambas parcelas de Pino y Rebollo para almacenar horariamente las temperaturas del suelo.

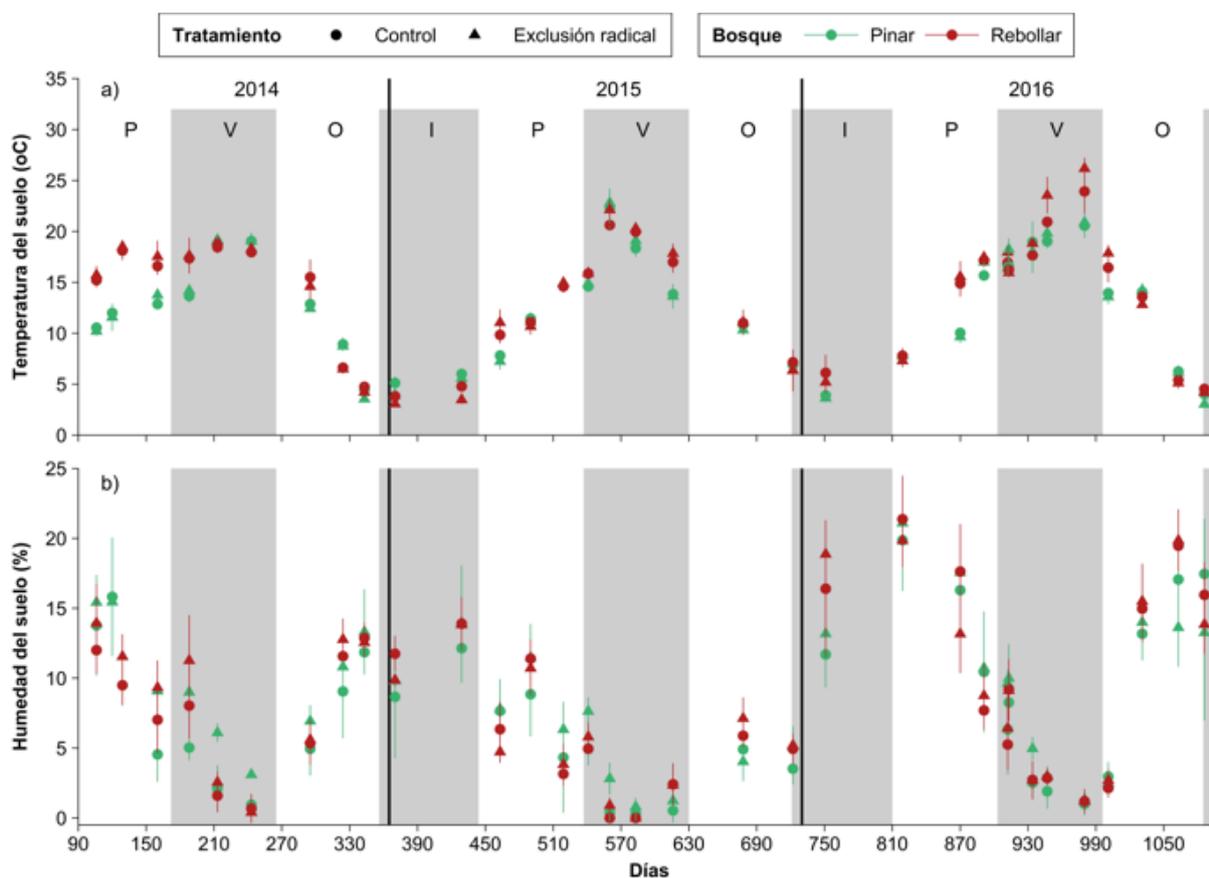


Figura 1. Temperatura a) y humedad del suelo b) por tipo de bosque y tratamiento en cada campaña de medida de la respiración del suelo. Los datos representan los valores medios de los anillos respiratorios, con las barras de error indicando la desviación estándar (n=8). I: invierno, P: primavera, O: otoño y V: verano.

3.3. Análisis de los datos

Se calcularon los flujos respiratorios medios de cada día de muestreo en las subparcelas 'Control' y 'Exclusión radical' para así eliminar la posible correlación espacial de las variables explicativas entre anillos respiratorios (n=2). Se recurrió a los modelos lineales generalizados (GLM, *Generalized Linear Models*) para analizar la relación entre flujos respiratorios y el tipo de bosque, el tratamiento, la temperatura y la humedad del suelo con los datos registrados en las 32 campañas de medida, utilizando una distribución de errores gamma para corregir el incremento no lineal de la varianza con la media. Se construyó una batería de modelos alternativos y de diferente complejidad utilizando las variables, los factores explicativos y sus interacciones con el paquete *stats* en la versión 3.3.2. de R (R Core Team 2016). La evaluación de los modelos y la selección de aquel más parsimonioso se realizó según el criterio de información de Akaike (AIC, *Akaike Information Criterion*) (Akaike 1973). También se utilizó el AIC para comparar modelos con distintas funciones de vínculo, siendo la función identidad la que mejor se ajustaba a los datos. La devianza explicada por los modelos (D^2 , expresada en %) se calculó comparando la devianza del modelo nulo con la devianza de los modelos ajustados.

Se predijeron los flujos respiratorios diarios en ambas parcelas 'Control' y 'Exclusión radical' para un año completo utilizando el modelo ajustado más parsimonioso. A parte de los factores explicativos (tipo de bosque y tratamiento), se emplearon como datos de entrada en el modelo los valores medios diarios almacenados por los registradores de temperatura y humedad a lo largo del periodo de estudio. La respiración radical media diaria (Rr) fue calculada como la diferencia entre los flujos diarios predichos por el modelo en las parcelas 'Control' (Respiración total del suelo, Rs) y los flujos diarios predichos en las parcelas de 'Exclusión radical' (Respiración heterótrofa, Rh):

$$\text{Respiración radical} = \text{Flujo}_{\text{CONTROL}} - \text{Flujo}_{\text{EXCLUSIÓN RADICAL}} \quad \text{Ecuación 2}$$

Además, se utilizaron GLMs y la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para analizar diferencias en: las variables ambientales medias diarias registradas en las campañas de medida entre bosques y tratamientos, en ambos bosques entre las respiraciones medias diarias Rs y Rr registradas en campo, y en la modelización diaria de Rs y Rh entre bosques.

4. Resultados

4.1. Evolución estacional de las variables ambientales

La temperatura y la humedad del suelo en las parcelas de estudio siguen el marcado patrón estacional típico del clima mediterráneo continental. La temperatura media diaria mínima del suelo a 10 cm de profundidad se produjo a la entrada del invierno (1.2 °C). Durante la primavera las temperaturas del suelo se incrementaron, hasta alcanzar la temperatura media diaria máxima de 21.2 °C un mes después de la entrada del verano. A lo largo del otoño las temperaturas del suelo se redujeron de nuevo progresivamente. La temperatura media diaria a lo largo del periodo de estudio fue de 11.2 °C. Por otro lado, la humedad diaria media del suelo a 10 cm de profundidad fue 8.04 % (m^3/m^3). Los valores diarios máximos de humedad del suelo (24.6 %) se alcanzaron a comienzos de la primavera y decrecieron progresivamente hasta ser próximos a cero al final del periodo estival. Con la llegada del otoño la humedad diaria del suelo se recuperó llegando a alcanzar el 16.3%. La temperatura y la humedad del suelo medias registradas a lo largo de 2014, 2015 y 2016 en las campañas de medida puede verse en la Figura 1. No se encontraron diferencias significativas en la temperatura del suelo diaria media registradas por los registradores entre bosques ($p = 0.24$, GLM) ni tratamientos ($p = 0.83$, GLM). Tampoco fueron diferentes significativamente las humedades diarias medias del suelo registradas en las campañas de medida entre bosques ($p = 0.57$, Kruskal-Wallis), pero si lo fueron entre tratamientos ($p < 0.05$, Kruskal-Wallis) siendo las humedades medias diarias superiores en las parcelas de 'Exclusión radical'.

4.2. Evolución estacional de la respiración del suelo

La R_s registrada en las parcelas 'Control' a lo largo de las campañas de medida (Figura 2) fue máxima en la transición entre la primavera y el verano tanto en pinar (355.02 mg CO₂-C m⁻² h⁻¹ ± 64.8 ES, error estándar) como en rebollar (433.74 ± 45.10 mg CO₂-C m⁻² h⁻¹). La tendencia de R_s fue decrecer durante el verano hasta alcanzar mínimos de 72.37 ± 8.47 mg CO₂-C m⁻² h⁻¹ en pinar y 81.70 ± 8.93 mg CO₂-C m⁻² h⁻¹ en rebollar. En otoño, R_s se recuperó hasta un 78 % en pinar y un 64% en rebollar, y de nuevo decreció durante el invierno donde alcanzó los mínimos absolutos (57.77 ± 2.32 y 46.57 ± 2.29 mg CO₂-C m⁻² h⁻¹, respectivamente). La misma tendencia estacional de R_s se obtuvo para la R_h medida en las parcelas de 'Exclusión radical' en ambos tipos de bosque. Hay que destacar que la R_s media a lo largo de todas las campañas de medida fue superior a la R_h media registrada en las parcelas de rebollo ($p < 0.001$, Kruskal-Wallis). Esto no fue así en las parcelas de pinar, donde la R_h llega a superar la R_s algunos días de muestreo ($p = 0.528$, GLM).

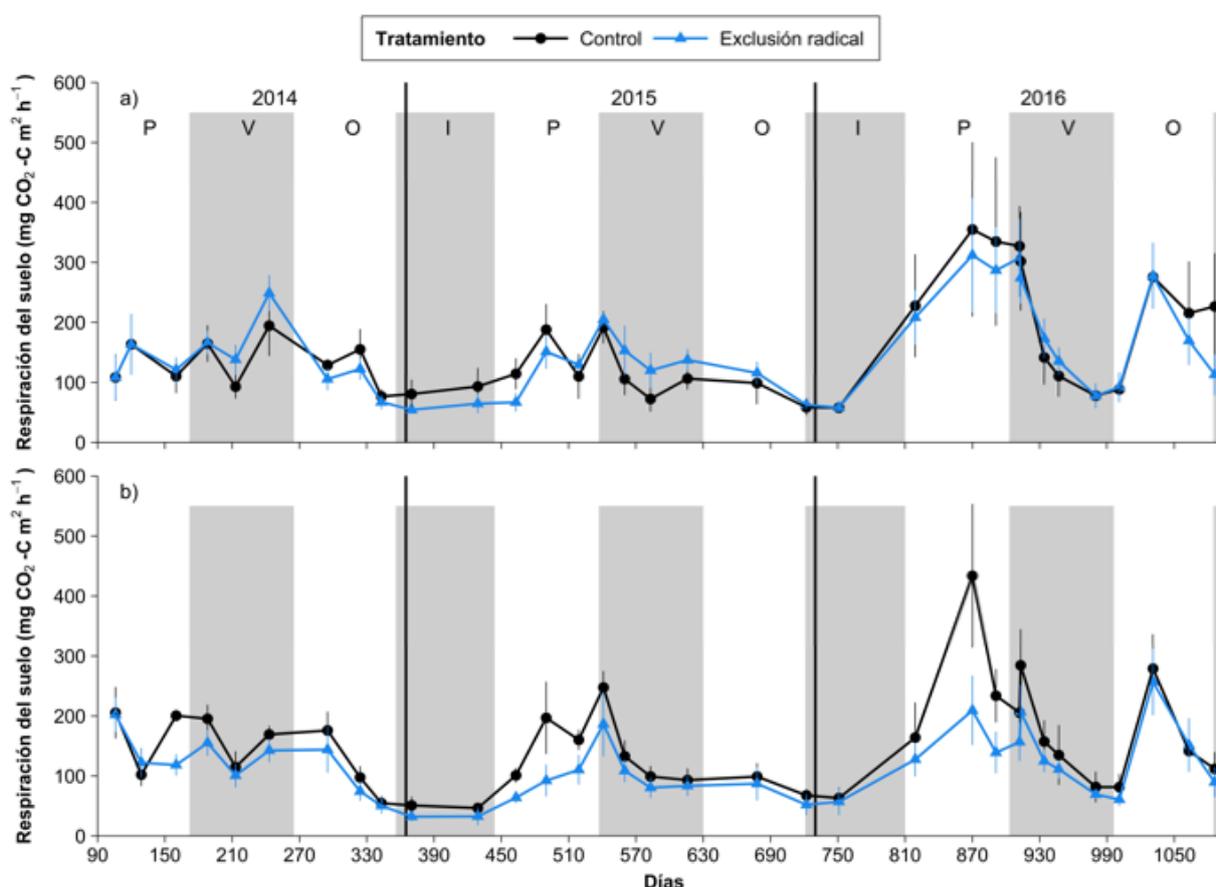


Figura 2. Evolución de la respiración del suelo a lo largo de las 32 campañas de muestreo en las subparcelas con tratamiento control (R_s) y en la subparcelas con tratamiento de exclusión radical (R_h) en el bosque de pino silvestre a) y en el bosque de rebollo b). Los datos representan los valores medios de los anillos respiratorios, con las barras de error indicando la desviación estándar ($n=8$). I: invierno, P: primavera, O: otoño y V: verano.

4.3. Modelización: importancia relativa de las componentes R_h y R_r

Todas las interacciones plausibles entre las variables explicativas, temperatura y humedad del suelo, y entre los factores explicativos, tipo de bosque y tratamiento, en el modelo saturado (Tabla 1) consiguieron explicar un 59% la variabilidad de la respiración del suelo. Sin embargo, los test sólo mostraron significación para dos de los parámetros ajustados del modelo saturado por lo que se generó una batería de modelos simplificados. La selección del modelo ajustado más parsimonioso

(Tabla 2) se realizó en base a su AIC y a su devianza. Las principales impulsoras de Rs y de su componente Rh en los suelos fueron la humedad ($D^2 = 25.5\%$), seguida de la temperatura ($D^2 = 11.5\%$) y la interacción entre ambas covariables ambientales ($D^2 = 11.7\%$). El tipo de bosque ($D^2 = 4.5\%$) y el tratamiento ($D^2 = 2.2\%$) también lograron explicar parte de la variabilidad de la respiración del suelo. Además, la temperatura afectó de forma distinta a Rs y Rh ($D^2 = 0.4\%$), aunque fue más relevante el distinto efecto de la humedad entre tratamientos y tipo de bosques ($D^2 = 2.3\%$).

Tabla 1. Resumen del modelo nulo y del modelo saturado con todas las posibles interacciones entre las variables temperatura (T) y humedad (H) del suelo y los factores explicativos tipo de tratamiento (Tto.) y tipo de bosque. AIC = Akaike Information Criterion; d.f. = degrees of freedom; D^2 = devianza; * p-valor < 0.001 del coeficiente ajustado.

Modelo GLM	Coefficientes ajustados significativos	Devianza residual	AIC	d.f.	D^2
Modelo nulo: Respiración ($\text{mg CO}_2\text{-C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) ~ 1		147	5503	487	
Modelo saturado: Respiración ($\text{mg CO}_2\text{-C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) $\sim T \times H \times \text{Tto.} \times \text{Bosque}$	T * T:H *	60	5081	472	59 %

El resultado de la modelización representada en la Figura 3 mostró que la evolución de Rs a lo largo del año es diferente entre tipos de bosque (Kruskal-wallis, $p < 0.05$), especialmente desde finales del otoño hasta finales del invierno. En este periodo, tuvieron lugar en el suelo valores medios de humedad con temperaturas mínimas que hicieron que Rs fuese superior en pinar que en rebollar. La contribución de la componente heterótrofa a la Rs en ambos bosques osciló entre el 69 – 95%, siendo la contribución media anual del 84 %. Sin embargo, la evolución de Rh fue diferente a lo largo del año entre tipos de bosque (Kruskal-wallis, $p < 0.001$). Así, la Rh media durante el invierno en pinar supuso el 21% de la Rs y tan solo el 7.3% durante el verano. En cambio, la contribución media de Rh a Rs en rebollar fue de tan solo el 12.6% en invierno, y de hasta un 26.1% en verano (ver Figura 4.b). Al cabo del año y en términos absolutos (Figura 4.a), la Rr del pino emitió a la atmósfera $1.79 \pm 1.0 \text{ Mg C ha}^{-1}$ y $2.09 \pm 0.9 \text{ Mg C ha}^{-1}$ la Rr del roble. Las diferencias fueron más grandes en la Rh que supuso un total de $10.43 \pm 0.5 \text{ Mg C ha}^{-1}$ emitidos en pinar y $9.30 \pm 0.4 \text{ Mg C ha}^{-1}$ emitidos en rebollar al cabo del año.

Tabla 2. Modelo GLM ajustado que fue seleccionado para la modelización de la respiración total del suelo (Rs) en las parcelas 'Control' y la respiración heterótrofa (Rh) en las parcelas de 'Exclusión radical' a lo largo de un año.

Respiración ($\text{mg CO}_2\text{-C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) $\sim T \times H + \text{Tto.} \times T + \text{Bosque} \times \text{Tto.} \times H$				
Devianza residual= 62; AIC = 5085; d.f. = 477; $D^2 = 58\%$				
Coefficientes paramétricos	Valor	ES	t valor	p-value
Intercepto	-1.282	12.126	-0.106	0.916
T	5.687	0.724	7.861	< 0.001
H	3.106	1.157	2.685	< 0.01
Bosque				
Rebollar	4.358	8.954	0.487	0.627
Tratamiento				
Exclusión radical	47.36	15.876	2.983	< 0.01
T × H	0.823	0.072	11.460	< 0.001
Tratamiento × T				
Exclusión radical × T	-2.634	0.830	-3.174	< 0.01

Tratamiento × H				
Exclusión radical × H	-4.901	1.280	-3.828	< 0.01
Bosque × Tratamiento				
Rebollo × Exclusión radical	-34.167	13.127	-2.603	< 0.01
Bosque × H				
Rebollo × H	-3.712	1.058	-3.509	< 0.001
Bosque × Tto × Humedad				
Rebollo × Exclusión radical × H	4.196	1.401	2.996	< 0.01

5. Discusión

La R_s anual en el ecotono fue $11.8 \text{ Mg C ha}^{-1}$, una cifra superior a los valores medios registrados en otros trabajos de fraccionamiento de la respiración en suelos realizados en bosques templados (Díaz-Pinés et al. 2008). En la zona de estudio, la R_s está determinada por el tipo de bosque y fue un 7 % superior en pinar que en rebollar. Esta distinta R_s anual entre bosques viene dada por la diferente contribución estacional de sus dos componentes, radical y heterótrofa. En ambos bosques, la componente heterótrofa fue la más importante con valores relativos que oscilaron estacionalmente entre el 65 y el 95 % de la R_s . Estos valores destacan la importancia de los procesos de descomposición de la materia orgánica que llevan a cabo los microorganismos en cuanto al balance de C en los suelos forestales tanto de coníferas como de frondosas. En términos anuales la R_h fue un 12 % superior en los suelos de pinar lo que contradice, en parte, nuestra primera hipótesis de partida. A pesar de que la vegetación tiene la capacidad de modificar los regímenes de temperatura y humedad del suelo, como se ha visto entre las parcelas control y de exclusión radical, las especies vegetales afectaron por igual a las variables ambientales del suelo puesto que no se detectaron diferencias entre bosques a lo largo del periodo de estudio. Por tanto, los mayores aportes de materia orgánica vegetal (Díaz-Pinés et al. 2011) y el mayor secuestro de C en los suelos de las masas de pino silvestre (Díaz-Pinés et al. 2011) podrían ser los responsables de la mayor R_h registrada anualmente por unidad de superficie. Si expresamos estos flujos en términos del C emitido por unidad de C almacenado en el suelo, se verifica la hipótesis de que las tasas de descomposición de la materia orgánica es más rápida en rebollo ya que supone el 43 % de su stock de C almacenado en los 50 primeros cm del suelo, y sólo el 12 % en pinar. Estudios previos llevados a cabo en este emplazamiento han evidenciado que, a pesar de que la materia orgánica del suelo en pinar es bioquímicamente más recalcitrante que la del roble ésta no se encuentra estabilizada mineralmente, por lo que una conversión del bosque podría tener implicaciones cruciales en el balance del C en este ecosistema (Díaz-Pinés et al. 2011). Se requieren estudios que permitan entender cómo y hasta qué punto los procesos que se desencadenan en el suelo tras un cambio en la vegetación pueden afectar a los mayores stocks de C en los suelos bajo pino silvestre.

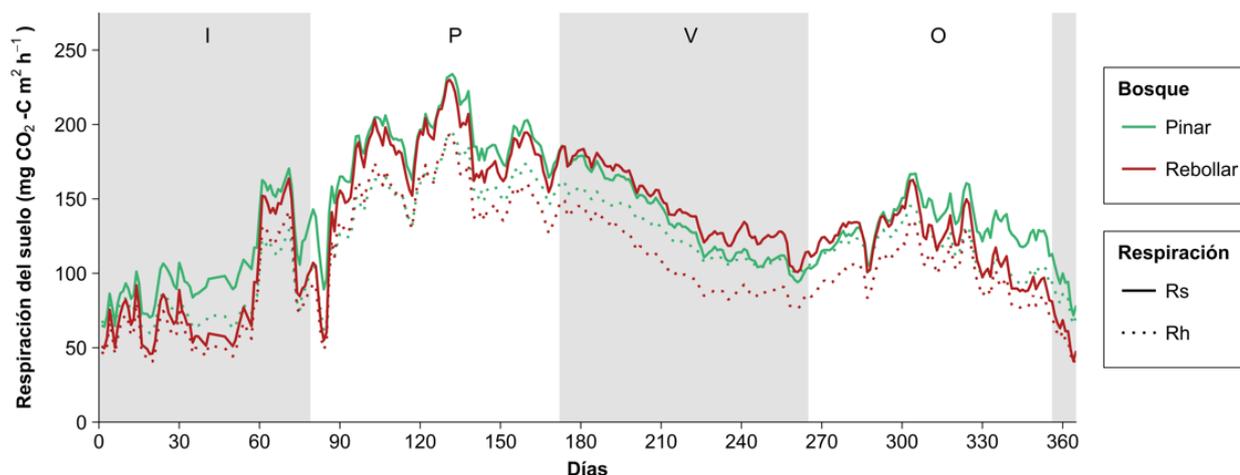


Figura 3. Evolución a lo largo del año de los flujos medios diarios de la respiración total del suelo (R_s) y de la respiración heterótrofa (R_h) según el modelo ajustado de la Tabla 2, en los bosques de pino silvestre y de rebollo. No se ha graficado el error estándar de la modelización para facilitar la visualización de los datos. I: invierno, P: primavera, O: otoño y V: verano.

En un trabajo similar realizado en un bosque mixto donde la encina (*Quercus ilex* L.) está reemplazando al pino silvestre como especie arbórea dominante, Barba et al. (2016) encontraron una R_s 36 % superior bajo pino. Esa menor relevancia de la R_s de la encina fue debida fundamentalmente a la componente heterótrofa ya que las diferencias estacionales en la R_r entre especies fue pequeña y no significativa en términos anuales. En cambio, nuestros resultados han arrojado que la componente radical anual de la respiración bajo pino fue un 14 % más pequeña que en rebollo, debido fundamentalmente a la diferente sensibilidad estacional de esta componente entre especies. Asimismo, la R_r en los suelos de pino silvestre estuvo fuertemente condicionada a la presencia de agua en el suelo por lo que su importancia relativa fue máxima en invierno (21 % de R_s) y además mostró una gran sensibilidad a la pérdida de humedad del suelo, siendo su contribución mínima durante el periodo estival (7 % de R_s). El bosque de rebollo manifestó una evolución totalmente opuesta a la R_r del pino, ya que tuvo una fuerte correlación positiva con su periodo vegetativo. Salomón et al (2015) determinaron el flujo de savia y la concentración de CO₂ en el xilema en la base del tronco en clones de un monte bajo de *Q. pyrenaica* también en el Monte Matas en Valsaín. Los resultados de este estudio arrojaron flujos de savia despreciables antes de la brotación (días 137-145), un incremento substancial de dicho flujo con el incremento de las temperaturas tras la extensión de las hojas y el consiguiente incremento de la fotosíntesis y la transpiración, que se prolongó hasta finales de septiembre (en torno a los días 266-267) cuando el flujo de savia se redujo con la parada de crecimiento y el estrés por sequía. Como puede verse en las Figuras 3 y 4, esta evolución de la R_r en rebollo sigue el mismo patrón que el flujo de savia en los árboles monitorizado por Salomón et al (2015) en el año 2014 en el mismo monte. A pesar de la mayor importancia de la R_r en los bosques de rebollo, este flujo de CO₂ a la atmósfera no afecta al balance de C a largo plazo por su escaso periodo de permanencia en el ecosistema (Kuzyakov 2006).

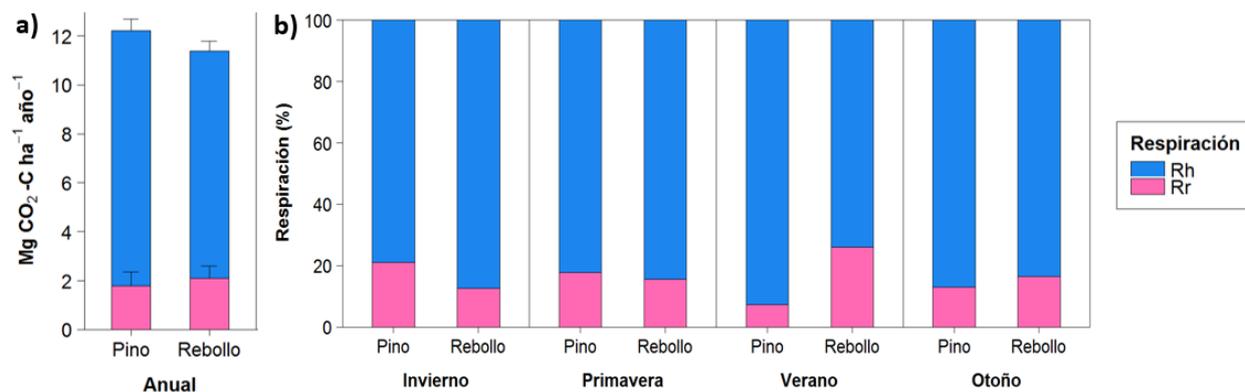


Figura 4. a) Flujo anual de las componentes Rh y Rs de la respiración del suelo en pinar y rebollar expresado en Mg C ha⁻¹ año⁻¹, b) evolución estacional de la importancia relativa de ambas componentes.

6. Conclusiones

En las masas de pino silvestre y de rebollo estudiadas la respiración del suelo está determinada por el tipo de bosque debido a la diferente sensibilidad estacional que presentan las componentes radical y heterótrofa de ambas especies. La Rh fue la fracción más importante de Rs en el ecotono, y fue superior en pinar que en rebollar. La contribución estacional de Rh a Rs estuvo supeditada a la Rr, que además fue más importante en rebollo. La componente radical de la respiración en los suelos de rebollar responde al periodo vegetativo de la especie y por ello se maximizó durante el verano, mientras que en el caso del pino está sujeta a la presencia de agua en el suelo y por ello su importancia relativa fue mínima en esa misma estación. Como se ha comprobado, el suelo como sistema tiene un funcionamiento distinto entre estos bosques por lo que un cambio de vegetación en este área transicional consecuencia de los problemas de regeneración por competencia con el rebollo puede tener implicaciones directas en el balance de C del ecosistema.

7. Agradecimientos

Los autores quieren agradecer a Marta Rivas, Jefferson Adrián Campoverde, y Sylvia Gareau por su indispensable ayuda en el trabajo de campo. Este estudio ha sido financiado por el proyecto REMEDINAL3-CM MAE-2719 de la Comunidad de Madrid y por el proyecto LIFE11 ENV/ES/505 BIOXISOIL de la Comisión Europea.

8. Bibliografía

HIROTOGU, A. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Ed. Akaike, Akadémia Kiadó. 267-281 p. Budapest.

ALLEN, CD; MACALADY, AK; CHENCHOUNI, H; BACHELET, D; MCDOWELL, N; VENNETIER, M; KITZBERGER, T; RIGLING, A; BRESHEARS, DD; HOGG, EH; GONZALEZ, P; FENSHAM, R; ZHANG, Z; CASTRO, J; DEMIDOVA, N; LIM, JH; ALLARD, G; RUNNING, SW; SEMERCI, A; COBB, N. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259(4): 660-684.

ÁLVAREZ, S; ORTIZ, C; DÍAZ-PINÉS, E; RUBIO, A. 2014. Influence of tree species composition, thinning intensity and climate change on carbon sequestration in Mediterranean mountain forests: a case study using the CO2Fix model. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* no. April.

BANQUÉ, M; GRAU, A; MARTÍNEZ-VILALTA, J; VAYREDA, J. 2013. CANVIBOSC: Vulnerabilidad

de las especies forestales al cambio climático. Ed. Oficina Catalana del Canvi Climàtic. s.l., CREAL.

BARBA, J; CURIEL YUSTE, J; POYATOS, R; JANSSENS, IA; LLORET, F. 2016. Strong resilience of soil respiration components to drought-induced die-off resulting in forest secondary succession. *Oecologia* no. January .

BARBA, J; LLORET, F; CURIEL YUSTE, J. 2015. Effects of drought-induced forest die-off on litter decomposition. *Plant and Soil* no. February.

BARBA, J; YUSTE CURIEL, J. 2013. Drought-induced tree species replacement is reflected in the spatial variability of soil respiration in a mixed Mediterranean forest. *Forest Ecology and Management journal* 306: 79-87

BERGER, TW; INSELBACHER, E; ZECHMEISTER-BOLTENSTERN, S. 2010. Carbon dioxide emissions of soils under pure and mixed stands of beech and spruce, affected by decomposing foliage litter mixtures. *Soil Biology and Biochemistry* 42(6): 986-997.

CAMARERO, JJ; GUTIÉRREZ, E. 2004. Pace and Pattern of Recent Treeline Dynamics: Response of Ecotones to Climatic Variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change* 63(1-2): 181-200.

CARNICER, J; COLL, M; PONS, X; NINYEROLA, M; VAYREDA, J; PEÑUELAS, J. 2014. Large-scale recruitment limitation in Mediterranean pines: The role of *Quercus ilex* and forest successional advance as key regional drivers. *Global Ecology and Biogeography* 23(3): 371-384.

CURIEL YUSTE, J; BARBA, J; FERNANDEZ-GONZALEZ, AJ; FERNANDEZ-LOPEZ, M; MATTANA, S; MARTINEZ-VILALTA, J; NOLIS, P; LLORET, F. 2012. Changes in soil bacterial community triggered by drought-induced gap succession preceded changes in soil C stocks and quality. *Ecology and Evolution* 2(12): 3016–3031.

DÍAZ-PINÉS, E; RUBIO, A; VAN MIEGROET, H; MONTES, F; BENITO, M. 2011. Does tree species composition control soil organic carbon pools in Mediterranean mountain forests? *Forest Ecology and Management* 262(10): 1895-1904.

DÍAZ-PINÉS, E; RUBIO, A; MONTES, F. 2011. Aboveground soil C inputs in the ecotone between Scots pine and Pyrenean oak in Sierra de Guadarrama. *Forest Systems* 20(3): 485-495.

DÍAZ-PINÉS, E; SCHINDLBACHER, A; GODINO, M; KITZLER, B; JANDL, R; ZECHMEISTER-BOLTENSTERN, S; RUBIO, A. 2014. Effects of tree species composition on the CO₂ and N₂O efflux of a Mediterranean mountain forest soil. *Plant and Soil* no. July.

DÍAZ-PINÉS, E; SCHINDLBACHER, A; PFEFFER, M; JANDL, R; ZECHMEISTER-BOLTENSTERN, S; RUBIO, A; DÍAZ-PINÉS, E; SCHINDLBACHER, A; PFEFFER, M; JANDL, R; ZECHMEISTER-BOLTENSTERN, S; RUBIO, A. 2008. Root trenching: a useful tool to estimate autotrophic soil respiration? A case study in an Austrian mountain forest. *European Journal of Forest Research* 129(1): 101-109.

DONES, J; MONTERO, G; MADRIGAL, A; CABRERA, M. 1994. Study and Characterization of *Pinus sylvestris* L. Regeneration in Pinar de Valsaín Forest. *Invest. Agrar.: Sist. Recur. For.* 3: 141-149.

ESWARAN, H; VAN DEN BERG, E; REICH, P. 1993. Organic Carbon in Soils of the World. *Soil*

Science Society of America Journal 57(1): 192-194.

EWEL, KC; CROPPER, WP; GHOLZ, HL. 1987. Soil CO₂ evolution in Florida slash pine plantations. Canadian Journal of Forest Research 17(4): 330-333.

GALIANO, L; MARTÍNEZ-VILALTA, J; LLORET, F. 2010. Drought-Induced Multifactor Decline of Scots Pine in the Pyrenees and Potential Vegetation Change by the Expansion of Co-occurring Oak Species. Ecosystems 13(7): 978-991.

GIL PELEGRÍN, E.; PEGUERO-PINA, J.J.; SANCHO KNAPIK, D. 2009. La sequía y el decaimiento forestal en la Península Ibérica: ¿una explicación sencilla para un fenómeno complejo? 5º Congreso Forestal Español, Sociedad Española de Ciencias Forestales. 1-15 p. Ávila.

GOULDEN, ML; MUNGER, JW; FAN, S-M; DAUBE, BC; WOFSY, SC. 1996. Exchange of Carbon Dioxide by a Deciduous Forest: Response to Interannual Climate Variability. Science 271(5255): 1576-1578.

HANSON, PJ; EDWARDS, NT; GARTEN, CT; ANDREWS, JA. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. Biogeochemistry 48(1): 115-146.

HEREŞ, AM; MARTÍNEZ-VILALTA, J; LÓPEZ, BC. 2012. Growth patterns in relation to drought-induced mortality at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in NE Iberian Peninsula. Trees - Structure and Function 26(2): 621-630.

HÖGBERG, P; READ, DJ. 2006. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. Trends in Ecology and Evolution 21(10): 548-554.

KNAPP, BA; RIEF, A; SEEBER, J. 2011. Microbial communities on litter of managed and abandoned alpine pastureland. Biology and Fertility of Soils 47(7): 845-851.

KUZYAKOV, Y. 2006. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. Soil Biology and Biochemistry 38(3): 425-448.

MARTÍNEZ-VILALTA, J; PIÑOL, J. 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. Forest Ecology and Management 161(1-3): 247-256.

ORTIZ, C; VÁZQUEZ, E; RUBIO, A; BENITO, M; SCHINDLBACHER, A; JANDL, R; BUTTERBACH-BAHL, K; DÍAZ-PINÉS, E. 2016. Soil organic matter dynamics after afforestation of mountain grasslands in both a Mediterranean and a temperate climate. Biogeochemistry 2016.

PEÑUELAS, J; OGAYA, R; BOADA, M; S JUMP, A. 2007. Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). Ecography 30(6): 829-837.

PRESCOTT, CE; BLEVINS, LL; STALEY, C. 2005. Litter decomposition in British Columbia forests: Controlling factors and influences of forestry activities. Journal of Ecosystems and Management 5(2).

R CORE TEAM. 2016. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.

RAICH, JW; SCHLESINGER, WH. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. Tellus B 44(2): 81-99.

ROSS, D; SCOTT, N; TATE, K; RODDA, N; TOWNSEND, J. 2001. Root effects on soil carbon and

nitrogen cycling in a *Pinus radiata* D. Don plantation on a coastal sand. *Australian Journal of Soil Research* 39: 1027–1039 Root.

SALOMÓN, R; VALBUENA-CARABAÑA, M; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J; AUBREY, D; MCGUIRE, MA; TESKEY, R; GIL, L; GONZÁLEZ-DONCEL, I. 2015. Xylem and soil CO₂ fluxes in a *Quercus pyrenaica* Willd. coppice: root respiration increases with clonal size. *Annals of Forest Science* 72(8): 1065-1078.

SANZ-ELORZA, M; DANA, ED; GONZÁLEZ, A; SOBRINO E.; SANZ-ELORZA, M; SOBRINO, E. 2003. Changes in the High-mountain Vegetation of the Central Iberian Peninsula as a Probable Sign of Global Warming. *Annals of Botany* 92(2): 273–280.

SAVAGE, KE; DAVIDSON, EA. 2003. A comparison of manual and automated systems for soil CO₂ flux measurements: trade-offs between spatial and temporal resolution. *Journal of Experimental Botany* 54(384): 891-899.

SOIL SURVEY STAFF. 2014. *Keys to Soil Taxonomy*. 12th ed Washington, DC, USDA-Natural Resources Conservation Service, 372.

TEDESCHI, V; REY, A; MANCA, G; VALENTINI, R; JARVIS, PJ; BORGHETTI, M. 2006. Soil respiration in a Mediterranean oak forest at different developmental stages after coppicing. *Global Change Biology* 12(1): 110-121.

VILÀ-CABRERA, A; MARTÍNEZ-VILALTA, J; GALIANO, L; RETANA, J. 2013. Patterns of Forest Decline and Regeneration Across Scots Pine Populations. *Ecosystems* 16(2): 323-335.